

ORSAY

n° ordre 17 0 5

CN0101412

UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

THESE

RECEVU
LE 28 OCT 1988
BIBLIOTHEQUE
CENTRE D'ORSAY

présentée
pour obtenir

Le TITRE de DOCTEUR en SCIENCE

SPECIALITE : Sciences de la vie

PAR

Jean-Luc B. KHALFAOUI

SUJET : APPROCHE DE L'AMELIORATION GENETIQUE DE
L'ADAPTATION A LA SECHERESSE DES ESPECES
CULTIVEES EN ZONES SEMI-ARIDES. -
APPLICATION AU CAS DE L'ARACHIDE (ARACHIS
HYPOGAEA L.) DESTINEE A LA REGION SECHE DU
SENEGAL.

soutenue le 28 Octobre 1988 devant la Commission d'examen

Mme Y. DATTEE

MM. J. VIEIRA da SILVA

J.P. GASCON

Y. DEMARLY

J. GENERMONT

Président

Rapporteur

Rapporteur

AVANT-PROPOS

Les recherches présentées dans ce mémoire ont été réalisées et se poursuivent au Centre National de Recherches Agronomiques de **Bambey** (Sénégal) appartenant à l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (**ISRA**).

Je remercie l'ISRA et le CIRAD, particulièrement **l'IRHO**, de m'avoir donné la possibilité et la liberté de mettre en place avec mon "complice" Daniel **ANNEROSE**, ce programme de recherche passionnant.

Je remercie Madame **DATTEE** de présider le jury de cette thèse, ainsi que de son intérêt et de sa disponibilité. Sa rigueur scientifique est un enseignement.

Je suis redevable à Monsieur le Professeur **DEMARLY** de m'avoir enseigné et fait découvrir l'amélioration génétique des plantes, discipline scientifique où entre une part certaine de sensibilité créatrice. Je le remercie de la confiance qu'il m'a accordée.

Je suis redevable à Monsieur le Professeur **VIEIRA** da SILVA de son soutien constant. Sa vision humaniste de la science est un exemple.

Je tiens à remercier Monsieur **GASCON** de son appui critique et chaleureux qui est un encouragement.

Je remercie Monsieur le Professeur **GENERMONT** d'avoir accepté de participer à ce jury, ainsi que Monsieur **ROBELIN** de son concours pour l'évaluation de ce travail.

J'exprime ma reconnaissance toute particulière aux personnes des organismes ci-après et aux institutions elles-mêmes qui par leur concours ont permis et permettent à ce programme d'exister :

~ **IRAT**

- ~ la **DG XII** de la CCE qui finance une grande partie de ces recherches
- ~ the Department of Agricultural Research (Botswana)
- ~ the Texas A & M University (USA).

Je ne saurais manquer d'associer à ce travail : Jean GAUTREAU qui par ses recherches nous a ouvert le chemin et Jean-Claude MORTREUIL pour les très longues heures d'hybridation partagées, sans lesquelles ce programme de sélection ne pourrait avoir lieu.

L'étude de la croissance racinaire par culture en aéroponie a été **réalisée** avec la participation de **Abdul Rasack NAYAMUTH**, celle par injection d'herbicide dans le sol en collaboration avec Michel HAVARD, les études sur la résistance protoplasmique et les réserves en amidon des racines en collaboration avec Daniel **ANNEROSE**.

SUBJECT :

An approach to genetic improvement of the adaptation to drought of species cultivated in semi-arid Zones. Application to a case-study with peanut (***Arachis Hypogaea* L.**) in the semi-arid zone of Senegal.

ABSTRACT :

An integrated approach to the genetic improvement of the adaptation to drought of species cultivated in semi-arid zones is proposed. It involves the **identification** of bioclimatological, physiological and genetic factors that **could** be used in designing selection programs appropriate for **each** particular case of drought and for **each** species.

This approach is used in a case-study involving peanut (***Arachis Hypogaea* L.**) in the semi-arid zone of Senegal., Two regions with different types of drought were identified on the basis of bioclimatological studies. For **each** region, the improvement in specific adaptive characteristics is needed, that are determined by a physiological approach.

In the Northern region of Senegal which, for the last eighteen years, has had to face a decrease in the length of the rainy season, a **reduction** of the growth cycle of varieties in extension is required. **One** study has shown that the **genetic difference** responsible for the **difference** in maturity at harvest between the early variety and the recommended variety is due to a few genes. This allows the use of a back-cross method to **create** new varieties.

In the Central region of Senegal which is subjected to periods of drought **during** the growing season, varieties which exhibit some adaptive physiological characteristics are needed. Genetic studies **have** helped **define** the ideotype and its polygenic heredity. Heredity and genotype dispersion of good characteristics **lead** to an improvement program essentially based on a **recurrent** selection method adapted to autogamous plants.

KEY-WORDS :

Drought
Semi-arid zones
Genetic improvement
Adaptation of **crops**
***Arachis Hypogaea* L.**

SOMMAIRE

	<u>Pages</u>
INTRODUCTION	18
CHAPITRE 1 APPROCHE DE L'AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION A LA SECHERESSE	21
 A. <u>DEFINITIONS</u>	 “2
1. <u>DEFINITION CLIMATOLOGIQUE DE LA SECHERESSE . . .</u>	22
II. <u>DEFINITION AGRONOMIQUE DE LA SECHERESSE</u> <u>ET DE L'ADAPTATION A LA SECHERESSE</u>	22
 B. <u>DONNEES CLIMATOLOGIQUES SUR LA SECHERESSE</u>	 23
I. <u>ZONE INTER-TROPICALE</u>	23
II. <u>CAS DU SENEGAL</u>	25
1. Diminution de la durée de la saison des pluies	29
2. Périodes de sécheresse au cours de la saison des pluies	31

C.	<u>ADAPTATION GENETIQUE DE LA LONGUEUR DU CYCLE</u>	
	<u>DE LA PLANTE A LA DUREE UTILE DE LA SAISON</u>	
	<u>DES PLUIES</u>	35
I.	<u>PRINCIPE</u>.....	35
II.	<u>DETERMINATION DE LA LONGUEUR POTENTIELLE</u>	
	<u>DU CYCLE DANS LA ZONE SEMI-ARIDE DU</u>	
	<u>SENEGAL</u>	38
D.	<u>AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION</u>	
	<u>PHYSIOLOGIQUE AUX PERIODES DE STRESS</u>	
	<u>EN COURS DE CULTURE</u> *	45
I.	<u>PRINCIPES</u>	45
	1. Sélection de l'adaptation à la sécheresse basée sur la productivité en conditions d'alimentation hydrique limitante	45
	2. Sélection de l'adaptation à la sécheresse basée sur les mécanismes physiologiques d'adaptation	46
II.	<u>AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION</u>	
	<u>A LA SECHERESSE EN FONCTION DE SES</u>	
	<u>MECANISMES PHYSIOLOGIQUES</u> *	48
	1. Physiologie de l'adaptation à la sécheresse	48
	2. Approche intégrée de l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse en fonction des mécanismes physiologiques	50
	2.1. Questions préalables à l'élaboration du programme de sélection **	52

2.2. Types de réponses et contraintes qu'elles imposent	53
2.3. Utilisation des tests de criblage physiologiques dans le programme de sélection	56
2.4. Méthodes de sélection	57
 E. <u>PLACE DE L'AMELIORATION GENETIQUE DANS LE CADRE D'UNE LUTTE INTEGREE CONTRE LA SECHERESSE</u>	 60
CHAPITRE 11 APPLICATION AU CAS DE L'AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION A LA SECHERESSE DE L'ARACHIDE DESTINEE A LA ZONE SEMI-ARIDE DU SENEGAL	62
 A. <u>PRESENTATION DE L'ARACHIDE</u>a...**...	 64
1. <u>TAXONOMIE, ORIGINES, GENETIQUE ET REPRODUCTION</u>*	64
II. <u>IMPORTANCE DE LA CULTURE</u>	67
 B. <u>ADAPTATION GENETIQUE DE LA LONGUEUR DU CYCLE CHEZ L'ARACHIDE</u>	 69
1. <u>VARIABILITE GENETIQUE DISPONIBLE</u>	69
II. <u>IDEOTYPE POUR LA LONGUEUR DU CYCLE ET LA DORMANCE DANS CHAQUE REGION DE LA ZONE SEMI-ARIDE</u>	69

III. DONNEES SUR LA PRECOCITE CHEZ

<u>L'ARACHIDE</u>	72
1. Floraison et fructification	72
2. Evaluation de la précocité	73
3. Hérités des caractères de précocité	75
4. Méthodes de sélection de la précocité employées traditionnellement	80

IV. DONNEES SUR LA DORMANCE CHEZ

<u>L'ARACHIDE</u>	80
1. Principe physiologique	80
2. Evaluation de la dormance	81
3. Hérité de la dormance	81
4. Méthodes de sélection de la dormance employées traditionnellement	82

C. AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION

PHYSIOLOGIQUE AUX PERIODES DE SECHERESSE

EN COURS DE CYCLE CHEZ L'ARACHIDE . ..*.....A.... 84

I. MECANISMES PHYSIOLOGIQUES D'ADAPTATION

<u>A LA SECHERESSE CHEZ L'ARACHIDE</u>	84
1. Germination	84
2. Phase végétative	85
3. Phase reproductive	86
4. Photosynthèse, transpiration et état hydrique	87
5. Phase de sensibilité à la sécheresse notamment pour la production	88

II.	<u>HEREDITE DES MECANISMES PHYSIOLOGIQUES</u>	
	<u>D'ADAPTATION A LA SECHERESSE</u>	89
	CHAPITRE III ETUDE DE L'HEREDITE DES CARACTERES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE DE L'ARACHIDE CHOISIS EN FONCTION DES CONDITIONS DE SECHERESSE DU SENEGAL	90
A.	<u>APPROCHE DES MODELES GENETIQUES D'ETUDE</u>	
	<u>DE L'HEREDITE DES CARACTERES QUANTITATIFS</u>	91
B.	<u>CARACTERES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE</u>	
	<u>ETUDIES EN FONCTION DES DEUX PRINCIPALES</u>	
	<u>ZONES SECHES DU SENEGAL</u>	93
I.	<u>REGION NORD</u>	93
II.	<u>REGION CENTRE</u>	94
	1. La croissance racinaire	94
	2. La transpiration	95
	3. La résistance protoplasmique	95
	4. Les réserves en glucides	96
C.	<u>ETUDE DES COMPOSANTES DE LA PRECOCITE</u>	97
1.	<u>MATERIEL GENETIQUE</u>	97
II.	<u>DISPOSITIF EXPERIMENTAL</u>	97

III.	<u>RESULTATS</u>	97
IV.	<u>DISCUSSION</u>	104
D.	<u>ETUDE DE L'HEREDITE DB LA PRECOCITE ET DE LA DORMANCE</u>	108
1.	<u>MATERIEL GENETIQUE</u>	108
II.	<u>MODELES GENETIQUES</u>	108
1.	Etude des effets génétiques	108
2.	Héritabilités	118
3.	Taux de discrimination légitime, Taux de transgression favorable et Progrès génétiques attendus	119
4.	Nombre de facteurs génétiques	120
5.	Corrélation entre caractères	121
III.	<u>PROTOCOLES EXPERIMENTAUX</u>	121
1.	La précocité	121
1.1.	Dispositif statistique	121
1.2.	Crit:ères de précocité	122
2.	La dormance	123
2.1.	Dispositif statistique	123
2.2.	Critère de dormance	123
IV.	<u>RESULTATS</u>	123
1.	Précocité à la levée (SL)	127
2.	Précocité de mise à floraison (LF)	131
3.	Intensité de mise à floraison (4F)	132
4.	Précocité de maturité des gouoses (%age GM)	132
5.	Dormance (D)	133
6.	Corrélations entre les paramètres de précocité	135

V.	<u>DISCUSSION</u>	1.37
	1. Précocité	138
	2. Dormance.....	143
E.	<u>ETUDE DE L'HEREDITE DE CARACTERES PHYSIOLOGIQUES</u>	
	<u>D'ADAPTATION A LA SECHERESSE</u>*...*	144
I.	<u>MATERIEL GENETIQUE</u>	144
II.	<u>MODELES GENETIQUES</u>	144
	1. Demi-diallèles	144
	2. Effet maternel*.....*	151
III.	<u>PROTOCOLES EXPERIMENTAUX, RESULTATS ET</u>	
	<u>DISCUSSION</u>	1.52
	1. Développement racinaire et aérien	1.52
	1.1. Techniques expérimentales	1.52
	1.1-1. Etude en aéroponie“.....	152
	1.1-2. Etude par injection localisée d'herbicide en profondeur dans le sol	153
	1.2. Matériel génétique et dispositifs statistiques . . .	1.55
	1.2-1. Etude en aéroponie	155
	1.2-2. Etude par injection d'herbicide	155
	1.3. Paramètres de développement racinaire et aériens	157
	1.3-1. Etude en aéroponie	157
	1.3-2. Etude par injection d'herbicide	157
	1.4. Résultats*	158
	1.4-1. Etude en aéroponie	158
	1.4-2. Etude par injection d'herbicide	167
	1.5. Discussion	168

2. Transpiration	181
2.1. Technique expérimentale	181
2.2. Matériel génétique et dispositifs statistiques	182
2.3. Paramètres de transpiration	184
2.4. Résultats	186
2.5. Discussion	187
3. Résistance protoplasmique	193
3.1. Technique expérimentale	193
3.2. Matériel génétique et dispositifs statistiques	193
3.2-1. Demi-diallèle	193
3.2-2. Effet maternel	194
3.3. Paramètre de résistance protoplasmique	194
3.4. Résultats	196
3.4-1. Demi-diallèle	196
3.4-2. Effet maternel	198
3.5. Discussion	198
4. Réserves en amidon dans les racines	202
4.1. Technique expérimentale	202
4.2. Matériel génétique et dispositif statistique	202
4.3. Paramètre d'évaluation des réserves glucidiques	204
4.4. Résultats	204
4.5. Discussion	204

CHAPITRE IV	206
DISCUSSION GENERALE ET ELABORATION DES PROGRAMMES DE SELECTION	
A.. PROGRAMME DE SELECTION DESTINE A LA REGION NORD . . .	208
I. <u>SYNTHESE DES PRINCIPALES DONNEES</u>	208
II. <u>METHODE DE SELECTION</u>	209
1. Rétro-croisements	209
2. Sélection généalogique à partir d'hybridations naturelles de la variété Chico	214
B. PROGRAMME DE SELECTION DESTINE A LA REGION CENTRE	215
I. <u>SYNTHESE DES PRINCIPALES DONNEES</u>	215
II. <u>METHODES DE SELECTION</u>	219
1. Sélection récurrente	219
1.1. Matériel génétique a.....	219
1.2. Schéma de sélection * ..	220
2. Rétro-croisements *	226
2.1. Matériel génétique	226
2.2. Schéma de sélection *	227
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	228
ANNEXES	2.30
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	2'73

Figures	Tableaux	Titres	Pages
n° 1		Carte des isohyètes au Sénégal durant les périodes 1951 - 1967 et 1968 - 1985.	24
n° 2		Moyennes des pluviométries annuelles de 10 localités représentatives de la zone semi-aride du Sénégal en fonction des années de 1953 à 1986.	26
	n° 1	Pluviométrie minimale de la pluie de semis en fonction de la région et de la date (FOREST, 1982).	28
n° 3		Longueur utile de l'hivernage à LOUGA en fonction des années de 1953 à 1986.	30
n° 4		Longueur utile de l'hivernage à BAMBEY en fonction des années de 1953 à 1986.	32
n° 5		Longueur utile de l'hivernage à NIOURO-DIJO-RIP en fonction des années de 1953 à 1986.	33
n° 6		Pluviométrie de l'hivernage 1984 à BAMBEY.	34
n° 7		Durée potentielle du cycle à LOUGA en fonction des années de 1953 à 1986.	37
n° 8		Durée potentielle du cycle à BAMBEY en fonction des années de 1953 à 1986.	39
n° 9		Durée potentielle du cycle à NIOURO-DU-RIP en fonction des années de 1953 à 1986.	40
	n° 2	Adaptabilité de différents cycles en fonction de 3 régions de la zone semi-aride du Sénégal et des périodes 1953-1969 et 1970-1986 (pourcentage d'années où le cycle s'inscrit dans la durée potentielle du cycle).	41
n° 10		Carte des moyennes interannuelles des cycles potentiels durant la période 1970-1986 dans la zone semi-aride du Sénégal.	43
n° 11		Carte des longueurs de cycle satisfaites dans au moins 80 % des années de la période 1970-1986 dans la zone semi-aride du Sénégal.	43
	n° 3	Caractères d'esquive du déficit hydrique.	47
	n° 4	Caractères d'évitement du déficit hydrique.	49
	n° 5	Caractères de tolérance du déficit hydrique.	51
	n° 6	Classification taxonomique du genre Arac.his L. (nomina nuda).	63

Figures	Tableaux	Titres	Pages
	n° 7	Classification taxonomique de l'espèce <u>A. Hypogaea</u> L.	63
n° 12		Répartition mondiale de la production d'arachide (19 à 20 millions de tonnes/an).	66
n° 13		Carte de la répartition des variétés d'arachide au Sénégal.	71
	n° 8	Différentes méthodes d'évaluation de la maturité sur les gousses et les graines.	74
	n° 9	Variétés entrant dans l'étude des composantes de la précocité.	98
	n° 10	Composantes de la précocité étudiées.	99
	n° 11	Composantes de la précocité : Moyennes des comportements pluriannuels de 8 variétés.	100
	n° 12	Composantes de la précocité : Résultats des analyses de variance à 2 facteurs.	101
	n° 13	Composantes de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation phénotypique entre les paramètres de précocité.	102
n° 14		Courbe de floraison cumulée par pied en fonction du temps écoulé depuis le semis, en l'absence de facteur limitant intervenant en cours de cycle.	103
	n° 14	Matériel génétique entrant dans l'étude de l'hérédité de la précocité.	109
	n° 15	Matériel génétique entrant dans l'étude de l'hérédité de la dormance .	110
	n° 16	Etude de l'hérédité de la précocité et de la dormance : Définition des notations utilisées.	111
	n° 17	Etude de l' hérédité de la précocité : Résultats de 1984.	124
	n° 18	Etude de l'hérédité de la dormance : Résultats de 1984.	125
	n° 19	Etude de l'hérédité de la précocité : Résultats de 1985.	126
	n° 20	Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et tests de signification des effets génétiques de la précocité de maturité à la récolte selon le modèle d'additivité -dominance de MATHER et JINKS (1982).	12.8

Figures	Tableaux	Titres	Pages
n° 15	n° 21	Etude de l'hérédité de la précocité et de la dormance : Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et tests de signification des effets génétiques de la rapidité de mise à floraison et de la dormance selon le modèle d'interactions alléliques digéniques de MATHER et JINKS (1982).	129
	n° 22	Etude de l'hérédité de la précocité et de la dormance : Estimations ponctuelles des héritabilités au sens large et au sens étroit de l' héritabilité réalisée, et des paramètres génétiques calculés et observés dont ils dérivent.	130
	n° 23	Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation environnementale entre les paramètres de précocité.	134
	n° 24	Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation phénotypique entre les paramètres de précocité.	134
	n° 25	Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation génétique entre les paramètres de précocité au niveau des individus F2 et F3.	136
	n° 26	Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation génétique entre les paramètres de précocité au niveau des familles F3 et des individus F2.	136
		Etude de l'hérédité de la précocité : Pourcentages moyens de gousses mûres à la récolte des familles F3 en fonction de ceux des plantes mères F2 (Arc Sin $\sqrt{\%}$).	141
	n° 27	Variétés entrant dans l'étude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse.	145
	n° 28	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Géniteurs des hybrides doubles.	146
n° 16		Schéma d'obtention des hybrides doubles.	147
	n° 29	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire étudiés en aéroponie.	156

Figures	Tableaux	Titres	Pages
n° 17	n° 30	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie : Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart. Analyse de variance .	159
	n° 31	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie : Estimations des coefficients de corrélation phénotypique en F₁ .	162
	n° 32	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie : Estimation des coefficients de corrélation entre les performances parentales et les effets d'aptitude générale à la combinaison.	164
	n° 33	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Etude du développement racinaires par injection d'herbicide : Comportements variétaux et analyses de variance .	166
	n° 34	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement racinaire et aérien : Ratios masses sèches aériennes et racinaires de 3 variétés en plein-sol et en aéroponie.	171
		Transpiration de feuilles détachées : Evolution de la contenance relative en eau (CRE) en fonction du temps.	183
	n° 35	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de transpiration : Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart. Analyse de variance .	185
	n° 36	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de résistance protoplasmique : Analyses I et II du Modèle de Gardner et Eberhart. Analyse de variance .	195
	n° 37	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de résistance protoplasmiques : comparaison des croisements réciproques en F₂ .	197

Figures	Tableaux	Titres	Pages
n° 18	n° 38	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de réserve en amidon des racines : Analyse III du Modèle de Gardner et Eberhart. Analyse de variance .	203
		Programme Nord-Sénégal : Programme de rétro -croisements pour la précocité.	210
	n° 39	Programme Nord-Sénégal : Sélection généalogique à partir des hybridations naturelles de la variété Chico . Comportements des meilleures lignées vis-à-vis des variétés témoins.	213
	n° 40	Programme Centre-Sénégal : Sélection récurrente sur tests S₁ . Variétés génitrices de la sélection récurrente.	218
	n° 41	Programme Centre-Sénégal : Sélection récurrente sur tests S₁ . Comparaisons des productions du témoin et des populations Po et P₁ entre 1985 et 1987.	223

INTRODUCTION

Le manque d'eau constitue l'un des principaux facteurs limitant le niveau de production de l'agriculture mondiale et de loin le principal en zone intertropicale semi-aride. Quarante-neuf pays en développement et l'Australie sont touchés sur une superficie totale de près de 20 millions de km^2 , dont environ 220 millions d'hectares de terres agricoles (à partir de données FAO 1986). Celles-ci assurent, malgré tout 50 % de la production mondiale de Sorgho, de 80 % de celle du Mil, de 70 % de celle de l'Arachide. 700 millions de personnes, parmi les plus pauvres du monde et présentant un taux de croissance démographique élevé de 3 % par an, sont en état de précarité permanente, lorsqu'elles ne sont pas sinistrées. L'accentuation de la sécheresse depuis une quinzaine d'années n'a fait qu'aggraver cette situation, particulièrement en Afrique.

Face à ce constat, on assiste peu à peu à la mobilisation aux niveaux nationaux et internationaux de moyens importants de recherche et de développement afin de lutter contre la sécheresse. Cette mise en place est malheureusement bien lente face à la situation d'extrême urgence à laquelle nous sommes confrontés.

En 1983, l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (I.S.R.A.) a initié un programme d'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide à partir de ses recherches en physiologie menées depuis près de 20 ans sur cette espèce.

A travers un examen des programmes de sélection réalisés de par le monde sur les principales cultures des zones semi-arides, nous avons été frappés, par rapport à l'avancement et à la capacité d'investigation de la physiologie dans la compréhension des mécanismes adaptatifs, par le très faible nombre de programmes d'amélioration génétique qui utilise "l'outil physiologique".

Nous avons donc tenté, sélectionneur et physiologiste, de dégager une **approche** pluridisciplinaire intégrant la bioclimatologie. Cette approche, **développée** dans les pages qui suivent, consiste en un diagnostic bioclimatologique et physiologique qui permet de mettre en évidence un certain nombre de caractères adaptatifs capables de répondre aux conditions données de sécheresse sévissant dans la région. Ces caractères constituent, en **complément** des caractères agronomiques et technologiques, un idéotype dont la génétique est **précisée** et qui est alors recherché à l'aide de méthodes de sélection adaptées. Cette démarche sera illustrée **par** le cas de la création de variétés d'arachide destinées à la zone semi-aride du Sénégal.

Ce programme de recherches fait l'objet de 2 thèses **complémentaires** de Doctorat d'Université; l'une de physiologie à soutenir à l'Université Paris VII par D. ANNEROSE, l'autre de génétique et d'amélioration des **plantes** présentée dans ce mémoire.

CHAPITRE I

**APPROCHE DE L'AMELIORATION
GENETIQUE DE L'ADAPTATION
A LA SECHERESSE**

A. ~DEFINITIONS

I. DEFINITION CLIMATOLOGIQUE DE LA SECHERESSE

La sécheresse est une diminution de la pluviosité par rapport à. une normale calculée sur une période donnée.

II. DEFINITION AGRONOMIQUE DE LA SECHERESSE ET DE L'ADAPTATION A LA SECHERESSE

L'apport d'eau sur une culture, par les pluies ou l'irrigation, se caractérise par une certaine quantité et une certaine répartition du semis à la récolte. Cet apport est dit optimal lorsqu'il ne constitue pas un facteur limitant pour la vie de la culture et, d'un point de vue agronomique plus restrictif, sa productivité.

La sécheresse,, ou déficit hydrique, correspond à une réduction quantitative ou qualitative de cet apport par rapport à l'optimum, responsable de la diminution de la productivité de la culture : l'apport en eau devient un facteur limitant pour la productivité.

D'un point de vue agronomique, la sécheresse n'a donc de signification que par rapport aux plantes, et par extension, aux espèces et variétés en culture.

Par conséquent, N'adaptation à la sécheresse se définit par comparaison entre génotypes. Les meilleurs sont ceux dont les qualités physiologiques leur permettent, pour une même sécheresse, d'avoir une chute de productivité moindre par rapport à l'optimum s'ils appartiennent à des espèces différentes, ou **d'avoir** une productivité: supérieure s'ils appartiennent à la même espèce.

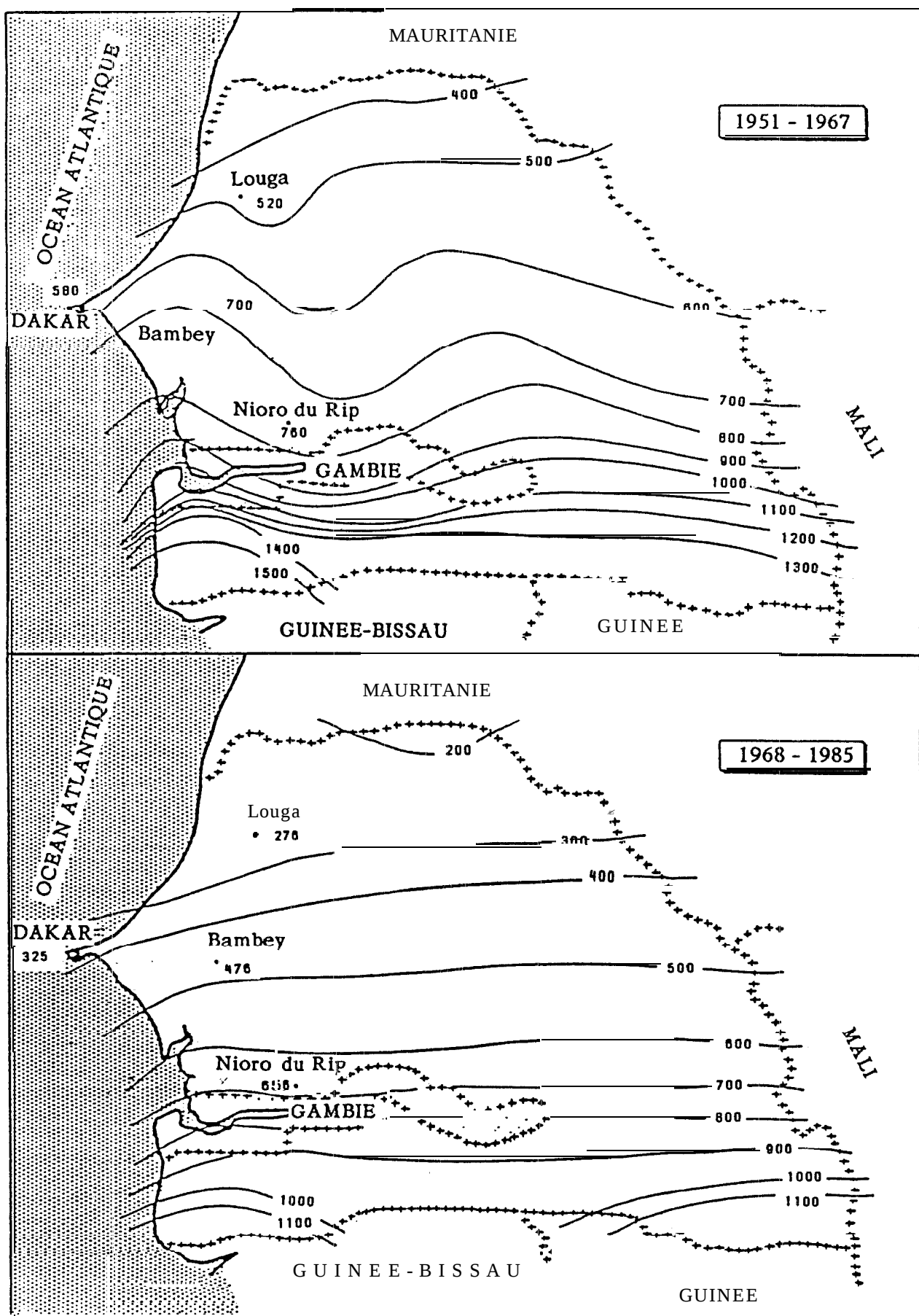
B. DONNEES CLIMATOLOGIQUES SUR LA SECHERESSE

1. ZONE INTER-TROPICALE

L'étude sur de longues périodes (30 000 ans) des variations du niveau des lacs d'Afrique et d'Australie, basée sur des datations au carbone ¹⁴, montre que des fluctuations importantes de la pluviosité ont existé dans le passé (STREET et al., 1979, dans UNESCO 1984). La dernière phase de dessèchement s'est produite il y a 8 000 années pour atteindre son niveau minimum il y a 4 000 ans, modifiant profondément les paysages et les écosystèmes puisqu'auparavant une grande partie de l'Afrique du Nord, dont le Sahara, était occupée par une savane arborée.

Les totaux pluviométriques depuis le début des années 40 montrent que pour l'Inde, la sécheresse est due à une fluctuation interannuelle importante, sans tendance à la baisse. Par contre, pour l'Afrique Soudano-Sahélienne et l'Australie, une tendance à la baisse de la pluviométrie a débuté durant les années 50 avec, semble-t-il, une stabilisation à partir des années 72-73. Il en est de même pour le Nord de l'Amérique du Sud, notamment le Nord-Est Brésilien à partir de 1945, et plus récemment, pour l'Afrique Orientale et Australe. Rien ne permet de déterminer si cette tendance est le début d'une nouvelle phase de dessèchement à l'échelle des longues périodes telle que celle survenue il y a 8 000 ans (UNESCO 1984).

En Afrique, on met statistiquement en évidence une certaine périodicité dans les séries pluviométriques. Les deux précédentes périodes sèches sont celles survenues dans les années 1910 et 1940 qui ont duré moins longtemps que celle qui sévit actuellement. Cette périodicité n'a pourtant aucune valeur pour la prévision du fait des modifications aléatoires de phase de ces séries chronologiques (UNESCO 1984).



(d'après : Service de bioclimatologie/ISRA)

Les causes dynamiques de la sécheresse sont mal connues, la climatologie ayant encore beaucoup de difficultés à distinguer les causes des effets corrélés qui peuvent être synergiques. Quelques explications partielles sont avancées telles que l'augmentation de la réflectivité du sol, les variations de la température de surface des océans qui seraient dues à des modifications de la dynamique des courants marins.

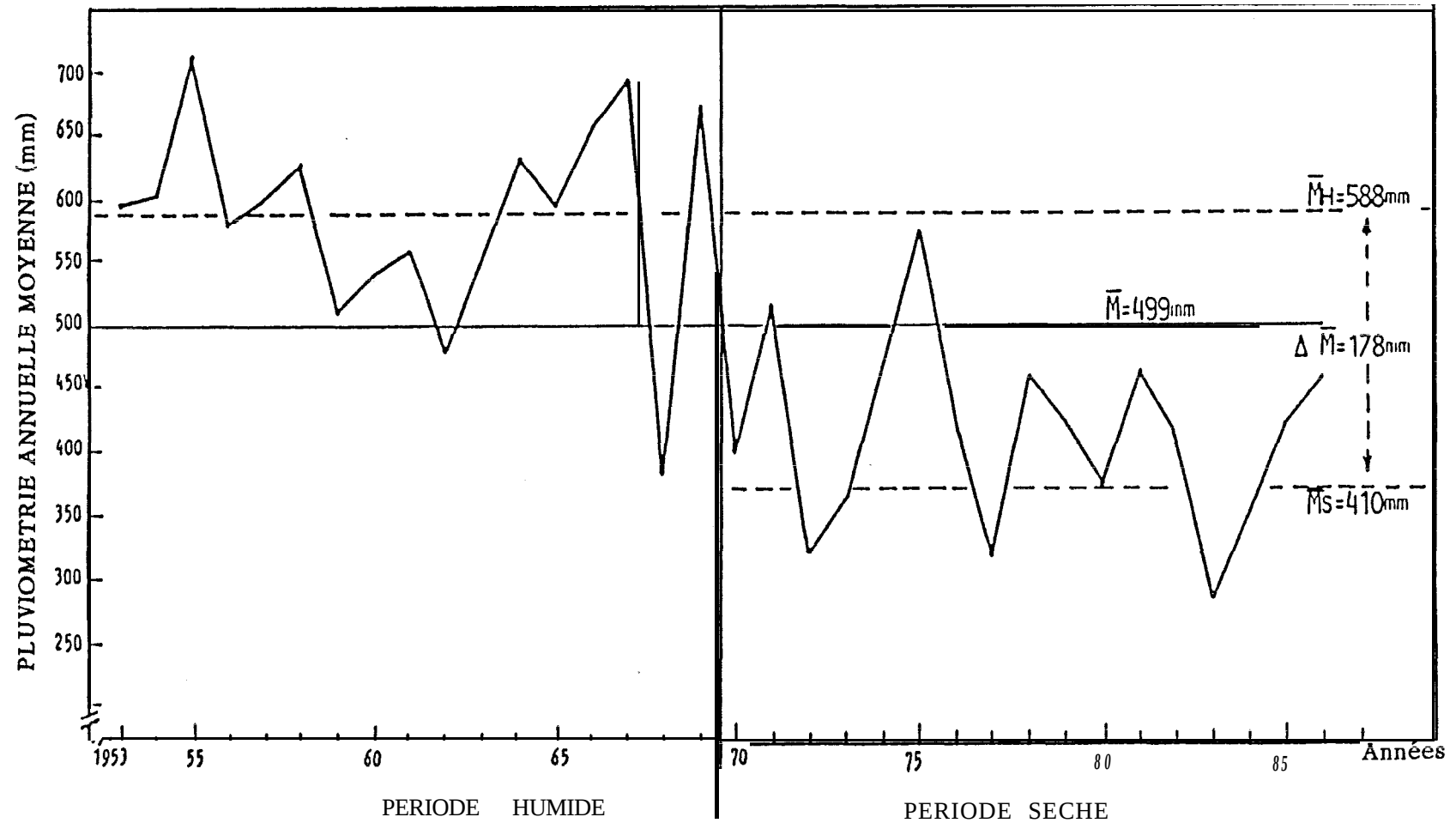
Il est à présent établi que l'action de l'homme, par le surpâturage, le déboisement et de mauvaises pratiques agricoles, participe de façon déterminante au processus de sécheresse-désertification. Il semble qu'au Sahel son action **dépréciante** puisse entraîner une détérioration irréversible.

II. CAS DU SENEGAL

Au Sénégal, la comparaison de la carte des isohyètes de la période 1951-1967 avec celle de la période **1968-1985** (figure n° 1) montre qu'un glissement s'est produit du Nord vers le Sud du pays correspondant à une baisse générale de la pluviométrie.

La figure n° 2 présente la moyenne des pluviométries annuelles de 10 localités représentatives de la zone sèche du Sénégal en fonction des années de 1953 à 1986. On constate qu'après un "coup de semonce" en 1968, une baisse de la pluviométrie annuelle s'est produite à partir de 1970. La moyenne **inter-annuelle** passe de 588 mm durant la "Période humide", à 410 mm durant la "Période sèche", soit une baisse de 178 mm correspondant à 30 % de perte. La comparaison statistique de ces deux moyennes indique qu'elles sont différentes de façon hautement significative ($\alpha > 1\%$). Par contre, la comparaison des **variances** des deux périodes montrent qu'elles ne sont pas significativement différentes. La variation inter-annuelle est donc la même au cours des deux périodes. Ceci indique que la baisse de la pluviométrie

Figure n° 2. • Moyennes des pluviométries annuelles de 10 localités représentatives de la zone semi-aride du SENEGAL eu fonction des années 1953 à 1986.



ne provient pas de **l'apparition** d'années extrêmement sèches, mais d'une détérioration générale de la pluviosité.

Cette régression est due : premièrement à la réduction de la longueur de la saison des pluies, appelée également "hivernage", deuxièmement à l'apparition, de plus en plus fréquente durant celle-ci, de périodes d'absence de précipitation.

**Tableau n° 1 : Pluviométrie minimale de la pluie de semis en fonction de
la région et de la date (d'après FOREST et al., 1982).**

Sites	Périodes de semis	Pluie de semis (mm)
LOUGA	1 ^{er} au 15 Juin	≥ 60
	16 au 30 Juin	≥ 30
	1 ^{er} au 20 Juillet	≥ 20
	Au-delà du 20 Juillet	≥ 15
BAMBEY	1 ^{er} au 15 Juin	≥ 40
	16 Juin au 15 Juillet	≥ 20
	Au-delà du 15 Juillet	≥ 15
NIORO du RIP	1 ^{er} au 10 Juin	≥ 40
	11 Juin au 10 Juillet	≥ 20
	Au-delà du 10 Juillet	≥ 15

1. Diminution de la durée de la saison des pluies

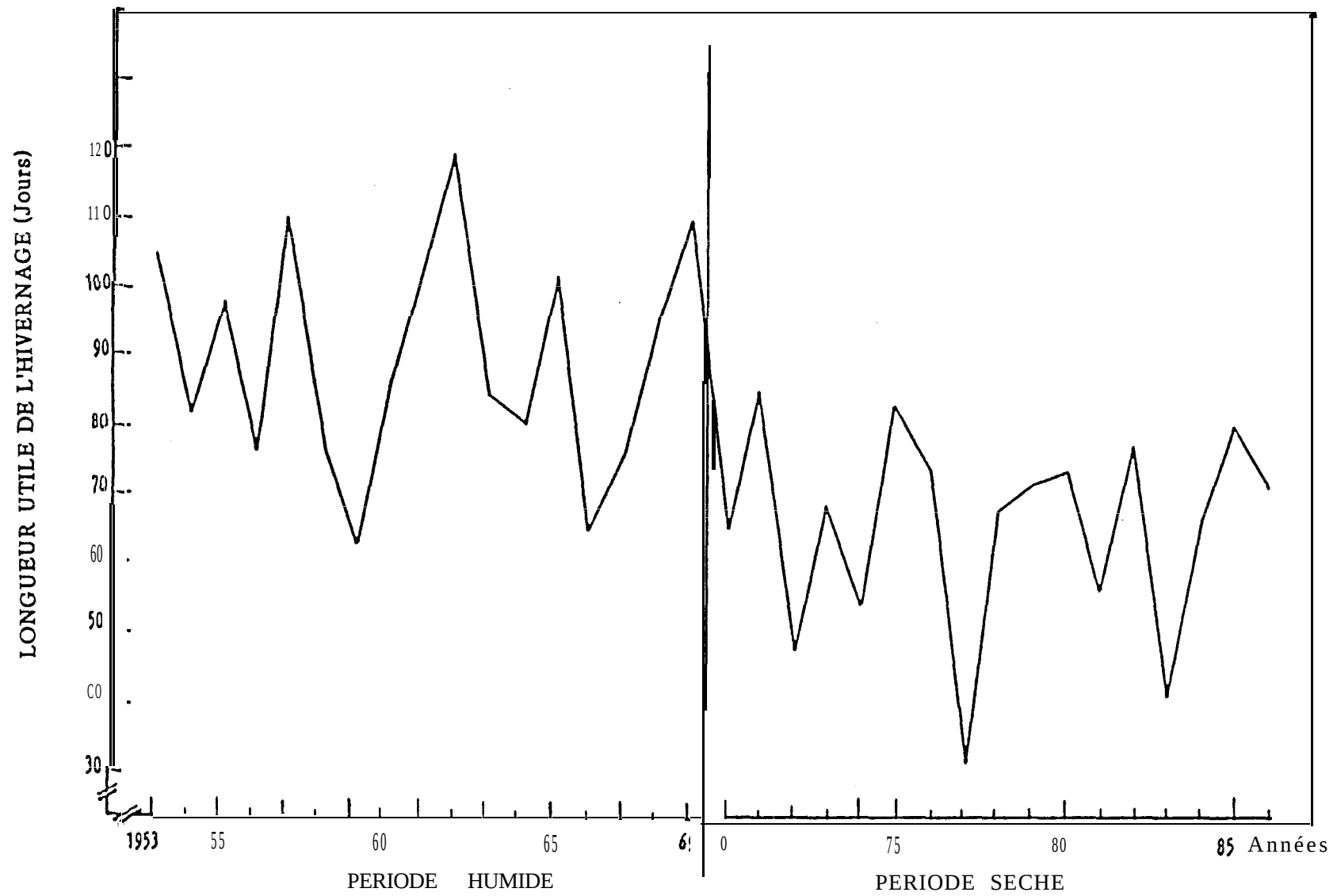
Dans la zone semi-aride du Sénégal, les pluviométries pluri-annuelles de 3 localités : Louga dans la région Nord, Bambey dans la région Centre-Nord et Nioro-du-Rip dans la région Centre-Sud (figure n° 1) permettent d'illustrer le phénomène de diminution de la durée de la saison des pluies.

Pour chaque localité, la “durée utile de l'hivernage” est suivie durant les 34 dernières années (1953-1986).

Nous avons défini la “durée utile de la saison des pluies” (KHALFAOUI et ANNEROSE 1987) comme étant la durée en jours entre “la première pluie de semis” et “la dernière pluie utile”.

- “La première pluie de semis” (FOREST et al 1982) est définie, en fonction du temps écoulé depuis le début possible de la saison des pluies, comme étant la quantité minimum de précipitations permettant d'obtenir, en semant après celle-ci, une bonne levée et installation de la culture. Cette notion importante ne concerne que les cultures telles que le sorgho, l'arachide, le niébé qui sont semées juste après une pluie et non le mil qui est semé “en sec” avant le début de l'hivernage. Chez cette culture, la notion de décision de semis en fonction des précipitations n'existe pas et la notion de “première pluie de semis” correspond alors à celle de “première pluie de réussite de semis en sec”. Les chances de réussite d'un semis diminuant à mesure qu'il a lieu tôt dans la saison, la pluviosité minimale de la pluie de semis sera d'autant plus élevée que l'agriculteur désirera semer tôt. Le tableau n° 1 a été établi par FOREST et DANCETTE (1982).
- “La dernière pluie utile” est définie comme étant la dernière précipitation qui participe à l'alimentation hydrique d'une culture semée sur la première pluie de semis.

Figure n° 3. - Longueur utile de l'hivernage à LOUGA en fonction des années 1953 à 1986.



A Louga (figure n° 3), un **racourcissement** de l'hivernage s'est produit à partir de 1970. La comparaison de la moyenne des durées utiles d'hivernage **durant** les années précédant 1970 avec celles à partir de 1970 montre que cette baisse, en moyenne de 25 jours, est significative ($\alpha > 1\%$). Par contre, la 'comparaison des **variances** des durées entre les 2 périodes indique qu'elles ne sont pas significativement différentes ($\alpha = 5\%$), donc que les durées utiles d'hivernage ne sont pas plus irrégulières à partir de 1970.

A Bambey (figure n° 4), la réduction de la durée utile de l'hivernage à partir de 1970, n'est significative qu'à $\alpha > 10\%$ et en moyenne de 10 jours entre la "période humide" et la "période sèche", sans modification significative de la régularité inter-annuelle.

A Nioro-du-Rip (figure n° 5), une chute brusque et significative ($\alpha > 5\%$) de la durée utile de l'hivernage se produit à partir de 1970. Elle est en moyenne de 12 jours, sans modification significative de la régularité inter-annuelle.

2. Périodes de sécheresse au cours de la saison des pluies

La deuxième cause de la baisse de la pluviométrie est l'apparition de périodes d'absence de précipitation de plus en plus longues et fréquentes en cours d'hivernage.

La pluviométrie à Bambey en 1984 est un exemple type (figure n° 6), la longueur de l'hivernage a été favorable puisqu'elle aurait permis à une variété de 120 jours de terminer son cycle. Par contre, deux périodes de sécheresse importantes ont eu lieu en cours de culture : la première de 15 jours, entre le 45e et le 60e jour ; la deuxième de 13 jours entre le 68e et le 81e jour.

Figure n° 4. - Longueur utile de l'hivernage à **BAMBEY** en fonction des années 1953 à 1986.

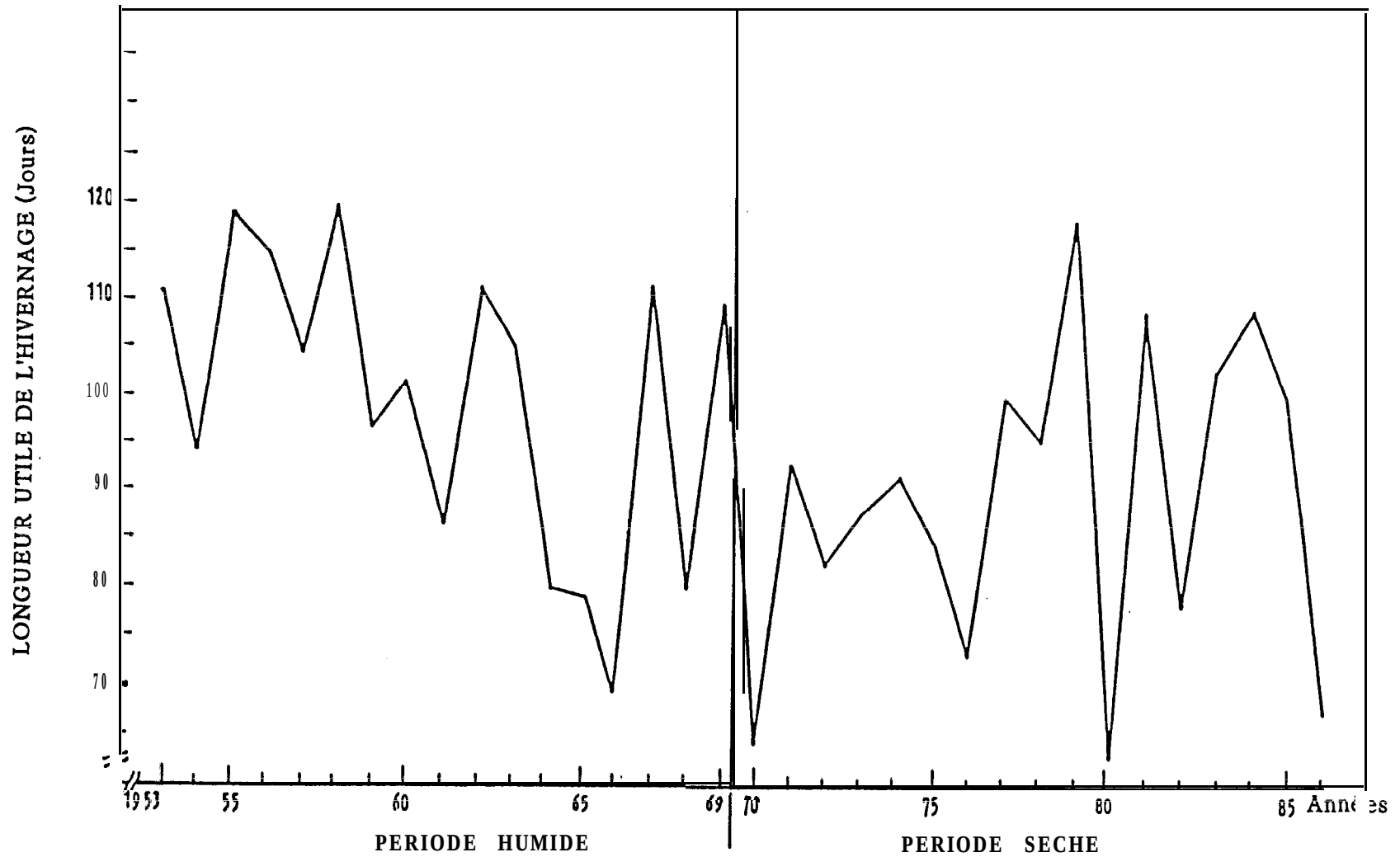
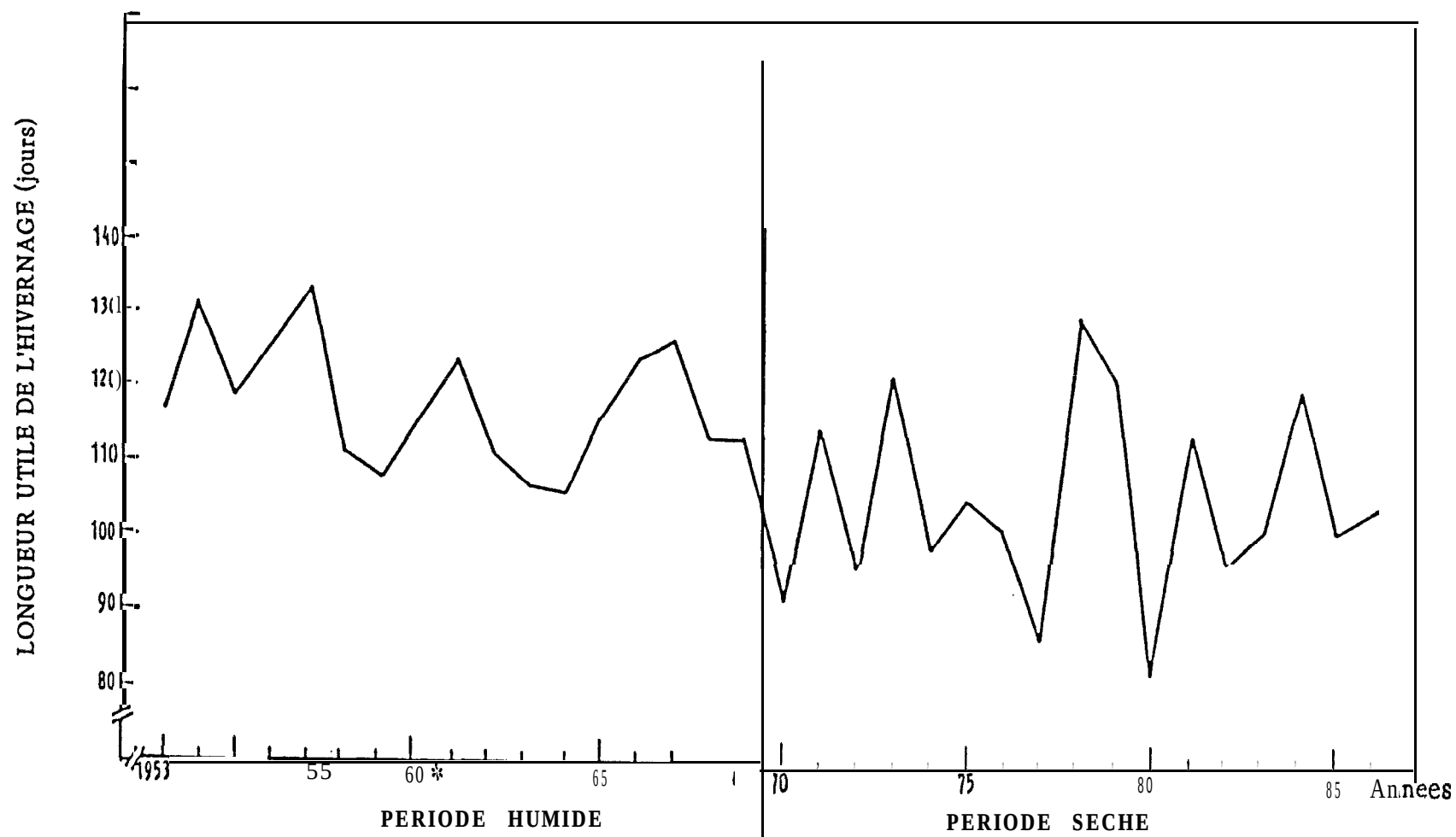
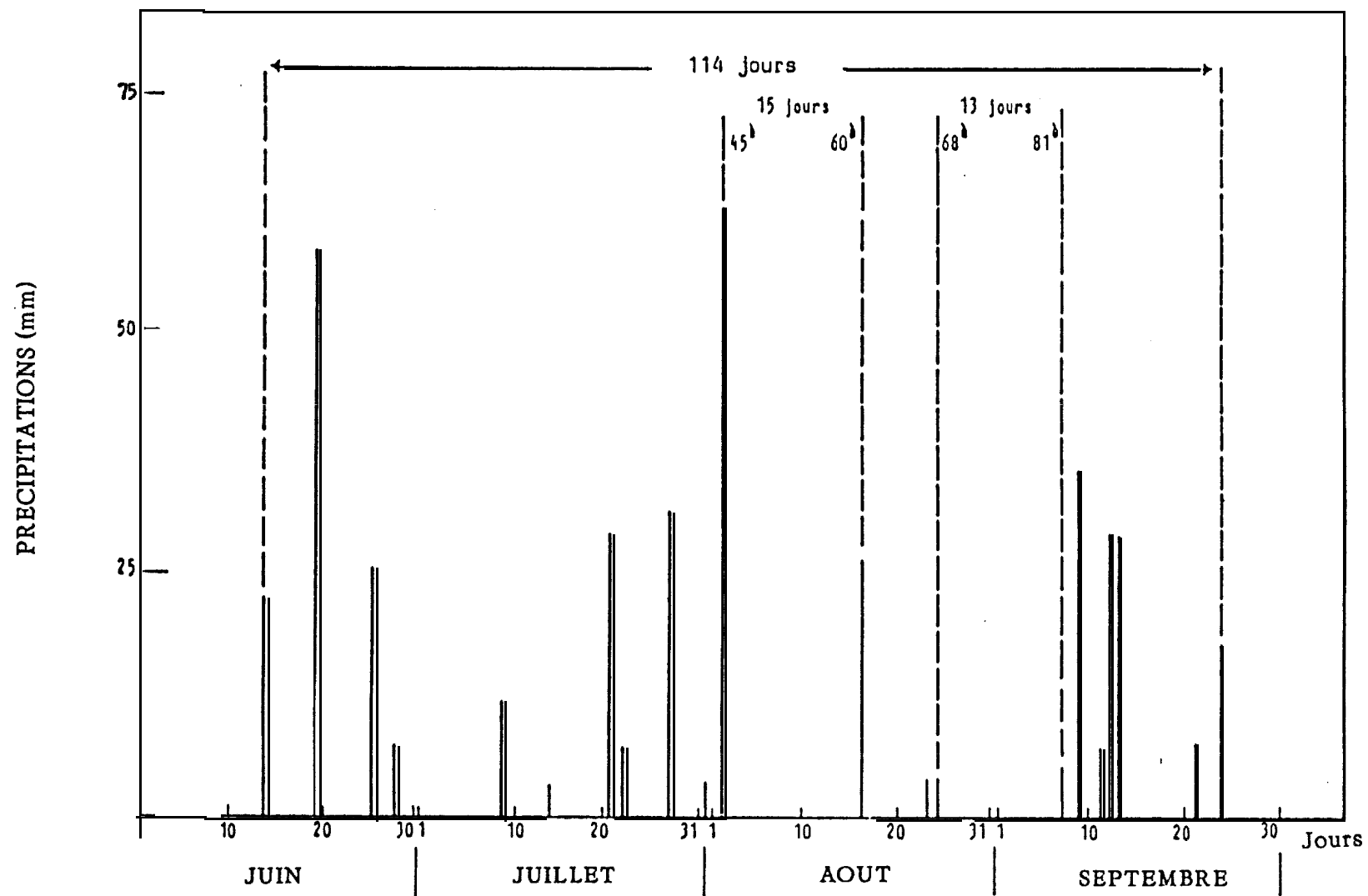


Figure n° 5. - Longueur utile de l'hivernage à NIORO-DU-RIP en fonction des années 1953 à 1986.



(*) : Donnée manquante.

Figure n° 6. - Pluviométrie de l'hivernage 1984 à BAMBEY.



C. ADAPTATION GENETIQUE DE LA LONGUEUR DU CYCLE DE LA PLANTE A LA DUREE UTILE DE LA SAISON DES PLUIES

I. PRINCIPE

Avant de **débuter** un programme d'amélioration, l'une des premières tâches du sélectionneur est de déterminer la longueur du cycle qu'il va chercher à conférer aux variétés à créer,

Ce choix est fait généralement de façon empirique. Nous avons établi une méthode simple, basée sur les **données** bioclimatologiques, permettant **d'évaluer** une longueur de cycle optimale par région et suffisamment générale pour pouvoir s'appliquer à toutes les cultures (**KHALFAOUI** et **ANNEROSE**, 1987). Cette méthode est à présent informatisée et peut être affinée pour chaque espèce en l'associant à un modèle de simulation du bilan hydrique des cultures tel que celui de **FOREST**.

Ce choix est **guidé** par un **principe** de base : il est généralement admis que toute diminution du cycle **entraîne** une baisse du potentiel de production. Afin d'optimiser la culture, la longueur du cycle doit donc **coïncider** le plus exactement possible avec celle de la saison des pluies.

La principale contrainte réside dans la fluctuation interannuelle importante de la longueur de l'hivernage qui rend difficile la **détermination** de la durée du cycle à adopter. Dans le cas des durées utiles des hivernages, durant la **période** 1953-1986 **pour** les villes de Louga, Bambey, et Nioro (figures n° 3, 4 et 5) les coefficients de variation sont respectivement de 24 %, 18 % et 13 %. On constate que plus on monte vers le Nord et plus la pluviométrie diminue, plus les variations interannuelles augmentent. Ceci constitue une des composantes de l'augmentation du **risque** climatique dans les régions Nord. Une optimisation est donc nécessaire qui consiste à fixer une certaine fraction d'années où le cycle doit : s'inscrire dans la saison des pluies, ce qui équivaut

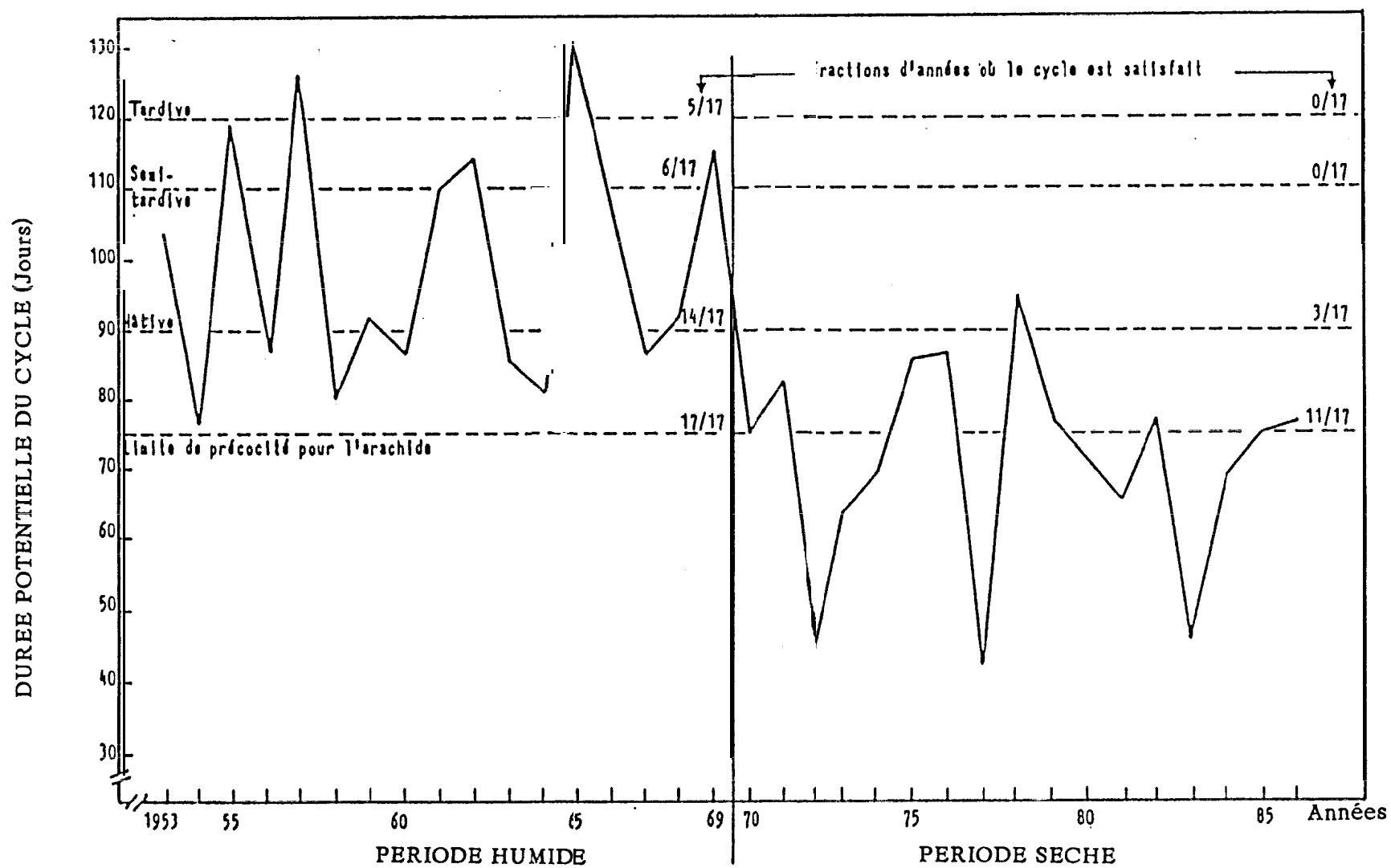
à choisir *une* probabilité de succès. Ce choix doit principalement tenir Compte de deux facteurs économiques :

- Au niveau individuel, la situation économique du cultivateur des pays en développement se caractérise par la faiblesse de son volant financier interannuel qui l'empêche de pouvoir spéculer sur un risque d'échec assez élevé, globalement plus productif, mais impliquant une fluctuation trop importante de son revenu annuel, notamment si la politique nationale de développement de l'agriculture est basée sur un crédit agricole qui lui impose des annuités.
- Au niveau national, la stabilité des marchés, donc des niveaux de production, est une priorité économique pour tous les pays, mais surtout pour ceux en développement où les circuits de traitement, de distribution et de commercialisation des produits agricoles, à mettre ou nouvellement mis en place, doivent être sécurisés du fait de leur "fragilité".

Ces deux facteurs économiques imposent de fixer un risque d'échec faible **et**, en conséquence, des cycles suffisamment précoces. Cela permettra également au cultivateur de sécuriser ses semis en se prémunissant contre les "faux-départs" d'hivernage, c'est-à-dire contre les semis effectués sur une première pluie abondante, mais précoce dans la saison, qui risque d'être **suivie** par une période d'attente avant le véritable début de la saison des pluies (FOREST et al.,1982). Ceci correspond à la prise en compte d'une "marge de sécurité".

La longueur du cycle doit également tenir compte du calendrier **cultural** en début et en fin d'hivernage qui représente pour le cultivateur une période "d'engorgement" des travaux. Des variétés de cycle légèrement inférieur à celui que la durée d'hivernage autoriserait pour la plupart des années, apporteront une souplesse de travail en permettant un échelonnement des semis et des récoltes. En outre, elles rendront possible la réalisation de labours

Figure n° 7. - Durée potentielle du cycle à LOUGA en fonction des années 1953 à 1986.



en humide qui, s'ils sont applicables, constituent une importante technique culturale d'économie et de valorisation de l'eau. Ceci correspond à la prise en compte d'une "marge de liberté technique".

Le décalage de semis de ces variétés par rapport au début de l'hivernage devra être déterminé de façon à maximiser les chances de réussite de la culture et à faire coïncider la fin de la maturation des variétés avec l'arrêt des pluies. Ceci permettra de limiter les risques de récolte durant les dernières pluies, ce qui rend l'exécution des travaux difficile, provoque des regerminations en terre dans le cas des variétés d'arachide non dormantes, et entraîne des détériorations de la récolte par attaques fongiques (DANCETTE, 1985).

II. DETERMINATION DE LA LONGUEUR POTENTIELLE DU CYCLE DANS LA ZONE SEMI-ARIDE DU SENEGAL

Nous avons défini la "longueur potentielle du cycle" comme étant égale à :

- La durée utile de la saison des pluies (**Chap. 1** p. 29).
- Plus le temps, à l'issue de la dernière pluie utile, pendant laquelle la réserve utile en eau du sol permet l'alimentation hydrique de la culture.
- Moins 5 jours correspondant à la "marge de sécurité" plus la "marge de liberté technique".

Les figures n° 3, 4 et 5, longueur utile de la saison des pluies en fonction des années allant de 1953 à 1986, sont reprises afin de remplacer le premier terme par la longueur potentielle du cycle (figures n° 7, 8 et 9).

Le temps d'utilisation de la réserve utile en eau du sol, à l'issue de la dernière pluie utile, est évalué à partir du cumul des pluies durant le dernier mois. On considère que durant ce mois l'évapo-transpiration de la culture est de l'ordre de 2 mm par jour, soit 60 mm pour l'ensemble du mois. Le total

Figure n° 8. - Durée potentielle du cycle à BAMBY en fonction des années 1953 à 1986.

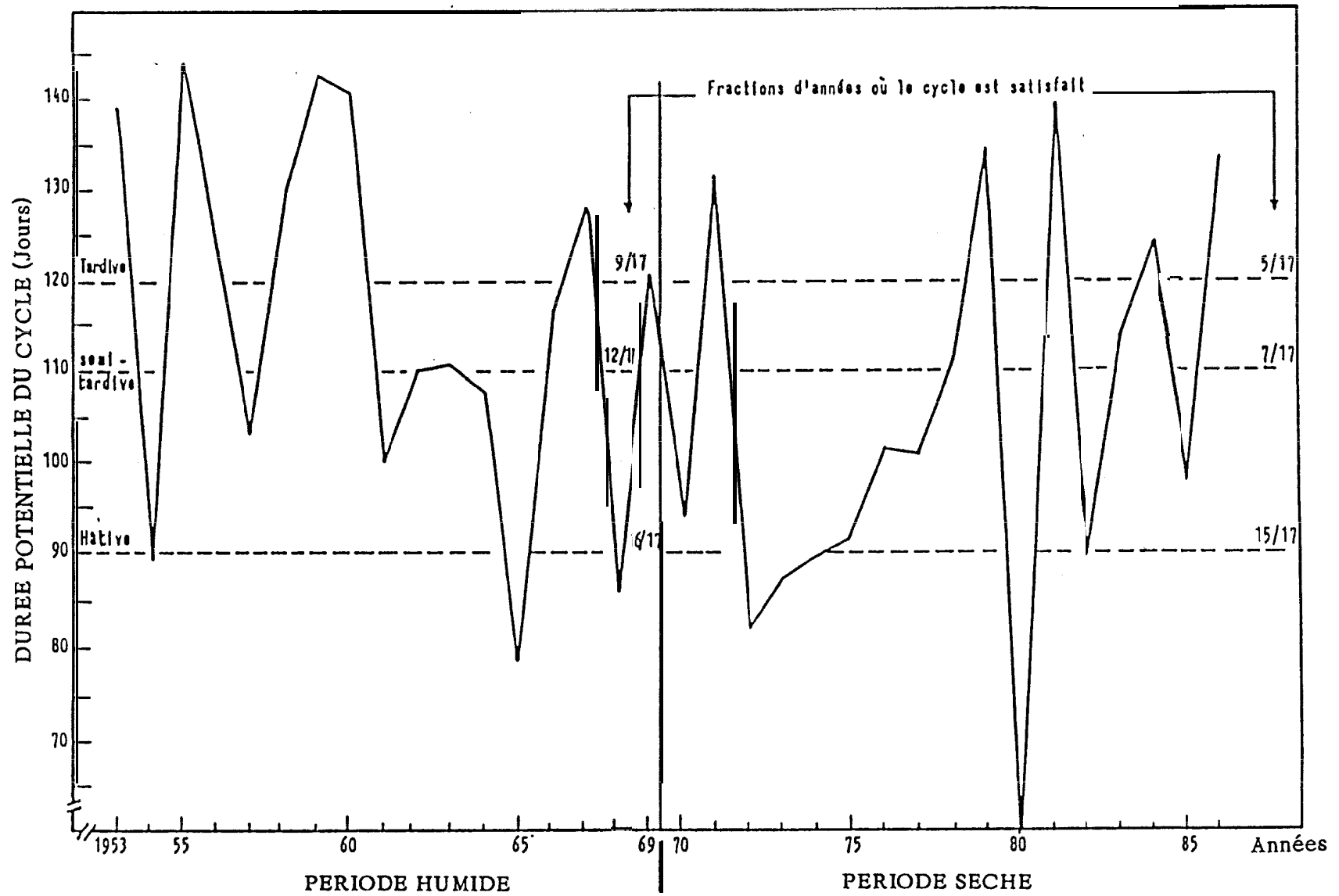
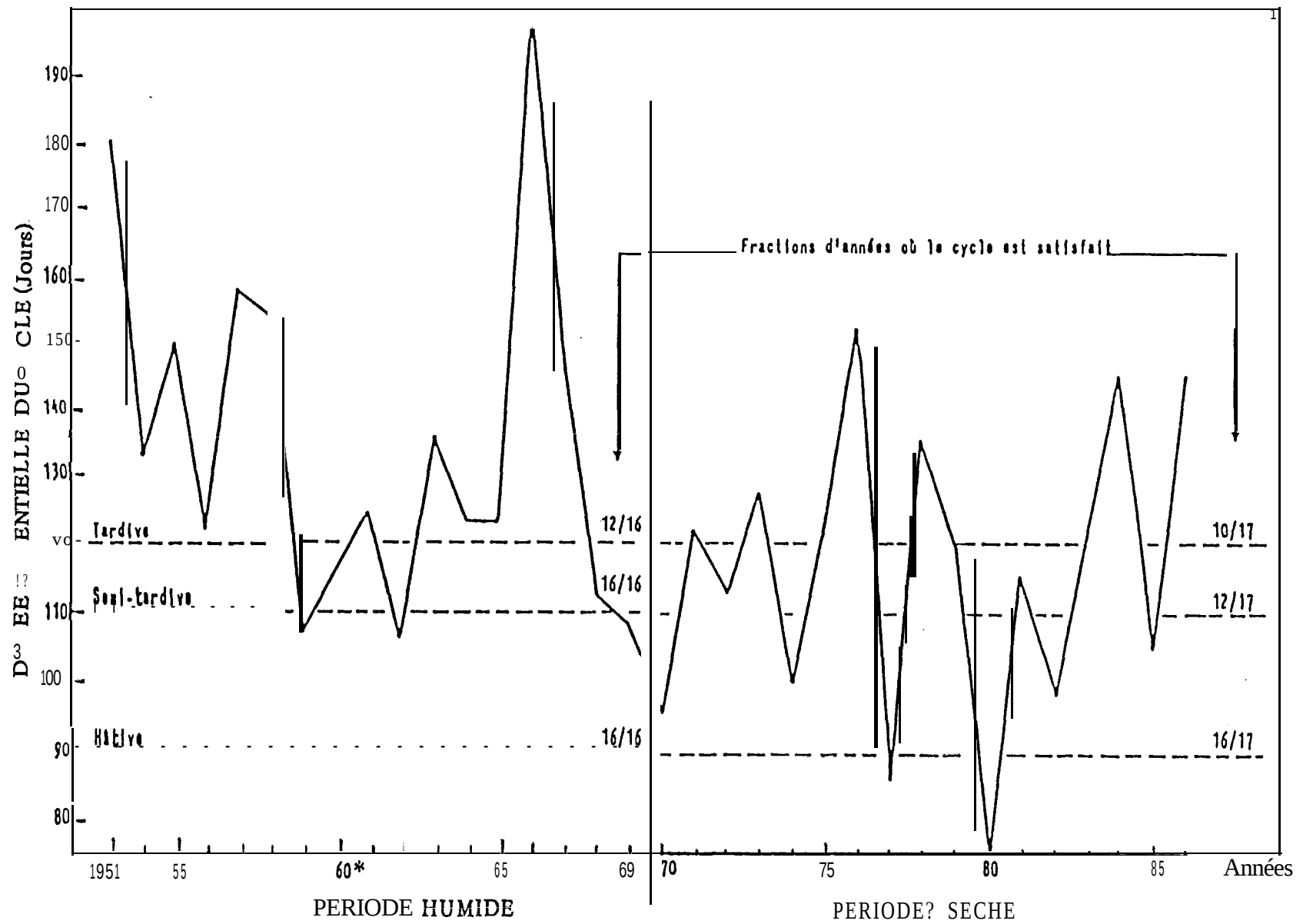


Figure n° 9. - Durée potentielle du cycle à NIORO-DU-RIP en fonction de-s années 1953 à 1986.



(*) : Donnée manquante.

Tableau n° 2. Adaptabilité de différents cycles en fonction des 3 régions de la zone semi-aride du Sénégal et des périodes 1953 - 1969 et 1970 - 1986 (pourcentage d'années où le cycle s'inscrit dans la longueur potentielle du cycle).

Régions	Cycles	1953 - 69	1970 - 86
Nord (Louga)	120	29 %	0
	110	35	0
	90	82	18
	75	100	65
	70	100	80
	60	100	82
Centre-Nord (Bambey)	-	-	-
	120	59	29
	110	71	41
	95	88	80
Centre-Sud (Niourou du Rip)	90	94	88
	-	-	-
	120	75	59
	110	100	71
	105	100	77
	90	100	94

pluviométrique durant le mois moins 60 mm, donne une évaluation de la réserve en eau disponible qui est consommée à raison de 3,5 mm par jour, la demande évaporative augmentant après les pluies.

- Soit : a = longueur utile de la saison des pluies
 b = nombre de jours pendant lesquels les réserves en eau du sol permettent l'alimentation hydrique de la culture
 c = total pluviométrique durant le dernier mois de l'hivernage
- On a : Longueur potentielle du cycle $= a + b - 5$ (en jours).
- Avec :
$$b = \frac{c - 60 \text{ mm}}{3,5 \text{ mm}} \text{ (en Jours)}$$

Etant donné la plasticité dont peut faire preuve une culture, notamment l'arachide, nous admettrons qu'une variété est capable de terminer son cycle sans préjudice, pour sa production, lorsque pour une année donnée la durée potentielle du cycle est inférieure jusqu'à 5 jours au cycle théorique de la variété.

Le tableau n° 2 résume l'adaptabilité de différents cycles dans les 3 régions de la zone semi-aride du Sénégal durant "la période humide" (1953- 1969) et la "période sèche" (1970-1986). Il met en évidence le net **racourcissement** que la sécheresse a imposé, à partir de la fin des années 60, aux cycles des variétés à vulgariser dans chaque région.

Les données pluviométriques de 14 localités réparties sur l'ensemble de la zone semi-aride du Sénégal permettent de dresser la carte des moyennes inter-annuelles des cycles potentiels durant la période sèche 1970-1986 (figure n° 10). Cette représentation ne permet pas de choisir le cycle à **rechercher**

Figure n° 10. - Carte des moyennes interannuelles des cycles potentiels durant la période 1970-1986 dans la zone semi-aride du SENEGAL (jours).

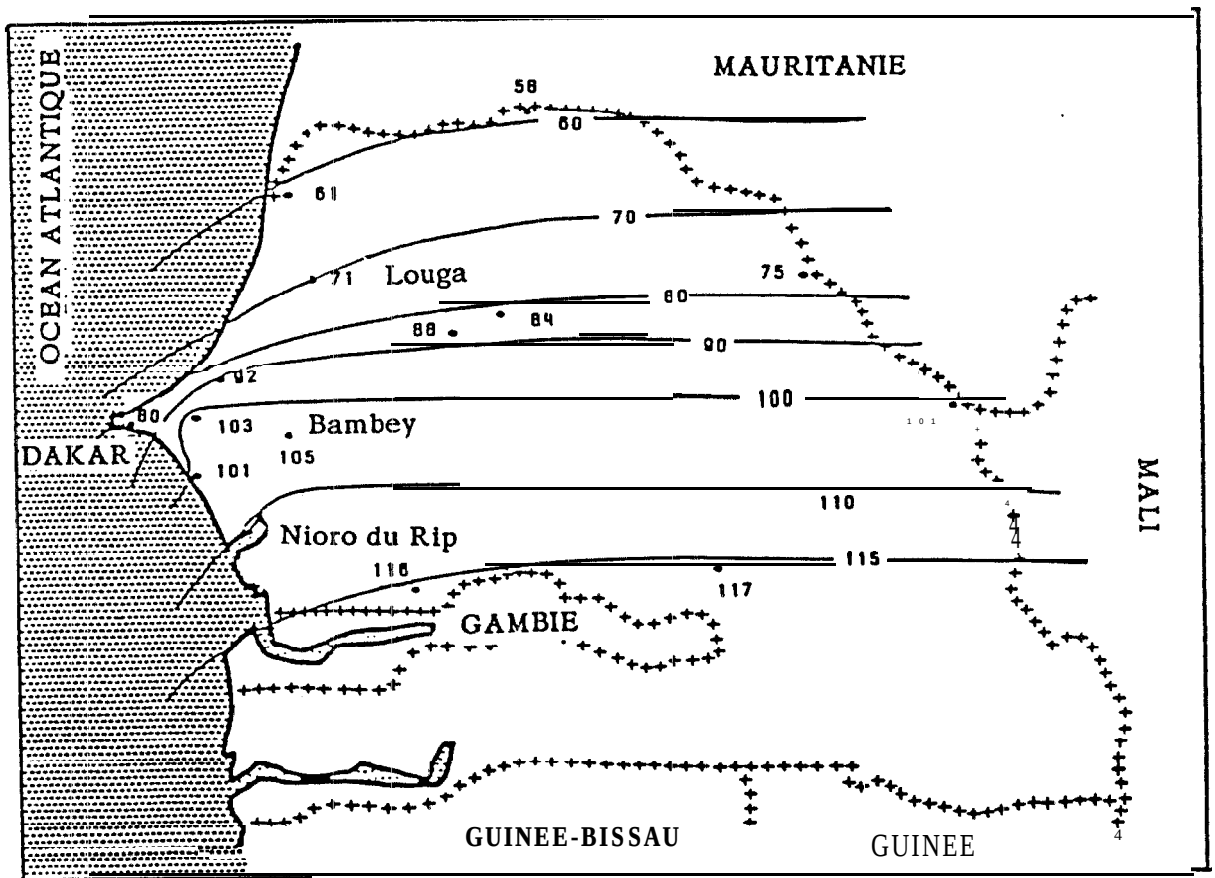
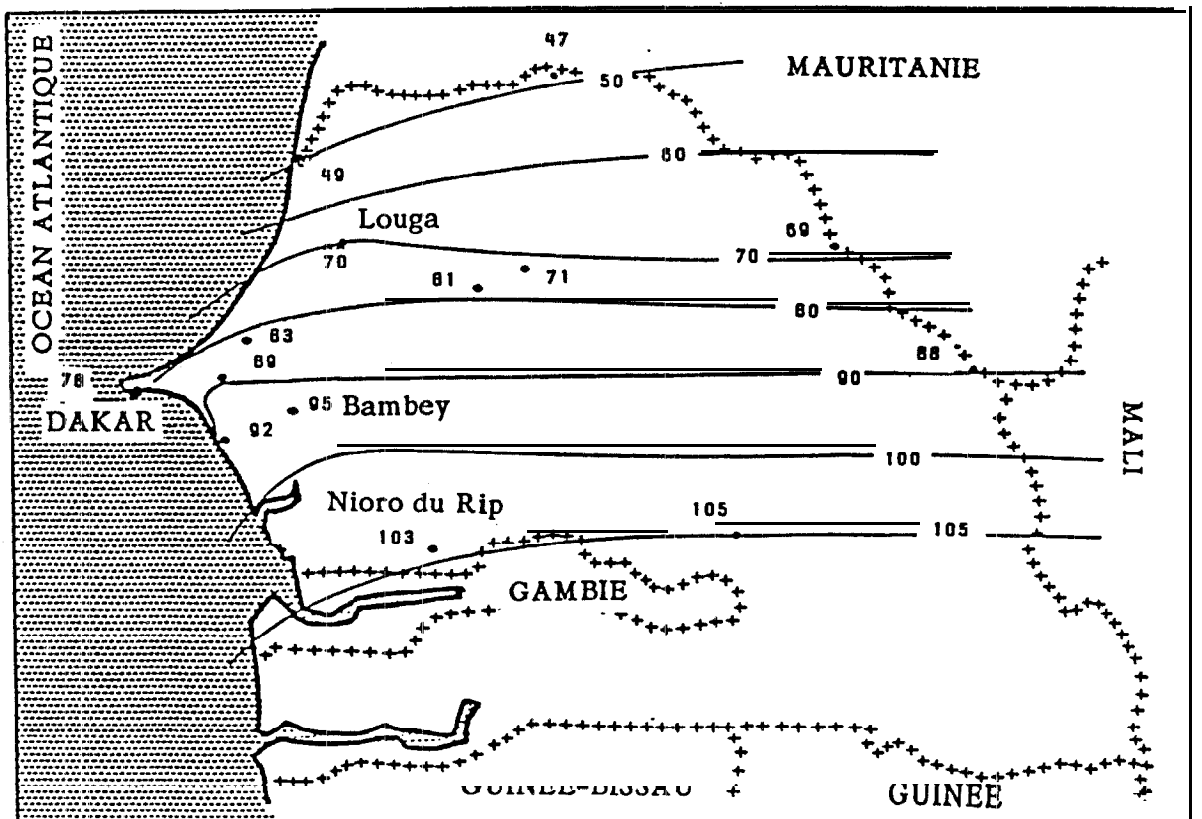


Figure n° 11. - Carte des longueurs de cycle satisfaites dans au moins 80 % des années de la période 1970-1986 dans la zone semi-aride du SENEGAL (jours).



en sélection pour les différentes régions, car elle n'intègre pas la probabilité de succès qui tient compte des variations inter-annuelles (**Chap. 1 p. 35**).

Le choix des cycles sera fait à partir de la carte de la durée des cycles satisfaits dans au moins 80 % des années, c'est-à-dire 14 années sur 17 de la période sèche (figure n° 11).

D.. AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION PHYSIOLOGIQUE
AUX PERIODES DE STRESS EN COURS DE CYCLE

I. PRINCIPES

La deuxième cause de la baisse de la pluviométrie dans les zones semi-arides, après la **réduction** de la durée de l'hivernage, se situe au niveau de la répartition des pluies qui comporte des périodes plus ou moins longues d'absence de précipitation en cours de culture.

Face à ces stress hydriques, la solution qu'offre la sélection est de créer des variétés adaptées à la sécheresse, capables de supporter ces périodes. Il existe pour **cela** deux approches, **l'une** est basée sur la productivité en **conditions** sèches et **l'autre** sur l'amélioration des caractères physiologiques d'**adaptation** à la sécheresse (KHALFAOUI, 1985; KHALFAOUI et ANNEROSE, 1987).

1. Sélection de l'adaptation à la sécheresse basée sur la productivité en conditions d'alimentation hydrique limitante

Jusqu'à présent, la plupart des progrès dans la sélection pour l'adaptation à la sécheresse ont été obtenus de façon indirecte, **c'est-à-dire** non pas en **évaluant** le degré d'**adaptation** physiologique des individus, puisque les moyens d'**investigation n'étaient** pas disponibles, mais en mesurant son influence sur **la** productivité en conditions naturelles comportant des périodes de stress hydrique, les génotypes les plus aptes à supporter ces périodes **étant** les plus productifs. Cette méthode s'apparente à la sélection naturelle. Elle en a l'efficacité, ses obtentions l'ont prouvé, mais également ses limitations qui **tiennent** essentiellement au manque de constance, à la fois quantitative et qualitative, de **la** pression de sélection **exercée** d'une génération à l'autre.

D'un point de vue **quantitatif**, l'intensité des sécheresses sévissant au cours des années est extrêmement variable pouvant même être nulle.

D'un point de vue qualitatif, la productivité étant sous l'influence de plusieurs facteurs environnementaux, sa réponse à la sécheresse subit l'interférence d'autres facteurs, parfois occasionnels telle qu'une attaque pathogène, qui rend difficile, voire impossible, le dépistage des génotypes adaptés. D'autre part, il est à présent établi que les conséquences sur la vie et la production de la plante **varient** suivant le stade de développement qui subit le stress. Or, selon les années, les périodes de sécheresse ne surviennent pas aux mêmes moments, donc aux mêmes stades ontogénétiques. 'Par conséquent, au cours des générations de la création variétale, la pression de sélection va se déplacer de mécanismes physiologiques d'adaptation à d'autres.

Ce manque de constance de la pression de sélection impose un progrès génétique aléatoire et donc lent qui explique en grande partie le "plafonnement" du progrès génétique par sélection auquel on assiste actuellement pour la plupart des espèces cultivées en zones semi-arides.

2. Sélection de l'adaptation à la sécheresse basée sur les mécanismes physiologiques d'adaptation

Les progrès de la physiologie dans la compréhension des mécanismes physiologiques impliqués dans l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées, offrent de nouvelles perspectives à l'amélioration génétique de ce **caractère**. En effet, elle permet, en portant **directement** sur ses mécanismes physiologiques, d'assurer, tout au long du programme de création variétale, une meilleure homogénéité de la pression de sélection en s'affranchissant en grande partie de l'interférence des autres facteurs environnementaux et, dans le cas où le stress est contrôlé, en maintenant son intensité et ses périodes d'intervention.

C'est cette deuxième approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse qui va être développée.

Tableau n° 3 : Caractères d'esquive du déficit hydrique

MECANISMES	INFLUENCE SUR LA PRODUCTION	REVERSIBILITE APRES LA LEVEE DU STRESS	FACILITE A SELECTIONNER	SECHERESSE OE		SE-CHERESSE EN COURS DE CYCLE		
				DEBUT OE CYCLE	FIN DE CYCLE	FAIBLES PLUIES REGULIERES	PERIODE D'ABSENCE DE PLUIE	
							SUR PHASE SENSIBLE	ALÉATOIRE
• Développement phénologique rapide : Précocité		N.R.	Pacile	+	+	0	0	0
• Décalage de la phase sensible dans le cycle	(-)	N.R.	Difficile	0	0	0	+	0
• Plasticité de développement	0	R	Pacile à difficile suivant espèces	+	-	0	+	+

Légende : - = influence négative

? = influence inconnue

R = réversible

+ = action efficace

() = non établie avec certitude

N.R. = non réversible

0 = sans influence

P. R. = partiellement réversible.

II. AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION A LA SECHE- RESSE EN FONCTION DE SES MECANISMES PHYSIOLOGIQUES

1. Physiologie de l'adaptation à la sécheresse

Un développement important étant consacré aux différents aspects de la physiologie de l'adaptation à la sécheresse dans la thèse de **D. ANNEROSE (1989)**, seules les grandes lignes sont présentées ici.

Ainsi que l'écrit AHMADI (1982) l'adaptation à la sécheresse "**apparaît** comme le résultat de nombreuses caractéristiques anatomiques, morphologiques, physiologiques et biochimiques constitutives ou inducibles qui interagissent pour permettre le maintien des processus de croissance et de développement dans des conditions climatiques et édaphiques appelées sécheresse".

Un certain nombre de classifications de ces différents mécanismes ont été élaborées. Nous retiendrons l'une des plus classiques, celle de **LEVITT (1981)**.

L'adaptation à la sécheresse y est décomposée en 3 facteurs : l'esquive, l'évitement et la tolérance, **ces** deux dernières constituant la "résistance" proprement dite.

Les mécanismes d'esquive tendent à permettre à la plante de ne pas subir les périodes de déficit hydrique, c'est-à-dire à lui permettre de réaliser l'ensemble de son cycle, ou tout au moins les phases essentielles pour la production, pendant les périodes d'alimentation hydrique favorables.

Les mécanismes d'évitement tendent à diminuer la portée du stress en assurant principalement une bonne gestion de l'eau : économie et utilisation maximum de l'eau disponible.

Les mécanismes de tolérance tendent à permettre à la plante de supporter les effets directs et indirects des stress hydriques.

Tableau n° 4. - Caractères d'évitement du déficit hydrique

Mécanismes	Influence sur la production	Inversibilité des stress	Facilité à sélectionner	Sécheresse de			Sécheresse en cours de cycle				
				Début de cycle (RU* limitée)	Fin de cycle		Fyl- b' es p' yles régu- liées (RU) illi- mée)	Périodes d'absence de pluie			
					RU en Prof.	RU illi- mée		Sur phase sensible		Aléatoire	
								RU en prof.	RU illi- mée	RU en prof.	RU illi- mée
1. Limitation des pertes d'eau											
- Surface foliaire réduite :				0	+	+	+	+	+	+	+
* Caractère constitutif :		NR	Facile								
* Caractère inductible :		PR	Facile								
taille feuilles			Difficile								
senescence foliaire											
- Conductance stomatique faible :											
* Fermeture stomatique rapide		R	Facile	+	+	0	+	+	+	+	+
plus réserves en glucides			Assez facile	0	+	0	+	+	+	+	+
* Taux de transpiration à pleine ouverture faible		NR	Facile	+	+	+	+	+	+	+	+
* Densité et taille des stomates :		NR	Facile	+	+	+	+	+	+	+	+
forte faible											
faible forte											
} suivant espèce											
Résistance cuticulaire											
Importante :	0	NR	Facile	+	+	+	+	+	+	+	+
Cuticule cireuse											
Cohésion du: cellules											
- Pubescence foliaire	0	NR	Facile	+	+	+	+	+	+	+	+
- Limitation du rayonnement absorbés :											
Surface foliaire réduite (cl-dessus)											
Réflexion importante :	(-)	NR	Facile	+	+	+	+	+	+	+	+
cuticule cireuse											
couleur feuill lage	a	R	Facile	+	+	+	+	+	+	+	+
* Mouvement des feuilles :											
f létrissement											
enroulement											
parahéliotropiques											
*****	+	NR	Facile	0	+	+	+	+	+	+	+
2. Absorption de l'eau											
- Développement racinaire :											
Vitesse de croissance		NR	Difficile								
Profondeur											
Densité racinaire											
faibles	1 à -			-	-	+	+		+		+
Importantes	* 1 à -			+	+	-			-		-
- Conductance racinaire :											
* Diamètre du: vaisseaux du xylème		NR									
Nombre de: vaisseaux du xylème			Assez facile								
faibles			Facile à diff.								
Importants			(espèce)								
				-	-	+	+		+	+	+
				+	+	-			-	+	-

* RU = Réserve utile.

Les tableaux n° 3, 4 et 5 présentent les différents mécanismes d'adaptation à la sécheresse suivant la classification de LEVITT en précisant :

- leur influence sur la productivité
- leur réversibilité
- leur facilité de sélection
- leur efficacité suivant les différents types de sécheresse que l'on peut rencontrer.

Ils reprennent le tableau de TURNER (1981) en complétant les mécanismes physiologiques et leur efficacité en fonction des types de sécheresse. Notre appréciation de leur influence sur la productivité et de leur facilité de sélection, diffère dans certains cas.

2. Approche intégrée de l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse en fonction des mécanismes physiologiques

Nous allons tenter de dégager les grandes lignes d'une méthodologie permettant de mettre sur pied un programme d'amélioration de l'adaptation à la sécheresse portant directement sur les caractères physiologiques.

Etablir une méthodologie c'est tout d'abord permettre de déterminer l'ensemble des contraintes que cet objectif impose. Pour cela, on définira les questions préalables à l'élaboration d'un tel programme, capables par leurs réponses de cerner ces contraintes.

Dans un deuxième temps, à partir des types de réponses que l'on obtient, on tentera de définir les méthodes de sélection adaptées.

Tableau n° 5. - Caractères de tolérance du déficit hydrique

Mécanismes	Influence sur la production	Réversibilité après la levée du stress	Facilité à Sélectionner	Sécheresse de		Sécheresse en cours de cycle		
				Début de Cycle	Fin de Cycle	Faibles pluies régulières	Périodes d'absence de pluies	
							sur phase sensible	aléatoire
• Germination à pression osmotique élevée	0	NR	Facile	+	0	+	0	0
• Tolérance à la dessiccation (et à la chaleur) : // Membranes protoplasmiques résistantes // Résistance des protéines enzymatiques (dont celles de la photosynthèse)	!	!	Facile	+	+	+	+	+
		NR	Difficile					
• Maintien de la turgescence : // Ajustement osmotique // Elasticité des tissus	0	R NR	Difficile	+	+	+	+	+
• Maintien de la Photosynthèse : // Quantité protéine/unité surface foliaire // Barbes	+	NR NR	Facile Facile	+	+	+	+	+
				0	+	+	+	+
• Maintien de la production en organe récoltés : // Modification de la partition des assimilats // Compensation des facteurs de production	+	(R) NR	Difficile Facile	0 0	+	+	+	+
• Modification du métabolisme (actions hormonales)	?	R	Difficile	+	+	+	+	+

2.1. Questions préalables à l'élaboration du programme d'amélioration

1. A quelle forme de sécheresse doit-on faire face ?

En fonction de l'espèce :

2. Quels sont les stades critiques d'intervention de la sécheresse dans la vie de la plante ?

3. Etant donné la réponse aux 2 premières questions, quels caractères physiologiques permettant l'adaptation à la sécheresse doit-on sélectionner et dans quel sens ?

4. Existe-t-il une variabilité génétique disponible pour ces caractères ?

si oui :

5. Quels tests d'évaluation à adopter pour les sélectionner ?

6. Quels géniteurs employer ?

7. Quelle est la génétique de ces caractères ?

Ces questions dépassent le domaine d'action propre au sélectionneur. Elles vont imposer une approche pluridisciplinaire. Le bioclimatologiste **définit** le type de sécheresse sévissant dans la région où doit être développée la variété. Au physiologiste revient le soin de déterminer les stades critiques du développement et les caractères physiologiques à travailler, ainsi que la mise au point des tests de criblage. L'évaluation de la variabilité génétique et le dépistage des meilleurs géniteurs incombent, dans l'idéal, au conservateur des ressources génétiques. Enfin, le sélectionneur se charge pour sa part, d'effectuer l'étude génétique des caractères retenus, de choisir les géniteurs les mieux adaptés et de mettre sur pied le programme de sélection. Pour que chaque réponse soit intégrée aux autres, l'information doit circuler entre les différents spécialistes.

A cet égard, il faut noter que c'est **un** manque de liaison **et** de souci d'intégration entre les disciplines qui sont responsables, en comparaison de l'avancement certain de la connaissance des mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse, du très petit nombre de travaux d'amélioration **génétique** qui ont été issus et, par **conséquent**, du retard qui a été pris.

2.2. Types de réponses et contraintes @elles imposent

Il existe différents types de sécheresse sévissant dans les zones de culture. Par exemple, pour une même durée de la saison des pluies et un même total limité de précipitations, celles-ci peuvent être réparties soit en **faibles** pluies fréquentes, soit en pluies plus importantes mais séparées par des périodes sèches. En fonction du type de sécheresse, les caractères physiologiques favorables diffèrent. L'idéotype à **rechercher** n'est donc pas le même. Dans l'exemple ci-dessus, la **capacité** à constituer des réserves en amidon sera inutile dans le cas des petites précipitations régulières, alors que pour le deuxième type de sécheresse, elle permettra aux plantes de survivre durant les périodes de stress hydrique. De même, pour un caractère adaptatif donné, l'expression favorable pourra être différente. Un système racinaire très profond sera avantageux pour aller puiser les réserves en eau du sol dans le cas de pluies importantes espacées, alors qu'un système superficiel très dense et bien développé latéralement sera adapté à de petites pluies régulières (HALL, 1979).

Le principal enseignement de la physiologie, dans le domaine de l'adaptation à la sécheresse, est d'avoir mis en évidence et précisé la complexité du phénomène. Ainsi, il existe non pas un stade critique dans la vie de la plante, mais plusieurs qui varient d'une espèce à l'autre (HALL, 1979; FISCHER, 1973; SLATY ER, 1973; TURK, 1979). De plus, l'adaptation à la sécheresse apparaît comme la résultante de l'intervention de plusieurs mécanismes plus ou moins **spécifiques** à chaque espèce. L'amélioration doit donc, pour être efficace,

porter sur un certain nombre de caractères complémentaires parmi ces mécanismes adaptatifs. Une fois définis, l'une des difficultés majeures est de fixer le niveau optimal de chacun des caractères (HALL, 1979), afin d'obtenir une réponse la "mieux balancée" possible, compatible avec un comportement agronomique correct.

Avant toute investigation supplémentaire, il importe de déterminer si les caractères choisis disposent d'une variabilité génétique suffisante, au niveau de l'espèce et des espèces apparentées, indispensable à la sélection. Ainsi, bien que l'on connaisse l'importance de la résistance foliaire à la transpiration dans les mécanismes physiologiques de réduction des pertes d'eau de la plante (JONES, 1979), AHMADI (1983) posent le problème de l'efficacité de la sélection appliquée à ce caractère chez le riz, où ils observent une variabilité génétique limitée.

Les tests de criblage, mis au point par le physiologiste, doivent répondre à un certain nombre de conditions : être reproductibles, non destructifs afin d'assurer une descendance aux individus retenus et capables d'évaluer rapidement un très grand nombre de plantes.. Ce nombre maximum constituera l'une des principales contraintes au programme d'amélioration puisqu'il va conditionner l'efficacité de la sélection.

La sélection naturelle et la sélection indirecte à partir du rendement ont eu pour effet de disperser les meilleures expressions aux divers caractères d'adaptation dans différentes sources génétiques. En effet, par leur processus même, tout progrès pour un certain nombre de caractères provoque une baisse de la pression de sélection sur l'ensemble des caractères adaptatifs, baisse d'autant plus grande, donc niveau d'autant plus faible, que le progrès est important et l'intensité de la pression de sélection variable. Par exemple, une bonne expression aux caractères d'évitement a tendance à entraîner une mauvaise expression à ceux de tolérance. Le cas du comportement

photosynthétique du blé est à cet **égard** très significatif. Il existe pour ce caractère deux types de variétés résistantes à la sécheresse : celles qui constituent des réserves préalables afin de supporter les périodes **sèches**, et celles qui ont la capacité de photosynthétiser même en condition de stress (HURD, 1974). C'est ainsi que les différentes sources génétiques ont, si l'on peut dire, "misé" sur **un** très petit nombre de caractères plus ou moins **aléatoirement** différents d'un génotype à l'autre. Le but de la sélection, telle qu'elle est envisagée ici, étant de cumuler le maximum de bonnes expressions aux caractères d'adaptation à la sécheresse, cela impose de multiplier le nombre de géniteurs et de les choisir pour leurs qualités complémentaires, d'où la nécessité d'un travail important de croisements. Les espèces sauvages apparentées seront à considérer avec attention, car elles possèdent souvent un bon niveau d'expression pour les caractères de rusticité.

Au niveau génétique, deux informations sont déterminantes. L'existence et la nature de6 corrélations entre les Caractères et l'hérédité de ceux assurant l'adaptation à la **sécheresse**.

L'existence **et** la nature des relations éventuelles liant **les** caractères d'adaptation, et, entre ceux-ci et: certains caractères agronomiques, vont conditionner la conduite du programme d'amélioration. Ces dépendance6 qui peuvent être évaluées par la mesure des corrélations ou par analyse factorielle de correspondance ou en composantes principales, vont : soit faciliter la **sélection** lorsqu'elles sont positives, par exemple chez le riz pluvial entre les deux caractères d'adaptation suivants: système racinaire profond à racines de diamètre important plus ou moins ramifiées et tallage faible (AHMADI, 1983), soit la compliquer lorsqu'elles sont négatives. Dans ce cas, on déterminera si cette dépendance: est d'ordre génétique ou physiologique. Si elle est génétique, on peut espérer rompre la liaison par recombinaison génétique. Si elle est **physiologique**, la rupture est impossible. Le seul recours devient la recherche

du meilleur équilibre possible entre les facteurs de l'antagonisme. C'est le cas dans la liaison fonctionnelle entre, d'une part la limitation de la transpiration par fermeture des stomates, et d'autre part, la baisse de l'activité photosynthétique et l'échauffement des tissus foliaires qui peut entraîner la rupture des membranes protoplasmiques. On sait également que les caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse présentent un coût fonctionnel pour la productivité. Par conséquent, cela impose lors de l'amélioration génétique de ne pas limiter la sélection aux caractères d'adaptation, mais également de maintenir une pression de sélection en faveur de la productivité sous peine d'aboutir à la création de cultivars très résistants, mais de productivité médiocre.

L'étude de l'hérédité des caractères d'adaptation, renseignera sur leur degré de complexité génétique, c'est-à-dire sur le nombre et le mode d'action des gènes intervenant dans leur expression. Plus les caractères seront génétiquement complexes, plus leur héritabilité sera faible et la tâche du sélectionneur difficile. Jusqu'à présent de très rares études génétiques ont été réalisées sur les caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse.

2.3. Utilisation de tests de criblage physiologiques dans le programme de sélection

L'utilisation des tests physiologiques de criblage peut prendre deux voies. Dans les deux, ils servent tout d'abord à choisir les meilleurs géniteurs vis-à-vis des caractères adaptatifs jugés fondamentaux dans les conditions de sécheresse rencontrées. Ensuite, deux options se présentent :

Dans la première, l'amélioration est conduite par sélection indirecte sur la productivité en condition de stress hydrique et les lignées stabilisées sont criblées à l'aide de tests physiologiques. Cette démarche s'impose lorsque

les tests sont destructifs **ou** trop “lourds” pour pouvoir être appliqués à grande **échelle** ou encore lorsqu'ils ne sont pas assez sélectifs pour pouvoir juger un **génotype** sur un seul exemplaire, comme c'est le cas en début de ségrégation où chaque individu est génotypiquement unique, enfin lorsque les moyens disponibles sont limités. En plus des limitations de la sélection indirecte, **précédemment** citées, l'inconvénient majeur de cette première voie est de faire intervenir les tests physiologiques lorsque tout est **génétiquement** joué. Ils ne participent pas au “façonnement” des génotypes. Cette approche peut **être** illustrée par le travail réalisé au Sénégal par **MAUBOUSSIN** et **GAUTREAU** sur l'arachide qui à partir de tests tels que : germination à pression osmotique élevée, résistance à la chaleur, transpiration relative, potentiel hydrique foliaire, menés sur des lignées ayant montré un bon comportement agronomique dans les essais multilocaux, ont permis de participer à la révélation des **cultivars** actuellement vulgarisés dans la zone semi-aride du Sénégal.

Dans la deuxième voie, la sélection va être menée à l'aide de tests **physiologiques**. Ainsi que nous l'avons vu, son avantage est d'assurer une meilleure homogénéité de la pression de sélection au cours des générations du programme de sélection. Très peu de travaux relèvent de cette démarche. On peut citer ceux de BLUM et al., sur le sorgho en Israël, de **VIEIRA** da SILVA et al., sur le coton au Brésil, de O'TOOLB et al., sur le riz aux Philippines et de JOHNSON et al., sur les espèces herbacées pérennes aux U.S.A.

2.4. Méthodes de sélection

Les méthodes classiques de création variétale (généalogiques, BULK, SSD...) chez les espèces autogames et allogames auront une portée limitée sur un caractère aussi polygénique que l'adaptation à la sécheresse, car elles **présentent** deux inconvénients majeurs. Elles font intervenir :

- un nombre limité de **géniteurs**, le plus souvent deux, rarement plus de trois, ce qui limite le nombre **d'allèles** favorables disponibles.

- un nombre limité de recombinaisons efficaces puisque l'on tend rapidement vers l'homozygotie ce qui limite les chances de réunir dans un même génotype les allèles favorables en une bonne balance interne.

Ces méthodes doivent être réservées au cas où un très petit nombre de caractères auront été **définis** comme déterminants pour l'adaptation à la sécheresse de l'espèce travaillée.

La sélection récurrente (**DEMARLY, 1977**) présente, grâce à une succession de cycles de brassages génétiques des meilleurs individus, trois avantages majeurs :

- elle assure un progrès **constant** et prolongé, en évitant les pertes de variabilité intéressante
- elle augmente la fréquence des allèles favorables dans la population
- elle multiplie les recombinaisons génétiques.

Les deux derniers points Concourent à augmenter la probabilité de réunir les allèles favorables en un même génotype.

Lorsque le niveau atteint est jugé suffisant, chaque population peut être le point de départ d'une méthode classique de création variétale.

La sélection récurrente, préalable aux méthodes classiques, est une voie d'amélioration exigeante en temps et en moyens, mais souple d'utilisation. En effet, elle permet :

- de concilier l'amélioration à long et à moyen termes
- d'être "entretenu" par des apports contrôlés de variabilité génétique nouvelle
- d'être "gelée" momentanément si la priorité est mise sur l'extraction de variétés à partir de la population améliorée.

Le travail préalable, déterminant pour la réussite d'un programme de sélection récurrente, est la création de la population de départ à base génétique large. Pour cela, les géniteurs retenus peuvent servir de parents initiaux à un schéma de croisements "en pyramide" ou "en cercle" (**DOUSSINAULT, 1981**).

L'avantage de ces **deux** méthodes, par rapport à des croisements au hasard, est de créer une **population** constituée d'individus aux génotypes parfaitement **équilibrés** entre les différents parents de départ.

Il existe diverses méthodes de sélection récurrentes qui diffèrent selon le mode de croisement de l'espèce sélectionnée, manuel ou par **stérilité** mâle, et selon la structure génétique des variétés vulgarisées (DEMARLY, 1977 ; GALLAIS, 1977, **1978a, 1978b**).

L'inconvénient majeur d'un programme d'amélioration variétale basé sur la sélection récurrente est, comme tout travail de fond, l'obtention à long terme du progrès maximum. Mais cette contrainte s'impose d'elle-même lorsque l'objectif poursuivi **est l'amélioration** d'un caractère faisant intervenir de façon **aussi** globale et intégrée la physiologie de la plante. Pour un tel caractère, toute amélioration à court terme ne peut être que limitée.

E. PLACE DE L'AMELIORATION GENETIQUE DANS LE CADRE D'UNE LUTTE INTEGREE CONTRE LA SECHERESSE

La lutte contre la sécheresse, quel que soit le moyen utilisé, participe de deux principes complémentaires :

- 1) économiser l'eau
- 2) mieux utiliser l'eau disponible :
 - soit en augmentant son efficience, c'est-à-dire la production par unité d'eau **utilisée** ;
 - soit en ayant accès à une fraction d'eau non exploitée.

La sélection doit débiter par le choix des espèces les mieux adaptées à la mise en culture dans une région donnée. Les conditions environnementales évoluant, nombre de cultures locales traditionnelles perdent peu à peu leur adéquation au milieu et, la plupart du temps, sans que de nouvelles espèces mieux adaptées ne viennent rapidement les remplacer. On ne peut que **constater** le conformisme des pratiques agronomiques qui se limitent à un petit nombre de cultures, alors que la variabilité génétique interespèce disponible pour l'adaptation à la sécheresse est très riche. De modernes "Parmentier" font défaut qui feraient évoluer les habitudes culturelles et techniques. En second lieu, la sélection joue sur la **variabilité** intraespèce, afin d'adapter les cultures aux modifications climatiques.

D'autres méthodes de lutte existent (**CIRAD/ISRA 1985**), dont le niveau actuel d'application et d'efficacité est variable. On en distingue quatre, outre la sélection :

- Les techniques culturales
 - L'amélioration et la gestion des terroirs
 - L'irrigation
 - Les systèmes agraires.
-

L'amélioration **génétique** ne peut jouer au mieux son rôle, donc être efficace, que dans la mesure où elle est intégrée aux autres méthodes de lutte en **un** ensemble cohérent. Son **avantage** fondamental, par rapport à ces dernières, est: de faire porter l'essentiel de l'effort de changement, non pas sur l'agriculteur, mais sur les organismes de recherches et semenciers. En effet, **dans** la mesure où la sélection a été menée de manière à ne provoquer que peu - ou pas - de modification des habitudes et de **surcoûts** techniques et financiers, la vulgarisation d'une nouvelle variété présentant une plus-value se fait aisément auprès des cultivateurs.

CHAPITRE 11

**APPLICATION AU CAS DE L'AMELIORATION
GENETIQUE DE L'ADAPTATION A LA
SECHERESSE DE L'ARACHIDE DESTINEE
A LA ZONE SEMI-ARIDE DU SENEGAL**

Tableau n° 6 : Classification Taxonomique du Genre *Arachis*
(nomina nuda).

Sections	Séries	Niveaux de ploïdie	Nombres d'espèces décrites
I. <i>Arachis</i>	1. <i>Annuae</i> 2. <i>Perennes</i> 3. <i>Amphiplaides</i>	2n 2n 4n	5 6 2
II. <i>Erectoides</i>	1. <i>Trifol iolatae</i> 2. <i>Tetrafoliolatae</i> 3. <i>Procum bensae</i>	2n 2n 2n	2 4 2
III. <i>Cau 1 orhizae</i>		2n	2
IV. <i>Rhizomatosae</i>	1. <i>Prorhizomatosae</i> 2. <i>Eurhizomatosae</i>	2n 4n	1 2
V. <i>Extranervosae</i>		2n	5
VI. <i>Ambinervosae</i>		2n	
VII. <i>Triseminalae</i>		2n	1

Tableau n° 7 : Classification taxonomique de l'espèce *A. Hypogaea L.*

Sous-espèces	Variétés	Types cultivés
<i>Hypogaea</i>	<i>Hypogaea</i> <i>Hirsuta</i>	Virginia Peruvian / Runner
<i>Fastigiata</i>	<i>Fastigiata</i> <i>Vulgaris</i>	Valencia Spanish

A. PRÉSENTATION DE L'ARACHIDE

1. TAXONOMIE, ORIGINES, GENETIQUE ET REPRODUCTION

Le genre *Arachis* appartient à la famille des Légumineuses, la sous-famille des Papilionacées, la tribu des Arachidinées (**Aeschynumeneae**) et la sous-tribu des Stylosanthinées (Stylosanthinae) (CHEVALIER 1934).

Il comprend plus de 60 **espèces** annuelles ou pérennes dont seul 32 sont décrites, réparties en 7 sections subdivisées pour certaines en séries (GREGORY et al, 1973, 1980 ; KRAPIVICKAS, 1973 ; RESSLAR, 1980) (tableau n° 6).

La section *Arachis* se compose de 3 séries. Deux sont **diploïdes** : *A. Annuae* et *A. Perennes* , et une amphiploïde : *A. Amphiploides* . Celle-ci comportent deux espèces : *A. Monticola* et *A. Hypogaea* L.

Chez *A. Hypogaea* on **distingue** 2 sous-espèces : *Hypogaea* et *fastigiata* composées chacune de 2 variétés botaniques, respectivement : *hypogaea*, *hirsuta* et *fastigiata*, *vulgaris* (tableau n° 7). Elles constituent l'arachide cultivée.

Le centre de diversité primaire du genre *Arachis* a été localisé **dans** le **Mato** Grosso au Brésil où sont représentées la plupart des sections du genre.

Le centre d'origine de l'arachide cultivée, dont les premières **preuves** archéologiques datent de 2 000 à 3 000 ans Avant J.C. au Pérou, est situé dans la région qui couvre le Sud de la Bolivie et le Nord-Ouest de l'Argentine. A partir de cette zone, des axes d'extension et de diversification se sont propagés vers le Pérou, l'Ouest et le Nord-Est brésiliens, qui correspondent à différents centres de diversité secondaire, couvrant des régions de conditions pluvieuses à semi-arides.

Vers le début du 16^e siècle, les Portugais ont introduit l'arachide, à partir du Brésil, sur la côte Ouest de l'Afrique, puis vers la côte Sud-Ouest de l'Inde. A la même époque, à partir du Pérou par le Mexique et en utilisant la voie pacifique, les Espagnols l'introduisaient aux Philippines d'où la culture s'étendit

à la Chine, au Sud-Est asiatique, à l'Australie et aux côtes Est de l'Inde et de l'Afrique. Cette migration, orientale et occidentale, a permis la création de 2 zones de diversité tertiaire : en Afrique de l'Ouest, principalement pour la variété Virginia, et en Asie, principalement pour les variétés Spanish et Valencia.

Le genre *Arachis*, en général, et l'arachide cultivée « *A. Hypogaea* L. », en particulier, se caractérisent donc par une très importante **variabilité** génétique dont les représentants **couvrent** des aires géographiques aux conditions écologiques extrêmement variées.

Le nombre chromosomique de base du genre *Arachis* est 10. Ses **espèces** sont diploïdes excepté 4 d'entre elles qui sont tétraploïdes, dont *A. Hypogaea* L. qui est considérée comme un allopoloïde. Elle a malgré tout, une hérédité essentiellement diploïde.

Les croisements intra-section sont réalisables. Par contre, ceux inter-section le sont beaucoup plus difficilement.

Le mode de reproduction de *A. Hypogaea* L. est autogame pratiquement strict : **0,1 %** d'allogamie pour la variété botanique **Virginia**, et 1 à **2,5 %** pour les variétés Spanish et Valencia. Les variétés vulgarisées sont des lignées pures, et pour les populations de pays des mélanges de lignées pures.

L'arachide a la particularité d'avoir une fructification souterraine. La floraison débute entre le **19e** et **25e** jour après le semis, dans les conditions de l'Afrique de l'Ouest. Après la fécondation de la fleur, la base de l'ovaire au niveau de la tige, s'allonge pour former un gynophore dont l'extrémité s'enfonce dans le sol avant de former une gousse.

Figure n° 12 : Répartition mondiale de la production d'arachide
(19 à 20 millions de tonnes/an).

	Pays divers	(14 %)
	Afrique	(27 %)
3e producteur	U.S.A.	(9 %)
2e producteur	Chine	(20 %)
1er producteur	Inde	(30 %)

II. IMPORTANCE DE LA CULTURE

Ces dernières années, la production mondiale d'arachide s'est maintenue à un niveau stable de l'ordre de 19 millions de tonnes par an, ce qui représente environ 19 millions d'hectares cultivés, Les principaux pays producteurs **sont** : l'Inde, la Chine, et les U.S.A. qui assurent à eux seuls plus de 60 % de la production mondiale. L'Afrique, pour sa part, représente 27 % de cette production, contre **58** % à l'Asie et 12 % aux Amériques (figure n° 12).

. 90 % de la production mondiale provient des pays en développement, dont 70 % en zone semi-aride, ce **qui** représente 11 millions de tonnes sur 14 millions d'hectares, avec des rendements moyens très variables d'un pays à l'autre ; par exemple : 1 **500 kg/ha** au Brésil, 800 à 1 000 **kg/ha** en Inde et au Nigéria, et 700 **kg/ha** au Sénégal et au Zaïre.

En Afrique (BOCKELEEE, 1986), la culture de l'arachide est en presque totalité le fait de petites exploitations familiales. Plus de la moitié de la production est **consommée directement** sans être pressée pour extraire l'huile. Elle est alors employée soit dans des plats cuisinés, soit grillée, soit bouillie en vert. Le reste de la production est trituré, afin d'en extraire l'huile. Une partie, qui peut atteindre près de 40 %, l'est de façon artisanale au niveau du village, les tourteaux entrant alors dans l'alimentation sous forme notamment de semoule. Le reste est traité par les grandes huileries industrielles et les tourteaux sont exportés pour l'alimentation du bétail.

La place importante qu'occupe l'arachide parmi les cultures **africaines**, notamment dans les **pays** de la zone Soudano-Sahélienne, tient à ses qualités alimentaires et agronomiques.

D'un point de vue alimentaire, c'est une protéolégumineuse possédant une valeur énergétique et nutritionnelle importante qui lui permet de jouer un rôle essentiel dans l'alimentation des populations productrices et également

un rôle industriel, donc économique majeur au niveau national, par son débouché sur le marché agro-alimentaire international.

D'un point de vue agronomique, ses faibles exigences nutritionnelles **et** hydriques en font une des rares cultures adaptées aux régions aux sols relativement pauvres et à pluviométrie limitée. C'est une légumineuse dont la symbiose avec les **rhizobiums** permet la fixation de l'azote atmosphérique et l'économie de coûteux engrais azotés. Ceci en fait une excellente culture de rotation avec les céréales. L'arachide est également une culture fourragère de première importance pour l'alimentation du bétail, donc pour l'intégration agro-pastorale qui, dans les régions à pluviométrie défavorable, est l'une des seules façons pour **le** paysan de maintenir son activité agricole à un niveau économiquement viable.

B. ADAPTATION GENETIQUE DE LA LONGUEUR DU CYCLE CHEZ L'ARACHIDE

Le problème de la réduction de la durée de la saison des pluies dans la zone semi-aride du Sénégal (Chap. 1 p. 29) conduit à réviser les objectifs de longueur de cycle et de **dormance** des variétés à sélectionner pour cette zone selon la méthode présentée au chapitre I.C. (p. 35).

I. VARIABILITE GENETIQUE DISPONIBLE

En zone semi-aride tropicale, la variabilité génétique disponible en collection pour la longueur du cycle, va de 75 à 150 jours chez l'arachide. Les **cultivars** vulgarisés vont de 90 à 120 jours, les variétés de cycle inférieur à 90 jours étant agronomiquement médiocres, et ceux de plus de 120 jours réservés aux zones pluvieuses.

Les variétés dénommées "hatives" vont de 75 à 95 jours. Elles correspondent aux variétés botaniques Spanish et Valencia. Les "semi-tardives", de 95 à 110 jours, et les "tardives" de 120 à 150 jours, se classent dans la variété botanique Virginia dont les graines à la récolte sont dormantes. Les hatives ne présentent pas de **dormance** exception faite d'une variété Spanish de 95 jours : la 73-30 vulgarisée au **Sénégal** qui est issue d'un croisement entre Spanish et Virginia.

II. IDEOTYPE POUR LA LONGUEUR DU CYCLE ET LA DORMANCE DANS CHAQUE REGION DE LA ZONE SEMI-ARIDE

Région Nord

Dans la région de Louga, si l'on compare la carte variétale (figure n° 13) et celle des cycles satisfaits dans 80 % des années (figure n° 11), on constate que la variété de 90 jours (55-437), actuellement vulgarisée, a un cycle trop

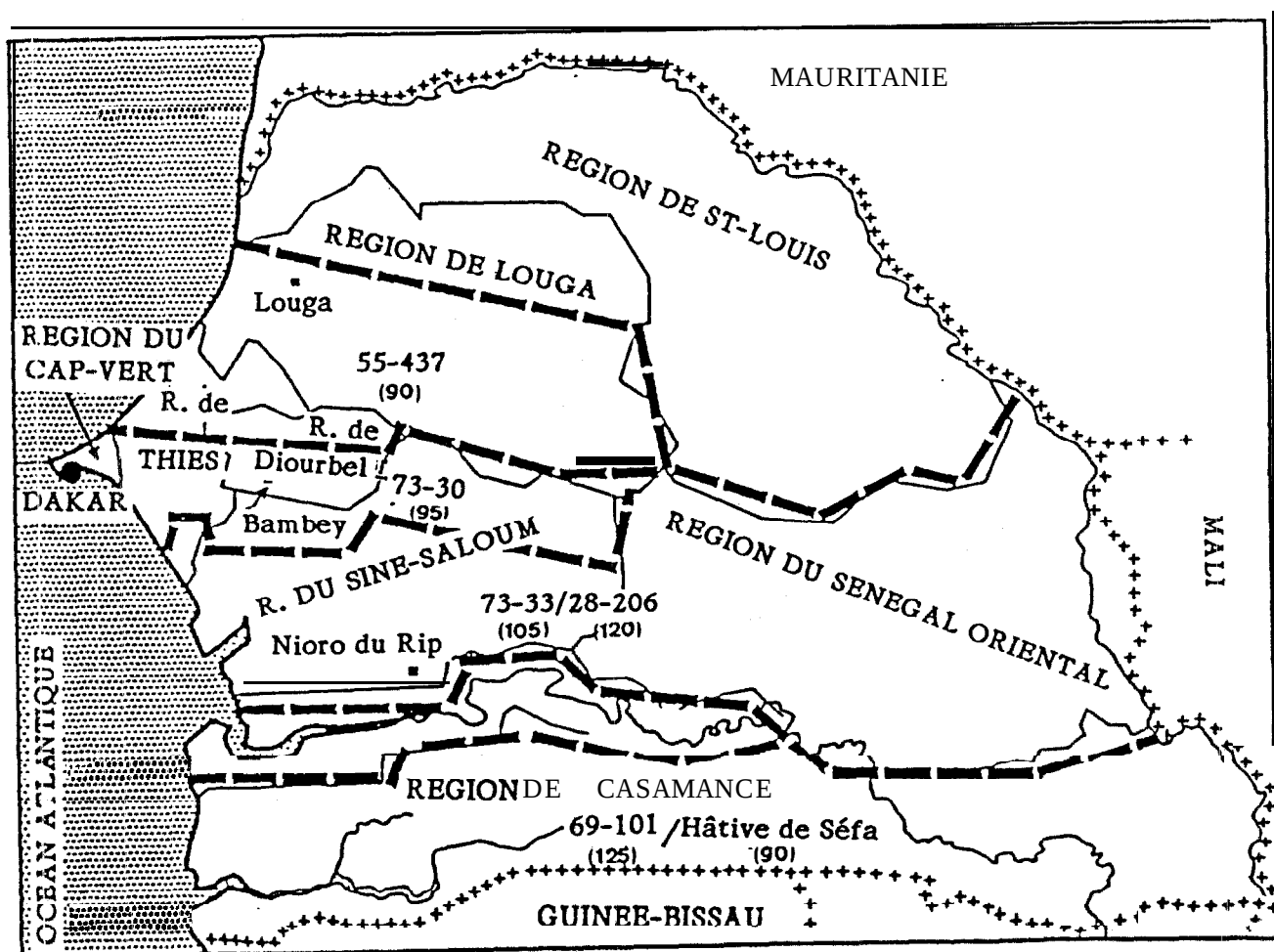
long qui la rend inadaptée 14 années sur 17 durant la période sèche (tableau n° 2). Le cycle exigé dans cette zone, de l'ordre de 70 jours, est inférieur à celui des variétés d'arachide les plus précoces. En conséquence, dans l'état actuel de la pluviométrie et de la variabilité génétique disponible en collection, la culture "**semi-industrielle**" de l'arachide est inadaptée dans cette région.

Malgré cette inadaptation, on constate que les cultivateurs persistent à cultiver l'arachide qui est devenue une culture **fourragère** essentielle. En effet, si la très faible longueur de la saison des pluies *ne* permet d'obtenir *qu'une* production de gousses mûres médiocre, elle permet d'assurer une **production** fourragère correcte, puisqu'à la fin de l'hivernage celle-ci est déjà acquise alors que les gousses continuent à mûrir. La production de graines est autoconsommée et le fourrage, qui est de bonne qualité chez; l'arachide, sert à l'élevage dont nous avons **déjà** noté l'importance économique: dans cette région. Les semences *sont*: achetées en partie dans la région plus au Sud.

La précocité maximale disponible en collection, 75 jours, que l'on peut **espérer** conférer à une variété agronomiquement satisfaisante, devrait permettre à l'arachide de voir sa zone d'adaptation regagner du terrain vers le Nord. Dans la zone où elle demeurera inadaptée, une telle variété permettra une meilleure production de gousses mûres en complément du fourrage.

Un point important est à prendre en considération, ce sont les risques de pluies *en* fin d'hivernage, susceptibles de provoquer la regermination **en terre** d'une partie des graines des variétés hatives qui ne sont pas dormantes. Ce risque est accru par l'emploi de variétés de longueur de cycle inférieure à celle que permettrait, certaines années, la longueur de l'hivernage. Des expérimentations ont permis d'évaluer les risques de pertes, entre 10 et 15 % de la production. Il est **donc** souhaitable, dans cette zone de vulgarisation de variétés Spanish très hatives, de créer des **cultivars** associant la précocité et la ciormance, comme c'est le cas dans la **région** Centre-Nord.

Figure n° 13. - Carte de la répartition des variétés d'arachide au SENEGAL.



■ ■ ■ Limites de variétés.

- - - Limites de régions.

+++++ Frontières.

(x).x fours de cycle.

Région Centre Nord

Dans la région de Bambey, la longueur du cycle de la variété vulgarisée 73-30, correspond à celle recommandable de 95 Jours qui lui aurait permis durant la période sèche d'achever son cycle 14 années sur 17. Elle présente l'avantage d'être **dormante** ce qui supprime les risques de regermination en terre lors de pluies de fin de cycle. Son défaut majeur réside dans sa productivité limitée ce qui a **tendance** à lui faire préférer, par les cultivateurs, la variété vulgarisée dans le Nord, 55-437 de 90 jours, plus productive mais dont l'inconvénient est de ne pas être dormante. Pour cette zone, la variété à rechercher est une hative de 95 Jours, dormante et agronomiquement performante.

Région Centre-Sud

Le cycle de la variété 73-33, **vulgarisée** dans la région de Nioro-du-Rip, satisfait aux 105 jours recommandables pour la région, qui lui aurait permis durant la période sèche, de terminer son cycle 13 années sur 17. La 73-33 est dormante et **agronomiquement** performante. De plus, son **adaptation** à la sécheresse est très bonne. Elle est donc particulièrement bien adaptée à la région.

III. DONNEES SUR LA PRECOCITE CHEZ L'ARACHIDE

1. Floraison et fructification

La floraison et la fructification de l'arachide sont influencées par le photothermopériodisme, mais de façon non déterminante. Il n'agit pas en tant que **déclencheur**, mais en tant que modulateur (**KETRING**, 1982).

La floraison, après une phase végétative de 3 à 4 semaines, se prolonge durant toute la vie de la plante. Elle est dite indéterminée. Il semble que ce phénomène soit un **caractère** adaptatif permettant à la plante de produire des

graines viables quelle que soit l'agression environnementale venant compromettre une partie de la floraison. En effet, la suppression des fleurs **entraîne** le maintien d'une floraison intense, alors que normalement celle-ci passe par un nombre maximum de fleurs produites par jour avant de baisser et d'atteindre en début de sénescence un niveau très faible, voire nul. A partir de la fleur, le **délai** d'élaboration et de maturation de la gousse est très sensible à la température diurne et nocturne. En Afrique de l'Ouest, il est au minimum de l'ordre de 40 jours.

Cette floraison prolongée et ce délai de formation font que la floraison donnant naissance aux gousses mûres à la récolte ne représente qu'une petite fraction, en temps et en nombre de fleurs, de l'ensemble de la floraison.

Du fait de la formation constante de nouvelles gousses, un pied **d'arachide** présente à la récolte des fruits à tous les stades de formation. La courbe de floraison journalière, en fonction du temps, passant par un maximum avant de décroître, la proportion de gousses mûres sur un pied augmente au cours du temps sans jamais atteindre la totalité de la production. Or, il est établi que les gousses immatures déprécient la récolte.

La précocité chez l'arachide est donc définie par la capacité d'un génotype à former rapidement des fruits dont la proportion de mûrs soit la plus élevée possible.

2. Evaluation de la précocité

Différentes méthodes d'évaluation de la précocité sont employées chez l'arachide. En sélection on distinguera celles utilisables en début de ségrégation à partir de croisements, pour la comparaison des différents pieds, et celles, destructives ou nécessitant un certain nombre de pieds, qui sont réservées aux lignées stabilisées.

**Tableau n° 8 : Différentes méthodes d'évaluation de la maturité
sur les gousses et les graines.**

Méthodes	Evolution lors de la maturation	
Dosage colorimétrique des caroténoïdes dans l'huile	Baisse	Méthodes destructives
Dosage colorimétrique des pigments extraits au méthanol		
Dosage de l'arginine libre dans les graines		
Densité des gousses	Augmentation	Méthodes non destructives
Poids des graines/Poids des coques		

La méthode de référence non destructive est basée sur la détermination, à un temps donné après le semis, du pourcentage de gousses mûres par rapport à la totalité des gousses formées. Généralement le seuil de maturité adopté pour un pied ou une variété est de 75 % de gousses mûres. Le cycle est alors évalué en nombre de jours de culture permettant d'atteindre ce pourcentage. Cette détermination se fait par l'examen de la face interne de la coque (péricarpe) (PATTEE et al., 1974) ou du tissu interne de la coque (mésocarpe) (DREXLER et al., 1979) qui se colorent et noircissent lors de la maturation de la gousse permettant de classer chaque gousse en mature ou immature.

D'autres méthodes d'évaluation de la maturité portent sur les graines et les gousses (EMERY et al., 1966 ; PEARSON et al., 1973 ; YOUNG et al., 1972 ; GILMAN et al., 1977 ; PATTEE et al., 1976) (tableau n° 8).

Certaines méthodes sont basées sur le suivi de caractères intervenant dans la précocité, donc en corrélation avec le pourcentage de gousses mûres à la récolte. C'est le cas de caractères de floraison tels que :

- Nombre de jours pour avoir **n** fleurs produites
(**n** = 1 ou 25 ou 50 . ..)
- Nombre de jours pour avoir **x** % des pieds en floraison
(**x** = 50 % ou 75 %).

3. Hérédités des caractères de précocité

Chez l'arachide, l'hérédité de la longueur du cycle est mal connue. Peu de données sont disponibles dans la littérature et nombre d'entre elles manquent de précisions sur l'origine des croisements, les méthodes employées et les résultats.

Dominance :

- BADAMI (1923 - 1928)

- . Le caractère tardif est dominant sur précoce.

• PATEL et al., (1936) et HASSAN (1964)

. Le caractère tardif est partiellement dominant sur précoce.

• TAI et al., (1977) • 9 croisements entre 6 parents : Virginia, Spanish, Valencia.

Generation F₂. Evaluation de la maturité par le dosage de l'arginine libre dans les graines.

. “Tardif” est super-dominant sur “précoce” dans *un croisement* entre 2 spanish.

. “Tardif” est partiellement dominant sur “précoce” dans 2 croisements : Spanish par Virginia et-Virginia par Valencia.

. “Précoce” est dominant sur “tardif” dans 2 croisements : Spanish par Virginia et Virginia par Spanish.

. Pas de **dominance** dans le cas de 3 croisements : Virginia par Spanish, Spanish par Virginia et Virginia par Virginia.

. Des **transgressions**, au-delà du parent tardif, se manifestent dans la plupart des croisements. Par contre, **en-deça** du parent précoce, elles n'apparaissent que pour 2 croisements : Virginia par Spanish et Virginia par Virginia.

- NIGAM et al., (1980).- Dans un programme d'obtention de variétés très précoces, ils citent certains croisements : Virginia par Spanish et Virginia par Virginia, pour lesquels ils obtiennent à la génération F₁ un comportement favorable vis-à-vis de la précocité. Le critère de précocité est le nombre de jours pour avoir 75 % des pieds en floraison.

. “Précoce” est super-dominant sur “tardif” dans 1 croisement.

. “Précoce” est dominant sur “tardif” **dans** 2 croisements.

. “Précoce” est **partiellement** dominant sur “tardif” dans 1 croisement.

. Pas de **dominance** dans le cas de 2 croisements.

Héritabilité :

- TAI et al., (1977) (voir ci-dessus les conditions de l'étude).
 . Héritabilité au sens large (**H**) va de 60 % à 93 %.
- GUPTON et al. (1970).- Croisement de 2 Virginia. Génération **F₄** et **F₅**.
 Evaluation de la maturité par **colorimétrie** de l'huile.

Caractères de précocité	H (héritabilité au sens large)		h² (héritabilité au sens étroit) par régression
	F₄	F₅	
. Premières fructifications	72 %	76 %	69 %
. Fructifications intermédiaires	84 %	87 %	87 %
. Dernières fructifications	95 %	95 %	94 %

- . Existence d'un effet localité et année qui est dû aux variations de la pluviométrie.
- GIBORI et al., (1978). Diallèle 9 x 9 : Virginia, Spanish, Valencia. Génération **F₂**. Le critère de précocité est le nombre de jours entre le semis et le 1^{er} jour de floraison.
 . Parmi les effets génétiques, seul la **variance** due aux effets additifs est significative ($\alpha > 1 \text{ ‰}$).
 . D'où, selon la méthode de Mather et Jink :

$$h^2 = (\frac{1}{2} D) / (\frac{1}{2} D + E) = 0,62$$

Aptitude à la combinaison

- PARKER et al., (1970).- Demi-diallèle 6 x 6 : Virginia, Spanish, Valencia
 Modèle **I**, méthode 4 de Griffing. Génération **F₁**.

Caractère de précocité	Variance AGC	Variance ASC
Temps pour la levée	1 %	N.S.
Temps pour 1 'ouverture des premières feuilles des rameaux cotylédonaire	N.S.	N.S.
Temps pour 1 'ouverture de la première feuille du rameau principal	5 %	N.S.
Temps pour la première fleur	1 %	5 %

>> = Variance très supérieure à

> = Variance supérieure à

1 % = Variance significative à $\alpha > 1 \%$

5 % = Variance significative à $\alpha > 5 \%$

NS = Variance non significative

- WYNNE et al., (1970) .- Demi-dialèle 6 x 6. Virginia, Spanish, Valencia.

Modèle I, méthode 4 de Griffing. Génération F_1 .

Caractère de précocité	Variance AGC	Variance ASC
Temps pour la première fleur	1 %	1 %

(1975) Génération F2

Caractère de précocité	Variance AGC	Variance ASC
Temps pour la première fleur	1 %	1 %

Effet maternel :

- TAI et al., (1977) (voir ci-dessus les conditions de l'étude).
 - . Pas de différence significative entre les 2 F_2 de 2 croisements réciproques entre Spanish.
- PARKER et al., (1970) (voir ci-dessus les conditions de l'étude)
 - . Pour les 3 caractères de précocité étudiés, les variances des effets maternels généraux et **spécifiques** ne sont pas significatives.
- DHERY (communication personnelle).
 - . Estime que lorsque la variété **Tifspan** (Spanish) est utilisée comme femelle, un gain de précocité est obtenu par rapport aux croisements réciproques, qui se conserve au cours des générations.

Nombre de facteurs génétiques

- BADAMI (1928)
 - . 1 facteur génétique (gène majeur ou groupe majeur de gènes) diffère entre les Virginia et les Spanish.
- TAI et al., (1977) (voir ci-dessus les conditions de l'étude)
 - . 2 facteurs génétiques avec intervention de gènes mineurs.

Ces quelques données semblent indiquer :

1. Une certaine tendance à la **dominance** des allèles de tardivité dans un grand nombre de croisements. Les cas de **dominance** des allèles de précocité sont plus rares.
2. Une bonne **héritabilité** des caractères.
3. Une prépondérance des effets génétiques de type additif.

Cela corrobore l'**opinion** empirique répandue chez les **sélectionneurs** de l'arachide que la précocité est un **caractère** à hérédité relativement simple, tout: comme dans nombre d'espèces.

4. Méthodes de sélection de la précocité employées **traditionnellement**

Les programmes de sélection visant à obtenir des **variétés** précoces d'arachide de bonnes qualités agronomiques, et technologiques ont été menés en sélection généalogique ou bulk à partir **de** croisements simples entre deux variétés parentales.

La principale difficulté provient de la. baisse de productivité: **qu'entraîne** un raccourcissement du cycle, phénomène observé chez la plupart des espèces. C'est ainsi qu'aucune variété associant une précocité extrême de **75** jours et de bonnes qualités agronomiques n'a jusqu'à présent été obtenue.

IV. - DONNEES SUR LA DORMANCE CHEZ L'ARACHIDE

1. Principe physiologique

Le degré de **dormance** des graines d'arachide résulte de la balance hormonale entre d'une part un inhibiteur de germination, l'acide abscissique, produit par la partie aérienne qui s'accumule dans les cotylédons et le tégument

séminale de la graine et, d'autre part, un activateur de germination, l'éthylène, produit par l'embryon lorsque la graine s'imbibe. Les variétés botaniques, **Spanish** et **Valencia**, qui sont non dormantes, produisent de l'éthylène en plus grande quantité que les **Virginia** lors de l'imbibition (**KETRING** et al., 1972). Au cours de la conservation des graines dormantes la concentration d'inhibiteur baisse faisant pencher la balance en faveur de l'activateur de germination en cas d'imbibition.

Au niveau génétique, la **dormance** résulte donc de l'interaction entre le génotype de la plante mère, qui détermine la production d'inhibiteur, et celui de l'embryon qui détermine celle de l'activateur. Ces génotypes sont différents dans les générations précoces d'un croisement.

2. Evaluation de la **dormance**

HULL (1937) utilise pour mesurer la **dormance** le temps moyen pour obtenir la levée de graines semées immédiatement après la récolte.

MAUBOUSSIN (1966) a montré que le critère le plus stable pour une même variété n'est pas le taux de germination des graines en terre sur pied non récolté, mais celui de graines **fraîchement** récoltées, débarrassées de leur coque et ressemées immédiatement. Il détermine alors le pourcentage de graines germant avant celles d'une variété témoin dormante suivie dans les mêmes conditions.

3. Hérédité de la **dormance**

Les données sur l'hérédité de la **dormance** chez l'arachide sont très peu nombreuses et sujettes aux mêmes critiques que celles de l'hérédité de la précocité.

STOKES et al., (1930) rapportent que la **dormance** est partiellement dominante.

HULL (1937), à partir du temps moyen de levée des graines, observe une distribution normale des fréquences phénotypiques des générations en

ségrégation et avance un contrôle polygénique. Pour 4 croisements il obtient des transgressions au-delà du parent dormant.

JOHN et al., (1948) n'obtiennent pas de **dominance** en F_1 et F_2 . Les graines F_2 et F_3 présentent une grande variabilité de comportements qui lui fait proposer un déterminisme polygénique.

LIN et al., (1971), déterminent la **dormance** de graines 14 jours après leur récolte, à partir de croisements réciproques entre des Virginia ayant des intensités de **dormance** différentes. Il avance, à partir des effectifs en F_2 et F_3 , un contrôle **monogénique avec dominance** pour la **dormance**.

MAUBOUSSIN (1966) trouve une influence paternelle très nette entre F_1 réciproques qui disparaît en F_2 , à partir de 2 croisements réciproques Virginia par Spanish. Il obtient (1966 non publié) une héritabilité au sens étroit de 56 % et 50 % par régression F_4/F_3 , pour 2 **croisements** Spanish par Virginia, la variété Spanish étant **commune** aux 2 croisements.

Ces quelques données sur l'hérédité de la **dormance** sont contradictoires. Certaines semblent indiquer une hérédité polygénique à héritabilité moyenne, alors que l'étude de LIN (1971) avance une héritabilité **monogénique**, mais ceci **dans** le cas de croisements intra-variété botanique Virginia.

4. Méthode de sélection de la **dormance** employées traditionnellement

Pendant très longtemps les sélectionneurs de l'arachide ont estimé que les caractères de précocité et de **dormance** n'étaient pas conciliables (très forte corrélation négative), malgré l'intérêt qu'il y eut à les associer dans une **même** variété.

En 1973, MAUBOUSSIN a obtenu pour la première fois une hative (95 jours) dormante, par sélection généalogique à partir d'un croisement Spanish par

Virginia. Elle démontre que la liaison négative entre les **2** caractères n'est pas d'ordre physiologique. Cette variété demeure **à** l'heure actuelle la seule obtention du genre, bien que de nombreux programmes de sélection de type généalogique bulk ou SSD, **aient** été **menés** depuis dans le même but. Si **l'on** admet que ces programmes ont été bien conduits, ce caractère exceptionnel semble indiquer l'existence d'un fort effet de linkage entre les gènes responsables de la longueur du cycle et ceux responsables de la **dormance**.

C. AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION PHYSIOLOGIQUE AUX PERIODES DE SECHERESSE EN COURS DE CYCLE CHEZ L'ARACHIDE

I. MECANISMES PHYSIOLOGIQUES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE CHEZ L'ARACHIDE

A partir d'une large variabilité génétique originelle présente dans le Centre d'origine de *Mato Grosso*, les voies d'extension et de diversification ont amené le genre *Arachis* à s'adapter à des régions géographiques à faible pluviométrie, du Pérou, du Nord-Est Brésilien et ultérieurement de l'Afrique et de l'Inde.

L'espèce est devenue particulièrement bien adaptée à la sécheresse, ce que met en évidence son aire de culture et l'étude encore fragmentaire de ses mécanismes physiologiques d'adaptation.

Une étude exhaustive du comportement physiologique et des mécanismes d'adaptation à la sécheresse de l'arachide étant présentée dans la thèse de D, ANNEROSE nous n'indiquerons ici que les principales données disponibles (BOOTE et al, 1982. GAZJTREAU, 1984 et autres...).

1. Germination

Du fait de sa taille importante, la graine d'arachide demande lors de sa germination un disponible en eau supérieur aux cultures à petites graines. L'arachide présente une variabilité génétique pour la capacité à germer à pression osmotique élevée (GAUTREAU, 1966) qui n'est pas uniquement déterminée par la taille de la graine, mais en corrélation négative avec elle. Le criblage d'individus et de lignées peut se faire aisément par passage dans des solutions de manitol à pression osmotique donnée, ou dans une presse à membrane. Les résultats sont influencés par les conditions du milieu, notamment les conditions de conservation des graines, mais celles-ci peuvent être normalisées.

La germination à pression osmotique élevée provoque un **endurcissement** des plantes, c'est-à-dire une meilleure adaptation ultérieure à la sécheresse qui leur permet une production supérieure. Par contre, en conditions d'alimentation hydrique normale, cet endurcissement est défavorable pour la production.

2. Phase végétative

Une période de déficit hydrique pendant le stade végétatif a pour conséquence de retarder le début de la phase reproductive (BILLAZ, 1962 ; LENKA et al., 1973 ; STANSELL et al., 1979 ; BOOTE et al., 1981). **ANNEROSE** (1986) a montré qu'elle induit un endurcissement favorable vis-à-vis de l'**adaptation** à la sécheresse, mais défavorable vis-à-vis du potentiel de production.

Durant la croissance de la plante, une sécheresse provoque une diminution de la taille de l'**appareil** végétatif : feuilles moins nombreuses, plus **petites**, entre-noeuds plus courts, etc... (**SLATYER**, 1955 ; **ILL'INIA**, 1958 ; **OCHS** et al., 1959 ; **LIN** et al., 1963 ; **GORBET** et al., 1975 ; **ALLEN** et al., 1976 ; **VIVEKANANDAN** et al., 1976 ; **BOOTE** et al., 1981). Ce phénomène, bien qu'essentiel pour l'adaptation à la sécheresse puisqu'il diminue les surfaces transpirantes et les besoins en assimilats, n'est pas à proprement parler, un phénomène adaptatif. Il est directement impliqué par le processus physiologique de la croissance et de la division cellulaire qui nécessite le maintien de la turgescence et n'a donc été que faiblement le jeu de la sélection **naturelle**. C'est la raison pour laquelle on le rencontre à des degrés divers dans toutes les espèces quel que soit leur niveau d'adaptation à la sécheresse.

Lorsque les sécheresses sont modérées et surviennent tôt, la réduction de la croissance végétative s'accompagne d'une augmentation du ratio : Poids des gousses/Poids de l'appareil aérien (**PALLAS** et al., 1979). Ce mécanisme est un phénomène adaptatif très important pour le maintien de la production.

Certains auteurs observent un enracinement plus profond en cas de sécheresse (LIN et al., 1963 ; LENKA et al., 1973), alors que pour d'autres cette tendance constatée au stade précoce s'inverse par la suite (ROBERTSON et al., 1980). Le pivot de l'arachide est capable de pénétrer dans les sols relativement secs **lorsque** la résistance à la pénétration est faible (sol sableux). La compaction affecte moins sa croissance racinaire que certaines autres espèces tel que le cotonnier (TAYLOR et al., 1969). Quelques études ont **démontré** l'existence d'une variabilité génétique de son comportement racinaire : longueur maximale du pivot, masse sèche, etc... (KETRING et al., 1982 ; JORDAN et al., 1983 ; KETRING, 1984).

Comparativement au mil et au **sorgho**, l'efficacité du **système** racinaire de l'arachide est **moindre** : le volume d'occupation du sol, la profondeur d'installation, la profondeur maximale d'extraction, sont inférieurs (CHORART, 1978).

En cas de sécheresse et de forte intensité radiative, les folioles des feuilles se replient les unes contre les autres et se mettent parallèlement aux rayons incidents du soleil. (ILL'INIA, 1958 ; ALL:EN et al., 1976 ; BHAGSARI et al., 1976). Cette esquivé permet de diminuer la quantité de **radiations** directes interceptées, donc: de diminuer la température du feuillage, alors que la fermeture des **stomates** empêche le refroidissement par la transpiration. Le gradient de vapeur d'eau entre les feuilles et l'air baisse limitant encore la transpiration. Ce caractère essentiel d'évitement de la sécheresse et de la chaleur se maintient jusqu'à la sénescence de la plante qui a lieu durant la maturation des gousses.

3. Phase reproductive

Durant la floraison, une période de déficit hydrique provoque une baisse très rapide et **importante** du nombre de fleurs produites par jour (BILLAZ,

1962 ; LIN et al., 1963). Sa relative indétermination permet à la floraison de reprendre de façon intensive lorsque le stress est levé (BILLAZ et al., 1961 ; PALLAS et al., 1979). Le retard enregistré se répercute sur la date de maturité (BILLAZ, 1962 ; STANZELL et al., 1979 ; BOOTE et al., 1981) bien que 'les gousses se forment et murissent plus rapidement (VIVEKANANDAN et al., 1976). Cette capacité de "récupération" est un phénomène important d'adaptation à la sécheresse.

Durant la fructification, une sécheresse **entraîne** une diminution du nombre des gousses produites et de leur poids. Ceci est **essentiellement** dû à une mauvaise transformation des gynophores en gousses (MATLOCK et al., 1961 ; UNDERWOOD et al., 1971 ; LENKA et al., 1973 ; ONO et al., 1974 ; BOOTE et al., 1981). La pression osmotique élevée, l'excès de compaction et de température d'un sol sec, gênent la croissance et la pénétration dans le **sol** des gynophores et le développement des gousses. Dans un même temps, le disponible en assimilats est réduit: du fait de la baisse d'activité photosynthétique de la partie aérienne liée à la fermeture des stomates. La réduction des **flux xylémiens** dans la plante diminue l'assimilation et le transport du calcium vers les gousses, ce qui **entraîne** des défauts de développement de l'embryon pouvant aller jusqu'à l'avortement (GILLIER, 1969 ; COX et al., 1976).

Cette diminution du nombre de gousses formées s'accompagne donc d'une moindre qualité des graines. Elles présentent un taux de germination et une vigueur à la levée, inférieurs qui grèvent la production de l'année suivante.

4. Photosynthèse, Transpiration et Etat Hydrique

Certains auteurs ont trouvé une réponse de la photosynthèse aux stress hydriques, et une relation entre : photosynthèse, résistance foliaire à la transpiration et pourcentage relatif en eau des feuilles, similaire entre : l'arachide, le soja, le coton, la patate douce et le riz (TSUNO, 1975 ; BHAGSARI

et al., 1976). A l'inverse, IYAMA (1961) obtient, par rapport au soja et au petit pois, une meilleure adaptation à la sécheresse de la photosynthèse de l'arachide qui commence à baisser à une contenance en eau du sol Inférieure. Ces contradictions, que l'on rencontre souvent entre les études physiologiques, peuvent être dues à des différences variétales, mais également à des différences d'intensité, de mode et de stade d'application de la sécheresse. L'arachide, tout comme le soja, semble recouvrer plus rapidement que d'autres espèces l'intégrité de son fonctionnement stomatique, ce qui constitue un caractère adaptatif important (BOOTE et al., 1981).

GAUTREAU (1969 , 1970) a montré qu'il existe chez l'arachide une variabilité génétique pour le potentiel hydrique foliaire, dont la mesure rapide peut être normalisée et appliquée à la comparaison d'individus. Il a mis en évidence une variabilité génétique pour certains caractères de la transpiration : résistance foliaire à la transpiration (GAUTREAU, 1985) et transpiration relative (GAUTREAU, 1970), mais le manque de précision, d'indépendance vis-à-vis des conditions du milieu et de rapidité de leur mesure, les limitent jusqu'à présent à la comparaison de lignées stabilisées. Les variétés présentant de bons rendements en condition de sécheresse ont des potentiels hydriques inférieurs et une transpiration relative supérieure aux variétés moins performantes.

5. Phase de sensibilité à la sécheresse notamment pour la production

La phase végétative a une sensibilité limitée vis-à-vis de la sécheresse (ILL'INA, 1958 ; SU et al., 1964 ; REDDI et al., 1977 ; PALLAS et al., 1979).

Ceci pour 2 raisons :

- Premièrement, à ce stade la production n'étant pas en place ou en cours de mise en place, elle n'est pas directement menacée.

- Deuxièmement, les mécanismes adaptatifs qui interviennent sont très efficaces : réduction du **développement** végétatif, augmentation du **ratio fruits/appareil** végétatif, endurcissement, etc...

Ce potentiel d'adaptation important tient au faible degré de différenciation qui, de la cellule à la population, caractérise ce stade de développement conférant à la culture une souplesse d'adaptation importante qu'elle va **perdre** à mesure que son degré de différenciation va augmenter.

Pour les raisons inverses, le stade reproducteur est particulièrement sensible. La plupart des auteurs s'accordent pour situer la phase critique au moment du pic de floraison utile et du remplissage des gousses, c'est-à-dire durant la période de mise en place de la production (RILLAZ et al., 1961 ; SU et al., 1963, 1964 ; GILLIER, 1969 ; KEPPLER, 1973 ; COX et al., 1976 ; MARTIN et al., 1977 ; **PALLAS** et al., 1979). Cette phase correspond au pic de consommation d'eau durant le cycle, ce qui constitue une cause supplémentaire de sensibilité à la sécheresse.

IL HERIDITE DES MECANISMES PHYSIOLOGIQUES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE

GAUTREAU (1985) indique que chez des descendances (**F₂** à **F₅**) d'un croisement entre des variétés ayant des potentiels hydriques moyens divergents, les niveaux de potentiels se conservent au cours des générations. Ceci constitue la seule indication disponible concernant l'hérédité de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide.

CHAPITRE III

**ETUDE DE L'HEREDITE DES CARACTERES D'ADAPTATION
A LA SECHERESSE DE L'ARACHIDE
CHOISIS EN FONCTION DES CONDITIONS DE SECHERESSE
DW SENEGAL**

A. APPROCHE DES MODELES GENETIQUES D'ETUDE **DE L'HEREDITE DES CARACTERES QUANTITATIFS**

Les modèles **génétiques** d'étude de l'hérédité des caractères quantitatifs **sont**, comme tous les modèles mathématiques, de tentatives de représentations explicatives de la réalité. Ils ont de ce fait une valeur de prévision qui permet, dans certains cas, d'influer dans un sens désiré sur la réalisation **d'évènements** à venir, en jouant sur les paramètres du modèle. La complexité de la réalité ne pouvant être qu'approchée, ces **modèles** sont de approximation bâtie à partir d'hypothèses de base simplificatrices, vérifiables ou non. Selon les modèles, ces approximations sont **plus** ou moins réalistes, notamment d'un **point** de vue biologique. Certains modèles ont de **hypothèses** de base tellement contraignantes, par exemple le modèle d'analyse de **diallèles d'Hayman (1954)**, que l'on peut douter de leur réalisme (**GALLAIS, 1978 c**).

Les modèles de la génétique quantitative sont donc pour le sélectionneur des **"outils** d'aide à la décision" pour la mise en place et la conduite de programme de sélection. Dans cette optique, les modèles permettant de préciser le comportement **génétique** du matériel travaillé sont précieux en prenant toutefois **soin** de relativiser les indications obtenues selon les hypothèses de base et de demeurer extrêmement prudent quant aux généralisations de ces **indications** à l'ensemble du génome ou **à d'autres** origines génétiques.

Afin de réduire les risques d'interprétation erronées, nous avons dans les études qui suivent étudié : **d'une** part les caractères par différents modèles lorsque ceux-ci **étaient** applicables, afin de **vérifier** la cohérence des résultats ; **d'autre** part, le comportement génétique de variétés directement utilisables dans les programmes de **sélection** à mettre en place pour répondre aux objectifs que nous nous sommes fixés.

Enfin, bien qu'indirect, **l'un** des intérêts de l'utilisation de ces modèles génétiques est de nécessiter la conduite d'expérimentations et d'observations sur le matériel génétique qui permettent son apprentissage par le sélectionneur.

B. CARACTERES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE ETUDIES EN FONCTION DES DEUX PRINCIPALES ZONES SECHES DU SENEGAL

Les 2 zones sèches correspondent ici aux 2 régions du Sénégal étudiées aux Chapitres I p. 25 et II p. 69.

I REGION NORD

Si l'on considère les deux composantes de la sécheresse de la zone **semi-aride** du Sénégal : raccourcissement de la saison des pluies et périodes d'absence de précipitation durant celle-ci (Chap. 1 p. 29), c'est la première qui a été la plus préjudiciable aux cultures dans la zone Nord du Sénégal (Chap. II p 69). Le principal objectif de la sélection est de réduire le cycle des variétés à vulgariser dans **cette** zone. Les périodes de sécheresse peu fréquentes en cours d'hivernage ne justifient pas que, dans **un** premier temps, les caractères physiologiques d'évitement et de tolérance, qui sont déjà à un bon niveau d'expression chez les variétés destinées à la Région Nord, soient travaillés en sélection. L'adaptation à la sécheresse doit ici être essentiellement basée sur l'esquive.

Pour cette zone où les "pluies parasites" de fin de cycle sont à redouter, **la dormance** est un caractère important qu'il est souhaitable d'associer à une précocité extrême (Chap. II p. 70).

Le manque de données sur l'hérédité de ces 2 caractères (Chap. II p. 75, 81), et sur les composantes de la précocité, notamment chez le matériel génétique utilisé en sélection au Sénégal, a conduit à entreprendre leur étude. Elle a été menée de manière à pouvoir aboutir directement sur un programme de **sélection** répondant à l'objectif de **raccourcissement** du cycle pour le Nord du Sénégal.

II. REGION CENTRE

Des périodes d'absence de précipitation en cours de **culture**, deuxième composante de la sécheresse, **caractérisent** la sécheresse sévissant dans la Région Centre. Le but de la sélection est de créer des génotypes présentant de bonnes expressions à des caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse leur permettant de supporter ces périodes de sécheresse, et possédant d'autre part de bonnes qualités agronomiques et technologiques.

Dans une première phase,, l'idéotype d'adaptation à la sécheresse a été défini de manière à être relativement simple d'un point de vue physiologique et compatible avec les caractères de productivité. Cet idéotype est basé: sur 4 caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : la croissance racinaire, la résistance protoplasmique, les réserves en glucides et la transpiration.

1. La croissance racinaire

Les travaux de **DANCETTE** (1978) montrent, par l'étude des profils d'humidité du sol mesurés à la sonde à neutrons pendant l'hivernage, que l'arachide, au cours des périodes de sécheresse intense, exploite mal les réserves en eaux profondes en-dessous, de 1 mètre. Elle est incapable d'extraire suffisamment d'eau en profondeur pour satisfaire ses besoins faute de posséder un système racinaire suffisamment profond et dense. Corrélativement, on constate qu'une vitesse initiale importante d'enracinement est un caractère favorable qui peut permettre au **système** racinaire en croissance d'échapper au front d'assèchement du sol lorsque la pluie de semis est suivie d'une période de sécheresse. Certains travaux (BHAN, 1973 ; KETRING et al., 1982, 1984 ; JORDAN et al., 1983) ont montré l'existence d'une variabilité génétique du comportement racinaire chez l'arachide.

——→ L'idéotype d'adaptation à la sécheresse comporte un système racinaire à croissance rapide, profond et dense. Ce sont des caractères d'évitement de la sécheresse.

2. La transpiration

La transpiration (Chap. I p. 56) est un caractère dont il est difficile de définir l'idéotype du fait de la liaison fonctionnelle entre, d'une part la limitation de la transpiration par la fermeture des stomates et, d'autre part, la baisse de l'assimilation photosynthétique, donc de la production, et l'échauffement des tissus foliaires qui peut entraîner la rupture des membranes protoplasmiques (COWAN, 1977).

La définition de l'idéotype pour ce caractère sera faite à l'issue des études physiologiques et génétiques qui permettront de le préciser.

3. La résistance protoplasmique

Lorsque le **déficit** hydrique de la plante atteint un certain seuil, les **stomates** se ferment **limitant** la transpiration, donc les pertes **d'eau**. La réduction de l'échange de **vapeur** d'eau avec l'air empêche le mécanisme de contrôle de l'élévation de **température** des tissus foliaires. Cet échauffement provoque la dénaturation des protéines, notamment enzymatiques, et la rupture des membranes, ce qui **entraîne** une libération d'enzymes lytiques et une perturbation dans le maintien des différences de potentiels transmembranaires qui conditionnent nombre de processus métaboliques. Cette décompartmentation cellulaire est également provoquée par le choc osmotique lors de la baisse du potentiel **hydrique** foliaire.

La composition chimique des membranes protoplasmiques, notamment le niveau d'insaturation des acides gras qui la composent, peut leur permettre de résister aux chocs thermiques et osmotiques.

→ L'idéotype d'adaptation à la sécheresse comporte une bonne résistance des membranes protoplasmiques, capable de supporter les chocs thermiques et osmotiques. C'est un caractère de tolérance à la sécheresse.

4. Les réserves en glucides

Lors de la fermeture des stomates, la réduction des échanges gazeux limitant l'absorption du CO_2 donc l'assimilation photosynthétique, la mobilisation des réserves glucidiques, dont l'amidon, permet à la plante de conserver ses activités d'entretien et partiellement de croissance.

→ L'idéotype d'adaptation à la sécheresse comporte des réserves en amidon importantes que nous avons recherchées au niveau des racines. C'est un caractère d'évitement de la sécheresse.

C. ETUDE DES COMPOSANTES DE LA PRECOCITE

1. MATERIEL GENETIQUE

Il s'agit de sept lignées pures et une multilignée couvrant la gamme de précocités utiles en régions semi-arides,, ainsi que la variabilité génétique **disponible** en collection puisque chacune des trois variétés botaniques d'arachide cultivées y est représentée (tableau n° 9).

II. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Cet essai est *mené* depuis plus de 20 ans au C.N.R.A. de Bambey (Sénégal) (données partiellement exploitées et non publiées). Les données retenues pour la présente étude correspondent aux 6 années d'expérimentation allant de 1976 à 1981.

La variété Florunner est une multilignée de lignées soeurs. Elle a été introduite dans l'essai à partir de 1977.

Le semis a été réalisé à 60 sur 20 cm en 1976 et à **50** sur 20 cm à partir de 1977, à raison de 2 graines par poquet suivi d'un démariage à **la** levée.

Le dispositif comporte **3** répétitions en blocs **randomisés** et, par bloc, 1 parcelle de **5** lignes de chaque variété.

Un certain nombre de paramètres de précocité de floraison et de maturité des gousses sont suivis (tableau n° 10).

III. RESULTATS

Le tableau n° 11 présente le comportement moyen pluriannuel des **8** variétés pour chacun des paramètres de: **précocité**. Le détail de chaque année d'expérimentation figure à l'annexe n° 1.

Tableau n° 9. - Variétés entrant dans l'étude des composantes de la précocité.

Variétés	Cycles Théoriques (jours)	Variétés Botaniques	Origines Géographiques	Modes d ' Obtention
Chico	75	Spanish	URSS	Généalogique dans une population
59 - 457	90	Valencia	Argentine	Généalogique dans une population
55 - 437	90	Spanish	Argentine	Généalogique dans une population
73 - 30	95	Spanish	Argentine & Burkina	Généalogique à partir d ' un croisement
73 - 33	105	Virginia	USA & Australie	Généalogique à partir d'un croisement
57 - 422	110	Virginia	USA	Généalogique dans une population
Flourner	120	Virginia	USA	Généalogique à partir d'un croisement
28 - 206	120	Virginia	MALI	Généalogique dans une population

Tableau n° 10. - Composantes de la précocité étudiées.

Paramètres de floraison	Composantes approchées	Désignations abrégées
1 : Nombre de jours entre le semis et le 1 ^{er} jour de f 3 oraison	temps de mise à floraison	lères f 1 eurs
2 : Nombre de jours entre le semis et la production de plus de 3 fleurs par jour	temps de mise à floraison intense	> 3 fleurs/jour
3 : Nombre de jours entre le semis et la production cumulée de 50 fleurs	temps de mise à floraison intense	50 fleurs
4 : Nombre de jours entre le semis et la production de 50 % des fleurs produites pendant la f 1 oraison	temps d' émission de la floraison utile	50 % des fleurs
5 : Nombre de jours entre le semis et la production de moins de 3 fleurs par jour	temps d' émission de la floraison	< 3 fleurs/jour
Paramètres de maturité des gousses		
6 : Nombre de jours pour avoir 1 gousse mûre	temps de mise à maturation des gousses	1 gousse mûre
7 : (caractère 6) - (caractère 1)	temps de maturation par gousse	temps de maturation/gousse
8 : Pourcentage maximum de gousses mûres	maturité: maximum de la production	% age max
9 : Pourcentage de gousses mûres 90 jours après le semis.	Rapidité de maturation de la production	% age 90 jours

Tableau n° 11. - Composantes de la précocité :

Moyennes des comportements
pluriannuels de 8 variétés.

Variétés	Chico	59-457	55-437	73-30	73-33	57-422	Florunner	28-206
Cycles théoriques (jours)	75	90	90	95	105	110	120	120
1 ^{ère} fleurs (jours)	21	21	22	23	25	24	24	27
> 3 fleurs/jour (jours)	26	35	29	33	39	40	38	43
50 fleurs (jours)	36	41	39	40	48	45	44	50
50 % d a fleurs (jours)	37	44	42	45	49	48	48	52
< 3 fleurs/jour (jours)	63	63	67	68	66	65	68	72
1 ^{ère} gousse mûre (jours)	63	69	74	76	80	80	83	88
Temps de maturation par gousse (jours)	42	47	52	53	55	57	58	62
% 28° Maximum (%)	61	58	65	60	51	53	43	40
% 28° 90 jours (%)	54	45	40	37	19	24	15	7

Tableau n° 12. - Composantes de la précocité :

Résultats des analyses de variance à 2 facteurs.

Paramètres de floraison

Carac- tères Sources de Variations	ddl	1ère fleur (jours)		> 3 fleurs/jour (jours)		50 fleurs (jours)		50 % des fleurs (jours)		< 3 fleurs/jour (jours)	
		CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc
Variétés	7	24,255	16,56 ***	203,986	17,7 ***	136,344	32,44 ***	130,703	10,89 ***	54,717	3,74 **
Années	5	7,249	4,95 ***	296,425	25,71 ***	322,514	76,74 ***	731,696	60,96 ***	358,554	24,49 ***
Résiduelle	34	1,465		11,527		4,203		12,003		14,642	

Paramètres de maturité des gousses

Carac- tères Sources de Variations	ddl	1ère gousse mûre (jours)		Temps de maturation par gousse (jours)		%age max (Arc Sin $\sqrt{\%}$)		%age 90 jours (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	
		CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc
Variétés	7	131,719	10,84 ***	105,476	8,84 ***	944,934	37,99 ***	972,919	89,62 ***
Années	5	394,228	32,44 ***	232,464	19,48 ***	163,373	6,57 ***	767,635	70,71 ***
Résiduelle	34	12,151		11,936		24,876		10,856	

*** = significatif à $\alpha > 1 \text{ ‰}$ ** = significatif à $\alpha > 1 \text{ ‰}$ Remarque : L'absence de Plurunner en 1976 est considérée comme une donnée manquante pour chaque caractère.

Tableau n° 13. - Composantes de la précocité :

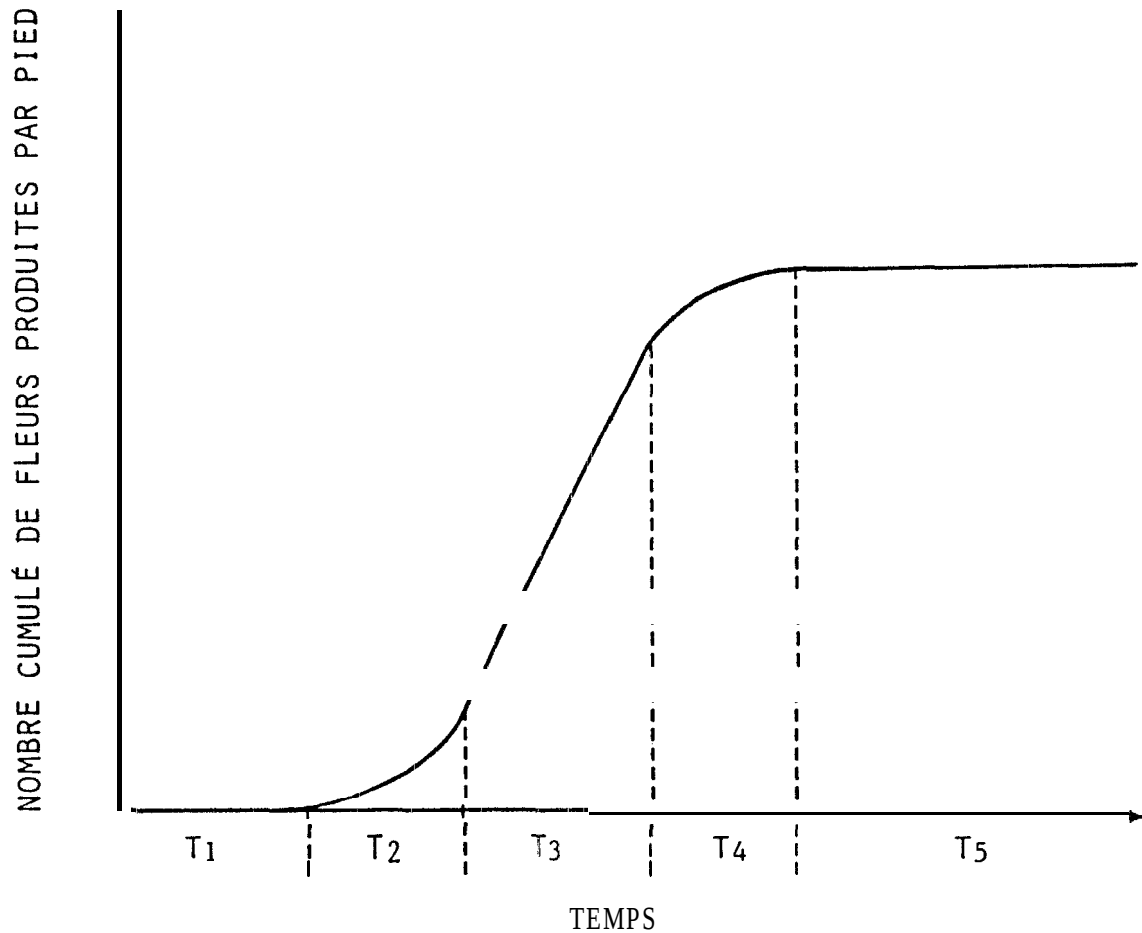
Estimation des coefficients de corrélation phénotypique entre les paramètres de précocité.

- Corrélations entre les caractères sur les moyennes pluriannuelles des comportements variétaux :
au-dessus de la diagonale (ddi = 5)
- Corrélations entre les caractères sur les comportements variétaux sur toutes les années :
en-dessous de la diagonale (ddl = 46).

	1ères fleurs (jours)	>3 fleurs/ jour (jours)	50 fleurs (jours)	50 % des fleurs (jours)	<3 fleurs/ jour (jours)	1ère gousse mûre (jours)	Temps de mat. par gousse (jours)	%age max (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	%age 90 jours (Arc Sin $\sqrt{\%}$)
1ères fleurs (jours)		0,86 **	0,95 ***	0,93 ***	0,78 *	0,95 ***	0,92 ***	- 0,83 **	- 0,98 ***
> 3 fleurs/jour (jours)	0,66 ***		0,96 ***	0,96 ***	0,55 NS	0,88 **	0,87 **	- 0,85 **	- 0,90 ***
50 fleurs (jours)	0,64 ***	0,87 ***		0,95 ***	0,61 NS	0,90 ***	0,87 **	- 0,82 **	- 0,94 ***
50 % du fleurs (jours)	0,24 N S	0,12 N S	0,17 N S		0,72 *	0,95 ***	0,93 ***	- 0,81 *	- 0,94 ***
< 3 fleurs/jour (jours)	0,36 *	0,47 ***	0,65 ***	0,29 *		0,82 *	0,82 *	- 0,58 NS	- 0,76 *
1ère gousse mûre (jours)	0,77 ***	0,73 ***	0,74 ***	0,46 ***	0,51 ***		0,99 ***	- 0,79 *	- 0,97 *
Temps de maturation/gousse (jours)	0,63 ***	0,68 ***	0,70 ***	0,48 ***	0,51 ***	0,98 ***		- 0,76 *	- 0,95 ***
%age max (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	- 0,32 *	- 0,52 ***	- 0,63 ***	- 0,42 **	- 0,66 ***	- 0,54 ***	- 0,56 ***		0,89 **
%age 90 jours (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	- 0,68 ***	- 0,76 ***	- 0,87 ***	- 0,32 *	- 0,74 ***	- 0,83 ***	- 0,81 ***	0,75 ***	

** = Significatif à $\alpha > 1\%$
 * = Significatif à $\alpha > 5\%$
 N.S = Non significatif

Figure n° 14. - Courbe de floraison cumulée par pied en fonction du temps écoulé depuis le semis, en l'absence de facteur limitant intervenant en cours de cycle.



T_1 = PHASE DE MISE À FLORAISON,

T_2 = PHASE DE MISE À FLORAISON LINÉAIRE,

T_3 = PHASE DE FLORAISON LINÉAIRE.

T_4 = PHASE DE BAISSSE DE LA FLORAISON,

T_5 = PHASE D'ARRÊT DE LA FLORAISON.

Les analyses de **variance à 2 facteurs** : variétés et années, (tableau n° 12) indiquent que les différences entre les années et entre les variétés sont hautement significatives pour tous les caractères. Les distributions des pourcentages de gousses mûres, sont normalisées par transformation angulaire.

Les estimations des corrélations phénotypiques entre les paramètres sont réalisées entre les mesures du comportement variétal des 6 années et entre les moyennes pluriannuelles des comportements variétaux (tableau n° 13). Elles sont pour la plupart significatives et souvent élevées.

IV. DISCUSSION

Composantes de précocité de la maturité des gousses

Pour une variété, la précocité à la récolte dépend du déroulement de la phase végétative, de la floraison et de la maturation des gousses.

En l'absence de facteur limitant, notamment lié à l'alimentation hydrique, une courbe de floraison cumulée par pied peut être établie (figure n° 14).

Elle comprend **5** phases :

- 1ère phase : la phase de mise à floraison (t₁)
- 2ème phase : la phase de mise à floraison linéaire (t₂)
- 3ème phase : la phase de floraison linéaire (t₃)
- 4ème phase : la phase de baisse de la floraison (t₄)
- 5ème phase : la phase d'arrêt de la floraison (production (t₅)
de fleurs extrêmement faible, voire nulle).

Ces phases peuvent être situées par rapport aux paramètres étudiés :

- Nombre de jours entre le semis et le 1er jour de floraison (1ères fleurs) = **t₁**
- Nombre de jours entre le semis et la production de plus de 3 fleurs par jour
(> 3 fleurs/jour) $\simeq t_1 + t_2$.
- Nombre de jours entre le semis et la production de moins de 3 fleurs par jour
(< 3 fleurs/jour) $\simeq t_1 + t_2 + t_3 + t_4$

Lors de la maturation, le pourcentage de gousses mûres par pied augmente rapidement à mesure que les gousses correspondant aux fleurs produites pendant la phase linéaire de floraison arrivent à maturité. En l'absence de limitation dans le temps, l'existence d'une "production résiduelle" de fleurs en phase de plateau fait que le **pourcentage** devrait tendre vers 100 % sans jamais **l'atteindre**.

Deux limitations dans le **temps** vont maintenir le pourcentage de gousses mûres à un niveau plus faible : **l'arrêt** de la saison des pluies et la sénescence physiologique des plantes. Cette dernière est due, lors du remplissage et de la maturation des gousses, à un "épuiement" en faveur des fruits de l'appareil **aérien** et racinaire en produits **métaboliques** élaborés tels que les glucides et les protéines. La production photosynthétique est mobilisée par les gousses ainsi que les réserves en glucides et les protéines, notamment celles participant à la photosynthèse. Ceci se traduit **par** un "jaunissement" du feuillage, entraînant **une** baisse de l'activité photosynthétique et une chute des feuilles. La baisse des activités enzymatiques provoque une réduction des relations hormonales et de leur contrôle. En particulier, les graines mûres ne **reçoivent** plus d'inhibiteur de germination, l'acide abscissique produit par la partie aérienne. Chez les géotypes non dormants, la balance hormonale penche **alors** en faveur de **l'acteur** interne **de** germination. Les graines germent en terre, ce qui est considéré de façon traditionnelle comme un signe de maturité de la culture.

Le processus **de** sénescence physiologique dépend des rapports physiologiques entre l'appareil foliaire et racinaire et les gousses. Par **conséquent**, des conditions du milieu qui influencent les potentiels métaboliques (**activité** photosynthétique, partition des **assimilats**), le nombre, **la** taille et le processus de remplissage des fruits, influencent le stade d'intervention de la **senescence**, donc le pourcentage maximum de gousses mûres atteint.

Au moment de la récolte, le pourcentage de gousses mûres est d'autant plus élevé que le nombre de gousses ayant eu le temps de mûrir est élevé. Ce nombre sera d'autant plus grand que la floraison a débuté tôt et a **été brève**, que le temps d'élaboration de la gousse mûre à partir de la fleur fécondée est court. Le degré de précocité d'une variété dépend donc de la durée :

$t_1 + t_2 + t_3 + t_4 + \text{Temps d'élaboration par gousse.}$

La comparaison des moyennes variétales (tableau n° 11) montre en effet que plus une variété est hative, plus les durées de sa phase végétative, de ses différentes phases de floraison et d'élaboration par gousse, sont réduites ; ce que confirme les estimations des coefficients de corrélation phénotypiques.

Critère de précocité à la récolte adopté dans les conditions données de l'étude

Les pourcentages maximums de gousses mûres atteints par les variétés sont faibles dans de nombreuses années (annexe n° 1). Ceci est dû à l'arrêt de la saison des pluies qui induit une sénescence des plantes bien avant leur sénescence physiologique. Le critère de référence généralement adopté pour la précocité à la récolte, nombre de jours pour atteindre 75 % de gousses mûres, n'est pas utilisable dans les conditions pluviométriques de Bambey. Le critère de référence retenu pour la comparaison des variétés est alors le pourcentage de gousses mûres par pied **n** jours après le semis, **n** varie suivant le degré de précocité du matériel en étude. 90 jours ont été choisis pour cette étude.

Corrélations entre les composantes de la précocité et critères de sélection

Les estimations des corrélations phénotypiques à partir des moyennes **pluri-annuelles** par variété, donnent une approche des liaisons générales qui associent les différentes composantes de la précocité dans le cadre de l'échelle de précocité présentée par les 8 variétés étudiées.

Les estimations des corrélations phénotypiques à partir des comportements variétaux sur toutes 'Les années, offrent une approche des liaisons entre les composantes de la précocité qui tient compte des variations dues aux modifications environnementales entre les années, essentiellement liée aux conditions pluviométriques auxquelles est soumise la sélection.

Toutes les composantes de la précocité étudiées présentent un coefficient de corrélation phénotypique élevé, la plupart hautement **significatif ($\alpha \geq 1\%$)**, avec le pourcentage de gousses mûres au 90ème jour excepté pour le nombre de jours pour que 50 % des fleurs soient produites (**50 % des fleurs**).

Seuls 2 caractères peuvent être suivis sur un grand nombre de plantes et de ce fait constituer éventuellement des critères de sélection de la précocité à la récolte :

-- le nombre de jours par pied entre le semis et le 1er jour de floraison :

$$r = -0,68^{***}, \text{ddl} = 46$$

• le nombre de jours par pied entre le semis et la production de plus de 3 fleurs par jour :

$$r = -0,76^{***}, \text{ddl} = 46.$$

Un troisième caractère peut également constituer un critère de précocité si l'effectif en sélection *n'est* pas trop important (de l'ordre de 2 à 3 centaines) :

▪ le nombre de jours par pied entre le semis et la production cumulée de 50 fleurs :

$$r = -0,87^{***}, \text{ddl} = 46.$$

Son intérêt, malgré le coût de son appréciation, est d'être le caractère de précocité ayant la meilleure corrélation phénotypique avec le pourcentage de gousses mûres par pied au **90ème** jour.

D. ETUDE DE L'HEREDITE DE LA PRECOCITE ET DE LA DORMANCE

I. MATERIEL GENETIQUE

Le matériel génétique entrant dans l'étude de l'hérédité de la précocité et de la **dormance** est présenté aux tableaux n° 14 et 15.

Les deux variétés parentales sont incluses dans l'étude des composantes de la précocité (Chap. III p. 98).

II. MODELES GENETIQUES

Les définitions des notations utilisées sont indiquées dans le tableau n° 16.

1. Etude des effets génétiques

L'étude des effets génétiques conditionnant l'expression des **caractères** est menée à partir des modèles de la génétique quantitative élaborés par MATHER et JINK (1982). Leur avantage est de **s'enchaîner** suivant une complexité croissante des paramètres pris en compte et suivant une diminution du nombre des hypothèses de **base**. Les données disponibles pour les différents caractères ne permettent de tester que les deux premiers modèles : le modèle d'additivité-dominante et celui d'**interaction allélique** digénique.

Modèle d'additivité - dominance des effets des paires de gènes (MATHER et JINKS, 1982)

Le modèle d'additivité - **dominance** repose sur quatre hypothèses :

1. Les valeurs phénotypiques ont des distributions normales..

Les effectifs des différentes générations sont pour la plupart trop réduits pour permettre de tester la normalité de leur distribution. Dans le cas classique

Tableau n° 14. - Matériel génétique entrant dans l'étude
de l'hérédité de la précocité.

Désignations dans l'étude	Natures	Précisions
P_1	73-30	• variété botanique Spanish • lignée pure dormante • obtention par généalogique à partir d'un croisement 61-24 (Spanish d'Argentine) par 59-127 (Virginia du Burkina) • 95 jours en zone Soudano-Sahélienne
P_2	Chico	• variété botanique Spanish • lignée pure non dormante • obtention par généalogique à partir d'une population d'URSS (Caucase) • 75 jours
F_1 F_2 F_3	73-30 x Chico 73-30 x Chico 73-30 x Chico	• 52 lignées F_3 issues de 52 pieds F_2 choisis pour couvrir la gamme de précocité des pieds F_2 (20 à 96 % de gousses mûres à la récolte)
B_1 B_2	F_1 x 73-30 F_1 x Chico	

Tableau n° 15. - Matériel génétique entrant dans l'étude de l'hérédité de **la dormance**.

Désignations dans l'étude	Natures	Précisions
P_1 P_2	73-30 Chico	(cf. Tableau n° 14) (cf. Tableau n° 14)
F_2 F_3	73-30 x Chico 73-30 x Chico	200 lignées provenant de 200 pieds F_2 tirés au hasard
B_{1s} B_{2s}	Autofécondation de F_1 x 73-30 (B_1) Autofécondation de F_1 x Chico (B_2)	50 lignées 50 lignées

Tableau n° 16. ■ Etude de l'hérédité **de la précocité et de la dormance** :

Définitions des notations des estimations.

P_1, P_2	Génotypes parentaux
F_g	Génération g avec $g = 1, 2$ ou 3
B_1, B_2	Park-cross $F_1 \times P_1$ - $F_1 \times P_2$
B_{1S}, B_{2S}	Autofécondation des back-cross $F_1 \times P_1$, $F_1 \times P_2$
$\bar{F}_2$ sup.	Moyennes phénotypiques des performances des x % individus F_2 supérieurs
$\bar{F}_3$ sup.	Moyennes phénotypiques des individus F_3 issus des x % individus F_2 supérieurs
$\bar{F}_2$ inf.	Moyennes phénotypiques des performances des x % individus F_2 inférieurs
$\bar{F}_3$ inf.	Moyennes phénotypiques des individus F_3 issus des x % individus F_2 inférieurs
$\bar{G}$	Performance phénotypique moyenne inter-répétition du génotype G avec $G = P_1, P_2, F_g, B_1, B_2, B_{1S}$ ou B_{2S}
$v_{\bar{G}}$	Variance de $\bar{G}$
v_G	Variance phénotypique totale intra-répétition du génotype G

Tableau n° 16. - Etude de l'hérédité de la précocité et de la dormance :

Définitions des notations des estimations (suite).

V_{BF3}	Variance intra-descendances F_3 issues de f pieds F_2 (f = 52)
V_{WF3}	Variance totale inter-descendances F_3 issues de f pieds F_2 (f = 52)
$V_{F_2}(f)$	Variance des f pieds-mère F_2
V_e	Variance intra-répétition due à l'environnement
V_{Eb}	Variance due à l'environnement entre les descendances F_3
D	Variance génétique due aux effets d'additivité
H	Variance génétique due aux effets de dominance
	} notation de Mather et Jink (1949)
H_{eF_g}	Héritabilité au sens large à la génération F_g avec e = E ou M selon le mode de calcul de la variance environnementale
h^2_D	Héritabilité au sens étroit de Smith (1950) et Warner (1952)
h^2_b	Héritabilité au sens étroit par régression descendances/parents
h^2_t	Héritabilité au sens étroit par corrélation intra-classe F_3
h^2_R	Héritabilité réalisée
b_{F_3/F_2}^-	Coefficient de régression entre les performances moyennes des descendances F_3 et celles des plantes F_2 dont elles sont issues

Tableau n° 16. - Etude à l'hérédité de la précocité et de la dormance :

Définitions des notations des estimations (suite).

$Cov_{\bar{F}_3/F_2}$	Covariance phénotypique entre les performances moyennes des descendance F_3 et celles des plantes F_2 dont el les sont issues
$Cov_{P_1 \text{ ou } 2} (x,y)$	Covariance phénotypique entre les caractères x et y chez P_1 ou P_2
$Cov_{F_g} (x,y)$	Covariance phénotypique entre les caractères x et y à la génération g
$Cov_B F_3 (x,y)$	Covariance phénotypique-entre les caractères x et y à partir des moyennes phénotypiques des descendance F_3
$r_E (x,y)$	Coefficient de corrél ation environnementale entre 2 caractères x et y
$r_{P_1 \text{ ou } P_2} (x,y)$	Coefficient de corrélation phénotypique entre les caractères x et y chez P_1 ou P_2
$r_P F_g$	Coefficient de corrélation phénotypique entre les caractères x et y à la génération g
$r_G F_3/F_2$	Coefficient de corrélation génotypique entre les caractères x et y à partir des 
$r_{G\bar{F}_3} (x \text{ ou } y)/F_2 (x \text{ ou } y)$	Coefficients de corrélation génotypique entre les caractères x et y, entre les performances moyennes des descendance F_3 et celles des plantes F_2 dont elles sont issues
r_{GF_g}	Coefficient de corrélation génotypique entre les caractères x et y à la génération g
$r_{G\bar{F}_3}$	Coefficient de corrélation génotypique entre les moyennes des descendance F_3

Tableau n° 16, - Etude de l'hérédité de la précocité et de la dormance :

Définitions de notation des estimations (suite).

n_h	Moyenne harmonique du nombre d'individu par descendance F_3
f	Nombre de descendances F_3
$n_{P_1 \text{ ou } P_2}$	Nombre total d'individu de P_1 ou P_2
Tdl	Taux de discrimination légitime
G_s	Gain de sélection attendu
Ttf	Taux de transgression favorable
$K_1 \text{ ou } 2$	Nombre de facteurs génétiques selon Mather et Jtnk (1949) ou Castle et Wright (1934)
$s (\quad)$	Erreur de standard de ()
Remarque :	Dans le cas de formule où les donnée génétique de 2 caractères interviennent, les notations de ce donnée se rapportant à chacun des 2 caractère sont suivies de (x) pour le 1er caractère et de (y) pour le 2e.

de non conformité à la normalité que constituent les fréquences provenant de dénombrements, une transformation angulaire est réalisée. Lorsqu'une liaison de proportionnalité entre les variances et les moyennes des générations génétiquement homogènes (P1, P2 et F1) se manifeste, elle peut être due à une absence de normalité des distributions. Une modification de l'échelle de mesure par transformation des données, par exemple logarithmique ou angulaire, peut permettre de **normaliser** leur distribution et de supprimer ou minimiser la 'liaison moyennes-variantes (HUET et ECOCHARD, 1961 ; ECOCHARD et HUET, 1961). En l'absence de cette liaison, nous admettrons que l'hypothèse de **normalité** des distributions est vérifiée.

2. 'La **variance** aléatoire due au milieu est équivalente quel que **soit** le génotype.

Un cas classique de **variances** aléatoires dues au milieu **différentes** selon les génotypes est celui d'une perte ou d'un gain d'homéostasie dans l'expression du caractère en fonction du degré d'hétérozygocie des génotypes (MATHER et JINKS, 1982). La **variance** résiduelle des générations **génétiquement** homogènes est une **estimation** de la **variance** aléatoire due au milieu sur ces **génotypes**. L'homogénéité des **variances** est éprouvée par le test de BARTLETT. Si l'hypothèse d'**homogénéité** n'est pas **retenue**, l'existence d'un phénomène d'homéostasie différentielle entre les **F₁** et :Les parents homozygotes est admise, et l'hypothèse d'homogénéité des **variances** aléatoires dues au milieu selon les génotypes est rejetée.

3. Il n'existe pas d'**interaction** entre les génotypes et les environnements.

Les dispositifs **expérimentaux** employés ne permettent pas de tester l'hypothèse d'absence d'**interaction** génotypes x environnements, nous l'admettrons donc à priori.

4. Les effets des gènes se limitent aux effets d'additivité et de **dominance**, sans effets d'épistasie.

Lorsque les 4 premières hypothèses ont été admises, l'adéquation au modèle d'additivité-dominante est testée par la méthode des "Joint Scaling tests" de MATHER et JINK ('1982) qui intègre les différentes générations. Si l'hypothèse d'adéquation au modèle est retenue, la part des effets **d'additivité** et de **dominance** est estimée et leur signification est testée.

Modèle d'interactions alléliques digéniques (MATHER et JINKS, 1982)

Le modèle d'interactions **alléliques** digéniques repose sur les trois premières hypothèses du modèle **d'additivité-dominance**. Il est envisagé lorsque l'adéquation à la quatrième hypothèse du premier modèle est rejetée pour le caractère considéré. Deux nouvelles hypothèses sont alors formulées :

1. Il n'y a pas d'effet de linkage entre les gènes.

Un calcul de MATHER et JINK (1982) permet de mettre en **évidence** l'existence d'effet de linkage et de calculer l'intensité moyenne **d'attraction** et de répulsion. Nous ne l'utiliserons pas car il repose sur des hypothèses trop peu réalistes. Nous admettrons **l'hypothèse** d'absence d'effets de linkage.

2. Il existe des interactions entre les **allèles** situés aux **loci** différents, effets d'épistasie, qui se limitent à des interactions par paire de **loci**.

L'adéquation à cette hypothèse est testée par la méthode des "Joint Scaling tests" de MATHER et JINKS (1982). Si elle est admise, la part des effets génétiques d'additivité, de **dominance** et des différents types d'épistasie est estimée et leur signification est testée. Si **l'hypothèse** d'adéquation au modèle est rejetée, nous admettrons globalement dans l'expression du caractère, **l'existence** significative de phénomènes de linkage ou d'interactions alléliques intergéniques d'ordre supérieur à deux.

Les hypothèses de base des modèles ci-dessus sont restrictives.

Celle de la **normalité** des distributions est peu contraignante, car les **cas** les plus fréquents de non conformité sont repérés, de plus, les distributions ^{des} données biologiques se conforment assez bien à la loi normale (**SNEDECOR**, 1.957) ; enfin, la non-normalité des distributions biaise souvent assez peu les **décompositions** statistiques (**SNEDECOR**, 1957).

L'hypothèse de **variances** aléatoires dues au milieu équivalentes quel que soit le génotype est souvent démentie, notamment par l'existence de gains ou de pertes d'homéostasie. suivant le degré d'hétérozygocie des génotypes qui seront ici dépistés.

L'hypothèse d'absence **d'interaction** génotype x milieu **est** peu réaliste d'un point de vue biologique. Un dispositif adéquat permet souvent de mettre en évidence de telles interactions surtout dans les cas de caractères où l'influence du milieu est importante. C'est le **cas** de la précocité à la récolte que nous étudions ici.

Enfin, les hypothèses d'adéquation **aux** deux premiers modèles de MATHER et JINK (1982) sont **très** contraignantes d'un point de vue **génétique**. Ces modèles sont adaptés à des caractères génétiquement très simples. Leur étude, dans le cas de caractères dont on connaît à l'évidence le polygénisme, n'a pas de signification. Par contre, dans le cas des caractères dont on admet traditionnellement la "simplicité" génétique, l'étude de l'adéquation à ces modèles **sera** précieuse pour le sélectionneur. Il pourra déterminer si :

- Le caractère est conditionné essentiellement par des effets d'additivité et de **dominance** sans intervention **déterminante** d'effets d'épistasie.
- Le caractère présente, en plus des effets d'additivité et éventuellement de **dominance**, des effets limités d'épistasie.
- Les effets d'épistasie ont une part déterminante dans l'expression du caractère. Selon la nature de cette information, le sélectionneur pourra opter pour des méthodes de sélection différentes.

Dominance et super-dominante phénotypique

La mesure de la **dominance** phénotypique en F1 et F2 est définie par la déviation phénotypique par rapport aux valeurs phénotypiques des parents. Les mesures de **dominance** phénotypique partielle ou totale et de super-dominante phénotypique à une génération donnée sont exprimés en pourcentage de la moyenne phénotypique des parents.

2. Héritabilités

L'étude de l'hérédité des différents caractères étudiés est conduite dans le cas particulier des espèces autogames (**HANSON**, 1963). Le détail des formules d'estimation des différentes **héritabilités** et de leur erreur standard est présenté en annexe n° 2.

L'héritabilité au sens large (MAHMUD et KRAMER, 1951 et autres) est calculée pour les générations **F₂** et **F_g** :

$$H_{eFg} = \frac{\text{Variance génatypique}}{\text{Variance phénotypique}} = \frac{V_{Fg} - V_e}{V_{Fg}}$$

L'héritabilité au sens étroit (LUSH, 1945 et autres) est évaluée suivant 3 méthodes :

- **SMITH (1950)**, **WARNER (1952)**, dans le cas où le caractère est **déterminé** par des effets génétiques d'additivité-dominante :

$$h^2_D = \frac{1/2 D}{V_{F_2}}$$

- **LUSH (1945)**, **ROBINSON et al., (1949)** :

$$h^2_b = b_{\bar{F}_3/F_2} = \frac{\text{Cov } \bar{F}_3/F_2}{V_{F_2}} \quad (\text{coefficient de régression})$$

- FALCONER (1961) :

$$h^2_t = 3/2 \frac{V_B F_3}{V_{BF_3} + V_{WF_3}} = \text{(coefficient de corrélation intraclasse)}$$

L'héritabilité réalisée est calculée selon la méthode de GUTHRIE et al., (1984) :

$$h^2_R = \frac{F_3 \text{ sup} - \bar{F}_3 \text{ inf}}{\bar{F}_2 \text{ sup} - \bar{F}_2 \text{ inf}}$$

3. Taux de discrimination légitime, Taux de transgression favorable et Progrès génétiques attendus

Le taux de discrimination légitime (ECOCHARD et al., 1961) donne le plus petit pourcentage de plantes que l'on puisse retenir dans la génération sans en éliminer qui ne soient pas significativement différentes du lot retenu. Il est essentiellement utilisé en F_2 .

$$Tdl = 1/2 \sqrt{1 - H_{F_2}}$$

Le gain de sélection attendu donne le progrès que l'on peut espérer obtenir d'une génération à l'autre en exerçant une pression de sélection que l'on prend en général égale au taux de discrimination légitime.

$$Gs = K \cdot \sqrt{V_{F_2} \cdot h^2_b}$$

avec K étant un coefficient fonction de la pression de sélection

(FALCONER, 1961).

Le taux de transgression favorable (ECOCHARD et al., 1961) donne le pourcentage de plantes significativement meilleures que le meilleur des parents.

$$Ttf = \text{Proba} \left(x > \frac{|\bar{P}_2 \pm 2 \sqrt{V_E - \bar{F}_2}|}{\sqrt{V_{F_2}}} \right)$$

4. Nombre de facteurs génétiques

Le nombre de facteurs génétiques correspond au nombre de gènes majeurs ou de groupes majeurs de gènes ("**Linkats**" selon **DEMARLY**, 1977) qui déterminent la différence de comportement entre les deux variétés parentales pour le caractère considéré.

MATHER et JINKS (1982), CASTLE (1921) ont établi des formules (annexe n° 3) permettant d'estimer le nombre de facteurs génétiques qui **interviennent** dans la différence de comportement entre deux lignées pures. Elles reposent sur des hypothèses du modèle **d'additivité-dominance** de MATHER et JINKS (1982), examinées plus haut, auxquelles s'ajoutent trois hypothèses :

1. L'absence d'effet de linkage entre les gènes (voir ci-dessus).
2. Les gènes ont des effets égaux sur l'expression du caractère.

Cette hypothèse est biologiquement peu réaliste comme le montre, par exemple, le cas du contrôle génétique de la maturité (QUINBY, 1967) et de la hauteur @HERTZ, 1970) chez le sorgho. Par approximation, nous admettrons cependant cette hypothèse.

3. Les allèles à effets comparables sont associés chez les mêmes parents.

Cette hypothèse peut être admise sans grand risque lorsque la différence de comportement entre les parents est importante et déterminée par un petit nombre de facteurs génétiques.

Les hypothèses sur lesquelles reposent les formules de détermination du nombre de facteurs génétiques sont biologiquement très contraignantes. On peut donc douter du réalisme de ces formules. Elles sont toutefois utiles au sélectionneur dans la mesure où, si elles s'accordent pour indiquer un petit nombre de facteurs génétiques, il existe une forte présomption pour que ce nombre soit très limité. Cette information aide le sélectionneur à choisir une méthode de sélection adaptée.

5. Corrélation entre caractères

Pour les différentes générations, une estimation des coefficients de corrélation environnementaux, phénotypiques et génétiques entre les paramètres de la précocité est réalisée selon les formulations classiques (annexe n° 4). Les erreurs standards sont précisées lorsqu'elles sont calculables.

Les estimations des coefficients de corrélation génétique permettent de déterminer l'existence de liaisons qui associent les caractères sélectionnés et la nature de ces liaisons. Selon qu'elles; sont positives ou négatives, elles vont **faciliter** ou gêner l'obtention de **l'idéotype** et le sélectionneur devra en tenir compte lors de la conduite du programme d'amélioration (Chap. I p.55).

XII. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

1. La précocité

1.1. Dispositif statistique

En 1984 sont **semées** les générations P₁, P₂, F₁, F₂, B₁ et 132 en 5 blocs randomisés.

Chaque bloc comprend :

- 1 ligne de chacune des générations génotypiquement homogènes P₁, P₂ et F₁.
- 4 lignes de la génération en ségrégation F₂.
- 1 seule ligne des. générations génétiquement hétérogènes B₁ et B₂. La quantité de semences disponibles n'a pas permis de mettre en place (davantage de plantes, qui auraient: mieux rendu compte de la variabilité génétique au niveau de la **variance** intra-parcellaire.

Chaque ligne comprend 12 plantes et 2 plantes de bordure qui n'entrent pas dans l'analyse. Sur les 12 plantes, 10 entourées de 4 plantes voisines sont suivies. L'écartement est de 50 cm sur 50 cm.

En 1985 sont semées les générations P_1 , P_2 et F_3 en 3 blocs **randomisés**. La quantité de semences F_3 disponible a limité le nombre de répétitions, donc la précision du dispositif statistique.

Chaque bloc comprend :

- 8 lignes de chacune des générations génétiquement homogènes P_1 et P_2 .
- 52 lignes de la génération en ségrégation F_3 , à raison d'une descendance F_3 par ligne. Chacune des 52 descendance F_3 est répartie sur les 3 répétitions. Elles proviennent de 52 pieds F_2 choisis de façon à couvrir la gamme de précocité présente en F_2 , évaluée à partir du pourcentage de gousses mûres à la récolte.

Chaque ligne comprend 7 plantes et 2 de bordure qui n'entre pas dans l'analyse. L'écartement est de 50 cm sur 50 cm.

Les effectifs des **générations** en étude ne sont pas égaux du fait de la mortalité de certains individus en cours d'expérimentation et de l'étude d'un plus grand nombre d'individus des générations F_2 et F_3 génétiquement plus diversifiées que les générations parentales et F_1 . Les **variances** résiduelles et les **variances** des moyennes des différentes générations ne sont donc pas estimées avec la même précision. C'est la raison pour laquelle, lors des analyses statistiques des modèles, ces moyennes seront pondérées par l'inverse de leur **variance** suivant la méthode proposée par MATHER et JINKS (1982).

1.2. Critères de précocité

Les paramètres de précocité étudiés sont choisis à partir de l'étude des composantes de la précocité (**Chap. III** p 97) et selon les possibilités matérielles d'évaluation individuelle et non destructive.

Quatre critères sont retenus :

1. Nombre de jours entre le semis et la levée (S-L).
2. Nombre de jours entre la levée et le premier jour de floraison (L-P).

3. Nombre de fleurs produites durant les 4 premiers jours de floraison (**4F**).
4. Pourcentage de gousses mûres, évalué à partir de la coloration de l'intérieur de la coque, SO jours après le semis (**%age** GM **80e** jour).

2. La **Dormance**

2.1. Dispositif statistique

En 1984, 10 **gousses** mûres sont prélevées au hasard sur chaque plante incluse dans l'étude de la précocité, au moment de leur récolte. Les graines sont semées le lendemain selon le même dispositif expérimental que celui de l'étude de la précocité (**chap. III p. 97**).

Chez ces graines: le tégument est C:onstitué de tissu maternel. De plus, au niveau génétique, la **dormance** résulte de l'**intéraction** entre l'expression du génotype de la plante mère qui détermine la production d'inhibiteur, et **celui** de la proplantule qui détermine celle de l'activateur (Chap. II p. 81). La **dormance** des graines F2 dépend donc des génotypes F1 et **F2**, celle des graines **F3** des génotypes F2 et F3, etc...

Chaque jour le comptage du nombre de graines levées par pied est réalisé. Les graines germées sont alors éliminées. Le suivi se poursuit jusqu'à la germination de toutes **les** graines.

2.2. Critère de dormance

Le critère de **dormance** adopté est le nombre de jours entre le semis et la levée, mesuré individuellement pour chaque graine.

IV. RESULTATS

Les comportements des différentes générations en 1984 et 1985, le résultat des analyses de **variances** et de leur décomposition, sont présentés aux tableaux 17, 18 et 19 pour **chacun** des critères de précocité et de **dormance**.

Les résultats des tests du modèle d'additivité-dormante sont présentés

Tableau n° 17. - Etude de l'hérédité de la précocité :

Résultats 1984.

	Généra- tions	Effectifs	Moyennes	Erreurs standards	Variances totale.8	Variances Intra-bloc	Tests de Bartlett	CIV (%)
S - L : semis - levée (jours)	P ₁	50	6,4	+ 0,1	0,782	0,840	} **	14
	P ₂	50	6,1	+ 0,0	0,058	0,060		4
	F ₁	50	7,1	± 0,2	1,480	0,953		17
	F ₂	200	7,7	± 0,1	2,902	2,580		22
	B ₁	50	9,3	± 0,3	3,519	2,986		20
	B ₂	50	6,1	+ 0,0	0,092	0,091		5
L-F : levée - floraison (jours) (log x)	P ₁	50	1,265	+ 0,004	0,905 . 10 ⁻³	0,750 . 10 ⁻³	} N S	2
	P ₂	50	1,202	+ 0,004	0,857 . 10 ⁻³	0,873 . 10 ⁻³		2
	F ₁	50	1,257	+ 0,005	1,738 . 10 ⁻³	1,573 . 10 ⁻³		3
	F ₂	200	1,231	+ 0,003	2,341 . 10 ⁻³	2,317 . 10 ⁻³		4
	B ₁	50	1,273	± 0,007	2,736 . 10 ⁻³	2,903 . 10 ⁻³		4
	B ₂	50	1,229	± 0,004	0,937 . 10 ⁻³	0,671 . 10 ⁻³		3
4 F : nombre fleurs 4 premiers jours	P ₁	50	12,8	± 0,6	19,714	20,858	} N S	35
	P ₂	50	17,1	± 0,7	25,259	27,276		29
	F ₁	50	20,8	+ 0,9	41,114	38,580		31
	F ₂	200	17,2	+ 0,4	37,181	37,111		35
	B ₁	45	12,8	± 1,0	40,650	40,618		50
	B ₂	50	20,8	+ 0,9	41,533	39,267		31
% GM : % gousse mûres à 80 jours (Arc Sin √ %)	P ₁	49	48,0	± 1,1	57,103	50,362	} N S	16
	P ₂	43	77,7	± 1,6	104,577	109,954		13
	F ₁	50	59,3	+ 1,2	60,379	57,339		14
	F ₂	188	58,2	+ 0,8	124,726	116,512		19
	B ₁	41	51,1	± 1,7	116,584	09,057		21
	B ₂	44	68,9	+ 1,9	162,178	95,886		19

Tableau n° 18. - Etude de l'hérédité de la **dormance** :

Résultats 1984.

	Générations	Effectifs	Moyennes	Erreurs standards	Variances totales	Variances Intra-Bloc	F Fisher	Variances Intrafamille	Variances Interfamille	CV (%)
D : Semis-levée (jours) (log (jours + 1))	P1	748	1,89	± 0,01	0,035	0,033	} NS	-		10
	P2	633	0,95	± 0,01	0,045	0,044		.		22
	F2	837	1,43	± 0,01	0,080	0,076				20
	F3	2 825	1,40	± 0,01	0,095	0,089		0,0620	0,0327	22
	B1S	596	1,61	± 0,01	0,076	0,060				17
	B2S	716	1,19	± 0,01	0,101	0,092				27

Tableau n° 19. • Etude de l'hérédité de la précocité :

Résultats 1985.

	Géné- rations	Effec- tifs	Moyennes :	Erreurs Standard	Variances totales	Variances Intra-Bloc	Variances Intra-famille	Variances Interfamille	CV (%)
S - L (jours)	P ₁	155	6,9	± 0,1	0,559	0,451			11
	P ₂	168	6,4	± 0,0	0,326	0,330			9
	F ₃	936	6,9	± 0,0	0,747	0,746	0,492	0,254	13
L - F (jours) (log x)	P ₁	147	1,233	± 0,003	$1,066 \cdot 10^{-3}$	$1,062 \cdot 10^{-3}$	-	-	3
	P ₂	160	1,206	± 0,002	$0,753 \cdot 10^{-3}$	$0,748 \cdot 10^{-3}$	-	-	2
	F ₃	910	1,219	± 0,002	$4,752 \cdot 10^{-3}$	$4,751 \cdot 10^{-3}$	$3,356 \cdot 10^{-3}$	$1,175 \cdot 10^{-3}$	6
4F (fleurs)	P ₁	147	10,5	± 0,4	23,702	22,538	-	-	46
	P ₂	160	22,6	+ 0,4	25,924	25,411	-	-	32
	F ₃	910	12,6	+ 0,2	42,914	42,940	33,789	11,340	52
%age GM (Arc Sin $\sqrt{\%$)	P ₁	140	49,2	+ 0,8	86,383	86,248			19
	P ₂	145	71,6	+ 0,9	125,247	125,338			16
	F ₃	767	48,4	+ 0,4	121,741	121,627	110,61	20,10	23

en annexes n° 5 et 6. Lorsque l'adéquation au modèle est admise,, l'estimation ponctuelle des effets génétiques et le test de leur signification figurent au tableau n° 20.

Dans le cas des caractères où l'adéquation au modèle d'additivité-dominante est rejetée, le test du modèle génétique d'**interactions** digéniques est mené. Les résultats figurent en annexes n° 7 et 8. De même, lorsque l'adéquation est admise, l'estimation ponctuelle de ses effets génétiques et le test de leur signification sont indiqués au tableau n° 21.

La comparaison deux à deux des **variances** résiduelles parentales entre les 2 années d'étude indique qu'elles ne sont pas significativement différentes. La variance liée au milieu peut donc être considérée **équivalente** entre les deux années. Ceci permet d'associer dans certains calculs les résultats de générations étudiées au cours d'années différentes.

Le tableau n° 22 présente **l'estimation** des héritabilités et des paramètres **génétiques** qui en dérivent pour chacun des critères de précocité et de **dormance**. Pour certains d'entre eux les estimations ne peuvent être **calculées**, l'ensemble des générations et filiations nécessaires n'étant pas présentes dans l'étude ou bien les conditions génétiques préalablement requises, telle que l'absence d'**effet** d'épistasie, n'étant pas remplies. La plupart du temps, la concordance **est** bonne entre les valeurs des estimations des héritabilités au sens étroit et réalisées, calculées selon des méthodes indépendantes, ce **qui** conforte les estimations obtenues. La précision sur les valeurs des estimations des héritabilités au 'sens étroit est bonne. Celles-ci sont moyennes à faibles, ce qui entraîne des gains de sélection réduits.

1. _Précocité à la levée (S-L)

En 1984, le test de Bartlett indique que les **variances** résiduelles des **générations** génétiquement homogènes (**P₁**, **P₂** et **F₁**) sont **très** différentes, ce qui interdit de mener l'étude des effets **génétiques** chez ce caractère.

Tableau n° 20. - Etude de l'hérédité de **la précocité** :

Estimations ponctuel 1 es, **interval** 1 es de confiance
et tests de signification des effets génétiques de la
précocité de maturité à la récolte selon le modèle
d'additivité - **dominance** de **MATHER** et JINKS.

	Effets génétiques	Estimations	test t
d	additivité	14,85 $\pm$ 0,88	*
h	dominance	- 4,32 $\pm$ 1,48	**

Tableau n° 21. - Etude de l'hérédité de la précocité et de la **dormance** :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et tests de: signification des effets génétiques de la rapidité de mise à floraison et de la **dormance** selon le modèle d'interactions alléliques digéniques de MATHER et JINKS.

	Effets génétiques		Estimations	
				Test t
L - F (jours) (log x)	d	additivité	0,033 $\pm$ 0,003	***
	h	dominance	0,170 $\pm$ 0,056	*
	i	add. x add.	0,067 $\pm$ 0,002	*
	j	add. x dom.		
	l	dom. x dom.	- 0,080 $\pm$ 0,004	*
D (jours) (log (x + 1))	d	additivité	0,468 $\pm$ 0,006	***
	h	dominance	- 0,211 $\pm$ 0,005	***
	i	add. x add.		
	j	add. x dom.	- 0,197 $\pm$ 0,069	**
	l	dom. x dom.	0,437 $\pm$ 0,117	*

Tableau n° 22. - Etude de l'hérédité de **la précocité** et de **la dormance** :

Estimations ponctuelles des héritabilités au sens large et au sens étroit, de l'hérédité réalisée et des paramètres génétiques calculés et observés dont ils dérivent.

	Héritabilités au sens large			Héritabilités au sens étroit				Héritabilité réalisée	T _{di}	T _{tf} calculé	T _{tf} observé	G _s calculé	G _s observé
	H _B F ₂	H _M F ₂	H _B F ₃	h ² _t (F ₃)	h ² _b (F ₃ /F ₂)	h ² _D (F ₂)	h ² _R (F ₃ /F ₂)	(%)	(%)	(%)			
S - L (jours)	0,83	0,73	0,48	0,48 ± 0,08	-	-	-	19	0	0	-	-	-
L - F (jours) (log x)	0,65	0,49	0,81	0,35 ± 0,07	0,23 ± 0,01	-	-	33	2,5	2,5	1	1	1
4 F (fleurs)	0,35	0,16	0,44	0,34 ± 0,07	0,09 ± 0,00	-	-	43	4	5	0,50	0,34	0,34
%age ^{GM} (Arc Sin √%)	0,31	0,41	0,13	0,24 ± 0,06	0,24 ± 0,04	0,41	0,223	39	1,0	1,6	0,21	0,27	0,27
D (jours) (log (x+1))	0,49		0,57	0,48 ± 0,04	-	-	-	36	3,0	3,7		-	-

Remarques : - Les gains de sélection sont annoncés dans l'échelle de mesure d'origine.
 - Les cases vides correspondent à des estimations qui ne peuvent pas être obtenues dans la présente expérimentation.

Un effet de superdominance phénotypique se manifeste en F_1 et F_2 (114 % et 123 %) en faveur de la tardiveté.

En F_2 , l'estimation de l'héritabilité au sens large est élevée (0,78 en moyenne). Aucune transgression en faveur de la précocité ne se manifeste, les plantes F_2 les plus précoces étant au mieux non significativement différentes de Chico.

En F_3 , l'estimation de l'héritabilité au sens large est nettement plus faible (0,48) à cause d'une réduction de la variance génétique. L'estimation de l'héritabilité au sens étroit en F_3 est moyenne ($h^2_t = 0,51$).

2. Précocité de mise à floraison (L-F)

Pour le nombre de jours entre la levée et le premier jour de floraison, les variances résiduelles des générations P_1 , P_2 et F_1 , à partir des données originales, sont proportionnelles aux valeurs des moyennes. En 1984 et 1985, une transformation logarithmique ($\log x$) permet de supprimer la liaison variance-moyenne et d'accepter l'hypothèse d'homogénéité des variances résiduelles.

Une légère dominance phénotypique partielle se manifeste en F_1 (102 %) en faveur de la tardiveté.

Le test du modèle génétique d'additivité-dominance indique que l'hypothèse d'adéquation est rejetée de façon hautement significative ($\alpha \geq 5\%$). Celle d'adéquation au modèle d'interactions alléliques digéniques est admise. Selon ce modèle, les estimations ponctuelles des effets génétiques montrent que des effets d'additivité sont très hautement significatifs ($\alpha \geq 1\%$) et des effets de dominance et d'épistasie de type additif-additif et dominance-dominance sont significatifs ($\alpha \geq 5\%$) pour la précocité de mise à floraison. $[h]$ et $[1]$ étant de signes opposés, les interactions digéniques sont essentiellement de type dupliqué.

En **F₂**, l'estimation de l'héritabilité au sens large est moyenne (**0,57** en moyenne). Une transgression en faveur de la précocité se manifeste.

En **F₃**, l'estimation de l'héritabilité au sens large est bonne (**0,81**) et **légèrement** supérieure à celle observée en **F₂**. Les estimations de l'héritabilité au sens étroit sont faibles (**0,23** et **0,39**).

3. Intensité de mise à floraison (**4F**)

Le nombre de fleurs produites pendant les 4 premiers jours de floraison présente des **variances** résiduelles équivalentes entre les générations génétiquement homogènes.

Un effet de superdominance phénotypique se manifeste en F₁ (**139 %**) en faveur d'une forte intensité de mise à floraison. En F₂ la **dominance** phénotypique est totale (**115 %**).

Les hypothèses d'adéquation aux modèles d'additivité-dominante et d'interactions alléliques **digéniques** sont rejetées de façon hautement significative (**$\alpha \geq 1\%$**). On admettra chez ce caractère l'existence d'interactions **alléliques** d'ordre supérieur à 2 ou celle d'effets de linkage entre les gènes.

En F₂ et **F₃**, l'estimation des héritabilités au sens large **et** étroit sont faibles (respectivement **0,32** en moyenne et **0,23**). L'héritabilité au sens étroit calculé à partir de la régression **$\bar{F}_3/F_2$** (**0,09**) est très faible, une sélection **en** F₂ sera donc d'une efficacité très limitée..

Une transgression en faveur d'une mise à floraison intense se manifeste en F₂.

4. Précocité de maturité des gousses (**%age** GM)

Après transformation angulaire, le pourcentage de gousses mûres par pied au **80e** jour présente des **variances résiduelles** homogènes entre les générations **P₁**, **P₂** et **F₁**.

Un effet de **dominance** phénotypique partielle se manifeste en F1 et F2 (94 % et 93 %) en faveur de la tardiveté.

L'hypothèse d'adéquation du modèle d'additivité-dominante est admise. L'estimation ponctuelle des effets génétiques de ce modèle et le test de leur signification (tableau n° 20) indiquent que des effets d'additivité sont **très** hautement significatifs ($\alpha \geq 1/100$) et semblent nettement supérieurs à ceux de **dominance** ($\alpha \geq 5\%$).

En F2 et F3, les estimations des héritabilités au sens large sont faibles (respectivement 0,36 en moyenne et 0,13). L'estimation de l'héritabilité au sens étroit en F2 est assez faible ($h^2_D = 0,413$). Les estimations en F3, et par régression $\bar{F}_3/F_2$, sont équivalentes et faibles (0,24) et corroborent l'héritabilité réalisée ($h^2_R = 0,22$).

Un faible taux de transgression en faveur de la précocité se manifeste en F2.

La précocité de maturité des gousses est le seul des caractères étudiés à se conformer à la condition génétique préalablement requise d'adéquation au modèle d'additivité-dominante permettant de lui appliquer les **formules** d'estimation du nombre de facteurs génétiques. Elles donnent des valeurs cohérentes. Celle de MATHER et JINKS (1982) indique **2,3** facteurs ; celle de CASTLE (1921) : **1,9** facteur. On peut donc estimer que le nombre de **gènes** majeurs ou de groupes majeurs de gènes responsables de la différence de précocité de maturité à la récolte entre les deux variétés, est très limité.

5. Dormance (D)

Pour la **dormance**, exprimée en nombre de jours, entre le semis immédiatement après la récolte et la germination, seules les 2 générations parentales sont disponibles parmi les générations génétiquement homogènes. Les **variances** résiduelles sont proportionnelles aux valeurs des moyennes. Après

Tableau n° 23. - Etude de l'hérédité de la précocité.

Estimations des coefficients de corrélation environnementaux
entre les paramètres de précocité (1984 au-dessus de la diagonale.
1985 en-dessous).

	S-L (jours)	L-F (jours) (log x)	4 F (fleurs)	%age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)
S-L (jours)	$r_{E\ 84}$ $r_{E\ 85}$	- 0,02	- 0,02	0,08
L-F (jours) (log x)	- 0,30		- 0,03	- 0,04
4 F (fleurs)	- 0,14	0,09		0,02
%age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	0,01	- 0,05	- 0,02	

Tableau n° 24. - Etude de l'hérédité de la précocité.

Estimations des coefficients de corrélation phénotypique
entre les paramètres de précocité (F_2 au-dessus de la diagonale.
 F_3 en-dessous).

	S-L (jours)	L-F (jours) (log x)	4 F (fleurs)	%age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)
S-L (jours)	$r_p\ F_2$ $r_p\ F_3$	-0,17 * (ddl = 199)	0,02 NS (ddl = 199)	0,04 NS (ddl = 187)
L-F (jours) (log x)	0,02 NS (ddl = 909)		0,13 NS (ddl = 199)	- 0,25 ** (ddl = 187)
4 F (fleurs)	- 0,10 ** (ddl = 909)	- 0,03 NS (ddl = 909)		0,10 NS (ddl = 187)
%age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	- 0,06 NS (ddl = 766)	- 0,02 NS (ddl = 766)	0,03 NS (ddl = 766)	

transformation logarithmique, les **variances** résiduelles deviennent non significativement différentes.

La **dormance** ne manifeste pas de **dominance** phénotypique.

L'hypothèse d'adéquation au modèle d'additivité-dominante est rejetée de façon hautement significative ($\alpha \geq 5\%$). Celle d'adéquation au modèle d'**interactions** alléliques digéniques est retenue. Selon ce modèle, les estimations ponctuelles des effets génétiques indiquent que des effets d'additivité et de **dominance** se manifestent de façon très hautement significative ($\alpha \geq 1\%$). Des effets d'épistasie de type additif-dominant ($\alpha \geq 1\%$) et **dominance-dominance** ($\alpha \geq 5\%$) sont également significatifs. [h 1 et l 1] étant des signes opposés, les **interactions** digéniques sont essentiellement de type dupliqué.

En F2 et F3, l'estimation des héritabilités au sens large sont moyennes (0,49 et 0,57). L'estimation de l'**héritabilité** au sens étroit est également moyenne (0,54).

Une transgression se manifeste en F2 en faveur de l'intensité de la **dormance**.

6. Corrélations entre les paramètres de précocité

Les estimations des corrélations environnementales sont **négligeables** (tableau n° 23) excepté en 1985, entre la rapidité de levée (S-L) et la rapidité de mise à floraison (L-F) (-0,30), et l'intensité de mise à floraison (4F) (-0,14).

Les estimations significatives des corrélations phénotypiques en F2 et F3 sont faibles et peu nombreuses (tableau n° 24). Elles concernent en F2 la rapidité de levée (S-L) avec la rapidité de mise à floraison (L-F) (- 0,17 *), et cette dernière variable avec la précocité de maturité à la récolte : (%age GM) (- 0,25 **). En F3, une corrélation phénotypique se manifeste entre la rapidité de levée (S-L) et l'intensité de mise à floraison (4F) (- 0,10 **). Les corrélations phénotypiques diffèrent suivant les générations.

Tableau n° 25. - Etude de l'hérédité de la précocité :

Estimations des coefficients de corrélation génétique entre les paramètres de précocité au niveau des individus F2 et F3 ($r_G F_2$ au-dessus de la diagonale, $r_G F_3$ en-dessous).

	S-L (jours)	L-F (jours) (log x)	4F (fleurs)	% age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)
S-L (jours)	$r_G F_2$ $r_G F_3$	- 0,23	0,02	0,07
L-F (jours) (log x)	- 0,27		• 0,30	• 0,34
4F (fleurs) (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	• 0,31	• 0,64		0,32
% age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	• 0,15	0,01	0,40	

Tableau n° 26. - Etude de l'hérédité de la précocité :

Estimations des coefficients de corrélation génétique entre les paramètres de précocité au niveau des familles F3 et des individus F2 ($r_G F_3$ au-dessus de la diagonale (ddl = 51), $r_G F_3/F_2$ en-dessous).

	S-L (jours)	L-F (jours) (log x)	4F (fleurs)	% age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)
S-L (jours)	$r_G F_3$ $r_G F_3/F_2$	$0,50 \pm 0,12$ **	• $0,41 \pm 0,13$ ***	• $0,11 \pm 0,14$ **
L-F (jours) (log x)	$0,57 \pm 0,13$		• $0,25 \pm 0,14$ NS	$0,02 \pm 0,14$ NS
4F (fleurs)	• $0,29 \pm 0,57$	• $0,73 \pm 0,32$		$0,29 \pm 0,14$
% age GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	• $0,44 \pm 0,25$	$0,02 \pm 0,20$	$0,41 \pm 0,30$	

Les estimations des coefficients de corrélation génétique au niveau des individus **F₂** et **F₃** (tableau n° 25) sont faibles excepté pour la rapidité de mise à floraison (L-F) avec l'intensité de mise à floraison (4F) en **F₃** (- **0,64**).

Les estimations des coefficients de corrélation génétique entre les comportements moyens des familles **Fg** (tableau n° 26) sont moyennes pour les couples de variables **rapidité** de levée (S-L) et mise à floraison (L-F) (**0,50**), rapidité de levée (S-L) et intensité de mise à floraison (4F) (**0,41**). Elles sont faibles pour les autres couples de caractères.

Les estimations des coefficients de corrélation génétique entre les comportements moyens des familles **F₃** et ceux des individus **F₂** dont ils sont issus (tableau n° 26), sont élevées entre la rapidité de mise à floraison (L-F) et l'intensité de mise à floraison (4 F) (- **0,73**), moyennes entre la rapidité de levée (S-L) et de mise à floraison (L-F) (**0,57**), et entre la rapidité de levée (S-L) et la précocité de maturité à la récolte (**%^{age} GM**) (- **0,44**). Elles sont faibles entre les autres couples de variables.

V. DISCUSSION

L'intérêt de cette étude génétique, outre celui de permettre de préciser le choix et la conduite des méthodes de sélection à employer dans le cas du matériel génétique utilisé, est d'inclure 2 géniteurs qui seront amenés à **être** parmi les plus employés dans les programmes de sélection menés sur les variétés Spanish. En effet, **Chico** est le géniteur le plus précoce disponible en collection et la variété 73-30 est la seule hâtive dormante existante, ce qui en fait un géniteur de **dormance** -unique vis-à-vis des Spanish. Les conclusions de cette étude devraient donner certaines indications intéressantes pour la conduite de ces programmes de sélection avec les précautions qu'il est nécessaire de prendre lorsque les partenaires génétiques changent.

1. Précocité

Pour la rapidité de levée (S-L), la différence de comportement entre les deux parents est extrêmement limitée bien que significative. L'intérêt de son étude génétique est donc indicative car, à partir d'un croisement entre les deux variétés, le progrès sur ce caractère lors d'une sélection en faveur de la précocité serait négligeable, surtout en l'absence de transgression favorable. Cette remarque est généralisable, la variabilité génétique disponible en collection pour ce caractère étant très réduite.

Les caractères de précocité liés à la mise à floraison présentent des effets d'additivité, de dominance et d'épistasie de type digénique dupliqué pour la rapidité de mise à floraison (L-F) et d'épistasie d'ordre supérieur à 2 pour l'intensité de mise à floraison (4F). Par contre, le pourcentage de gousses mûres par pied à 80 jours, qui constitue le caractère de référence adopté ici pour la précocité de maturité à la récolte, se limite à des effets génétiques d'additivité et de dominance.

L'étude des corrélations génétiques en F_2 et F_3 indique une absence de liaison génétique entre : la rapidité de levée (S-L) et la précocité de maturité à la récolte (%^{age} GM), et une faible liaison entre cette dernière variable et l'intensité de mise à floraison (4F). Il s'agit donc de caractères génétiquement indépendants ou très peu liés. De plus, la précocité de maturité à la récolte étant la résultante de l'ensemble des composantes de la précocité (chap. III p 106), l'absence de corrélation phénotypique entre : la précocité de maturité à la récolte, la rapidité de levée et l'intensité de mise à floraison, indique que les caractères de levée et de mise à floraison n'interviennent pas de façon déterminante dans la précocité de maturité des gousses à la récolte.

L'indépendance génétique entre la précocité de maturité des gousses et la précocité de levée et de mise à floraison, semble confirmée par le fait

que le **conditionnement** génétique complexe des caractères de précocité de levée et de mise à floraison ne s'exprime pas au niveau de l'hérédité du pourcentage de gousses mûres par pied au 80e jour. Ce dernier argument en faveur de l'indépendance génétique de ces caractères est à considérer avec prudence, car les composantes d'un caractère présentent parfois un conditionnement **génétique** plus complexe que le caractère lui-même. Ces caractères étaient #associés chez les variétés parentales **Chico et 73-30**. Les gènes qui les gouvernent seraient par conséquent différents et liés par des effets de linkage **négligeables**. La rapidité de levée ne peut pas constituer un test précoce de la précocité de **maturité** des gousses à la récolte. Le suivi de la mise à floraison., notamment son intensité, ne constituera pas un bon **prédicteur** de la précocité à la récolte. Son utilisation sera limitée à la réalisation d'un premier choix dans des **effectifs** importants.

Il est probable que cette absence de liaison génétique a pu être mise en évidence du fait de la faible variabilité génétique entre les deux variétés parentales, pour les caractères de précocité de levée et de mise à floraison, par rapport à leur variabilité génétique importante pour la précocité de maturité des gousses. Si la variabilité génétique des caractères de levée et de mise à floraison avait **été** plus importante, une corrélation phénotypique se serait imposée qui aurait **masqué** l'indépendance **génétique**.

La liaison étroite entre le Pourcent:age de gousses mûres à 90 jours et les caractères de rapidité et d'intensité de mise à floraison chez les 8 variétés représentatives de la collection étudiées précédemment (**Chap. III p 104**), semble **indiquer** que les **caractères** de floraison sont favorables à la précocité des génotypes. Dans ce **cas**, la liaison est due : soit à l'existence de liaisons **génétiques** qui s'expriment au niveau de cette variabilité génétique importante, soit à l'action de la pression de sélection naturelle qui les a associés dans les mêmes génotypes sans imposer de liaison génétique.

Lors d'une sélection en faveur de la précocité, il s'agira d'associer ces caractères en maintenant une pression de sélection sur chacun d'eux. L'existence de corrélations génétiques entre les caractères de mise à floraison, notamment au niveau individuel en F_2 et F_3 et au niveau du comportement moyen des familles, facilitera cette tâche. Les héritabilités des caractères de floraison sont faibles, les gains de sélection sont limités. Au cours des **premières** générations après une hybridation, une sélection sur ces caractères devrait être basée sur le comportement moyen des familles plutôt que sur les performances individuelles.

Les caractères de précocité à la levée et à la mise à floraison ne sont pas déterminants au niveau individuel pour la précocité de maturité à la récolte. Ce sont donc les autres composantes de la précocité, mises en évidence précédemment (Chap. III p 106), et qu'il n'a pas été possible de suivre dans cette étude, qui sont déterminantes :

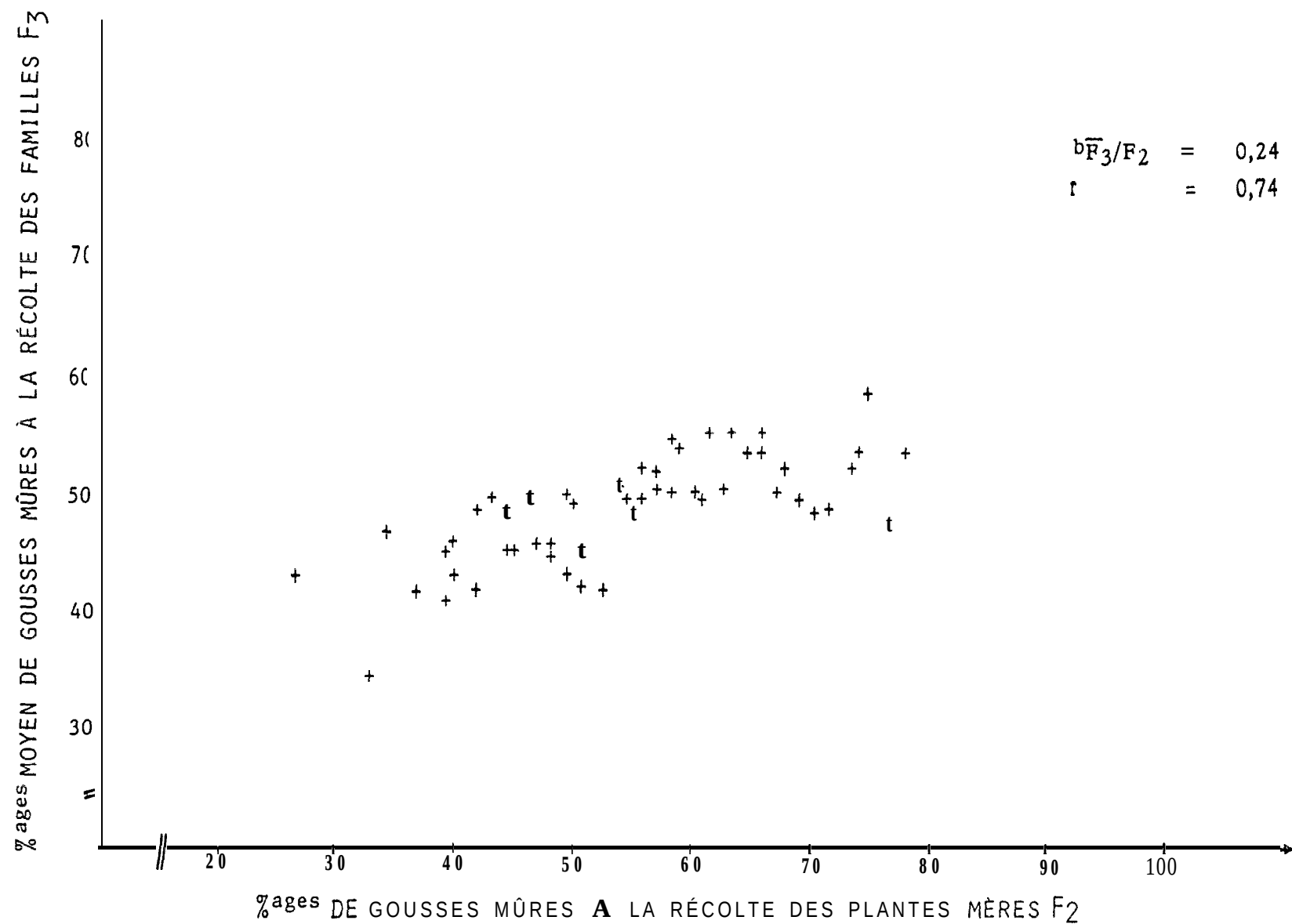
- La durée de la phase de floraison linéaire et d'arrêt de la floraison.
- La durée de maturation de la gousse à partir de la fleur.

Ces caractères sont génétiquement simples et commandés par un nombre très limité de facteurs génétiques.

Malgré cette simplicité génétique, les héritabilités au sens large du pourcentage de gousses mûres à 80 jours sont faibles, ce qui est dû à un effet environnemental important, comme l'indique la part importante de la **variance** phénotypique due au milieu, **estimée** à partir des **variances** parentales et de la Fl sur les 2 années d'étude. Les héritabilités au sens étroit sont faibles, notamment celles calculées par régression des performances des lignées F_3 sur celles des plantes F_2 . Ce caractère satisfait au modèle génétique d'additivité-dominante (Chap. III p 132), il est possible de décomposer la régression $\bar{F}_3/F_2$ en fonction des **variances** des effets génétiques et environnementaux suivant les formules de MATHER et JINKS (1982):

Figure n° 15. • Etude de l'hérédité de la précocité :

Pourcentages moyens de gousses mûres à la récolte des familles F_3 en fonction de ceux des plantes mères F_2 (Arc Sin $\sqrt{\%}$).



$$h^2_{b(\bar{F}_3/F_2)} = b_{\bar{F}_3/F_2} = \frac{\text{Cov } \bar{F}_3/F_2}{V_{F_2}} \\ = \frac{D + 1/4 H}{D + 1/2 H + E_W}$$

$b_{\bar{F}_3/F_2}$ étant faible, les effets de dominance ou environnementaux sont importants. Dans l'étude des effets génétiques de ce caractère, nous avons montré que les effets de dominance étaient significatifs, mais faibles. C'est donc la part de la variance phénotypique due au milieu qui est responsable de la faible héritabilité au sens étroit. Cette faiblesse peut avoir une deuxième cause : malgré l'homogénéité statistique des variances résiduelles parentales entre les 2 années d'étude, la variance estimée due à l'environnement varie de 30 % d'une année à l'autre. De plus, il se produit entre les deux années un changement d'échelle maximum-minimum entre la F2 (20 % à 100 %) et la F3 (0 % à 100 %), et entre les variétés parentales (73-30 : 20 % à 81 % en 1984, 6 % à 91 % en 1985 ; Chico : 73 % à 100 % en 1984, 62 % à 100 % en 1985). Ces constatations semblent indiquer une certaine modification de la variance environnementale entre les 2 années qui peut être responsable d'un biais dans le calcul de l'héritabilité au sens étroit par la régression $\bar{F}_3/F_2$. Dans ce cas de biais, FREY et al., (1957) et TURNER et al., (1969) recommandent de considérer le coefficient de corrélation descendants-parents comme mesure de l'héritabilité. Sa valeur est ici de **0,74 . ± 0,09**, ce qui indique une bonne héritabilité. En effet, l'existence d'un coefficient de corrélation élevé (**0,74**) associé à un coefficient de régression assez faible mais positif (**0,24**), indique que les descendances F3 les plus précoces à la récolte proviennent bien de certaines des plantes F2 les plus précoces (figure n° 15). Cette bonne héritabilité devrait permettre d'obtenir des progrès génétiques très significatifs par sélection généalogique à partir d'un 'croisement entre les deux géniteurs.

Le nombre estimé de facteurs génétiques responsables de la différence de précocité à la récolte entre **Chico** et la variété 73-30 est très faible, entre 2 et 3. Ce résultat est compatible avec celui d'une étude récente (HOLBROOK et al., 1988) qui, à partir de la génération F2 d'un croisement entre **Chico** et une variété Virginia extrêmement tardive, estime entre 4 et 6 le nombre de gènes conditionnant la distribution observée.

Dans le cas de **Chico** et de la variété 73-30, le faible nombre de facteurs génétiques impliqués autorise l'utilisation d'une méthode de sélection par **rétro-croisements**, afin de transférer uniquement les **allèles** de précocité à la récolte de **Chico** à la variété agronomiquement intéressante, ce qui devrait permettre notamment de conserver la **dormance** de la variété 73-30. Les allèles de tardivité étant partiellement dominants, les rétro-croisements doivent être effectués au minimum en **F₂**. L'héritabilité étant favorable, mais seulement moyenne, se pose le problème du choix des génotypes à rétrocroiser et des effectifs à observer. Cette question sera discutée au chapitre suivant.

2. Dormance

Le caractère de **dormance** étudié, nombre de jours entre le semis des graines après la récolte et leur levée, est conditionné par des effets d'additivité, de **dominance** et d'épistasie de type digénique. Une transgression en faveur de la **dormance** se manifeste en F2. Les héritabilités au sens large et étroit sont moyennes, ce qui devrait permettre à une sélection de type généralogique en faveur de la **dormance**, d'être menée avec succès.

E. ETUDE DE L'HEREDITE DE CARACTERES PHYSIOLOGIQUES
D'ADAPTATION A LA SECHERESSE

I. MATERIEL GENETIQUE

Différents demi-diallèles sont réalisés à partir de sept lignées pures choisies pour leur représentativité de la variabilité génétique disponible en collection et leur comportement vis-à-vis de la sécheresse (**tableau n° 27**). Etant donné l'importance du temps nécessaire à la réalisation des hybridations qui sont effectuées manuellement chez l'arachide, nous avons **préféré** privilégier le nombre de géniteurs par rapport à la réalisation des Croisements réciproques. Ces demi-diallèles **portent** sur 5, 6 ou 7 géniteurs suivant les caractères étudiés, en fonction des contraintes matérielles.

Lors de la création de deux hybrides-doubles, les croisements sont réalisés dans les 2 sens (**tableau n° 28**, **figure n° 16**) et suivis en F2, afin de tester l'existence d'effets **maternels** pour la résistance protoplasmique.

II. MODELES GENETIQUES

1. Demi-diallèles

Les modèles d'analyse des **diallèles** présentés ici reposent sur le principe des modèles linéaires de la statistique inductive (PHILIPPEAU, 1982).

Les informations mises à la disposition du sélectionneur par ces modèles sont de deux ordres. En premier lieu, l'analyse permet de préciser la nature des effets **génétiques** qui gouvernent le caractère, elle va conditionner la méthode de sélection à employer. En second lieu, suivant la nature des effets génétiques en cause, l'analyse éclaire le choix des géniteurs à adopter dans le programme de sélection.

Tableau n° 27. - Variétés entrant dans l'étude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse.

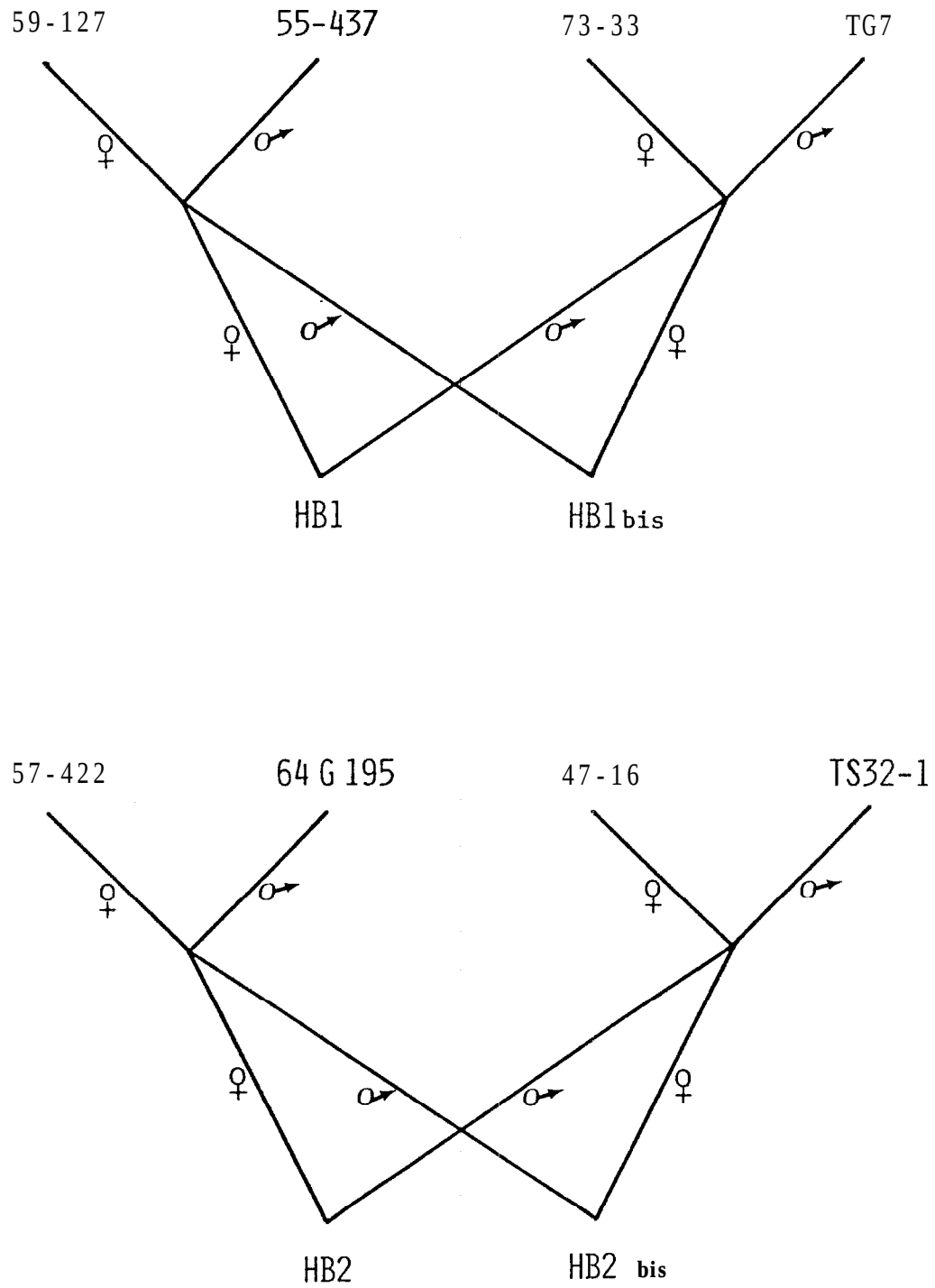
	Variété botanique	Cycle	Origine	Obtention	Comportement vis-à-vis de la sécheresse
47-16	Virginia	120	Inde	généalogique dans une population	résistante
57-422	Virginia	110	USA	généalogique à partir d'un croisement	résistante
70-00	Spanish	95	Argentine & Burkina	généalogique à partir d'un croisement	résistante
55-437	Spanish	90	Argentine	généalogique dans une population	résistante
69-101	Virginia	125	Mali & Côte d'Ivoire	Back-cross	sensible
KH-149A	Spanish	90	Burkina & Côte d'Ivoire	Back-cross	sensible
Tarapoto	Valencia	90	Pérou	généalogique dans une population	sensible

Tableau n° 28 - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :

Géniteurs des hybrides doubles.

	Variété Botanique	Cycle	Origine	Obtention
59-127	Virginia	120	Burkina	Généalogique dans population
47-16	Virginia	120	Inde	Généalogique dans population
57-422	Virginia	105/110	USA	Généalogique à partir de croisement
73-33	Virginia	105	USA & Australie	Généalogique à partir de croisement
55-437	Spanish	90	Argentine	Généalogique dans population
TS-32-1	Spanish	90	USA & Burkina	Généalogique à partir de croisement
TG7	Spanish	90	Inde	Généalogique à partir de mutagénèse
64G 195	Spanish	90	Afrique du Sud	?

Figure n° 16. - Schéma d'obtention des hybrides doubles.



Parmi les nombreux modèles d'interprétation des croisements en diallèles, nous avons adopté les analyses II et III du modèle de GARDNER et EBERHART (1966) pour les raisons suivantes :

Elles sont réalistes d'un point de vue biologique. Les **hypothèses** initiales sont d'autant moins contraignantes que l'on se place dans le cadre du modèle fixe selon EISENHART. Seules les hypothèses de normalité des distributions des comportements, d'absence d'**interaction** entre les génotypes et le milieu, et entre les différents effets génétiques et le fait que les effets génétiques soient centrés, sont prises en compte.

Les analyses II et III de Gardner et Eberhart sont complémentaires et constituent l'analyse la plus complète des différents effets génétiques, présentant le moins de confusion entre les effets génétiques et le moins de biais dans leur estimation (BAKER., 1978 ; SINGH et al., 1984 ; SINGH et al., 1984). En particulier, **elles** intègrent dans l'étude de façon originale les variétés **parentales** et permettent ainsi d'en extraire des informations génétiques intéressantes, tout en évitant le biais que celles-ci peuvent entraîner dans l'évaluation de la part des différents effets génétiques, comme c'est le cas par exemple dans la méthode 2 du Modèle 1 de Griffing (HAYES, 1974).

L'analyse III du modèle de Gardner et Eberhart correspond au modèle I **méthode** 4 de Griffing qui est certainement l'un des modèles d'analyse des **diallèles** les plus employés par les sélectionneurs. Elle complète ce dernier par l'étude de l'interaction entre les variétés parentales et les croisements, qui correspond à l'hétérosis moyen, ce qui permet de mettre en évidence une **part** des effets non-additifs qui n'est pas prise en compte par le modèle de Griffing.

La limitation de cette première analyse, comme dans le cas du modèle de Griffing, est de restreindre l'expression des effets génétiques de **dominance** et d'épistasie à l'**aptitude** spécifique à la combinaison (ASC) (GARDNER et

al., 1966), ce qui entraîne souvent une sous-estimation de la part des effets génétiques non-additifs dans l'expression du caractère. L'emploi de l'analyse II, en complément de l'analyse III, évite cette confusion des effets génétiques par une décomposition de l'effet d'hétérosis, qui est lié aux effets de **dominance** et d'épistasie, en 3 composantes, l'aptitude spécifique à la combinaison ne constituant qu'une d'entre elles. L'une des deux autres composantes de l'hétérosis est l'hétérosis moyen sur l'ensemble des croisements ($\bar{h}$) qui caractérise l'état hétérozygote du matériel génétique en étude par rapport à l'état homozygote. Il comprend notamment l'hétérosis d'origine cytoplasmique. La **dernière** composante de l'hétérosis est l'hétérosis lié systématiquement à certaines variétés (h_i). Elle concerne par exemple les génotypes cumulant des **allèles** dominants.

A la suite de mortalités survenues en cours d'étude, le nombre de plantes par génotype par bloc est variable. Toutefois, les mortalités ayant été très limitées, cette variation est très faible. Le rapport des nombres d'individus par bloc entre les génotypes varie de 2 à 1 et est égal à 1 dans la plupart des **cas**. L'analyse génétique peut donc être conduite sur la moyenne des performances des plantes par génotype et par bloc (BOX, 1954).

Ce regroupement supprimant les répétitions intra-bloc, il ne permet pas de tester l'**interaction** entre les génotypes et les blocs. Pour cette raison, l'analyse de **variance** est menée à partir des moyennes parcellaires, séparément **sur** les parents et _{6ur} les **F₁**, et lorsque leur différence génétique est significative, l'effet **d'interaction** génotypes x blocs est testé séparément par rapport à la **variance** intra-case de chacune des structures génétiques, selon la méthode non pondérée proposée par SNEDECOR (1953). Les rapports entre les nombres d'individus par génotype par bloc (voir ci-dessus) sont conformes aux limites de validité de cette méthode simplifiée.

L'analyse de **variance** des modèles d'étude génétique utilisés porte à la fois sur les parents et les Fl. L'erreur résiduelle, due notamment à l'environnement, est donc supposée la même pour les deux structures génétiques. Cette homogénéité est vérifiée en comparant par le test de Fischer les **variances** résiduelles des deux structures génétiques.

Les modèles d'étude génétique utilisés sont :

Modèle de Gardner et Eberhart, Analyse III (1966)

Il permet de vérifier la signification des différences génétiques entre les parents et les Fl, et d'autre part celle de l'interaction entre les parents et les Fl qui traduit l'effet d'hétérosis moyen.

La décomposition de l'effet croisement suivant ce modèle est la même que celle de Griffing Modèle I méthode 4 (modèle déterministe ou fixe suivant **EISENHART**). Le détail de l'analyse suivant ce modèle est présenté en annexe n° 9.

Modèle : $Y_{ij} = \mu_C + g_i + g_j + s_{ij} \quad i \neq j$
 avec : Y_{ij} : performance du croisement entre les parents i et j
 μ_C : performance moyenne des croisements
 g_i (g_j) : aptitude générale à la combinaison du parent i(j)
 s_{ij} : aptitude spécifique à la combinaison des parents i et j.

Les différents effets génétiques peuvent être estimés ($\hat{g}_i$ et $\hat{s}_{ij}$) (annexe n° 9). Leur précision est calculée à partir de la **variance** de ces estimations (annexe n° 9) ce qui permet de tester la signification des paramètres et de **classer** les génotypes suivant leurs effets **génétiques**.

Modèle de Gardner et Eberhart, Analyse II (1966)

$$\begin{aligned} \text{Modèle} \quad : \quad Y_{ij} &= \mu_v + (v_i + v_j)/2 + Y \bar{h} + y(h_i + h_j) + Y S_{ij} \\ Y &= 0 \text{ si } i = j \\ y &= 1 \text{ si } i \neq j \end{aligned}$$

avec :

$$\begin{aligned} Y_{ij} &= \text{performance du parent } i \text{ si } i = j \text{ et du} \\ &\quad \text{croisement entre les parents } i \text{ et } j \text{ si } i \neq j \\ \mu_v &= \text{performance moyenne des parents} \\ v_i (v_j) &= \text{déviations par apport à } \mu_v \text{ de la} \\ &\quad \text{performance du parent } i(j) \\ \bar{h} &= \text{hétérosis moyen de l'ensemble des} \\ &\quad \text{croisements.} \\ h_i (h_j) &= \text{déviations par rapport à } \bar{h} \text{ de l'hétérosis} \\ &\quad \text{moyen des croisements impliquant le} \\ &\quad \text{parent } i (j) \\ s_{ij} &= \text{aptitude spécifique à la combinaison des} \\ &\quad \text{parents } i \text{ et } j \\ h_{ij} &= \bar{h} + h_j + h_i + s_{ij} \\ &= \text{hétérosis du croisement entre les parents} \\ &\quad i \text{ et } j. \end{aligned}$$

Les différents effets génétiques sont estimés (annexe n° 10). Les formules de calcul des **variances** de ces estimations n'étant pas disponibles dans la littérature, elles ont été établies (annexe n° 10), ce qui permet de tester la signification des paramètres et de classer les génotypes suivant leurs effets génétiques.

2. Effet maternel

L'existence d'un effet maternel (hérédité cytoplasmique) est testée en comparant les moyennes et **les** variances des générations F2 des croisements réciproques.

III. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX, RESULTATS ET DISCUSSION

1. Développement racinaire et aérien

1.1. Techniques expérimentales

1.1-I. Etude en aéroponie

Appareillage

Le dispositif expérimental réalisé en 1985 pour cette **étude** est basé sur celui conçu par N. AIHMADI (1982) pour étudier le comportement racinaire du riz. Son originalité: est de pouvoir accueillir un effectif important de plantes en **culture**, 546 dans le cas présent, **ce** qui est indispensable pour la réalisation d'une étude génétique.

Ce dispositif de culture en aéroponie consiste en un caisson de 4 m de long sur 1,5 m de large et 1,85 m de haut. La face supérieure de cette enceinte (6 m²) est percée d'orifices circulaires ($\varnothing = 3$ cm), alignés, écartés de 10 cm x 10 cm et destinés à laisser passer et pendre à l'intérieur du caisson le système racinaire des plantes étudiées.

A l'intérieur de l'enceinte, 8 humidificateurs (Défensor 505) sont disposés dans le fond, pulvérisant en permanence un aérosol de solution nutritive sur les racines qui se développent dans l'air par géotropisme sans contrainte **mécanique**. Les humidificateurs sont alimentés en solution nutritive par gravité à partir d'une réserve de 40 litres placée en hauteur. La solution nutritive **est** débitée à raison de 0,5 litre par heure par humidificateur. Après pulvérisation la solution nutritive retombe au fond de l'enceinte et s'écoule dans un réservoir situé en contre- bas.

Un éclairage artificiel est assuré par 18 lampes de 400 watts fixées à 1,35 m au-dessus de la plate-forme de culture et produisant **une** intensité lumineuse de 400 à 500 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$.

Mise en place et conduite de la culture

Les semences sont stérilisées par trempage pendant 10 minutes dans une solution d'eau de Javel à 1 %, puis lavées abondamment à l'eau distillée stérile. Elles sont ensuite mises à imbiber pendant 5 heures dans de l'eau distillée stérile et placées entre 2 papiers filtres humides à l'intérieur d'un incubateur à 28° C pendant 24 heures. Les graines sont alors semées à 2 cm de profondeur dans un sable quartzeux stérilisé à l'autoclave à 120° C pendant 2 heures.

Après 7 Jours, les plantules sont dégagées du sable par trempage dans de l'eau distillée. Un collier de mousse est fixé au niveau du collet qui, une fois la racine passée par un des, orifices de la plate-forme de culture, sert à soutenir la plante en reposant sur les bords de l'orifice.

Le premier jour après le transfert en aéroponie, les plantules sont soumises à une photopériode de 4 heures qui, chaque jour suivant, est augmentée de 2 heures jusqu'à ce qu'elle atteigne 10 heures d'éclairage par 24 heures.

La température varie entre 18° C et 20° C en phase nocturne et atteint 28° C lors de la phase diurne.

L'humidité relative dans la pièce d'expérimentation est de 75 à 85 %.

La solution nutritive est préparée à partir d'un engrais complet pour légumineuses 15/11/15 (HAKAPHOS) dilué à 1g.l⁻¹ et complété par 1m.l.l⁻¹ d'une solution de calcium à 236g.l⁻¹ de Ca (NO₃)₂ . 4 H₂O et par 0,2m.l.l⁻¹ d'une solution de zinc à 4,41g.l⁻¹ de ZnSO₄ . 7H₂O (annexe n° 11). Le PH de la solution varie de 6 à 7. La solution est renouvelée quotidiennement.

1.1-2. Etude par injection localisée d'herbicide en profondeur dans le sol

Principe

Cette expérimentation reprend, en l'adaptant à l'arachide, la technique mise au point par ROBERTSON et al., (1985) sur le niébé. Elle consiste en

un traitement localisé en profondeur dans le sol à l'aide d'un herbicide sélectif qui provoque la mortalité des plantes lorsque leur système racinaire atteint la zone traitée. Son originalité réside dans sa facilité d'application sur le terrain qui permet la mise en place de dispositifs statistiques d'étude de l'enracinement au champ sur un nombre de géotypes important et également dans sa représentativité des conditions réelles de la croissance racinaire puisqu'elle a lieu en pleine terre sans perturbation du sol dans la zone de croissance concernée.

Technique d'application (HAVARD et KHALFAOUI, 1987)

Le traitement est réalisé en pré-semis à 60/70 cm de profondeur maximum par pulvérisation (3,7 l/mn) de la solution d'**herbicide** à l'aide de 2 buses à jet plat montées à la base et à l'arrière d'une dent étroite de type sous-soleuse **fixée** sur le bâti d'un tracteur. L'herbicide est appliqué sur une hauteur d'environ 15 cm selon 2 bandes verticales à la base de la double paroi de la fente.

L'herbicide utilisé est la métribuzine. Après une étude que nous avons menée sur l'**arachide**, elle a été retenue pour ses symptômes foliaires très **nets**, son action rapide et uniforme entre l'absorption par les **racines** et les premiers symptômes foliaires (47 heures chez des arachides de 50 jours), son **immobilité** dans la terre en sol sableux (ROBERTSON et al., 1985) et sa faible rémanence (inférieure à 100 jours pour des doses de 1kg/ha (**BAYER**, 1981)). Elle est appliquée à forte dose 10,7 kg de matière active par hectare de bande verticale traitée.

L'expérimentation a été menée à la fin de la saison des **pluies** 1987, afin de **bénéficier** de la **réserve** en eau d'un terrain maintenu nu durant tout l'**hivernage** et également d'éviter les précipitations provoquant des mouvements d'eau dans le **sol** susceptibles de déplacer l'**herbicide**. Le semis a été réalisé le lendemain du traitement, à 45 cm de part et d'autre de la verticale passant par le plan de traitement. Une irrigation de 25 mm a été faite le 25^e jour de culture.

1.2. Matériel génétique et dispositifs statistiques

1.2-1. Etude en aéroponie

Un demi-diallèle 6 x 6 est étudié en aéroponie comprenant les variétés parentales suivantes (tableau n° 27) :

- . 47 - 16
- . 57 - 422
- . 69 - 101
- . 73 - 30
- . 55 - 437
- . KH - 149 A

et les 15 géotypes Fl.

La surface de culture accueille 546 plantes dont 150 plantes de **bordure** et 18 plantes de remplissage. Les 378 emplacements restants sont divisés en 6 blocs de 63 places. Chaque bloc comprend, pour **chacun** des 21 géotypes, 3 plantes en randomisation totale.

1.2- 2. Etude par injection d'herbicide

L'étude est menée sur les 6 **variétés** parentales du **diallèle** plus **Chico**, le géniteur de précocité :

- . 47-16
- . 57-422
- . 69-101
- . 73-30
- . 55-437
- . KH-149 A
- . **Chico.**

Elle comprend 6 blocs randomisés entourés de bordures. Chaque bloc comprend pour chaque géotypes 2 lignes de 32 pieds écartés de 30 cm.

Tableau n° 29. - **Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaption à la sécheresse :**

Paramètres de développement aérien et racinaire étudiés en aéroponie.

Paramètres de développement racinaire et aérien	Désignations
Longueur maximale du système racinaire à : • 2 semaines de culture • 3 semaines de culture • 4 semaines de culture • 5 semaines de culture • 8 semaines de culture Masse sèche du système racinaire à 8 semaines : • entre 0 et 30 cm de profondeur • entre 30 et 60 cm de profondeur • au-delà de 60 cm de profondeur • total. Nombre de racines secondaires partant du pivot entre 30 et 35 cm de profondeur :	LMR 2 LMR 3 LMR 4 LMR 5 LMR 8 MSR sup MSR int MSR prof MSR NRS
Hauteur du rameau principal à : • 2 semaines de culture • 3 semaines de culture • 4 semaines de culture • 5 semaines de culture • 8 semaines de culture Hauteur du rameau principal plus la 'longueur moyenne des 2 rameaux cotylédonaire à 8 semaines : Masse sèche de la partie aérienne à 8 semaines :	HRP 2 HRP 3 HRP 4 HRP 5 HRP 8 HRP-LRC MSA
Masse sèche de la partie aérienne sur celui du système racinaire à 8 semaines :	MSA/MSR

Les 2 lignes sont à 45 cm de part et d'autre du plan de traitement. Les géotypes sont séparés par une ligne de bordure.

1.3. Paramètres de développement racinaire et aérien

1.3- 1. Etude en aéroponie

L'avantage d'un dispositif en aéroponie est de permettre le suivi de la progression du système racinaire par observation des racines à l'intérieur de l'enceinte (tableau n° 29).

Un certain nombre de caractères de la partie aérienne sont suivis en parallèle avec ceux du système racinaire, afin d'étudier d'éventuelles liaisons (tableau n° 29).

Les masses sèches sont obtenues par pesées après séchage à 60° C pendant 24 heures.

1.3-2. Etude par injection d'herbicide

Le délai entre le semis et l'apparition des symptômes foliaires est enregistré pour chaque pied. L'expérimentation a débuté mi-October 1987 à l'issue de l'hivernage. Elle était donc en cours à la fin du mois de Novembre lorsque la baisse importante de température qui accompagne la fin de l'année, est survenue. Elle a eu pour effet de ralentir le développement des plantes. Pour cette raison, seules les données correspondant aux 75 % premiers pieds touchés par parcelle élémentaire sont pris en compte.

D'où les critères étudiés :

- pourcentage de pieds atteint 28 jours après le semis.
- pourcentage de pieds atteint lorsque 50 % des pieds de la parcelle de la variété 57-422 sont touchés.
- délai moyen d'apparition des symptômes pour les 75 % premiers pieds touchés de la parcelle (jours).

1.4. Résultats

1.4- 1. Etude en aéroponie

Les comportements des 6 lignées parentales, des 15 hybrides F₁ et leurs comparaisons pour les différents paramètres de développement racinaire et aérien, sont présentés en annexe n° 1.2.

La comparaison statistique des **variances** résiduelles des parents et des F₁ (tableau n° 30) montre qu'elles ne sont pas significativement différentes, l'analyse génétique peut donc être conduite sur l'ensemble des géotypes.

Les différences entre les géotypes sont hautement significatives ($\alpha \geq 1 \%$) pour l'ensemble des paramètres excepté le nombre de racines secondaires qui ne l'est qu'à $\alpha \geq 5 \%$. Les coefficients de variation des paramètres de longueur sont assez limités (de 10 à 13 %), sauf pour la longueur du rameau principal et celle des rameaux: cotylédonaire à 8 semaines. Ceux des paramètres de masse sont en moyenne plus élevés (9 % à 71 %). La précision du dispositif expérimental est correcte.

Lorsque la signification des **variances** dues aux effets génétiques des Analyses II et III est admise, les estimations des effets **génétiques** des variétés parentales ($\hat{g}_i, \hat{v}_i, \hat{h}_i$) et entre celles-ci ($\hat{s}_{ij}$) sont calculées et comparées (annexe II" 13).

Les estimations des coefficients de corrélation phénotypique entre les comportements des F₁, entre les différents paramètres de **développement** racinaire et aérien, sont présentées au tableau n° 31.

L'analyse III de Gardner et Eberhart (tableau n° 30) indique que les différences entre les performances parentales et entre les performances des F₁ sont significatives, sauf pour le nombre de racines secondaires (**NRS**) chez les parents, et pour le rapport des masses sèches racinaires et aériennes **MSA/MSR** chez les F₁. Les différences sont pour la plupart hautement significatives. Aucun **effet d'interaction** entre les parents et les blocs, et entre les F₁ et les blocs, n'est mis en évidence.

Tableau n° 30. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart : Analyse de Variance.

		LRM 2		LRU 3		LRW 4		LRW 5		LRW 8		NR Sec	
Sources de Variation	ddl	CU	PC	CM	FC	CU	PC	CM	FC	CU	PC	CU	PC
Blocs	5	1,79	NS	33,68	**	252,79	***	407,75	***	1128,22	**	23,44	NS
Généotypes	20	27,63	**	88,51	**	211,00	**	343,48	***	1382,55	***	38,42	***
Parent6	5	11,73	**	77,87	**	189,89	**	296,56	**	2051,47	***	11,31	NS
Parents x F ₁	1	29,26	**	21,87	NS	199,92	**	277,15	***	538,29	***	74,52	NS
F ₁	14	33,19	***	97,07	***	219,31	**	364,97	***	1203,95	***	45,54	***
AGC (g ₁)	5	42,82	**	153,24	**	315,48	**	499,79	***	2508,22	***	72,61	***
ASC (s _{1j})	9	27,83	**	65,84	**	165,97	**	290,07	**	479,35	***	30,93	NS
V ₁	5	34,36	***	201,85	**	451,8	**	725,08	**	4288,15	**	66,30	***
hétérosis (h _{ij})	15	25,39	**	50,73	***	130,7	**	216,26	**	413,86	***	29,40	***
moyen ($\bar{h}$)	1	29,26	**	21,87	**	199,92	**	277,15	**	538,29	***	74,52	***
variétal (h ₁)	5	20,23	***	29,30	***	53,24	***	71,21	***	271,09	**	17,60	***
ASC (s _{1j})	9	27,83	***	65,84	***	165,97	**	290,07	**	479,35	**	30,93	***
Résiduel le	100	2,99	CV 13%	6,31	CV 10%	21,23	CV 129%	32,62	CV 12%	81,49	CV 13%	20,40	CV 18%
Parente x blocs	25	3,61	NS	9,8	***	24,73	NS	35,40	NS	68,28	NS		
Intracase	66	4,06		7,32		21,00		41,00		135,aa			
F ₁ x blocs	70	2,75	NS	5,32	***	20,05	NS	32,40	NS	86,46	NS	20,46	NS
Intracase	170	2,56		4,88		24,13		41,91		159,50		19,34	

Tableau n° 30. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart : Analyse de Variance (suite).

		HRP 4		HRP 5		HRP 8		HRP + L R C		USA	
Sources de Variations	ddl	CM	P C	C U	F C	C U	P c	CM	P C	CM	P c
Blocs	5	22,85	***	17,12	**	53,26	**	120,62	***	1,50	**
Génotypes	20	47,07	***	15,14	**	80,34	**	123,35	**	1,63	**
Parents	5	69,70	**	98,58	**	134,38	***	749,22	**	1,21	**
Parente x F ₁	1	13,93	**	14,46	***	21,86	NS	51,90	***	1,79	**
F ₁	14	41,35	**	56,82	**	65,21	***	476,36	**	1,76	**
AGC (g ₁)	5	100,78	**	137,2	***	153,:	***	1205,08	**	4,48	***
A S C (s _{ij})	9	8,29	***	12,1	**	16,:	NS	71,70	***	0,26	NS
V ₁	5	152,26	**	220,19	**	254,75	***	1706,59	**	4,45	**
hétérosis (h _{ij})	15	11,96	**	13,41	**	22,19	***	129,03	**	0,69	**
moyen (ht)	1	13,93	**	14,46	***	21,86	NS	51,90	***	1,79	**
variétal (h ₁)	5	18,17	**	15,60	**	32,83	**	247,64	***	1,24	**
A S C (s _{ij})	9	8,29	**	12,10	***	16,31	NS	71,70	***	0,26	***
Résiduel le	100	1,29	CV 14%	1,57	*** 13'	1,98	*** 139	6,56	*** 18'	1,14	*** 12%
Parents x blocs	25	1,97	VS	1,71	NS	6,31	NS	8,95	NS	1,07	NS
Intracase	66	1,67		1,31		8,67		7,71		1,16	
F ₁ x blocs	70	1,46	PS	1,84	NS	9,76	NS	0,07	NS	1,16	NS
Intracase	170	1,10		1,25		1,02		0,70		1,19	

Tableau n° 30. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart : Analyse de Variance (suite).

		MSR μ sup		MSR int		MSR prof		MSR		HRP 2		HRP 3		
Sources de variation		ddl	CU	Fc	CM	Fc	CM	Fc	CU	Fc	CM	Fc	CU	Fc
Blocs		5	106,88	**	20,70	**	26,60	**	14,51	**	,02	**	8,19	**
Génotypes		20	391,30	**	32,12	**	14,36	**	91,25	**	,95	**	18,20	**
Analyse III	Parents	5	220,94	**	31,47	**	16,22	**	476,08	**	9,52	**	38,30	**
	Parents x Fl	1	451,40	**	66,96	**	21,64	**	1129,52	**	11,00	**	13,84	***
	Pl	14	447,85	**	29,86	**	13,17	**	736,79	**	8,60	**	25,66	**
	AGC (g_l)	5	1107,92	**	66,62	**	25,66	**	1819,88	**	14,52	**	57,29	***
	ASC (s_{lj})	9	61,16	**	9,44	*	6,23	*	135,04	**	5,28	**	8,09	***
Analyse II	v_l	5	1087,54	**	81,34	***	36,89	**	1869,57	**	17,44	**	80,75	**
	hétérosis (h_{lj})	15	119,29	**	15,71	***	6,84	**	298,44	**	6,10	**	10,68	**
	moyen (h)	1	451,40	**	66,96	***	21,64	**	1129,52	**	11,00	**	13,84	***
	variétal (h_l)	5	241,50	**	16,76	**	4,97	NS	426,34	**	6,59	**	14,73	***
	ASC (s_l)	9	81,16	**	9,44	*	6,23	*	135,04	**	5,28	**	8,09	**
Résiduel le		100	29,47	CV 113%	3,64	CV 36%	2,77	CV 71%	1,93	CV 22%	,53	CV 13%	,36	CV 13%
Parents x blocs		25	19,61	NS	2,40	NS	1,45	NS	9,68	NS	,36	NS	1,89	***
Intracase		66	20,87		31,96		3,28		5,86		,48		,40	
F ₁ x blocs		70	33,08	NS	4,27	NS	3,18	NS	9,99	NS	,61	NS	,59	***
Intracase		70	24,07		5,58		5,35		5,70		,65		,28	

Tableau n° 31.

Estimations des coefficients de corrélation phénotypiques en F1 (ddl = 14)

[illegible]

Les effets **d'interactions** entre les parents et les F_1 , qui correspondent à l'hétérosis moyen, se manifestent de façon significative, sauf pour la longueur racinaire à 3 semaines (LMR 3), le nombre de racines secondaires (NRS), la hauteur du rameau principal à 8 semaines (HRP 8) et la somme des longueurs des rameaux principaux et cotylédonaire (HRP + LRC).

Paramètres de développement racinaire

Les effets liés à l'aptitude générale à la combinaison (AGC) sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1 \%$).

Ceux dus à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) sont **hautement** significatifs ($\alpha \geq 1 \%$) pour les longueurs racinaires maximales aux différentes dates (LRM), la masse sèche racinaire totale (MSR) et en surface (MSR sup). Ils sont significatifs ($\alpha \geq 5 \%$) pour les masses sèches racinaires à l'horizon intermédiaire (MSR int) et profond (MSR prof).

Les effets d'écart à la moyenne des performances parentales (v_i) et ceux liés aux effets d'hétérosis général (h_{ij}), sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1 \%$) sauf pour le nombre de racines secondaires (NRS) vis-à-vis de l'hétérosis.

Les effets dus à l'hétérosis moyen ($\bar{h}$) sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1 \%$) excepté pour le nombre de racines secondaires (NRS) et la longueur racinaire maximale à 3 semaines (LRM 3).

En ce qui concerne l'estimation des effets génétiques (annexe n° 13), la variété 57-422 présente des effets génétiques favorables vis-à-vis de l'ensemble des paramètres, la variété 47-16 pour la profondeur d'enracinement et la variété 55-437 pour le nombre de racines secondaires (NRS). Les estimations des coefficients de corrélation entre les estimations des effets d'aptitude générale à la combinaison ($\hat{g}_i$) et les performances parentales (tableau n° 32) sont significatives excepte pour la longueur racinaire à 2 semaines (LMR2)

Tableau n° 32. - Etude de l'hérédité de caractères physiologique-s d'adaptation à la sécheresse : Paramètre de développement aérien et racinaire.

Estimation des coefficients de corrélation entre les performances parentales et les effets d'aptitude générale à la combinaison.

Paramètres de développement	Estimations	Paramètres de développement	Estimations
LMR2	0,31 NS	HRP2	0,46 NS
LMR3	0,79 *	HRP3	0,69 NS
LMR4	0,81 *	HRP4	0,84 **
LMR5	0,85 **	HRPS	0,88 **
LMR8	0,89 **	HRP8	0,80 *
MSR sup	0,81 *	HRP8 + LRC	0,77 *
MSR int	0,70 NS	NR Sec	0,86 **
MSR prof	0,79 *	MSA/MSR	0,39 NS
MSR	0,78 *	MSA	- 0,62 NS

ddl = 5.

et la masse sèche racinaire à l'horizon intermédiaire (MSR int), pour lesquelles les comportements des variétés ne constitueront pas de bons **prédicteurs** de leur effet d'aptitude générale à la combinaison ($\hat{g}_i$).

Paramètres de développement aérien

Les effets liés à l'aptitude générale à la combinaison (AGC) sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1\%$).

Ceux dus à l'aptitude spécifique à la combinaison (AGC) sont **hautement** significatifs ($\alpha \geq 1\%$) pour la hauteur du rameau principal de 2 à 5 semaines (HRP 2 à 5). Ils ne sont pas significatifs pour la hauteur du rameau principal à 8 semaines (HRP 8), la somme des longueurs des rameaux principaux et cotylédonaire (HRP + LRC) et la masse sèche aérienne (MSA).

Les effets d'écart à la moyenne des performances parentales (v_i) et ceux liés aux effets d'hétérosis général (h_{ij}) sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1\%$).

Les effets dus à l'hétérosis moyen ($\bar{h}$) sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1\%$) excepté pour la hauteur du rameau principal à 8 semaines (HRP 8) et la somme des rameaux principaux et cotylédonaire (HRP + LRC).

L'estimation des effets génétiques (annexe n° 13) indique que la variété 57-422, qui présente des effets génétiques favorables vis-à-vis de l'enracinement, a également des effets génétiques favorables au développement de la partie aérienne. L'estimation des coefficients de corrélation entre les estimations des effets d'aptitude générale à la combinaison ($\hat{g}_i$) et les performances parentales (tableau n° 32) sont significatifs pour la hauteur du rameau principal de 4 à 8 semaines (HRP 4 à 8).

Corrélation entre les paramètres de développement aérien et racinaire

Les estimations des coefficients de corrélation phénotypique révèlent de nombreux cas de corrélations **élevées** qui sont toutes positives, notamment :

Tableau n° 33. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques
d'adaptation à la sécheresse :
Etude du développement racinaire par injection
d'herbicide :

Comportements variétaux et analyses de variances.

	%age pieds atteints au 28 ^e jour (Arc Sin $\sqrt{\%}$)		%age pieds atteints à 50 % pour 57-422 (Arc Sin $\sqrt{\%}$) ^j		délai moyen pour 75 % premiers pieds atteints (jours)	
57 - 422	58	a	48	a	24	a
47 - 16	31	b	22	b	31	b
69 - 101	30	b	18	b	33	bc
73 - 30	29	b	21	b	32	b
55 - 437	24	b	15	b	33	bc
KH - 149 A	15	c	6	c	37	c
Chico	4	d	2	c	41	d
	Fc		Fc		Fc	
Variétés	61,7	***	58,7	***	38,5	***
Blocs	0,3	NS	1,7	NS	0,5	NS
CV	19 %		27 %		7 %	

entre les paramètres de développement aérien :

- . au même stade de développement

par exemple entre la somme des rameaux principaux et:
cotylédonnaires (HRP + LRC) et la masse sèche aérienne (MSA)
(0,80 **).

- . entre les stades juvéniles et adultes

par exemple entre les hauteurs du rameau principal à 2 semaines
(HRP2) et à 8 semaines (HRP8) (0,74 **).

entre les paramètres de développement racinaire :

- . entre les stades juvéniles et adultes

par exemple entre les longueurs racinaires maximales à 3 semaines
(LMR 3) et 8 semaines (LMR 8) (0,70 **).

entre les paramètres de développement aérien et racinaire :

par exemple entre les masses sèches aériennes (MSA) et racinaires
(MSR) (0,99 **).

1.4-2. Etude par injection d'herbicide

Les comportements des 6 lignées parentales du diallèle plus celui de la variété **Chico**, les comparaisons multiples et le résultat des analyses de **variance** sont indiqués au tableau n° 33. Les variétés présentent des différences très hautement significatives ($\alpha \geq 1\%$) pour les 3 critères de rapidité de développement racinaire en plein sol. Les hiérarchies variétales sont les mêmes selon les critères. Le plus discriminant est le pourcentage de pieds **atteint** au 28e jour. La comparaison avec les longueurs racinaires maximales observées au 28e jour en aéroponie (LMR 4) (annexe n° 12) indique une bonne concordance entre les deux modes de culture. Seule la place de la variété 73-30 diffère. L'estimation du coefficient de corrélation de rang entre les deux hiérarchies est élevée (0,89) et significative ($\alpha \geq 5\%$). La variété **Chico**, qui n'était pas présente dans l'étude en aéroponie, n'est pas prise en compte dans ce calcul.

1.5. Discussion

Le rôle du système racinaire vis-à-vis de l'adaptation à la sécheresse :

Le rôle des racines dans l'alimentation en eau et en nutriments de la plante est assez bien connu (**RUSSEL 1977**).

La corrélation entre l'importance du développement racinaire: des variétés et leur réputation de résistance à la sécheresse a été souvent rapportée :

AMHADI (1982) et **SPETONKUS (1980)** chez: le riz, **EL SHARKAWI (1977)** chez le blé et l'orge, de **SOUZA (1984)** chez le coton, **COLEMAN (1986)** chez la pomme de terre. Plus **précisément**, la corrélation entre le développement racinaire et le rendement en condition de sécheresse et sa stabilité, a été: démontrée : **DERERA (1969)**, **HURD (1974)** et **BLAHIA (1986)** chez le blé ; **BARSTOVA (1984)** chez le lin. Elle est: certainement due à une **meilleure** utilisation des réserves en eau du sol. En effet,, la corrélation entre le développement racinaire et les prélèvements **hydriques** des variétés, notamment en profondeur, a été établie par : **BHAN (1973)** chez. l'arachide, **KASPAR (1984)** chez le soja, **ROBERTSON (1985)** chez le niébé. Cette meilleure utilisation de l'eau permet: un maintien plus efficace du potentiel hydrique des plantes en conditions **sèches** : **PARAO (1976)** et **YOSHIDA (1981)** ont montré une association entre l'importance du développement racinaire et le maintien du potentiel hydrique foliaire des variétés de riz en conditions de déficit hydrique. Le maintien plus efficace du potentiel hydrique des variétés possédant un développement racinaire important permet aux processus physiologiques de se poursuivre, notamment ceux liés à la production, et à l'extrême la survie des plantes : **NASS (1981)** a démontré chez le blé et l'orge l'existence d'une corrélation significative entre l'importance du **développement** racinaire et le pourcentage de survie des plantes de variétés subissant une sécheresse sévère.

En fait, ces corrélations ne prouvent pas l'existence d'un lien physiologique **direct** entre l'importance du développement racinaire et le rendement en

conditions de sécheresse. Elles peuvent se manifester de façon indirecte à travers d'autres caractères physiologiques adaptatifs associés. La principale limitation, notamment de ces études, est de réunir des variétés de cycles différents qui constituent des idéotypes adaptatifs distincts augmentant les risques de corrélations indirectes. Néanmoins, ces corrélations constituent un faisceau de présomptions favorables. La preuve du lien direct entre le développement racinaire et le rendement des génotypes en conditions sèches a été fournie par la sélection : HURD (1964, 1968, 1974) a montré chez le blé que par sélection pour la productivité en conditions sèches, sur un matériel issu d'un croisement entre des variétés à fort et à faible développement racinaire, on obtient des lignées à fort développement racinaire. De même, BLAHIA (1986) a montré chez le blé que la sélection **directe** en faveur du développement racinaire crée des lignées ayant une meilleure stabilité du rendement. MULEBA (cité par FISHER, 1982) a obtenu chez le maïs des variétés présentant un rendement supérieur en conditions de sécheresse moyenne et sévère, en sélectionnant des familles possédant un volume racinaire important, d'autres ayant un enracinement profond et en les recombinaient.

Données sur la croissance racinaire de l'arachide :

En ce qui concerne l'arachide, **DANCETTE** (1978) (Chap. III p 94) constate que contrairement à d'autres espèces telles que le mil, l'arachide est incapable d'extraire suffisamment d'eau en-dessous de 1 m pour satisfaire ses besoins. Or, CHOPART (1980) a montré dans les mêmes sols sableux, que le pivot de l'arachide est présent jusqu'à 140-150 cm. Il semble donc que chez l'arachide la densité racinaire en profondeur soit faible et constitue le facteur limitant par rapport au mil, dont le système racinaire demeure extrêmement dense sur l'ensemble du profil, jusqu'à 180 cm.

Il existe peu de données sur le comportement racinaire des dicotylédones et ses conséquences sur leur adaptation à la sécheresse (**KETRING**, 1984). Chez l'arachide, cet auteur (1982, **1984**), ainsi que BHAN (1973) et JORDAN et al., (**1983**), ont montré l'existence d'une variabilité génétique pour les paramètres du développement racinaire. Ceci est confirmé par les études présentées ici.

Variabilités génétiques des paramètres de développement aérien et racinaire étudiés :

Les paramètres de développement racinaire étudiés en aéroponie présentent des variabilités génétiques importantes, excepté celle limitée de la longueur racinaire maximale à 2 semaines (**LRM2**), que l'on peut assimiler à une mesure de la vitesse initiale de croissance, et celle très limitée du nombre de racines secondaires entre 30 et 35 cm (NR Sec). La variabilité génétique importante observée pour la masse sèche racinaire entre 30 et 60 cm (**MSR** int) indique que si le nombre de racines secondaires est génotypiquement peu variable, leur longueur totale et le volume du système racinaire qui s'y développe, diffèrent beaucoup selon les variétés. De même, l'étude racinaire à l'aide d'herbicide injecté en profondeur indique qu'il existe une variabilité génétique importante pour la rapidité du développement racinaire principal et secondaire en pleine terre. En effet, l'axe de croissance du pivot des plantes en expérimentation étant situé parallèlement à 45 cm du plan de traitement, ce test intègre à la fois la vitesse de croissance verticale du pivot et celle latérale des racines secondaires.

Les paramètres de développement de la partie aérienne présentent en aéroponie une forte **variabilité** génétique nette dès la 2ème semaine de culture (**HRP2**).

**Tableau n° 34. - Etude de l'hérédité de caractère physiologique d'adaptation à la sécheresse :
Paramètre de développement racinaire et aérien :**

Ratios masses sèches aériennes et racinaires de
3 variétés en plein sol et en aéroponie.

	Plein sol * (56e jour)	Aéroponie (56e jour)
57 - 422	6,8	50,6
55 - 437	8,1	52,1
73 - 30	8,1	53,5
Moyennes :	7,7	52,1

* d'après CHOPART (1980).

Liaison positive entre les développements aériens et racinaires :

Le rapport des masses sèches aériennes et racinaires ne présente que très peu de variabilité. Or, les masses sèches aérienne et racinaire ont séparément une variabilité génétique importante. Il existe une forte **liaison** entre le développement de la partie aérienne et celui des racines, confirmée par des corrélations phénotypiques élevées entre les masses sèches **aériennes** et racinaires (**0,99****), et entre la longueur des rameaux et celle du système racinaire, notamment à 8 semaines (**0,65****). Le ratio masse sèche aérienne et racinaire est donc fixé à une valeur pratiquement constante (51) quel que soit le génotype parental ou **F₁**. TRUONG et al., (**1979**), AHMADI (19823 ont rapporté un même phénomène en aéroponie chez le soja et le riz. Le ratio observé est de 3 pour 5 **variétés** de soja au 46e jour et pour 22 variétés de riz au **35e** jour. De même, chez Yarachide en pleine terre BHAN (1973) observe un ratio peu variable de 12 en moyenne au 60e jour pour 8 variétés représentant les trois variétés botaniques cultivées. CHOPART (1980) obtient des ratios très voisins en plein sol au **56e** jour pour 1 variété Virginia et 2 Spanish. Ces 3 variétés font également partie de l'étude en aéroponie. Le tableau n° 34 présente les ratios dans les deux conditions de culture. Ils sont très différents., KETRING (1984) observe un ratio peu variable de **1,3** pour 19 variétés Virginia, Spanish et Valencia après 49 jours de culture sur un support artificiel (Fritted Clay) imbibé d'un milieu nutritif.

Le rapport masse sèche aérienne et racinaire varie peu entre les variétés pour chaque mode de culture, mais varie très fortement entre les modes de cultures. L'aéroponie, milieu optimal pour la nutrition de la plante et son alimentation hydrique, détermine un ratio partie aérienne sur partie racinaire beaucoup plus élevé que la culture en plein sol qui est un milieu aux conditions nettement plus limitantes pour la satisfaction des besoins nutritifs et hydriques de la plante.

La comparaison avec les résultats obtenus en aéroponie sur le soja et le riz (TRUONG et al., 1979 ; AHMADI, 1982) indique qu'il **existe** une forte variabilité génétique entre les espèces pour ce rapport masse **sèche** aérienne et racinaire. Chez C:ertaines espèces, une variabilité génétique a **été** observée entre les variétés : SPENCER (1940) chez le maïs ; AYCOCK (1985) chez le tabac ; El SHARKAWI (1977) chez le blé et l'orge ; **NOUR** et al. (1978) chez le sorgho malgré l'absence de variabilité génétique chez cette espèce pour le ratio surface foliaire sur longueur maxima.1 racinaire (BLUM, 1977 ; JORDAN, 1980). Dans le cas des 3 dernières espèces, le ratio est en corrélation négative avec la résistance à la sécheresse des variétés.

L'existence de corrélations positives élevées entre les paramètres de développement racinaire et aérien a été rapportée chez différentes espèces. Elle semble être une constante interespèces : BHAN (1973) et KETRING (1982, 1984) chez l'arachide ; SPENCER (1940), AHMADI (1982), ARMENTO-SOTO (1983), SURYA PRAKASHA (1983) et EKANAYAKE (1985) chez le riz ; TAYLOR (1978) et TRUONG (1979) chez le soja ; Mc KEY (1974), HURD (1974) chez le blé ; BLUM (1977) et JORDAN (1980) chez le sorgho ; CARRIGAN (1980) chez l'orge ; AYCOCK (1985) chez le tabac ; QUISENBERRY (1981) chez le coton, en conditions sèches. HURD (1974) a fourni à ce sujet une **démonstration** particulièrement éloquente sur le blé. Il a montré que chez les variétés à paille courte destinées aux zones arides, notamment la série des variétés issues de la variété demi-naine Norin 10 de BORLAUG (1968), la réduction de la taille **des** pailles a **entraîné** une réduction de la. taille du système racinaire. Il est probable que cette liaison, même si elle est en partie fixée génétiquement, **tient** son origine d'une liaison physiologique. En effet, le développement de **chacune** des parties de la plante a un effet favorable vis-à-vis du développement

et de l'activité physiologique de l'autre partie : le système racinaire par son rôle d'extraction de l'eau et des nutriments favorise le développement du système aérien et son rôle d'assimilation chlorophyllienne. Inversement en ce qui concerne le développement du système aérien vis-à-vis du système racinaire. Cette influence physiologique détermine un bilan hormonal entre les deux parties de la plante qui fixe un ratio donné à travers le programme génétique.

Cette liaison positive très forte va gêner l'obtention par sélection de l'idéotype d'adaptation à la sécheresse défini par une plante ayant un système racinaire développé, afin d'assurer une extraction maximale de l'eau disponible dans le sol, et un appareil foliaire limité afin de minimiser les pertes en eau par transpiration. L'objectif de sélection devrait consister à modifier le ratio partie aérienne sur partie souterraine contrôlé génétiquement, en maintenant une pression de sélection opposée sur les 2 parties de la plante et en veillant à rester dans les limites d'un ratio compatible avec l'objectif de production. Cette tâche semble difficile chez l'arachide où la variabilité génétique est très limitée pour ce caractère.

Liaison positive entre l'élongation racinaire et la longueur du cycle :

Il existe une forte liaison positive entre la longueur maximale racinaire dès la 4e semaine et la longueur du cycle des variétés parentales. Les variétés tardives et semi-tardives ont un système racinaire plus profond que celui des variétés précoces. La corrélation se manifeste au niveau des F1 si l'on évalue leur cycle à partir de la moyenne des cycles de leurs variétés parentales. Cette liaison positive entre le développement racinaire et la longueur du cycle des variétés a été rapportée chez d'autres espèces : YOSHIDA (1981) chez le riz ; BLUM (1977) et SEETHARAMA (1982) chez le sorgho ; DERERA (1969) et HURD (1974) chez le blé ; GREGORY (1983) chez le mil.

Cette **deuxième** constante inter-espèces est probablement en **partie** la conséquence de la première constante observée. En effet, chez la **plupart** des espèces les variétés précoces ont un développement **de** la partie **aérienne** plus réduit. Les essais variétaux le montre clairement pour l'arachide (corrélation positive élevée entre la longueur du cycle et le rendement en fanes par pied), malgré **la** position étonnante pour le poids de la partie aérienne de la variété tardive **69- 101** dans l'étude en aéroponie. La liaison est particulièrement nette chez les espèces telles que le sorgho où la précocité est obtenue par la présence **d'allèles** mutés à certains **loci**. Leur action **pléiotropique** par modification du bilan hormonal en faveur des auxines ou des gibbérelines entraîne, outre la précocité de la mise à floraison, une diminution du nombre d'entre-nœuds et de leur taille (SINGH, **1974**). Or, nous avons vu qu'une **taille** réduite de la partie aérienne **entraînant** un **développement** réduit du système racinaire, est une Constante interespèces.

La deuxième cause de cette liaison développement racinaire • longueur de cycle est liée à la fructification qui a lieu plus tôt chez les variétés **hatives**. Chez nombre **d'espèces**, le début de la phase de fructification coïncide avec un très net ralentissement du développement racinaire et aérien, qui est certainement dû à une mobilisation préférentielle des **assimilats en** faveur des parties reproductives de la plante. CHOPART (1980) l'observe pour l'arachide, le sorgho et **le** mil.

Corrélation positive entre les elongations racinaires au stade juvénile et adulte :

Chez les parents, parmi les meilleures variétés pour la profondeur d'enracinement, les variétés 57-422 et 69-101 se dégagent dès la 3e semaine. A la 4e semaine, la hiérarchie de la 8e semaine est déjà acquise excepté pour la variété 73-30. Cette bonne corrélation entre les stades initiaux et le stade final de développement racinaire se manifeste au niveau des Fl : dès la **2ème**

semaine, l'estimation du coefficient de corrélation phénotypique est positive et significative avec la longueur maximale racinaire à 8 semaines (**0,54**) ; à la 3^e semaine, elle est élevée et hautement significative (**0,70**). Cette corrélation positive entre la vitesse initiale d'enracinement et le développement racinaire final a été observée par NASS (1971) chez le maïs, par AHMADI (1982) chez le riz, par de SOUZA (1984) chez le coton, par HURD (1974) et TOWNLEY-SMITH (1977) chez le blé, par COLEMAN (1986) chez la pomme de terre. Par contre, BLUM (1977) chez le sorgho, constate une vitesse de croissance initiale supérieure chez les variétés précoces bien que les tardives aient un système racinaire plus développé au stade adulte. Sans être une constante interespèces, il existe une forte liaison entre la vitesse initiale de croissance racinaire et le développement au stade adulte chez nombre d'espèces.

Cette liaison est très importante pour la sélection de ce caractère. Elle autorise l'utilisation de tests précoces seule méthode envisageable pour la sélection de ce caractère en générations génétiquement non stabilisées comportant de nombreuses individualités génétiques.

Absence de corrélation entre l'élongation et le volume racinaire :

Il n'existe pas de corrélation significative entre la longueur **maximale** du système racinaire et l'importance du volume racinaire évalué par la masse sèche. Des variétés à enracinement peu profond, telle que la 55-437, ont une colonisation latérale très intense qui leur confère un volume racinaire **beaucoup** plus important que celui des variétés à enracinement profond mais peu dense, telle que la variété 69-101. Ceci est dû à l'indépendance entre la profondeur maximale d'enracinement et l'installation racinaire dans l'horizon de surface entre 0 et 30 cm qui constitue l'essentiel du volume racinaire. L'idéotype d'adaptation à la sécheresse étant un enracinement profond et dense sur l'ensemble du profil notamment en profondeur, ce qui semble être le point

faible de l'arachide, cette absence de corrélation entre la profondeur et le volume racinaire implique qu'une pression de sélection soit exercée à la fois sur la profondeur d'enracinement et la densité racinaire.

Validité des données obtenues en aéroponie :

Le problème posé par les observations en aéroponie réside dans la correspondance entre : le comportement racinaire dans ce milieu totalement artificiel, mécaniquement très peu contraignant vis-à-vis de la croissance racinaire, et le comportement en pleine terre. L'étude par injection localisée d'herbicide dans le sol, présente un coefficient de corrélation de rang élevé avec la hiérarchie variétale en aéroponie. Ce résultat rend valide ceux obtenus en aéroponie. Une telle concordance de comportement entre les deux milieux de culture a déjà été rapportée chez le riz (IRRI, 1973 ; AHMADI, 1983 ; LORESTO et al., 1983) et le maïs (IRRI, 1973). Il est probable qu'elle soit en partie due à la faible résistance à la pénétration mécanique des racines dans le sol sableux de l'étude en pleine terre, ce qui la rapproche des conditions de l'aéroponie. Ces conditions de culture favorisent la capacité d'élongation des racines par rapport à leur capacité de pénétration mécanique. Un sol argileux, beaucoup plus résistant à la pénétration, aurait peut-être entraîné une hiérarchie variétale différente en privilégiant la capacité de pénétration mécanique des racines. Ceci reste à préciser.

Dans des conditions de sol données, la technique d'étude de la croissance racinaire en pleine terre par injection d'herbicide, remplit les conditions d'un excellent test de sélection de lignées : facilité d'application et discrimination efficace.

Hérédité des paramètres de développement racinaire et aérien :

En ce qui concerne l'hérédité du comportement racinaire, KUZ'MIN (1985) n'observe chez le blé aucun effet de dominance pour les paramètres de

développement racinaire observés chez différentes Fl étudiées en hydroponie. Par contre NASKHAEVA (1985) obtient dans une étude de croisements entre 4 variétés de blé, des cas de super-dominante phénotypique pour le nombre de racines primaires et secondaires bien que les effets d'additivité restent prépondérants. Chez le riz, BHADURI et al., (1965) observent une intervention majeure des effets additifs pour la longueur et le nombre de racines. De même, AHMADI (1983), dans l'étude d'un diallèle entre 5 variétés de riz aquatiques et pluviales, constate que les effets d'aptitude générale à la combinaison sont plus importants dans l'expression des différents paramètres que ceux d'aptitude spécifique à la combinaison. Aux stades juvéniles, un effet maternel significatif se manifeste, qu'AHMADI attribue aux réserves de la graine. Inversement, EKANAYAKE et al., (1985) obtiennent dans l'étude des générations Fl et F₂, d'un croisement entre deux variétés de riz étudié en hydroponie, une intervention équivalente des effets d'additivité et de dominance pour la longueur maximale racinaire, le nombre de racines et leur masse sèche. Il observe une nette supériorité des effets de dominance pour la densité linéaire. Seuls l'épaisseur des racines et leur volume présentent une prépondérance des effets d'additivité. Entre les générations F₂ et F₃, les valeurs estimées des héritabilités au sens étroit des différents paramètres sont faibles (le volume racinaire) à assez élevées (l'épaisseur des racines). Chez le mil, MANGA (1986) constate, dans des croisements de quatre lignées par deux testeurs, une intervention équivalente des effets d'additivité et dominance pour la masse sèche racinaire et une prépondérance des effets de dominance pour le nombre et la longueur des racines avec des effets de super-dominante phénotypique importants pour ce dernier paramètre. Chez le sorgho et le maïs, BLUM et al., (1977) et SPENCER (1940) observent également des effets de super-dominance phénotypique pour différents paramètres de développement racinaire.

Dans le cas de l'arachide étudié ici, l'analyse **III** montre que **les** effets **liés** à l'aptitude spécifique à la combinaison, effets génétiques de **dominance** et d'épistasie, interviennent de façon significative dans l'expression des **caractères** de développement racinaire. **Le** nombre de racines secondaires (NRS) fait exception, mais le manque de variabilité génétique pour ce caractère dans le matériel en **étude**, ne permet pas d'étudier la part des effets génétiques non-additifs.

Cependant, l'étude indique que les effets liés à l'aptitude générale à la combinaison (AGC), effets additifs et d'épistasie cis additif-additif, sont prépondérants dans l'expression des caractères de développement racinaire, conformément à ce que l'on peut supposer chez une espèce autogame. Cette **prépondérance** est moins marquée dans le cas des paramètres aériens. En effet, de 2 à 8 semaines, la longueur maximale racinaire présente des effets significatifs d'aptitude spécifique à la combinaison (ASC). Par contre, pour la hauteur du rameau **principal**, l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) qui était effective aux premiers stades de développement, ne se manifeste plus de façon significative au stade adulte. Il semble qu'au cours du développement, la part des effets liés à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) diminue alors que **celle** des effets liés à l'aptitude générale à la combinaison (AGC) augmente chez **les** paramètres de développement. Cette étude semble indiquer que l'expression des effets non-additifs de **dominance** **et** d'épistasie est plus marquée aux stades juvéniles qu'au stade adulte pour **les** caractères mesurés.

Parmi les paramètres de développement racinaire, la part des effets **liés** à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) est plus marquée chez les paramètres de longueur que chez ceux de masse.

Un effet d'hétérosis général se manifeste nettement pour tous les caractères, excepté pour **le** nombre de racines secondaires (NRS). Il est

principalement dû aux effets liés à l'aptitude spécifique à la combinaison (**ASC**) pour les caractères de développement racinaire, alors que pour les paramètres aériens l'hétérosis se limite davantage à des effets d'hétérosis liés systématiquement à certaines variétés (**hi**).

Dans cette étude, il apparaît que les effets génétiques d'interactions inter-alléliques de **dominance** et d'épistasie ont une part plus importante dans l'hérédité des paramètres de développement racinaire que dans celle du développement aérien.

Comparaison des Analyses II et III de Gardner et Eberhart

La comparaison des deux méthodes d'analyses confirme (**chap. III p 148**) qu'avec l'**Analyse III**, qui correspond à la méthode 4 du Modèle 1 de Griffing, le sélectionneur peut être amené à sous-estimer l'intervention des effets génétiques non-additifs dans l'expression des caractères.

Ceci peut le conduire à opter pour des méthodes de sélection moins à même que d'autres de mettre en valeur les effets de **dominance** et d'épistasie. C'est le cas des méthodes de sélection basées sur la fixation rapide des balances internes à partir de croisements, telles les méthodes généalogiques, bulk, **SSD**, par rapport aux méthodes de sélection récurrente (**Chap. 1 p 57**).

Le cas des deux paramètres de longueur du développement aérien : la hauteur du rameau principal (**HRP 8**) et la somme des longueurs des rameaux principaux et cotylédonaire (**HRP + LRC**), est particulièrement éloquent. En effet, l'**Analyse III** indique pour ces caractères que les effets liés à l'hétérosis moyen (**$\bar{h}$**) et à l'aptitude spécifique à la combinaison (**ASC**) ne sont pas significatifs, ce qui pourrait amener à conclure à l'absence d'effets génétiques non-additifs dans l'expression des caractères. Or, l'**Analyse II** montre que des effets liés à l'hétérosis se manifestent de façon hautement significative et qu'ils sont essentiellement dus à des effets d'hétérosis systématiquement liés

à certaines variétés (hi). On voit donc qu'en fait, des effets génétiques non-additifs d'interactions inter-alléliques interviennent de façon substantielle dans l'expression de ces **2 caractères**.

Effets génétiques et choix des géniteurs

En ce qui concerne les effets génétiques des caractères de développement **racinaires**, la variété 57-422 se détache nettement parmi les géniteurs. Elle possède les meilleurs effets d'aptitude générale à la combinaison (**gi**) et d'**hétérosis** systématique (hi). Les effets génétiques non-additifs sont plus favorables lorsque cette variété 57-422 est croisée avec les lignées de la variété botanique Spanish, plutôt qu'avec les lignées de sa propre **variété** botanique (**Virginia**) lesquelles font **apparaître** de 6 effets génétiques défavorables. Corrélativement, ces effets génétiques favorables au développement racinaire se retrouvent au **niveau** de l'expression de la partie aérienne, ce qui est alors défavorable à l'obtention de **l'idéotype**. A l'inverse, les effets génétiques de la variété 73-30 sont particulièrement défavorables au développement racinaire, **mais** également vis-à-vis du développement aérien. Cette opposition entre le comportement génétique des deux variétés, routes deux adaptées à la sécheresse, se retrouvera au niveau d'autres caractères adaptatifs. Elle est, nous le verrons, riche d'enseignements.

2. La transpiration

2.11. Technique expérimentale

Durant la saison des pluies de 1984, les plantules sont cultivées en serre en sacs plastiques de 12 cm de diamètres et de 55 cm de haut, remplis sur une hauteur de 50 cm par 8 kg de terre sèche de type Dior (sol sableux pauvre en argile et en matière organique). Au semis, l'arrosage est effectué à la capacité au champ. Par la suite, on apporte 150 ml d'eau en laissant à chaque fois intervenir une légère période de stress hydrique qui est estimée par le Plétrissement du feuillage.

Cette expérimentation sur la transpiration menée par pesées **périodiques** de feuilles détachées reprend **la** technique mise au point par HYGÉN (1951, 1953).

L'après-midi du **50^e** jour de culture, la première feuille **parfaitement** développée du rameau principal est prélevée et mise immédiatement à tremper dans l'obscurité dans de l'eau distillée pendant 16 heures à l'intérieur de boîtes de Pétri fermées. Le matin, le pétiole de chaque feuille est coupé à la base des 2 folioles inférieures et la section est recouverte d'une couche de vernis imperméable. Les feuilles sont replacées dans les boîtes de Pétri vidées de leur eau, mais humides à **l'intérieur**. Elles sont exposées à la lumière directe du soleil. Après 10 minutes, les feuilles sont rapidement séchées à **l'aide** de papier absorbant et placées à l'air libre. Elles sont pesées une à une avec une balance de précision, toutes les 4 minutes, pendant 2 heures. A l'issue de ces 2 heures, la surface de chaque feuille est mesurée au planimètre. Ensuite, elles sont mises à sécher en étuve à **80°** C pendant 12 heures. Le poids sec est mesuré.

2.2. Matériel génétique et dispositifs statistiques

Un demi-diallèle **5 x 5** est réalisé comprenant les variétés parentales suivantes (tableau **n° 30**) :

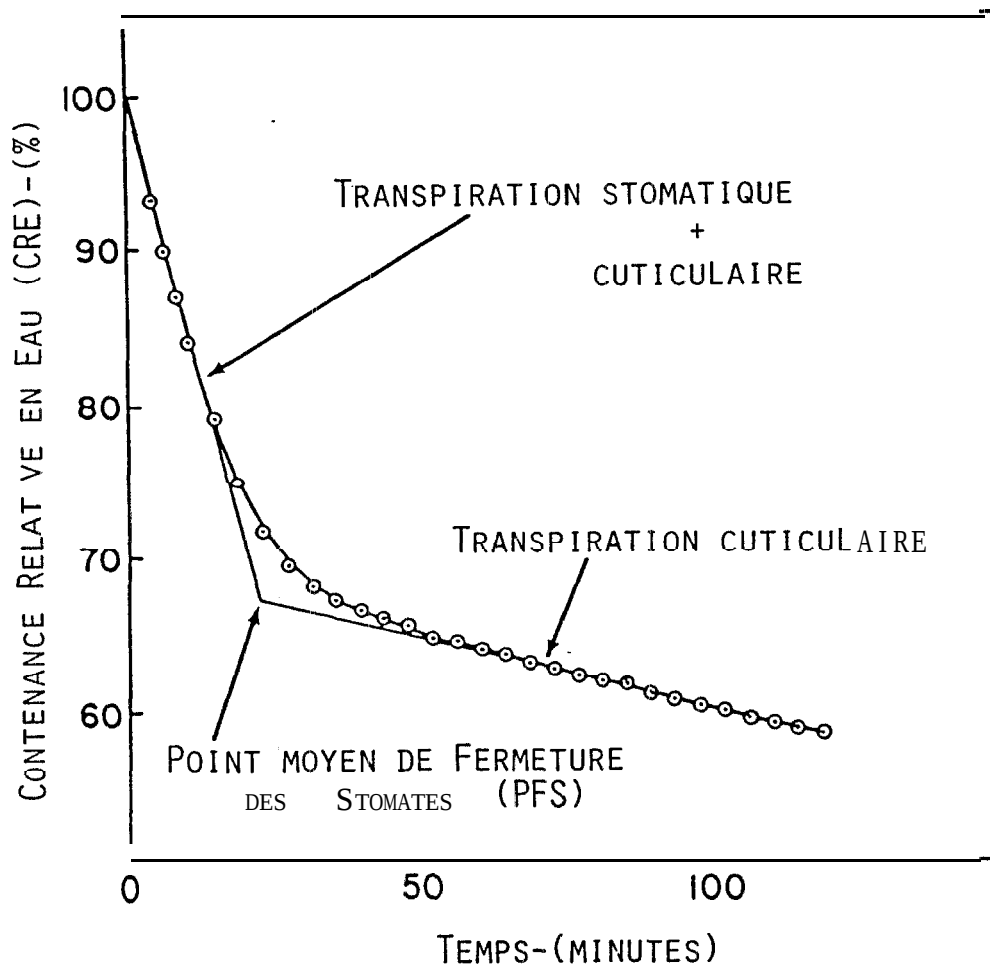
- 57-422
- 69-101
- 73-30
- 55-437
- KH- 149A

et les 10 génotypes **F 1**.

Le dispositif statistique en serre consiste en 5 blocs correspondant aux: 5 premiers blocs du dispositif d'étude de la résistance protoplasmique. Chaque

Figure n° 17. - Transpiration de feuilles détachées :

Evolution de la contenance relative en eau (CRE) en fonction du temps.



bloc comprend, pour chacun des **15** génotypes, 3 répétitions d'une plante en randomisation totale. L'étude en laboratoire est menée de manière à respecter le pas de temps de 2 jours par bloc imposé lors du semis.

2.3. Paramètres de transpiration

A l'issue du trempage des feuilles pendant une nuit dans l'eau distillée, on considère que les tissus sont à leur niveau maximum de rétention en eau.

La première pesée correspond donc au poids à saturation en eau.

La "contenance relative en eau (**CRE**) des tissus" appelée "Relative Water Content (**RWC**)" chez les anglo-saxons, est égale à :

$$CRE = \frac{\text{Poids Frais au Temps } t - \text{Poids Sec}}{\text{Poids à Saturation} - \text{Poids Sec}}$$

Son évolution est suivie pendant 2 heures (figure n° 17). Après une chute initiale linéaire rapide, qui correspond à la transpiration stomatique et à la transpiration cuticulaire, la baisse de la CRE ralentit rapidement lors de la fermeture des stomates, on l'appelle le "point moyen de fermeture des stomates" (**PFS**), et redevient linéaire avec une pente plus faible qu'initialement. Les pertes en eau sont alors essentiellement limitées à la transpiration cuticulaire.

La pente de la première partie linéaire de la courbe correspond à la somme des taux de transpiration stomatique et cuticulaire. La pente de la deuxième partie linéaire de la courbe correspond aux taux de transpiration cuticulaire.

D'où les paramètres de transpiration étudiés :

- **CRE-PFS** : Contenance relative en eau des tissus au point moyen de fermeture des stomates.
- **CRE-2 h** : Chute en deux heures de la contenance relative en eau des tissus.
- **%age Es** : %age d'eau à saturation des tissus.
- **Trans, Sto** : Transpiration stomatique (**mg/minute/dm²**).

Tableau n° 35. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de transpiration :

Analyses II et III du modèle de Gardner et Eberhart. Analyse de Variance.

Sources de Variations	ddl	CRB-PFS (%)		CRB-2h (%)		%AGC P.S. (%)		Trans. Sto (mg/mn/dm ²)		Trans. cut (mg/mn/dm ²)	
		CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc	CM	Fc
Blocs	4	50,67	**	19,10	**	6,01	NS	145,85	**	0,394	**
Génotypes	14	36,92	**	13,16	**	6,63	NS	19,27	NS	0,075	NS
Analyse III	Parents	4	38,32	**	10,57	*	*	11,23	NS	0,035	NS
	Parents x F ₁	1	14,11	NS	4,86	NS	NS	13,41	NS	0,317	NS
	F ₁	9	38,83	**	15,23	**	NS	23,50	NS	0,067	NS
	AGC (g _l)	4	36,42	**	21,13	**					
	ASC (s _{ij})	5	40,76	**	10,32	**					
Analyse II	V ₁	4	43,53	**	17,43	**					
	Hétéroosis (h _{ij})	10	34,28	**	11,30	**					
	moyen ($\bar{h}$)	1	14,11	NS	4,86	NS					
	variétal (h _i)	4	31,22	**	14,14	**					
	ASC (s _{ij})	5	40,76	**	10,32	**					
Résiduelle	56	9,71	CV 4%	3,06	CV 5%	3,47	CV 2%	18,85	CV 22%	0,088	CV 22%
Parents x blocs	16	5,70	NS	1,52	NS	3,60	NS				
Intracase	48	9,32		6,51		4,01					
F ₁ x blocs	36	11,42	NS	4,08	NS						
Intracase	96	16,36		5,99							

- Trans. Cut : Transpiration cuticulaire (mg/minute/dm²).

2.4. Résultats

Les comportements des 5 lignées parentales, des Il hybrides F1 et leurs comparaisons pour les différents paramètres de transpiration sont présentés en annexe n° 14.

Les **variances** résiduelles des parents et des F1 (tableau n° 35) n'étant pas significativement différentes, l'analyse génétique est menée sur l'ensemble des génotypes.

Les différences entre les génotypes sont hautement significatives ($\alpha \geq 1\%$) pour la CRE au point de fermeture moyen des stomates (CRE-PFS) et pour la chute de la CRE en 2 heures (CRE - 2 h). Les effets blocs sont également significatifs et la précision du dispositif expérimental est très bonne puisque les coefficients de variation sont limités à 4 et 5 %.

Le pourcentage d'eau à saturation (%^{age} E.S.) présente chez les parents une faible variabilité qui n'est significative qu'à 5 %. Elle ne se retrouve pas au niveau des F1, malgré une très bonne précision de l'expérimentation (CV = 2 %).

Les taux de transpiration stomatique et cuticulaire ne manifestent pas de différences significatives entre les génotypes. Ceci est dû à la précision médiocre de l'expérimentation pour l'évaluation de ces paramètres qui présente des CV de 22 %.

L'analyse génétique est donc menée uniquement sur la contenance relative en eau au point moyen de fermeture des stomates (CRE-PFS) et après deux heures de transpiration (**CRE-2h**).

L'analyse III (tableau n° 35) montre que les différences entre les 6 parents et entre les F1 sont significatives ($\alpha \geq 5\%$) et hautement significatives ($\alpha \geq 1\%$).

Les effets liés à l'aptitude **générale** à la combinaison (AGC) et ceux liés à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) sont hautement significatifs ($\alpha \leq 1\%$).

Les effets d'écart à la moyenne des performances parentales (v_i) et ceux liés aux effets d'hétérosis général (h_{ij}) sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1\%$).

La décomposition de l'hétérosis général montre que les effets dus à l'hétérosis moyen ($\bar{h}$) ne sont pas significatifs ($\alpha \leq 5\%$), alors que ceux dus à des effets d'hétérosis liés à certaines variétés (h_i) et à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) sont hautement significatifs.

Lorsque la signification des variances dues aux effets génétiques des Analyses II et III est admise, les estimations des effets génétiques des variétés parentales ($\hat{g}_i, \hat{v}_i, \hat{h}_i$) et entre celles-ci ($\hat{s}_{ij}$) sont calculées et comparées (annexe n°15). Parmi les Variétés adaptées à la sécheresse, la variété 55-437 présente des effets d'aptitude générale à la combinaison ($\hat{g}_i$) et d'hétérosis systématique ($\hat{h}_i$) favorables à une fermeture tardive des stomates. A l'opposé, les effets d'aptitude générale à la combinaison ($\hat{g}_i$) de la variété 73-30 et d'hétérosis systématique ($\hat{h}_i$) de la variété 57-422 s'expriment en faveur d'une fermeture précoce des stomates. Les variétés 57-422 et 73-30 présentent entre elles un effet d'aptitude **spécifique** à la combinaison ($\hat{s}_{ij}$) favorable à la fermeture hative des **stomates**. Les comportements variétaux ne présentent aucune corrélation significative avec leur effet d'aptitude générale à la combinaison. Elles ne pourront donc pas servir de **prédicteurs** ($r = 0,17$ pour la CRE au point de fermeture moyen des stomates (GRE-PFS) et $r = 0,16$ pour la CRE après 2 heures de transpiration (CRE - 2h)).

2.5. Discussion

Rôle du contrôle de la **transpiration** vis-à-vis de l'adaptation à la sécheresse :

Le système racinaire assure à la plante son approvisionnement en eau alors que le **contrôle** de la transpiration permet de gérer cette eau et d'adapter

sa consommation aux conditions d'alimentation hydrique.

Différents caractères, responsables de la différence de comportement des variétés vis-à-vis de la transpiration, interviennent :

- la surface foliaire
- la régulation stomatique
- le taux de transpiration stomatique à pleine ouverture
- le taux de transpiration cuticulaire
- la limitation des radiations absorbées
- la pubescence.

Parmi ceux-ci, les deux premiers sont les plus importants pour la consommation en eau des génotypes.

L'existence d'une variabilité génétique pour la surface foliaire totale a été rapportée pour de nombreuses espèces et son rôle vis-à-vis de l'utilisation de l'eau a été démontré notamment chez le blé et l'orge (ATSMON et al., 1973).

En ce qui concerne la régulation stomatique, une variabilité génétique a été observée chez : le blé où elle est en corrélation positive avec le rendement en conditions de sécheresse (JONES 1977), le coton (ROARK et al., 1975 ; QUISENBERRY et al., 1982), le riz (JACQUINOT et al., 1981 ; AHMADI 1983 ; PUARD et al., 1983), le maïs et le sorgho (HENZELL et al., 1975 ; BLUM 1974), le palmier à huile (ADJAHOSOU 1983), le soja (MAERTENS et al., 1981 ; MAVOUNGOU et al., 1982) et l'arachide (GAUTREAU 1970).

Pour le taux de transpiration stomatique à pleine ouverture, une variabilité génétique a été démontrée chez le blé et l'orge (ATSMON 1973), le coton (ROARK et al., 1975 ; QUISENBERRY et al., 1982), la pomme de terre (COLEMAN et al., 1986) et le palmier à huile (OCHS 1963 ; ADJAHOSOU 1983).

Pour le taux de transpiration cuticulaire, une variabilité génétique a été rapportée chez le blé où elle est en corrélation positive avec le rendement en conditions de sécheresse (CLARKE et al., 1982 ; JARADA et al., 1983), l'orge (LARSON et al., 1986), le coton (ROARK et al., 1975 ; QUISENBERRY et al., 1982), la pomme de terre (COLEMAN et al., 1986), le sorgho (JORDAN et al., 1984), le riz (YOSHIDA et al., 1976 ; O'TOOLE et al., 1979) et le palmier à huile (ADJAHOSSOU 1983).

En ce qui concerne la réduction de la quantité de radiations absorbées par le feuillage, une variabilité génétique a été constatée pour le mouvement des feuilles chez le sorgho (BLUM, 1984) et le tournesol (MORIZET 1984), ainsi que pour la quantité de cire cuticulaire chez le sorgho (BLUM 1978), la pomme de terre (COLEMAN et al., 1986) et le riz (O'TOOLE et al., 1979).

Une variabilité génétique pour la pilosité a été observée chez le blé (RICHARD et al., 1982), le soja (CLANSON et al., 1986), le tournesol (MORIZET et al., 1984) et l'arachide (BANKS et al., 1986).

Variabilités génétiques des paramètres de transpiration étudiés :

Dans le cadre de la variabilité génétique étudiée, les taux de transpiration stomatique et cuticulaire ne présentent pas de différence entre les génotypes. Celle pour le pourcentage d'eau à saturation est extrêmement réduite et limitée aux parents.

Par contre, les génotypes présentent une variabilité génétique pour la régulation stomatique puisque selon les variétés les stomates se ferment à une contenance relative en eau (CRE) plus ou moins élevée. C'est ainsi que la variété 73-30 ferme ses stomates à une CRE élevée, donc très tôt, alors que la variété 57-422 et la variété KH-149A les ferment à une CRE nettement plus basse. Ces deux dernières variétés maintiennent leurs stomates ouverts plus longtemps permettant une activité photosynthétique prolongée en conditions hydriques limitantes.

Chez le sorgho, HENZELL et al., (1975) rapportent que les **variétés** adaptées gardent leurs stomates ouverts à des potentiels hydriques du sol plus bas, sans préciser l'état hydrique des variétés. Chez le coton, ROARK et al., (1975), QUISENBERRY et al., (1982) ont démontré que les variétés les mieux adaptées à la sécheresse maintiennent leurs stomates ouverts à des CRE **plus** basses que les variétés sensibles. A l'inverse, PUARD et al., (1983) rapportent que les variétés résistantes ferment leurs stomates à des potentiels hydriques foliaires supérieurs. De même, ADJAHOSSOU (1983) chez le palmier à huile observe que les variétés les mieux adaptées semblent fermer leurs stomates à des CRE supérieures, mais cette plante constitue un idéotype tout à fait différent des plantes annuelles puisque ses réserves glucidiques importantes lui permettent de fermer de façon prolongée ses stomates, donc de réduire fortement sa photosynthèse sans préjudice notable pour la survie de la plante et sa production.

Chez l'arachide, aucune liaison ne se manifeste entre la sensibilité à la sécheresse et la rapidité de fermeture des stomates en cas de déficit hydrique. La 57-422, variété adaptée, et la KH-149 A, variété sensible, maintiennent toutes les deux leurs stomates ouverts. A l'inverse, la 73-30, variété **adaptée**, et la 69-101, variété sensible, ferment très rapidement leurs stomates. Dans le cas de la variété KH-149 A, si l'on rapproche son comportement vis-à-vis de la transpiration des caractéristiques de son système racinaire peu profond et peu dense (annexe n° 12, tableau n° 33), sa sensibilité à la sécheresse est parfaitement expliquée puisque sa transpiration est dispendieuse en eau, alors que son système racinaire est incapable d'exploiter correctement les réserves en eau du sol.

Ce rapprochement, comportement de la régulation stomatique et racinaire, permet de distinguer 2 idéotypes d'adaptation à la sécheresse. Le premier,

représenté par la variété 73-30, économise l'eau disponible dans le sol grâce à un système racinaire moyennement **développé** à une fermeture très rapide de ses stomates dès que les conditions d'alimentation hydrique deviennent **limitantes**. Le deuxième idéotype, représenté par la variété 57-422, maintient ses stomates ouverts plus longtemps en conditions de sécheresse, donc son assimilation chlorophyllienne. Cette transpiration soutenue lui **est** rendue possible grâce à un système racinaire très développé qui lui assure un bon approvisionnement en eau. Ceci est favorable à la production, comme l'atteste la comparaison des rendements de la variété 57-422 par rapport à ceux de la variété 73-30, lors d'années pluvieuses. Par exemple, à Bambey en 1979, **année** où les **conditions** pluviométriques ont été assez bonnes (539 mm), la **variété** 57-422 a réalisé 2 210 kg de gousses à l'hectare contre 1 780 kg pour la variété 73-30 (significatif à $\alpha \geq 5\%$) dans un essai statistique. Par contre, en conditions pluviométriques très limitantes où la réserve en eau **du** sol reste réduite tout au long du cycle, l'idéotype "57-422" devient défavorable pour la production. Par exemple, à Bambey en **1983**, année où l'alimentation hydrique a été extrêmement limitante (**315 mm**), la variété 57-422 a produit 750 et **660** kg de gousses à l'hectare contre 1000 et 880 kg pour la variété 73-30 (significatif à $\alpha \geq 5\%$), dans deux essais statistiques.

Dans **la** zone sèche Nord - Sénégal, les réserves en eau du sol étant limitées, l'idéotype **"73-30"** qui assure une bonne économie de l'eau sera à rechercher. Par contre, **dans** la zone Centre la disponibilité en eau en profondeur est supérieure. Elle permet de rechercher des niveaux de potentiel **de** production **supérieurs**. Pour cette région, l'idéotype "57-422" constituera l'objectif de **sélection**.

Les mesures au **champ** par thermométrie infrarouge ont confirmé le comportement des variétés, parentales vis-a-vis de la transpiration, déterminé par **la** technique de pesées **de** **feuilles** détachées.

Hérédité des paramètres de la transpiration :

Du point de vue de l'hérédité, ROARK et al., (1977) observent, à partir de l'étude d'un croisement entre deux variétés de coton, l'intervention **d'effets** d'additivité et de **dominance**, sans effet maternel, dans la régulation stomatique. Ils obtiennent une héritabilité au sens étroit de **0,25** qui, bien que réduite, doit permettre de mener avec succès une sélection sur ce caractère. AHMADI (1983), chez le riz, met en évidence à partir d'un diallèle une forte prépondérance de l'aptitude générale à la combinaison (AGC), sans effet d'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) significatif ; il obtient un effet maternel significatif.'

Dans le cas de l'arachide, nous avons observé une hérédité de la régulation stomatique contrôlée à la fois par les aptitudes générales (AGC) et spécifique (ASC) à la combinaison, donc par les effets d'additivité et une part des effets d'additivité x additivité cis, et par ceux de **dominance** et d'épistasie.

L'importance des effets génétiques non-additifs dans l'hérédité du contrôle stomatique de la transpiration est confirmée par un effet d'hétérosis qui est principalement dû à des effets d'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) et secondairement par des effets d'hétérosis systématiquement liés à certaines variétés (h_i).

Effets génétiques et choix des géniteurs :

Parmi les variétés adaptées à la sécheresse, aucun géniteur ne semble potentiel pour la sélection de l'idéotype "73-30". Seule la variété KH-149 A présente un effet d'hétérosis systématique ($\hat{h}_i$) favorable, malgré son comportement propre en faveur d'une fermeture tardive des stomates, ce qu'indique un effet variétal ($\hat{v}_i$) de signe positif. Parmi les combinaisons hybrides, le croisement entre les variétés de types opposés, la 57-422 par la 73-30, présente un effet d'aptitude spécifique à la combinaison ($\hat{s}_{ij}$) favorable à l'idéotype "73-30".

En ce qui concerne l'idéotype "57-422", la variété 55-437 se détache comme étant le meilleur géniteur puisqu'elle présente des effets d'aptitude générale à la combinaison ($\hat{g}_i$) et d'hétérosis systématique ($\hat{h}_i$) favorables. La combinaison de la variété 57-422 par la 69-101 est également intéressante pour son effet d'aptitude spécifique à la combinaison ($\hat{s}_{ij}$).

3. Résistance protoplasmique

3.1. Technique expérimentale

Au 71^e jour de culture, la deuxième, troisième et quatrième feuilles parfaitement développées du rameau principal sont prélevées sur chaque plante. Dans chacune des 4 folioles de chaque feuille un disque de 1 cm de diamètre est découpé à l'aide d'un emporte-pièce. Les 12 disques foliaires de chaque plante sont rincés 3 fois à l'eau distillée, puis placés dans un tube à essai, contenant 5 ml d'eau distillée, bouché par du para-film. L'ensemble des tubes est passé au bain-marie à 50°C pendant 80 minutes. Après refroidissement, la conductimétrie est mesurée sur la solution de trempage de chaque tube qui a été prélevée et complétée à 20 ml par de l'eau distillée. Cette conductimétrie est directement proportionnelle à la quantité d'électrolytes libérés par les tissus foliaires après un choc thermique de 50°C pendant 80 minutes. Les disques foliaires sont rincés, puis de nouveau immergés dans 5 ml d'eau distillée. Le lendemain, les tubes sont passés au bain-marie pendant 60 minutes à 90° C. Après refroidissement, la conductimétrie de la solution de trempage est mesurée. Elle est directement proportionnelle à la quantité totale d'électrolytes contenus dans les tissus foliaires.

3.2. Matériel génétique et dispositifs statistiques

3.2-1. Demi-diallèle

Un demi-diallèle 7 x 7 est réalisé comprenant les variétés parentales suivantes (tableau n° 27) :

- . 47-16
- . 57-422
- . 69-101
- .73-30
- . 55-437
- . KH-149 A
- . Tarapoto

et les 21 génotypes FL.

Le dispositif statistique en serre consiste en 6 blocs. Chaque bloc comprend, pour chacun des 28 génotypes, 4 plantes en randomisation totale. Autour de chaque bloc est disposée une rangée de plantes servant de bordure.

Le test de résistance protoplasmique en laboratoire est réalisé de **manière** à respecter le pas de temps de 2 jours par bloc imposé lors du semis, les blocs étant semés tous les 2 jours afin de permettre un échelonnement **de** l'expérimentation.

3.2-2. Effet maternel

L'expérimentation est menée en serre durant la saison des pluies de 1985.

Les deux générations F2 réciproques de chacun des 2 hybrides doubles sont étudiées en serre selon le même dispositif statistique que pour le diallèle. Chaque génération F2 est composée des descendances F2 de 27 plantes **hybrides-**doubles. Chaque descendance **F₂** est représentée par 6 plantes réparties entre les 6 blocs du dispositif statistique.. Les emplacements intra- blocs sont randomisés. La mesure de la résistance protoplasmique est effectuée au 34e jour.

3.3. Paramètre de résistance protoplasmique

Pour chaque plante, le pourcentage de conductimétrie à 50° C par rapport à celle à 90° C donne une mesure inversement proportionnel au degré

Tableau n° 36. • Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de résistance protoplasmique : •

Analyses II et III du modèle de Gardner et Eberhart.
Analyse de variance.

Sources de Variations		ddl	RP (%)	
			CM	P C
Blocs		5	5 611,17	**
Génotypes		27	129,90	**
Analyse III	Parents	6	171,25	**
	Parents x F ₁	1	18,26	NS
	F ₁	20	123,08	**
	AGC (g_i)	6	251,21	**
	ASC (s_{ij})	14	68,26	*
Analyse II	V _i	6	367,79	**
	hétérosis (h_{ij})	21	62,01	NS
	moyen ($\bar{h}$)	1	18,26	NS
	variétal (h_i)	6	54,75	NS
	ASC (s_{ij})	14	68,26	*
Résidue 1 le		134 ^M	38,02	c v 13%
Parents x Blocs		30	26,35	NS
Intracase		126	30,04	
F ₁ x Blocs		99 ^M	43,32	NS
Intracase		332	42,35	

Remarque : M = une donnée manquante.

d'intégrité des membranes **cellulaires** après un choc thermique. D'où :

Résistance Protoplasmique (**RP**) =

$$\frac{(\text{Conductimétrie après } 90^{\circ} \text{ C} - \text{Conductimétrie après } 50^{\circ} \text{C})}{\text{Conductimétrie après } 90^{\circ} \text{C}} \times 100$$

Elle est déterminée pour chaque plante.

3.4. Résultats

3.4- 1. Demi-diallèle

Les comportements des 6 lignées parentales, des 15 hybrides **F₁** et leurs comparaisons sont présentés en annexe n° 16.

Les **variances** résiduelles des FI et des parents (tableau n° 36) ne sont pas significativement différentes ce qui permet de mener l'analyse génétique sur l'ensemble des génotypes.

Les différences entre les génotypes sont hautement significatives ($\alpha \geq 1 \%$). L'effet bloc est hautement significatif et le coefficient de variation est moyen (13 %).

Les différences entre les parents et celles entre les **F₁** sont hautement significatives. Aucun effet d'interaction Parents x Blocs, ni **F₁** x Blocs n'est mis en évidence.

L'Analyse III (tableau n° 36) montre que les différences entre les parents et entre les FI sont hautement significatives ($\alpha \geq 1 \%$).

les effets liés à l'aptitude générale à la combinaison (AGC) sont hautement significatifs ($\alpha \geq 1 \%$) et ceux liés- à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) sont significatifs ($\alpha \geq 5 \%$).

Les effets d'écart à la moyenne des variétés parentales (**v_i**) sont hautement significatifs. Par contre, les effets d'hétérosis général (**h_{ij}**) ne sont pas significatifs. Parmi ses composantes seuls les effets liés à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) sont significatifs ($\alpha \geq 5 \%$).

Tableau n° 37. - Etude de l'hérédité de **caractères d'adaptation** à la sécheresse :
Paramètres de résistance protoplasmique :

Comparaison des croisements réciproques en F_2 .

Croisements (cf fig n° 1.6)	Origines cytoplasmiques	Effectifs	Moyennes		Variances	
				t		F
HB1	59 - 127	161	57,7	*	128,9	NS
HB1 bis	73 - 33	161	54,8		169,9	
HB2	57 - 422	154	57,0	NS	129,9	NS
HB2 bis	47 - 16	160	56,7		156,5	

3.4-2. Effet maternel

Les moyennes et les **variances** des F2 des croisements réciproques sont présentées au tableau n° 37.

Les **variances** ne sont pas significativement différentes. Par contre, en ce qui concerne les moyennes, l'un des 2 croisements, **HB1**, présente des moyennes significativement différentes ($\alpha \geq 5\%$) selon le sens du croisement. Ceci semble indiquer l'existence d'un effet maternel, donc l'intervention d'une hérédité cytoplasmique chez la résistance protoplasmique. Le cytoplasme favorable serait ici celui de la variété **59-127** par rapport à celui de la variété **73-33**.

3.5. Discussion

Rôle de la résistance protoplasmique vis-à-vis de l'adaptation à la sécheresse

La stabilité des membranes cellulaires vis-à-vis des chocs thermiques et osmotiques dépend de leur composition en acide gras, précisément de leur degré de saturation. Plus les acides gras sont saturés, plus leur édifice est stable et la membrane capable de supporter des stress d'intensité élevée.

Ce mécanisme adaptatif est *en* partie constitutif, il dépend de la composition initiale en acide gras, mais également inductif : PHAM THI et al., (1983, 1984), ont en effet démontré qu'un stress précoce provoque l'inhibition d'un enzyme de la **chaîne** de biosynthèse : acide gras saturé - acide gras monoénoïque (mono-insaturé) - acide gras polyénoïque (**poly-insaturé**), qui bloque la biosynthèse donnant naissance à des acides gras davantage saturés, donc à un édifice membranaire plus stable. Ceci est un **phénomène** "d'endurcissement" qui a été observé par BLUM (1985) chez le sorgho.

L'importance de ce caractère adaptatif a été démontré pour le sorgho (SULLIVAN et al., 1972, 1974), le mil (SULLIVAN et al., 1970, 1977), le coton

(VIEIRA da SILVA, 1976), le palmier à huile (ADJAHOSSOU, 1983), le soja (BOUSLAMA 1984) et le maïs (MARTINIELLO et al., 1985). Chez le sorgho, la **résistance** protoplasmique des variétés à la chaleur est en corrélation élevée avec : la résistance à la chaleur des plantes entières, l'index de stabilité chlorophyllienne d'individus au champ et le rendement en conditions de sécheresse. Chez le coton, la résistance protoplasmique à la dessiccation des espèces et variétés est en corrélation avec leur réputation de résistance à la sécheresse. Chez le palmier à huile, la résistance protoplasmique à la dessiccation de lignées est en corrélation avec leur résistance aux stress hydriques mesurée sur le terrain. Chez le soja, la résistance protoplasmique des variétés à la chaleur est en corrélation élevée avec la résistance à la sécheresse, mesurée : à partir de cultures en hydroponie comportant du polyéthylène glycol. Chez le maïs, la résistance protoplasmique des variétés à la dessiccation est en corrélation élevée avec le rendement en conditions de stress hydrique et de températures élevées.

Variabilité génétique du paramètre de résistance protoplasmique étudié

L'étude indique que l'arachide présente une variabilité génétique vis-à-vis de la résistance protoplasmique.

Malgré la pression de sélection qui a dû s'exercer en faveur de la résistance protoplasmique à la chaleur sur les génotypes dont les stomates se ferment tôt, aucune corrélation variétale n'apparaît entre les 2 caractères. A l'opposé, on constate que la variété 57-422 qui maintient plus longtemps ses stomates ouverts présente la **meilleure** résistance **protoplasmique**.

L'idéotype "73-30" défini précédemment ferme très rapidement ses stomates en cas de sécheresse. Il économise ainsi l'eau disponible mais provoque l'augmentation rapide de la température des tissus. Il doit donc être complété par une résistance protoplasmique élevée à la température. Les idéotypes

"73-30" et "57-422" doivent tous deux être complétés par une résistance protoplasmique importante à la dessiccation pour faire face aux stress hydriques sévères.

Hérédité de la résistance protoplasmique :

En ce qui concerne l'hérédité de la résistance protoplasmique, de **SOUZA** et al., (1984) obtiennent chez le coton des héritabilités au sens large de 0,38 pour la résistance à la dessiccation et 0,30 pour la résistance à la chaleur. Une sélection récurrente leur permet d'obtenir des gains de sélection efficaces, respectivement 12 % et 9 % en moyenne par cycle au cours de 3 cycles de sélection. **MARTINEAU** et al., (1979) déterminent pour la résistance protoplasmique à la chaleur des héritabilités au sens large de 0,65 et 0,51 en F2 chez 2 croisements de variétés de soja, respectivement résistante par résistante et résistante par sensible. Les gains de sélection obtenus, 18 % et 16 %, sont assez élevés. Chez le maïs, **TRAPANI** et al., (1984) observent à partir d'un demi-diallèle une intervention équivalente de l'aptitude générale à la combinaison (AGC) et de l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) dans l'hérédité de la résistance protoplasmique à la dessiccation.

En ce qui concerne la résistance protoplasmique de l'arachide à la chaleur, nous observons dans cette étude une hérédité essentiellement gouvernée par des effets génétiques d'additivité simple puisque les effets d'aptitude générale à la combinaison (**AGC**) hautement significatifs avec une intervention **moindre** de l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) et aucun effet d'hétérosis moyen ($\bar{h}$) ni d'hétérosis lié à certaines variétés (h_i). Cette hérédité assez simple est favorable à l'obtention de progrès par sélection.

Les croisements réciproques semblent indiquer l'existence d'une hérédité cytoplasmique pour ce caractère. Ceci est conforme à ce que l'on pouvait supposer. En effet, ce test de la résistance des membranes à la chaleur concerne les membranes vacuolaires et celles du plasmalème, dont la composition et

la structure sont déterminées par les gènes nucléaires, mais également les membranes mitochondriales et **chloroplastiques**, dont la composition et la structure sont commandées à la fois par leur propre **information** génétique, qui constitue l'hérédité cytoplasmique, et par les gènes nucléaires. Une méthode plus précise pour étudier cette hérédité cytoplasmique de la résistance **protoplasmique** aurait consisté à réaliser un **diallèle** complet, afin de pouvoir tester la signification des effets maternels généraux et spécifiques, et d'évaluer les dommages causés aux membranes en mesurant la quantité de phosphate inorganique (Pi) **libérée** par les **cellules**. En effet, la libération du phosphate **inorganique** (Pi) est une mesure spécifique de la résistance des membranes chloroplastiques puisqu'elle est due à la libération d'une enzyme, la phosphatase acide, contenue dans les **chloroplastes**. Cette étude est en **préparation**.

Liaison entre les résistances protoplasmiques à la température et à la dessiccation

Chez le blé (BLUM et al., 1981) et le **maïs** (TRAPANI et al., 1984) les **résistances** des membranes aux chocs osmotiques et thermiques sont gouvernées par des systèmes géniques différents puisqu'une absence de **corrélation** entre les comportements variétaux est observée. Chez le coton (de SOUZA et al., 1984), des plantes issues de recombinaisons génétiques après 3 cycles de sélection **récurrente** présentent une très bonne corrélation ($r = 0,98$) entre leurs comportements membranaires à la chaleur et à la **dessiccation**, ce qui indique qu'il s'agit du même système génique. Chez le sorgho, SULLIVAN et al., (1974, 1979) obtiennent de bonnes corrélations entre les comportements variétaux **aux 2** tests, malgré certaines inversions d'ordres.

De même chez l'arachide, une étude **menée** par ANNEROSE (1989) montre chez 9 variétés, un coefficient de corrélation de rang élevé et significatif ($r_s = 0,72$ ($\alpha > 5\%$)) au 21^e jour de culture entre les résistances protoplasmiques à la chaleur et celles à la déshydratation à l'aide du polyéthylène glycol (PEG).

Par contre, au 71e jour cette corrélation disparaît ($r_s = 0,45$ NS) du fait de modifications importantes dans le classement des variétés entre les deux dates pour la résistance à la température ($r_s = 0,23$ NS), alors que celle à la dessiccation conserve une hiérarchie similaire du 21e au 71e jour de culture ($r_s = 0,90$ ($\alpha \gg 1\%$)). Il semble donc que chez l'arachide, la résistance des membranes à la chaleur et celle à la déshydratation soient des caractères génétiques différents. L'étude de matériel génétique en ségrégation permettra de déterminer s'ils appartiennent au même linkat.

Effets génétiques et choix des géniteurs

Parmi les variétés, **Tarapoto** et 57-422, se distinguent pour leur aptitude générale à la combinaison, De plus, la variété 57-422 présente une aptitude spécifique à la combinaison élevée en croisement avec la variété 73-30.

4. Réserve en amidon dans les racines

4.1. Technique expérimentale

Le dispositif en serre est le même que celui de l'étude de la résistance protoplasmique.

22 jours après le semis, en début de floraison, la terre est prélevée à la base de chaque sac plastique sur une hauteur de 10 cm. Les racines qui s'y trouvent sont séparées de la terre qui les entoure, lavées et conditionnées de manière à pouvoir être conservées pour un dosage ultérieur de la concentration en amidon.

4.2. Matériel génétique et dispositif statistique

Un demi-disllèle 7 x 7 est réalisé comprenant les variétés parentales suivantes (tableau n° 27) :

. 47-16

. 57-422

Tableau n° 38. • Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de réserves en amidon des racines :

Analyse III du modèle de Gardner et Eberhart.
Analyse de variance.

		Ami (10 ⁻⁵ mg/mg)	
Sources de variations	ddl	C M	F C
Blocs	5	1 830 009	* *
Génotypes	27	154 490	NS
Résidue 1 le	107 ^M	101 590	c v 22 %

Remarque : M = une donnée manquante.

- . 69-101
- . 73-30
- . 55-437
- . KH-149 A
- . Tarapoto

et les 21 géotypes Fl.

Le dispositif statistique en serre est le même que pour l'étude de la résistance protoplasmique. Le prélèvement et le conditionnement des racines, ainsi que les dosages d'amidon respectent le pas de temps de 2 jours par bloc imposé lors du semis.

4.3. Paramètre d'évaluation des réserves glucidiques

Le paramètre étudié est la concentration en amidon dans les racines (**Ami**)
(10^{-5} mg d'amidon/mg de racine).

Elle est déterminée pour chaque plante.

4.4. Résultats

Les comportements des 7 lignées parentales et des 21 Fl sont présentes en annexe n° 18. Aucune variabilité génétique n'est mise en évidence chez les parents et les Fl (tableau n° 38). Par contre, l'effet bloc est très hautement significatif. Le coefficient de variation élevé (22 %) indique que la précision de l'expérimentation est médiocre ne permettant pas de mettre en évidence une variabilité génétique qui, si elle existe, doit être très limitée.

4.5. Discussion

Rôle des réserves glucidiques vis-à-vis de l'adaptation à la sécheresse

Le blé (HURD, 1974) présente une variabilité pour la quantité de réserves racinaires en amidon et leur utilisation. SEETHARAMA et al., (1982) observent

chez le sorgho une variabilité génétique pour la capacité de mobilisation des **réserves** glucidiques des tiges vers les graines en conditions de sécheresse. Celle-ci est en corrélation positive avec la tardivité des variétés. **ADJAHOSSOU** (1983) démontre l'existence d'une variabilité génétique pour la capacité **d'accumulation** des glucides de **réserve**, essentiellement dans le stipe, et pour leur remobilisation en cas de stress hydrique. Elle est associée au degré **d'adaptation** à la sécheresse des variétés. Il insiste sur l'importance de ce mécanisme adaptatif dans le maintien de la production des régimes.

Chez l'arachide, le mécanisme adaptatif lié aux réserves: glucidiques dans les racines, bien que physiologiquement effectif, est extrêmement limité et, faute d'une variabilité génétique conséquente, ne pourra guère progresser **grâce** à l'amélioration **génétique**. Il semble que chez cette plante, le mécanisme des réserves glucidiques soit très différent de celui des autres espèces et tout fait original puisqu'il serait en partie lié à des transferts entre gousses d'âges différents (**ANNEROSE** 1989).

CHAPITRE IV

DISCUSSION GENERALE ET ELABORATION DES PROGRAMMES DE SELECTION

Les chapitres précédents ont permis d'établir une approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse. Appliquée au cas de l'arachide dans la zone sèche du Sénégal, elle a conduit à poser un diagnostic bioclimatologique, puis physiologique et enfin génétique du problème, qui doit à présent permettre d'élaborer un programme de sélection adapté.

Deux régions se sont clairement distinguées dans chacune de ces étapes nécessitant des investigations particulières.

Etant donné l'extrême urgence du problème posé par la sécheresse aux agricultures, nous avons cherché à associer pour chacune de ces deux régions un programme de sélection à "court terme" susceptible d'aboutir très rapidement à un progrès génétique vulgarisable, et un programme de sélection à plus "long terme" capable d'optimiser le potentiel de progrès génétique, vis-à-vis de l'adaptation à la sécheresse, disponible au sein de l'espèce. Les variétés du "programme à court terme" doivent permettre d'attendre la création des variétés plus performantes issues du "programme à moyen et long terme".

A. PROGRAMME DE SELECTION DESTINE A LA REGION DU NORD

I. SYNTHESE DES PRINCIPALES DONNEES

La réduction considérable de la saison des pluies dans cette région nécessite la création de variétés possédant une précocité extrême et présentant également une **dormance** des **graines** afin de subir sans dommage les pluies de fin de cycle.

L'étude des composantes de la précocité de maturité des gousses a montré qu'elle constitue la résultante de la rapidité d'exécution de **5** composantes : les durées de mise à floraison, de mise à floraison intense, de floraison linéaire, d'arrêt de la floraison et de maturation de la fleur à la gousse mûre. Leurs **brièvetés** sont associées chez les variétés précoces. Le critère de référence de la précocité de maturation a été déterminé comme étant égal **au** pourcentage de gousses mûres **n** jours après le semis, **n** correspondant à la longueur de cycle recherchée.

L'étude de l'hérédité a montré que les composantes de mise à floraison (rapidité et intensité de mise à floraison) constituent des caractères distincts où la part des effets de **dominance** et d'épistasie est importante, Bien que **correlés** entre eux, ils sont indépendants de la précocité de maturité des gousses, elle même déterminée par la durée de **la** floraison linéaire **et** d'arrêt de la floraison, et la durée d'élaboration de la gousse mûre à partir de la fleur **fécondée**. La précocité de maturité à la récolte est un caractère génétique commandé par un **petit** nombre de facteurs génétiques, évalués **à** 2 ou **3**, à effets génétiques essentiellement additifs et secondairement de **dominance**. Malgré cette "simplicité" génétique, les héritabilités au sens large et étroit sont faibles du fait d'un effet de l'environnement important dans l'expression phénotypique.

L'étude de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse a permis de préciser l'idéotype de développement racinaire, de régulation stomatique et de résistance protoplasmique, adapté à la région Nord où les précipitations étant réduites le disponible en eau dans le sol est limité. Cet idéotype comprend : premièrement, un système racinaire moyennement développé et une fermeture rapide des stomates lors de l'installation du déficit hydrique afin d'économiser les réserves hydriques du sol ; deuxièmement, une résistance protoplasmique à la chaleur élevée afin de supporter l'élévation de la température des tissus qu'entraîne la régulation stomatique. Cet idéotype, qui correspond à la **variété** 73-30, sacrifie la recherche d'un potentiel de production élevé, mais dans une région où ce potentiel ne pourrait jamais s'exprimer, l'accent doit être mis sur la sécurisation de la production. Afin de supporter les stress hydriques sévères, la résistance protoplasmique à la dessiccation est à adjoindre à cet idéotype.

II. METHODE DE SELECTION

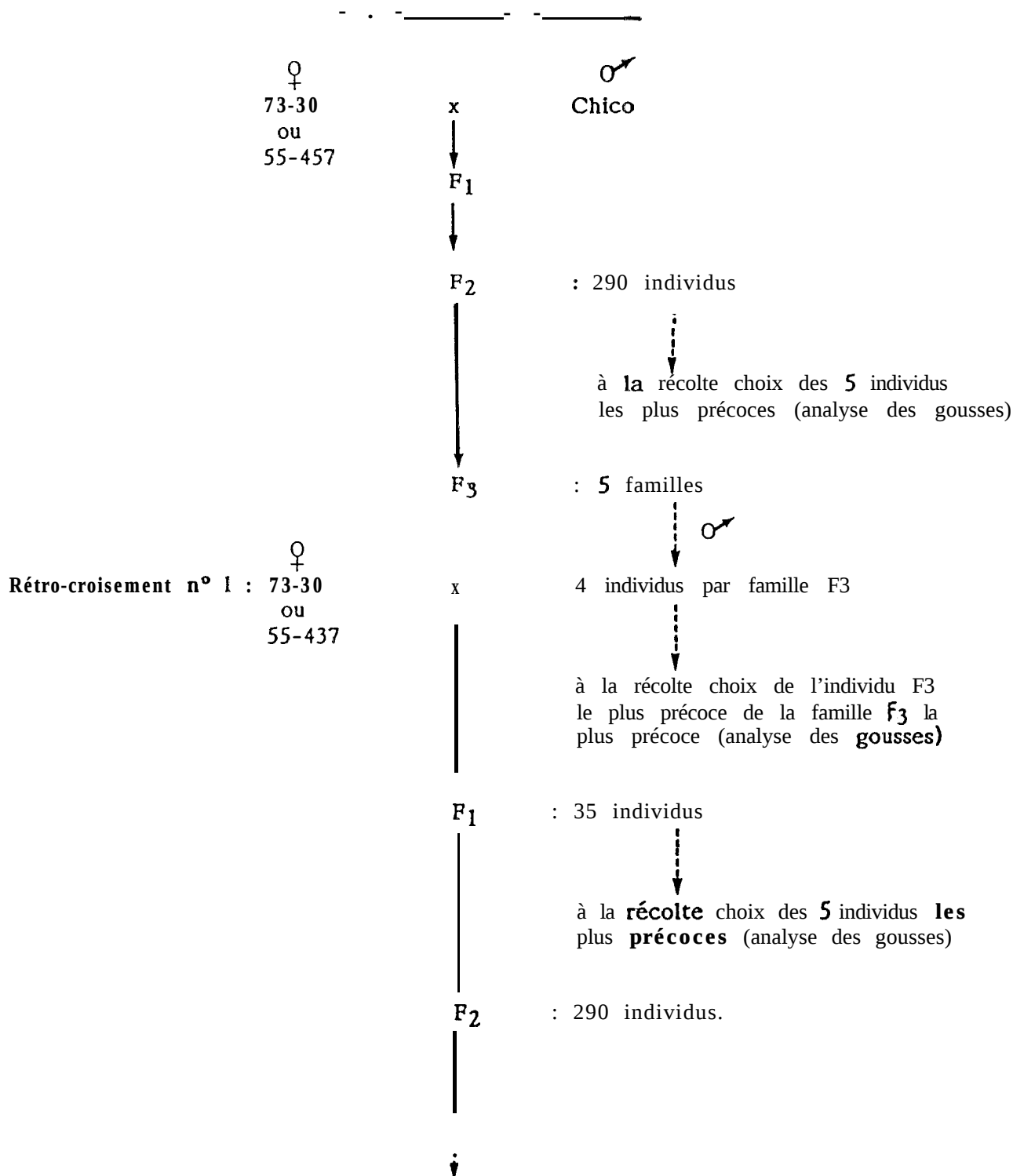
1. Rétro-croisements

Le faible nombre de facteurs génétiques intervenant dans la différence de précocité de maturité des gousses à la récolte entre les variétés **Chico** et 73-30, a permis l'adoption d'une méthode de sélection par rétro-croisements, afin de transférer les allèles de précocité de maturité des gousses de la variété **Chico** à la variété 73-30. Un programme de rétro-croisements similaire à partir de **Chico** est également mené sur la deuxième **variété** vulgarisée dans cette zone, la variété 55-437. Ses défauts, par rapport à l'idéotype, sont de ne pas être dormante, de fermer ses stomates à un niveau de déficit hydrique supérieur et de présenter une résistance protoplasmique à la chaleur et à la dessiccation médiocre au stade jeune. Par contre, elle possède un **potentiel** de production très nettement supérieur à celui de la variété 73-30.

Figure n° 18. - Programme Nord-Sénégal :

Programme de rétro-croisements pour la précocité.

- Géniteur de précocité : **Chico**
- Parent récurrent **73-30 ou 55-437**



Les allèles de précocité à transférer étant globalement partiellement **récessifs**, le choix des plantes à rétro-croiser est effectué à partir de la F_2 . Ce choix est compliqué par l'héritabilité moyenne du caractère qui oblige à retenir un certain nombre des individus F_2 les plus précoces et à tester la **précocité** de maturité des gousses de leur descendance, afin de déterminer quels sont les génotypes F_2 parmi ceux retenus qui comportaient les allèles de **Chico** recherchés. Les rétro-croisements sont effectués sur les individus F_g et le choix final n'ayant lieu qu'à la récolte à partir de l'analyse des gousses, plusieurs croisements sont réalisés pour n'en retenir finalement qu'un seul. La figure n° 18 présente le principe de réalisation des rétro-croisements. Partant de l'hypothèse que : les **loci** impliqués sont au nombre de 3 et les gènes aux 3 **loci** ont des effets comparables, l'annexe n° 19 indique les calculs permettant de déterminer :

- le nombre de plantes F_2 à tester
- le nombre de plantes F_3 à **rétro-croiser** par descendance F_3
- le nombre de plantes F_1 à cultiver par rétro-croisement.

Le risque d'échec accepté est de 1/100.

Les deux cas compatibles avec les hypothèses de base et le degré de **dominance** observé en F_1 sont envisagés :

- Dans le premier, les trois allèles de **Chico** sont semi-récessifs à semi-dominants. En F_2 , les individus les plus précoces sont alors triples-homozygotes pour les allèles de **Chico**.
- Dans le deuxième, deux allèles de **Chico** sont semi-récessifs à récessifs et le troisième dominant.

En F_2 , les individus les plus précoces sont alors les triples-homozygotes et les doubles-homozygotes pour les deux allèles récessifs et hétérozygotes pour l'allèle dominant de **Chico**.

Ne pouvant trancher entre les deux hypothèses, ce sont les effectifs les plus élevés qui sont retenus en expérimentation.

Ces résultats n'étant pas encore disponibles au moment des premiers croisements, les deux premiers rétro-croisements sur la variété 73-30 et le premier sur la variété 55-437 ont été réalisés directement sur la **F₂** en croisant les 20 plantes F₂ ayant la mise à floraison la plus rapide et la plus intense et en n'en retenant qu'une seule parmi celles-ci après leur analyse de maturité à la récolte. Cet effectif représente un risque d'échec très important qui est cependant minimisé par l'existence de corrélations génétiques entre la rapidité de mise à floraison, l'intensité de mise à floraison et la précocité de maturation des gousses, respectivement - 0,34 et 0,32 (Chap. III p 135), au niveau individuel en F₂.

En 1987, le troisième et le deuxième rétro-croisement sur les variétés 73-30 et 55-437 ont été réalisés. La comparaison des F₂ avec **Chico** indique que certains individus ont une précocité à la récolte non significativement différente de **Chico**, ce qui semble indiquer que les allèles de **Chico** recherchés sont toujours présents dans le matériel sélectionné.

Une collaboration **débutée** en 1983 avec le Botswana, dont le cycle de culture est en opposition dans le temps à celui du Sénégal, permet de réaliser les générations non sélectionnées (culture des **F₁**) en contre-saison, donc de diminuer le temps de réalisation des programmes de rétro-croisements.

Afin de tenir compte du risque de perte de ces allèles au cours des **rétro-**croisements ultérieurs, la **génération** F₂ du 2^e rétro-croisement, dont le degré d'isogénisation par rapport à la variété récurrente est déjà élevé (88 % en probabilité), est le point de départ d'une sélection généalogique. Elle a débuté en 1986 pour le rétro-croisement portant sur la variété 73-30. Cette option est d'autant plus intéressante que la variété **Chico** s'est révélée posséder une

Tableau n° 39.. - Programme Nord-Sénégal :
Sélection généalogique à partir des hybridations naturelles de la variété Chico.

Comportements des meilleures lignées vis-à-vis des variétés témoins.

		Cycles théoriques (jours)	%agegousses mures à 80 jours	Production I F - (kg/ha)
Variétés Témoins	73 - 33	105	48 d	2480 a
	73 - 30	95	72 c	2210 bc
	55 - 437	90	80 b	2470 a
	Chico	75	84 ab	2020 c
Meilleures lignées testées	GC 8 - 35		87 a	2420 ab
	CC 3 - 37		86 a	2490 a
		CV	7,1 %	9,6 %

Dispositif statistique : lattice 5 x 5.

très nette aptitude génétique à la combinaison vis-à-vis de la production, comme l'a montré le "programme de sélection à court terme" destiné à la région Nord, présenté ci-dessous.

2. Sélection généalogique à partir d'hybridations naturelles de la variété **Chico**.

Lors du premier rétro-croisement entre les variétés 73-30 et **Chico**, certains pieds de la variété **Chico**, qui ont été éliminés des croisements, présentaient une taille de gousses et une production supérieure à la normale. Ces caractères corrigent les principaux défauts de la variété. Les descendances se sont révélées en ségrégation indiquant que ces pieds "hors-type" étaient issus d'hybridations naturelles.

De 1984 à 1987, une sélection généalogique a été réalisée à partir de ces descendances. Elle a porté sur la précocité, la taille des gousses et la production par pied. La sélection de la précocité a été menée à partir **des** critères de sélection dont les études des composantes de la précocité, de leur hérédité et des corrélations génétiques, ont mis en évidence l'efficacité potentielle pour la sélection de lignées très précoces à l'aide de la méthode généalogique.

En 1987, les 21 meilleures lignées stabilisées ont été testées dans un dispositif statistique en lattice avec 4 variétés témoins, présentant une gamme de précocité (75 jours à 105 jours). Parmi les lignées testées, deux se sont révélées répondre aux objectifs recherchés (tableau n° 39) puisqu'elles ont une production équivalente à celle de la variété locale SS-437 et une précocité équivalente à celle de la variété **Chico**. En 1988, ces deux lignées ont **été** implantées à Louga dans le Nord du 'Sénégal en première étape d'un essai multilocal.

B. PROGRAMME DE SELECTION DESTINE A LA REGION CENTRE

I. SYNTHESE DES PRINCIPALES DONNEES

Afin de faire face au problème de périodes d'absence de **précipitation** en cours de cycle rencontrées par les cultures dans cette région, un idéotype variétal présentant un certain nombre de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse a été étudié d'un point de vue génétique. Il porte sur le développement racinaire, la transpiration, la résistance protoplasmique et les réserves glucidiques des racines.

L'étude a montré que l'arachide présente une forte variabilité génétique pour la presque totalité des paramètres de développement racinaire étudiés. Deux liaisons entre caractères vont gêner l'obtention de l'idéotype. La **première** associe l'importance du développement racinaire à celui du développement aérien. La **deuxième** relie l'importance du développement racinaire à la tardiveté **des** génotypes. Dans les 2 cas, une pression de sélection devra être exercée sur chacun des paramètres, afin d'obtenir un progrès génétique sur **chacun** d'eux opposé à l'effet des corrélations négatives. De même, l'absence de liaison entre la longueur racinaire maximale et la masse racinaire qui évalue la densité racinaire, impose d'exercer une pression de sélection sur les 2 paramètres. En revanche, la très bonne corrélation existant entre l'importance du développement racinaire aux stades jeune et adulte permet d'adopter un test précoce pour la sélection de ce **caractère**.

L'hérédité des paramètres de développement racinaires est gouvernée de façon prépondérante par les effets liés à l'aptitude générale à la combinaison (AGC). Les effets liés à l'aptitude spécifique à la combinaison (**ASC**) interviennent également, ce qui traduit l'existence d'effets génétiques de **dominance** et d'épistasie qui sont confirmés par de nets effets d'hétérosis.

La variété 57-422 se distingue des autres variétés pour ses qualités propres et en tant que géniteur. Les variétés adaptées 47-16 et 55-437 présentent également une **hérédité** favorable : la première vis-à-vis de la profondeur d'enracinement, la deuxième vis-à-vis du nombre de racines secondaires.

Les génotypes étudiés présentent une variabilité génétique importante pour la rapidité du contrôle stomatique de la transpiration en fonction du degré de déficit hydrique. Celui-ci est déterminé génétiquement par des effets liés à l'aptitude générale (AGC) et spécifique (ASC) à la combinaison. L'importance des effets génétiques non-additifs est confirmée par des effets d'hétérosis systématiquement liés à certaines variétés. Une nouvelle fois, la variété 57-422 se distingue. Sa capacité à maintenir ses stomates ouverts plus longtemps en cas de déficit hydrique, associée à son système racinaire **très développé**, **doit** lui procurer un potentiel de production élevé dans une région telle que la Zone Centre où,, en cas de sécheresse, il existe un disponible en eau en profondeur dans le sol. La variété 55-437 est le géniteur le **plus** favorable vis-à-vis du maintien de l'ouverture des stomates.

L'étude génétique a montré l'existence d'une variabilité génétique chez l'arachide pour la résistance protoplasmique aux chocs **thermiques** qui est commandée essentiellement par les effets liés à l'aptitude générale à la combinaison (AGC). Les effets liés à l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) pour ce caractère sont secondaires. La faible intervention d'effets génétiques non-additifs est confirmée par des effets d'hétérosis très limités. **Par** ailleurs, l'existence d'une hérédité **cytoplasmique** a été avancée. Cette **démonstration** a été réalisée de façon sommaire et mérite **d'être** précisée. Outre la variété **Tarapoto**, 57-422 se distingue à nouveau **comme** géniteur et pour sa valeur propre. Les résistances protoplasmiques à la température et aux chocs osmotiques constituent 2 caractères génétiques distincts qui ne

sont pas systématiquement **corrélés** au niveau des variétés. Ceci impose **lors** de la sélection de maintenir la pression de sélection sur chacun des deux caractères, afin de les faire progresser.

Aucune variabilité génétique n'a été mise en évidence pour l'importance des réserves en amidon dans les racines, ce qui nous amène à écarter ce caractère de l'idéotype destiné à la Région Centre.

Les différentes études génétiques ont permis de préciser cet idéotype.

Il comporte :

- Un système racinaire profond et dense sur toute sa longueur, capable de bien exploiter l'ensemble de la réserve utile en eau du sol, notamment profonde, en cas de périodes de sécheresse.
- Un système **foliaire** au développement moyen, afin de limiter les pentes en eau, mais compatible avec un niveau d'assimilation photosynthétique élevé, pour assurer un potentiel de production satisfaisant.
- Des stomates demeurant ouverts plus longtemps en condition de déficit hydrique, dans le but de maintenir l'activité chlorophyllienne.
- Une bonne résistance protoplasmique aux chocs osmotiques et thermiques.

L'idéotype **précité** présente une lacune importante. Elle se situe au niveau du manque de données physiologiques et génétiques sur le comportement des mécanismes liés à l'activité photosynthétique vis-à-vis de la sécheresse **chez** l'arachide. Le seul aspect pris en compte est la résistance des membranes des chloroplastes qui doit assurer leur intégrité, ainsi que ANDREW (1969) et SULLIVAN et al., (1974) l'ont démontré chez le sorgho, le mil et le maïs. Cet aspect est déterminant mais non suffisant. L'investigation d'autres composantes est à l'étude, notamment le dosage, après l'application de stress, des sucres solubles dans les tissus foliaires. Il doit rendre compte du maintien de la photosynthèse des génotypes en conditions de sécheresse.

Tableau n° 40. - Programme Centre-Sénégal :
Sélection récurrente sur test SI.

Variétés génitrices de la sélection récurrente.

Variétés	Cycles (jours)	Variétés botaniques	Origines géographiques
47 - 16	120	Virginia	Inde
59 - 127	120	Virginia	Burkina
57 - 422	105/110	Virginia	U.S.A..
73 - 33	105	Virginia	U.S.A. & Australie
55 - 437	90	Spanish	Argentine
TS - 32 - 1	90	Spanish	Burkina
TG7	90	Spanish	Inde (mutagenèse)
64G 195	90	Spanish	Afrique du Sud

IL METHODES DE SELECTION

1. Sélection récurrente

Une amélioration de fond de l'adaptation à la sécheresse du matériel génétique travaillé, basée sur la **sélection** récurrente a été adoptée comme préalable à la création **variétale** à l'aide des méthodes de sélection classiques des autogames qui présentent de sérieuses limitations (Chap. 1 p 57) (GARRITY, 1983).

1.1. Matériel génétique

Huit variétés ont été choisies : premièrement, pour leurs bons comportements aux tests physiologiques d'adaptation à la sécheresse et leur bonne production sur le terrain en conditions de sécheresse ; deuxièmement, pour la large variabilité génétique qu'elles couvrent grâce à la distance génétique qui doit exister entre elles. L'importance de cette distance est jugée à leur appartenance aux 2 principales variétés botaniques cultivées et à leurs origines géographiques éloignées. De plus, l'une d'entre elles est issue de mutagenèse ce qui augmente les chances d'accroître la variabilité génétique ponctuelle (tableau n° 40).

Parmi ces variétés se trouvent les 3 géniteurs qui se sont distingués lors de l'étude des caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : 57-422, 47- 16 et 55-437.

La population de départ de la sélection- récurrente (Po) a été obtenue par intercroisements des génotypes à l'aide d'un schéma de croisement "en pyramide" réalisé manuellement. A partir des **F₁**, les croisements ont été réalisés dans les deux sens (tableau n° 28) afin de conserver les quatre cytoplasmes des variétés tardives. Elles sont **potentiellement** supérieures aux hâtives pour

la production. Or, une nette intervention de l'hérédité cytoplasmique a été démontrée pour les paramètres de production (GARET, 1976). Cette diversité cytoplasmique dans la population travaillée devrait être favorable à l'amélioration de la **résistance** protoplasmique, si celle-ci est en partie **déterminée** par une hérédité cytoplasmique, comme semble l'indiquer l'étude qui a été menée.

1.2. Schéma de sélection

Il existe différents types de méthodes de sélection récurrente, suivant la structure génétique **des** variétés vulgarisées (lignées pures, hybrides Fl ...) qui conditionnent la nature de la valeur variétale que l'on cherche à faire progresser chez la population travaillée, et suivant **l'hérédité** des caractères **améliorés**. Dans **le cas** présent, l'arachide étant une autogame stricte, ce sont des lignées pures qui sont vulgarisées. C'est donc l'amélioration de la valeur variétale en autofécondation qui est recherchée. De plus, la prépondérance de l'aptitude générale à la combinaison, c'est-à-dire des effets d'additivité, a été précédemment **montrée** pour les caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse choisis. La littérature rapporte un même type d'hérédité chez l'arachide pour les caractères agronomiques, dont la productivité (WYNNE, et al., 1975 ; CARET, 1976 ; BAKER, 1978 ; GIBORI et al., 19713 ; LAYRISSE et al., 1980). Pour ces deux raisons, recherche d'une bonne valeur variétale en, autofécondation et hérédité à effets additifs prépondérants, la sélection récurrente sur tests SI est la plus appropriée.

Le problème majeur pour la mise en place d'un programme de sélection récurrente chez l'arachide **est** la difficulté de réalisation **des** croisements manuels et le faible taux de réussite généralement obtenu par fleur pollinée. Nous avons été amenés à améliorer la technique afin qu'elle devienne opérationnelle dans le cadre d'une sélection récurrente. Les améliorations

ont porté sur deux points. Premièrement, une simplification des **manipulations** a été apportée, notamment au niveau du marquage des fleurs pollinisées et des gynophores afin de distinguer de façon certaine les gousses provenant de fécondations manuelles et celles issues d'autofécondations **naturelles**. Deuxièmement, une amélioration de la méthode d'apport du pollen sur le stigmate (quantité et protection), le maintien de l'humidité de l'air autour de la fleur fécondée à l'aide de cônes en papier filtre humidifiés et le respect strict des heures de la journée favorables à la fécondation, ont permis de porrer le taux de réussite à 79 % (nombre de gousses hybrides **récoltées**/nombre de fleurs pollinisées). Ceci place la technique d'hybridation mise au point en **tête** de celles réalisées en conditions naturelles hors phytotron, rapportées dans la littérature (VAN der STOCK, 1910 ; **BADAMI**, 1923 ; STOKES et al., 1930 ; **BOLHUIS** et al., 1954 ; **BENSON**, 1967 ; **NORDEN** et al., 1971 ; NIGAM et al., 1980).

Deux problèmes majeurs se posent pour la mise en place d'un programme d'amélioration de l'adaptation à la sécheresse. Premièrement, il est clairement établi que nombre de caractères physiologiques adaptatifs présentent un coût physiologique (**FISHER**, 1979 ; **RICHARD**, 1982) et certainement une charge génétique vis-à-vis de la production. 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 (**QUISENBERRY**, 1983 ; **RICHARD**, 1982). En effet, les caractères physiologiques, tout ou partiellement 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 caractères de productivité s'exprimeront **à** leur niveau optimal lorsque les conditions d'alimentation hydrique seront à leur niveau optimal

pour la région, donc en l'absence de sécheresse marquée. La solution retenue consiste à effectuer la sélection des meilleurs génotypes de la population selon deux processus qui se déroulent en parallèle. Une première partie des familles F2 est testée en serre pour les caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse, après induction d'une sécheresse contrôlée. Son intensité 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 familles F2 est sélectionnée pour la production, -la précocité, la résistance aux pathogènes et les qualités technologiques, à partir d'un essai comparatif sur le terrain. Une irrigation d'appoint est éventuellement apportée pour éviter les stress sévères. Le niveau optimal pour la région Centre a été fixé à des stress n'excédant pas 2 jours consécutifs de déficit hydrique de la culture estimé au degré de flétrissement du feuillage. Les meilleurs individus des meilleures familles issus des tests physiologiques sont intercroisés avec les descendances des individus des meilleures familles issus de l'essai agronomique, afin d'associer leurs qualités respectives dans les mêmes génotypes. Le produit de ces croisements constitue la population améliorée dont les familles F2 sont à leur tour testées suivant les deux processus, avant de créer la population améliorée suivante. Cette méthode de sélection peut être qualifiée de "divergente-convergente". Seule la sélection récurrente peut permettre de la conduire à un rythme soutenu.

Les populations améliorées sont le point de départ de méthodes classiques de création variétale.

En 1986, les meilleurs individus des meilleures familles **S₁**, sélectionnés à partir des tests physiologiques et de productivité de la population initiale **P₀**, ont été inter-croisés afin de créer la première population améliorée **P₁**. Le nombre de familles retenues lors de chacun des deux processus est de 32,

Tableau n° 41. - Programme **Centre-Sénégal** :
Sélection récurrente sur test SI.

Comparaisons des productions du témoin et: des
populations Po et P1 entre 1985 et 1987.

Production de gousses par pied					

ce qui représente au total 64 familles **S₁** sélectionnées. Ce nombre est conforme à l'estimation de 50 familles **S₁** minimum, recommandé par LONNQUIST (1967). Le nombre initial de familles **F₂** testées pour leur comportement agronomique était de 70, pour les tests physiologiques de 93, ce qui implique des pressions de sélection de 46 % et 34 % sur les familles. Deux plantes ont été retenues par famille sélectionnée, l'une servant de mâle et l'autre de femelle. Une trentaine de plantes par famille étant testées agronomiquement et six à partir des critères physiologiques, les pressions de sélection sont portées à 3 % et 11 % des individus initiaux.

En 1987, le deuxième cycle de sélection a débuté par les tests agronomiques. 96 familles ont été étudiées suivant le même dispositif qu'en 1985 : 2 répétitions par famille **S₁**, 1 ligne de 6 m par **S₁** dans chaque répétition., écartement intermédiaire (50 x 30 cm) et 1 ligne de la variété locale (55-437) toutes les 6 lignes. La comparaison des témoins de 1985 avec ceux de 1987 indique que leur production de gousses par pied n'est pas significativement différents, ce qui permet de comparer de façon approximative les productions des populations **P₀** et **P₁** exprimées pour chaque famille en pourcentage de la moyenne des productions des 2 lignes témoins adjacentes (tableau n° 41). La comparaison des moyennes des familles **S₁ (P₀)** et des familles **S₁ (P₁)** indique que **P₁** est plus productive que **P₀** de façon hautement significative ($\alpha > 5 \%$) (tableau n° 40). La progression a été de 13 % lors du premier cycle de la sélection récurrente (**P₁** = 113 % de **P₀**).

Le net progrès génétique obtenu démontre l'efficacité de la méthode de sélection mise en place et met en évidence un point capital, à savoir le potentiel de progrès important de l'arachide lorsque la base génétique travaillée est élargie. La plupart des programmes de sélection menés sur cette espèce, comme chez beaucoup d'autres d'ailleurs, sont basés sur des croisements simples.

Leur **variabilité** génétique restreinte **entraîne** des progrès génétiques limités qui sont essentiellement **dus** à une mauvaise utilisation de la variabilité génétique disponible.

Par contre, l'importance du progrès obtenu peut faire craindre qu'il ne soit accompagné d'une dérive génétique importante, risquant de compromettre le progrès à long terme par restriction trop rapide de la **variabilité** génétique travaillée. Ce point: **fait** ressortir l'**obstacle** majeur de la sélection récurrente **chez** les espèces autogames strictes, pour lesquelles la difficulté des croisements manuels **entraîne** un nombre limité d'individus participant à la phase de brassage, donc une pression de sélection importante risquant de provoquer une dérive génétique élevée et de limiter rapidement le progrès obtenu. Aucune solution **n'est** envisageable puisque la limitation tient à la technique même de croisement **liée** à la biologie florale de l'espèce. Le seul palliatif possible consiste à veiller à apporter, au cours des cycles successifs, de la variabilité génétique nouvelle dans la population travaillée. Cet apport doit être soigneusement contrôlé afin d'éviter de compromettre le progrès obtenu. L'utilisation de populations tampons est une possibilité. Un problème intéressant est celui de **savoir** comment déterminer le "moment" et la "quantité" de variabilité génétique à "injecter". Si ceci est réalisé à partir du suivi de la restriction du progrès génétique, on peut dire que le "remède" risque d'être apporté lorsque le "mal" est déjà fait. Une méthode **originale** est envisageable qui pourrait constituer un moyen d'avertissement **plus** sensible : l'électrophorèse. A partir de 1989, nous allons mettre en place une étude par électrophorèse du matériel génétique qui devrait permettre de caractériser par rapport à la variabilité génétique de l'espèce, **celle** des 8 géniteurs initiaux, ce qui pourra donner certaines **indications** sur la nature de la variabilité génétique à introduire ultérieurement, et devrait **également** permettre de suivre l'évolution de la variabilité des populations **améliorées** successives.

En 1987, a débuté l'extraction de variétés à partir de la première population améliorée P 1. Une sélection généalogique sera menée sur les caractères agronomiques et technologiques jusqu'en F₅, dans deux localités de la région Centre du Sénégal : Bambey au nord et Niorio du Rip au Sud, en conditions naturelles strictes. En F₆, les lignées les plus prometteuses seront testées pour leur comportement vis-à-vis des différents caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse, afin de déterminer les meilleures d'entre elles. Un système d'irrigation différentielle sera employé qui permettra de combiner l'intensité de la sécheresse avec sa période d'intervention au cours du cycle de la plante. Ce système a déjà permis de caractériser les huit géniteurs initiaux (ANNEROSE, 1989).

2. Rétro-croisements

L'inconvénient majeur d'un programme d'amélioration génétique basé sur la sélection récurrente est le délai d'obtention des premières variétés (Chap. I p 59).

En attendant et afin d'obtenir rapidement un progrès génétique vulgarisable, un autre programme de sélection est mené en parallèle ayant le même objectif général mais empruntant une voie différente.

2.1. Matériel génétique

Les études génétiques et physiologiques ont permis de dégager une variété, la 57-422, qui est la seule à cumuler de bonnes expressions aux différents caractères d'adaptation aux conditions de sécheresse de la région Centre. Elle possède par contre un défaut majeur vis-à-vis de la sécheresse, celui de produire de grosses graines, ce qui entraîne trois inconvénients : Premièrement, ses besoins en eau pour germer sont importants, elle a donc une germination difficile à pression osmotique élevée qui explique les pertes à la levée souvent observées lorsque la pluie de semis est peu abondante. Deuxièmement, la quantité

importante **d'assimilats** 'par graine et leur temps d'accumulation par gousse rendent sa phase de remplissage particulièrement sensible à une période de sécheresse **qui** bloque le processus d'assimilation photosynthétique. Troisièmement, comme toutes les variétés à grosses graines, **elle** présente en cas de sécheresse durant la maturation des défauts d'assimilation du calcium au niveau de la **graine** qui provoquent un mauvais développement de l'embryon pouvant aller jusqu'à l'avortement. Ces défauts de développement entraînent une: baisse de la **qualité** germinative des graines **qui** grève la production de **l'année** suivante quelles **que** soient ses conditions pluviométriques.

2.2. Schéma de sélection

Plusieurs **études** génétiques chez l'arachide ont montré que la grosseur des graines est un caractère gouverné par un faible nombre de facteurs gtnétiques, entre 1 et 3 suivant les auteurs (**BADAMI**, 1930 ; **HAYES**, 1933 ; **SYAKUDO**, 1959 ; **MARTIN**, 1967). La taille réduite est partiellement récessive. Un programme de sélection par rétro-croisements a été entrepris avec une variété à petites graines ayant une bonne germination à pression osmotique élevée : la SS-437 (**GAUTREAU**, communication personnelle), afin de transférer à 'la variété **57-422** les **allèles** de la variété 55-437 commandant la taille des graines.

En 1988 aura lieu le premier rétro-croisement à partir de **la** génération **F₂**.

CONCLUSION BT PERSPECTIVES

Le principal apport de ces recherches est d'avoir dégagé une approche intégrée de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse des espèces Cultivées. Son application devrait permettre de palier les limitations de la démarche empirique généralement adoptée, responsable en grande partie du plafonnement des progrès génétiques actuellement observé.

Elle a été appliquée au cas de l'arachide destinée à la zone semi-aride du Sénégal et a permis de préciser : premièrement, les idéotypes de cycles, de **dormance** et de caractères physiologiques adaptatifs pour les différentes **régions** ; deuxièmement, la génétique de ces caractères et leur variabilité **génétique** disponible ; troisièmement, les méthodes de sélection adaptées à la recherche de chacun des idéotypes. Les différents **programmes** sont maintenant en place et pour l'un d'entre eux bien avancé (programme 'Nord).

Dans l'avenir, ces recherches se poursuivront dans le cadre présenté et auront 2 développements :

En premier lieu, les populations améliorées pour leur adaptation à la sécheresse serviront à différents pays cultivateurs d'arachide **soumis** à la Sécheresse : le Botswana, le Brésil et le Burkina, afin d'y être sélectionnées pour répondre aux contraintes locales. Le travail de création **variétale** a déjà débuté en 1987 au Botswana sur le même principe que celui employé au Sénégal.

En deuxième lieu, l'approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse établie sera appliquée à l'amélioration d'autres espèces de première nécessité **cultivées** dans les zones semi-arides, à **travers** la mise en **place** au CNRA de Bambey d'un Centre d'étude inter-Etats.

ANNEXES

ANNEXES

N°	Titres	Pages
1	Composantes de la précocité : comportements pluriannuels de 8 variétés.	233
2	Etude de l'hérédité de la précocité et de la dormance : Formules de calcul des différentes héritabilités employées et de leur erreur standard.	235
3	Formules de détermination du nombre de facteurs génétiques.	237
4	Formules d'estimation des coefficients de corrélation environnementale, phénotypique, génétique et de leur erreur standard.	238
5	Etude de l'hérédité de la précocité : Résultats du "Joint Scaling Test" du modèle d'additivité • dominance de MATHER et JINKS.	240
6	Etude de l'hérédité de la dormance : Résultat du "Joint Scaling Test" du modèle d'additivité - dominance de MATHER et JINKS.	241
7	Etude de l'hérédité de la précocité : Résultats du "Joint Scaling Test" du modèle d'interactions alléliques digéniques de MATHER et JINKS.	242
8	Etude de l'hérédité de la dormance : Résultat du "Joint Scaling Test" du modèle d'interaction alléliques digéniques de MATHER et JINKS.	243
9	Modèle de Gardner et Eberhart : Analyse III.	244
10	Modèle de Gardner et Eberhart : Analyse II.	246
11	Composition de l'engrais et de la solution nutritive de l'étude racinaire en aéroponie.	249
12	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres du développement aérien et racinaire en aéroponie : Comportements des parents et des F₁ .	250
13	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie : Analyses II et III du modèle de Gardner et Eberhart : Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux.	252
14	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de transpiration : Comportements des parents et des FI.	263

N°	Titres	Pages
15	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de transpiration : Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart : Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux.	264
16	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de résistance protoplasmique : Comportements des parents et des Fl.	266
17	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de résistance protoplasmique : Analyses II et III du modèle de Gardner et Eberhart : Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux.	267
18	Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de réserve en amidon dans les racines : Comportements des parents et des Fl.	269
19	Programmes Nord-Sénégal : Calculs des effectifs pour les programmes de rétro-croisements en faveur de la précocité.	270

Annexe n° 1. - Composantes de la précocité :

Comportements pluriannuels de 8 variétés.

Variétés (cycles théoriques)	Chico (75 jours)							59 - 457 (90 jours)							55 - 437 (90 jours)							73 - 30 (95 jours)						
Années	76	77	78	79	80	81	m	76	77	78	79	80	81	m	76	77	78	79	80	81	m	76	77	78	79	80	81	m
1ères fleurs (jours)	21	21	21	19	19	22	21	22	22	20	20	21	23	21	24	23	21	21	22	23	22	23	23	24	22	19	25	23
> 3 fleurs/jours (jours)	24	26	25	21	25	32	26	36	46	32	22	27	44	35	33	26	30	23	26	38	29	30	43	29	25	28	40	33
50 fleurs (jours)	30	46	32	26	35	46	36	37	49	37	30	40	50	41	36	47	38	30	35	47	39	38	47	39	33	37	47	40
50 % des fleurs (Jours)	38	56	37	28	36	26	37	45	57	38	43	55	26	44	46	58	41	43	39	27	42	46	56	46	48	51	25	45
< 3 fleurs/jour (jours)	51	76	54	59	67	70	63	65	70	44	61	70	70	63	68	79	54	61	69	73	67	67	76	59	65	71	70	68
lire Gousse Mûre (Jours)	60	67	60	60	61	67	63	67	74	67	61	68	74	69	74	81	74	68	68	81	74	74	81	74	75	68	81	76
Temps maturation par gousse (jours)	39	46	39	41	42	45	42	45	52	47	41	47	51	47	50	58	53	47	46	58	52	51	58	50	53	49	56	53
%age Max (%)	66	49	72	71	50	55	61	88	29	70	59	48	51	58	80	36	80	35	47	63	65	85	36	73	64	52	49	60
%age 90 jours (%)	66	30	68	72	50	37	54	66	28	66	57	35	20	45	55	18	57	63	33	15	40	51	18	51	58	26	19	37

Remarque : Les chiffres indiqués correspondent à la moyenne des moyennes parcel laires des 3 répétitions.

Annexe n° 1. - Composantes de la précocité :

Comportements pluriannuels de 8 variétés (suite).

Variétés (cycles théoriques)	73 - 33 (105 jours)							57 - 4 2 2 (110 jours)							Florunner (120 jours)							28 - 206 (120 jours)						
Années	76	77	78	79	80	81	$\bar{m}$	76	77	78	79	80	81	$\bar{m}$	76	77	78	79	80	81	$\bar{m}$	76	77	78	79	80	81	$\bar{m}$
1ères fleurs (jours)	27	28	24	24	23	26	25	25	22	24	22	23	25	24		25	24	23	25	25	24	29	25	26	27	26	26	27
> 3 fleurs/ jour (jours)	33	47	38	29	36	48	39	42	48	39	28	38	47	40		40	39	28	36	48	38	42	52	40	36	39	48	43
50 fleurs (jours)	43	52	44	45	47	56	48	43	51	43	36	46	53	45		49	43	35	40	54	44	46	57	45	45	49	57	50
50 % des fleurs (jours)	49	61	46	50	54	32	49	49	59	44	47	54	32	48		59	48	48	53	32	48	57	64	53	50	55	35	52
< 3 fleurs/jour (jours)	67	68	57	61	69	73	66	67	71	54	60	69	70	65		74	61	61	70	73	68	71	84	69	67	70	73	72
1ère Gousse mûre (jours)	81	88	74	75	82	81	80	81	88	81	75	82	74	80		95	81	82	75	81	83	88	95	88	82	89	88	88
Temps maturation par gousse (jours)	54	60	50	51	59	55	55	56	66	57	53	59	49	57		70	57	59	50	56	58	59	70	62	55	63	62	62
% age max (%)	62	22	70	64	39	47	51	59	16	86	72	36	47	53		13	72	58	30	43	43	44	20	64	54	22	37	40
% age 90 jours (%)	22	3	31	37	13	7	19	27	8	45	35	15	11	24		0	31	28	13	5	15	9	0	14	16	3	2	

Annexe n° 2. - Etude de l'hérédité de la précocité et de la dormance :

Formules de calcul des différentes héritabilités employées et de leur erreur standard.

- L'Héritabilité au sens large (MAHMUD et KRAMER 1951 et autres) donne la part de la **variance** phénotypique qui est due à la **variance** génotypique. Elle est calculée pour les générations F₂ et F₃.

$$H_{eFg} = \frac{\text{Variance génotypique}}{\text{Variance phénotypique}} = \frac{V_{Fg} - V_e}{V_{Fg}}$$

avec : $V_e = 1/2 (V_{P_1} + V_{P_2})$ (ECOCHARD et al., 1961) d'où : H_{eFg}

ou

$$V_e = 1/4 (V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1}) \quad (\text{MATHER et al., 1949}) \quad H_{mFg}$$

L'évaluation de la **variance** phénotypique des différentes générations est donnée par la **variance** totale intra-répétition obtenue à partir de la décomposition de la **variance** totale de chaque génération.

- L'Héritabilité au sens étroit (LUSH 1945 et autres) donne la part de la **variance** phénotypique qui est due aux effets additifs et à une partie des effets d'épistasie additifs - additifs qui sont les effets génétiques qui se conservent d'une génération à l'autre.

Elle est évaluée suivant 3 méthodes :

- SMITH (1950), WARNER (1952)
dans le cas où le caractère est déterminé par des effets génétiques simples d'additivité - dominance :

$$h^2_D = \frac{1/2 D}{V_{F_2}}$$

avec :

$$1/2 D = 2 V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2}) = 2 V_{F_3} - (V_{B_{1S}} + V_{B_{2S}})$$

$$1/4 I-I = V_{B_1} + V_{B_2} - V_{F_2} - V_E = V_{B_{1S}} + V_{B_{2S}} - 2V_{Fg} - 2V_E$$

Annexe n° 2. - Etude de l'hérédité de la précocité et de la **dormance** :

Formules de calcul des différentes héritabilités employées et de leur erreur standard (suite).

$$\begin{aligned} V_{F_2} &= \text{Var intra } F_2 \\ &\stackrel{OU}{=} 1/2 D + 1/4 H + V_E \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} V_{F_3} &= \text{Var intra } F_3 \\ &\stackrel{OU}{=} 3/4 D + 3/16 H + V_E + V_{Eb} + \frac{1}{n_h} V_{wF_3} \end{aligned}$$

- LUSH (1945), ROBINSON et al. (1949)

$$h^2_b = b_{\bar{F}_3/F_2} = \frac{\text{Cov}_{\bar{F}_3/F_2}}{V_{F_2}} \quad (\text{coefficient de régression})$$

L'erreur standard de cette estimation de l'héritabilité est obtenue par (FALCONER, 1960) :

$$S(h^2_b) = \sqrt{\frac{1}{f-2} \left[\frac{V_{BF_3}}{V_{F_2}(f)} b_{\bar{F}_3/F_2}^2 \right]}$$

- FALCONER (1960)

$$h^2_t = \frac{3/2 \cdot \frac{V_{BF_3}}{V_{BF_3} + V_{wF_3}}}{1} \quad (\text{coefficient de corrélation intraclasse})$$

L'erreur standard de cette estimation de l'héritabilité est obtenue par (FALCONER 1960) :

$$S(h^2_t) = \frac{2 \left[1 + (n_h - 1) h^2_t \right]^2 (1 - h^2_t)^2}{n_h (n_h - 1) (f - 1)}$$

• L'Héritabilité réalisée est calculée par la méthode de GUTHRIE et al. (1984).

$$h^2_R = \frac{\bar{F}_3 \text{ sup} - \bar{F}_3 \text{ inf}}{\bar{F}_2 \text{ sup} - \bar{F}_2 \text{ inf}}$$

Annexe n° 3. • Formules de détermination du nombre de facteurs génétiques.

CASTLE et WRIGHT (1934)

$$K = \frac{1}{8} \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)}{(V_{F_2} - V_{F_1})}$$

MATHER et JINKS (1949)

$$K = \frac{1}{4} \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)}{D}$$

Avec $D = 4 V_{F_2} - 2 (V_{B_1} + V_{B_2})$

Annexe n° 4. - Formules d'estimation des coefficients de corrélation environnementale, phénotypique, génétique et de leur erreur standard..

- Le coefficient de corrélation environnementale entre 2 caractères x et y est calculé à partir des coefficients de **corrélation** entre ces deux caractères chez les individus parentaux :

$$r_e = 1/2 [r_{P_1}(x, y) + r_{P_2}(x, y)]$$

$$\text{avec } r_{P_1 \text{ ou } P_2}(x, y) = \frac{\text{Cov}_{P_1 \text{ ou } P_2}(x, y)}{\sqrt{V_{P_1 \text{ ou } P_2}(x) V_{P_1 \text{ ou } P_2}(y)}}$$

- Le coefficient de corrélation phénotypique entre 2 caractères x et y est calculé chez les individus aux générations **F₂** et **F₃** :

$$r_{PFg} = \frac{\text{Cov } Fg(x, y)}{\sqrt{V_{Fg}(x) V_{Fg}(y)}}$$

- Le coefficient de corrélation génétique entre 2 caractères x et y est calculé selon 3 méthodes :

1. A partir des individus aux générations **F₂** et **F₃**

$$r_{GFg} = \frac{\text{Cov } Fg(x, y) - \text{Cov } P(x, y)}{\sqrt{[V_{Fg}(x) - V_e(x)] [V_{Fg}(y) - V_e(y)]}}$$

$$\text{avec } \text{Cov } P(x, y) = 1/2 [\text{Cov } P_1(x, y) + \text{Cov } P_2(x, y)]$$

$$V_e(x, y) = 1/2 [V_{P_1}(x, y) + V_{P_2}(x, y)] \text{ (ECOCHARD 1961).}$$

Annexe n° 4. - **Formules d'estimation des coefficients de corrélation environnementale, phénotypique, génétique et de leur erreur standard (suite).**

2. A partir des moyennes des familles à la génération F3

$$r_{GF_3} = \frac{\text{Cov}_{BF_3}(x,y)}{\sqrt{V_{BF_3}(x) V_{BF_3}(y)}}$$

L'erreur standard de cette estimation de la corrélation génétique est calculée suivant TAILLIS (1959).

3. A partir des moyennes des familles F3 et des plantes F2 dont elles sont issues (Hazel 1943).

$$r_{GF_3/F_2} = \sqrt{\frac{(r_{F_3}(x) / F_2(y))(r_{F_3}(y)/F_2(x))}{(r_{F_3}(x) / F_2(x)) (r_{F_3}(y) / F_2(y))}}$$

L'erreur standard de **cette** estimation de la corrélation génétique est calculée suivant REEVE (1955).

Annexe n° 5. - Etude de l'hérédité de la précocité :

Résultats du “Joint Scaling Test” du modèle d’additivité-dominante (MATE-IER et **JINKS**, 1949).

	Généralisations	Ajustements (= 1/ V $\bar{x}$)	Modèles			Moyennes		0 - T	0 - T ² X Ajust.
			m	[d]	[h]	Observées	Théoriques		
L - P: lcrée - floraison (jours) (log x)	P ₁	55 245,918	1	• 1	0	1,2652	1.2644	0,77597 . 10 ⁻³	0,033
	P ₂	58 316,216	1	1	0	1,2021	1,2003	1,795918 . 10 ⁻³	0,188
	P ₁	28 766,062	1	0	1	1,2566	1,2516	5.094211 . 10 ⁻³	0,747
	P ₂	69 514,828	1	0	1/2	1.2314	1.2420	10,455743 . 10 ⁻³	7,600
	B ₁	18 271,688	1	• 1/2	1/2	1,2733	1,2580	15,254230 . 10 ⁻³	4,251
	B ₂	53 344,472	1	1/2	1/2	1,2289	1,2259	2,978544 . 10 ⁻³	0,473
	• • Différence stgnlfcatve X₃ ($\alpha = 5\%$) = 12,84 < 14,53								
4 P : nombre fleurs 4 premiers jours	P ₁	2,5362	1	- 1	0	12,80	12,02	0,78	1,54
	P ₂	1,979s	1	1	0	17,08	17,57	0,49	0,48
	P ₁	1,2161	1	0	1	20,78	19,98	0,80	0,78
	P ₂	5,3789	1	0	1/2	17,2	17,39	0,19	0,19
	B ₁	1,1070	1	- 1/2	1/2	12,96	16,00	3,02	10,10
	B ₂	1.2039	1	1/2	1/2	20,76	18,78	1,99	4,74
	• • Différence stgnlfcatve X₃ ($\alpha = 5\%$) = 12,84 < 17,83								
% age GM : % age gousses mûres à 80 jours (Arc Sin $\sqrt{\%}$)	P ₁	0,858095	1	- 1	0	48,042	47,076	0,966	0,800
	P ₂	0.411181	1	1	0	77,729	76,778	0,951	0,372
	P ₁	0,731214	1	0	1	59,259	57,600	1,659	2,013
	P ₂	1,507302	1	0	1/2	58,166	59,764	1,598	3,050
	B ₁	0,351679	1	- 1/2	1/2	51,091	52,338	1,247	0,547
	B ₂	0,271305	1	1/2	1/2	68,904	67,189	1,715	0,798
	N S Différence non stgnlfcatve X₃ ($\alpha = 2,5\%$) = 9,35 > 8,38								

Annexe n° 6. - Etude de l'hérédité de la dormance :

Résultat du "Joint Scaling Test" du modèle d'additivité - dominance de MATHER et JINKS.

	Générations	Ajustements ($= 1/ \sqrt{\bar{x}}$)	Modèles			Moyenne		$ O - T $	$ O - T ^2$ x Ajust.
			m	[d]	[h]	Observées	Théoriques		
D = Semis - I (1 6g+1))	P ₁	21 083,70	1	1	0	1,8894	1,8790	0,0104	2,2804
	P ₂	13 950,89	1	- 1	0	0,9533	0,9502	0,0031	0,1341
	F ₂	10 527,42	1	0	1/2	1,4 250	1,3999	0,0251	6,6324
	F ₃	29 859,66	1	0	1/4	1,3956	1,4072	0,0116	4,0179
	B ₁ S	7 888,92	1	1/2	1/4	1,6058	1,6394	0,0336	8,9063
	B ₂ S	7 117,94	1	- 1/2	1/4	1,1871	1,1750	0,0121	1,0421
		* * Différence significative x 3 ($\alpha = 5 \%$) = 12,84 < 23,01							

Annexe n° 7. - Etude de l'hérédité de la précocité :

Résultats d'un "Joint **Scaling Test**" du modèle d'interactions alléliques digéniques de MATHER et JINKS.

	Généra- tions	Modèles					Moyennes		O - T	10-T1 ² x Ajust.
		m	[d]	[h]	[l]	[l]	Observées	Théoriques		
L - P : levée - floraison (jours) (log x)	P ₁	1	1	0	1	0	1,265227	1.266596	1,37 . 10 ⁻³	0.103691
	P ₂	1	- 1	0	1	0	1,202059	1.200700	1,35 . 10 ⁻³	0,106281
	F ₁	1	0	1	0	1	1,256647	1,256642	5,09 . 10 ⁻⁶	7,45.10 ⁻⁷
	F ₂	1	0	1/2	0	1/4	1,231499	1,231491	7,48 . 10 ⁻⁶	3,89.10 ⁻⁶
	B ₁	1	1/2	1/2	1/4	1/4	1,273256	1,264737	8,52 . 10 ⁻³	1,33
	B ₂	1	- 1/2	1/2	1/4	1/4	1,228688	1,231789	2.91 . 10 ⁻⁴	0.4497
	-	N.S. Différence non significative $\chi^2_1 (\alpha = 10 \%) = 2.71 > 1.99$								
4 P : Nombre fleurs 4 premiers jours	1 ¹	1	1	0	1	0	12,80	13.56	0,765	1,484
	"2	1	- 1	0	1	0	17,08	17.96	0,877	1,521
	F ₁	1	0	1	0	1	20,78	21.59	0,814	0,806
	F ₂	1	0	1/2	0	1/4	17,20	17.92	0,002	2,7 . 10 ⁻⁵
	B ₁	1	1/2	1/2	1/4	1/4	12,82	14,25	1,430	2,249
	B ₂	1	- 1/2	1/2	1/4	1/4	20,76	21,58	0.823	0,815
	-	* * Différence significative $\chi^2_1 (\alpha = 1 \%) = 6.63 < 6.88$								

Annexe n° 8. - Etude de l'hérédité de la dominance :

Résultat du "Joint Scaling Test" du modèle d'interactions alléliques digéniques de MATHER et JINKS.

	Géné- rations	Modèles					Moyennes		O - T	O - T ² X Ajust.
		m	[d]	[h]	[i]	[l]	Observées	Calculées		
D : Semis - levée (jours) (log (x + 1))	P ₁	1	1	0	0	0	1,889439	1,889393	4,528.10 ⁻⁵	4,32.10 ⁻⁵
	P ₂	1	- 1	0	0	0	0,953318	0,953315	0,304.10 ⁻⁵	1,28.10 ⁻⁷
	F ₂	1	0	1/2	0	1/4	1,424970	1,424976	1,738.10 ⁻⁵	3,18.10 ⁻⁶
	F ₃	1	0	1/4	0	1/16	1,395648	1,395878	23,014.10 ⁻⁵	1,58.10 ⁻³
	B _{1S}	1	1/2	1/4	1/8	1/16	1,605839	1,605258	58,067.10 ⁻⁵	2,66.10 ⁻³
	B _{2S}	1	- 1/2	1/4	- 1/8	1/16	1,187113	1,186497	61,571.10 ⁻⁵	2,70.10 ⁻³
		N.S. Différence non significative X 1 (α = 90 %) = 0,020 > 0,007								

Annexe n° 9. - Modèle de Gardner et Eberhart. Analyse III.

1. Somme des carrés des écarts des différentes composantes génétiques avec p = nombre de génotypes parentaux :

$$- \text{SCE } (g_i) = \frac{1}{p-2} \left[\sum_i (Y_{i.} + Y_{.i} - 2 Y_{ii})^2 - \frac{4}{p} Y_{..}^2 \right]$$

$$\text{ddl} = p - 1$$

$$- \text{SCE } (s_{ij}) = \sum_{i \neq j} Y_{ij}^2 - \frac{1}{p-2} \left[\sum_i (Y_{i.} + Y_{.i} - 2 Y_{ii})^2 + \frac{2}{p-1} Y_{..}^2 \right]$$

$$\text{ddl} = p \frac{(p-3)}{2}$$

2. Estimations des paramètres génétiques :

$$\hat{g}_i = \frac{1}{p-2} \left[(Y_{i.} + Y_{.i} - 2 Y_{ii}) \frac{2}{p} - Y_{..} \right]$$

$$\hat{s}_{ij} = Y_{ij} - \frac{1}{p-2} \left[(Y_{i.} + Y_{.i} - 2 Y_{ii}) + (Y_{.j} + Y_{.j} - 2 Y_{jj}) \right] + \frac{2}{(p-1)(p-2)} Y_{..}$$

3. Variance des estimations des paramètres génétiques et de leurs écarts :

$$\text{Var } \hat{g}_i = \frac{p-1}{rp(p-2)} \sigma_R^2 \quad \text{avec } \sigma_R^2 = \text{carré moyen résiduel}$$

r = nombre de répétition

$$\text{Var } (\hat{g}_i - \hat{g}_j) = \frac{2}{r(p-2)} \sigma_R^2$$

$$\text{Var } \hat{s}_i = \frac{p-3}{r(p-1)} \sigma_R^2$$

$$\text{Var } (\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{ik}) = \frac{2(p-3)}{r(p-2)} \sigma_R^2$$

$$\text{Var } (\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{lk}) = \frac{2(p-4)}{r(p-2)} \sigma_R^2$$

L'erreur standard est égale à l'écart type.

Annexe n° 10. • **Modèle de Gardner et Eberhart, Analyse II**

1. Somme des carrés des écarts des différentes composantes génétiques avec p = nombre de génotypes parentaux.

$$- \text{SCE (vi)} = \frac{1}{p+2} \left[\sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2 - \frac{4}{p} Y_{..}^2 \right]$$

$$\text{ddl} = p - 1.$$

$$- \text{SCE } (\bar{h}) = \frac{1}{p} \left[\left(\sum_i Y_{ii} \right)^2 + \frac{2}{p-1} \sum_{i \neq j} Y_{..}^2 - \frac{2}{p+1} Y_{..}^2 \right]$$

$$\text{ddl} = 1$$

$$\begin{aligned} - \text{SCE (hi)} &= \sum_i Y_{ii}^2 - \frac{1}{p} \left(\sum_i Y_{ii} \right)^2 - \frac{4}{p(p-2)} \sum_{i \neq j} Y_{..}^2 + \frac{4}{p(p+2)} Y_{..}^2 \\ &\quad - \frac{1}{p+2} \sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2 + \frac{1}{p-2i} \sum (Y_{i.} + Y_{.i} - 2 Y_{ii})^2 \end{aligned}$$

$$\text{ddl} = p - 1$$

- SCE (sij) : voir Gardner et Eberhart. Analyse III.

$$- \text{SCE (hij)} = \sum_i \sum_j Y_{ij}^2 - \frac{1}{p+2} \sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2 + \frac{2}{(p+1)(p+2)} Y_{..}^2$$

$$\text{ddl} = \frac{p(p-1)}{2}$$

Remarques : SCE (vi) = SCE (g_i) de Griffiny Modèle I méthode 2

SCE (s_{ij}) = SCE (s_{ij}) de Griffiny Modèle I méthode 4

SCE ($\bar{h}$) = SCE (parents X F_1) de Gardner et Eberhart - Analyse III.

Annexe n° 10. - Modèle de Gardner et Eberhart. Analyse II (suite),

2. Estimation des paramètres génétiques :

$$\hat{v}_i^A = Y_{ii} - \frac{\sum_i Y_{ii}}{p}$$

$$\hat{h}^2 = \frac{2}{p(p-1)} \sum_{i \neq j} Y_{ij} - \frac{\sum_i Y_{ii}}{p}$$

$$\hat{h}_i = \frac{p-1}{p-2} \left[\frac{\sum_{i \neq j} \hat{h}_{ij}}{p-1} - \hat{h} \right] \quad \text{ou} \quad \hat{g}_i = 1/2 \quad \hat{v}_i$$

$$= \frac{1}{p-2} \left[\sum_j \frac{2 Y_{ij} - Y_{jj}}{2} - \frac{1}{2} \sum_i Y_{ii} - \frac{1}{(p-1)h} \right]$$

$$= \frac{Y_{i.} + Y_{.i}}{2} - \frac{p+2}{2p(p-2)} Y_{ii} + \frac{p+2}{2p(p-2)} \frac{Y_{..}}{i=j} - \frac{2}{p(p-2)} Y_{..}$$

$\hat{s}_{ij}$ = Voir Gardner et Eberhart - Analyse III

$$\begin{aligned} \hat{h}_{ij} &= \hat{h} + \hat{h}_i + \hat{h}_j + \hat{s}_{ij}^A \\ &= Y_{ij} - \frac{(Y_{ii} + Y_{jj})}{2} \end{aligned}$$

Remarques : $\hat{v}_i^A = \hat{g}_i^A$ de Griffing Modèle I méthode 2.
 $\hat{s}_{ij}^A = \hat{s}_{ij}^A$ de Griffing Modèle I méthode 4.

Annexe n° 10. - Modèle de **Gardner et Eberhart**. Analyse II (suite).

3. **Variance** des estimations des paramètres génétiques et de leurs écarts :

$$\text{Var } (\hat{v}_i) = \frac{P - 1}{r P} \sigma_R^2$$

$$\text{Var } (\hat{v}_i - \hat{v}_j) = \frac{2}{r} \sigma_R^2$$

$$\text{Var } (\hat{h}) = \frac{p + 1}{rp (p - 1)} \sigma_R^2$$

$$\text{Var } (\hat{h}_i) = \frac{(p - 1) (p + 2)}{4rp (p - 2)} \sigma_R^2$$

$$\text{Var } (\hat{h}_i - \hat{h}_j) = \frac{(P + 2)}{2r (p - 2)} \sigma_R^2$$

- L'erreur standard est égale à l'écart-type.

Annexe n° 11. - Composition de l'engrais et de la solution nutritive de l'étude racinaire en aéroponie.

Composition de l'engrais		Composition de la solution nutritive	
Eléments	%	Eléments	Concentrations : en ppm
N	15	N	178
P ₂ O ₅	11	P	48
K ₂ O	15	K	125
Mg	1	Mg	10
S	9	S	90
Fe	0,05	Fe	0,5
Mn	0,05	Mn	0,5
B	0,01	B	0,1
Cu	0,02	Cu	0,2
Mb	0,0025	Mb	0,025
		Ca	40
		Zn	0,2

Annexe n° 12. Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :

Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Comportements des parents et des F₁.

	LRM 2 (cm)	LRM 3 (cm)	LRM 4 (cm)	LRH 5 (cm)	LRM 8 (cm)	NRS	MSR sup (mg)	MSR int (mg)	YSR prof (mg)	YSR (mg)
Parents	+ 0,8	+ 1,3	+ 2,0	+ 2,4	+ 3,4	+ 2	+ 1,8	+ 0,6	+ 0,4	+ 2,1
47-G	14,7 a	27,2 a	42,0 a	52,8 a b	89,0 a	23 a	20,2 b c	5,8 ab	3,4 a	29,7 b
69-101	11,3 ab	23,2 ab	36,5 ab	47,2 abc	68,5 b	22 a	13,8 c	2,8 cd	0,6 b	17,2 c
57-422	13,7 ab	28,2 a	41,7 a	53,8 a	86,5 a	25 a	32,1 a	7,6 a	4,1 a	43,7 a
73-30	11,0 b	18,5 b	28,0 b	37,3 c	55,8 b c	22 a	20,9 b c	4,0 b c	1,4 b	26,2 b c
55-437	13,0 ab	23,7 ab	33,7 ab	43,2 b c	50,2 c	24 a	25,5 ab	3,2 b c d	0,6 b	29,2 b
KH-149	12,3 ab	21,3 b	31,3 b	38,5 c	46,0 c	23 a	21,5 b c	1,1 d	0,1 b	22,8 b c
F1	+ 0,7	+ 0,9	+ 1,8	+ 2,3	+ 3,8	+ 2	+ 2,4	+ 0,8	+ 0,7	+ 3,2
47-69	14,8 a	25,0 ab	39,5 abc	49,7 abc	77,7 ab	26 ab	17,9 d	5,4 abcde	1,2 abc	25,1 de
47-57	14,0 ab	28,0 a	44,2 a	55,3 a	90,0 a	25 ab	24,7 b c d	7,0 abcd	5,1 a	37,4 abcd
47-73	7,2 c	14,3 c	25,0 d	35,0 cd	64,8 b c d	18 b	11,2	2,5 e	1,0 b c	14,7 e
47-55	15,8 a	27,0 a	42,0 ab	55,8 a	77,3 ab	27 ab	25,5 b c d	5,0 abcde	3,5 abc	35,3 b c d
47-KH	16,2 a	27,8 a	46,0 a	57,3 a	82,7 ab	25 ab	24,8 b c d	4,7 abcde	2,0 abc	32,8 cd
69-57	14,2 ab	26,3 ab	39,5 abc	50,3 abc	82,2 ab	25 ab	36,3 ab	3,4 a	4,1 ab	49,8 ab
69-73	14,3 ab	25,2 ab	39,3 abc	49,3 abc	75,5 ab	22 ab	18,1 d	5,3 abcde	2,6 abc	26,0 de
69-55	13,3 ab	24,5 abc	39,5 abc	50,8 abc	73,5 ab	25 ab	24,5 cd	5,5 abcde	2,9 abc	30,7 d
69-KH	16,3 a	27,2 a	44,2 a	56,7 a	81,7 ab	25 ab	18,4 d	5,1 bcde	2,8 abc	26,2 de
57-73	14,7 a	27,2 a	41,2 ab	54,8 a	76,5 ab	26 ab	34,2 abc	7,1 ab	5,1 a	48,5 abc
57-55	14,7 a	27,8 a	40,3 abc	50,5 abc	69,0 b c	31 a	40,5 a	7,5 abc	3,2 abc	51,1 a
57-KH	14,2 ab	27,5 a	41,0 ab	51,7 ab	69,3 b c	25 ab	41,0 a	7,8 abc	3,1 abc	51,5 a
73-55	11,0 b	20,2 cd	31,7 cd	39,3 b c d	50,5 c d e	26 ab	25,0 b c d	3,9 c d e	1,3 b c	30,4 de
73-KH	11,3 b	19,2 d	28,3 d	33,7 cd	41,5 d e	23 ab	24,4 cd	1,9 e	0,6 b c	26,9 de
55-KH	14,0 ab	21,7 b c d	33,3 b c d	41,0 b c d	46,5 de	24 ab	31,4 abc	1,3 de	0,3 c	35,1 b c d

Annexe n° 12. Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :

Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Comportements des parents et des F₁ (suite).

	HRP 2 (cm)	HRP 3 (cm)	HRP 4 (cm)	HRP 5 (cm)	HRP 8 (cm)	HRP 8 + LRC (cm)	USA (g)	MSA/MSR
Parents	20,2	± 0,4	± 0,6	+ 0,7	± 1,0	± 1,8	± 0,11	± 2,2
47-16	7.1 a	10,9 a	13,1 ab	15,9 ab	23.3 a	46.7 a	1,67 b	56,3 ab
69-101	4,1 c	6.2 c	7.9 c	10,7 c	18,7 b	26.4 bc	0.137 c	61,1 a
57-422	5,5 b	10,1 a	13,9 a	17,3 a	25.8 a	46,9 a	2.20 a	SO.6 b
73-30	5,6 b	9,7 ab	12,7 ab	16,5 ab	28,0 a	29,2 b	1.37 b	53,5 ab
SS-437	5,8 b	8.1 b	10,8 b	13,7 b	24.0 a	26,6 b c	1,51 b	52,1 ab
KH • 149 /	3,6 c	4.4 d	5,2 d	6,8 d	15,7 b	21,0 c	1.22 bc	54.3 ab
F1	± 0,3	± 0,5	± 0,6	+ 0,8	± 1,3	± 2,6	± 0,16	± 2,0
47-69	6,4 ab	9.0 bcd	11,5 bcde	15,3 b c	23.8 abcde	37,5 abcde	1,29 cd	SO.0 a
47-57	6,4 ab	11,0 ab	13.7 abc	16.8 ab	27.0 ab	49.2 a	1,98 abc	53,8 a
47-73	3.9 c	6.7 de	9.4 def	12,3 c d e	21,7 c d e	23,5 f	0,81 d	54.3 a
47-55	7,5 a	11.0 ab	12.8 bc	15,8 b c	25,5 abc	33.2 bcdef	1,66 bc	SO.7 a
47-KH	6,4 ab	7,9 cde	9,1 def	11.1 cde	21.0 c d e	31.4 cdef	1.54 cd	47.0 a
69-57	6,4 ab	11.1 ab	13.8 abc	16.7 ab	24,8 abc	48,8 a	2,53 a	51.0 a
69-73	5,4 bc	9,1 b c	11,8 bcd	15,3 b c	25,7 abc	32.4 cdef	1.41 cd	54.9 a
69-55	6.2 ab	8.9 bcd	10.9 cde	13,9 bcd	24,3 abcd	32.4 cdef	1.64 bc	52.8 a
69-KH	3,8 c	5,6 e	7.0 f	9,1 e	18,1 e	25,3 ef	1.32 cd	51,5 a
57-73	7.2 a	12.4 a	16,2 a	20,0 a	29,7 a	45.3 ab	2.54 a	52,4 a
57-55	7.3 a	11.3 ab	14,2 ab	17.1 ab	28.2 ab	39.9 abc	2,52 a	SO.2 a
57-KH:	6.9 ab	10,1 abc	12,2 bcd	14,4 k d	23,2 bcde	39,0 abcd	2.43 ab	47,1 a
73-55	5,3 b c	8,8 bcd	11,6 bcd	15,1 b c	24,8 abc	26,9 def	1.46 cd	49.1 a
73-KH	4.4 c	6,7 de	8,4 ef	10.7 cd	18,5 de	21.6 f	1,27 cd	48.6 a
SS-KM	5,3 b c	6.6 de	7.6 f	9,8 e	21,3 c d e	26.4 def	1.66 bc	48.8 a

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux.

	LRM 2 (cm)			LRM 3 (cm)			LRM 4 (cm)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\mu}_c$	13,7	+ 0,7		24,32	$\pm$ 0,94		38,37	+ 2,03	
$\hat{\mu}_v$	12,7	+ 0,8		23,66	+ 1,28		35,55	$\pm$ 1,83	
$\hat{\mu}_h$	1,0	+ 0,34		0,66	$\pm$ 0,50		2,82		
$\hat{\sigma}_t$		+ 0,31	0,96		$\pm$ 0,47	1,45		+ 0,86	2,65
47	- 0,17	NS	c	- 0,20	NS	cd	1,25	NS	abc
69	1,08	*	a	1,31	*	b	2,58	$\ll$	ab
57	0,75	*	abc	3,47	*	a	3,63	*	a
73	2,54	*	d	- 4,23	$\ll$	d	6,54	ℓ	d
55	0,04	NS	bc	- 0,44	$\ll \ll$	c	1,21	$\ll \ll$	c
KH	0,83	*	ab	0,10	$\ll \ll$	bc	0,29	$\ll \ll$	bc
$\hat{\sigma}_1$		+ 0,64	0,70		+ 0,93	1,02		$\pm$ 1,71	4,33
47	2,00	*	a	3,51	*	a	6,45	$\ll$	a
69	1,34	*	c	- 0,49	$\ll \ll$	b	0,95	$\ll \ll$	b
57	1,00	NS	ab	4,51	*	a	6,12	*	a
73	1,67	*	c	5,16	*	c	7,55	*	d
55	0,33	NS	b	0,01	$\ll \ll$	b	1,78	ℓ	bc
KH	0,34	NS	bc	- 2,33	*	bc	4,22	*	cd
$\hat{\sigma}_t$		+ 0,456	0,99		$\pm$ 0,661	2,03		$\pm$ 1,21	3,73
47	1,170	*	b	- 1,955	*	b	- 1,975	$\ll \ll$	b
69	1,750	*	a	1,555	*	a	2,105	$\ll \ll$	a
57	0,250	NS	ab	1,215	$\ll \ll$	a	0,570	$\ll \ll$	ab
73	1,705	$\ll$	b	1,650	ℓ	b	2,765	*	b
55	0,125	$\ll \ll$	ab	0,445	$\ll \ll$	ab	0,320	$\ll \ll$	ab
KH	1,000	*	ab	1,265	$\ll \ll$	a	2,400	ℓ	a

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	LRM 2 (cm)			LRM 3 (cm)			LRM 4 (cm)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
ij	+ 0,55		1,71	+ 0,79		2,29	+ 1,46		4,57
ik									
lj			1,40			2,03			3,72
kl									
47-69	0,18	NS		- 0,70	NS		- 2,67	NS	
-57	- 0,32	NS		0,13	NS		0,96	NS	
-73	- 3,86	*		- 5,83	*		- 8,04	*	
-55	2,22	*		3,05	≪		3,63	≪	
-KH	1,77	≪		3,34	*		6,13	≪	
69-57	- 1,40	*		- 3,04	≪		- 5,04	*	
-73	2,06	≪		3,50	*		4,96	*	
-55	- 1,52	*		- 0,96	≪ ≪		- 0,21	≪ ≪	
-KH	0,68	≪ ≪		1,17	≪ ≪		2,96	*	
57-73	2,73	≪		3,34	*		5,75	*	
"SS	0,27	≪ ≪		0,21	≪ ≪		- 0,42	≪ ≪	
-KH	- 1,15,	≪		- 0,66	≪ ≪		- 1,25	≪ ≪	
73-55	- 0,11	≪ ≪		0,26	≪ ≪		1,09	≪ ≪	
-KH	- 0,69	≪ ≪		- 1,29	≪ ≪		- 3,75	*	
55-KH	- 0,61	≪ ≪		- 2,58	*		- 4,09	*	

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets
génétiques parentaux (suite).

	LRM 5 (cm)			LRM 8 (cm)			NR Sec		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\mu}_c$	48,8 ± 2,31			70,6 ± 3,8			25,1 ± 2		
$\hat{\mu}_v$	45,5 ± 2,43			66,0 ± 3,4			23,4 ± 2		
$\hat{h}$	3,3			4,6			1,8		
$\hat{g}_l$	+ 1,06		3,28	± 1,68		5,20	± 0,04		2,60
47	2,35	*	ab	9,90	*	a	- 0,78	NS	c
69	3,26	*	a	9,40	*	a	- 0,28	NS	abc
57	4,72	*	a	8,53	*	a	1,97	*	ab
73	- 7,90	*	d	- 11,01	*	b	- 2,40	*	c
55	- 1,57	NS	c	- 9,01	*	b	2,10	*	a
KH	- 0,85	NS	bc	- 7,81	*	b	- 0,61	NS	bc
$\hat{v}_l$	± 2,13		5,36	+ 3,36		8,49	+ 1,68		4,22
47	7,36	≤	a	23,00	*	a	0,24	NS	ab
69	1,70	≤ ≤	b	2,50	≤ ≤	b	- 1,56	NS	ab
57	8,36	≤	a	20,50	*	a	2,44	NS	a
73	- 8,14	*	d	- 10,20	*	c	- 2,52	NS	b
55	- 2,30	≤ ≤	bc	- 15,80	*	cd	0,84	NS	ab
KH	- 6,97	≤	cd	- 20,0	*	d	- 0,96	NS	ab
$\hat{h}_l$				± 2,38					
47				- 1,60	≤ ≤	bc			
69				8,15	*	a			
57				- 1,72	≤ ≤	bc			
73				- 5,91	*	c			
55				- 1,11	≤ ≤	b c			
KH				2,19	≤ ≤	ab			

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la **sècheresse** :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	LRM 5 (cm)			LRM 8 (cm)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
<i>ij</i> <i>ik</i> <i>ij</i> <i>kl</i>	$\pm 1,81$		5,66 4,62	$\pm 2,85$		8,95 7,30
47-69	- 4,70	*		- 12,22	*	
-57	- 0,50	NS		0,99	NS	
-73	- 8,20	"		- 4,64	NS	
-55	6,29	"		5,86	*	
-KH	7,09	"		9,99	*	
69-57	- 6,41	"		- 6,35	*	
-73	5,21	"		6,53	"	
-5,5	0,38	" "		2,53	" "	
-KH	5,51	"		9,49	"	
57-73	9,25	*		8,40	"	
-55	- 1,41	" "		- 1,10	" "	
-KH	- 0,95	" "		- 1,97	" "	
73-55	0,05	" "		- 0,06	" "	
-KH	- 6,33	*		- 10,26	*	
55-KH	- 5,33	*		- 7,26	*	

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	MSR sup (g)			MSR int (g)			MSR prof (g)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\mu}_c$	26.5 $\pm$ 2,4			5.7 $\pm$ 0,8			2,6 $\pm$ 0,7		
$\hat{\mu}_v$	22,3 $\pm$ 1,8			4.1 $\pm$ 0,6			1,7 $\pm$ 0,4		
$\hat{b}$	4,2			1,6			0,9		
$\hat{g}_i$	+ 1,01		3,12	+ 0,36		1,20	+ 0,31		0,96
47	• 7,11	*	c	- 0,47	NS	bc	0,05	NS	a
69	• 4,37	$\leq$	c	0,56	NS	b	0,27	NS	a
57	11,0	$\leq$	a	3,09	*	a	1,87	*	a
73	• 4,91	*	c	• 1,43	$\leq$	bc	- 0,61	NS	ab
55	3,55	$\leq$	b	- 0,56	$\leq$	bc	- 0,46	NS	ab
KH	1,84	$\leq$	b	• 1,18	*	bc	• 1,09	$\leq$	c
$\hat{v}_i$	+ 2,02		5,07	$\pm$ 0,71		1,78	$\pm$ 0,62		1,56
47	• 2,14	$\leq$	c	1,70	*	b	1,69	*	a
69	• 8,49	*	d	- 1,28	$\leq$	cd	- 1,07	$\leq$	b
57	9,75	*	a	3,51	*	a	2,38	$\leq$	a
73	• 1,44	$\leq$	bc	- 0,11	$\leq$	c	- 0,27	$\leq$	b
55	3,13	$\leq$	b	• 0,88	$\leq$	c	- 1,14	$\leq$	b
KH	• 0,82	$\leq$	bc	- 2,95	*	d	- 1,57	$\leq$	b
$\hat{b}_i$	$\pm$ 1,43		4,39	$\pm$ 0,50		1,54			
47	• 6,04	*	d	- 1,32	*	b			
69	- 0,13	$\leq$	bc	1,20	$\leq$	a			
57	6,13	*	a	1,34	*	a			
73	• 4,19	*	cd	- 1,38	*	b			
55	1,99	$\leq$	ab	- 0,12	$\leq$	ab			
KH	2,25	$\leq$	ab	0,30	$\leq$	a			

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	MSR sup (g)			MSR int (g)			MSR prof (g)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
^A sij	± 1,72		5,38	± 0,60		1,89	+ 0,53		1,65
ik									
ij			4,39			1,54			1,35
kl									
47-69	2,90	NS		- 0,43	NS		+ 1,15	*	
-57	- 5,82	«		- 1,34	*		0,53	NS	
-73	- 3,29	« «		- 1,27	*		- 1,66	*	
-55	2,52	« «		1,32	*		1,34	«	
-KH	3,59	«		1,69	*		0,34	« «	
69-57	3,10	« «		0,09	« «		- 0,64	« «	
-73	0,85	« «		0,51	« «		0,34	« «	
-55	- 1,24	« «		- 0,19	« «		0,47	« «	
-KH	- 5,63	*		0,00	« «		0,91	« «	
57-73	1,63	« «		1,78	*		1,24	*	
-55	- 0,61	« «		- 0,70	« «		- 0,87	« «	
-KH	1,60	« «		0,17	« «		- 0,26	« «	
73-55	- 0,17	« «		0,19	« «		- 0,20	« «	
-KH	0,96	« «		- 1,23	«		- 0,32	« «	
55-KH	- 0,52	« «		- 0,65	« «		- 0,73	« «	

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du **Modèle** de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	MSR (g)			HPR 2 (cm)			HPR 3 (cm)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\mu}_c$	$34,75 \pm 3,2$			$5,92 \pm 0,3$			$9,08 \pm 0,51$		
$\hat{\mu}_v$	$28,12 \pm 2,1$			$5,26 \pm 0,2$			$8,35 \pm 0,40$		
$\hat{\Delta}_b$	6,63			0,65			0,73		
$\hat{\mu}_i$	+ 1,34		4,14	+ 0,14		0,42	+ 0,22		0,67
47	- 7,14	*	d	0,24	N S	b	0,04	N S	bc
69	- 4,00	*	cd	- 0,36	*	c	- 0,43	N S	c
57	14,13	*	a	1,17	*	a	2,62	*	a
73	- 6,04	*	d	- 0,86	*	d	- 0,40	N S	c
55	2,21	N S	b	0,50	*	b	0,31	N S	b
KH	- 0,35	N S	bc	- 0,70	*	cd	- 2,15	*	d
$\hat{\mu}_l$	+ 2,68		6,73	+ 0,27		0,68	+ 0,43		1,08
47	1,55	N S	b	1,79	*	a	2,52	*	a
69	-10,89	«	c	- 1,19	*	c	- 2,18	*	d
57	15,56	«	a	0,23	N S	b	1,77	*	ab
73	- 1,90	«	b	0,36	N S	b	1,37	*	bc
55	1,05	«	b	0,51	N S	b	0,48	N S	c
KH	- 5,37	«	bc	- 1,69	*	c	- 3,95	*	e
$\hat{\Delta}_l$	$\pm 1,90$		5,83	+ 0,19		0,589	$\pm 0,307$		0,944
47	- 7,92	«	c	- 0,66	*	c	- 1,22	«	d
69	1,45	«	b	0,24	N S	b	0,66	«	b
57	8,35	«	a	1,06	*	a	1,74	*	a
73	- 5,89	*	c	- 1,04	*	c	- 1,09	«	cd
55	1,69	«	b	0,25	N S	b	0,07	«	b
KH	2,34	«	b	0,15	N S	b	- 0,18	«	bc

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

MSR (g)				HPR 2 (cm)			HPR 3 (cm)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{a}_{ij}$	$\pm 2,28$		7,14	$\pm 0,23$		0,72	$\pm 0,37$		1,16
ik									
ij			5,83			0,59			0,94
kl									
47-69	1,47	NS		0,59	*		0,31	NS	
-57	- 6,34	*		- 0,90	*		- 0,79	*	
-73	- 6,10	*		- 1,43	*		- 1,99	"	
-55	5,46	*		0,83	*		1,60	*	
-KH	5,49	*		0,93	*		0,87	*	
69-57	2,90	NS		- 0,30	" "		- 0,17	" "	
-73	2,10	NS		0,68	"		0,88	*	
-55	- 2,23	NS		0,10	" "		- 0,10	" "	
-KH	- 4,25	NS		- 1,04	*		- 0,92	"	
57-73	4,41	NS		1,00	*		1,12	*	
-55	- 1,98	NS		- 0,28	" "		- 0,68	" "	
-KH	0,99	NS		0,51	*		0,52	" "	
73-55	0,28	NS		- 0,23	" "		- 0,17	" "	
-KH	- 0,71	NS		0,00	" "		0,17	" "	
55-KH	- 1,55	NS		- 0,39	" "		- 0,64	" "	

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	HRP 4 (cm)			HRP 5 (cm)			HRP 8 (cm)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\mu}_c$	11.3 $\pm$ 0,6			14.2 $\pm$ 0,8			23,8 $\pm$ 1,0		
$\hat{\mu}_v$	10.6 $\pm$ 0,6			13,5 $\pm$ 0,7			22.9 $\pm$ 1,3		
$\hat{\sigma}^2$	0.7			0,8			0.9		
$\hat{\sigma}^2$	$\pm$ 0.28		0,87	$\pm$ 0,35		1.09	$\pm$ 0.56		1.72
47	0.07	NS	b	0,03	NS	b	0.5	NS	bc
69	0.42	NS	b	- 0,20	NS	b	- 0,62	NS	c
57	3.30	*	a	3.48	$\leq$	a	3.41	*	a
73	0,18	NS	b	0,59	$\leq \leq$	b	0.29	NS	bc
55	0.10	NS	b	0,13	$\leq \leq$	b	1,24	$\leq$	b
KH	-3,12	*	c	- 4,01	$\leq$	c	- 4,28	*	d
$\hat{\sigma}^2$	$\pm$ 0.56		1,41	$\pm$ 0,70		1.77	$\pm$ 1.24		1,21
47	2,47	*	a	2,40	$\leq$	a	2.41	*	b
69	- 2,69	$\leq$	c	- 2,77	*	c	- 4.25	$\leq$	d
57	3.34	$\leq$	a	3,83	*	a	2.91	*	b
73	2.11	$\leq$	a	3.01	*	a	5.08	*	a
55	0.17	$\leq \leq$	b	0,21	$\leq \leq$	b	1.08	$\leq \leq$	c
KH	- 5.39	*	d	- 6,70	$\leq$	d	- 7.25	*	e
$\hat{\sigma}^2$	$\pm$ 0.40		1,23	$\pm$ 0,50		1,529	$\pm$ 0.79		2,425
47	1.31	$\leq$	d	- 1.17	*	c	- 1.16	$\leq \leq$	c
69	0.93	$\leq$	ab	1,19	*	ab	1,51	$\leq \leq$	ab
57	1,63	$\leq$	a	1,57	*	a	1,96	*	a
73	- 0,88	$\leq$	cd	- 0,92	$\leq \leq$	c	- 2,25	$\leq$	c
55	0.02	$\leq \leq$	bc	0,03	$\leq \leq$	b	0,70	$\leq \leq$	a
RH	- 0,43	$\leq \leq$	c d	- 0,66	$\leq \leq$	c	- 0.66	$\leq \leq$	bc

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et 1.11 du Modèle de **Gardner** et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	HRP 4 (cm)			HRP 5 (cm)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\sigma}_{ij}$	+ 0,48		1,50	+ 0,60		1,87
lk						
lj			1,22			1,53
kl						
47-69	0,67	NS		1,21	*	
-57	- 0,92	NS		- 0,92	NS	
-73	2,02	*		- 2,58	*	
-55	1,38	*		1,45		
-KH	0,90	NS		0,85		
69-57	- 0,42	NS		- 0,76		
-73	0,67	NS		1,75		
-55	- 0,12	NS		- 0,74		
-KH	- 0,79	NS		0,68		
57-73	1,38	*		0,73		
-55	- 0,56	NS		- 0,29		
-KH	0,63	NS		- 0,88		
73-55	0,01	NS		0,17	NS	
-KH	- 0,03	NS		- 0,06	NS	
55-KH	- 0,70	NS		- 0,58	NS	

Annexe n° 13. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse : Paramètres de développement aérien et racinaire en aéroponie :

Analyses II et III du Modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	HRP + LRC (cm)			MSA (g)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\mu}_c$	34.2 $\pm$ 1,0			1.73 $\pm$ 0,16		
$\hat{\mu}_v$	32.8 $\pm$ 1.8			1.47 $\pm$ 0.11		
$\hat{\mu}_b$	1.4			0.26		
$\hat{\sigma}_1$	$\pm$ 1.14		3.54	$\pm$ 0.07		0.22
47	0.95	NS	b	• 0.35	•	d
69	1.35	NS	b	• 0.13	•	bc
57	12.84	•	a	0.83	NS	a
73	• 5.28	•	cd	• 0.30	•	cd
55	• 3.05	•	c	0.06	NS	b
K H	• 6.81	•	d	• 0.12	NS	bc
$\hat{\sigma}_1$	$\pm$ 2,22		2.49	$\pm$ 0.14		0.35
47	13.92	•	a	0.20	NS	b
69	• 6.40	•	bc	• 0.60	•	d
57	14,10	•	a	0,73	•	a
73	• 3.63	•	b	• 0.10	NS	bc
55	• 6.23	•	b	0,04	NS	bc
K H	• 11.78	•	c	• 0,25	NS	c
$\hat{\sigma}_1$	$\pm$ 1.59		4.893	$\pm$ 0.10		0,303
47	• 6.01	•	d	• 0,45	•	c
69	4,55	•	ab	1.13	•	a
57	5.79	•	a	• 0,50	•	c
73	• 3.47	•	cd	• 0.25	•	bc
55	0.07	•	bc	0.04	NS	b
A H	• 0.92	•	c	0.01	NS	b

Annexe n° 14. -- Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :

Paramètres de transpiration :

Comportements des parents et des F₁.

	CRE-PPS (%)	CRE-2h (%)	% ^{agc} R.S. (%)	Trans. sto (mg/mn/dm ²)	Trans. Cut (mg/mn/dm ²)
Parents	± 1.1	± 0,5	+ 0,83	± 1,9	+ 0.11
69-101	80.9 bc	30,7 b	77.4 ab	18.5 a	1.42 a
57-422	76.3 ab	33,1 a	74,5 b	19.7 a	1.48 a
73-30	81,9 c	29,8 b	76.3 ab	19.9 a	1.28 a
55-437	77,5 abc	32,0 ab	78.0 a	21.7 a	1.48 a
KK-149 A	75.8 a	33.0 a	75.9 ab	17.8 a	1.38 a
F₁	+ 1.5	± 0,9	+ 0,86	± 2.0	+ 0.14
69-57	74.3 a	33,7 ab	75.2 a	25.0 a	1.18 a
69-73	78,7 ab	31,5 ab	75,6 a	20.0 a	1.40 a
69-55	75.1 ab	33.8 ab	74,0 a	20.5 a	1.12 a
69-KH	81.9 b	30.1 b	76.5 a	18.4 a	1.36 a
57-73	81.9 b	29.8 b	75.8 a	16.7 a	1,18 a
57-55	77,2 ab	32.9 ab	74,6 a	21.8 a	1,38 a
57-KH	78,6 ab	31.1 ab	75.6 a	19,8 a	1.32 a
73-55	75.5 ab	33,4 ab	73,8 a	21.1 a	1.16 a
73-KH	77,9 ab	31.3 ab	75.7 a	20,2 a	1.18 a
55-KH	74.6 a	35.0 a	76.4 a	20.1 a	1.42 a

Annexe n° 15. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de transpiration :

Analyses II et III du modèle de Gardner et Eberhart :
 Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux.

	CRE-PFS (%)			CRE - 2 h (%)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\mu}_c$	77,56 + 1,51			32,26 + 0,9		
$\hat{\mu}_v$	78,48 + 1,07			31,72 + 0,5		
$\hat{h}$	- 0,92					
$\hat{g}_1$	+ 0,72		2,28	+ 0,40		1,30
69	- 0,09	NS	a	0,02	NS	b
57	0,59	NS	a	0,51	NS	b
73	1,24	NS	a	- 1,01	*	b
55	- 2,65	"	b	2,02	*	a
KH	0,9	" "	a	- 0,51	NS	b
$\hat{v}_1$	+ 1,25		3,0s	+ 0,75		1,83
69	2,46	" "	a	- 1,02	NS	b
57	- 2,12	" "	b	1,38	NS	a
73	3,40	*	a	- 1,92	*	b
55	- 0,96	" "	b	0,28	NS	ab
KH	- 2,70	"	b	1,28	NS	a
$\hat{h}_1$	+ 0,95		3,01	+ 0,57		1,80
69	- 1,32	" "	bc	0,53	NS	ab
57	1,65	" "	a b	- 1,20	*	b
73	- 0,46	" "	a b c	- 0,05	NS	b
55	- 2,17	"	c	1,88	*	a
KH	2,25	"	a	- 1,15	*	b

Annexe n° 15. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :

Paramètres de transpiration :

Analyses II et III du modèle de **Gardner** et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

	CRE - PFS (%)			CRE - 2 h (%)		
	Estimations	t	Différences critiques	Estimations	t	Différences critiques
$\hat{\sigma}_{ij}$	$\pm 0,99$	-	3,22	$+ 0,55$		1,81
lk						
lj			2,27			1,28
kl						
69-57	- 3,71	*		1,93	*	
-73	- 0,01	NS		0,24	NS	
-55	0,23	NS		- 0,50	NS	
-KH	3,51	*		- 1,66		
57-73	2,49	*		- 0,93	NS NS	
-SS	1,69	NS		- 0,86	NS NS	
-KH	- 0,45	NS		- 0,13	NS NS	
73-55	- 0,67	NS		0,14	NS NS	
KH	- 1,80	NS		0,57	NS NS	
55-KH	- 1,25	NS		1,24	*	

Y

Annexe n° 16. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :

Paramètres de résistance protoplasmique :

Comportements des parents et des Fl.

Parents	RP (%)	F ₁	RP (%)
47-16	47,3 b	47-69	49,5 abcde
69-101	47,4 b	47-57	51,2 abcde
57-422	60,4 a	47-73	47,6 cde
73-30	55,6 a b	47-55	46,1 de
55-437	47,4 b	47-KH	51,0 abcde
KH-149 A	56,8 a	47-Tara	53,7 abcde
Tarapoto	54,1 a b		
		69-57	53,8 bcde
		69-73	49,5 abcde
		69-55	43,8 e
		69-KH	53,4 abcde
		69-Tara	58,3 ab
		57-73	58,9 a
		57-55	48,0 abcde
		57-KH	57,8 a b
		57-Tara	56,7 abcd
		73-55	46,4 de
		73-KH	47,9 c-de
		73-Tara	59,5 abc
		SS-KH	52,9 abcde
		SS-Tara	53,4 abcde
		KH-Tara	51,7 abcde
			± 2,7

Annexe n° 17. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :
Paramètres de résistance protapksmique :

Analyses II et III du modèle de Gardner et Eberhart :
 Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux.

	RP (%)		
	Estimations	t	Valeurs critiques
$\hat{\mu}_c$	51.95 $\pm$ 2.10		
$\hat{\mu}_v$	52.71 $\pm$ 2.69		
$\hat{g}_l$	$\pm$ 1.04		3.15
47	- 2.52	.	cd
69	• 0.68	NS	c
ST	2.93	.	a b
73	• 0.38	NS	c
SS	• 4.27	.	d
KH	0.58	NS	bc
Tara	4.32	•	a
$\hat{v}_l$	$\pm$ 2.83		5.95
47	• 5.43	.	c
69	• 5.33	•	c
57	7.64	.	a
73	2.92	NS	a b
55	• 5.28	.	c
KH	4.09	NS	a b
Tara	1.39	NS	b

Annexe n° 17. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse :

Paramètres de résistance protoplasmique :

Analyses II et III du modèle de Gardner et Eberhart :

Estimations ponctuelles, intervalles de confiance et comparaisons des effets génétiques parentaux (suite).

		RP (%)		
		Estimations	t	Valeurs critiques
$\hat{s}_{ij}$	}	± 2.06		6,3
ik				
lj	}			5,46
kl				
47-69		0,76	NS	
-57	•	1,13	NS	
-73	•	1,50	NS	
-55		0,97	NS	
-KH		0,95	NS	
-Tara	•	0,03	NS	
69-57	-	0,40	NS	
-73	•	1,36	NS	
-55	•	3,22	NS	
-KH		1,54	NS	
-Tara		2,69	NS	
57-73		4,42	"	
-55	-	2,66	" "	
-KH		2,32	" "	
-Tara	•	2,99	" "	
73-55	•	0,93	" "	
-KH	•	4,23	"	
-Tara		3,64	" "	
SS-KH		4,59	"	
-Tara		1,37	" "	
KH-Tara	•	5,12	•	

Annexe n° 18. - Etude de l'hérédité de caractères physiologiques d'adaptation à la **sécheresse** :

Paramètres de réserve en amidon dans les racines :

Comportements des parents et des Fl.

Parents	Ami (10 ⁻⁵ mg/mg)	F ₁	Ami (10 ⁻⁵ mg/mg)
47-16	↓ 375.6 a	47-69	↓ 270,0 a
69-101	↓ 509,8 a	47-57	↓ 764.0 a
57-422	↓ 955,8 a	47-73	↓ 478,8 a
73-30	↓ 620.8 a	47-5s	↓ 456.6 a
55-437	↓ 451.0 a	47-KH	↓ 380,4 a
KH-149 A.	↓ 428.2 a	47-Tara	↓ 452.6 a
Tarapoto	↓ 373,4 a		
	- - - -	69-57	↓ 593,6 a
	↓ 142.15	69-73	↓ 360,0 a
		69-55	↓ 275.2 a
		69-KH	↓ 334.2 a
		69-Tara	↓ 751.2 a
		57-73	↓ 456,8 a
		57-55	↓ 885,2 a
		57-KH	↓ 433,8 a
		57-Tara	↓ 457.2 a
		73-55	↓ 437.4 a
		73-KH	↓ 680.8 a
		73-Tara	↓ 312.0 a
		SS-KH	↓ 528,6 a
		SS-Tara	↓ 495.6 a
		KH-Tara	↓ 666.6 a
			+ 151,8

Annexe n° 19. • **Programme Nord Sénégal :**

Calculs des effectifs pour les programmes de rétro-croisements en faveur de la précocité.

Premier Cas : Les 3 allèles de **Chico** sont **semi-récessifs à semi-dominants**.

1. Génotypes des individus les plus précoces en F₂ et leur probabilité ;

- Les triples-homozygotes pour les allèles de **Chico**

$$\text{proba} = (1/4)^3$$

2. Nombre minimum d'individus à tester en F₂ pour avoir au maximum 1 chance sur 100 de ne pas avoir au moins 1 individu du génotype recherché :

- Probabilité d'échouer = $1 - (1/4)^3^n = 1/100$
- d'où : $n = 290$

3. Nombre minimum d'individus à rétro-croiser par descendance F₃ pour avoir les 3 allèles recherchés dans la descendance.

- Le génotype F₂ le plus précoce étant homozygote ;
1 individu.

4. Nombre de plantes F₁ à cultiver par rétro-croisement pour avoir au moins 290 plantes F₂ :

- Le génotype F₂ le plus précoce étant homozygote ;
5 individus.

Annexe n° 19. - Programme Nord Sénégal :

Calculs des effectifs pour les programmes de rétro-croisements en faveur de la précocité (suite).

Deuxième Cas: 2 allèles de **Chico** sont **semi-récessifs** à récessifs et le 3e est dominant.

1. Génotypes des individus les plus précoces F_2 et leur probabilité :

- Les triples-homozygotes pour les allèles de **Chico**

$$\text{Proba} = (1/4)^3$$

- Les doubles-homozygotes pour les 2 allèles récessifs de **Chico** et hétérozygote pour l'allèle dominant

$$\text{Proba} = (1/4)^2 \times 1/2$$

2. **Nombre** minimum d'individus à tester en F_2 pour avoir au maximum 1 chance sur 100 de ne pas avoir au moins 1 individu des génotypes recherchés :

$$\text{Probabilité d'échouer} = 1 - (1/4)^3 + (1/4)^2 \times 1/2 = 1/10$$

$$\text{D'où : } n = 95$$

3. Nombre minimum **d'individus** F_3 à rétro-croiser par descendance F_3 pour avoir au maximum 1 chance sur 100 de ne pas avoir au moins 1 individu croisé comportant les 3 allèles recherchés :

- Probabilité du génotype triple-homozygote dans la descendance F_3 des individus F_2 les plus précoces : $1/4$.

»,

Annexe n° 19. - **Programme Nord Sénégal :**

Calculs des effectifs pour les programmes de rétro-croisements en faveur de la précocité (suite).

- Probabilité du génotype double-homosygote pour les 2 allèles récessifs et hétérozygote pour l'allèle dominant dans la descendance F₂ des individus F₂ les plus précoces : $1/2$.
 - D'où : probabilité d'échouer = $1 - (1/4 + 1/2)$ soit $1/100$
 - D'où : $n = 4$.
4. Nombre de plantes F₁ à cultiver par rétro-croisement pour avoir au maximum 1 chance sur 100 de ne pas avoir au moins 1 individu F₁ comportant les 3 allèles recherchés :
- Si la plante F₃ retenue, qui a été rétro-croisée, est triple-homozygote :
1 individu.
 - Si la plante F₃ retenue, qui a été rétro-croisée, est double-homozygote pour les allèles récessifs recherchés et hétérozygote pour l'allèle dominant recherché :
 - , Probabilité d'un individu F₁ comportant les 3 allèles recherchés = $1/2$
 - , Probabilité d'échouer = $(1 - 1/2)^n$ soit $1/100$
 - , D'où : $n = 7$ individus.

Annexe n° 19. - **Programme Nord Sénégal :**

Calculs des effectifs pour les programmes de rétro-croisements en faveur de la précocité (suite).

Les 2 génotypes des plantes **F₃** ci-dessus ne pouvant être distingués, le nombre de 7 individus **F₁** est considéré.

290 plantes **F₂** devant être testées, 35 individus **F₁** sont cultivés pour retenir les 5 plus précoces à la **récolte**.

Remarque : Le 3e cas où 1 allèle de **Chico** est récessif et les 2 autres dominants, n'est pas pris en compte, car dans l'hypothèse retenue où les 3 gènes ont des actions équivalentes, il ne permet pas d'obtenir le degré de **dominance** observé en faveur de la tardivité.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADJAHOSSOU D.F., 1983 - Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le palmier à huile (Elaeis guineensis Jacq.).
Thèse de Doctorat d'état, Université Paris VII.
- AHMADI N., 1982 - Variabilité génétique et hérédité de deux mécanismes d'adaptation à la sécheresse (Oriza sativa L.).
Thèse Doctorat, Université Orsay, 89 p.
- 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., 38-2, p. 110-122.
- ALLE:N L.H., BOOTE K.J., HAMMOND L.C., 1976 - Peanut stomatal diffusion resistance affected by soil water and solar radiation.
Proc. Soil and Crop Sci. Soc. Fla., 35, p. 42-46.
- AN H.N., 1978 - Light intensity effects on metabolism, growth and yield components of peanuts.
Diss. Abstr. Int., 39, 3083-B.
- ANNEROSE D., 1986 - Etudes physiologiques sur la résistance à la sécheresse de l'arachide au Sénégal. Résultats acquis, travaux actuels et perspectives.
ISRA, CNRA, Bambey, 1986.
- ANNEROSE D.J., 1989 - Recherches sur les mécanismes physiologiques et les caractères d'adaptation à la sécheresse : le cas de l'arachide (Arachis hypogaea L.).
Thèse de Doctorat, University Paris VII, (à paraître).

- ARMENTO SOTO J., CHANG T.T., LORESTO G.C., O'TOOLE J.C., 1983 - Genetic analysis of root characters in rice (Oriza sativa L.).
Soc. Adv. Breed. Res. Asia Oceania J., 15, p. 103-116.
- ATSMON D., 1973 - Breeding for drought resistance in field crops.
In : Agricultural genetics-selected topics, R. Moav, ed., Nat. Counc. Res. Dev., Jerusalem, p. 157-1'76.
- AYCOCK M.K., Mc KEE, 1985 - Genetic variability, heterosis and combining ability estimates for root weights of Maryland tobacco.
Crop Sci., 25, p. 143-147.
- BADAMI V.K., 1923 - Hybridization work on groundnut.
In : Agric. Dept. Report for 1922-1923, Mysore, India, p. 29-30.
- BADAMI V.K., 1928 - Arachis hypogaea (the Groundnut).
Ph. D. Thesis, Cambridge (Eng.), Univ. library Inheritance studies, p. 297-374..
- BAKER R.J., 1978 - Issues in diallel analysis.
Crop Sci., 18, p. 533-536.
- BANKS D.J., 1986 - Origin and characteristics of a primitive peanut (Arachis hypogaea L. var. hirsuta Kohler).
American J. of Bot., 73 , p. 7.50.
- BARSTEVA A.A., KHOZHUSHKO N.N., 1984 - (Drought resistance of some flax varieties.).
Selektsiya i Semenovodstvo, USSR, 10, p. 11-12.
- BAYER, 1981 - Sencor.
Information technique, Bayer, ed., 20 p.
- BENSON J.A., 1967 - A greenhouse crossing bench for peanuts.
Agron. J., 59 ; p. 383-384.
- BHADURI P.N., GHOSH M., 1965 - Excised embryo culturing in the study of inheritance of root types in rice.
Bot. Mag., 78, p. 347-352.

- BHAGSARI A.S., BROWN R.H., SCHEPERS J.S., 1976 - Effect of moisture stress on photosynthesis and some related physiological characteristics in peanuts.
Crop Sci., 16, p. 712-715.
- BHAN S., 1973 - Suitable plant type of groundnut (Arachis hypogaea L.) for arid zone 2. Root development studies.
Oilseeds J., 14 (4), p. 17-22.
- BILLAZ R., 1962 - Comparaison de quatre variétés d'arachide pour leur résistance à la sécheresse.
Oléagineux, 17, p. 35-39.
- BILLAZ R., OCHS R., 1961 - Stades de sensibilité de l'arachide à la sécheresse.
Oléagineux, 16, p. 605-611.
- BLAHA L., CHLOUPEK O., BLAHOVA M., 1986 - (The evaluation of the root system in the breeding and classification of wheat.).
Genetika a Slechteni, 22 (1), p. 77-80.
- BLUM, 1974 - Genotypic responses in sorghum to drought stress I, Response to soil moisture stress.
Crop Sci., 14, p. 361-364.
- 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, p. 273-283.
- BLUM A., ARKIN G.F., JORDAN W.R., 1977 - Sorghum root morphogenesis and growth.
Crop Sci., 17, p. 149-157.
- BLUM A., EBERCON A., 1981 - Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat.
Crop Sci., 21, p. 43-47.

- BLUM A., SCHERIZ K.F., TOLER R., WELCH R.I., ROSENOW D.T., JOHNSON D.T., CLARK L.E., 1978 - Selection for drought: avoidance in sorghum using infrared photography.
Agron. J., 70, p. 474-477.
- BOCKELEEE-MORVAN A., 1986 - L'arachide : ses perspectives.
Agritrop., 10, p. 83-90.
- BOLHUIS G.C., 1954 - Hybridation artificielle de l'arachide.
Oléagineux, 9, p. 417-419.
- BOOTE K.J., HAMMOND L.C., 1981. - Effect of drought on vegetative and reproductive development of peanut.
Proc. A.P.R.E.S., 13, p. 86, Abstr.
- BOOTE K.J., STANSELL J.R., SCHUBERT M.A., STONE J.F., 1982 - Irrigation, water use and water relations.
In: Peanut Science and Technology. H.E. Pattee, C.T. Young, eds., APRES.
- BORLAUG N. E., 1968 -- Wheat breeding and its impact on world food supply.
In: Actes third int. Wheat Genet. Symp., Australian Acad., Sci., Canberra, p. 1-36.
- BOUSLAMA M., SCHAPAUGH W.T., 1984 - Stress tolerance in soybean. I. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance.
Crop Sci., 24, p. 933-937.
- CARRIGAN L., FREY K.J., 1980 - Root volumes of *Avena* species.
Crop Sci., 20, p. 407-408.
- CASTLE WIE., 1921 - An improved method of estimating the number of factors concerned in cases of blending inheritance.
Science, N.S., 154, p. 233.
- CHEVALIER, 1934, 1935 - Monographie sur l'arachide.
Rev. Bot. Applic. Trop., 13, p. 689-789.

- CHOPART J.-L., 1980 - Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal.
Thèse de Doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse,
160 p..
- CIRAD-ISRA, 1985 - La sécheresse en zone intertropicale. Pour une lutte intégrée.
In : Actes Colloque "Résistance à la sécheresse en milieu intertropical", Sept. 1984, 591 p..
- CLARKE J.M., Mc CAIG T.N., 1982 - Excised leaf water retention capability as an indicator of drought resistance of Triticum genotypes.
Can. J. Plant Sci., 62, p. 571-578.
- CLAWSON K.L., SPECHT J.E., BLAD B.L., GARAY A.F., 1986 - Water use efficiency in soybean pubescence density isolines. A calculation procedure for estimating daily values.
Agron. J., p. 483-487.
- COLEMAN W.K., 1986 - Water relations of the potato (Solanum tuberosum L.) cultivars Raritan and Shepody.
Amer. Potato J., p. 263-276.
- COWAN I.R., FARQUHAR G.O., 1977 - Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment.
In : Actes Symp. Soc. Exp. Biol., 31, p. 471-505.
- COX F.R., SULLIVAN G.A., MARTIN C.K., 1976 - The effect of calcium and irrigation treatment on peanut yield, grade and seed quality.
Peanut Sci., 3, p. 81-85.
- DANCETTE C., 1978 - Etude comparée de la dynamique de l'eau en sol sableux nu et cultivé.
In : Isotopes and radiation in research on soil-plant relationships, AIEA, ed., p. 213,

- DANCETTE C., 1985 - Contrariétés pédoclimatiques et adaptation de l'agriculture à la **sécheresse** en zone intertropicale.
In : Actes Colloque "Résistance à la sécheresse en milieu **inter-tropical**", Sept. 1984, Dakar, p. 27-42.
- 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, p. 2-4.
- DEMARLY Y., 1977 - Génétique et amélioration des plantes.
Ed., Masson, Paris, 287 p..
- DERERA N.F., MARSHALL D.R., BALAAM L.N., 1969 - Genetic variability in root development in relation to drought tolerance in spring wheats.
Expl. Agric., 5, p. 327-337.
- DOUSSINAULT G., TROTTET M., 1981 - Application de la sélection récurrente aux espèces autogames ou allogames **non** strictes. Allogamisation des autogames.
Le sélectionneur français, 29, p. 25-33.
- DREXLER J.S., WILLIAMS E.J., 1979 - A non destructive method of peanut pod maturity classification.
Proc. Amer. Peanut Res. and Educ. Soc. 11, 57, Abstr.
- ECOCHARD R., HUET J., 1961 - Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame : le blé. 1. Application **expérimentale**.
Ann. Amélior. Plantes, 11 (1), p. 25-59.
- EKANAYAKE I.J., O'TOOLE J.C., GARRITY D.P., MASAJO T.M., 1985 - Inheritance of root characters and their relations to drought **resistance** in **rice**.
Crop Sci., 25, p. 927-933.
- EL-SHARKAWI H.M., SALAMA F.M., 1977 - Effects of drought and salinity on some growth-contributing parameters in wheat and barley.
Plant Soil, 46, p. 423-433.

EMERY D.A., GUPTON C.L., HEXAM R.O., 1966 - Indexing the maturation of varietal and segregating population of Virginia type peanuts. Proc. Fourth National Peanut Res. Conf., July 1966, Tifton, GA, p. 25-30.

FALCONER D.S., 1961 - Introduction to quantitative genetics. Oliver & Boyd, ed., Edinburgh & London, 365 p..

F.A.O., 1986 - Production yearbook. Food and Agric. Org. of the United Nations, ed., Rome, Italy.

FISHER D.A., 1973 - The effect of water stress at various stages of development on yield process in wheat. In : Plant response to climatic factors. Slatyer R.O., ed., UNESCO, Paris, p. 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 ; p. 1001-1020.

E'OREST F., DANCETTE C., 1982 - Situation du bilan hydrique de l'arachide en vue d'une meilleure adaptation de cette culture aux conditions tropicales. In : Actes Symposium international sur la production arachidière, le marché mondial des oléagineux, les échanges intra-africains de l'arachide et ses dérivés, Juin 1982, Bandjoul.

FREY K.J., HORNER T., 1957 - Heritability in standard units. Agron. J., 49, 2, p. 59-63.

GALLAIS A., 1977 - Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés, 1. Ann. Amél. plantes, 27, p. 281-329.

GALLAIS A., 1978a - Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés, II. Le concept de la valeur variétale et ses conséquences pour la sélection récurrente. Ann. Amél. plantes, 28, p. 269-289,

GALLAIS A., 1978b- Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés, III. La sélection récurrente réciproque.

Ann. Amél. plantes, 28, p. 637-666.

GALLAIS A., 1978c- Quelques réflexions sur les méthodes actuelles de la génétique quantitative et sur leur place en amélioration génétique des plantes.

Ann. Amélior. plantes, 28, p. 141-148.

GALLAIS A., 1981 - Amélioration des populations en vue de la création de variétés.

Le sélectionneur français, 29, p. S-23.

GARDNER C.C., EBERHART S.A., 1966 - Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related population.

Biometrics, 22, p. 435-452.

GARET B., 1976 - Hétérosis et aptitudes à la combinaison chez l'arachide (Arachis hypogaea L.).

Oléagineux, 31, p. 435-442.

GAUTREAU J., 1966 - Recherches variétales sur la résistance de l'arachide à la sécheresse, 1. Les tests de germination à pression osmotique élevée.

Oléagineux, 21, p. 441-444.

GAUTREAU J., 1969 - Mesures de la pression de succion chez l'arachide. Premiers résultats.

Oléagineux, 24, p. 339-342.

GAUTREAU J., 1970 - Etude comparative de la transpiration relative chez deux variétés d'arachide.

Oléagineux, 25, p. 23-28.

GAUTREAU J., 1977 - Niveau de potentiels foliaires intervariétaux et adaptation à la sécheresse au Sénégal.

Oléagineux, 32, p. 323-331.

- CAUTREAU J., 1985 - Les recherches sur la résistance à la sécheresse chez l'arachide menées au Sénégal.
In : Actes Colloque "Résistance à la sécheresse en milieu inter-tropical", Sept. 1984, Dakar, p. 24-27.
- GIBORI A., HILLEL J., CAHAMER A., ASHRI A., 1978 - A 9 * 9 diallel analysis in peanuts (Arachis hypogaea L.) : Flowering time, tops' weight, pod yield per plant and pod weight.
Theor. Appl. Genet., 53, p. 169-179.
- GIL'LIER P., 1969 - Effects secondaires de la sécheresse sur l'arachide.
Oléagineux, 24, p. 79-81.
- GILMAN D.F., SMITH O.D., 1977 - Internal pericarp color as a subjective maturity index for peanut breeding.
Peanut Sci., 4, p. 67-70.
- GORBET D.W., RHOADS F.M., 1975 - Response of two peanut cultivars to irrigation and kylar.
Agron. J., 67, p. 373-376.
- GREGORY P.J., 1982 - Interaction of shoot and root characteristics in the response of millet to drought.
In : Actes Symp. "Drought resistance in crops with emphasis on Rice", IRRI, ed., Los Bamos, Philippines.
- GREGORY W.C., GREGORY M.P., 1976 - Peanut.
In : Evolution of Crop Plants, N.M. Simmonds, ed., Longmans, Green, New-York, p. 151-154.
- GREGORY W.C., GREGORY M.P., KRAPOVICKAS A., SMITH B.N., YARBROUGH J.A., 1973 - Structures and genetic resources of peanut.
In : Peanuts : Culture and Uses, APRES, Stillwater, Ok.
- GREGORY W.C., KRAPOVICKAS A., GREGORY M.P., 1980 - Structures, variation, evolution and classification in **Arachis**.
In : **Advances** in legume Science, 1, R.J. Summerfield and A.H. Bunting, eds., Inter, Legu. Conference, Royal Botanic Gardens, KEW.

- GUPTON C.L., EMERY D.A., 1970 - Heritability estimates of the maturity of fruit from specific growth periods in Virginia type peanuts. Arachis hypogaea L.
Crop, Sci., 10, p. 127-129.
- 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, p. 148-179.
- HANSON W.D., 1963 - Heritability
In : Statistical genetique in plant breeding, Public. 982,
W.O. Hanson & H.F. Robinson, eds., NAS/NRC, Washington D.C..
- HASSAN M.A., 1964 - Genetic, floral biological and maturity studies in Groundnut.
M. Sc. thesis, Ranchi Agric. Coll., Ranchi Univ., Kante, Ranchi, India.
- HAVARD M., KHALFAOUI J.-L.B., 1987 - Etude et essais au champ d'une technique de traitement herbicide localisé en profondeur.
Document ISRA, Bambey, Sénégal, 26 p..
- HAYES J.D., PARODA R.S., 1974 - Parental generation in **relation** to combining ability analysis in spring barley.
Theor. Appl. Genet., 44, p. 373-377.
- HAYMAN B.I., 1954 - The theory and analysis of diallel crosses.
Genetics, 39, p. 789-809.
- HENZELL R.G., Mc CREE K.J., VAN BAVEL C.H.M., SCHERTZ K.F., 1975 - Method for screening **sorghum** genotypes for stomatal **sensitivity** to water **deficits**.
Crop Sci., 15, p. 516-518.
- HOBROOK C.C., KVIEN C.S., BRANCH W.D., 1988 - Genetic control of maturity in peanut.
In : Actes APRES meeting, July 1987, Orlando, USA, p. 15.

- HUET J., ECOCHARD R., 1961 - Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame : le blé. 2. Application expérimentale.
Ann. Amélior. Plantes, 11 (1), p. 61-98.
- HULL F.H., 1937 - Inheritance of rest period of seeds and certain other characteristics in peanut.
Fla. Agric. Exp. Sta. Techn. Bull., 314.
- HURD E.A., 1964 - Root studies of three wheat varieties and their resistance to drought and damage by soil cracking.
Can. J. Plant Sci., 44, p. 240-248.
- HURD E.A., 1968 - Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels.
Agron. J., 60, p. 201-205.
- HURD E.A., 1974 - Phenotype and drought tolerance in wheat.
Agric. Meteo., 14, p. 39-55.
- HYGEN G., 1951 - Studies in plant transpiration, 1.
Physiol. Plant., 4, p. 57-183,
- HYGEN G., 1953 - Studies in plant transpiration II.
Physiol. Plant., 4, p. 106-133.
- ICRISAT, 1983 - Progrès de la recherche.
ICRISAT., 1983.
- ILL'INA A.I., 1958 - Definition of the periods of high sensitivity of peanut plants to soil moisture.
Soviet Plant Physiol., 5, p. 253-258. Oléagineux, 14, p. 89-92.
- IRRI., 1973 - Annual Report.
In : Annual Report for 1972, Los Banos, Philippines, p. 92-94.
- IYAMA J., MURATA Y., 1961 - Studies on the photosynthesis in upland field crops. 2. Relations of some upland crops and rice plant.
Proc. Crop Sci. Soc. Jap., 29, p. 350-352.

- JACQUINOT L., FORGET M., EDAH K., 1981 - La résistance à la transpiration chez le riz pluvial (Oriza sativa L.). Etude d'un test de criblage variétal.
L'Agron. Trop., 36, p. 247-252.
- JARADAT A., KONZAK C.F., 1983 - Screening of wheat genotypes for drought tolerance. 1. Excised-leaf water retention.
Cereal Res. Commun., 11, p. 179-186.
- JOHN C.M., SESHRAI R.M., BHAVANISHANKAR R.M., 1948 - Dormancy in groundnut.
Madras Agric. Journ., XXV (8), p. 1-9.
- JONES H.G., 1977 - Transpiration in barley lines with differing stomatal frequencies.
J. Expe. Bot., 28, p. 162-168.
- JONES H.G., 1979 - Stomatal behaviour and breeding for drought resistance.
In : Stress physiology in crop plants, Musse1 and Staples, ed., Wiley Interscience, New-York.
- JORDAN W.R., MILLER F.R., 1980 - Genetic variability in sorghum root systems ; implications for drought tolerance.
In : N.C. Turner & P.J. Kramer, eds., Adaptation of plants to water and hight temperature stress, John Wyley and Sons, New-York, p. 383-399.
- JORDAN W.R., SHOUSE P.J., BLUM A., MILLER F.R., MONK R.L., 1984 - Environmental physiology of sorghum. II. Epicuticular wax load and cuticular transpiration.
Crop Sci., 24, p. 1168-1173.
- JORDAN W.R., SHOUSE P.J., SIMPSON C.E., SMITH O.D., 1983 - Genetic diversity in root systems of peanuts.
Bull. of Texas Agr. Exp. Sta., MP-1526.
- KASPAR T.C., TAYLOR H.M., SHIBLES R.M., 1984 - Taproot-elongation rates of soybean cultivars in the glasshouse and their relation to field rootfng depth.
Crop Sci., 24, p. 916-920.

KETRING D.L., 1984 - Root diversity among peanut genotypes.

Crop Sc., 24, p. 229-232.

KETRING D.L., BROWN R.H., SULLIVAN G.A., JOHNSON B.B., 1982 - Growth physiology.

In : Peanut science and technology. Pattee H.E., and Young C.T., eds., APRES., p. 411-457.

KETRING D.L., JORDAN W.R., SMITH O.D., SIMPSON C.E., 1982 - Genetic variability in root and shoot growth characteristics of peanut.

Peanut Sci., 9, p. 68-72.

KETRING D.L., MORGAN P.W., 1972 -- Physiology of oil seeds IV. Role of endogeneous ethylene and inhibitory regulators during natural induced after-ripening of dormant Virginia type peanut seeds. Plant Physiol., 50, p. 382-387.

KHALFAOUI J.-L., 1985 - Conduite de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse en fonction de ses mécanismes physiologiques.

Actes du Colloque "Résistance à la sécheresse en milieu inter-tropical" Sept., Dakar, p. 259-272. Oléagineux, 40, p. 329-334.

KHALFAOUI J.-L., ANNEROSE D., 1987 - Création variétale d'arachide adaptée aux contraintes pluviométriques des zones semi-arides.

In : Actes du symposium "Agrométéorologie de l'arachide". ICRISAT., OMN., FAO., Août 1985, Niamey, p. 127-134.

KLEPPER B., 1973 - Water relations of peanut plants.

In : Peanuts : Culture and uses, Amer. Peanut Res. and Educ. Assoc., Stillwater, O.K., p. 265-269.

KRAPOVICKAS A., 1973 - Evolution of the genus **Arachis**.

In : Agricultural Genetics, R. Moav, ed. Selected Topics, Nat. Council for Research and Development, Jerusalem.

KUZ'MIN N.A., SHUMEIKO A.F., 1985 - (The root system of spring wheat and the possibility of improving varieties by strengthening its development).

Selektsiya i Semenodstvo, USSR, E, p. 14-16.

- LARSSON S., SVENNINGSSON M., 1986 - Cuticular transpiration and epicuticular lipids of primary leaves of barley (Hordeum vulgare).
Physiol. Plant., 68, p. 13-19.
- LAYRISSE A., WYNNE J.C., ISLEIB T.G., 1980 - Combining ability for yield, protein and oil of peanut lines from South American centers of diversity.
Euphytica, 29, p. 561-570.
- LENKA D., MISKA P.K., 1973 - Response of groundnut (Arachis hypogaea L.) to irrigation.
Indian J. Agron., 18, 492-497.
- LEVITT J., 1981 - Response of plants to environmental stresses.
Academic Press, New-York, London, 697 p..
- LIN H., CHEN C.C., LIN C.Y., 1963 - Study of drought resistance in the Virginia and Spanish types of peanut.
J. Agric. Assoc. China, 43, p. 40-51.
- LIN H., LIN C.Y., 1971 - Studies of the effect of selection for yield of pod at different planting densities in F5 Bulk population of peanut.
J. Agric. Assoc. China, 47, p. 27-35.
- LONNQUIST J.H., 1967 - Intra-population improvement.
CIMMYT Docum. Maize, 5, 5 p..
- LORESTO G.C., ZHANG W., CHAUDHARY D., CHANG T.T., 1983 - Aeroponic technique for screening the drought avoidance mechanism of rice genotypes by the root characters.
Garcia de Orta Ser. Est. Agron., Lisboa, 105 (1-2), p. 77-82.
- LUSIK J.L., 1945 - Animal breeding plans.
Iowa State College Press, ed., 3, 443 p..

- MAERTENS C., BLANCHET R., 1981 - Influence des caractères hydriques du milieu racinaire et aérien sur le potentiel de l'eau dans les feuilles de quelques types variétaux de soja et confrontation à leur comportement agronomique.
Agronomie, 1 (3), p. 199-206.
- MAHMUD I., KRAMER H.H., 1951 - Segregation for yield and maturity following a soybean cross.
Agron. J., 43, p. 605-609.
- MANGA V.K., SAXENA M.B.L., 1986 - Combining ability and heterosis for root and related traits in pearl millet.
Indian J. Agri. Sci., 56 (3), p. 164-167.
- MARTIN C.K., COX F.R., 1977 - Effect of water stress at different stages of growth on peanut yields.
Proc. APRES., 9, p. 91, Abstr.
- MARTINEAU J.R., WILLIAMS J.H., SPECHT J.C., 1979 - Temperature tolerance in soybeans. II. Evaluation of segregating populations for membrane thermostability.
Crop Sci., 19, p. 79-81.
- MARTINIELLO P., 1985 - Response of maize genotypes to drought tolerance tests.
Maydica, 30, p. 361-370.
- MATHER K., JINKS J.L., 1982 - Biometrical genetics.
Chapman & Hall Ltd, London, 396 p..
- MATLOCK R.S., GARTON J.E., STONE J.F., 1961 - Peanut irrigation studies in Oklaoma, 1956-1959.
Oklaoma A.E.S. Bull., B-580.
- MAUBOUSSIN J., 1966 - Rapport annuel 1965.
ISRA, CNRA, Bambey, 1966.
- MAVOUNGOU Z.C., BEUNARD P., TRUONG B., 1982 - Test de résistance à la transpiration de quatre variétés de soja en culture aéroponique.
L'Agron. Trop., 37, p. 288-294.

- MAXIMOV N.A., 1931 - The physiological significance of the xeromorph'ic structure of plants.
J. Ecol., 19, p. 273-282.
- Mc KEY J., 1974 - The wheat root.
In : Actes Fourth int. wheat genetic Symp., Missouri Agrf. Exp. Stn. Columbia, p. 827-842.
- MORIZE:T J., CRUZAT P., CHATENOD J., PICOT P., LECLERCQ P., 1984 -
Essai d'amélioration de la résistance à la sécheresse du tournesol (*Helianthus annuus*) par croisement inter-spécifique avec une espèce sauvage (*Helianthus argophyllus*). Réflexions sur les méthodes utilisées et les premiers résultats obtenus.
Agronomie, 4 (6), p. 577-585.
- MULEBA N., 1980 - Physiological determinants of grain yield of **maize** (*Zea mays* L.) varieties in different environments.
Ph. D. Thesis, Kansas State University.
- NAKHAEVA V.I., 1985 - (Genetics of root system characters of spring bread wheat.).
Nauchno-technichesskii byulleten' SO Vaskhnil, 8, p. 3-4.
- NARASIMHAM R.L., SUBBA RAO I.V., SINGA RAO M., 1977 - Effect of moisture stress on **response** of groundnut to phosphate fertilization.
Indian J. Agric. Sci., 47, p. 573-576.
- NASS H.G., STERLING J.D.E., 1981 - Comparison of tests characterizing varieties of barley and wheat for moisture stress **resistance**.
Can. J. Sci., 61, p. 283-292.
- NASS H.G., ZUBER M.S., 1971 - Correlation of **corn** roots early in development to mature root development.
Crop Sci., 11, p. 655-658.
- NIGAM S.N., DWIVEDI S.L., GIBBONS R.W., 1980 - Groundnut breeding at ICRISAT.
In : Proceeding of the Int. Workshop on Groundnut, Oct. 1980, Patanchens, p. 62-70.

- NORDEN A.J., RODRIGUEZ V.A., 1971 - Artificial hybridation of peanuts.
Oléagineux, 26, p. 159-162.
- NOUR A.E.M., WEIBEL D.E., 1978 - Evaluation of root characteristics in grain sorghum.
Agron. J., 70, p. 217-218.
- O'TOOLE J.C., CRUZ R.T., SEIBER J.N., 1979 - Epicuticular wax and cuticular resistance in rice.
Physiol. Plant., 47, p. 239-244.
- OCHS R., 1963 - Recherches de pédologie et de physiologie pour l'étude du problème de l'eau dans la culture du palmier à huile.
Oléagineux, 18, p. 231-238.
- OCHS R., WORMER T.M., 1959 - Influence de l'alimentation en eau sur la croissance de l'arachide.
Oléagineux, 14, p. 281-291.
- ONO Y., NAKAYAMA K., KUBOTA M., 1974 - Effect of soil temperature and soil moisture in podding zone on pod development of peanut plants.
Proc. Crop Sci. Soc. Jap., 43, p. 247-251.
- PALLAS J.E., STANSELL J.R., KOSKE T.J., 1979 - Effects of drought on Florunner peanut.
Agron. J., 71, p. 853-858.
- PARAO F.T., PANINGBATAN E., YOSHIDA S., 1976 - Drought resistance of rice varieties in relation to their root growth.
Phil. J. crop Sci., 1, p. 50-55.
- PARKER R.C., WYNNE J.C., EMERY D.A., 1970 - Combining ability estimates in Arachis hypogaea L. I - Seedling responses in controlled environment.
Crop Sci., 10, p. 429-432.

- PATEL J.S., JOHN C.M., SESHADI C.R., 1936 - The inheritance of characters in the groundnut Arachis hypogaea L.
Proc. Indian Acad., Sci., 3, p. 214-233.
- PATTEE H.E., JOHNS E.B., SINGLETON A., SANDERS T.H., 1974 - Composition changes of peanut fruit part during maturation.
Peanut Sci., 1, p. 57-62.
- PATTEE H.E., WYNNE J.C., YOUNG J.H., COX F.R., 1976 - The seed/hull weight ratio as a simple maturity index.
Peanut Sci., 4, p. 47-50.
- PEARSON J.L., HOLADAY C.E., BUTLER J.L., WILLIAMS E.J., TROEGER J.M., 1973 - Objective determination of optimum harvest maturity.
J. Amer. Peanut Res. and Educ. Assoc., 5, p. 197, Abst.
- PHAM THI A.T., 1984 - Action de la sécheresse sur les lipides polaires des feuilles de cotonnier (Gossypium hirsutum L.).
Bull. Soc. bot. FR., 131, Actual, bot., p. 89-97.
- PHAM THI A.T., BORREL-FLOOD C., JUSTIN A.-M., MAZLIAK P., VIEIRA DA SILVA J., 1983 - Action de la sécheresse sur l'incorporation du 1-14C-acetate dans les lipides de feuilles de cotonnier (Gossypium hirsutum L.).
C.R. Acad. Sci., Paris, Ser. D., 297, p. 613-616.
- PUARD M., AHMADI N., KOUASSI R.N., 1983
In : Rapport annuel du laboratoire de physiologie végétale,
Doc. IRAT-GERDAT, Montpellier.
- QUINBY J.R., 1967 - The maturity genes of sorghum.
Adv. in Agron., 19, p. 267.
- QUTSENBERRY J.E., 1983 - Breeding for drought resistance and plant water use efficiency.
In : Crop Breeding, D.R. Wood, ed..

- QUINSENBERRY J.E., JORDAN W.R., ROARK B.A., FRYREAR D.W., 1981 -
Exotic cottons as genetic sources for drought resistance.
Crop Sci., 21, p. 889-895.
- QUINSENBERRY J.E., ROARK B., Mc MICHAEL., 1982 - Use of transpiration
decline curves to identify drought-tolerant cotton germplasm.
Crop Sci., 22, p. 918-922.
- REDDI G.H.S., REDDY M.N., 1977 - Efficient use of irrigation water for
wheat and groundnut.
Mysore J. Agric. Sci., 11, p. 22-27.
- RESSLAR P.M., 1980 - A review of the nomenclature of the genus *Arachis* L.
Euphitica, 29, p. 813-817.
- RICHARDS 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, p. 303-316.
- ROARK B., QUINSENBERRY J.E., 1977 - Environmental and genetic components
of stomatal behavior in two genotypes of upland cotton.
Plant. Physiol., 59, p. 354-356.
- ROARK B., QUINSENBERRY J.E., FRIESEN J.E., 1975 - Rate of water loss
from detached leaves of cultivars of upland cotton.
In : Actes Beltwide cotton Proc. Res. Conf., Natl. Cotton
Coun., Memphis, Tenn., (Abstr.).
- ROBERTSON B.M., HALL A.E., FORSTER K.W., 1985 - A field technique for
screening for genotypic differences in root growth.
Crop Sci., 25, p. 1084-1090.
- ROBERTSON W.C., HAMMOND L.C., JOHNSON J.J., BOOTE K.J., 1980 - Effects
of plant-water stress on root distribution of corn, soybeans,
and peanuts in sandy soil.
Agron. J., 72, p. 548-550.

- RUSSEL R.S., 1977 - 'Plant root systems : their function and interaction with soil.
Mc Graw-Hill Book Co., (UK), 298 p..
- SCHERTZ K.J., 1970 - Single height-gene effects in doubles haploid Sorghum bicolor L. Moench.
Crop sci., 10, p. 531-534.
- SEETHARAMA N., SUBBA REDDY B.V., PEACOCK J.M., BIDINGER F.R., 1982 - Sorghum improvement for drought resistance.
In : Actes Symp. Drought resistance in crops with emphasis on Rice, IRRI, ed., Los Banos, Philippines.
- SINGH M. , SINGH R.K., 1984 - A comparison of different methods of half-diallel analysis.
Theor. Appl. Genet., 67, p. 323-326.
- SINGH O. , PARODA R.S., 1.984 - A comparison of different diallel analyses.
Theor. Appl. Genet., 67, p. 541-545.
- SINGH R., 1974 - Induced mutation of early maturation.
Crop Sci., 14, p. 377.
- SLATYER R.O., 1955 - Studies on the water relations of crop plants grown under rainfall in Northern Australia.
Aust. J. Agric. Res., 6, p. 365-377.
- 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,, p. 117-191.
- SNEDECOR G., COCHRAN W.G., 1967 - Statistical methods.
Ames, The Iowa State College Press, 489 p..
- SPENCER J.T., 1940 - A comparative study of seasonal root development of some inbred lines and hybrids of maize.
J. Agr. Res., 61, p. 521-548.

- SPETONKUS P.L., CUTLER J.M., O'TOOLE J.C., 1980 - Adaptation to water stress in **rice**.
In : Adaptation of plants to water and hight temperature stress, Turner & Kramer, ed., Wiley interscience, New-York, p. 401-418.
- STANSELL J.R., PALLAS J.E., 1979 - Peanut response to timing and duration of drought stress as reflected in kernel yield and quality.
Proc. APRES., 11, p. 61, Abstr.
- STANSELL J.R., SHEPHERD J.L., PALLAS J.E., BRUCE R.R., MINTON N.A., BELL D.K., MORGAN L.W., 1976 - Peanut responses to soil water variables in the Southeast.
Peanut Sci., 3, p. 44-48.
- STOKES W.E., HULL F.H., 1930 - Peanut breeding.
J. Amer. of Agron., 22, p. 1004-1019.
- SU K.C., CHEN C.C., HSU S.C., TSENG M.T., 1964 - Studies on the processing of water absorption and economized irrigation of peanuts.
J. Agric. Assoc. China, 45, p. 31-40.
- SU K.C., LU P.C., 1963 - The **effect** of time irrigation and amount of water irrigated on peanut yield.
J. Agric. Assoc. China, 41, p. 43-51.
- SULLIVAN C.Y., 1972 - Mechanisms of heat and drought resistance in sorghum and methods of measurement.
In : Sorghum in the seventies, N.G. Rao & L.R. House, eds., Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi, p. 247-264.
- SULLIVAN C.Y., BLUM A., 1970 - Drought and heat resistance of sorghum and **corn**.
In : Actes 25th Corn & Sorghum Research Conf., Am. Seed Trade Assoc., Washington D.C., p. 55-66.
- SULLIVAN C.Y., EASTIN J.D., 1974 - Plant physiological responses to water stress.
Agric. Meteorol., 14, p. 113-127.

- SULLIVAN C.Y., NARCIO N.V., EASTIN J.D., 1977 - Plant responses to high temperatures.
In : Genetic diversity in planta, A. Mohamed, R. Aksel & R.C. von Borstel, eds., Plenum Publishing Corp., New-York, p. 301-317.
- SULLIVAN C.Y., ROSS W.M., 1979 - Selecting for drought and heat resistance in grain sorghum.
In : Stress physiology in crop plants, H. Musse11 & R.C. Staple, eds. Wiley Interscience, New-York, p. 263-281.
- SURYA PRAKASHA K., VENKATESWARLU B., 1983 - Root characteristics as influenced by soil type and compaction for moisture stress conditions in rice.
Indian J. Physiol., 25 (3), p. 241-249.
- TAI P.Y.P., YOUNG C.T., 1977 - Inheritance of dry matter deposition and arginine in maturing peanuts Arachis Hypogaea L.
Peanut Sci., 4, p. 1-6.
- TAYLOR H.M., HUCK M.G., KLEPPER B., LUND T.F., 1970 - Measurement of soil-growth roots in a rhizotron.
Agron. J., 62, p. 807-809.
- TAYLOR H.M., RATLIFF L.F., 1969 - Root elongation rates of cotton and peanuts as a function of soil strength and soil water content.
Soil sci., 108, p. 113-119.
- TOWNLEY-SMITH T.F., 'HURD E.A., 1977 - Testing and selecting for drought resistance in wheat.
In : Stress physiology in crop plants, H. Musse1 & R.C. Staples, eds., Wiley-Interscience, New-York, p. 447-464.
- TRAPANI N., GENTINETTA E., 1984 - Screeningof maize genotypes using drought tolerance tests.
Maydica, 29, p. 89-100.

- TRAPANI N., MOTTO M., 1984 - Combining ability for drought tolerance tests in maize populations.
Maydica, 29, p. 325-334.
- TRUONG B., BEUNARD P., PICHOT J., 1979 - Etude de la croissance racinaire de cinq variétés de soja en culture aéroponie.
IRAT, Document interne, Août 1979, Montpellier.
- TSUNO Y., 1975 - Influence of transpiration upon the photosynthesis in several crop plant.
Proc. Crop. Sci. Jap., 44, p. 44-53.
- TURK, 1979 - Adaptation of cowpea (Vigna unguiculata L. Walp) to drought.
Ph. D. Thesis, Riverside, Univ. California, USA.
- TURNER H.N., YOUNG S.S.Y., 1969 - Quantitative genetics in sheep breeding.
Ithaca, Cornell University Press, N.Y..
- TURNER N.C., 1981 - The role of shoot characteristics in the drought resistance of crop plants.
In : Actes Symposium "Principles and methods of crop improvement for drought resistance with emphasis on rice", IRRI, Los Banos, May 1981, Philippines.
- UNDERWOOD C.V., TAYLOR H.M., HOVELAND C.S., 1971 - Soil Physical factors affecting peanut pod development.
Agron. J., 63, p. 953-954.
- UNESCO., 1984 - Climat, sécheresse et désertification.
Nature et ressources, 20, 1, p. 2-8.
- VAN DER STOK J.E., 1910 - (Onderzoekingen omtrent, Arachis hypogaea L.)
Med. van het Dept. Land., 12, p. 176-221.
- VIEIRA DA SILVA J., 1976 - Water stress, ultrastructure and enzymatic activity.
In : Water and plant life, O.L. Lange, L. Kappen & E.D. Schulz, eds., Springer-Verlag, Berlin, p. 208-224.

- VIVEKANANDAN A.S., GIJNASANA H.P.M., 1976 -- Lysimetric studies on the effect of soil moisture tension on the growth and yield of maize and groundnut.
Bestr. Trop. Landwirtschaft Veterinarmed, 14, p. 369-378.
- WYNNE J.C., EMERY D.A., RICE P.W., 1970 - Combining ability estimates in Arachis hypogaea L. II - Field performance of F1 hybrids.
Crop Sci., 10, p. 713-715.
- WYNNE J.C., RAWLING J.O., EMERY D.A., 1975 - Combining ability estimates in Arachis hypogaea L. III - Generation of intra and intersubspecific crosses.
Peanut Sci., 2, p. 50-54.
- YOSHIDA S., DE LOS REYES E., 1976 - Leaf cuticular resistance of rice varieties.
Soil Sci. Plant Nutr., 22, p. 915-98.
- YOSHIDA S., HASEGAWA S., 1981 - The rice root system : its development and function.
In : Actes Symposium "Principles and methods of crop improvement for drought resistance with emphasis on rice", IRRI, Los Banos, May 1984, 35 p..
- YOUNG C.T., MASON M.E., 1972 - Free arginine content of peanuts (Arachis hypogaea L.) as a measure of seed maturity.
J. Food Sci., 37, p. 722-725.

RESUME

Une approche intégrée de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées en zone semi-aride est proposée. Elle consiste en un diagnostic bioclimatologique, physiologique et génétique permettant la mise en place de programmes de sélection adaptés à chaque cas de sécheresse et d'espèce cultivée.

Cette approche est appliquée au cas de l'arachide (Arachis Hypogaea L.) destinée à la zone semi-aride du Sénégal. L'étude bioclimatologique permet de distinguer deux régions présentant des types de sécheresse différents. Chaque région nécessite l'amélioration de caractères adaptatifs spécifiques définis par une approche physiologique.

La région Nord-Sénégal, confrontée depuis une quinzaine d'années à une diminution de la durée de la saison des pluies, nécessite une réduction de la longueur du cycle des variétés vulgarisées. Une étude montre que la différence génétique responsable de la différence de maturité à la récolte, entre le géniteur de précocité et la variété vulgarisée, est limitée à quelques gènes. Ceci permet une création variétale par rétro-croisements.

La région Centre-Sénégal subit des périodes de sécheresse en cours de culture nécessitant la création de variétés possédant de bonnes expressions pour un certain nombre de caractères physiologiques adaptatifs. Leur étude génétique permet de préciser l'idéotype et son hérédité polygénique. L'hérédité et la dispersion génotypique des bonnes expressions conduisent à baser l'essentiel du programme d'amélioration sur une méthode de sélection récurrente adaptée aux autogames.

MOTS-CLES

Sécheresse - Zones semi-arides - Amélioration génétique - Adaptation des cultures - Arachis Hypogaea L.