

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE, DE LA SANTE ET DE
L'ENVIRONNEMENT
FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2018

N° d'ordre : 201842



THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Biotechnologies Végétales, Microbiennes et Amélioration des Plantes

Présentée par: SALL Amadou Tidiane

**Dissection génétique de la tolérance du blé dur (*Triticum turgidum* sp.
Durum) aux conditions de chaleur de la Vallée du Fleuve Sénégal**

Soutenue le 21 Décembre 2018 devant le jury composé de :

Président	M. Aliou Guissé	Professeur titulaire	UCAD-BV
Rapporteurs	M. Diaga Diouf	Professeur titulaire	UCAD-BV
	M. Abdala G. Diedhiou	Maitre de conférences	UCAD-BV
	M. Filippo Bassi	Maitre de recherches	ICARDA
Examineurs	M. Madiama Cissé	Maitre de recherches	ISRA
	M. Aboubacry Kane	Maitre de conférences	UCAD-BV
Directeurs de thèse	M. Ibrahima Ndoye	Professeur titulaire	UCAD-BV
	M. Abdelkarim Fillali-Maltouf	Professeur titulaire	UMV-Rabat

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

ECOLE DOCTORALE: Sciences de la Vie, de la Santé et de l'Environnement.

FACULTE: Sciences et Techniques

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Biotechnologies Végétales et Microbiennes et Amélioration des plantes

Nom et prénoms du Candidat : SALL Amadou Tidiane

Titre de la thèse: Dissection génétique de la tolérance du blé dur (*Triticum turgidum* sp. Durum) aux conditions de chaleur de la vallée du fleuve Sénégal

Date et lieu de soutenance : 14 Décembre 2018

Jury :	Président :	M. Aliou Guissé	Professeur titulaire	UCAD-BV	
	Membres :	M. Diaga Diouf	Professeur titulaire	UCAD-BV	
		M. Abdala G. Diedhiou	Maitre de conférences	UCAD-BV	
		M. Filippo Bassi	Maitre de recherches	ICARDA	
		M. Madiama Cissé	Maitre de recherches	ISRA	
		M. Aboubacry Kane	Maitre de conférences	UCAD-BV	
		M. Ibrahima Ndoeye	Professeur titulaire	UCAD-BV	
		M. Abdelkarim Fillali-Maltouf	Professeur titulaire	UMV-Rabat	

Résumé:

Le blé est une culture vivrière majeure en Afrique de l'Ouest, mais sa production est considérablement limitée par une chaleur intense. La vallée du fleuve Sénégal (Guinée, Mali, Mauritanie et Sénégal) est une zone de production agricole importante en Afrique subsaharienne où les rizières sont laissées en jachère pendant la saison froide à cause des températures minimales basses (16 °C) alors que les températures maximales supérieures à 30 °C sont aussi stressantes pour la culture du blé. Cette saison froide a été utilisée pour tester le comportement des génotypes de blé dur dans la vallée. L'objectif était d'identifier des variétés tolérantes à la chaleur et de détecter des régions chromosomiques responsables de cette tolérance par une étude d'association génomique. Des variétés traditionnelles et des lignées élites modernes, dont plusieurs de l'ICARDA et du CIMMYT, ont été évaluées pour la réponse au stress thermique dans deux sites de la vallée (Fanaye, Sénégal et Kaédi, Mauritanie) pendant la saison froide 2014 -2015 et 2015-2016. Le rendement grain maximal est de 6 t ha⁻¹, obtenu après seulement 90 jours entre le semis et la récolte. Les caractères phénologiques (épiaison, maturité et durée de remplissage des grains) et les composantes de rendement (poids de mille grains, densité des épis et biomasse) ont montré une grande variabilité phénotypique et un effet significatif sur la performance du rendement grain.

L'adaptabilité des variétés est testée par l'indice d'adaptation obtenu à partir du modèle AMMI. L'utilisation de l'indice de sélection combinant le potentiel de rendement et la stabilité a permis d'identifier des génotypes très performants et stables. La dissection du rendement dans ses composantes a révélé que la biomasse et la fertilité des épis sont les caractères les plus déterminants pour l'adaptation à la chaleur.

L'analyse du déterminisme génétique de l'adaptation à la chaleur a permis d'identifier 32 loci à caractère quantitative (QTL) associés aux différents caractères agronomiques sur les 14 chromosomes. Sept QTL sont associés au rendement grain en soi, 16 QTL contrôlent les composantes du rendement (poids de 1000 grains, biomasse aérienne, indice de récolte, nombre de grains /m² et grain /épi) et neuf QTL sont liés à l'adaptation phénologique (date d'épiaison, maturité physiologique et hauteur de la plante). Après validation, ces régions génomiques pourraient être utilisées pour le pyramidage des QTL de tolérance à la chaleur, tandis que les marqueurs SNP sous-jacents pourraient être utilisés pour accélérer le processus de sélection, facilité par la sélection assistée par ADN.

Mots Clés : Lignées élites, blé dur, tolérance à la chaleur, AMMI, indice de sélection, étude d'association génomique, marqueurs SNP, QTL, rendement grain, caractères phénologiques, composantes de rendement, vallée du fleuve Sénégal.

UNIVERSITY CHEIKH ANTA DIOP OF DAKAR

DOCTORAL SCHOOL: Life, Health and Environment Sciences

FACULTY: Sciences and Technologies

PhD THESIS

Specialty: Plant and Microbial Biotechnology and Plant Breeding

Surname and First name of the candidate: SALL Amadou Tidiane

Thesis title: Genetic dissection of durum wheat (*Triticum turgidum* sp. Durum) tolerance under heat conditions along the Senegal River valley

Date and place of the defense: 14 December 2018

Jury:	President:	Pr. Aliou Guissé	UCAD-BV
	Members:	Pr. Diaga Diouf	UCAD-BV
		Dr. Abdala G. Diedhiou	UCAD-BV
	Dr. Filippo Bassi	ICARDA	
	Dr. Madiama Cissé	ISRA	
	Dr. Aboubacry Kane	UCAD-BV	
	Pr. Ibrahima Ndoeye	UCAD-BV	
	Pr. Abdelkarim Fillali-Maltouf	UMV-Rabat	

Abstract:

Wheat is a major food crop in West Africa, but its production is significantly limited by severe heat. The Senegal River valley (Guinea, Mali, Mauritania, and Senegal) is an important agricultural production area in sub-Saharan Africa. Here, rice fields are left fallow during the cooler winter season due to the low night temperatures (16 °C) but the maximum daily temperatures that remain above 30 °C are also stressful for growing wheat. This season was used to test the response of durum wheat genotypes in the valley. The aim was to identify heat tolerant varieties and to detect genomic regions responsible of this tolerance by GWAS. Landraces and modern elite breeding lines, including several from both ICARDA and CIMMYT, was assessed for response to heat stress in two sites of the valley (Fanaye, Senegal and Kaedi, Mauritania) during 2014-2015, and 2015-2016 winter seasons. The maximum recorded grain yield was 6 t ha⁻¹, which was achieved after just 90 days from sowing to harvesting. Phenological traits (heading, maturity and grain filling period) and yield components (thousand kernel weight, spike density and biomass) had large phenotypic variation and a significant effect on grain yield performance.

Varieties adaptability was tested with the adaptation index obtained from the AMMI model. The use of a selection index that combined yield potential and stability identified many genotypes as high yielding and stable. Dissection of the yield in its components revealed that biomass and spike fertility was the most important traits for adaptation to these warm conditions.

Analysis of the genetic basis of heat adaptation allowed identifying 32 quantitative trait loci (QTL) related to the different agronomic traits across all 14 chromosomes. Seven QTLs were linked to grain yield per se, sixteen QTLs controlling grain yield components (1000 kernel weight, above-ground biomass, harvest index, number of grain/ m² and grain/spike) and nine QTLs related to phenological adaptation (heading, maturity and plant height). After validation, these genomic regions could be used to pyramid heat tolerance QTLs, while the SNP markers underlying them could be deployed to accelerate selection process facilitated by DNA-aided breeding.

Key Words: Elite lines, durum wheat, heat tolerance, AMMI, selection index, GWAS, SNP markers, QTL, grain yield, phenological traits, yield components, Senegal River Valley.

DEDICACES

A la mémoire de mon Père Feu Thierno Daouda SALL. Vous aviez toujours souhaité que je sois bien diplômé, ayez la satisfaction d'un rêve réalisé cher PAPA

Repose en Paix pour l'éternité

A ma Maman Sokhna Rouguiyata SALL, ma protectrice. Ma réussite n'est que le fruit de votre dur labeur et de vos prières

A mon Cheikh Nouroudine SALL, mon guide. Vous avez éclairé mon chemin vers la réussite

A ma Maman Aicha Mabignat-SALL et mon Père Dialo SALL. Sans votre soutien financier il me serait difficile d'en arriver là aujourd'hui

A ma formidable épouse Madame SALL née Aicha. Tu as pu supporter les difficiles conditions de vie d'un époux étudiant.

A mon frère Mamadou et l'ensemble de mes autres frères et sœurs. J'espère que j'aurais été une référence pour vous

A mes amis Hamidou Bâ, Mamadou Sock, Fama Dem et Moussa Guissé

REMERCIEMENTS

Louange à « ALLAH » qui m'a guidé sur le droit chemin et qui m'a inspiré les bons pas et les justes réflexes, sans Sa miséricorde, ce travail n'aura pas abouti.

Je remercie tout d'abord **l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar** et tous les partenaires du projet U-Forsk: 6500, 2013, "Deployment of molecular durum breeding to the Senegal basin: capacity building to face global warming": **le conseil Suédois de recherches** notre bailleur, **l'Université Suédoise de l'agriculture**, **l'Université Mohamed V de Rabat**, le Centre International de Recherches Agricoles dans les Zones Arides (**ICARDA**), l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (**ISRA**) et le Centre National de Recherche Agronomique et Développement Agricole (**CNRADA**) de la Mauritanie.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance, ma profonde gratitude et mes remerciements au **Dr Ndjido Ardo Kane** qui m'a donné l'opportunité de faire cette thèse.

Toute ma reconnaissance et mes remerciements également au **Pr Ibrahima Ndoye**. Vous m'avez formé patiemment à la recherche depuis le Master sans ne jamais ménager aucun effort. Merci pour votre confiance, votre soutien, votre grande disponibilité, pour les nombreux encouragements et conseils judicieux.

Des remerciements tout particuliers à mon superviseur **Dr Filippo M. Bassi**. Vous avez fait preuve d'une grande patience, montré une générosité débordante dans le partage du savoir. Votre passion du travail et votre rigueur scientifique ont fait de moi ce que je suis devenu aujourd'hui. Plusieurs fois vous m'avez appuyé financièrement pour toujours me mettre dans les meilleures

conditions de travail. Merci pour tout ce que vous avez fait, vous êtes une référence pour moi mon ami comme vous l'aimez tant m'appeler « **my friend** ».

Ma gratitude s'adresse également aux **Professeurs Abdelkarim Filali-Maltouf** et **Bouchra Belkadi** pour m'avoir accueilli chaleureusement à l'Université Mohamed V de Rabat.

Merci également au **Pr Rodomiro Ortiz** pour sa disponibilité et sa réactivité, pour son apport scientifique et hospitalité lors de mon séjour en Suède.

Je remercie très sincèrement **Dr Madiama Cissé** et **Dr Habibou Guèye**. Tous les deux, vous avez fortement contribué à ce travail de par vos conseils avisés et remarques pertinentes. Votre ouverture, votre disponibilité et surtout votre collaboration a permis de mener à bien ce travail.

Je tiens à remercier **Pr Aliou Guissé** pour avoir accepté de présider ce jury. Merci également d'avoir participé à ma formation.

J'exprime toute ma gratitude au **Pr Diaga Diouf** pour avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse. Vous avez été mon encadreur pour le Master puis durant toute la période de cette thèse vous n'avez jamais cessé de me conseiller. Merci de votre sympathie et bienveillance.

J'adresse également mes sincères remerciements au **Dr Abdala G. Diedhiou** pour avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse. Mais également de son apport scientifique dans ma formation.

Mes sincères remerciements au **Dr Aboubacry Kane**, pour l'honneur qu'il me fait d'avoir accepté de juger ce travail.

Ma gratitude infinie s'adresse également à tous les **professeurs** qui ont participé à ma formation et à l'ensemble du **personnel d'ICARDA** en particulier mes collègues **Hafssa, Meryem et Khaoula** vous êtes adorables.

LISTE DES ABREVIATIONS

ADN	Acide DésoxyriboNucléique
AFLP	Amplified Fragment Length Polymorphism
AFN	Afrique du Nord
AMMI	Additive Main effect and Multiplicative Interaction
ANOVA	Analyse of Variance
AWAI	AMMI Wide Adaptation Index
Biom	Biomasse
BLUE	Best Linear Unbiased Estimators
°C	Degré Celsius
cM	Centi Morgan
cm	Centimètre
CV	Coefficient de variation
DtH	Days to Heading
DtM	Days to Maturity
FAN	Fanaye
GEA-R	Genotype × Environment Analysis with R
GFP	Grain Filling Period
Gr. m⁻²	Grains par mètre carré
Gr.spk⁻¹	Grains per spike
GY	Grain Yield
GWAS	Genome Wide Association Studies
H²	Heritability
ha	Hectare
HI	Harvest Index

IDON	International Durum Observation Nurseries
IDuWUE	International Durum Water Use Efficiency
IDYN	International Durum Yield Nurseries
IDYT	International Durum Yield Trial
KED	Kaédi
Kg	Kilogrammes
Kg ha⁻¹	Kilogrammes par hectare
LD	Linkage disequilibrium
LOD	Log Odds
m²	Mètre carré
Mb	Méga bases
META-R	Multi Environment Trial Analysis with R
MLM	Modèle Linéaire Mixte
mm	Millimètre
MS	Mean Square
MTA	Marker-Trait association
pb	paires de base
PCR	Polymerase Chain Reaction
PIC	Polymorphic information content
QTL	Quantitative trait Locus
RAPD	Random Amplified Polymorphic DNA
RFLP	Restriction Fragment Length Polymorphism
RIL	Recombinant Inbred Lines
SAM	Sélection Assistée par Marqueurs
SNP	Single Nucleotide Polymorphism
Spk.m⁻²	Spike per meter square

Sr	Stem Rust
SSR	Single Sequence Repeat
t	Tonne
t ha⁻¹	Tonne par Hectare
TKW	Thousand Kernel Weigh

LISTE DES ACRONYMES ET SIGLES

CNRADA	Centre National de Recherche et de Développement Agricole
CIMMYT	International Maize and Wheat Improvement Center
FAO	Food and Agricultural Organization
ICARDA	International Center for Agricultural Research in the Dry Areas
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
IPO	International Pasta Organization
ISRA	Institut Sénégalais de Recherches Agricoles
ONU	Organisation des Nations Unies
USA	United States of America
USD	United States Dollar
USDA	United States Department of Agriculture

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Phylogénie des espèces de blés (Schuhwerk, et al., 2011).....	9
Figure 2.Plantes et graines de blé dur.....	10
Figure 3. La vallée du fleuve Sénégal: bassin agricole majeur en Afrique de l'Ouest.....	19
Figure 4. Effet du stress thermique sur le blé à divers stades de croissance	20
Figure 5. Processus de l'amélioration génétique par croisement simple	22
Figure 6. Schémas de la cartographie d'association pour l'identification des gènes d'intérêt dans une population	28
Figure 7.Températures maximales et minimales au cours des saisons 2014-15, 2015-16 et 2016-17 à Fanaye et Kaedi.	41
Figure 8. Performance des génotypes en rendement grain dans les deux stations (KED-Kaedi, FAN-Fanaye) au cours des saisons 2014-15 (15), 2015-16 (16) et 2016-17 (17).	45
Figure 9. Graphique montrant le potentiel et la stabilité du rendement grain.	47
Figure 10. Parcelles expérimentales utilisées pour les essais de rendement en 2015/16.	51
Figure 11. Origine géographique du matériel végétal.	60
Figure 12. Températures maximales et minimales au cours des saisons 2014-15 et 2015-16 à Fanaye et Kaedi.	63
Figure 13. Décroissance moyenne du déséquilibre de liaison ($LD r^2$) à l'échelle du génome sur les distances génétiques (Mbp).....	67
Figure 14. Répartition des rendements en grains entre les différents sous-groupes de cultivars modernes dans le panel de blé dur.	70
Figure 15. Répartition des performances du panel testé pour trois caractères sur deux sites de la vallée du fleuve Sénégal, pendant deux saisons.	72
Figure 16. Nombre de QTL détectés pour chaque caractère agronomique	74
Figure 17. Distribution des QTL sur les 14 chromosomes du blé dur.....	75

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Génotypes de blé dur utilisés dans l'expérimentation de «découverte», leur rendement moyen et les statistiques sommaires.....	35
Tableau 2. Génotypes de blé dur utilisés dans l'expérimentation de «validation», leur rendement moyen et les statistiques sommaires.....	36
Tableau 3. . Analyse combinée de la variance des caractères dans les deux sites et saisons.	43
Tableau 4. Analyse de la variance des caractères dans les deux sites au cours de la saison 2015-16.	43
Tableau 5. Matrice de corrélations entre les caractères agronomiques.	48
Tableau 6. Identification des caractères impliqués dans l'adaptation au stress thermique dans le bassin du fleuve Sénégal.	50
Tableau 7. Analyse de variance combinée pour les différents caractères agronomiques.	68
Tableau 8. Performances des 10 meilleures lignées exposées à la chaleur de la vallée du fleuve Sénégal, dans deux sites pendant deux saisons.	69
Tableau 9. Effet de la phénologie et des composantes du rendement sur le rendement grain.....	73
Tableau 10. Des QTL stables associés au rendement grain (GY) détectés à travers les différents environnements de la vallée du fleuve Sénégal.	76
Tableau 11. Des QTL stables associés à différentes composantes de rendement identifiés à travers les différents environnements de la vallée du fleuve Sénégal.....	78
Tableau 12. Des QTL stables contrôlant les caractères phénologiques à travers les différents environnements de la vallée du fleuve Sénégal.....	80

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE.....	1
CHAPITRE I. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	8
I. Présentation du blé dur	8
1. Historique.....	8
2. Description de la plante	9
3. Cycle du développement	11
4. Exigences de la culture du blé dur	13
II. Importance de la culture du blé dur	14
1. Production et consommation dans le monde.....	14
2. La culture du blé dur dans les oasis du Sahara	15
3. Le blé dur en Afrique de l'Ouest comme future culture de rente	17
III. Contraintes de la production du blé dur.....	19
IV. Amélioration génétique du blé dur.....	21
1. Amélioration variétale par la méthode de croisements.....	21
2. Utilisations des marqueurs moléculaires d'ADN.....	22
3. Détection de QTL par les marqueurs génétiques	25
4. Quelques études d'association réalisées sur le blé dur	28
CHAPITRE II. ETUDE DE LA TOLERANCE DU BLE DUR (<i>TRITCUM DURUM</i> DESF) A LA CHALEUR.....	32
I. Introduction.....	32
II. Matériel et méthodes.....	33
1. Conditions agro-environnementales	33
3. Caractérisation phénotypique et mesures	37
4. Analyse statistique des données.....	38
III. Résultats	40
1. Evolution de la température dans les stations expérimentales	40
2. Effet des caractères phénologiques	41
3. Caractères agronomiques associés au rendement grain	44

4. Analyse de stabilité.....	45
5. Corrélations entre les caractères agronomiques.....	47
IV. Discussion	51
1. De nouvelles stations expérimentales pour évaluer la tolérance du blé à la chaleur	51
2. Sélection de géotypes tolérants à la chaleur	52
3. Caractères à cibler pour améliorer la tolérance du blé dur à la chaleur	53
V. Conclusion	55
CHAPITRE III. IDENTIFICATION DES REGIONS GENETIQUES CONTRÖLANT LA TOLERANCE DU BLE DUR A LA CHALEUR	58
I.Introduction	58
II. Matériel et méthodes	60
1. Matériel végétal et structure de la collection.....	60
2. Géotypage, structure de la population et déséquilibre de liaison (LD).....	61
3. Dispositif expérimental, conduite de la culture et mesures des données.....	61
4. Analyses statistiques et étude d'association génomique (GWAS).....	65
III. Résultats:	66
1. Polymorphisme des marqueurs et décroissance du déséquilibre de liaison (LD)	66
2. Variation phénotypique des caractères agronomiques.....	67
3. Corrélation entre la phénologie, le rendement et ses composantes	72
4. Détection des QTL pour les différents caractères agronomiques.....	74
IV. Discussion	81
1. Performance du blé dans la chaleur de la vallée du fleuve Sénégal	81
2. Base génétique de la tolérance du blé dur à la chaleur.....	83
V. Conclusions	87
DISCUSSION GENERALE	90
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	95
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	99
ANNEXES	A

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

L'augmentation de la population mondiale, les changements d'habitudes alimentaires dans les régions à forte croissance économique et la raréfaction des ressources énergétiques fossiles créent de nouvelles tensions sur les marchés agricoles (Wang et Luthe, 2003). En Afrique la croissance démographique élevée entraîne une augmentation rapide de la demande alimentaire. Les indicateurs du développement humain de l'ONU suggèrent que les zones arides d'Afrique subsaharienne demeurent parmi les zones mondiales les plus pauvres et en insécurité alimentaire.

Le blé est une culture de base majeure pour plusieurs pays mais demeure un produit importé dans toute l'Afrique. Les pays africains sont les plus grands importateurs mondiaux de blé, avec plus de 45 millions de tonnes en 2013 (Macauley et al., 2015), ce qui représente environ 15 milliards USD. Les importations de blé représentent 80 % de la consommation de blé dans les pays d'Afrique subsaharienne où la consommation de blé devrait connaître une croissance de 38 % d'ici à 2020, avec des importations représentant déjà 23 millions de tonnes en 2013, pour une valeur de 7,5 milliards USD. Face à l'importance grandissante du blé pour la sécurité alimentaire en Afrique, l'Union africaine des chefs d'État a adhéré à l'accord conclu entre ses ministres de l'agriculture en janvier 2013, consistant à ajouter le blé à la liste de cultures stratégiques pour l'Afrique. Ainsi, au Sénégal le volet agricole du Plan Sénégal Emergent offre une place de choix au programme national d'autosuffisance en blé en son point (3.1) et a l'appui au développement de l'agriculture irriguée en son point (3.4) qui intègre parfaitement l'intérêt stratégique qui doit être porté pour le développement de la culture du blé.

Cependant la production de cette culture en Afrique subsaharienne est confrontée à un défi majeur du réchauffement planétaire. Le stress thermique est une contrainte majeure limitant les

performances des cultures céréalières. Il est défini comme étant l'élévation de la température au-delà d'un seuil et durant une période de temps assez suffisante pour induire des dommages irréversibles à la croissance et au développement de la plante cultivée. Le stress thermique cause des réductions du poids du grain, du nombre de grains induisant d'importantes pertes de rendement et de la qualité du grain (Hayes et al., 2007). La production de céréales majeures dans le monde a diminué depuis 1980 à cause du réchauffement planétaire (Lobell et al., 2011). Aujourd'hui, le réchauffement planétaire résultant des changements climatiques affecte négativement le rendement grain du blé, ce qui augmente potentiellement l'insécurité alimentaire et la pauvreté (Ortiz et al., 2008). Kosina et al. (2007) ont estimé l'effet de la chaleur sur une superficie pouvant atteindre 58,7 millions d'hectares de superficie cultivée en blé. La perte moyenne des rendements due aux températures extrêmes varie entre 14,7 et 31,3%, selon la région.

Les modèles climatiques prédisent une augmentation de la température ambiante comprise entre 1,8 et 5,8 °C d'ici la fin de ce siècle (IPCC, 2007). Les climats futurs seront également affectés par la plus grande variabilité de la température et une augmentation de la fréquence des journées chaudes (Pittock, 2003). En Afrique sub-saharienne, la production de céréales majeures pourrait diminuer jusqu'à 20 % d'ici le milieu du siècle (Schlenker et Lobell, 2010) alors que la consommation de blé devrait connaître une croissance de 38 % d'ici à 2020.

Pour faire face à cette situation alarmante, les sélectionneurs devraient fournir aux paysans des cultivars capables d'atténuer les effets néfastes du réchauffement climatique en créant des cultivars tolérants. La création de nouvelles variétés tolérantes nécessite la connaissance de la base génétique de la réponse adaptative des cultures actuelles via l'identification des loci à caractères quantitatifs (QTL), régions du génome responsables de la variabilité de caractères complexes d'intérêt agronomique. L'identification des QTL définit des zones chromosomiques

contenant un ou des gènes dont la variation modifie significativement la performance des plantes pour un caractère, ainsi que des haplotypes favorables ou défavorables. Les sélectionneurs peuvent utiliser cette information pour choisir les cultivars porteurs des meilleurs allèles au(x) QTL pour le croisement et le développement des cultivars supérieurs et bien adaptés.

La méthode classique de l'identification des marqueurs de gènes liés aux caractères d'intérêt agronomique consistait à effectuer une analyse de liaison dans une population de lignées recombinantes ("RIL") dérivées d'un croisement biparental. L'analyse de liaison consiste à rechercher une association statistique entre le phénotype du descendant et la région chromosomique transmise (identifiable grâce à des marqueurs moléculaires) par les parents. L'analyse de liaison est robuste pour la détection des QTL mais généralement l'information est imprécise car le QTL est localisé dans une région chromosomique assez importante.

L'utilisation du déséquilibre de liaison ("LD"), une association non aléatoire entre allèles de différents loci dans une population a été proposée pour réduire l'intervalle de localisation d'un QTL. L'hypothèse ici est que si un QTL est présent sur un segment chromosomique, il sera en déséquilibre de liaison avec les marqueurs qui l'entourent. La méthode par analyse de déséquilibre de liaison recherche l'association entre variabilité aux marqueurs et variabilité d'un caractère phénotypique. De telles associations ne s'observent que sur de courtes distances conférant à la méthode d'analyse du déséquilibre de liaison plus de précision pour la détection des QTL. Cette méthode plus souvent appelée cartographie d'association a été réalisée dans de nombreuses cultures dont le blé dur et des QTL associés à des caractères d'intérêt ont été identifiés (Zhu et al., 2008).

Dans le blé, des études d'association pour le rendement, la résistance aux maladies et la qualité du pain se sont déjà révélées utiles pour étudier les caractères complexes (Crossa et al., 2007; Charvet et al., 2009; Rehman-Arif et al., 2012). De nombreux QTL ont été identifiés pour

la tolérance à plusieurs stress abiotiques (Langridge et al., 2006). Dans le blé dur, des QTL pour la tolérance à la chaleur ont été identifiés sur les chromosomes 1B, 2B, 3A, 3B, 5A, 5B, 7A et 7B (Mohammadi et al., 2008b; Awlachev et al., 2016).

Avec l'avènement récent des technologies de génotypage massive, des marqueurs SNPs ("Single Nucleotide Polymorphism") qui sont une forme de polymorphisme engendré par une mutation ponctuelle qui crée différents allèles à un même locus ont été développés chez de nombreuses espèces d'intérêt agronomique. À cause de leur grand nombre et de leur faible taux de mutations comparés aux microsatellites, les SNPs peuvent servir de marqueurs pour des études d'association génétique, de déséquilibre de liaison, de sélection assistée par marqueurs, d'analyse de la diversité génétique, d'analyses phylogénétiques, ou pour l'identification des cultivars et la caractérisation des ressources génétiques (Rafalski, 2002).

Ainsi la présente étude, utilise les marqueurs SNP pour des études d'association génétique sur une importante collection de germoplasme de blé dur, composée de cultivars, de lignées d'élite et de variétés traditionnelles, récemment assemblée à la station du Centre international de recherche agricole dans les zones arides (Kabbaj et al., 2017). Ce panel présente une grande diversité génétique et est donc idéale pour identifier des loci pour divers caractères agronomiques de tolérance à la chaleur tels que la date d'épiaison, la hauteur des plantes, le poids de mille grains, le rendement grain et ses composantes. Cette collection a été évaluée dans la vallée du fleuve Sénégal, où les températures maximales restent supérieures à 30 ° C pendant la saison froide.

L'objectif général est de participer à la réduction des pertes de rendement engendrées par le réchauffement planétaire. Il s'agit spécifiquement d'identifier les variétés de blé dur tolérantes à la chaleur et de détecter les régions chromosomiques responsables de cette tolérance en vue de

leur utilisation dans le développement des cultivars de blé dur plus performants avec une meilleure adaptation au réchauffement climatique.

Cette étude est répartie en trois chapitres distincts précédés par une introduction générale et suivis d'une discussion générale, d'une conclusion générale et des perspectives.

1. Le premier chapitre correspond à la revue bibliographique faisant état des connaissances sur la plante, l'origine et la culture du blé dur. Il présente le blé dur et montre son importance économique et sociale dans le monde. Les contraintes de la production du blé dur et son amélioration génétique sont également abordées.
2. Le second chapitre traite la tolérance du blé dur à la chaleur. Des essais multi-environnementaux sont conduits dans la vallée du fleuve Sénégal pour identifier des génotypes de blé dur bien adaptés à la chaleur avec un haut potentiel de rendement. Les principaux caractères agronomiques impliqués dans l'adaptation au stress thermique sont également identifiés.
3. Le troisième chapitre porte sur la dissection génétique des caractères pour la réponse adaptative à la chaleur. Les QTL associés aux différents caractères agronomiques ont été identifiés.

CHAPITRE I
SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

Une partie de cette synthèse bibliographique a fait l'objet d'un chapitre d'ouvrage non encore publié mais déjà approuvé par l'éditeur.

Chapitre d'ouvrage:

Sall A.T., T. Chiari, S.Ahmed, F.M. Bassi. Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) origin, cultivation, and potential expansion in Sub-Saharan Africa. In Cereals of Sub-Saharan Africa.

CHAPITRE I. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

I. Présentation du blé dur

1. Historique

Le blé dur est une monocotylédone de la famille des Poacées, de la tribu des Triticées et du genre *Triticum* qui est un exemple classique d'allo polyploïdie, dont les génomes homoéologues dérivent de l'hybridation inter espèces appartenant à la même famille (Levy et Feldman, 2002). Le Blé dur (*Triticum turgidum* sp. Durum) est une espèce allo tétraploïde ($2n = 28$, AABB) possédant sept paires de chromosomes homéologues associées à deux génomes différents A et B. Le génome A vient du blé sauvage *Triticum urartu* Tum. plus connu sous le nom *einkorn* (*Triticum monococcum*) de constitution génomique diploïde AA. Par contre le génome B vient de l'espèce sauvage, diploïde elle aussi, *Aegilops speltoides* Tausch. (**Figure 1** ; Schuhwerk, et al., 2011).

Historiquement le blé dur (*Triticum turgidum* sp. Durum) a été toujours cultivé dans les régions à climat de type méditerranéen telles que l'Afrique du nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Egypte), le sud de l'Europe (Espagne, France, Italie, Grèce), et le Moyen Orient (Turquie, Syrie, Palestine). Cette espèce réputée tolérante des stress hydrique et thermique, est cultivée en Amérique dans les régions ouest des Dakota et du Montana, aux USA, et dans le Saskatchewan et l'Alberta, au Canada (Hannachi et al., 2013). La culture de cette espèce s'est étendue plus au nord en Europe où elle est produite en Russie, au Kazakhstan et en Inde, en Asie.

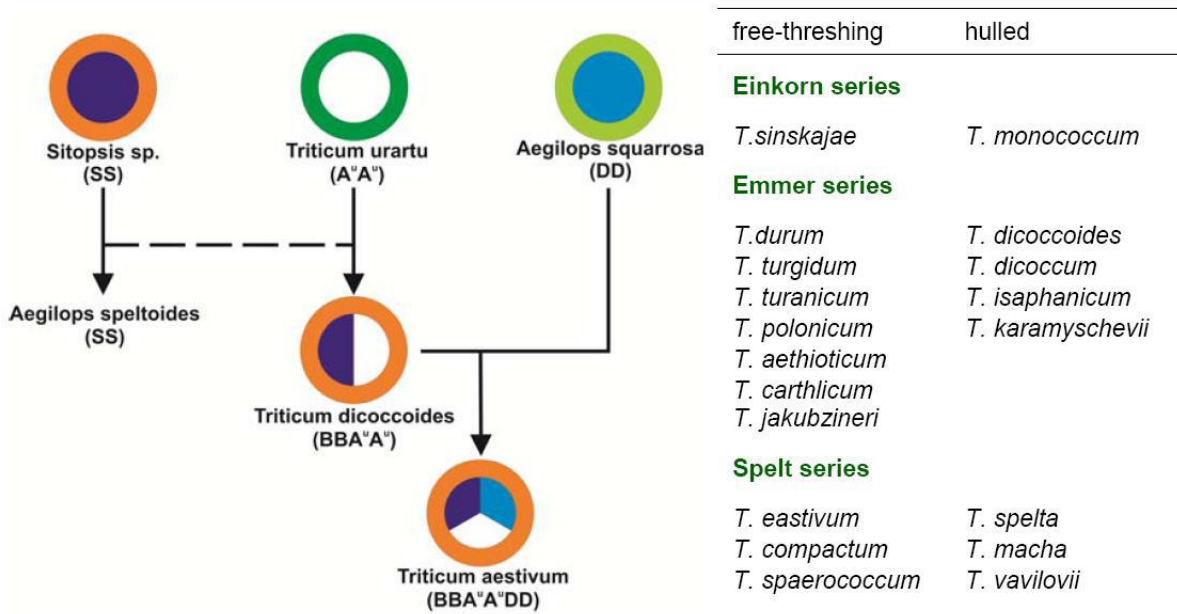


Figure 1. Phylogénie des espèces de blés (Schuhwerk, et al., 2011)

2. Description de la plante

Il s'agit d'une graminée annuelle de hauteur moyenne et dont le limbe des feuilles est aplati (**Figure 2**). L'inflorescence en épi terminal se compose de fleurs parfaites (Bozzini, 1998). Comme pour le blé tendre, il existe des variétés de blé dur demi naines. Le système racinaire comprend des racines séminales produites par la plantule durant la levée, ainsi que des racines adventives qui se forment plus tard à partir des nœuds à la base de la plante et constituent le système racinaire permanent. Le blé dur possède une tige cylindrique, dressée, et subdivisée en entrenœuds (Clarke et al., 2002).



Figure 2. Plantes et graines de blé dur

Le chaume (talles) se forme à partir de bourgeons axillaires aux nœuds à la base de la tige principale. Le nombre de brins dépend de la variété, des conditions de croissance et de la densité de semi. Dans des conditions normales, une plante peut produire en tout trois brins en plus de la tige principale, mais tous ne grènent pas nécessairement (Bozzini, 1988). Comme pour d'autres graminées, les feuilles de blé dur se composent d'une base (gaine) entourant la tige, d'une partie terminale qui s'aligne avec les nervures parallèles et d'une extrémité pointue. Au point d'attache de la gaine de la feuille se trouve une membrane mince et transparente (ligule) comportant deux petits appendices latéraux (oreillettes). La tige principale et chaque brin portent une inflorescence en épi terminal.

L'inflorescence du blé dur est un épi muni d'un rachis portant des épillets séparés par de courts entrenœuds (Bozzini, 1988). Chaque épillet compte deux glumes (bractées) renfermant de deux à cinq fleurs distiques sur une rachéole. Chaque fleur parfaite est renfermée dans des structures semblables à des bractées, soit la glumelle inférieure (lemma ou lemme) et la glumelle

supérieure (paléa). Chacune compte trois étamines à anthères biloculaires, ainsi qu'un pistil à deux styles à stigmates plumeux. À maturité, le grain de pollen fusiforme contient habituellement trois noyaux. Chaque fleur peut produire un fruit à une seule graine, soit le caryopse. Chaque graine contient un large endosperme et un embryon aplati situé à l'apex de la graine et à proximité de la base de la fleur.

3. Cycle du développement

Le cycle du développement du blé dur comprend cinq phases:

- **germination-levée:** au cours de la germination la coléorhize s'épaissit en une masse blanche et brise le tégument de la graine au niveau du germe, c'est le début de l'émission des racines primaires, garnis de poils absorbants. En même temps, la coléoptile, gainant la première vraie feuille, s'allonge vers la surface, où il laisse percer la première feuille, c'est la levée. La deuxième et la troisième feuille suivent bien après.
- **tallage:** sitôt la troisième feuille émise, le deuxième entre-nœud qui porte le bourgeon terminal s'allonge à l'intérieur de la coléoptile et stoppe sa montée à 2 centimètre sous la surface du sol, pour former le plateau de tallage. A l'aisselle des feuilles (à partir de la quatrième feuille), des bourgeons axillaires entrent alors en activité pour donner de nouvelles talles. La première talle se forme à la base de la première feuille et la deuxième talle à la base de la deuxième feuille. Les bourgeons axillaires à l'aisselle des feuilles des talles donnent naissance à l'émission de talles secondaires.
- **montaison-gonflement:** elle se distingue par la montée de l'épi sous l'effet de l'élongation des entre nœuds qui constituent le chaume. Les talles montantes entrent

en compétitions pour les facteurs du milieu avec les talles herbacées qui de ce fait n'arrivent pas à monter en épis à leur tour. Ces dernières régressent et meurent (Masle, 1982). Ce phénomène se manifeste chez les jeunes talles par une diminution de la croissance puis par un arrêt de celle-ci (Masle, 1981).

- **épiaison-floraison:** une fois l'épi émerge de la gaine de la feuille étendard, c'est le stade épiaison, au cours duquel la formation des organes floraux se termine. La floraison débute 4 à 5 jours plus tard. Durant la floraison, les fleurs demeurent généralement fermées (fleurs cléistogames), et les trois anthères éclatent et libèrent le pollen (anthèse). Les fleurs s'ouvrent rarement avant la libération du pollen. La floraison dure de trois à six jours, selon les conditions météorologiques. Elle débute au centre de l'épi, puis se poursuit vers les deux extrêmes de l'épi. La durée de réceptivité du stigmate de blé dépend de la variété et des conditions du milieu, mais se situe entre 3 à 13 jours. Une fois fécondée, l'ovaire grossit rapidement. Au bout de deux semaines après la fécondation, l'embryon est physiologiquement fonctionnel et peut produire une nouvelle plantule (Bozzini, 1988).
- **remplissage et maturation du grain:** c'est la dernière phase du cycle végétatif. Elle correspond à l'élaboration de la dernière composante constitutive du rendement qui est le poids du grain, suite à la migration des substances glucidiques produites par la feuille étendard et stockées dans le pédoncule de l'épi (Gate, 1995). Elle exige la chaleur et un temps sec, elle se fera sitôt en plusieurs étapes, la maturité laiteuse (le grain contient encore 50% d'humidité et le stockage des protéines touche à sa fin), la maturité physiologique (le grain a perdu en humidité et l'amidon a été constitué), la maturité complète (la teneur en humidité atteint environ 20 %), le grain est mûr et prêt à être récolté, c'est alors la période des moissons.

4. Exigences de la culture du blé dur

Le blé dur est bien adapté aux régions à climat relativement sec, où il fait chaud le jour et frais la nuit durant la période végétative, ce qui est typique des climats méditerranéens et tempérés. Cultivé dans une gamme d'environnements différents, le blé dur présente une capacité d'adaptation très large. Les semences peuvent lever à moins de 2 °C, même si la température optimale est de 15 °C (Bozzini, 1988). La plus grande partie du blé dur produit dans le monde est constituée de blé de printemps; toutefois, il existe des variétés de blé dur d'hiver (qui ont besoin de vernalisation pour amorcer la transition de la phase végétative à la phase reproductrice).

En conditions méditerranéennes, les fortes températures au-dessus de 30°C sont stressantes. Quant aux basses températures et la tolérance au froid, le blé dur a la capacité de supporter les températures inférieures à 4°C considérée comme la température minimale pour la croissance.

En région méditerranéenne, les besoins en eau de la culture varient de 450 à 650 mm, avec des besoins relativement faibles au début du cycle. C'est à partir de la phase épi 1 cm jusqu'à la floraison qu'ils sont les plus importants.

Le blé dur est particulièrement gourmand en Azote pour atteindre un niveau de protéines satisfaisant pour les fabricants de pâtes et de semoules. Les apports d'Azote doivent être fractionnés suivant les stades du cycle végétatifs. Au tallage, l'influence de l'Azote se manifeste sur la première composante du rendement: le nombre de talles par plante. Au stade montaison, l'Azote apporté permet d'émettre des épis, dont le nombre est fortement influencé par la nutrition azotée. Le manque d'Azote pourrait aussi se traduire par une moindre fertilité des épis. Au stade épiaison, les besoins deviennent très importants et la demande en Azote s'accroît en liaison avec l'activité de croissance.

II. Importance de la culture du blé dur

1. Production et consommation dans le monde

Sur la scène mondiale, la superficie moyenne consacrée annuellement à la culture du blé dur s'étend sur environ 18 millions d'hectares, ce qui donne une production mondiale annuelle estimée à 36 millions de tonnes (Chris G., 2013) faisant le blé dur la dixième culture la plus importante au monde. Les plus grands pays producteurs sont la Turquie et le Canada avec plus de 2 millions d'hectares chacun (USDA, 2015), suivis par l'Algérie, l'Italie et Media Pradesh en Inde, cultivant chacun plus de 1,5 million d'hectares (Nagarajan, 2006; Le Lamer et Rousselin, 2011; Bonjean et al., 2016). La Syrie appartenait à ce groupe de grands producteurs, mais les troubles récents ont fortement réduit la production agricole.

Le Maroc, la Tunisie, l'Espagne, le Portugal, la France, la Grèce, le Kazakhstan, la Russie et le Pakistan cultivent du blé dur sur une superficie d'environ 0,5 à 0,8 million d'hectares par an (USDA, 2015). L'Iran, l'Irak et l'Azerbaïdjan cultivent du blé dur sur plus de 0,7 million d'hectares (Adary et al., 2002; Bonjean et al., 2016). En outre, l'Égypte, la Jordanie et le Liban utilisent de grandes parties de leurs terres arables pour la production de blé dur (El-Areed et al., 2014; Karam et al., 2009; Al-Issa et Samarah, 2006). Le désert de Sonora et d'autres petites zones du Mexique ciblent également la production de cette culture pour le marché d'exportation sur une superficie d'environ 0,2 million d'hectares (Juarez et Wolf, 2015). L'Australie exploite également cette culture avec 0,1 million d'hectares alloués annuellement à sa production (John, 2008). En Afrique Sub-saharienne (ASS), l'Éthiopie est le plus gros producteur de blé dur, avec environ 0,6 million d'hectares de culture (Bergh et al., 2012).

Une incroyable diversité génétique existe pour le blé dur expliquant les multiples façons traditionnelles de sa consommation, y compris plusieurs plats spéciaux qui représentent avec

fierté les identités nationales: pâtes, couscous, bourghul, freekeh, et gofio pour n'en citer que ceux-là (Elias, 1995). Indépendamment de son lien étroit avec les plats traditionnels, le blé dur est aujourd'hui cultivé principalement comme culture de rente pour alimenter l'industrie des pâtes et couscous en plein essor. La production annuelle de pâtes alimentaires est estimée à 14,3 millions de tonnes en 2013, avec un marché mondial estimé à 14,9 milliards d'euros (prix mondial moyen de 1045 euros par tonne (IPO, 2014). L'Afrique et l'Amérique du Sud ne représentent que 5,6% de la production totale de pâtes alimentaires, principalement en Égypte, en Tunisie et en Afrique du Sud (IPO, 2014). Les données détaillées pour l'Afrique subsaharienne sont difficiles à obtenir, mais plusieurs sources suggèrent un marché d'importation de 337 millions d'euros et un marché d'exportation de 40 millions d'euros. Les principaux exportateurs de pâtes en Afrique subsaharienne sont l'Italie, la Turquie, l'Afrique du Sud et les pays du Maghreb (Simoes et Hidalgo, 2011). La superficie totale consacrée au blé dur en Afrique subsaharienne est limitée à 630 000 ha dont 90% en Ethiopie. C'est le seul pays qui produit des pâtes alimentaires à partir de la production locale, tandis que pour l'ensemble des autres pays d'Afrique subsaharienne, l'essentiel de la production de pâtes alimentaires nécessite l'importation des grains de la Turquie, du Canada et des États-Unis pour une valeur de 483 millions d'euros. Il est à noter que l'industrie des pâtes en Afrique subsaharienne utilise souvent la farine de blé tendre pour la production des pâtes et que seuls les produits venant d'Afrique du Nord et des pays développés respectent la norme internationale des "pâtes" en utilisant la semoule de blé dur (IPO, 2014).

2. La culture du blé dur dans les oasis du Sahara

Le blé dur est un aliment de base conforme à la tradition dans le Sahara. La culture du blé dur dans les oasis remonte aux premières routes commerciales entre la vallée du Nil et l'Afrique de

l'Ouest. Plusieurs plats traditionnels sont fabriqués à partir de cette culture et sa paille est très importante pour nourrir les petits ruminants et les chameaux. Le type 'Alkama Binka' est l'une des variétés traditionnelles les plus fréquemment rencontrées (Chabrolin, 1967), mais aussi les 'Amekkaoui' et 'Cheguira' trouvés respectivement dans les oasis sahariennes d'Algérie et du Maroc (Benlaghlid et al., 1990).

Des cultivars modernes ont également été introduits tels que 'Karim' en Mauritanie et 'Waha' en Algérie, et leurs rendements supérieurs menacent l'utilisation de variétés traditionnelles. La richesse de la diversité génétique du germoplasme des oasis sahariennes a été reconnue par plusieurs auteurs et plusieurs appels à une meilleure collecte et conservation ont été faits, mais avec un succès limité (Zaharieva et al., 2014). Compte tenu des conditions environnementales difficiles dans lesquelles ces variétés se développent, elles représentent certainement une source précieuse pour les caractères tels que la tolérance à la chaleur, à la sécheresse et à la salinité à déployer dans la sélection pour l'adaptation au changement climatique. Les oasis du Sahara sont des environnements uniques qui ont résistés à la modernisation. Plusieurs grandes oasis peuvent être trouvées en Afrique subsaharienne en Mauritanie, au Mali, au Soudan, au Niger et au Tchad, mais aussi dans le Maghreb au Maroc, en Algérie, en Tunisie, en Libye et en Egypte. En Mauritanie, 350 oasis représentent une superficie totale cultivée en blé de plus de 2000 ha (FAO, 2013), la même superficie est cultivée dans les oasis du Mali (FAO-ISESCO, 2014), tandis que les cinq plus grandes oasis d'Algérie (Région de Ghardaïa) représentent 2200 ha de culture céréalière (Houichiti, 2014), et au Maroc la principale région oasienne d'Errachidia cultive environ 5000 ha de céréales (Ait Hmida, 2003).

3. Le blé dur en Afrique de l'Ouest comme future culture de rente

Les pays d'Afrique de l'Ouest cultivent aujourd'hui plus d'un million d'hectares de riz irrigué, mais seulement 100 000 ha de blé (principalement du blé tendre), principalement au Nigeria. Pourtant, tous les pays d'Afrique de l'Ouest sont importateurs de grains et de produits du blé. Au total, 155 millions d'euros de pâtes alimentaires et 193 millions d'euros de grains de blé dur ont été importés en 2013 (FAO, 2014). Le Bénin est le premier importateur de pâtes en Afrique de l'Ouest avec près de 51 millions d'euros importés en 2013, suivi du Niger, du Burkina Faso et du Togo, qui sont également les plus gros importateurs d'Afrique avec respectivement 20, 22 et 27 millions d'euros. Le fait intéressant est que, 87 millions d'euros de pâtes sont réexportés chaque année, principalement par la Côte d'Ivoire et le Nigeria. Comme la production nationale de blé dur est presque inexistante, cela signifie que de grandes quantités de grains de blé dur sont importées au niveau international, converties par l'industrie locale en pâtes, puis revendues localement et dans les pays voisins. Par conséquent, comme ce fut le cas en Ethiopie, il existe un potentiel pour la culture de blé dur pour soutenir cette forte industrie locale, et réorienter les 180 millions euros par an du marché d'importation actuel vers les producteurs locaux.

La vallée du fleuve Sénégal (**Figure 3**) représente un bassin agricole majeur en Afrique de l'Ouest avec un potentiel de 420 000 ha de terres arables et irrigables. Aujourd'hui, environ 120 000 ha sont intensivement cultivés avec la double culture du riz (FAO, 1997). Cependant, la saison froide entre mi-novembre et début Mars ne convient pas à la culture du riz et les champs sont pour la plupart laissés en jachère. Les résultats préliminaires ont montré que des variétés tolérantes à la chaleur pourraient être cultivées dans cette zone au lieu de laisser les champs en jachères (Bado et al., 2010).

Au Sénégal par exemple, la vallée du fleuve Sénégal représente à elle seule 240.000 ha de terres arables dont 110.000 ha irrigables (Manikowski and Strapasson, 2016). Plus de 71.000 ha sont déjà irrigués (FAO, 1997) et utilisés en grande partie pour la riziculture. Aucun agriculteur sénégalais n'a encore cultivé le blé mais, les champs actuellement cultivés avec du riz pourraient être facilement utilisés pour la culture du blé pendant la saison froide pour satisfaire l'importation annuelle de 46 millions d'euros de blé dur par l'industrie nationale des pâtes alimentaires. L'utilisation des parcelles rizicoles de la vallée pourraient alors produire plus que la demande nationale en blé dur sans entraver la production du riz et mettre sa surproduction dans le marché mondiale fortement en pénurie pendant la période de récolte au Sénégal.



Figure 3. La vallée du fleuve Sénégal: bassin agricole majeur en Afrique de l'Ouest

III. Contraintes de la production du blé dur

Les plantes de blé sont exposées à de nombreux stress biotiques et abiotiques qui ont des effets significatifs sur la croissance et provoquent des changements dans le fonctionnement physiologique normale des plantes (Tas et Tas, 2007; Barnabas et al., 2008). La température est l'un des stress abiotiques les plus importants qui affectent la croissance et le développement des plantes (Noohi et al., 2009). Elle affecte négativement la croissance du blé dans de nombreuses

régions de production et constitue un facteur majeur de limitation de la productivité mondiale du blé (Mohammadi et al., 2004; Reynolds et Trethowan, 2007). Le stress thermique a de nombreux effets néfastes sur le blé à divers stades de croissance (**Figure 4**). Des températures élevées raccourcissent la phase de tallage, ce qui entraîne un mauvais établissement des talles fertiles (Baldy, 1984). Le stress thermique au cours de la montaison provoque la déformation et la stérilité des épis (Combe et Picard, 1994). Lorsque le stress se produit au moment de la floraison, elle peut réduire la vitalité du pollen et la fertilité durant la formation du pollen (Barlow et al., 2015). Pendant la période de remplissage du grain, le stress thermique réduit la taille des grains et leur poids (Dias et Lidon, 2009). Pour des températures au-delà de 30°C, le poids du grain est systématiquement réduit (Zahedi et Jenner, 2003). Avec les changements climatiques il est prévu une hausse des températures impactant négativement la productivité des céréales telles que le blé dur.

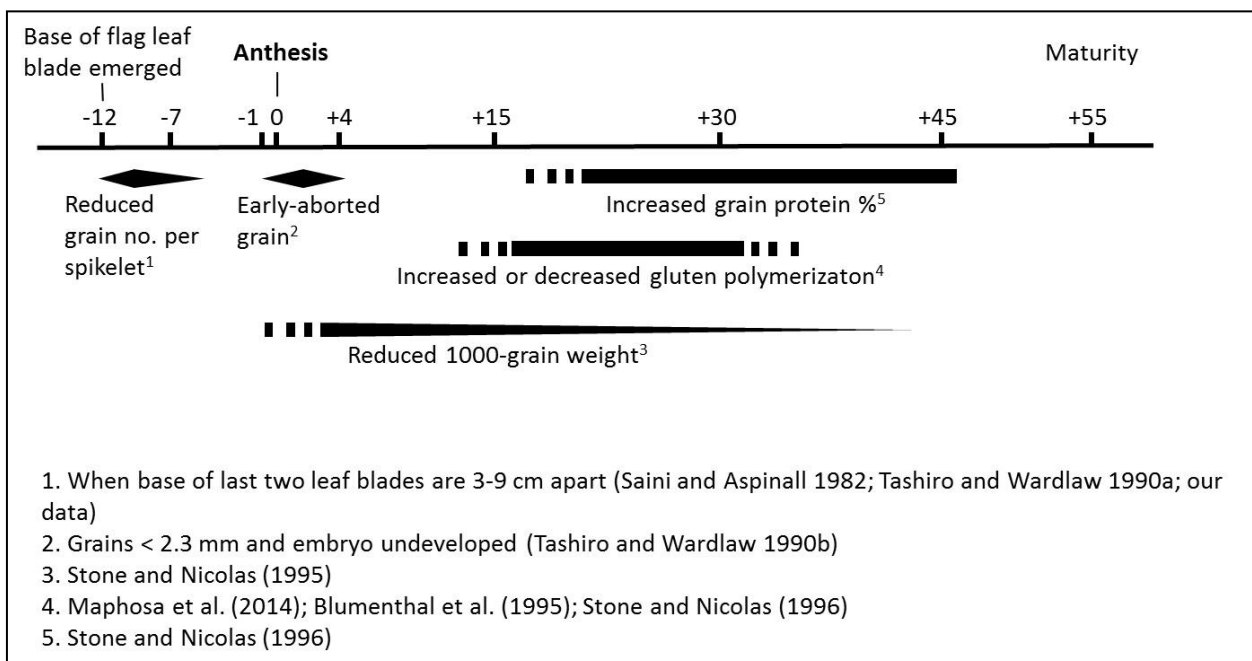


Figure 4. Effet du stress thermique sur le blé à divers stades de croissance

IV. Amélioration génétique du blé dur

Depuis le début de l'agriculture, l'homme a cherché à améliorer les plantes par rapport à des critères de qualité ou de rendement correspondants à ses besoins. Les sélectionneurs de blé dur mettent l'accent sur l'amélioration simultanée des performances agronomiques, de la résistance ou tolérance aux stress biotiques et abiotiques et des caractères qualitatifs du grain. L'objectif de l'amélioration génétique du blé dur est de répondre à de multiples attentes des:

- agriculteurs concernant évidemment les performances agronomiques, principalement le rendement et la résistance aux maladies
- industriels (les semouliers et les pâtisseries), qui ont des besoins particuliers en termes de qualités technologiques et alimentaires, comme l'indice de jaune
- organismes stockeurs, ils regardent aussi de près le poids spécifique.

L'amélioration variétale est un processus très délicat et long qui tient compte de divers facteurs: génétiques, physiologiques et pédoclimatiques.

1. Amélioration variétale par la méthode de croisements

Le processus de l'amélioration génétique peut commencer par la production d'hybrides F1 par croisement de deux parents (**Figure 5**) ou plus possédant collectivement la majorité des caractères recherchés pour la nouvelle variété. Dans le cas des populations autogames comme le blé, la génération F2 dérivée de l'autofécondation de sujets F1 affiche une grande variabilité génétique. La sélection des plants possédant les caractères recherchés commence en F2. Elle se poursuit jusqu'en F7-F8, lorsque la descendance devient uniforme. Cette sélection précoce se fait sur la base des caractères dont l'expression dépendra peu des conditions du milieu, telles que la hauteur, la précocité, la sensibilité aux maladies. La sélection pour des caractères complexes,

comme le rendement et la qualité du grain, s'effectue plus tardivement sur un matériel plus génétiquement homogène, en utilisant des dispositifs plus rigoureux pour maîtriser la variation environnementale (Anonyme, 2006).

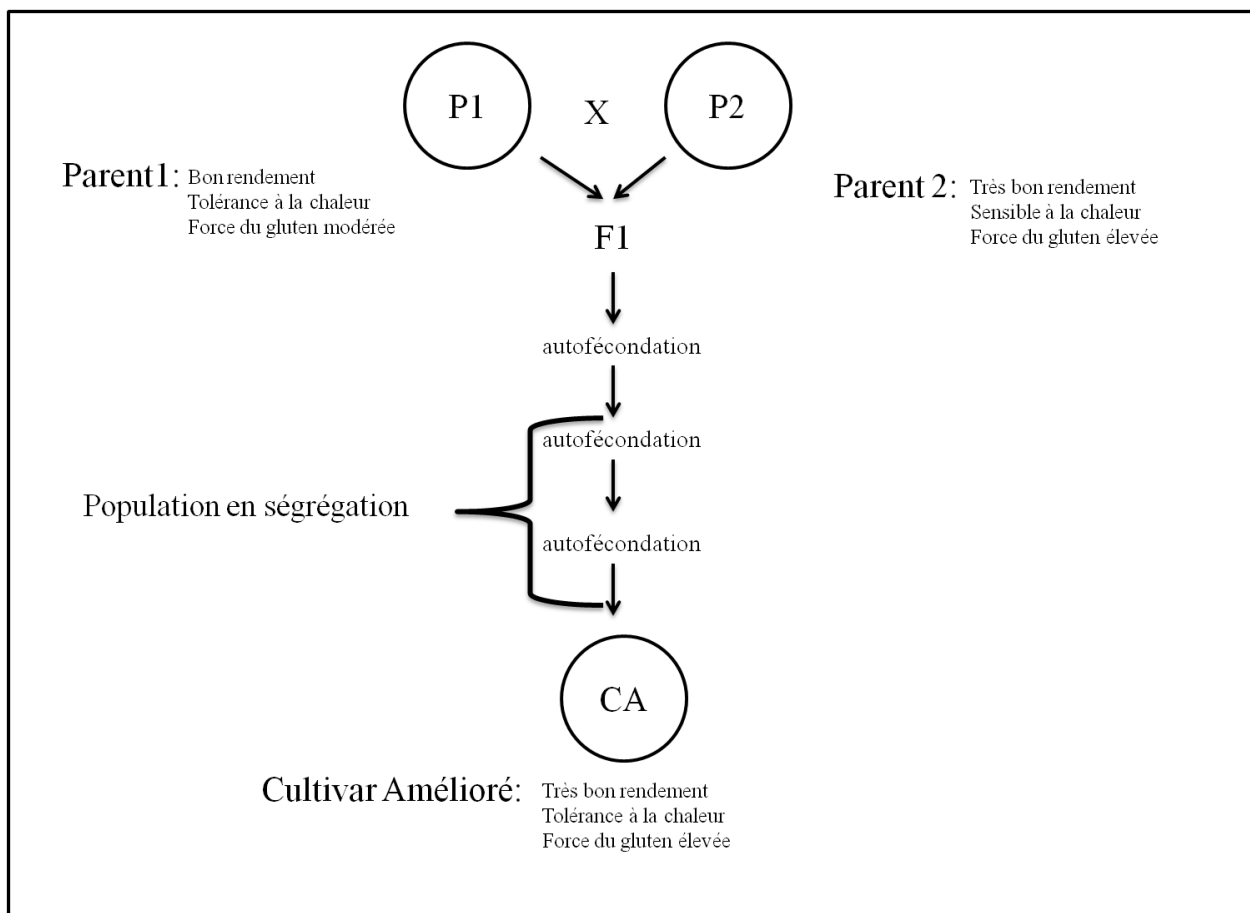


Figure 5. Processus de l'amélioration génétique par croisement simple

2. Utilisations des marqueurs moléculaires d'ADN

Ces marqueurs sont des séquences codantes ou non, présentant un polymorphisme selon les individus. Ils ne sont pas influencés par les fluctuations de l'environnement et sont indépendants de l'organe analysé et du stade de développement de la plante (Chabane et al. 2008). Ainsi, Les marqueurs moléculaires peuvent être utiles dans la sélection du blé dur dans plusieurs cas:

- un certain nombre de gènes majeurs connus interviennent dans le contrôle génétique de caractères importants tels que la précocité d'épiaison, la hauteur, la qualité boulangère, le besoin en vernalisation, etc. Des marqueurs pour ces gènes permettraient au sélectionneur d'avoir une meilleure appréciation du potentiel d'un croisement et d'orienter la descendance du croisement par l'application de marqueurs dès les premières générations de sélection.

- Certains caractères sont difficiles ou coûteux à évaluer: les marqueurs sont alors utiles quand les conditions de l'année n'ont pas permis l'expression d'un caractère important pour le sélectionneur et donc une sélection phénotypique efficace. Dans le cas d'un caractère coûteux à évaluer et à contrôle génétique simple, le sélectionneur pourrait même envisager de substituer une évaluation au champ par un test génotypique.

- Tout schéma de sélection est multi caractères, particulièrement dans le cas du blé. Or l'ordre de sélection des caractères dans le cycle de sélection résulte en fait plus de contraintes pratiques que d'un ordre de priorité. Les caractères à déterminisme génétique complexe comme le rendement ne sont pas traités en début de cycle. Si le sélectionneur disposait de marqueurs liés à des gènes intervenant dans le contrôle génétique de caractères complexes, il pourrait exercer une pression de sélection sur de tels caractères dès le début du cycle.

- Tout type de gènes peut être introduit par backcross dans du matériel élite à partir de sources dites exotiques, grâce aux marqueurs moléculaire.

- Les marqueurs peuvent permettre d'envisager de véritables schémas de construction génotypique, c'est-à-dire que le sélectionneur peut volontairement orienter sa sélection pour avoir dans la même variété deux, trois ou quatre gènes connus différents.

Il existe plusieurs types de marqueurs moléculaires utilisés: les marqueurs RFLP, RAPD, AFLP, les microsatellites (SSR) et les SNPs (“Single Nucleotide Polymorphism”). Les SNPs constituent la forme de variation la plus simple et la plus fréquente au sein des génomes. Ils ont été principalement développés et utilisés pour cartographier des maladies complexes chez les humains (Collins *et al.*, 1998). Les SNPs sont une forme de polymorphisme engendré par une mutation ponctuelle qui crée différents allèles à un même locus. Ces mutations ponctuelles sont les plus fréquentes chez les individus de toute espèce (Brookes, 1999; Deschamps and Campbell, 2010), Ce sont généralement des marqueurs bialléliques, et leur fréquence peut être très élevée chez les plantes avec un SNP à tous les 100 ou même 50 paires de base (pb) chez le maïs (Rafalski, 2002). Comparés aux autres marqueurs moléculaires, et vue leur abondance et leur répartition homogène au sein des génomes, les SNP sont aujourd'hui des marqueurs largement utilisés dans des programmes de sélection. Des marqueurs SNP ont été développés chez de nombreuses espèces d'intérêt agronomique tel que le blé dur. Cette abondance permet la création de cartes génétiques de haute densité comprenant typiquement plus de mille marqueurs. À cause de leur grand nombre et de leur faible taux de mutations comparés aux microsatellites, les SNPs peuvent servir de marqueurs pour des études d'association génétique, de déséquilibre de liaison, de sélection assistée par marqueurs, d'analyse de la diversité génétique, d'analyses phylogénétiques, ou pour l'identification des cultivars et la caractérisation des ressources génétiques (Rafalski 2002). La cartographie par les SNPs basée sur les gènes exprimés en réponse aux stress abiotiques a été rapportée (Rostoks *et al.* 2005). L'utilisation des marqueurs moléculaires en sélection repose sur l'exploitation des déséquilibres de liaison entre marqueurs et gènes ou QTL (“quantitative trait loci”) impliqués dans la variation des caractères quantitatifs.

3. Détection de QTL par les marqueurs génétiques

Depuis l'avènement des séquences de génomes complets, de nouvelles perspectives, beaucoup plus favorables, se sont ouvertes pour identifier les gènes impliqués dans la variabilité génétique des caractères phénotypiques. Ces séquences ont permis l'identification de nombreux marqueurs génétiques et les avancées technologiques récentes nous offrent maintenant la possibilité d'utiliser des outils de génotypage à haut débit pour un coût relativement faible. L'utilisation des marqueurs de type SNP, présents en grand nombre, permet d'entrevoir une localisation plus précise du (ou des) gène(s) responsable(s) d'un phénotype. Deux principales approches sont envisageables dans la recherche des gènes causaux, l'approche gène candidat et la cartographie des QTL. L'approche gène candidat, nécessite des connaissances à priori sur l'implication de certains gènes sur le caractère étudié, elle consiste à étudier l'association entre un phénotype et des allèles de ces gènes candidats. La cartographie des QTL, beaucoup plus utilisée, explore, sans connaissances à priori, l'ensemble ou une partie du génome en testant de possibles associations entre le polymorphisme de marqueurs, tels que les SNPs, et la variabilité du phénotype. Cette approche permet de localiser des régions chromosomiques (QTL) portant le (ou les) gène(s) dont le polymorphisme est impliqué dans la variabilité du caractère étudié. Avant l'avènement des puces SNP à haut débit (entre 50K et 1000K), les QTL étaient détectés et localisés à l'aide des populations biparentales et de marqueurs microsatellites (SSR) répartis sur tout le génome avec des distances entre marqueurs importantes supérieur à 20 Méga base (Mb). Pour ce type de données, la méthode de choix est l'analyse de liaison qui consiste à chercher une possible association intra-famille entre l'origine grand-parentale des régions chromosomiques transmises par les parents et les phénotypes des descendants. L'origine grand-parentale est tracée par des marqueurs dont l'effet apparent peut donc varier d'une famille à l'autre. Plus la différence

entre les moyennes des phénotypes des descendants ayant reçu l'haplotype paternel ou maternel est grande, plus le QTL est important. Néanmoins, l'origine grand-parentale des segments chromosomiques proches reçus par un descendant étant le plus souvent identiques, la localisation du QTL est peu précise. Pour obtenir une localisation plus précise, il faut que des recombinaisons (échange de portions de chromosomes homologues durant la méiose) interviennent durant la constitution des gamètes. Plus il y a de recombinaisons dans une région de taille donnée, plus la localisation est précise mais plus les familles doivent être de grande taille. Les marqueurs SNP, qui se répartissent sur l'ensemble du génome à intervalle moyen de l'ordre de 40-50 Kb (pour des puces d'environ 50.000 marqueurs), permettent de localiser les QTL plus précisément en utilisant les analyses d'association. Ces analyses exploitent le phénomène de déséquilibre de liaison qui est une association non aléatoire d'allèles en plusieurs locus dans la population des chromosomes (ou gamètes) présents dans la population. Plus deux locus sont proches, plus cette association est élevée. A l'inverse, deux locus éloignés (notamment sur deux chromosomes distincts) tendent à être en équilibre de liaison. Les études d'association entre un marqueur (ou un ensemble de marqueurs) et un phénotype supposent donc que ce marqueur (ou cet ensemble) est en déséquilibre de liaison avec un QTL dont le polymorphisme cause une partie de la variabilité du caractère. Plusieurs facteurs tels que la dérive génétique, la migration, les mutations et la sélection sont à l'origine du déséquilibre de liaison et son évolution dans une population est fonction du taux de recombinaison entre les locus.

Il existe plusieurs méthodes pour la détection de QTL basées sur l'utilisation du déséquilibre de liaison, couramment appelées méthodes d'association. Le but de ces méthodes est de tester l'association entre un marqueur (ou plusieurs) et un phénotype dans une population d'individus supposés non apparentés. Avec le grand nombre de marqueurs SNP qui couvrent l'ensemble du

génomique et le fait qu'ils soient suffisamment proches on peut exploiter le déséquilibre de liaison qui existent entre ces marqueurs et entre ces marqueurs et d'éventuels QTL. De ce fait, lorsqu'une analyse d'association déclare un marqueur significatif, l'hypothèse sous-jacente est qu'il existe un QTL, proche du marqueur, qui est en déséquilibre de liaison avec lui.

Les méthodes statistiques les plus naturelles pour réaliser une analyse d'association SNP par SNP pour des caractères quantitatifs sont les modèles d'analyse de la variance (ANOVA) et les modèles de régression linéaire. Ces modèles testent si un QTL est associé avec le marqueur. Cela se produit dans deux cas : soit le marqueur est le QTL, soit le marqueur est en déséquilibre de liaison avec le QTL. Ces méthodes souffrent cependant d'un problème majeur en se fondant sur l'hypothèse que les individus sont non apparentés ou encore qu'il n'y ait pas de mélange de populations. Alors que, dans les populations végétales ce n'est malheureusement pas le cas à cause des facteurs tels que la sélection, la migration et les dérives génétiques. La non prise en compte des liens parentales et du mélange de populations dans une analyse d'association entraîne de nombreux faux positifs (Cardon and Palmer, 2003; Marchini et al., 2004).

Pour lutter contre les problèmes statistiques liés à la stratification, l'idée est de créer une distance entre individus et d'intégrer cette information dans le modèle statistique. Pour cela, différentes méthodologies plus ou moins complexes se sont développées autour de deux axes qui utilisent soit l'information sur les parentés entre individus construites à l'aide du pedigree et/ou des génotypes aux marqueurs, soit l'information moléculaire (les SNP) sans prendre en compte l'information sur les parents.

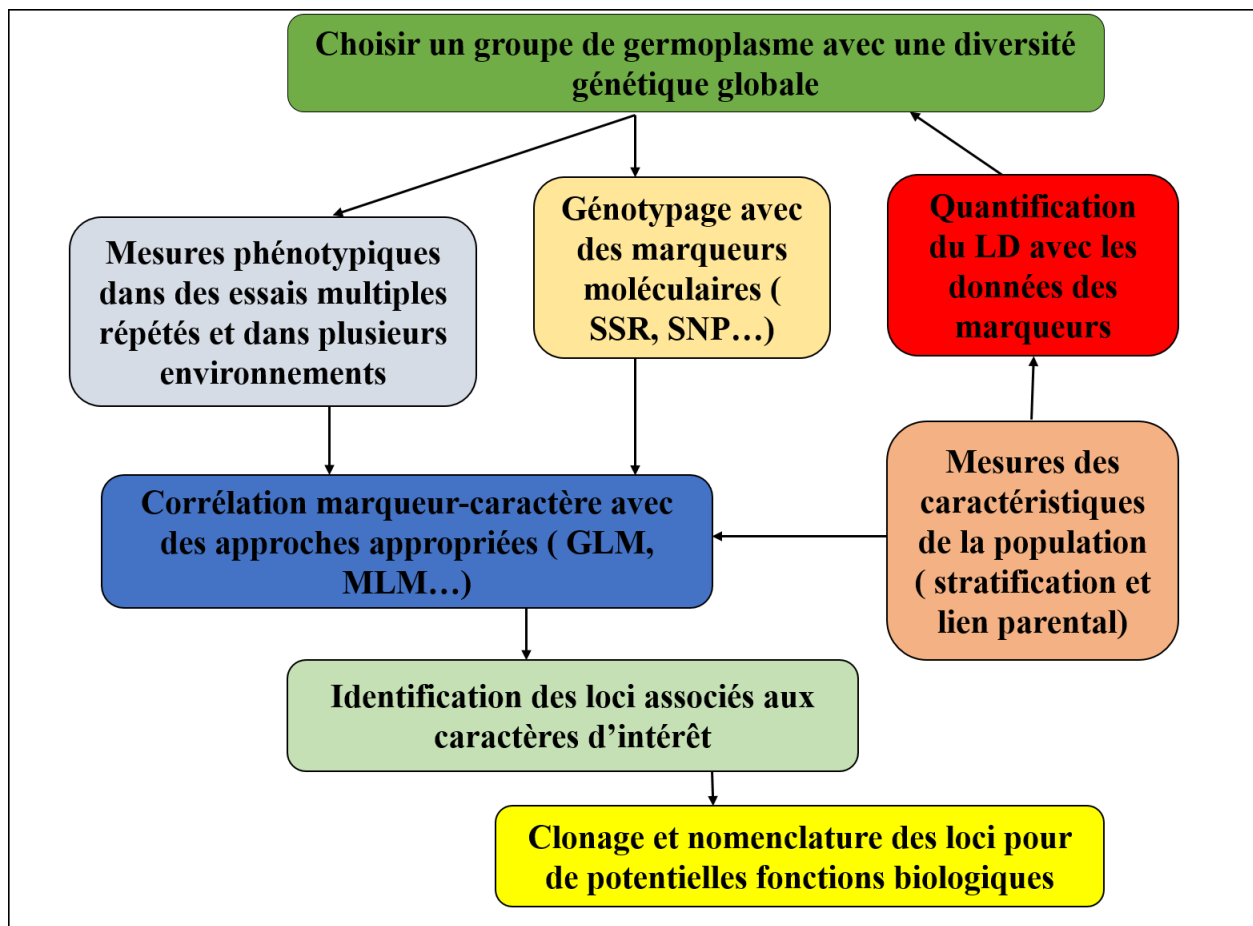


Figure 6. Schémas de la cartographie d'association pour l'identification des gènes d'intérêt dans une population

4. Quelques études d'association réalisées sur le blé dur

Plusieurs études d'association sont déjà réalisées sur le blé dur et des QTL associés à des caractères d'intérêt ont été identifiés.

Une collection de 134 accessions de blé dur, représentatives des principaux pools génétiques, a été assemblée et caractérisée avec 70 SSR pour la diversité génétique et le niveau de déséquilibre de liaison. Les résultats ont mis en évidence la présence d'une diversité structurée et d'un niveau élevé de déséquilibre de liaison (Maccaferri et al., 2005).

Une autre collection de 164 accessions de blé dur convenant à la cartographie d'association a été testée pour la réponse de la rouille des feuilles au stade de semis et dans les conditions de terrain. La collection a été testée avec 225 marqueurs SSR dont les positions sur la carte sont connues. Des associations montrant des significations très cohérentes entre les isolats de rouille des feuilles et les essais au champ ont été principalement détectées pour la région chromosomique distale 7BL et pour deux régions chromosomiques situées sur les chromosomes 2A et 2B (M. Maccaferri et al., 2009).

Les études d'association ont également permis d'identifier les marqueurs associés à la résistance de la plante hôte à la rouille et à l'oïdium, ainsi que le rendement en grain avec cinq ensembles de germoplasme de blé d'amélioration historique (Crossa et al., 2007). Dans un précédent travail exploitant les allèles qui contribuent à la tolérance des stress abiotiques, une collection de 189 lignées élites de blé dur a été testé dans 15 environnements à différents régimes d'eau (Maccaferri et al., 2011). La cartographie d'association avec 186 marqueurs microsatellites a identifié beaucoup d'entre eux liés à des allèles pouvant améliorer l'adaptation au stress hydrique.

CHAPITRE II
**ETUDE DE LA TOLERANCE DU BLE DUR (*TRITICUM*
DURUM SP. *DURUM*) A LA CHALEUR**

Ce chapitre présente les résultats d'un article scientifique publié dans la revue "*Journal of Agricultural Science*". Avec ces résultats notre équipe de recherche a également remporté le prix international pour l'innovation à la sécurité alimentaire ("2017 OLAM Prize for Innovation and Food Security").

Article scientifique:

Sall A.T., H. Kabbaj, M. Cisse, H. Gueye, I. Ndoye, A.F. Maltouf, M. El-Mourid, R. Ortiz, F.M. Bassi. 2018. Heat Tolerance of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Elite Germplasm Tested along the Senegal River. *Journal of Agricultural Science*, 10, p. p217. doi:<http://dx.doi.org/10.5539/jas.v10n2p217>.

Prix OLAM 2017:

<http://olamgroup.com/news/italian-scientist-brings-pasta-power-climate-adaptation-solution-west-africa/#sthash.kCs4Kbvq.dpbs>

CHAPITRE II. ETUDE DE LA TOLERANCE DU BLE DUR (*TRITICUM DURUM* DESF) A LA CHALEUR

I. Introduction

Le blé dur (*Triticum durum* sp. Durum) fait partie des céréales les plus importantes au monde (Bozzini, 1988) et constitue un élément traditionnel de tous les régimes alimentaires méditerranéens. Le blé dur est une culture de base en Afrique du Nord et en Asie de l'Ouest où il est consommé quotidiennement sous forme de pains plats (« missim'in ou harsha »), de « bourghul », de pâtes ou de couscous (Elias et Manthey, 2005) et commence à s'étendre petit à petit vers le reste de l'Afrique principalement sous forme de pâtes et de couscous importés d'Afrique du Nord ou d'Europe. En Afrique de l'Ouest, la culture de blé dur dans les oasis est ancienne depuis les premiers commerçants nomades (Nixon et al., 2011) à l'époque de l'ancien empire du Ghana (Ouest du Mali et Sud-est de la Mauritanie). Ces pays ont gardé cette tradition dans leurs régimes alimentaires et sont devenus aujourd'hui de grands consommateurs du blé dur avec la croissance démographique et les changements d'habitudes alimentaires en faveur du blé. Toutefois, la production du blé est très limitée par la chaleur intense dans cette région. Quatre pays de l'Afrique de l'Ouest (Guinée, Mali, Mauritanie et Sénégal) partagent une région agricole irrigable le long du fleuve Sénégal, estimée à 420000 ha dont seulement les 120000 ha sont intensivement cultivés avec la double culture du riz (FAO, 1997). La principale culture est le riz cultivé pendant les deux saisons chaudes: Mars-Juin et Juillet-Novembre, tandis que la saison froide de fin Novembre à début Mars n'est pas propice à la culture du riz et les rizières sont donc essentiellement laissées en jachère. Ceci expose un millier de paysans à la famine et à la pauvreté car l'agriculture est la source principale de leur subsistance. La nudité des terres favorise

également l'érosion des sols puisque la fréquence des vents violents est surtout notée pendant la saison froide. Pour répondre à cette problématique, il urge de trouver une culture favorable à cette période de fraîcheur que les paysans pourraient utiliser. Il a été démontré que des variétés de blé tolérantes à la chaleur pourraient être cultivées (Bado et al., 2010) pendant cette saison froide. Ainsi, le Centre international pour la recherche agricole dans les zones arides (ICARDA), en collaboration avec l'Institut sénégalais de recherches agricoles (ISRA) et le Centre national de recherche et de développement agricole (CNRADA) de la Mauritanie, a décidé de poursuivre cette investigation à une échelle beaucoup plus importante pour identifier les génotypes les plus adaptés aux conditions de la vallée du fleuve Sénégal à travers des essais pluriannuels et multi-locaux. À notre connaissance, c'est la première fois qu'une telle étude est menée dans cette région.

L'objectif de cette étude est donc d'identifier des variétés de blé dur tolérantes à la chaleur que les paysans de la vallée pourraient utiliser pour éviter la jachère des rizières pendant la saison froide.

II. Matériel et méthodes

1. Conditions agro-environnementales

Les essais ont été conduits dans deux stations expérimentales irriguées de: Fanaye, Sénégal (FAN : 16°53 "N ; 15°53" O) et de Kaédi, Mauritanie (KED: 16°14 "N; 13°46" O) pendant les saisons froides de 2014-15, 2015-16 et 2016-17. Fanaye est situé à 150 km de l'embouchure du fleuve Sénégal, tandis que Kaedi est à 300 km plus loin et ne bénéficie donc pas de la brise marine et il a tendance à faire plus chaud (**Figure 7**). La station de Fanaye a un sol argilo-

sablonneux avec une teneur en matière organique plus élevée et une bonne capacité de rétention d'eau, tandis que Kaédi a des sols plus légers avec une capacité de rétention d'eau intermédiaire. Tous les sols sont riches en phosphore (P) et pauvres en d'autres éléments nutritifs, ce qui est typique de l'effet du désert de Sahara (Boy et al., 2008).

2. Matériel végétal et dispositif expérimental

Vingt et une élites de blé dur ont été sélectionnées à partir du matériel d'ICARDA ("International Center for Agricultural Research in the Dry Areas") et du CIMMYT ("International Maize and Wheat Improvement Center"). Le matériel d'ICARDA provient de ses pépinières internationales "AFN" ("the 1st Afrique du Nord trials") et "IDYT38" ("the 38th International Durum Yield Trials") tandis que celui du CIMMYT provient de "IDYN46" ("46th International Durum Yield Nurseries"). Par ailleurs, les trois cultivars 'Waha' (synonyme 'Cham1', Syrie et Algérie), 'Bani Suef5' (Egypte) et 'Miki3' (synonyme 'Berdawni', Liban) ont été inclus comme témoins pour un total de 24 génotypes dans l'essai de "découverte" mené au cours des saisons 2014-15 et 2015-16 (**Tableau 1**).

Tableau 1. Génotypes de blé dur utilisés dans l'expérimentation de «découverte», leur rendement moyen et les statistiques sommaires.

Genotype	Pedigree	GY (kg ha ⁻¹)	
Icamoram7	IcamorTritArarat0472/Ammar7	2931	a
Margherita	Terbol97-5/Geruftel2	2861	ab
Bani Suef 5	Dupperez/Bushen3	2858	Ab
DAWRyT118	Mrb5/TdicoAlpCol//Cham1	2825	Abc
Icavert	Ter1/3/Stj3//Bcr/Lks4/4/Aghrass1/3/Mrf1// Mrb16/ Ru	2762	Abcd
DAWRyT123	Mrb5/TdicoAlpCol//Cham1	2730	Abcd
DurAM-196	Korifla/AegSpeltoidesSyr//Loukos	2683	Bcd
DWAyT217	Korifla/AegSpeltoidesSyr//Loukos	2645	Bcde
IDYN46-748	MXI12-13/C46IDYN/180129	2639	Bcdef
Icakasem1	Geromtel1/Icasyr1	2604	Cdefg
DAWRyT317	Korifla/AegSpeltoidesSyr//Mrb5	2599	Cdefg
Ouassara3	Ouasloukos1/5/Azn1/4/BEZAIZSHF//SD19539/Waha/3/Gdr2	2595	Cdefg
Icaverve	Azeghar1/4/IcamorTA0462/3/Maamouri3	2524	Defgh
Waha	Plc/Ruff//Gta/Rtte	2438	Efghi
Icarukus	Maamouri1/5/IcamorTA0462/4/Stj3//Bcr/Lks4/3/Icamor/6/Mgnl3/Ainzen1	2404	Fghi
DAWRyT208	Korifla/AegSpeltoidesSyr/Amedakul	2378	Ghi
DWAyT306	Korifla/AegSpeltoidesSyr//Heider	2345	Hi
IDYN46-742	MXI12-13/C46IDYN/180112	2309	Hij
Ouassara1	Ouasloukos1/5/Azn1/4/BEZAIZSHF//SD19539/Waha/3/Gdr2	2304	Hij
IDYN46-707	MXI12-13/C46IDYN/180006	2250	Ijk
DAWRyT110	Amedakul1/TdicoSyrCol//Cham1	2094	Jk
DAWRyT104	Amedakul1/TdicoJorCol//Cham1	2028	Kl
Bezaghra	Oss1/Stj5/5/Bicredera1/4/BEZAIZSHF//SD19539/Waha/3/Stj/Mrb3/6/Mgnl3/Aghrass2	2018	Kl
Miki3	Stj3//Bcr/Lks4	1797	L
Mean		2484	
LSD		239	
Coefficient of variation (%)		9,6	
Heritability		0,77	

Une deuxième cohorte de génotypes (**Tableau 2**) considérée comme essai de “validation” a été évaluée durant la saison 2016-17. Elle comprend vingt élites de blé dur sélectionnées à partir de la pépinière d’ICARDA “IDON39” (“the 39th International Durum Observation Nurseries”), les trois meilleures variétés (‘DAWRyT123’, ‘DAWRyT118’ et ‘Bani Suef5’) et la plus précoce (‘Oussara3’) identifiées dans l’essai de “découverte” sont utilisées comme témoins.

Tableau 2. Génotypes de blé dur utilisés dans l’expérimentation de “validation”, leur rendement moyen et les statistiques sommaires.

Genotypes	Pedigree	GY (kg ha ⁻¹)
AfN_14	Korifla/AegSpeltoidesSyr//Loukos	3881 a
DAWRyT0118	Mrb5/TdicoAlpCol//Cham1	3559 ab
AfN_19	Younes/TdicoAlpCol//Korifla	3539 ab
ADYT14_29	IcamorTA041/4/IcamorTA0469/3/Bcr/Gro1//Mgn1/5/MIKI2	3514 abc
IDON38-38	Terbol975/Geruftel2 = Margherita	3506 abc
AfN_05	Korifla/AegSpeltoidesSyr//Amedakul	3387 abcd
IDON38-25	CandocrossH25/BEZAIZAHF//Adnan2	3356 abcd
DAWRyT0123	Mrb5/TdicoAlpCol//Cham1	3356 abcd
Ouassara3	Ouasloukos1/5/Azn1/4/BEZAIZSHF//SD19539/ Waha/3/Gdr2	3278 abcde
ADYT14_2	Adnan1//Mgn13/Ainzen1	3239 abcde
ADYT14_55	Ossl1/Stj5/5/Bicredera1/4/BEZAIZSHF//SD19539/Waha/3/Stj/Mrb3/6/Stk/Hau//Heca1	3222 abcde
IDON38-32	Azeghar2/Murlagost2//Bicredera1/Azeghar2	3067 bcde
ADYT14_27	IcamorTA0471//IcamorTA0459/Arislahn10/3/Mgn13/Ainzen1	2983 bcdef
ADYT14_50	Mgn13/Ainzen1/3/Bcr/Gro1//Mgn11	2878 bcdef
ADYT14_26	IcamorTA0471//IcamorTA0459/Ammar8/4/Stj3//Dra2/Bcr/3/Ter3	2832 cdef
IDON38-96	Maamouri1/5/IcamorTA0462/4/Stj3//Bcr/Lks4/3/Icamors/6/Mgn13/Ainzen1	2831 cdef
AfN_18	Amedakul1/TdicoJCol//Cham1	2823 cdef
IDON38-09	Icamilmus1/Waha/4/Icasyr1/3/Bcr/Sbl5//Turartu	2781 def
Bani Suef 5	Dupperez/Bushen3	2739 def
ADYT14_58	Azeghar1//Blrn/Mrf2/3/Bicredera1/Azeghar2	2739 def
IDON38-42	Bicredera1//Ossl1/Stj5/3/Ammar8	2722 def
ADYT14_19	Mrb3/Tdicocoides601116//IcamorTA0463/Zna4/4/Stj3//Bcr/Lks4/3/Ter3/6/Ossl1/Stj5/5/Bicredera1/4/BezaizSHF//SD19539/Waha/3/Stj/Mrb3	2690 def
ADYT14_73	Ouasloukos1/5/Azn1/4/BEZAIZSHF//SD19539/Waha/3/Gdr2	2646 ef
IDON38-49	Bcr/Lks4//Mrf1/Stj2/3/Mrf2/NormalHamari//Bcr/Lks4	2311 f
Grand Mean		3,078
LSD		698
CV		16

Toutes les expérimentations ont été réalisées dans un dispositif “alpha lattice” avec six sous-blocs de quatre parcelles élémentaires et le dispositif est répété deux fois. Les génotypes ont été semés dans des parcelles élémentaires de 7,5 m² à une densité de semis de 120 kg ha⁻¹. Au total

150 kg d'azote par hectare a été fourni en trois applications égales, tandis que 50 kg de phosphore et de potassium ont été fournis comme engrais de fond avant le semis.

Les mauvaises herbes ont été contrôlées chimiquement au cours de la saison 2014-2015 en utilisant un mélange de 'Derby' ("DowAgroscience, florasulam and flumetsulam") et 'Cossack' (Bayer, sulfonilurée et phytoprotecteur) appliqué au stade 14 de l'échelle de Zadoks (Zadoks et al., 1974), suivi d'un mélange de 'Derby' et 'Pallas' ("DowAgroscience, pyroxsulam") au stade du tallage (Z23). Un désherbage mécanique a également été effectué au besoin. Pour les saisons 2015-16 et 2016-17, seul le désherbage mécanique a été effectué en raison de l'indisponibilité des herbicides chimiques.

Au cours de la saison 2014-2015, neuf irrigations gravitaires ont été effectuées à des intervalles de 7 à 10 jours à Kaédi (KED) et à Fanaye (FAN) pour un total estimé de 320 mm et 410 mm d'eau, respectivement. Pendant la saison 2015-16, le même nombre d'irrigations a été fait à FAN, mais en réduisant la quantité d'eau à environ 360 mm au total, tandis que le nombre d'irrigation a été augmenté à 13 à KED pour un total d'environ 380 mm d'eau. Pour la saison 2016-17, une quantité d'environ 380 mm d'eau a été fournie pour chacune des stations.

3. Caractérisation phénotypique et mesures

La date d'épiaison (DtH) correspond au nombre de jours écoulés entre le semis et le moment où 50% de la parcelle présentent des épis émergents de la feuille paniculaire (Z59). Avant la maturité (Z83-87), le nombre d'épis fertiles par mètre carré (Spk. m⁻²) a été compté. La maturité physiologique (DtM) est atteinte lorsque 50% des épis deviennent jaunes (Z91-92) et la période de remplissage du grain (GFP) est calculé comme étant la différence entre la date d'épiaison et celle de la maturité physiologique. La hauteur de la plante (PLH) a été mesurée en cm du pied de la plante au sommet d'un épi représentatif à l'exclusion de ses arêtes. Pour chaque parcelle

élémentaire, seules les trois rangées du milieu ont été récoltées pour une surface totale de 4,5 m², séchées et la biomasse (Biom) pesée avant le battage. Le poids des grains battus a été converti en rendement grain (GY) exprimé en kg ha⁻¹. Le rapport entre rendement grain et biomasse représente l'indice de récolte (HI). Un millier de grains est pesé en grammes sous forme du poids de mille grains (TKW). Le nombre de grains par mètre carré (Gr. m⁻²) a été déduit en utilisant le poids des grains récoltés à partir de 4,5 m² et le poids moyen d'un grain dérivé de la valeur du poids de mille grains, selon la formule :

$$Gr. m^{-2} = \frac{\text{Poids parcellaire récolté}}{4.5m^2 \times \frac{TKW}{1000}}$$

Le nombre de grains par épi (Gr.spk⁻¹) a été calculé en divisant le nombre de grains par unité de surface par le nombre d'épis pour la même superficie:

$$Gr\ spk^{-1} = \frac{Gr\ m^{-2}}{Spk\ m^{-2}}$$

Les données de la maturité (DtM), la période de remplissage du grain (GFP) et la densité des épis (Spk.m⁻²) n'étaient pas disponibles pour la saison 2014-15.

4. Analyse statistique des données

Les performances moyennes ("Best Linear Unbiased Estimators") de tous les caractères dans les différents environnements ont été estimées en utilisant la version 5.0 du logiciel META-R ("Multi Environment Trial Analysis with R for Windows") (Alvarado et al., 2015). L'analyse de variance (ANOVA) a été calculée pour les données de chaque environnement en utilisant la version 3.2.1 du logiciel R (R Core Team, 2015), tandis que l'ANOVA combinée des données des 4 environnements a été obtenue avec le logiciel GEA-R ("Genotype × Environment Analysis with

R for Windows”) version 2.0 (Pacheco et al., 2015). L'héritabilité est calculée sur la base de la méthode modifiée suggérée par Burton et Devane (1953) comme suit :

$$H^2 = \frac{\sigma^2g}{\sigma^2p} = \frac{\frac{MSg - MS_e}{r}}{MS_e + \frac{MSg - MS_e}{r} + \frac{MS_{gxe} - MS_e}{r * e}}$$

Où σ^2g est la variance génotypique, σ^2p est la variance phénotypique, MSg est le carré moyen du génotype, MS_e est le carré moyen de l'erreur, MS_{gxe} est le carré moyen de l'interaction génotype et environnement, r est le nombre de répétitions et e le nombre d'environnements considérés.

Le ratio de variance expliqué par chaque source de variation (G , E et GxE) a été calculé en rapportant la somme des carrés de chacune des sources sur la somme totale des carrés.

Pour le rendement grain, l'interaction génotype et environnement (GxE) a été partitionnée par le modèle “AMMI” en utilisant le logiciel R (version 3.2.4) dans R Studio. L'indice de stabilité “AWAI” (“AMMI Wide Adaptation Index”) a été calculé à l'aide de la formule suivante :

$$AWAI = \sum_i s_i * |PC_i|$$

Où i est le nombre d'axes principaux significatifs déterminés par le test classique F de Gollob dans R Studio correspondant à 4 axes dans ce cas spécifique, s_i est le pourcentage de la variance GxE totale expliquée par chaque axe, et PC est la valeur absolue de l'axe. Les valeurs de l'indice “AWAI” proches de ‘0’ sont obtenues par les germoplasmes les plus adaptés et plus stables (Bassi et Sanchez-Garcia, 2017). Un indice de performance a été généré en sélectionnant simultanément le tiers supérieur des génotypes basé sur la stabilité (“AWAI”) et le tiers supérieur

des génotypes basé sur le rendement moyen ("BLUE"). Les génotypes répondant aux deux critères ont été sélectionnés comme les plus adaptés dans la vallée du fleuve Sénégal.

III. Résultats

1. Evolution de la température dans les stations expérimentales

Les températures dans la vallée du Sénégal varient selon les sites et les saisons avec des températures beaucoup plus chaudes au cours de la saison 2015-16 (**Figure 7**) surtout durant la période de l'épiaison-floraison. Le semis a été fait à Fanaye le 6 Décembre 2014 (FAN15), le 17 Décembre 2015 (FAN16) et le 24 décembre 2016 (FAN17). Par contre le semis a eu lieu à Kaédi le 3 Décembre 2014 (KED15), le 10 Décembre 2015 (KED16) et le 18 Décembre 2016 (KED17). Le retard du semis au niveau des sites est dû à la récolte tardive des rizières.

Pendant toutes les saisons de culture à Fanaye, les températures moyennes minimales ont oscillé entre 14 °C et 18 °C, tandis qu'à Kaédi, les températures minimales descendaient rarement en dessous de 22 °C. Les températures maximales oscillaient entre 30 °C et 33 °C à FAN15, tandis qu'elles atteignent entre 34 °C et 37 °C à FAN16 et FAN17. A KED16, les températures maximales restent constantes entre 33 °C et 35 °C avec des pics de 37 °C pendant la période de remplissage des grains à KED17. Les données des températures pour KED15 n'ont pas pu être enregistrées en raison de l'indisponibilité d'une station météo à ce moment-là.

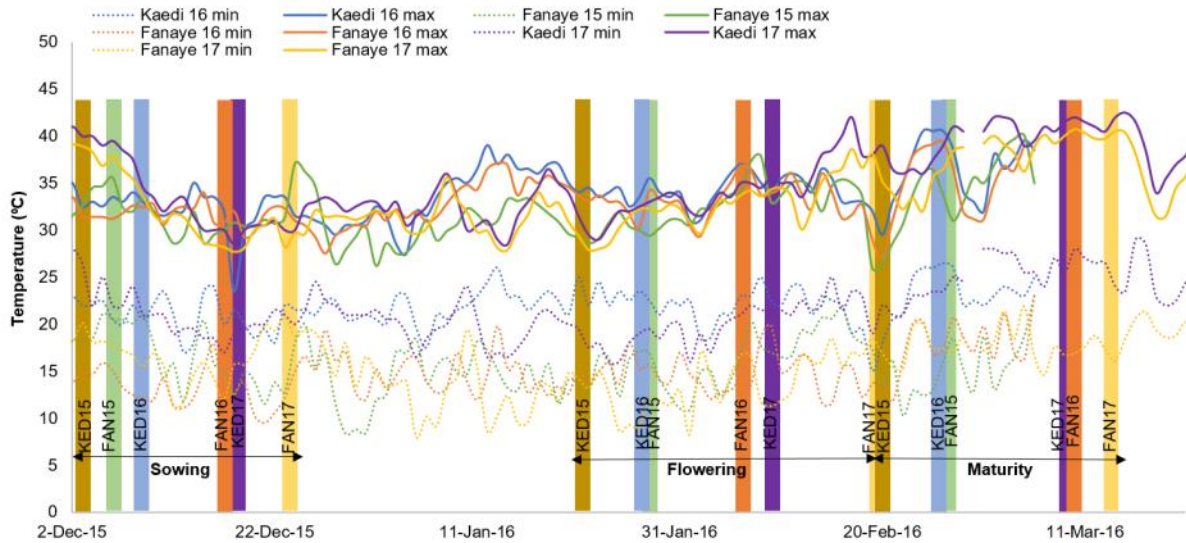


Figure 7.Températures maximales et minimales au cours des saisons 2014-15, 2015-16 et 2016-17 à Fanaye et Kaedi.

Des indications sur la date de semis (“Sowing”), de l’épiaison (“Flowering”) et de la maturité sont données. Les données des températures pour Kaedi 2014-15 ne sont pas disponibles

2. Effet des caractères phénologiques

L'ANOVA (**Tableau 3, Annexe 1.1 et Annexe 1.2**) pour la date d’épiaison (DtH) et la hauteur de la plante(PLH) a révélé des effets statistiquement significatifs ($p < 0,01$) des environnements (E), des génotypes (G) et l’interaction ($G \times E$). La moyenne générale de l’épiaison pour les 4 environnements combinés des deux premières saisons est de 52 jours avec un coefficient de variation (CV) expérimental faible (2%). Par contre la moyenne est de 56 jours avec un CV de 1,6% pour la saison 2016-2017. La variation de la date d’épiaison due aux facteurs environnementaux est de 33,7%, alors que celle due aux facteurs génétiques est un peu plus importante (35,8%) et l’interaction entre les deux sources de variation ($G \times E$) explique seulement 20% de la variation totale. L’héritabilité au sens large (H^2) de l’épiaison a été mesurée à 0,85 (**Tableau 3**). La moyenne globale de la hauteur des plantes dans les 4 environnements est de 72 cm et son CV 4%. Les facteurs environnementaux ne sont responsables que de 41,0% de la

variation, les facteurs génotypiques et l'interaction $G \times E$ représentent respectivement 30,1% et 20,7%, avec l'héritabilité au sens large de 0,84. L'ANOVA (**Tableau 4 et Annexe 1.7**) de la maturité (DtM) a révélé une part statistiquement significative ($p < 0,05$ à FAN16 et $p < 0,01$ à KED16, FAN17 et KED17) pour les génotypes (G). La moyenne de la date de maturité dans les deux environnements (FAN16 et KED16) est de 80 jours avec un CV de 1,1% alors qu'elle est de 86 jours dans l'expérimentation de «validation» avec un CV de 1,3%.

Tableau 3. . Analyse combinée de la variance des caractères dans les deux sites et saisons.

SOV	df	DTH		PLH		GY		TKW		HI		Biom	
		<i>P</i>	% var.	<i>P</i>	% var.	<i>p</i>	% var.	<i>P</i>	% var.	<i>P</i>	% var.	<i>p</i>	% var.
E	3	(0.001)	33.70	(0.001)	41.00	(0.001)	77.70	(0.001)	57.77	(0.001)	66.39	(0.001)	59.11
G	23	(0.001)	35.78	(0.001)	30.06	(0.001)	7.29	(0.001)	23.20	(0.001)	8.61	(0.001)	14.22
G×E	69	(0.001)	19.95	(0.001)	20.70	(0.001)	12.63	(0.001)	11.43	(0.001)	17.16	(0.001)	17.84
<i>PC1^a</i>	25	(0.001)	52.95	(0.001)	58.68	(0.001)	83.48	(0.001)	64.87	(0.001)	66.01	(0.001)	62.76
<i>PC2^a</i>	23	(0.001)	34.41	(0.001)	34.77	(0.01)	11.32	(0.05)	28.72	(0.01)	25.88	(0.01)	27.03
<i>PC3^a</i>	21		12.64		6.55		5.20		6.41		8.11		10.21
Error	96		10.57		8.25		2.39		7.60		7.84		8.82
<i>H²</i>		0.85		0.84		0.77		0.84		0.59		0.70	

Note. SOV, source de variation ; *df*, degrés de liberté ; *E*, environnements ; *G*, génotypes ; *PC*, composantes principales de $G \times E$ du modèle AMMI ; *DtH*, date de l'épiaison ; *PLH*, hauteur de la plante ; *GY*, rendement grain ; *TKW*, poids de mille grains ; *HI*, indice de récolte ; *Biom*, biomasse.

a, partitionnement du $G \times E$; *P*, signification ; *H²*, héritabilité

Tableau 4. Analyse de la variance des caractères dans les deux sites au cours de la saison 2015-16.

SOV	df	Fanaye 2015-16 (FAN16)				Kaedi 2015-16 (KED16)										
		DtM		GFP		Spk m ⁻²		Gr spk ⁻¹								
		<i>P</i>	% var.	<i>P</i>	% var.	<i>P</i>	% var.	<i>p</i>	% var.							
G	23	(0.05)	86	81	(0.05)	86	(0.01)	89	(0.01)	95	77	(0.01)	90	(0.01)	94	
Error	96		14	19		14		11		5	23		10		6	
<i>H²</i>		0.54		0.40		0.55		0.65		0.82		0.32		0.66		0.80

Note. SOV, source de variation ; *df*, degrés de liberté ; *G*, génotypes ; *DtM*, date de maturité ; *GFP*, période de remplissage de grain ; *Spk m⁻²*, nombre d'épis par mètre carré ; *Gr spk⁻¹*, nombre de grains par épi ; *P*, signification ; *H²*, héritabilité.

3. Caractères agronomiques associés au rendement grain

L'analyse de variance pour le rendement grain et le poids de mille grains a montré des différences significatives ($p < 0,01$) au niveau des environnements, des génotypes (G) et leur interaction ($G \times E$). Le rendement (GY) moyen dans les quatre environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16) est de 2484 kg ha^{-1} et le CV est de 9,6%, alors qu'il est de 3078 kg ha^{-1} pour l'essai de «validation» en 2016-17 avec un CV de 15,5%. Les facteurs environnementaux expliquent la plus grande partie de la variation (77,7%), que les facteurs génotypiques (7,3%) et l'interaction (12,6%) (**Tableau 3 et Annexe 1.6**). L'héritabilité au sens large du rendement est estimée à 0,77. La variation du rendement des génotypes dans chaque environnement est présentée à la **Figure 8**, tandis que la performance moyenne dans les quatre environnements combinés est présentée dans le **Tableau 1**. A FAN15, le rendement moyen est de 4047 kg ha^{-1} avec un minimum de 2076 kg ha^{-1} et un maximum de 5330 kg ha^{-1} pour le génotype 'Icamoram7'. A FAN16, le rendement moyen a diminué de 60% pour atteindre 1633 kg ha^{-1} , avec un minimum de 1113 et un maximum de 2259 kg ha^{-1} . A KED15, le rendement moyen est de 2492 kg ha^{-1} , avec un minimum de 1748 kg ha^{-1} et un maximum de 3091 kg ha^{-1} obtenu par le même génotype supérieure à FAN15 ('Icamoram7'). A KED16, la moyenne du rendement grain est réduite de 29% (1.771 kg ha^{-1}). La moyenne du rendement dans l'essai de «validation» est de 2871 kg ha^{-1} à FAN17 et de 3286 kg ha^{-1} à KED17.

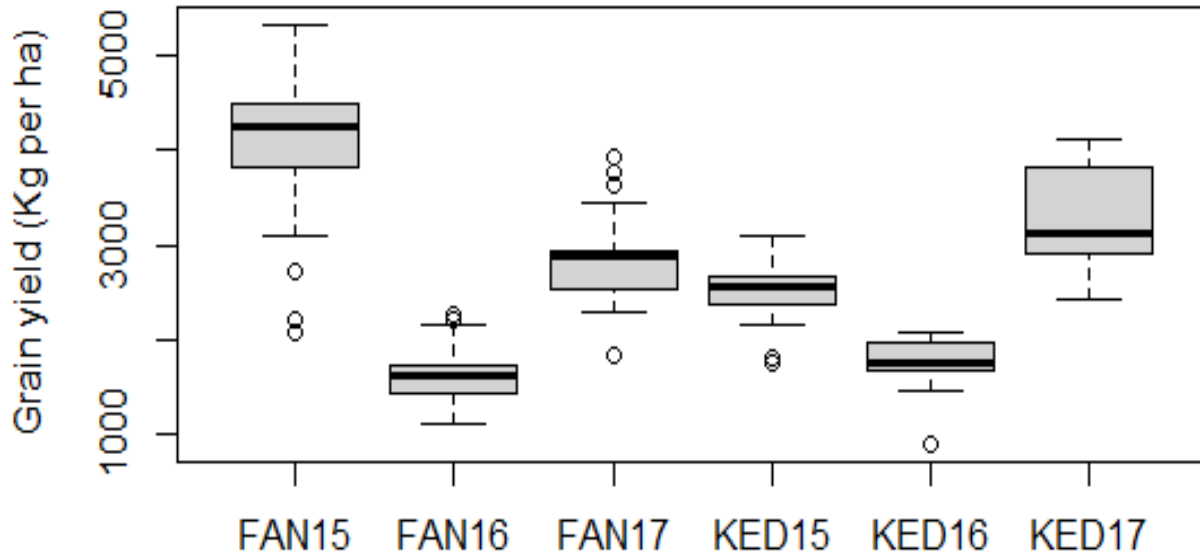


Figure 8. Performance des génotypes en rendement grain dans les deux stations (KED-Kaedi, FAN-Fanaye) au cours des saisons 2014-15 (15), 2015-16 (16) et 2016-17 (17).

Les épaisse lignes horizontales sombres indiquent les moyennes, les boîtes montrent la variation, les moustaches ont la longueur d'un écart-type et les petits cercles vides indiquent les valeurs aberrantes.

L'analyse combinée des performances des génotypes dans les quatre environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16) indique que les génotypes 'Icamoram7', 'Margherita', 'Bani Suf 5', 'DAWRyT118', 'Icavert', 'DAWRyT123', 'DurAM-196' et 'DWAYT217' constituent le tiers supérieur (**Tableau 1**), avec des performances de 6 à 18% supérieures à la moyenne générale. 'DAWRyT118' et 'DAWRyT123' ont eu aussi la meilleure performance dans les essais de "validation". La variation phénotypique a également été observée pour tous les autres caractères liés au rendement grain.

4. Analyse de stabilité

L'analyse de variance a montré une différence significative ($p < 0,01$) de l'interaction $G \times E$ pour tous les caractères agronomiques. Pour le rendement, l'effet de l'interaction $G \times E$ représente 12,6% de la variation totale (**Tableau 3**) et est subdivisé par le model "AMMI" en trois

composantes principales (PC), chacune expliquant respectivement 83,5%, 11,3% et 5,2% de la variation de l'interaction $G \times E$. L'indice de stabilité "AWAI" a été calculé, et les petites valeurs indiquent que les génotypes se rapprochent de tous les axes et sont donc stables. Comme la stabilité peut être également identifiée chez les génotypes à faible rendement, un autre indice de sélection a été utilisé pour combiner la stabilité et le rendement élevé dans un graphique (**Figure 9**). Le tiers supérieur des génotypes sur les deux axes du graphique a été sélectionné. Deux élites de ICARDA ('DAWRyT118' et 'DAWRyT123') et le cultivar Egyptien 'Bani Suef 5' ont été les plus performants et les plus stables dans la vallée du fleuve Sénégal. Les deux élites d'ICARDA ont également montré les meilleures performances dans les essais de "validation".

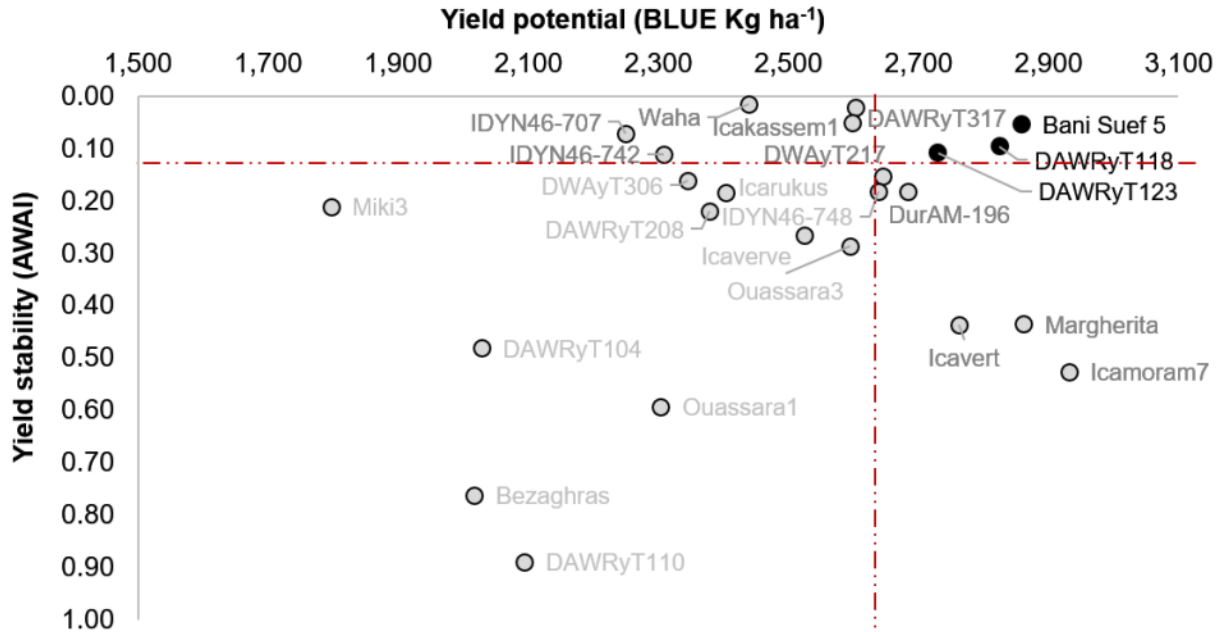


Figure 9. Graphique montrant le potentiel et la stabilité du rendement grain.

Les lignes pointillées correspondent au tiers des génotypes les plus performants pour chaque axe. Les génotypes qui se trouvent dans le carré supérieur à droite sont les meilleurs génotypes les plus stables parmi ceux testés.

5. Corrélations entre les caractères agronomiques

Pour comprendre la stratégie utilisée par les génotypes pour s'adapter aux conditions du bassin du fleuve Sénégal, une matrice de corrélation a été développée pour étudier les corrélations entre les caractères (**Tableau 5**). La date d'épiaison (DtH) est positivement et fortement corrélée à la date de maturité ($r = 0,91$, $p < 0,01$). La hauteur de la plante (PLH) a positivement affecté le poids de mille grains (TKW) et la biomasse ($r = 0,52$, $p < 0,05$ et $r = 0,57$, $p < 0,01$, respectivement) et a été négativement associée à l'indice de récolte ($r = -0,52$, $p < 0,05$). La corrélation négative a également été observée entre la biomasse et l'indice de récolte ($r = -0,44$, $p < 0,05$). Le nombre de grains par épi (Gr.spk^{-1}) et la biomasse sont les seuls caractères positivement corrélés au rendement grain ($r = 0,48$ et $r = 0,49$, respectivement, $p < 0,05$).

Tableau 5. Matrice de corrélations entre les caractères agronomiques.

Traits	DtH	DtM	PLH	Spk m ⁻²	Gr spk ⁻¹	TKW	Biom	GY
DtM	<u>0.91</u>							
PLH	0.23	-0.17						
Spk m ⁻²	-0.23	-0.25	-0.13					
Gr spk ⁻¹	0.34	0.35	0.09	<u>Nv</u>				
TKW	-0.19	-0.19	<u>0.52</u>	-0.28	-0.13			
Biom	0.35	-0.25	<u>0.57</u>	0.25	0.18	-0.03		
GY	0.02	0.13	-0.02	0.27	<u>0.48</u>	-0.17	<u>0.49</u>	
HI	-0.23	0.37	<u>-0.52</u>	-0.04	0.28	-0.22	<u>-0.44</u>	0.20

Note. Valeur seuil de la corrélation de Pearson pour le degré de liberté 23: 0,53 (p <0,01), 0,41 (p <0,05). *DtH*, date d'épiaison; *DtM*, date de maturité; *PLH*, hauteur de la plante; *Spk m⁻²*, épis par m²; *Gr spk⁻¹*, grains par épi; *TKW*, poids des mille grains; *Biom*, biomasse; *GY*, rendement grain; *HI*, indice de récolte; *nv*, corrélation non valide.

Les valeurs soulignées sont soit significatives (soulignées une fois) ou hautement significatives (soulignées deux fois)

Une seconde analyse a été faite pour confirmer l'identification des caractères les plus impliqués dans l'adaptation à la chaleur. Les trois génotypes les plus performants ("Top") et les trois les moins performants ("Worst") de chaque environnement ont été distingués et comparés pour leurs performances en fonction des caractères dans chaque environnement (**Tableau 6**). Le rendement moyen est significativement différent entre les deux groupes au niveau de tous les environnements. Les deux groupes ont présenté des différences significatives pour la fertilité des épis et la biomasse dans deux environnements de l'expérimentation de "découverte" et dans l'un des deux sites de l'expérimentation de "validation". Alors que la hauteur de la plante et l'indice de récolte n'ont montré des différences significatives que dans un seul environnement. Tous les autres caractères n'ont pas montré de différences significatives entre les deux groupes au cours

des deux premières saisons. Cependant, dans les essais de «validation» en 2016-17, la date d'épiaison et de maturité ont montré des différences significatives entre les deux groupes au niveau des deux sites.

Tableau 6. Identification des caractères impliqués dans l'adaptation au stress thermique dans le bassin du fleuve Sénégal.

Traits	Fanaye 2014-15			Kaedi 2014-15			Fanaye 2015-16					
	LSD	Top	Worst	LSD	Top	Worst	LSD	Top	Worst			
GY	673	5,176	*	2,337	383	2,934	*	1,900	487	2,242	*	1,116
DtH	2	54		52	2	51		51	2	53		52
DtM	2	83		81
PLH	7	72		76	5	63		68	6	78		75
Spk m ⁻²	63	352		330
Gr/spk	4	14	*	8
TKW	4	43		44	3	34		35	5	43		44
Biom	1,350	10,241	*	8,422	969	7,405		6,719	2,668	7,801		6,179
HI	7	51		51	6	40	*	31	12	28		20
Traits	Kaedi 2015-16			Fanaye 2016-17			Kaedi 2016-17					
	LSD	Top	Worst	LSD	Top	Worst	LSD	Top	Worst			
GY	415	2,069	*	1,280	1,310	3,776	*	2,179	529	4,080	*	2,565
DtH	3	51		49	2	59	*	63		56	*	52
DtM	1	80		80	3	89	*	93	2	84	*	82
PLH	5	65	*	59	6	77		76	8	68		65
Spk m ⁻²	73	314		252	114	325		342	66	370		319
Gr/spk	3	19	*	15	13	28		19	7	33	*	26
TKW	2	35		34	10	45		37	4	34		32
Biom	1,395	6,189	*	3,339	3,375	10,023		7,884	1,539	9,188	*	6,374
HI	8	35		39	13	38		27	7	45		40

Note. GY, rendement grainier; DtH, date de l'épiaison; DtM, date de maturité; PLH, hauteur de la plante; Spk m⁻², épis par m²; Gr spk⁻¹, grains par épi; TKW, poids de mille grains; Biom, biomasse; HI, indice de récolte. * Plus d'une unité de différence significative de LSD entre les génotypes "Top" et "Worst"

IV. Discussion

1. De nouvelles stations expérimentales pour évaluer la tolérance du blé à la chaleur

Les stations de Fanaye au Sénégal et Kaedi en Mauritanie ont été choisies pour représenter la diversité agro-écologique de la vallée du fleuve Sénégal, avec un accent particulier sur le delta et la moyenne vallée, respectivement. Les facteurs environnementaux sont responsables de 77,7% de la variance totale du rendement grain, suggérant que ces deux stations sont suffisamment contrastées pour y mener des essais multi-locaux significatifs pour la tolérance à la chaleur (**Figure 10**).



Figure 10. Parcelles expérimentales utilisées pour les essais de rendement en 2015/16.

A gauche on a la station de Fanaye au Sénégal et à droite celle de Kaedi, en Mauritanie

Les trois saisons utilisées, 2014-2015, 2015-2016 et 2016-2017 ont présenté de nettes différences de températures durant la phase de l'épiason, principalement en raison du retard du

semis. En effet, le rendement à FAN16 et à KED16 était respectivement de 60% et 29% inférieur comparé à la saison de 2014-2015 pour les mêmes sites. A FAN16, le germoplasme a été exposé aux températures les plus élevées (37 °C) pendant la période de l'épiaison, ce qui a entraîné une forte baisse de productivité. Le semis de la saison suivante (FAN17) a aussi été retardé, mais une baisse de température à 34 °C est notée au moment de l'épiaison, ce qui a fait passer le rendement moyen à près du double de ce qui a été obtenu à FAN16. Ce résultat montre les pertes de rendement qu'une augmentation de 3 °C seulement peut entraîner sur la productivité du blé dur quand elle survient surtout au moment de l'épiaison-floraison.

2. Sélection de génotypes tolérants à la chaleur

Les deux stations au cours des deux premières saisons ont montré une interaction génotypes et environnements (GxE) significative ($p < 0,01$) pour le rendement grain, indiquant que les génotypes testés ne répondaient pas de la même manière aux variations de la température et du temps de semis. Cependant, plusieurs génotypes tels que 'DAWRyT118', 'Bani Suef 5' et 'DAWRyT123' sont stables et performants, malgré les variations environnementales. Ces lignées sont parmi les meilleures dans tous les environnements et leur indice de stabilité élevé ("AWAI" $< 0,11$). En particulier, 'DAWRyT118' et 'DAWRyT123' ont également été confirmés comme étant les meilleurs dans les essais de "validation", ce qui indique que ces lignées portent des caractères de tolérance à la chaleur capables de maintenir leur performance dans des conditions stressées. Les deux génotypes sont en fait des lignées sœurs dérivées d'un "top croisement" de deux cultivars les plus réussis du programme blé dur de l'ICARDA ('Om Rabi 5' et 'Cham 1') à *Triticum dicoccoides* collectés dans les environs d'Alep (**Tableau 1**). Zaim et al. (2017) ont déjà décrit l'importance de l'utilisation de *T. dicoccoides* dans l'amélioration des élites du blé dur et ont identifié 'DAWRyT118' comme étant la meilleure lignée dans les sites les plus exposés à la

sécheresse en Afrique du Nord, avec une forte résistance aux maladies et une bonne qualité industrielle. Par conséquent, leur utilisation dans les systèmes de croisement par les sélectionneurs de blé dur visant la tolérance à la chaleur est fortement conseillée.

3. Caractères à cibler pour améliorer la tolérance du blé dur à la chaleur

Le stress thermique a de nombreux effets néfastes sur le blé à ses différents stades de croissance. Les caractères phénologiques (épiaison et maturité) sont corrélés entre eux, mais n'affectent pas le rendement grain. De plus, il n'y a pas eu de différence significative entre les lignées supérieures ("Top") et les moins performants ("Worst") pour les caractères phénologiques au cours des deux premières saisons. Seule l'expérimentation de "validation" a montré une différences phénologique significative entre les deux groupes. Cela suggérerait que soit la phénologie n'est pas un caractère déterminant dans la tolérance à la chaleur, quand les températures sont constamment élevées tout au long du cycle de croissance, comme indiqué précédemment par Hossain et al. (2012). Ou plus probablement, la différence dans les résultats pourrait être due à une variation limitée des caractères phénologiques entre les génotypes de l'expérimentation de "découverte", alors qu'elle était importante dans celle de "validation". Par conséquent, la phénologie représenterait plutôt un caractère qui doit être d'abord fixé par la sélection afin d'identifier ensuite des caractères supplémentaires pour la tolérance à la chaleur.

Les températures élevées raccourcissent également la phase de tallage, ce qui se traduit par un mauvais établissement des talles fertiles (Baldy, 1984). En outre, lorsque la chaleur se produit au moment de la floraison, elle peut réduire la viabilité du pollen et la fécondation pendant la formation du pollen (Barlow et al., 2015, Draeger et Moore, 2017). Pendant la période de remplissage du grain, le stress thermique réduit la taille des grains et leur poids (Dias et Lidon

2009). Par conséquent, toutes ces composantes de rendement semblent intéressantes pour améliorer la tolérance à la chaleur.

La fertilité des épis et la biomasse ont montré une corrélation positive avec le rendement grain, et ont également montré une différence significative entre les génotypes supérieurs (“Top”) et moins performants (“Worst”) aussi bien dans les environnements de l’expérimentation de “découverte” que de “validation”. Ceci est en accord avec des résultats antérieurs qui ont également montré que la biomasse joue un rôle décisif en faveur du rendement grain (Mekhlouf et Bouzerzour, 2000; Abbassene et al., 1997; Masoni et al., 2007; Bahlouli et al., 2008). FAN16 est l’environnement le plus stressé pendant la phase d’épiaison, et la fertilité des épis a été identifiée comme le seul caractère qui a présenté une différence significative entre les génotypes des deux groupes à cet endroit. Par conséquent, la capacité des meilleurs génotypes à maintenir une bonne fertilité des épis (Gr.spk^{-1}) sous la chaleur intense a entraîné une meilleure formation des graines et, finalement, des rendements plus élevés. Ceci est en accord avec Barnabas et al. (2008) et Hatfield et Prueger (2015), qui ont trouvé que la fécondation est l’une des phases les plus sensibles à la chaleur. La fertilité des épis (Gr.spk^{-1}) représente donc un caractère le plus attrayant pour améliorer la tolérance à la chaleur. Les génotypes 'DAWRyT118' et 'DAWRyT123' ont été sélectionnés pour leurs performances et leur stabilité. Leur stratégie d’adaptation repose en fait principalement sur la capacité de maintenir une fertilité élevée des épis quelles que soient les températures, et de produire plus de biomasse tôt dans le cycle. Conformément, *T. dicoccoides* a déjà été apprécié par d’autres auteurs pour sa capacité à produire une biomasse importante ainsi que pour la fertilité de ses épis (Merchuk-Ovnat et al 2016a,b; Merchuk-Ovnat et al., 2017). Il n’est donc pas surprenant que les deux génotypes qui en dérivent conservent ces traits positifs et les utilisent pour maximiser la tolérance à la chaleur.

V. Conclusion

Les résultats présentés ici suggèrent que la vallée du fleuve Sénégal offre des conditions appropriées pour tester la tolérance du blé à la chaleur. Les trois génotypes identifiés comme stables et performants dans ces conditions ('DAWRyT118', 'DAWRyT123' et 'Bani Suf 5') ont montré une bonne tolérance à la chaleur grâce à la production de la biomasse importante et au maintien de la fertilité des épis. Les sélectionneurs ciblant l'amélioration variétale pour cette région ou des régions similaires devraient alors se concentrer sur ces caractères, et éventuellement les combiner avec un meilleur indice de récolte. Le bassin du fleuve Sénégal est considéré comme une zone importante pour apporter la stabilité sociale et la sécurité alimentaire en Afrique subsaharienne. Nos résultats indiquent que le blé dur est un substitut approprié à la monoculture du riz et peut être utilisé pour exploiter les rizières laissées en jachère pendant la saison froide. La zone d'expansion possible de la culture du blé dans la vallée du fleuve Sénégal correspond à 120000 ha actuellement cultivés en riz. En multipliant cette superficie par le rendement moyen de 3 t ha⁻¹ des trois meilleures variétés, il est possible de produire 360000 tonnes de blé dur en Afrique subsaharienne, ce qui pourrait avoir un impact réel sur la vie des populations.

CHAPITRE III
IDENTIFICATION DES REGIONS GENETIQUES
CONTRÖLANT LA TOLERANCE DU BLE DUR A LA
CHALEUR

Ce chapitre traite les résultats de trois articles dont deux déjà publiés dans les revues «*Frontiers in Plant Science*» et «*Agriculture*», et le troisième article est soumis dans la revue «*Journal of Agronomy and Crop Science*». Ces résultats ont abouti à un nouveau projet intitulé «**Genomic prediction to deliver heat tolerant wheat to the Senegal River basin**» et ont permis son financement. Ce projet va simplement être la phase II de notre étude et vise à livrer par le biais des approches avancées de la sélection des variétés de blé dur à rendement élevé et tolérantes à la chaleur

Articles publiés:

- 1) Kabbaj H, **Sall AT**, Al-Abdallat A, Geleta M, Amri A, Filali-Maltouf A, Belkadi B, Ortiz R and Bassi FM (2017). **Genetic Diversity within a Global Panel of Durum Wheat (*Triticum durum*) Landraces and Modern Germplasm Reveals the History of Alleles Exchange**. *Front. Plant Sci.* 8:1277. doi: 10.3389/fpls.2017.01277

http://www.frontiersin.org/Crop_Science_and_Horticulture/10.3389/fpls.2017.01277/abstract

- 2) **Sall, A.T.** , Bassi,F.M., Cisse, M., Gueye, H., Ndoeye, I., Filali-Maltouf, A., & Ortiz, R. (2018). **Durum Wheat Breeding: In the Heat of the Senegal River**. *Agriculture*, 8, 99. doi:10.3390/agriculture8070099

<http://www.mdpi.com/2077-0472/8/7/99/pdf>

Article soumis:

Sall AT, Kabbaj H, Gueye H, Cisse M, M. Sanchez-Garcia, Ndoeye I, Al-Abdallat A, Belkadi B, Filali-Maltouf A, Nachit M, Amri A, M Baum, Ortiz R, FM Bassi . **Genetic regions controlling heat tolerance in durum wheat grown along the Senegal River**. Soumis dans la revue «*Journal of Agronomy and Crop Science*»

CHAPITRE III. IDENTIFICATION DES REGIONS GENETIQUES CONTRÖLANT LA TOLERANCE DU BLE DUR A LA CHALEUR

I.Introduction

Le blé dur est une culture de base en Afrique du Nord et en Asie occidentale (Elias et Manthey, 2005). En raison de sa nature industrielle, le blé dur s'impose actuellement en Afrique Sub-Saharienne comme moyen stratégique pour la réduction de la pauvreté et la sécurité alimentaire. Cependant la production du blé dur en Afrique Sub-Saharienne est limitée par la chaleur extrême et d'autres effets néfastes du changement climatique. On estime que, face aux tendances actuelles du réchauffement climatique en Afrique sub-saharienne, la production de céréales majeures pourrait décliner jusqu'à 20 % d'ici le milieu du siècle (Schlenker et Lobell, 2010). Les pauvres dont la subsistance dépend de l'agriculture seront affectés de manière disproportionnée (Banque mondiale, 2007).

Pour faire face à ce fléau il est impératif de travailler sur l'adaptation de l'agriculture au changement climatique. Le rôle de l'améliorateur végétal dans ce sens est de développer des cultivars tolérants capables de maintenir leur performance. Cela nécessite d'abord la connaissance du déterminisme génétique de la réponse adaptative des cultures puis l'introgession de ces régions chromosomiques dans des cultivars supérieurs.

La cartographie d'association est un outil précieux pour localiser le contrôle génétique des caractères à hérédité complexe comme le rendement grain (Cossa et al., 2007; McIntyre et al., 2010; Maccaferri et al., 2011). Dans le blé, des études d'association pour le rendement, la résistance aux maladies et la qualité du pain se sont déjà révélées utiles pour étudier les caractères complexes (Cossa et al., 2007; Charmet et al., 2009; Rehman-Arif et al., 2012). De nombreux

QTL ont été identifiés pour la tolérance à plusieurs stress abiotiques (Langridge et al., 2006). Dans le blé dur, des QTL pour la tolérance à la chaleur ont été identifiés sur les chromosomes 1B, 2B, 3A, 3B, 5A, 5B, 7A et 7B (Mohammadi et al., 2008b; Awlachev et al., 2016). La cartographie d'association sur le germoplasme de blé dur (la collection "IDuWUE") a révélé l'influence de plusieurs régions chromosomiques sur la variabilité des caractères adaptatifs et sensibles à la sécheresse tels que la date d'épiaison (DtH), la hauteur des plantes (PLH), le poids de mille grains (TKW) et les composantes de rendement (Maccaferri et al., 2011). Cependant, la variabilité génétique limitée et la taille de la population de la collection "IDuWUE" et la faible couverture des marqueurs du génome ont empêché l'utilisation de ces allèles à grande échelle dans un programme de sélection.

Récemment, une importante collection de germoplasme de blé dur, composée de cultivars, de lignées élités et de variétés traditionnelles, a été assemblée par le Centre international de recherche agricole dans les zones arides (Kabbaj et al., 2017). Ce panel renferme une diversité génétique importante et essentielle pour identifier des loci associés aux différents caractères agronomiques de tolérance à la chaleur tels que la date d'épiaison, la hauteur de la plante, le poids de mille grains, le rendement grain et ses composantes. Cette collection a été évaluée dans la vallée du fleuve Sénégal, où les températures maximales restent supérieures à 30 ° C pendant la saison froide. Le but de cette étude est d'évaluer la réponse du blé dur à la chaleur et d'identifier les régions chromosomiques contrôlant la tolérance à la chaleur dans le germoplasme du blé dur.

II. Matériel et méthodes

1. Matériel végétal et structure de la collection

Le matériel comprend 288 cultivars modernes et 96 variétés traditionnelles, provenant des principaux pays producteurs de blé dur. En effet, le germoplasme provient de 30 pays et de deux grands centres internationaux d'amélioration végétale: Afghanistan, Algérie, Arménie, Australie, Autriche, Açores, Canada, "Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo" (CIMMYT, Mexico), Chine, Mexique, Espagne, Ethiopie, France, Géorgie, Grèce, Centre international de recherche agricole dans les zones arides (ICARDA, Syrie), Inde, Iran, Irak, Italie, Jordanie, Kazakhstan, Maroc, Tunisie, Oman, Pakistan, Russie, Arabie Saoudite, États-Unis, Turquie, Le Yémen et la Serbie (**Figure 11**)

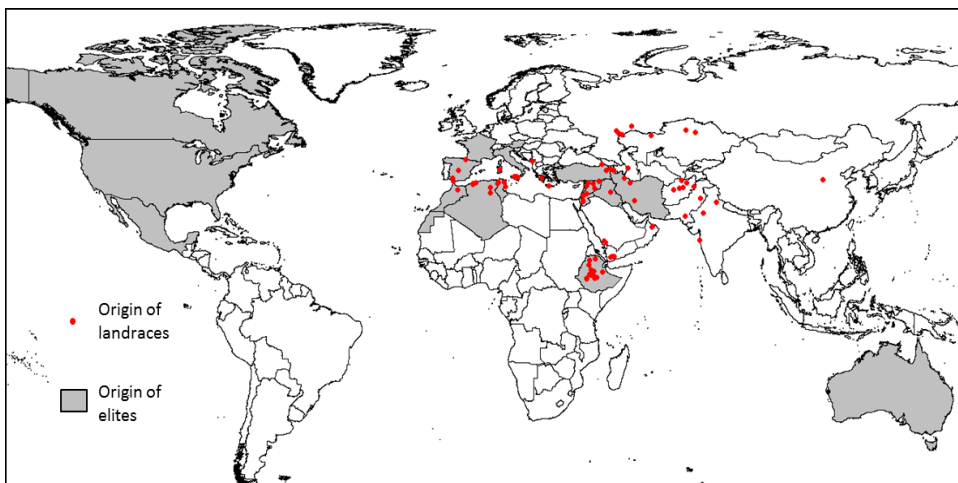


Figure 11. Origine géographique du matériel végétal.

Les points rouges indiquent les sites de collecte des variétés traditionnelles tandis que les parties grises indiquent l'origine des cultivars modernes.

2. Génotypage, structure de la population et déséquilibre de liaison (LD)

Une description complète de la méthodologie du génotypage a déjà été présentée par Kabbaj et al. (2017). Brièvement, la plateforme Axiom 35K a été utilisée pour cribler 370 génotypes de la collection. Au total 7652 marqueurs polymorphiques de haute qualité ayant une fréquence d'allèles mineurs supérieure à 5%, la fréquence des hétérozygotes inférieure à 10% ont été retenus pour l'analyse. Ceux-ci ont été alignés via BLAST au génome de référence de blé tendre disponible (Winfield et al., 2016) avec un seuil d'identité d'appariement de 99%.

La désintégration du déséquilibre de liaison (LD) a été estimée sous forme de corrélations de fréquence allélique au carré (r^2) dans le logiciel TASSEL V 5.0 (Bradbury et al., 2007) et tracée en utilisant le model néandertalien (Jujuman, 2017).

Comme décrit par Kabbaj et al. (2017), une sélection de 500 marqueurs fortement informatifs et régulièrement espacés avec une valeur PIC supérieure à 0,2 a été utilisée pour montrer que ce panel est constitué de 10 sous-populations, dont 4 constituées de variétés traditionnelles: de type *T. abyssinicum*, d'Asie centrale et du Sud, des variétés issues du commerce Méditerranéen et enfin des variétés du Moyen-Orient. Les lignées modernes ont été subdivisées en 6 sous-groupes basés sur le programme de sélection d'origine: ICARDA, CIMMYT, Italie, pays développés, dérivés de "Om Rabi" et échanges de programmes de sélection.

3. Dispositif expérimental, conduite de la culture et mesures des données

Les expérimentations ont été conduites dans deux sites en conditions irriguées: Fanaye, Sénégal (FAN: 16°53 "N; 15°53" O) et Kaedi, Mauritanie (KED: 16°14 "N; 13°46" O) pendant les saisons froides 2014-2015 et 2015-2016. Des informations détaillées sur ces sites et leur capacité de discrimination sont présentées dans l'article de Sall et al. (2018a). Brièvement, les

Chapitre III. Identification des régions génétiques contrôlant la tolérance du blé dur à la chaleur

températures moyenne maximales et minimales à FAN15 (Fanaye, 2015) étaient respectivement de 32 °C et de 15 °C avec des pics de 38 °C, alors qu'à FAN16 (Fanaye, 2016), elles étaient de 34 °C et de 15 °C avec des pics de 40 °C. Cette différence est principalement due au retard de semis de la saison 2016 effectué le 17 décembre alors que la saison précédente le semis était effectué 11 jours plutôt (**Figure 12**). Cependant à KED16 (Kaedi, 2016), la température moyenne minimale était de 22 °C, tandis que la température moyenne maximale était de 34 °C avec un maximum de 41 °C. Les données de températures précises ne sont pas disponibles pour KED15.

L'apport en eau a évolué entre les deux saisons: durant la saison 2014-2015, environ une quantité de 320 mm et 410 mm d'eau a été fourni respectivement à Kaédi et à Fanaye. Alors que pour la saison 2015-2016, on a tenté d'homogénéiser l'eau d'irrigation entre les deux sites avec 360 mm et 380 mm respectivement à Fanaye et à Kaédi. La quantité d'eau d'irrigation fournie a été calculée sur la base de la pression dans les tuyaux, le temps du pompage, divisé par la surface totale à irriguer. Par conséquent, ces valeurs doivent être considérées comme des approximations car l'eau d'irrigation est également perdue dans les canaux et par évaporation.

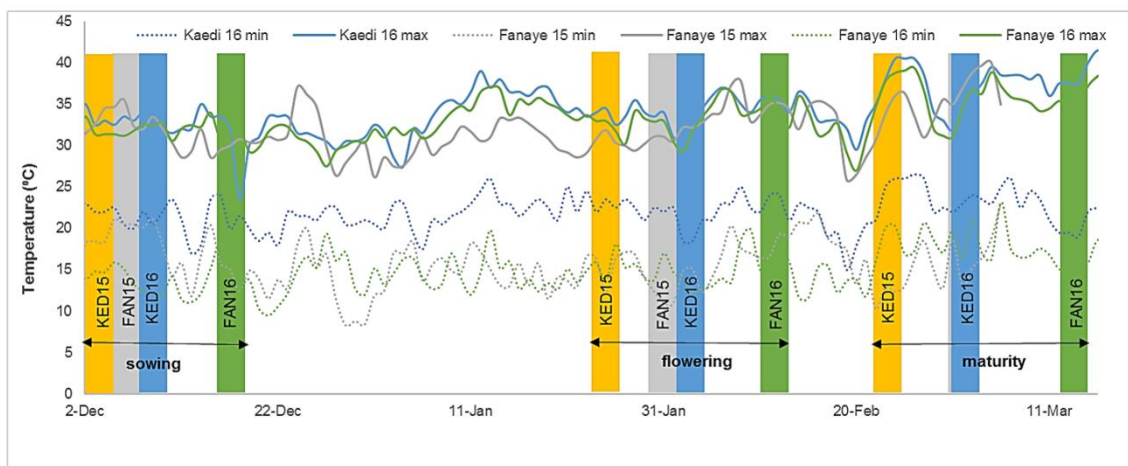


Figure 12. Températures maximales et minimales au cours des saisons 2014-15 et 2015-16 à Fanaye et Kaedi.

Des indications sur la date de semis (Sowing), de l'épiaison (Flowering) et de la maturité sont données. Les données des températures pour Kaedi 2014-15 ne sont pas disponibles

Les 384 génotypes ont été répartis dans un dispositif partiellement répété ("augmented design") de 19 blocs contenant chacun 24 génotypes dont les 4 témoins dans chaque bloc. Les témoins sont 'Omrahi 5', 'Icarasha 2', 'Azeghar2' et 'Waha'. Les unités expérimentales sont des parcelles de 3 m de longueur et 5 lignes espacées de 30 cm ($4,5 \text{ m}^2$) avec une densité de semis de 120 kg ha^{-1} . Les essais ont été fertilisés et gérés selon les pratiques agricoles standard adaptées à chaque endroit, les mauvaises herbes sont contrôlées chimiquement et mécaniquement pour la première saison alors que durant la saison 2015-2016 le contrôle est mécanique.

Les données des caractères phénologiques, des composantes du rendement et le rendement grain (GY) ont été relevées pour tous les génotypes. La date d'épiaison (DtH) est le nombre de jours écoulés entre le semis et le moment où 50% de la parcelle a des épis qui sortent complètement de la feuille paniculaire (stade 59 de l'échelle de Zadoks (Z59) (Zadoks et al.,

1974). Après la maturité physiologique (Z83-87), le nombre d'épis fertiles par mètre carré (Spk.m⁻²) a été compté. La maturité physiologique (DtM) est considérée lorsque 50% des épis sont devenus jaunes (Z91-92). La période de remplissage des grains (GFP) a ensuite été calculé comme étant la différence entre la date d'épiaison et la maturité physiologique. La hauteur de la plante (PLH) a été mesurée en cm du pied de la tige jusqu'au sommet d'un épi représentative à l'exclusion de ses arêtes. Pour chaque unité expérimentale, seules les trois lignes du milieu ont été récoltées pour une surface totale de 2,7 m², séchées et la biomasse aérienne (Biom) pesée avant le battage. Le poids des grains battus a été converti en rendement grain (GY) exprimé en kg ha⁻¹. Le rapport entre le rendement grain et la biomasse représente l'indice de récolte (HI). Le poids de mille grains (TKW) a été pesé en grammes et le nombre de grains par mètre carré (Gr.m⁻²) déduit en utilisant le poids des grains récoltés à partir de la surface de 2,7 m² et le poids d'un grain dérivé de la valeur du poids de mille grains, selon la formule:

$$\text{Gr. m}^{-2} = \frac{\text{Poids récolté de la parcelle}}{2.7\text{m}^2 \times \frac{\text{TKW}}{1000}}$$

Le nombre de grains par épi (Gr.spk⁻¹) a été calculé en divisant le nombre de grains déduit par unité de surface par le nombre d'épis décomptés dans la même unité de surface:

$$\text{Gr. spk}^{-1} = \frac{\text{Gr. m}^{-2}}{\text{Spk. m}^{-2}}$$

Les données de la maturité physiologique (DtM), de la durée de remplissage du grain (GFP) et le nombre d'épis par m² ne sont pas disponibles pour la saison 2014-15.

4. Analyses statistiques et étude d'association génomique (GWAS)

Pour chaque environnement, les données des caractères agronomiques ont été analysés avec le logiciel R version 3.2.1 (R Core Team, 2015). La performance moyenne à travers les environnements et l'analyse de variance combinée sont obtenues en utilisant le modèle AMMI (“Additive Main effect and Multiplicative Interaction”) dans le logiciel R version 3.2.1 (R Core Team, 2015). Le diagramme à boîte a été obtenu en utilisant la fonction du diagramme à boîte dans le logiciel R qui divise le germoplasme en six sous-groupes génétiquement distincts. L'héritabilité (H^2) de chaque caractère a été calculée comme expliqué par Sall et al. (2018a) selon la formule:

$$H^2 = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_p} = \frac{\frac{MS_g - MS_e}{r}}{MS_e + \frac{MS_g - MS_e}{r} + \frac{MS_{gxe} - MS_e}{r * e}}$$

où σ^2_g est la variance génotypique, σ^2_p est la variance phénotypique, MS_g est le carré moyen du génotype, MS_e est la moyenne de l'erreur, MS_{gxe} est le carré moyen de l'interaction, r est le nombre de réplifications et e est le nombre d'environnements considérés.

Le rapport de variance représenté par chaque source de variation (G, E et GxE) a été calculé en divisant la somme des carrés de chacune des sources par la somme totale des carrés de l'expérience.

Les coefficients de corrélation phénotypique de Pearson ont été calculés entre la phénologie, le rendement grain et ses composantes.

Des études d'association génomique (“GWAS”) ont été réalisées à l'aide du logiciel TASSEL (“Trait Analysis by aSSociation, Evolution and Linkage”) version 5 (Bradbury et al., 2007) en utilisant 11 traits agronomiques des génotypes modernes de blé dur et 7652 marqueurs SNP

polymorphes. La signification des associations marqueur-trait phénotypique a été testée avec le modèle linéaire mixte (MLM) incluant les coefficients de structure de la population (Q) et la matrice de parenté (K). Le “GWAS” a été réalisée pour tous les caractères en considérant la date d'épiaison comme covariable aussi bien pour chaque environnement individuel que pour l'ensemble des environnements combinés afin d'éliminer son effet confusionnel sur les autres caractères. Les associations marqueur-trait (MTAs) sont considérées significatives si elles dépassent le seuil GWAS de $-\log_{10}(p) = 3$ (Sukumaran et al., 2018). Les loci à caractère quantitative (QTL) ont été déterminés en considérant des intervalles d'environ 50 000 000 à 150 000 000 paires de bases (pb) au maximum basé sur le taux du déséquilibre de liaison, et en regardant la variation du LOD ($-\log_{10}(p)$), ou les changements drastiques dans les association marqueurs-trait/environnements pour déterminer la limite de chaque QTL. Les QTL sont considérés comme stables lorsqu'ils renferment des MTAs détectés dans au moins trois différents environnements ou dans deux environnements mais associés avec plus de trois caractères agronomiques.

III. Résultats:

1. Polymorphisme des marqueurs et décroissance du déséquilibre de liaison (LD)

Le génotypage de la collection a été fait avec 35143 marqueurs SNP, dont 8173 (24%) de haute qualité et polymorphiques. Au total 7652 marqueurs polymorphiques de haute qualité avec la fréquence de l'allèle mineur supérieure à 5%, la fréquence des hétérozygotes inférieure à 10% ont été retenus pour l'analyse. La décroissance du déséquilibre de liaison au sein des 14 chromosomes de blé dur a été estimée en utilisant des combinaisons par paires de 3404

marqueurs SNP. La valeur de désintégration du LD est de 51,3 Mbp au seuil LD $r^2 = 0,2$, avec un LD élevé ($r^2 > 0,8$) qui décroît rapidement au-delà de la distance de 1 Mbp (**Figure 13**).

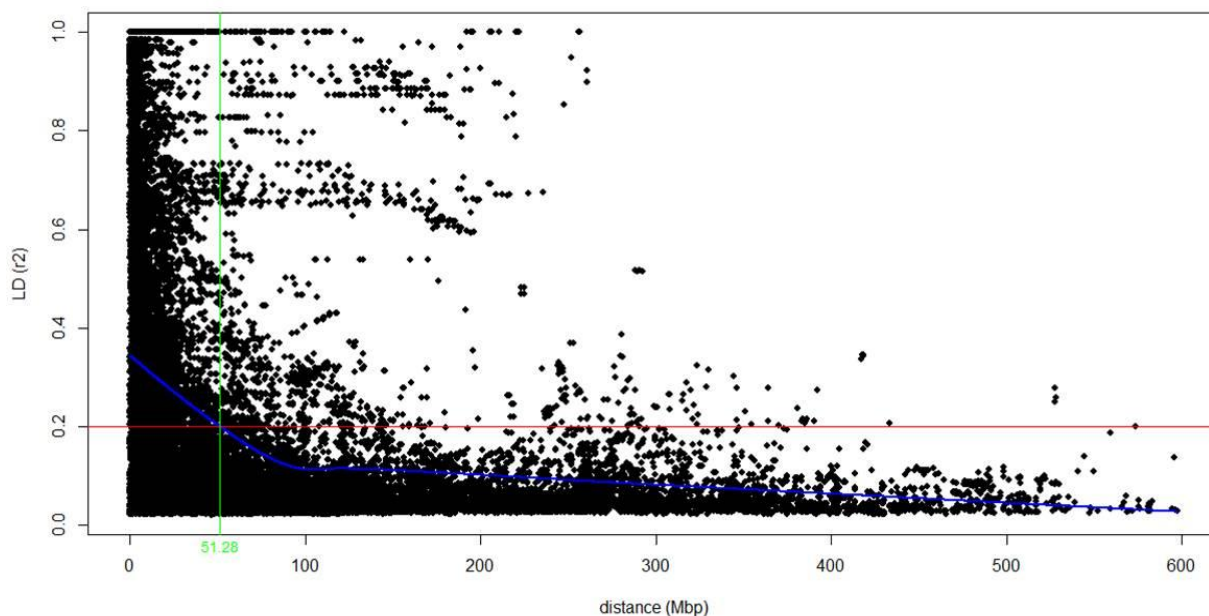


Figure 13. Décroissance moyenne du déséquilibre de liaison (LD r^2) à l'échelle du génome sur les distances génétiques (Mbp).

La courbe bleue représente le modèle adapté à la désintégration LD. La ligne verte représente l'intervalle de confiance de 51,26 (Mbp) pour les régions de loci à trait quantitatif dans lequel LD $r^2 = 0,2$, au-delà duquel le LD est probablement due à une liaison.

2. Variation phénotypique des caractères agronomiques

L'ensemble des 384 génotypes de blé dur ont été évalués durant la saison 2014-2015 pour la réponse à la chaleur des différents caractères agronomiques tels que DtH, PLH, TKW et GY. Malheureusement, aucune des variétés traditionnelles n'a pu terminer son cycle de développement dans la durée de l'expérimentation, et n'a donc pas pu produire de grains. De même, certaines lignées modernes originaires du nord de l'Europe ou du Canada n'ont pas atteint

la maturité en raison des exigences de vernalisation ou de photopériodisme. Par conséquent, seules les 224 lignées modernes qui présentaient une phénologie acceptable ont été reconduites à la saison suivante (2015-2016).

L'analyse de variance combinée a montré une variation phénotypique hautement significative entre les génotypes, les environnements et leur interaction (**Tableau 7**) pour tous les caractères mesurés dans les quatre environnements (DtH, PLH, TKW, GY, Biom et HI). L'héritabilité pour le GY est de 0,47, alors que elle est de 0,82, 0,52 et 0,43 pour DtH, TKW et PLH, respectivement. La Biom et le HI ont l'héritabilité la plus faible: 0,17 et 0,37, respectivement.

Tableau 7. Analyse de variance combinée pour les différents caractères agronomiques.

Traits	MSg	MSe	MSgxe	H ²
GY	1263893***	344471841***	673841***	0.47
DtH	76***	1794***	14***	0.82
PLH	105***	9915***	60***	0.43
TKW	77***	3659***	37***	0.52
Biom	20246949***	1469491352***	16734589***	0.17
HI	87***	39829***	55***	0.37

Note. MS, carré moyen; g, génotype; e, environnement; gxe, interaction génotype et environnement; H², héritabilité; GY, rendement grain; DtH, date d'épiaison; PLH, hauteur de la plante; TKW, poids de 1000 grains; Biom, biomasse; HI, indice de récolte; *** signification à $p < 0,001$.

Les performances de rendement grain varient entre un minimum de 639 kg ha⁻¹ et un maximum de 5822 kg ha⁻¹ à FAN15. La plus faible moyenne du rendement grain par environnement (1918 kg ha⁻¹) est obtenue à FAN16. Le rendement moyen pour les quatre environnements combinés est de 2726 kg ha⁻¹, et les lignées les plus productives sont 'Berghouata1', 'Icambel' et 'Margherita 2' avec des rendements de 3943, 3637 et 3522 kg ha⁻¹, respectivement (**Tableau 8**).

Tableau 8. Performances des 10 meilleures lignées exposées à la chaleur de la vallée du fleuve Sénégal, dans deux sites pendant deux saisons.

Nom	Groupe	Pedigree	Rendement (kg ha ⁻¹)	Stabilité (AWAI)	Epiaison (jours)	1000-grains (gr)
Berghouata1	ICARDA	Ter1//Mrf1/Stj2	3943	5.00	50	38
Icambel	ICARDA	Mrb3/Mna1//Ter1/3/IcamorTA0459/Ammar7/4/Beltagy2	3637	2.46	53	40
Margherita2	ICARDA	Terbol975/Gerufel2	3522	4.24	52	35
Aghrammar	ICARDA	Mgn13/Ainzen1//Ammar1	3415	2.75	52	37
Ourgh	ICARDA	D67GTA/2/BOYERO/BIT//MEXICALI	3336	2.08	51	37
Icavicre	ICARDA	IcamorTA0468/6/21563/AA//Fg/3/D68102A2A1A/4/Vitron/5/Bcr	3336	4.42	50	39
IDuWUE-024	CIMMYT	GS/CRA//SBA81/3/HO/MEXI1/5/MEMO/6/2 *	3288	3.87	53	36
Italo	Developed	Cross Italian × Turkish	3275	3.74	55	38
Kunmiki	ICARDA	Mor1F38//Berch1/Kund1149/3/Bicredera1/Miki	3257	4.78	50	39
Ouassara1	ICARDA	Ouasloukos1/5/Azn1/4/BEZAIZSHF//SD19539/Waha/3/Gdr2	3228	3.07	51	38

Le rétrocroisement est indiqué par un astérisque (*)

Les lignées modernes du panel ont été divisées en six sous-groupes génétiquement différents identifiés par Kabbaj et al. (2017), et la performance moyenne des génotypes dans chaque groupe a été estimée (**Figure 14**). Dans l'ensemble, les performances moyennes des rendements entre les groupes n'ont pas varié de manière significative. Cependant, les lignées appartenant aux groupes CIMMYT et ICARDA ont les rendements les plus élevés.

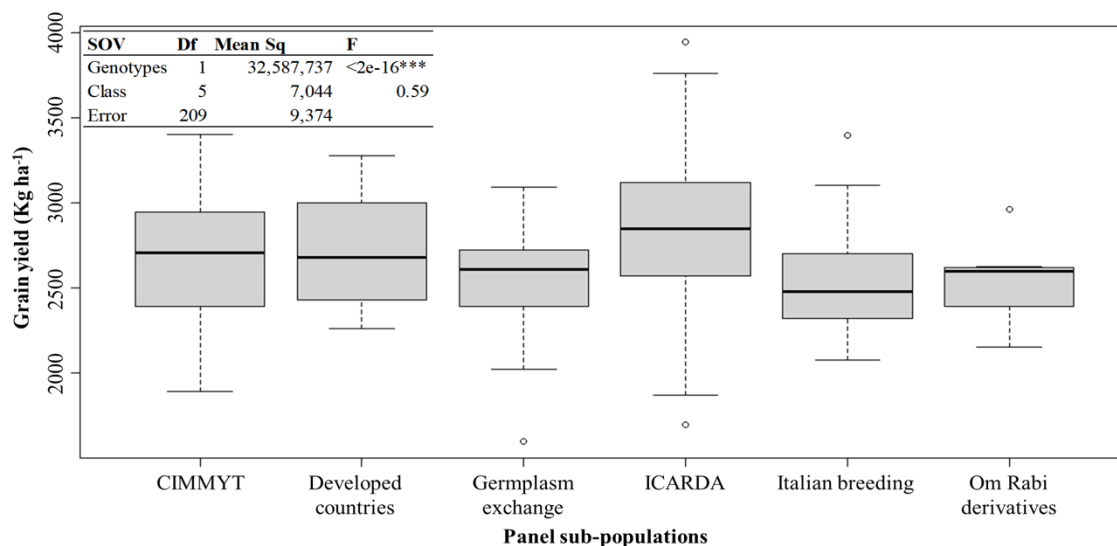


Figure 14. Répartition des rendements en grain entre les différents sous-groupes de cultivars modernes dans le panel de blé dur.

Les épaisses lignes horizontales sombres indiquent les moyennes, la case fournit la variation totale pour les 2e et 3e quartiles, les moustaches ont la longueur d'un écart-type et les cercles vides indiquent des valeurs abérantes. Le tableau ANOVA est rapporté comme référence.

La moyenne de l'épiaison dans la vallée est de 55 jours avec un minimum de 50 jours pour la lignée 'Icavicre' de l'ICARDA et un maximum de 65 jours pour la lignée 'Yawa' de l'Australie (**Figure 15**). Le site mauritanien (KED) est plus sec et plus chaud pendant les deux saisons et a donc l'épiaison plus précoce avec une moyenne de 54 jours, alors que à Fanaye elle est de 56

Chapitre III. Identification des régions génétiques contrôlant la tolérance du blé dur à la chaleur

jours pour les deux saisons. Une large variation a également été observée dans la collection pour le poids de mille grains (TKW) avec un minimum moyen de 29 g pour la lignée 'FIGDRYWET134' et un maximum de 44 g pour la lignée 'Magrou' de ICARDA. Le groupe CIMMYT a en moyenne 34 g pour le TKW, tandis que les groupes dérivés de 'Om Rabi' et ICARDA ont en moyenne 38 g et les trois groupes ont le maximum de 44 g pour le poids de mille grains. Les grains sont plus gros à Fanaye avec une moyenne de 39 g, contrairement à Kaédi où on a la moyenne de 34 g. La variation de la hauteur de la plante (63 à 88 cm) et de la biomasse aérienne (6766 à 16966 kg ha⁻¹) a également été observée dans les différents environnements.

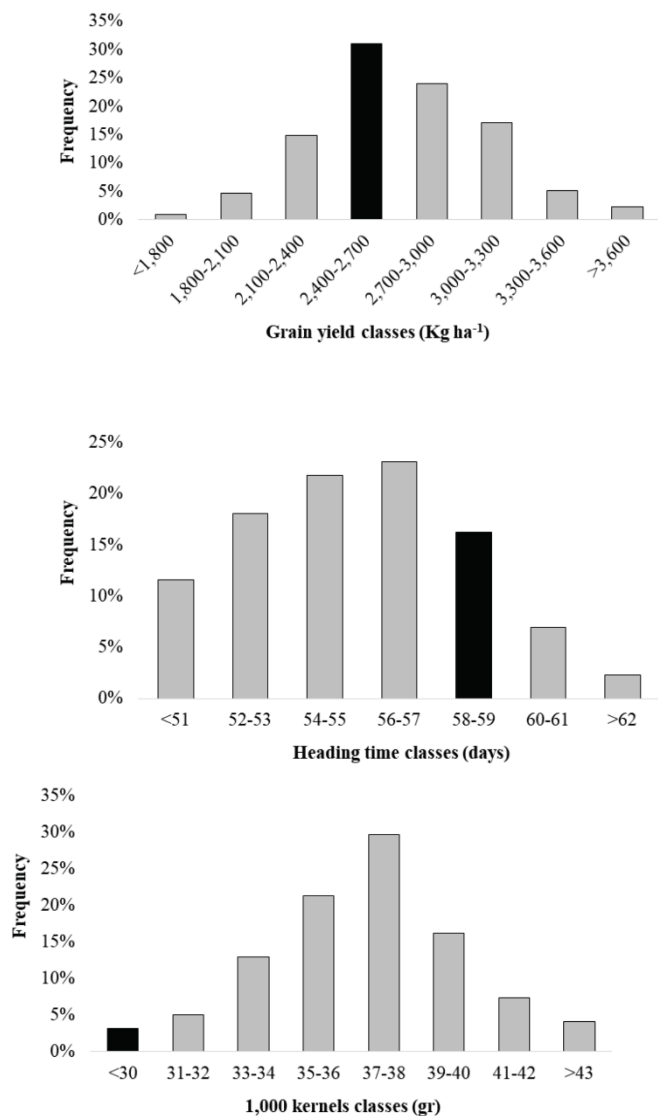


Figure 15. Répartition des performances du panel testé pour trois caractères sur deux sites de la vallée du fleuve Sénégal, pendant deux saisons.

La barre noire indique la classe correspondant à la variété "Karim" disponible dans le marché.

3. Corrélation entre la phénologie, le rendement et ses composantes

L'effet des caractères phénologiques et des composantes de rendement sur le rendement grain a été estimé par une analyse de corrélation (**Tableau 9**) pour comprendre la stratégie d'adaptation au stress thermique. Les caractères phénologiques (DtH, DtM et GFP) n'ont significativement

affecté le rendement grain (GY) que dans l'environnement le plus stressé (FAN16) durant la phase épiaison-floraison. L'épiaison (DtH) et la maturité (DtM) sont négativement corrélés au rendement grain (GY) à un seuil ($p < 0,001$), alors que la durée de remplissage du grain (GFP) est positivement corrélée au rendement grain ($p < 0,001$).

Cependant, la hauteur de la plante (PLH) n'a pas montré d'effet significatif sur le rendement grain dans la vallée du fleuve Sénégal contrairement aux composantes de rendement (TKW, Spk.m⁻², Biom et HI) qui ont eu un effet positif sur le rendement à travers les environnements ($p < 0,001$). L'effet significatif du poids de mille grains (TKW) sur le rendement a été noté uniquement à Fanaye, où on a la plus grande capacité de rétention d'eau. La biomasse (Biom) a impacté positivement le rendement grain dans les environnements moins stressés, tandis que la densité des épis (Spk.m⁻²) et l'indice de récolte (HI) sont positivement corrélés avec le rendement dans tous les environnements de la vallée.

Tableau 9. Effet de la phénologie et des composantes du rendement sur le rendement grain.

	FAN15	KED15	FAN16	KED16	BLUE
DtH	-0.26	-0.27	-0.36*	-0.19	-0.47*
DtM			-0.47*	0.08	-0.17
GFP			0.29*	0.19	0.3*
PLH	-0.02	0.17	0.15	0.23	0.19
TKW	0.34*	0.22	0.33*	0.1	0.3*
Spk.m ⁻²			0.46*	0.49*	0.28
Biom	0.51*	0.68*	0.14	0.55*	0.45*
HI	0.57*	0.77*	0.61*	0.48*	0.62*

Notes. DtH, date d'épiaison; DtM, date de maturité; GFP, période de remplissage du grain; PLH, hauteur de la plante; TKW, poids de mille grains; Spike.m⁻², épis par mètre carré; Biom, biomasse; HI, indice de récolte.

* Valeur significative de corrélation de Pearson 0,29 ($P < 0,001$)

4. Détection des QTL pour les différents caractères agronomiques

À partir d'une étude d'association entre 7652 marqueurs SNP et 11 caractères agronomiques, 295 MTAs ont été identifiés répartis sur 45 QTL. Parmi eux, 32 QTL stables ont été détectés sur l'ensemble des 14 chromosomes (**Figure 17**). Le chromosome 6B a le plus grand nombre de QTL avec 5 QTL liés à différents caractères agronomiques (GY, Biom, DtH et PLH). Parmi les caractères agronomiques, le plus grand nombre de QTL est associé au rendement grain (GY) et au poids de 1000 grains (TKW) (**Figure 16**) alors qu'un petit nombre de QTL est lié au Gr.m² et Gr.spk⁻¹.

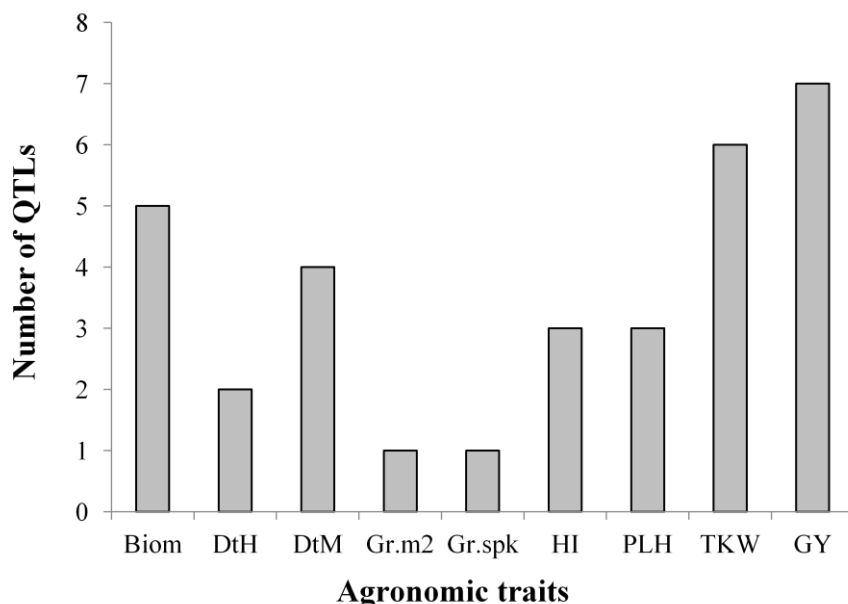


Figure 16. Nombre de QTL détectés pour chaque caractère agronomique

Biom, biomasse; DtH, date d'épiaison; DtM, date de maturité; Gr.spk, nombre de grains par épi; HI, indice de récolte, PLH, hauteur de la plante; TKW, poids des 1000 grains; GY, rendement grain

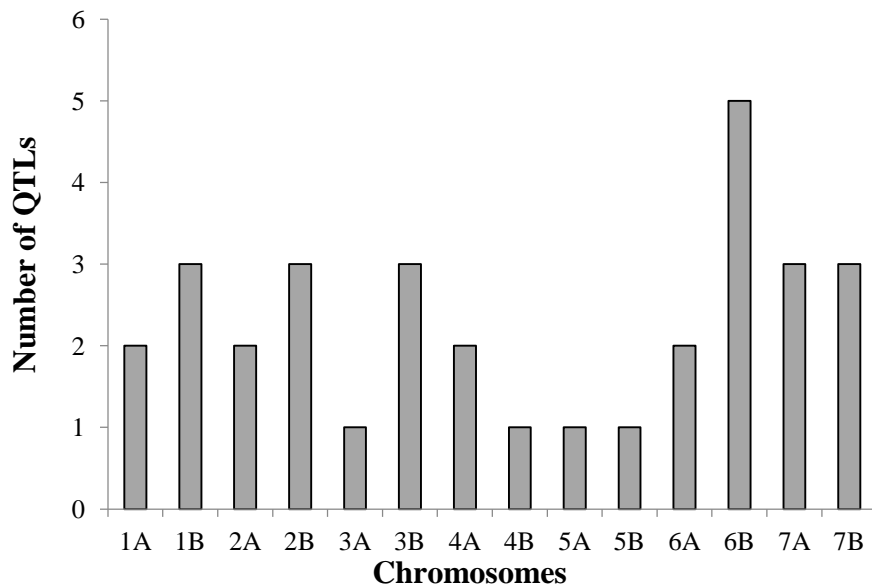


Figure 17. Distribution des QTL sur les 14 chromosomes du blé dur

Les QTL contrôlant le rendement grain ont été détectés sur la région proximale des chromosomes 1AL et 7AL, sur la région distale des chromosomes 3AL, 4BL, 6AL, 6BL, et à côté du télomère du chromosome 4AS. Six QTL mineurs représentant chacun de 7 à 9% de la variation phénotypique sont consistants avec un LOD allant de 3,7 à 4,5 (**Tableau 10**). Alors que, un QTL majeur sur la région proximale du chromosome 7AL représente 75% de la variation phénotypique avec un score LOD de 27,6. Ce QTL majeur contrôle également la fertilité des épis (nombre de grains par épi) et la biomasse aérienne.

Tableau 10. Des QTL stables associés au rendement grain (GY) détectés à travers les différents environnements de la vallée du fleuve Sénégal.

Locus	Marqueur	Chr	Position	Largeur de l'intervalle	Max LOD	Max r ²	Trait	BLUE	FAN 15	KED 15	FAN 16	KED 16
QTL.ICD.GYheat.001	AX-94479134	1A	394977635	138361199	4,35	0,09	GY			*	*	*
	AX-94929285	1A	533338834				GFP					
QTL.ICD.GYheat.002	AX-95024816	3A	622627323	99747076	4,29	0,08	GY	*		*	*	*
	AX-94983266	3A	722374399				DtH					
QTL.ICD.GYheat.003	AX-94429117	4A	24505473	51400113	3,78	0,08	GY	*		*		
	AX-94915611	4A	75905586				PLH					
QTL.ICD.GYheat.004	AX-94496513	4B	484213065	144953638	3,78	0,08	GY	*	*		*	*
	AX-94679648	4B	629166703									
QTL.ICD.GYheat.005	AX-94421698	6A	507983196	59141184	4,46	0,10	GY	*	*			*
	AX-94856936	6A	567124380				DtM					
QTL.ICD.GYheat.006	AX-95001850	6B	610728582	83930627	3,68	0,07	GY	*		*	*	*
	AX-94461279	6B	694659209				DtM					
QTL.ICD.GYheat.007	AX-94759589	7A	450731568	0	27,64	0,75	GY	*		*	*	*
	AX-94759589	7A	450731568				Gr.spk					

Note. *LOD*, logarithm odd = $-\text{Log}_{10}(p)$; *BLUE*, performances moyennes des 4 environnements combinés; *FAN*, Fanaye; *KED*, Kaedi.

La position des marqueurs est en paire de bases

* Environnement où les associations marqueurs-trait sont significatives ($p < 0,001$, $\text{LOD} > 3$)

Les QTL responsables de la variation du poids de mille grains (TKW) ont été identifiés sur la région distale des chromosomes 1AL, 2AL et 3BL, mais également sur la région distale des chromosomes 2AS, 2BS et 3BS. Les QTL contrôlant le TKW sur la région distale des chromosomes 1AL et 3BL ont un effet mineur (8%) sur la variation phénotypique avec un score LOD de 4, tandis que tous les autres QTL ont un effet majeur (15%) avec un LOD élevé (**Tableau 11**).

Cinq QTL majeurs expliquant 9 à 27% de la variation phénotypique sont associés à la biomasse aérienne: quatre d'entre eux se trouvent dans la région télomérique des chromosomes 6AS, 6BS et 7AS, tandis que le cinquième est localisé dans la région distale du chromosome 7BL.

Trois QTL responsables de 7 à 9% de la variation phénotypique sont associés à l'indice de récolte sur le chromosome 1B, l'un étant très proche du télomère du bras court et les deux autres sont sur la région distale du bras long. Pendant que le nombre de grains par mètre carré (Gr.m^{-2}) est contrôlé par un QTL mineur (7%) sur le télomère du chromosome 4AL, le nombre de grains par épi (Gr.spk^{-1}) lui est associé à un QTL majeur expliquant 35% de la variation phénotypique sur la région centromérique du chromosome 7B (**Tableau 11**). Ce QTL majeur autour du centromère est également lié à la variation de la biomasse aérienne.

Tableau 11. Des QTL stables associés à différentes composantes de rendements identifiés à travers les différents environnements de la vallée du fleuve Sénégal.

Locus	Trait	marqueur	Chr	Position	Largeur intervalle	Max LOD	Max r ²	BLUE	FAN 15	KED 15	FAN 16	KED 16
QTL.ICD.TKWheat.001	TKW	AX-95144698	1A	547541429	33063550	3,98	0,07	*	*		*	*
	PLH	AX-95137931	1A	580604979								
QTL.ICD.TKWheat.002	TKW	AX-94870997	2A	80016438	140243983	6,41	0,15		*	*	*	*
		AX-95228444	2A	220260421								
QTL.ICD.TKWheat.003	TKW	AX-95110001	2A	661098964	112803512	7,27	0,15	*	*	*	*	*
	DtM	AX-94538070	2A	773902476								
QTL.ICD.TKWheat.004	TKW	AX-95093237	2B	66998655	146024894	7,19	0,15	*	*	*	*	*
	DtM	AX-94436269	2B	213023549								
QTL.ICD.TKWheat.005	TKW	AX-95128040	3B	9313101	68749361	7,27	0,16		*	*	*	*
	GY	AX-94775330	3B	78062462								
QTL.ICD.TKWheat.006	TKW	AX-94967827	3B	665108666	141779260	4,55	0,08		*	*	*	*
	GFP	AX-95208494	3B	806887926								
QTL.ICD.Biomheat.001	Biom	AX-94919303	6A	1035225	69021856	5,21	0,10	*		*		*
	TKW	AX-95226363	6A	70057081								
QTL.ICD.Biomheat.002	Biom	AX-94809955	6B	2069307	35455736	4,73	0,09	*			*	*
	HI	AX-94951131	6B	37525043								
QTL.ICD.Biomheat.003	Biom	AX-95127289	7A	22072894	51494053	11,98	0,27	*			*	*
	DtM	AX-95200915	7A	73566947								
QTL.ICD.Biomheat.004	Biom	AX-95182725	7A	125355350	119376742	4,28	0,09	*		*	*	*
	HI	AX-94420810	7A	244732092								
QTL.ICD.Biomheat.005	Biom	AX-94522036	7B	566412214	115594699	4,15	0,09	*		*	*	*
	TKW	AX-94467701	7B	682006913								
QTL.ICD.HIheat.001	HI	AX-94823004	1B	16550890	34402164	4,21	0,08	*				*
	DtM	AX-95134745	1B	50953054								
QTL.ICD.HIheat.002	HI	AX-94527012	1B	496005219	9490901	3,73	0,07		*			*
	Biom	AX-94644578	1B	505496120								
QTL.ICD.HIheat.003	HI	AX-95125372	1B	519069077	38775073	4,09	0,09				*	*
	DtM	AX-95114666	1B	557844150								
QTL.ICD.Gr.m ² heat	Gr.m2	AX-94413007	4A	574365398	157470991	3,97	0,07	*	*	*		*
	DtM	AX-95002570	4A	731836389								
QTL.ICD.Gr.spk ¹ heat	Gr.spk	AX-95125910	7B	327094702	124744439	14,11	0,35	*		*	*	*
	PLH	AX-94653706	7B	451839141								

Note. LOD, logarithm odd = $-\text{Log}_{10}(p)$; BLUE, performances moyennes des 4 environnements combinés; FAN, Fanaye; KED, Kaedi.

Au total, neuf QTL contrôlant les caractères phénologiques (date d'épiaison, date de maturité physiologique et hauteur de la plante) ont été identifiés dans cette étude (**Tableau 12**). Deux QTL mineurs liés à la date d'épiaison (DtH) ont été identifiés sur la région proximale du chromosome 3BL et sur la région proximale de 6BS. Un QTL majeur responsable de la maturité physiologique a été détecté sur la région proximale du chromosome 2BS, tandis que les trois autres sont plus proches du télomère des chromosomes 2BL, 5AL et 5BL. La hauteur des plantes quand à elle est contrôlée par deux loci proches du télomère des chromosomes 6BS et 7BS, tandis qu'un autre locus lié à ce caractère est situé à proximité du centromère de 6BL.

Tableau 12. Des QTL stables contrôlant les caractères phénologiques à travers les différents environnements de la vallée du fleuve Sénégal.

Locus	Trait	Key marker	Chr	Position	Interval size	Max LOD	Max r2	BLUE	FAN 15	KED 15	FAN 16	KED 16
QTL.ICD.DtHheat.001	DtH	AX-94526136	3B	440448396	144012375	3,61	0,07	*	*		*	*
	DtM	AX-94763661	3B	584460771								
QTL.ICD.DtHheat.002	DtH	AX-94515886	6B	142204844	146297922	3,69	0,08	*		*	*	
	GY	AX-94423616	6B	288502766								
QTL.ICD.DtMheat.001	DtM	AX-95205877	2B	220909949	37645114	5,42	0,11		*	*		*
	PLH	AX-94894810	2B	258555063								
QTL.ICD.DtMheat.002	DtM	AX-94888486	2B	719563318	61227059	6,69	0,15	*		*	*	*
	PLH	AX-95087261	2B	780790377								
QTL.ICD.DtMheat.003	DtM	AX-94629896	5A	624027928	13506215	5,21	0,10	*			*	*
	Biom	AX-94742121	5A	637534143								
QTL.ICD.DtMheat.004	DtM	AX-94476475	5B	634189744	66774475	3,79	0,08	*	*			*
		AX-94483569	5B	700964219								
QTL.ICD.PLHheat.001	PLH	AX-94980566	6B	42402614	71188501	6,44	0,14	*		*	*	*
	TKW	AX-94646218	6B	113591115								
QTL.ICD.PLHheat.002	PLH	AX-94968841	6B	447315775	122278956	4,11	0,07		*	*		*
		AX-95192704	6B	569594731								
QTL.ICD.PLHheat.003	PLH	AX-94876871	7B	91213669	18487781	7,27	0,14	*	*	*	*	
	PLH	AX-95102264	7B	109701450								

Note. LOD, logarithm odd = $-\text{Log}_{10}(p)$; BLUE, performances moyennes des 4 environnements combinés; FAN, Fanaye; KED, Kaedi.

La position des marqueurs est en paire de bases

* Environnement où les associations marqueurs-trait sont significatives ($p < 0,001$, $\text{LOD} > 3$)

IV. Discussion

1. Performance du blé dans la chaleur de la vallée du fleuve Sénégal

Le stress thermique est un facteur environnemental majeur limitant la croissance et le rendement des cultures. Ce stress sévit dans la vallée du fleuve Sénégal où les températures diurnes dépassent souvent les 35°C à partir de fin Février début Mars (**Figure 12**) période correspondant à la phase sensible de la reproduction du blé semé dans la région. Une collection de blé dur a été évaluée dans ces conditions en faisant varier les dates de semis et les quantités d'eau au niveau des différents sites et différentes saisons. La variation phénotypique hautement significative de tous les caractères agronomiques et largement due aux facteurs environnementaux montre que les sites choisis et les conditions expérimentales sont suffisamment contrastés et adéquats pour évaluer la tolérance du blé à la chaleur. En effet, les rendements à FAN16 et à KED16 sont respectivement de 51% et 24% plus bas que les rendements de la saison précédente (Sall et al., 2018b). A FAN16, le germoplasme a été exposé aux températures plus élevées (34°C) pendant l'épiaison, alors qu'elles étaient de 31°C à FAN15. Ces résultats montrent les pertes de rendement qu'une augmentation de la température de 3°C seulement pourrait engendrer au moment de l'épiaison. Ces résultats sont confortés par une autre étude sur l'effet du stress thermique pendant l'épiaison (Sall et al., 2018a). Cependant, une réduction de 12% de la quantité d'eau a également été appliquée entre FAN15 et FAN16, ce qui peut expliquer une partie de la variation du rendement. Ainsi, la réduction indiquée de 51% du rendement à Fanaye entre les saisons doit être considérée seulement comme estimation, et des études plus détaillées seraient nécessaires pour mesurer l'effet exact d'une augmentation de 3 °C de température sur le rendement.

Le criblage de la collection du blé dur composée de 288 lignées élités modernes et de 96 variétés traditionnelles dans les conditions de chaleur de la vallée a révélé une très bonne diversité génétique de ce panel avec 15,96% de la variation du rendement grain due au facteur génétique et plus de 42% de la collection (majoritairement de variétés traditionnelles) qui n'ont jamais pu compléter le cycle de développement à cause de leur cycle long ou de leur exigences climatiques (Sall et al., 2018b). Ce dernier point pourrait expliquer pourquoi le blé dur n'était pas jusque là cultivé dans la vallée du fleuve Sénégal.

Une bonne héritabilité a été notée pour le rendement grain et ses composantes, ce qui est primordiale dans la recherche de la variation phénotypique due aux facteurs génétiques à travers les études d'association génomiques (GWAS). De plus, les performances moyennes des six sous-groupes de lignées modernes identifiées par Kabbaj et al. (2017) ont montré une répartition uniforme des accessions à rendement élevé et faible dans chaque groupe (Sall et al., 2018b). Cette bonne répartition est d'une grande importance pour entreprendre le GWAS, évitant ainsi les biais dus à des liens de parenté. Enfin, la décroissance du déséquilibre de liaison (LD) de 51,2 Mb a été identifiée dans cette collection. Cela signifie que la collection peut fournir une bonne résolution nécessaire pour l'identification des QTL par GWAS, en subdivisant l'ensemble des gènes du blé dur en petits groupes de "LD" équivalents à 0,4% du génome entier, soit environ 10,5 cM, sur les 2631 cM représentant l'ensemble du génome du blé dur comme indiqué par Maccaferri et al. (2015). Ces valeurs suggèrent une bonne résolution génétique de cette collection qui permet de déterminer les positions précises des QTL d'intérêt.

2. Base génétique de la tolérance du blé dur à la chaleur

Afin d'identifier les loci à caractères quantitatifs (QTL) associés à la tolérance à la chaleur, une corrélation entre la variation génétique de 7652 marqueurs SNP et la variation phénotypique de 11 caractères agronomiques des élites de blé dur testés dans les conditions de chaleur a été mise en œuvre. En somme 295 associations marqueurs-traites (MTAs) ont été identifiées réparties sur 45 QTL. Parmi les 45 QTL, 32 QTL stables liés à différents caractères agronomiques ont été détectés sur l'ensemble des 14 chromosomes.

Les QTL contrôlant le rendement grain ont été détectés sur la région proximale des chromosomes 1AL et 7AL, sur la région distale des chromosomes 3AL, 4BL, 6AL, 6BL, et plus près du télomère du chromosome 4AS. Cette distribution des QTL liés au rendement grain sur plusieurs chromosomes confirme la complexité de l'architecture génétique du caractère rendement (Quarrie et al., 2005; Shi et al., 2009). Les QTL identifiés sur les chromosomes du groupe 6 ont confirmé les résultats de Maccaferri et collaborateurs (2011) qui ont identifié une région distale du chromosome 6AL qui a des effets significatifs sur la date d'épiaison, la hauteur de la plante, le poids de mille grains et sur le rendement grain, et une région centromérique du 6B associée à la date d'épiaison, au poids de mille grains et au rendement grain. Par ailleurs, Dodig et al. (2012) confortent nos résultats en identifiant également un marqueur SSR lié au rendement grain sur le même bras chromosomique 1AL dans une collection de blé d'hiver évaluée dans des conditions irriguées. Par contre, Bennett et ses collaborateurs (2012) ont localisé deux QTL majeurs contrôlant le rendement sur le bras chromosomique 3BL en conditions de chaleur et d'irrigation au lieu de 3AL comme indiqué par notre étude. Toutefois, les chromosomes du groupe 3 ont été associés à la vernalisation (3B) et à la précocité en soi (3A) selon Miura et al.

(1994). Cette affirmation peut expliquer la présence d'un locus sur la région distale du chromosome 3AL associé à la fois au rendement et à l'épiaison. La colocalisation de ces deux caractères n'a été observée que pour ce QTL, alors que la colocalisation entre les marqueurs associés à la taille des plantes et ceux associés au rendement a été observée pour tous les QTL mineurs identifiés pour le rendement. Cela pourrait être dû au fait que l'effet confusionnel de la date d'épiaison a été éliminé, ce qui a permis d'identifier les QTL qui n'étaient pas liés à ce caractère expliquant ainsi la proportion substantielle de la variation du rendement et d'autres caractères agronomiques. La co-localisation des régions chromosomiques liées à l'épiaison et au rendement grain sur le chromosome 3AL malgré l'élimination de l'effet de la phénologie, indique la forte association entre ces caractères, corroborant ainsi les résultats de Sall et al. (2018b) qui a montré une corrélation significative entre ces deux traits. Dans les populations "WAMI et Seri / Babax" où la phénologie a été contrôlée, la co-localisation des gènes de vernalisation (*Vrn*) et ceux du rendement était rare bien qu'observable, montrant que l'influence de la date d'épiaison sur le rendement est réduite et que d'autres marqueurs potentiels peuvent être découverts (Lopes et al., 2013 ; Ede et al., 2014). Cependant, la co-localisation des marqueurs associés à la taille des plantes et ceux du rendement a été observée, même dans ces populations où l'effet de ce caractère a été contrôlé (Lopes et al., 2013). De plus, la hauteur de la plante (PLH) n'a pas montré d'effet significatif sur le rendement (Sall et al., 2018a,b), donc la proximité des loci contrôlant la hauteur de la plante à ceux associés au rendement n'empêche pas ces derniers de bien s'exprimer. Le fait intéressant est que presque tous les marqueurs associés au rendement grain présentent des allèles positifs pour les dix meilleurs génotypes de la collection (**Annexe 2**), indiquant que les sélectionneurs ont réussi à sélectionner des allèles qui améliorent le rendement et la productivité des cultivars modernes de blé dur.

Un QTL majeur a été détecté sur la région distale du bras long du chromosome 7A représentant 75% de la variation phénotypique avec un score LOD de 27,6. Ce QTL contrôle également, la fertilité des épis (nombre de grains par épi) et la biomasse aérienne, ce qui concorde avec les résultats de Sall et al. (2018a, b) qui ont identifié la fertilité des épis comme trait clé de l'adaptation du blé dur au stress thermique. Dans une étude similaire réalisée sur différents régimes hydriques, Maccaferri et al. (2011) ont identifié des loci sur des régions distales des chromosomes homéologues 7AL et 7BL significativement associés au rendement grain, au nombre de grain/m², et à la hauteur de la plante. Même si un locus sur la région distale de 7BL significativement lié au rendement n'a pas été identifié dans l'étude actuelle, il l'a été pour le nombre de grains par épi et la biomasse qui sont fortement corrélés au rendement grain (Sall et al., 2018a). Donc il est très probable que le QTL majeur identifié ici par les marqueurs SNP sur le chromosome 7AL soit le même que celui identifié par les marqueurs SSR dans le travail de Maccaferri. Il a également été confirmé que le chromosome 7A contient des QTL importants pour le rendement dans les conditions de sécheresse (Kordenaeej, 2008).

Les QTL associés aux poids de mille grains (TKW) ont été identifiés sur la région distale du bras long des chromosomes 1A, 2A et 3B, mais aussi sur la région distale du bras court des chromosomes 2A, 2B et 3B. Ces résultats sont confortés par Maccaferri et al. (2011) qui ont identifié quatre marqueurs sur la région distale du bras long de 1A significativement associé à TKW. En étudiant la base génétique des caractères de rendement et de qualité des grains chez les génotypes de blé d'hiver par l'approche de la cartographie d'association, Tadesse et ses collaborateurs (2015) ont également détecté trois marqueurs significativement associés à une région distale sur le bras long du chromosome 1A, tandis que Ahmad et al. (2014) ont trouvé que le TKW était associé à un locus de tolérance à la sécheresse à une distance de 59 cM sur le

Chapitre III. Identification des régions génétiques contrôlant la tolérance du blé dur à la chaleur

chromosome 2A. Récemment, des QTL majeurs associés au TKW ont été détectés sur les chromosomes 1A, 2A, 3B et 7B (Mohler et al., 2014; Zang et al., 2017; Mangini et al., 2018). Considérant l'impact négatif du stress thermique sur le poids des grains dans la production de blé, l'identification des QTL associés au poids des grains en condition de stress thermique peut améliorer le potentiel de rendement du blé.

La présente étude a révélé des QTL mineurs associés à l'indice de récolte sur le chromosome 1B, un étant très proche du télomère du bras court tandis que les deux autres sont sur la région distale du bras long. Ceci est en parfaite corroboration avec Edae et al. (2014) qui ont trouvé un QTL de l'indice de récolte sur le chromosome 1BS dans une collection de blé de printemps évaluée dans des conditions d'irrigation. La présente étude a aussi identifié deux QTL mineurs liés à la date d'épiaison sur la région proximale de 3BL et sur la région proximale de 6BS. Alors que, un QTL majeur responsable de la maturité physiologique a été détecté sur la région proximale du chromosome 2BS, et trois autres sont plus proches du télomère des chromosomes 2BL, 5AL et 5BL. Ces résultats corroborent avec ceux de Sukumaran et al. (2018) qui, à partir d'une collection de blé dur testée dans les conditions de chaleur ont identifié des marqueurs associés à la maturité sur le chromosome 5A (40 cM) expliquant 9% de la variation phénotypique. Les QTL plus proches des télomères de 5AL et 5BL sont probablement liés respectivement aux gènes de vernalisation (Vrn-A1 et Vrn-B1) rapportés être sur le même chromosome (Lopes et al., 2014). Il a été rapporté que le Vrn-1 est dominant et a le plus fort effet sur la réduction des exigences de vernalisation par rapport aux autres gènes Vrn (Lopes et al., 2014).

La cartographie d'association d'une collection de blé dur évaluée dans différents régimes hydriques (Maccaferi et al., 2011) a révélé un QTL avec des effets majeurs sur la date d'épiaison au niveau du bras long du chromosome 5A. Ce QTL devrait être le même qui contrôle la maturité physiologique dans l'étude actuelle ou étroitement lié à celui-ci puisque ces deux traits sont fortement corrélés (Sall et al., 2018a).

Dans la présente étude, la hauteur de la plante est associée à deux QTL majeurs très proches des télomères des bras courts des chromosomes 6B et 7B, tandis qu'un autre QTL mineur est proche du centromère sur le bras long du chromosome 6B. Ces résultats appuient ceux de Tadesse et al. (2015) qui ont trouvé des marqueurs 'DArT' associés à la hauteur de la plante sur le bras court du chromosome 6B dans une population de génotypes de blé facultatif/hiver évaluée en conditions pluviales.

En fin de compte, puisque la collection de blé dur a été testée dans des conditions de chaleur, tous les QTL identifiés contrôlant les différents caractères agronomiques pourraient être considérés comme responsables de l'adaptation à la chaleur (Pinto et al. 2010).

V. Conclusions

Le réchauffement planétaire pourrait entraîner une augmentation de la température de +4 ° C avant la fin du siècle (Pereira, 2017). Par conséquent, le développement des cultivars tolérants à la chaleur reste la méthode la plus prometteuse pour assurer la productivité agricole.

Chapitre III. Identification des régions génétiques contrôlant la tolérance du blé dur à la chaleur

L'amélioration génétique en condition de chaleur nécessite l'identification des caractères associés à la tolérance à la chaleur et l'introgression des gènes contrôlant les caractères cibles dans les cultivars adaptés localement. La variation significative de la collection de blé dur testée dans les conditions de chaleur de la vallée du fleuve Sénégal, et le taux acceptable de la désintégration du déséquilibre de liaison indiquent le bon potentiel de la collection pour identifier des QTL spécifiques qui permettent l'adaptation à la chaleur. Notre étude a identifié avec succès trente-deux QTL stables associés aux différents caractères agronomiques. De nombreux QTL liés au rendement grain et d'autres caractères agronomiques correspondent aux QTL identifiés précédemment dans le blé. Un QTL majeur associé au rendement précédemment cartographié par de nombreux autres chercheurs a été confirmé ici expliquant 75% de la variation phénotypique. Il est intéressant de noter que tous les QTL stables identifiés contrôlent simultanément de multiples caractères agronomiques, donc suite à la validation des marqueurs, ces loci multi-caractères peuvent être utilisés dans la sélection assistée par marqueurs (SAM) afin d'améliorer le rendement et l'adaptation du blé dur à la chaleur. Plusieurs marqueurs associés aux caractères agronomiques ont montré des allèles positifs au sein des meilleurs génotypes de la collection, donc assembler ces allèles favorables dans de nouveau germoplasme serait bénéfique pour la sélection de variétés de blé à haut potentiel de rendement et tolérantes à la chaleur.

DISCUSSION GENERALE

DISCUSSION GENERALE

Le blé est une culture vivrière majeure pour plusieurs pays et un produit importé dans toute l'Afrique. Dans l'ensemble des pays africains, la consommation de blé est en augmentation constante depuis 20 ans du fait de la croissance démographique, de l'évolution des préférences alimentaires et d'une forte tendance à l'urbanisation, ce qui a généré un «fossé alimentaire» dans l'ensemble des régions, largement comblé par les importations. En 2013 uniquement, les pays africains ont dépensé plus de 12 milliards USD pour l'importation de plus de 40 millions de tonnes métriques de blé, ce qui représente environ un tiers des importations alimentaires du continent. Les importations de blé représentent 80 % de la consommation de blé dans les pays d'Afrique sub-saharienne (USDA, 2015).

En Afrique de l'Ouest, seuls 100.000 ha de blé irrigué (principalement du blé tendre) sont cultivés principalement au Nigeria. Dans les pays pauvres comme la Mauritanie et le Sénégal la production est très limitée ou inexistante malgré l'existence d'un potentiel énorme de terres arables et irrigables dans la vallée du fleuve Sénégal. Les cultivars de blé dur qui sont actuellement cultivés par exemple en Mauritanie ne sont pas bien adaptés aux conditions de la chaleur extrême de la région, et les rendements moyens sont généralement bien inférieurs à 2 t ha⁻¹. Les rendements peuvent être augmentés en utilisant des technologies améliorées (variétés/semences et pratiques agronomiques améliorées). Le déploiement de cultivars à haut potentiel de rendement et bien adaptés, en combinaison avec des pratiques agronomiques améliorées, a été identifié comme la meilleure stratégie pour réduire la famine et la pauvreté dans ces pays (Dixon et Gulliver 2001). Ce concept a récemment été repris par l'ancien Ministre de l'Agriculture du Sénégal, Feu Hamath Sall qui a demandé une aide internationale pour

augmenter la superficie des terres cultivées au blé dans la vallée du fleuve Sénégal et l'homologation de cultivars à haut rendement adapté à la région (Ama, 2013). La rotation riz-blé est possible dans la vallée (Bado et al., 2010) et donc l'introduction de cultivars de blé à haut potentiel de rendement fournirait alors un complément au riz sans entraver sa production puisque la culture de blé se fait pendant la saison froide non propice à la culture du riz. Toutefois le réchauffement climatique devrait avoir un impact majeur sur la côte Nord-Ouest de l'Afrique, avec une augmentation significative des températures (Dai, 2012). Asseng et al., (2010) rapportent que pour chaque jour dont la température maximale est de 34°C ou plus, le rendement du blé est réduit de 0,2 t ha⁻¹, suite à la sénescence rapide du feuillage sous ces conditions stressantes. De ce fait, un grand intérêt est porté sur la recherche de la tolérance au stress thermique (Spiertz et al., 2006) et les sélectionneurs devraient fournir aux agriculteurs des cultivars capables de maintenir des rendements élevés. Peterson (1965) a indiqué que les variétés de blé avec une large adaptation au climat devraient être adoptées pour la haute productivité.

L'adaptabilité d'une variété aux divers environnements est généralement testée par le degré d'interaction entre celle-ci et les environnements (Ashraf et al., 2001). L'importance des interactions génotypes et environnements (GxE) dans les programmes de sélection a été démontrée dans de nombreuses cultures majeures, y compris le blé (Najafian et al., 2010; Zali et al., 2011). Cette interaction complique l'identification de génotypes supérieurs dans plusieurs environnements et fait appel à l'évaluation dans plusieurs sites pour déterminer leur véritable potentiel génétique (Yaghotipour et Farshadfar, 2007). Diverses méthodes statistiques ont été proposées pour étudier les interactions GxE (Lin et al., 1986; Becker et Léon, 1988; Crossa, 1990; Lin et Binns, 1994; Mohammadi et Amri, 2008; Malosetti et al., 2013). Le modèle "AMMI" ("Additive Main effect and Multiplicative Interaction") a été développé spécifiquement

pour l'analyse de l'interaction GxE dans des essais multi-locaux (Zobel et al., 1988). Il estime l'effet de l'interaction GxE total de chaque génotype et le partitionne en des effets d'interaction avec les composantes environnementales (Malosetti et al., 2013).

L'adaptation à la chaleur est un caractère quantitatif très complexe qui ne peut être amélioré que par une sélection rigoureuse dans les environnements ciblés et un pyramidage de nombreux allèles. La méthode traditionnelle de la sélection s'avère toujours efficace, mais avec une perte significative de potentiel de rendement grain et des performances agronomiques générales. Par ailleurs la méthode traditionnelle d'identification des marqueurs de gènes liés aux caractères d'intérêt agronomique consistait à effectuer une cartographie des loci à effet quantitatif (QTL) dans une population de lignées recombinantes (RIL) dérivées d'un croisement biparental. Les marqueurs sous-jacents aux QTL sont ensuite utilisés dans l'amélioration des plantes à travers la sélection assistée par marqueurs (SAM) (Fleury et al., 2010). Cependant pour les programmes d'amélioration des caractères multi géniques tels que le rendement, la variation génétique dans les populations utilisées est essentielle.

Pour satisfaire la demande exponentielle de nourriture de la population mondiale sans cesse croissante, une approche d'amélioration des plantes plus efficace est nécessaire; c'est-à-dire, une approche qui permet l'identification de tous les allèles positifs dans un germoplasme, puis guide leur introgression dans des cultivars supérieurs. De nos jours, la cartographie d'association reste la meilleure approche pour identifier des QTL responsables des caractères complexes contrôlés par plusieurs gènes mineurs. Puisque dans cette approche les associations sont identifiées dans un grand sous-ensemble de germoplasme à la place qu'entre deux parents seulement, les marqueurs génétiques sous-jacents sont généralement plus efficaces pour l'application à la sélection assistée par marqueurs.

La cartographie d'association a été réalisée dans de nombreuses cultures et des QTL associés à des caractères d'intérêt ont été identifiés (Zhu et al. 2008).

Sur le blé, les études d'association pour le rendement, la résistance aux maladies et la qualité de la panification ont déjà fait la preuve de l'efficacité de cette approche pour l'étude des caractères complexes (Crossa et al., 2007; Rehman Arif et al., 2012). Dans un précédent travail exploitant les allèles qui contribuent à la tolérance des stress abiotiques, une collection de base de 189 lignées élites de blé dur ("International Durum Water Use Efficiency", "IDuWUE") a été testée dans 15 environnements à différents régimes d'eau (Maccaferri et al. 2011). La cartographie d'association avec 186 marqueurs microsatellites a identifié beaucoup d'entre eux liés à des allèles pouvant améliorer l'adaptation au stress hydrique. Les limites de cette étude telles que la grande variabilité des environnements utilisés, la variabilité génétique limitée, la petite taille de la collection de "IDuWUE" et surtout la faible couverture du génome par les marqueurs ont toutefois empêché l'utilisation à grande échelle de ces allèles dans un programme de sélection pour le stress abiotique. C'est pourquoi avec l'avènement des marqueurs SNP, la présente étude a exploité leur nombre élevé dans une collection de blé dur issue de la collection "IDuWUE", en supprimant les doublons et en ajoutant des variétés traditionnelles et du nouveau matériel de sélection venu de ICARDA, du CIMMYT, du Canada et de l'Australie (Kabbaj et al., 2017). Notre étude a pu lever toutes les limites de la précédente étude d'association sur la collection de blé dur "IDuWUE" et les résultats pourront être désormais utilisés dans les programmes de sélection pour le stress thermique. Cependant, il faut noter que la richesse de la diversité génétique des variétés traditionnelles n'a pas pu être exploitée dans le cadre de notre étude car aucune des variétés traditionnelles testées dans la vallée du Sénégal ne pouvait arriver à maturité, en raison de la floraison trop tardive.

**CONCLUSION GENERALE
ET PERSPECTIVES**

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Le contexte actuel des pertes de rendement des céréales majeures dues au réchauffement planétaire et l'augmentation rapide de la demande alimentaire expose d'avantage les pays Africains à l'insécurité alimentaire et à la pauvreté. Pour faire face à cette situation, les sélectionneurs ont le défi de mettre à la disposition des paysans des cultivars à haut potentiel de rendement capables de maintenir leur performance en condition de stress. C'est dans ce sens qu'intervient la présente étude qui a pour objectif l'identification des variétés de blé dur tolérantes à la chaleur et la détection des régions chromosomiques responsables de cette tolérance en vue de leur utilisation dans le développement des cultivars de blé dur plus performants avec une meilleure adaptation au réchauffement climatique.

Les hautes températures de la vallée du Sénégal dépassant le plus souvent 34 °C durant la phase de reproduction du blé sont propices pour tester la tolérance du blé à la chaleur. Des variétés de blé dur tolérantes ont été identifiées et la dissection du rendement grain dans ses composantes a révélé que la biomasse et la fertilité des épis sont les caractères agronomiques les plus importants à cibler pour améliorer l'adaptation du blé à la chaleur. Nos résultats confirment que les pertes de rendement grain engendrées par la chaleur sont plus importantes quand elle survient au stade épiaison-floraison. Les rendements moyens de 3 tonnes par hectare démontrent la possibilité de la culture du blé dans la vallée du Sénégal et la précocité des variétés permet la rotation culturale riz-blé au lieu de laisser les champs en jachère pendant la saison froide. Considérant les 120.000 ha actuellement cultivés en riz dans la vallée, il est possible de produire plus de 360.000 tonnes de blé dans la vallée sans entraver la production du riz comme ce fut le cas en Inde.

Les résultats de cette étude ont montré la variabilité très importante des caractères agronomiques étudiés et un niveau élevé de l'héritabilité des caractères complexes tel que le rendement grain. Plusieurs QTL responsables de la variation phénotypique ont été identifiés pour tous les caractères agronomiques et la plupart de ces QTL ont été antérieurement identifiés par d'autres chercheurs. Les allèles positifs de ces QTL peuvent être désormais utilisés dans l'amélioration variétale via leur introgression dans des cultivars supérieurs. Les marqueurs moléculaires sous-jacents aux QTL pourraient également être utilisés dans la sélection assistée par marqueurs.

Dans les perspectives de cette études, le processus de l'hommologation des variétés tolérantes identifiées dans la vallée est en cours et bientôt les paysans qui ont déjà exprimé leur volonté d'emblaver cette culture pourront le faire. Pour les pays de l'Afrique sub-saharienne, il est donc essentiel et opportun d'utiliser ce potentiel intéressant de production et de productivité du blé et de l'exploiter à travers la mise en oeuvre de politiques, d'institutions et d'accords de marché adaptés afin d'inciter tous les acteurs de la chaîne de valeur du blé. En effet, l'existence d'une chaîne de valeur forte pour l'industrie des pâtes et du couscous est un facteur essentiel au succès de la culture du blé dur.

Après l'identification des allèles positifs pour chaque caractère agronomique, des croisements vont être effectués dans le but de développer des cultivars mieux adaptés aux changements climatiques et dont les rendements grain sont supérieurs aux cultivars actuels. Les marqueurs moléculaires associés à ces caractères sont soumis à la validation et seront convertis en des marqueurs simples basés sur les techniques de KASP («Competitive Allele Specific PCR ») puis utilisés dans la sélection assistée par marqueurs pour guider la futur sélection du blé dur.

Dans l'avenir pour faire de telles études il faudra essayer de fixer tous les autres paramètres de l'environnement pour pouvoir mesurer l'impact réel de la chaleur sur les pertes de rendement et de s'assurer que les QTL identifiés sont liés exactement à la chaleur.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbassenne F, Bouzerzour H, Hachemi L. 1997.** Phénologie et production du blé dur (*Triticum Durum* Desf) en zone semi-aride. *Annales Agronomiques Institut National Agronomique* 18: 24-36.
- Adary A, Hachum A, Oweis T, Pala M. 2002.** Wheat productivity under supplemental irrigation in Northern Iraq. *Water Husbandry Research Report* 2: 1-68.
- Ahmad MA, Khan SH, Khan AS, Kazi AM, Basra SMA. 2014.** Identification of QTLs for drought tolerance traits on wheat chromosome 2A using association mapping. *International Journal of Agriculture and Biology* 16: 862–870.
- Ait H. 2003.** Systemes de production et stratégies des agriculteurs dans les oasis de la region d'Errachidia au Maroc. *NEW MEDIT N 2* :37-43.
- Al-Issa TA, Samarah NH. 2006.** Tillage practices in wheat production under rainfed conditions in Jordan: an economic comparison. *World J of Agricultural Sciences* 2: 322-325.
- Alvarado G, Lopez M, Vargas M, Pacheco A, Rodriguez F, Burgueño J, Crossa J. 2015.** META-R (Multi Environment Trial Analysis with R for Windows) Version 5.0. CIMMYT Mexico DF.
- Ama. 2013.** Le Soleil 18 April 2013. p 10.
- Anonyme. 2006.** La biologie de *Triticum turgidum* ssp. *Durum* (Blé dur). *Document sur la biologie* : BIO2006-07
- Ashraf M, Quresh AS, Ghafoor IA, Khan NA. 2001.** Genotype Environment interaction in wheat. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 1: 356-357.
- Asseng S, Foster I, Turner NC. 2010.** The impact of temperature variability on wheat yields. *Global Change Biol* 17: 997-1012.
- Awlachev ZT, Singh R, Kaur S . 2016.** Transfer and mapping of the heat tolerance component traits of *Aegilops speltoides* in tetraploid wheat *Triticum durum*. *Mol Breeding* 36: 78.
- Bado VB, Aw A, Ndiaye M. 2010.** Long-term effect of continuous cropping of irrigated rice on soil and yield trends in the Sahel of West-Africa *Nutrient cycling in Agroecosystems* 88: 133-141.
- Bahlouli F, Bouzerzour H, Benmahammed A. 2008.** Effets de la vitesse et de la durée du remplissage du grain ainsi que de l'accumulation des assimilât de la tige dans l'élaboration du rendement du blé dur *Triticum durum* Desf dans les conditions de culture

des hautes plaines orientales d'Algérie. *Biotechnology Agronomy Society and Environment* 12 : 31-39.

Baldy C. 1984. Agro météorologie des cultures multiples en régions chaudes. Ed INRAF, pp. 120.

Banque mondiale. 2007. Population Issues in the 21st Century: The Role of the World Bank. Document de discussion sur la santé, la nutrition et la population (SNP). Banque mondiale, Washington, DC 20433. pp 83.

Barlow KM, Christy BP, O'Leary GJ, Riffkin PA, Nuttall JG. 2015. Simulating the impact of extreme heat and frost events on wheat crop production: a review. *Field Crops Research* 171: 109-119.

Baril CP. 1992. Factor regression for interpreting genotype-environment interaction in bread-wheat trials. *Theor Appl Genet* 83: 1022-1026.

Barnabas B, Jager K, Feher A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ* 31: 11-38.

Bassi FM, Sanchez-Garcia M. 2017. Adaptation and stability analysis of ICARDA durum wheat (*Triticum durum* Desf) elites across 18 countries. *Crop Science* 57: 1-12.

Becker HC, Leon J. 1988. Stability analysis in plant breeding. *Plant Breeding* 101: 1-23.

Benlaghli M, Bouattoura N, Monneveux P, Borriès C. 1990. Les blés des oasis : étude de la diversité génétique et de la physiologie de l'adaptation au milieu. In : Dollé V. (ed.), Toutain G. (ed.). Les systèmes agricoles oasiens. Montpellier : CIHEAM (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens ; n. 11) 1990: 171-194.

Bennett D, Reynolds M, Mullan D, Izanloo A, Kuchel H, Langridge P, Schnurbusch T. 2012. Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat, drought and high yield potential environments. *Theoretical and Applied Genetics* 125:1473–1485.

Bergh K, Chew A, Gugerty MK, Anderson CL. 2012. Wheat Value Chain: Ethiopia. Evan School Policy Analysis and Research [EPAR] Brief No 204.

Bonjean AP, Angus WJ, van Ginkel M. 2016. The world wheat book: a history of wheat breeding Volume 3. Lavoisier pp.1200.

- Bozzini A. 1988.** "Origin, distribution, and production of durum wheat in the world". *Dans* Fabriani G. et C. Lintas (éd). *Durum: Chemistry and Technology*. AACC (Minnesota), États-Unis. pp. 16.
- Bradbury PJ, Z Zhang, Kroon DE, Casstevens TM, Ramdoss Y, Buckler ES. 2007.** TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics* 23: 2633-2635.
- Brookes AJ. 1999.** The essence of SNPs. *Gene* 2342: 177-86.
- Burton GW, Devane EH. 1953.** Estimation of heritability in tall *Festuca arundinacea* from replicated clonal material. *Agronomy Journal* 45: 478-481.
- Cardon LR, Palmer LJ. 2003.** Population stratification and spurious allelic association. *Lancet* 361: 598–604.
- Chabane K, Varshney RK, Graner A, Valkoum J. 2008.** Generation and exploitation of EST-derived SSR makers for assaying molecular diversity in durum wheat populations. *Genetic resource and crop evolution* 7:9292-8
- Chabrolin R. 1967.** Programme pour les Recherches concernant le blé au Mali O.E.S.T.O. Fonds Documentaire N °: 22431.
- Charmet G, Masood-Quraishi U, Ravel C, Romeuf I, Balfourier F, Perretant MR, Saulnier L. 2009.** Genetics of dietary fibre in bread wheat. *Euphytica* 170:155–168.
- Chris G. 2013.** World durum Outlook. Lisbon, June 2013, pp. 42 .
- Clarke JM, Norvell WA, Clarke FR, Buckley TW. 2002.** "Concentration of cadmium and other elements in the grain of near-isogenic durum lines ". *Can J Plant Sci/Revue canadienne de phytotechnie* 82:27-33.
- Collins FS, Patrinos A, Jordan E, Chakravarti A, Gesteland R, Walters L. 1998.** New Goals for the US Human Genome Project: 1998-2003. *Science* 282:682-689.
- Combe L, Picard D. 1994.** Elaboration du rendement des principales cultures annuelles. *INRA, Paris* 32, pp. 36.
- Crossa J. 1990.** Statistical analysis of multilocation trials. *Advances in Agronomy* 44: 55-85.
- Crossa J, Burgueño J, Dreisigacker S, Vargas M, Herrera-Foessel SA, Lillemo M, Singh RP, Trethowan R, Warburton M, Franco J. 2007.** Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. *Genetics* 177:1889–1913.

- Dai A. 2012.** Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3:52–58.
- Deschamps S, Matthew AC. 2010.** Utilization of next-generation sequencing platforms in plant genomics and genetic variant discovery. *Mol Breeding* 25: 553-570.
- Dias AS, Lidon FC. 2009.** Evaluation of grain filling rate and duration in bread and durum wheat under heat stress after anthesis. *Journal of Agronomy and Crop Science* 195:137-147.
- Dixon J, Gulliver A. 2001.** Farming Systems and Poverty ISBN: 92-5-104627-1.
- Dodig D, Zoric M, Kobiljski B, Savic J, Kandic V, Quarrie S, Barnes J. 2012.** Genetic and Association Mapping Study of Wheat Agronomic Traits Under Contrasting Water Regimes. *International Journal of Molecular Sciences* 6167-6188.
- Draeger T, Moore G. 2017.** Short periods of high temperature during meiosis prevent normal meiotic progression and reduce grain number in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L). *Theor Appl Genet* 130: 1785-1800.
- Edae EA, Byrne PF, Haley SD, Lopes MS, Reynolds MP. 2014.** Genome-wide association mapping of yield and yield components of spring wheat under contrasting moisture regimes. *Theoretical and Applied Genetics* 127: 791–807.
- El-Areed S, Nachit MM, Hagaras A, El-Sherif S, Hamouda M. 2014.** Durum wheat breeding for high yield potential in Egypt. *In: Porceddu E., A.B. Damania, C.O. Qualset, Proceedings of the international symposium on genetics and breeding of durum wheat. CIHEAM, Bari (Italy). 291-294.*
- Elias EM. 1995.** Durum wheat products. *In: Di Fonzo N. (ed.), Kaan F. (ed.), Nachit M. (ed.). Durum wheat quality in the Mediterranean region. Zaragoza : CIHEAM Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens 22 : 23-31.*
- Elias EM, Manthey FA. 2005.** End products: present and future uses. *In: Durum Wheat Breeding Current Approaches and Future Strategies, pp. 63-86. Royo, C., M.M. Nachit, N. DiFonzo, J.L. Araus, W.H. Pfeiffer and G.A. Slafer (eds.). Food Products Press, New York, pp. 63–86.*
- FAO. 1997.** Irrigation potential in Africa: A basin approach. FAO, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Rome, Italy.
- FAO. 2013.** La Mauritanie et la FAO: Partenariat pour améliorer la résilience et renforcer la sécurité alimentaire et nutritionnelle.
- FAO. 2014.** FAO Statistical Yearbook 2014: Africa. B. Tijani and P. Gennari (eds.) FAO, Rome.

- FAO-ISESCO. 2014.** International Workshop on Globally Important Agriculture Heritage Systems (GIAHS) For the Islamic Countries. Rome, FAO Headquarters.
- Fleury D, Jefferies S, Kuchel H, Langridge P. 2010.** Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany* 61: 3211-3222.
- Gate PH. 1995.** Ecophysiologie du blé ; Technique et documentation : Lavoisier, Paris 429 p.
- Hannachi A, Fellahi Z, Bouzerzour H, Boutekrabi A. 2013.** Correlation, Path Analysis and Stepwise Regression in Durum Wheat (*Triticum Durum* Desf.) under Rainfed Conditions. *Journal of Agriculture and Sustainability* 3:122-131.
- Hatfield JL, Prueger JH. 2015.** Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes* 10: 4-10.
- Hays DB, Do JH, Mason RE, Morgan G, Finlayson SA. 2007.** Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar. *Plant Sci* 172: 1113-1123.
- Hossain A, Da Silva T, Lozovskaya MV, Zvolinsky VP. 2012.** The effect of high temperature stress on the phenology, growth and yield of five wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Asian Australasian Journal of Plant Science and Biotechnology* 6: 14-23.
- Houichiti R, Bissati S, Bouammar B. 2014.** Oasis agriculture and food insecurity in Algeria: the case of Ghardaia region. *Pensee Journal* 76: 1-7.
- IPCC. 2007.** Intergovernmental panel on climate change report: Synthesis: Summary for policy makers. IPCC, World Meteorological Organization, Switzerland.
- IPO. 2014.** The Truth about Pasta Toolkit.
- John K. 2008.** Durum Wheat production. NSW Department of Primary Industries. Tamworth Agricultural Institute, Calala.16p.
- Juarez B, Wolf D. 2015.** Grain and feed annual Mexico. In: USDA Foreign Agricultural Service, Global agricultural information. 1-17.
- Jujumaan. 2017.** Estimating and plotting the decay of linkage disequilibrium. <https://jujumaan.com/2017/07/15/linkage-disequilibrium-decay-plot/>.
- Kabbaj H, Sall AT, Al-Abdallat A, Geleta M, Amri A, Filali-Maltouf A, Belkadi B, Ortiz R, Bassi FM. 2017.** Genetic Diversity within a Global Panel of Durum Wheat (*Triticum durum*) Landraces and Modern Germplasm Reveals the History of Alleles Exchange. *Front Plant Sci* 8:1277.

- Karam F, Kabalan R, Breidi J, Rouphael Y, Oweis T. 2009.** Yield and water-production functions of two durum wheat cultivars grown under different irrigation and nitrogen regimes. *Agricultural Water Management* 96: 603-615.
- Kordenaeej A. 2008.** Mapping QTLs for Yield and Yield Components under Drought Stress in Bread Wheat. Dissertation for a doctorate degree, University of Natural Resources and Applied Life Sciences (BOKU), Vienna, Austria, pp 97.
- Kosina P, Reynolds M, Dixon J, Joshi A. 2007.** Stakeholder perception of wheat production constraints, capacity building needs, and research partnerships in developing countries. *Euphytica* 157: 475-483.
- Langridge P, Paltridge N, Fincher G. 2006.** Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals. *Briefings in Functional Genomics and Proteomics* 4: 343–354.
- Le Lamer O, Rousselin X. 2011.** The durum wheat market. In: Bova F. (ed). Studies of FranceAgriMer. FranceAgriMer, Montreuil-sous-Bois cedex, France. pp 1-46.
- Levy AA, Feldman M. 2002.** The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant physiology* 130: 1587-1593.
- Lin CS, Binns MR, Lefkovitch LP. 1986.** Stability analysis: Where do we stand? *Crop Science* 26: 894-900.
- Lin CS, Binns MR. 1994.** Concepts and methods for analyzing regional trial data for cultivar and location selection. *Plant Breeding Review* 12: 271-297.
- Lobell DB, Schlenker W, Costa--Roberts J. 2011.** Climate trends and global crop production since 1980. *Science* 333: 616-620.
- Lopes MS, Reynolds MP. 2013.** Advances in QTL discovery using two wheat populations designed to minimize confounding agronomic effects. In: Reynolds, M., Braun, H, (Eds), Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. 5–7 March, Sonora, Mexico, 73.
- Lopes MS, Dreisigacker S, Peña RJ, Sukumaran S, Reynolds MP. 2014.** Genetic characterization of the wheat association mapping initiative (WAMI) panel for dissection of complex traits in spring wheat. *Theor Appl Genet* 128:453-64.
- Macauley H, Tabo R. 2015.** Les cultures céréalières: riz, maïs, millet, sorgho et blé. Dakar, Sénégal. pp 1-38.
- Maccaferri M, Sanguineti MC, Corneti S. 2008.** Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. *Genetics* 178: 489–511.
- Maccaferri M, Sanguineti MC, Demontis A, El-Ahmed, Garcia del Moral L, Maalouf F, Nachit M, Nserallah N, Ouabbou H, Rhouma S, Royo C, Villegas D, Tuberosa R.**

2011. Association mapping in durum wheat grown across a broad range of water regimes. *Journal of Experimental Botany* 62: 409-438.
- Maccaferri M, Ricci A, Salvi S, Milner SG, Noli E, Martelli PL. 2015.** A high-density, SNP-based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding. *Plant Biotechnol J* 13: 648-663.
- Malosetti M, Ribaut J, Van EFA. 2013.** The statistical analysis of multi-environment data: Modeling genotype-by-environment interaction and its genetic basis. *Frontiers in Physiology* 4: 11-17.
- Manikowski S, Strapasson A. 2016.** Sustainability Assessment of Large Irrigation Dams in Senegal: A Cost-Benefit Analysis for the Senegal River Valley. *Fron Environ Sci* 4: 1-18.
- Mangini G, Gadaleta A, Colasuonno P, Marcotuli I, Signorile AM, Simeone R et al. 2018.** Genetic dissection of the relationships between grain yield components by genome-wide association mapping in a collection of tetraploid wheats. *PLoS ONE* 13: e0190162.
- Masle MJ. 1981.** Relation entre croissance et développement pendant la montaison d'un peuplement de blé d'hiver, influence des conditions de nutrition. *Agronomie* 1: 365-374.
- Masle MJ. 1982.** Mise en évidence d'un stade critique par la montée d'une talle. *Agronomie* 1: 623-632.
- Masoni A, Ercoli L, Mariotti M, Arduini I. 2007.** Post-anthesis accumulation and remobilization of dry matter, nitrogen and phosphorus in durum wheat as affected by soil type. *European Journal of Agronomy* 26: 179-186.
- McIntyre CL, Mathews KL, Rattey A, Chapman SC, Drenth J, Ghaderi M, Reynolds M, Shorter R. 2010.** Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield-related components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rainfed conditions. *Theor Appl Genet* 120 : 527-541.
- Mekhlouf A, Bouzerzour H. 2000.** Déterminisme génétique et associations entre le rendement et quelques caractères à variation continue chez le blé dur (*Triticum durum* desf.). *Recherche Agronomique (INRAA)* 7: 37-49.
- Merchuk-Ovnat L, Fahima T, Krugman T, Saranga Y. 2016a.** Ancestral QTL alleles from wild emmer wheat improve grain yield, biomass and photosynthesis across environments in modern wheat. *Plant Science* 251: 23-24.
- Merchuk-Ovnat L, Barak V, Fahima T, Ordon F, Lidzbarsky GA, Krugman T, Saranga Y. 2016b.** Ancestral QTL alleles from wild emmer wheat improve drought resistance and productivity in modern wheat cultivars. *Frontiers in Plant Science* 7: 452.

- Merchuk-Ovnat L, Fahima T, Ephrath JE, Krugman T, Saranga Y. 2017.** Ancestral QTL alleles from wild emmer wheat enhance root development under drought in modern wheat. *Frontiers in Plant Science* 8: 703.
- Miura H, Worland AJ. 1994.** Genetic control of vernalization, day-length response, and earliness per se by homeologous group-3 chromosomes in wheat. *Plant Breeding* 113: 160-168.
- Mohammadi V, Qannadha MR, Zali AA, Yazdi-Samadi B. 2004.** Effect of post anthesis heat stress on head traits of wheat. *Internat J Agric Biol* 6:42-44.
- Mohammadi V, Zali AA, Bihamta MR. 2008.** Mapping QTLs for Heat Tolerance in Wheat. *J Agric Sci Technol* 10: 261-267.
- Mohammadi R , Amri A. 2008.** Comparison of parametric and non-parametric methods for selecting stable and adapted durum wheat genotypes in variable environments. *Euphytica* 159: 419-432.
- Mohler V, Albrecht T, Hartl L. 2014.** Inventory and effects of causal genes for thousand grain weight in winter wheat. *In: 65.Tagungder Vereinigungder Pflanzenzüchterund Saatgutkaufleute O`sterreichs (Raumberg-Gumpenstein)*, pp 47.
- Nagarajan S. 2006.** Quality characteristics of Indian wheat. *In: Popper L., W. Schäfer, W. Freund (eds.). Future of Flour. AgriMedia GmbH, Clenze, Germany.* pp 79-86.
- Najafian G, Kaffashi AK, Jafar-Nezhad A. 2010.** Analysis of grain yield stability in hexaploid wheat genotypes grown in temperate regions of Iran using additive main effects and multiplicative interaction. *Journal of Agricultural Science and Technology* 12: 213-222.
- Nixon S, Murray MA, Fuller DQ. 2011.** Plant use at an early Islamic merchant town in the West African Sahel: the archaeobotany of Essouk-Tadmakka (Mali). *Veget Hist Archaeobot.* 20: 223-239.
- Noohi K, Fatahi E, Kamali GHA. 2009.** Heat stress effects analysis on wheat crop in southern provinces. *Geophysical Res Abstracts* 11:4441.
- Ortiz R, Sayre KD, Govaerts B, Gupta R, Subbarao GV, Ban T. 2008.** Climate change: Can wheat beat the heat? *Agric Ecosyst Environ* 126: 46-58.
- Pacheco A, Vargas M, Alvarado G, Rodriguez F, Lopez M, Crossa J , Burgueño J. 2015.** GEA-R (Genotype x Environment Analysis with R for Windows.). Version 2.0. CIMMYT, Mexico, DF.
- Peterson RF. 1965.** Wheat Botany, Cultivation and Utilization. *Interscience Publishers inc NY* pp 422.
- Pinto R, Reynolds SM, Mathews PK, McIntyre LCL, Olivares- Villegas JJ, Chapman SC (2010).** Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical and Applied Genetics*, 121: 1001–1021.

- Pittock B. 2003.** Climate Change: An Australian Guide to the Science and Potential of Impacts. Department for the Environment and Heritage, Australian Greenhouse Office, Canberra, ACT. pp 250.
- Pereira L. 2017.** Climate change impacts on agriculture across Africa. In Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science; Oxford University Press: New York, NY, USA. pp 35.
- Quarrie SA, Steed A, Calestani C, Semikhodskii A, Lebreton C, Chinoy C, Dodig D. 2005.** A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring 9 SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theor Appl Genet* 110:865–880.
- Rafalski A. 2002.** Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Curr Opin Plant Biol* 5: 94-100.
- R Core Team. 2015.** A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rehman-Arif MA, Nagel N, Newmann K, Kobiljski B, Lohwasser U, Borner A. 2012.** Genetic studies of seed longevity in hexaploidy wheat using segregation and association mapping approaches. *Euphytica* 1869:1-13.
- Reynolds MP, Trethowan RM. 2007.** Physiological interventions in breeding for adaptation to abiotic stress. In: Scale and complexity in plant system research: Geneplant-crop relations (Eds: Spiertz JHJ, Struk PC & Van Laar HH) Wageningen UR Frontiers series Springer. Pp. 129-146.
- Rostoks N, Mudie S, Cardle L, Russell J, Ramsay L, Booth A, Svensson JT, Wanamaker SI, Walia H, Rodriguez EM, Hedley PE, Liu H, Morris J, Close TJ, Marshall DF, Waugh R. 2005.** Genome-wide SNP discovery and linkage analysis in barley based on genes responsive to abiotic stress. *Mol Genet Genomics* 274: 515-27.
- Sall AT, Kabbaj H, Cisse M, Gueye H, Ndoeye I, Filalli-Maltouf A, El-Mourid M, Ortiz R, Bassi FM. 2018.** Heat Tolerance of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Elite Germplasm Tested along the Senegal River. *Journal of Agricultural Science* 10: 217.
- Sall AT, Bassi FM, Cisse M, Gueye H, Ndoeye I, Filali-Maltouf A, Ortiz R. 2018.** Durum Wheat Breeding: In the Heat of the Senegal River. *Agriculture* 8:99.
- Schlenker W, Lobell DB. 2010.** Robust negative impacts of climate change on African agriculture. *Enviro Res Lett* 5 014010.

- Schuhwerk D, Nakhforoosh A, Kutshka S, Bodner G, Rausgruber H. 2011.** Field-screening of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) for drought tolerance. In Tagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs. 2010, p. 147-154. LFZ Raumberg-Gumpenstein, Irdning, Austria.
- Shi J, Li R, Qiu D, Jiang C, Long Y, Meng J. 2009.** Unraveling the complex trait of crop yield With quantitative trait loci mapping in *Brassica napus*. *Genetics* 182:851–861.
- Simoes AJG, Hidalgo CA. 2011.** The Economic Complexity Observatory: An Analytical Tool for Understanding the Dynamics of Economic Development. Workshops at the Twenty-Fifth AAAI Conference on Artificial Intelligence.
- Spiertz JHJ, Van de Haar H, Kupers JP. 2006.** Differences in grain growth, crop photosynthesis and distribution of assimilates between a semi dwarf and a standard cultivars of Winter wheat. *Neth J Agric Sci* 23: 233-249.
- Sukumaran S, Reynolds MP, Sansaloni C. 2018.** Genome-Wide Association Analyses Identify QTL Hotspots for Yield and Component Traits in Durum Wheat Grown under Yield Potential, Drought, and Heat Stress Environments. *Frontiers in Plant Science* 9:81.
- Tadesse W, Ogonnaya FC, Jighly A, Sanchez-Garcia M, Sohail Q, Rajaram S. 2015.** Genome-Wide Association Mapping of Yield and Grain Quality Traits in Winter Wheat Genotypes. *PLoS ONE* 10: e0141339.
- Tas S, Tas B. 2007.** Some physiological responses of drought stress in wheat genotypes with different ploidity in Turkiye. *World J Agric Sci* 3: 178-183.
- USDA. 2015.** Wheat production, consumption and supply in SSA. USDA.
- USDA Foreign Agricultural Service. 2015.** Turkey grain and feed. USDA.
- Wang D, Luthe DS. 2003.** Heat sensitivity in a bentgrass variant: failure to accumulate a chloroplast heat shock protein isoform implicated in heat tolerance. *Plant Physiol* 133:319-327.
- Winfield MO, Allen AM, Burrridge AJ, Barker GL, Benbow HR, Wilkinson PA. 2016.** High-density SNP genotyping array for hexaploid wheat and its secondary and tertiary gene pool. *Plant Biotechnol* 14:1195–1206.
- Yaghotipoor A, Farshadfar E. 2007.** Non-parametric estimation and component analysis of phenotypic stability in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Pakistan Journal of Biological Science* 10: 26-46.
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF. 1974.** A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14: 415-421.
- Zaharieva M, Bonjean A, Monneveux P. 2014.** Saharan wheats: before they disappear. *Genet Resour Crop Evol* 61: 1065-1084.

- Zahedi M, Jenner CF. 2003.** Analysis of effects in wheat of high temperature on grain filling attributes estimated from mathematical models of grain filling. *The Journal of Agricultural Science* 141: 203-212.
- Zaim M, El Hassounia K, Gamba F, Filali-Maltoufa A, Belkadia B, Sourour A, Amri A, Nachit M, Taghouti M, Bassi FM. 2017.** Wide crosses of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) reveal good disease resistance, yield stability, and industrial quality across Mediterranean sites. *Field Crop Research* 214: 219-227.
- Zali H, Farshadfar, Sabaghpour SH. 2011.** Non-parametric analysis of phenotypic Stability in chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes in Iran. *Crop Breeding Journal* 1: 89-100.
- Zhang H, Zhang F, Li G, Zhang S, Zhang Z, Ma L. 2017.** Genetic diversity and association mapping of agronomic yield traits in eighty-six synthetic hexaploid wheat. *Euphytica* 213: 111.
- Zhu C, Gore M, Buckler ES, Yu J. 2008.** Status and prospects of association mapping in plants. *Plant Genome* 1: 5-20.
- Zobel RW, Wright MJ, Gauch HG. 1988.** Statistical analysis of a yield trial. *Agronomy Journal* 80:388-393.

ANNEXES

ANNEXES

Annexe 1. Tableaux d'ANOVA de tous les caractères des 24 géotypes testés dans la vallée

Annexe 1.1. ANOVA pour la date d'épiaison

Annexe 1.1.1. ANOVA combiné des 4 environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16)

SOV	SS	PORCENT	PORCENAC	df	MS	F	PROBF
ENV	393,80729	37,6851	37,6851	3	131,2691	102,03914	0
GEN	418,11979	40,01166	77,69676	23	18,17912	14,13114	0
ENV*GEN	233,06771	22,30324	100	69	3,37779	2,62565	0,00001
PC1	124,78853	52,95196	52,95196	25	4,99154	4,28955	0
PC2	81,08349	34,40644	87,3584	23	3,52537	3,02958	0,00047
PC3	29,79165	12,6416	100	21	1,41865	1,21914	0,27522
PC4	0	0	100	19	0	0	1
Residuals	123,5	0	0	96	1,28646	NA	NA

Annexe 1.1.2. ANOVA pour la date d'épiaison à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	307,597	13,374	16,635	2,69E-06***
Residuals	13	10,451	0,804		

Annexe 1.1.3. ANOVA pour la date d'épiaison à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	392,31	17,0571	30,324	6,86E-08***
Residuals	13	7,31	0,5625		

Annexe 1.2 .ANOVA pour la hauteur de la plante

Annexe1.2.1. ANOVA combinée des 4 environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16)

SOV	SS	PORCENT	PORCENAC	df	MS	F	PROBF
ENV	4485,55729	44,68208	44,68208	3	1495,18576	159,04469	0
GEN	3288,45312	32,75734	77,43942	23	142,97622	15,20855	0
ENV*GEN	2264,81771	22,56058	100	69	32,82345	3,49147	0
PC1	1363,46279	58,68321	58,68321	25	54,53851	7,77204	0
PC2	807,84054	34,76932	93,45253	23	35,1235	5,00529	0
PC3	152,12579	6,54747	100	21	7,24409	1,03232	0,44491
PC4	0	0	100	19	0	0	1
Residuals	902,5	0	0	96	9,40104	NA	NA

Annexe 1.2.2. ANOVA pour la hauteur de la plante à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	555,24	24,1407	3,0619	0,02015*
Residuals	13	102,5	7,8843		

Annexe 1.2.3. ANOVA pour la hauteur de la plante à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	1144,21	49,748	4,9531	0,002244**
Residuals	13	130,57	10,044		

Annexe 1.3 .ANOVA pour la biomasse

Annexe1.3.1. ANOVA combinée des 4 environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16)

SOV	SS	PORCENT	PORCENAC	df	MS	F	PROBF
ENV	458010479	64,8325	64,8325	3	152670160	214,44405	0
GEN	110200240	15,59911	80,43161	23	4791314,78	6,72999	0
ENV*GEN	138241296	19,56839	100	69	2003497,05	2,81416	0
PC1	83686108	62,75976	62,75976	25	3347444,32	5,64576	0
PC2	36037580,5	27,02611	89,78588	23	1566851,32	2,64263	0,00189
PC3	13619877,5	10,21412	100	21	648565,597	1,09386	0,38322
PC4	0	0	100	19	0	0	1
Residuals	68345730,5	0	0	96	711934,693	NA	NA

Annexe 1.3.2. ANOVA pour la biomasse à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Gnotypes	23	54645387	2375886	1,4045	0,2661
Residuals	13	21991330	1691641		

Annexe 1.3.3. ANOVA pour la biomasse à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	26443797	1149730	3,7886	0,007991**
Residuals	13	3945148	303473		

Annexe 1.4 .ANOVA pour le poids de mille grains

Annexe1.4.1. ANOVA combinée des 4 environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16)

SOV	SS	PORCENT	PORCENAC	df	MS	F	PROBF
ENV	2776,04167	62,51994	62,51994	3	925,34722	243,379	0
GEN	1114,75	25,10557	87,62551	23	48,46739	12,74759	0
ENV*GEN	549,45833	12,37449	100	69	7,96316	2,09442	0,00041
PC1	353,32486	64,86914	64,86914	25	14,13299	3,91812	0,00002
PC2	156,44081	28,72196	93,5911	23	6,80177	1,88567	0,0297
PC3	34,90758	6,4089	100	21	1,66227	0,46084	0,97288
PC4	0	0	100	19	0	0	1
Residuals	365	0	0	96	3,80208	NA	NA

Annexe 1.4.2. ANOVA pour le poids de mille grains à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	472,9	20,561	1,0862	0,4523
Residuals	13	246,07	18,928		

Annexe 1.4.3. ANOVA pour le poids de mille grains à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
-----	----	--------	---------	---------	---------

Genotypes	23	156,667	6,8116	1,7956	0,1373
Residuals	13	49,315	3,7935		

Annexe 1.5 .ANOVA pour l'indice de récolte

Annexe1.5.1. ANOVA combinée des 4 environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16)

SOV	SS	PORCENT	PORCENAC	df	MS	F	PROBF
ENV	12408,6823	72,03777	72,03777	3	4136,22743	270,95042	0
GEN	1610,11979	9,34744	81,38521	23	70,00521	4,58581	0
ENV*GEN	3206,44271	18,61479	100	69	46,47018	3,04411	0
PC1	2116,53764	66,00889	66,00889	25	84,66151	5,4112	0
PC2	829,78342	25,87863	91,88752	23	36,07754	2,30592	0,00644
PC3	260,12212	8,11248	100	21	12,38677	0,79171	0,71605
PC4	0	0	100	19	0	0	1
Residuals	1465,5	0	0	96	15,26562	NA	NA

Annexe 1.5.2. ANOVA pour l'indice de récolte à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	2209,53	96,067	2,2609	0,06472
Residuals	13	552,37	42,49		

Annexe 1.5.3. ANOVA pour l'indice de récolte à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	581,73	25,2925	2,6473	0,03612*
Residuals	13	124,2	9,5542		

Annexe 1.6 .ANOVA pour le rendement grain

Annexe1.6.1. ANOVA combinée des 4 environnements (FAN15, FAN16, KED15 et KED16)

SOV	SS	PORCENT	PORCENAC	df	MS	F	PROBF
ENV	176873915	79,59798	79,59798	3	58957971,8	1040,00694	0
GEN	16591033,2	7,46641	87,06439	23	721349,271	12,72446	0
ENV*GEN	28744097,4	12,93561	100	69	416581,121	7,34841	0
PC1	23995126,1	83,47845	83,47845	25	959805,046	16,65322	0
PC2	3254626,87	11,32277	94,80121	23	141505,516	2,45521	0,00373
PC3	1494344,34	5,19879	100	21	71159,2541	1,23466	0,26358
PC4	0	0	100	19	0	0	1
Residuals	5442238	0	0	96	56689,9792	NA	NA

Annexe 1.6.2. ANOVA pour rendement grain à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	15604475	678455	3,661	0,009322**
Residuals	13	2409163	185320		

Annexe 1.6.3. ANOVA pour rendement grain à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	9307709	404683	8,4176	0,0001384***
Residuals	13	624988	48076		

Annexe 1.7 .ANOVA pour la date de maturité

Annexe 1.7.1. ANOVA à KED16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	98	4,2609	10,226	4,64E-05***
Residuals	13	624988	48076		

Annexe 1.7.2. ANOVA à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	392,31	17,0571	30,324	6,86E-08***
Residuals	13	7,31	0,5625		

Annexe 1.7.3. ANOVA à FAN16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	97,323	4,2315	3,3357	0,01403*
Residuals	13	16,491	1,2685		

Annexe 1.7.4. ANOVA à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	510,48	22,1947	9,2639	8,12E-05***
Residuals	13	31,15	2,3958		

Annexe 1.8 .ANOVA pour la date de remplissage de grains

Annexe 1.8.1. ANOVA à KED16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	39,979	1,73822	1,9403	0,1081
Residuals	13	11,646	0,89583		

Annexe 1.8.2. ANOVA à FAN16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	35,25	1,53261	2,35	0,05638
Residuals	13	8,478	0,65217		

Annexe 1.9 .ANOVA pour le nombre d'épis par m²

Annexe 1.9.1. ANOVA à KED16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	135662	5898,4	4,8826	0,002408**
Residuals	13	15705	1208		

Annexe 1.9.2. ANOVA à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	26360	1146,1	1,118	0,4298
Residuals	13	13327	1025,2		

Annexe 1.9.3. ANOVA à FAN16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	71610	3113,49	3,4107	0,01274*
Residuals	13	11867	912,87		

Annexe 1.9.4. ANOVA à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	35327	1535,9	0,7023	0,7781
Residuals	13	28432	2187,1		

Annexe 1.10. ANOVA pour le nombre de grains par épis

Annexe 1.10.1. ANOVA à KED16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	452,48	19,673	8,9934	9,58E-05***
Residuals	13	28,44	2,1875		

Annexe 1.10.2. ANOVA à KED17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	425,57	18,5031	1,8773	0,1199
Residuals	13	128,13	9,8564		

Annexe 1.10.3. ANOVA à FAN16

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	346,51	15,0656	4,7061	0,002883**
Residuals	13	41,62	3,2013		

Annexe 1.10.4. ANOVA à FAN17

SOV	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(> F)
Genotypes	23	961,19	41,791	2,1358	0,07883
Residuals	13	254,37	19,567		

Annexe 2. Variations alléliques des QTL stables au sein des dix meilleurs génotypes en termes de rendement

Locus	Key marker	Trait	Alleles+	Berghouata1	IDON37-039	IDON37-062	Icambel	IDON37-063	ADYT_097	Margherita 2	Icadezful	IDON37-053	IDON37-096
QTL.ICD.GYheat.001	AX-94479134	GY	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-94929285	GFP	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
QTL.ICD.TKWheat.001	AX-95144698	TKW	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
	AX-95137931	PLH	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
QTL.ICD.HIheat.001	AX-94823004	HI	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
	AX-95134745	DtM	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
QTL.ICD.HIheat.002	AX-94527012	HI	AA	AA	AA	AA	CC	AA	AA	AA	AA	NN	AA
	AX-94644578	Biom	TT	TT	CC	TT	TT	TT	TT	CC	TT	CC	TT
QTL.ICD.GFPheat	AX-95253310	GFP	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
	AX-95114666	DtM	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
QTL.ICD.TKWheat.002	AX-94870997	TKW	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-95228444		AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA
QTL.ICD.TKWheat.003	AX-95110001	TKW	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-94538070	DtM	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
QTL.ICD.TKWheat	AX-	TK	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	NN	GG

at.004	95093237	W											
	AX-94436269	DtM	TT	AA	TT	TT	AA	TT	AA	TT	AA	AA	AA
QTL.ICD.DtMheat.001	AX-95205877	DtM	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-94894810	PLH	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	NN	TT
QTL.ICD.DtMheat.002	AX-94888486	DtM	AA	AA	AA	AA	AG	AA	AA	AA	AA	AA	AA
	AX-95087261	PLH	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
QTL.ICD.GYheat.002	AX-95024816	GY	GG	GG	GG	GG	GG	GG	NN	GG	CC	CC	CC
	AX-94983266	DtH	AA	AA	GG	AA	GG	GG	GG	GG	AA	GG	AA
QTL.ICD.TKWheat.005	AX-95128040	TKW	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
	AX-94775330	GY	GG	GG	GG	GG	GG	GG	TT	GG	GG	GG	GG
QTL.ICD.DtHheat.001	AX-94526136	DtH	AA	GG	GG	GG	AA	GG	AA	GG	AA	NN	GG
	AX-94763661	DtM	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	NN	TT
QTL.ICD.TKWheat.006	AX-94967827	TKW	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
	AX-95208494	GFP	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
QTL.ICD.GYheat.003	AX-94429117	GY	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
	AX-94915611	PLH	CT	CT	CT	CT	CT	CT	TT	CT	CT	NN	CT
QTL.ICD.Gr.m2heat	AX-94413007	Gr.m2	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
	AX-95002570	DtM	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG

QTL.ICD.GYheat.004	AX-94496513	GY	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA
	AX-94679648		AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA
QTL.ICD.DtMheat.003	AX-94629896	DtM	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-94742121	Biom	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
QTL.ICD.DtMheat.004	AX-94476475	DtM	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
	AX-94483569		TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
QTL.ICD.Biomheat.001	AX-94919303	Biom	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA
	AX-95226363	TKW	GG	TT	TT	TT	TT	TT	GG	TT	GG	TT	TT
QTL.ICD.GYheat.005	AX-94421698	GY	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA
	AX-94856936	DtM	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
QTL.ICD.Biomheat.002	AX-94809955	Biom	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
	AX-94951131	HI	AA	CC	AA	CC	AA	CC	CC	AA	AA	AA	AA
QTL.ICD.PLHheat.001	AX-94980566	PLH	TT	CC	TT	CC	TT	CC	TT	TT	TT	TT	TT
	AX-94646218	TKW	GG	AA	AA	AA	AA	AA	GG	AA	GG	AA	AA
QTL.ICD.DtHheat.002	AX-94515886	DtH	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
	AX-94423616	GY	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
QTL.ICD.PLHheat.002	AX-94968841	PLH	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-		AA	AA	AA	GG	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA

	95192704												
QTL.ICD.GYheat.006	AX-95001850	GY	AG	AG	AG	AG	AG	AG	AG	AG	AG	AG	AG
	AX-94461279	DtM	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT	TT
QTL.ICD.Biomheat.003	AX-95127289	Bio m	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-95200915	DtM	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
QTL.ICD.Biomheat.004	AX-95182725	Bio m	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-94420810	HI	CC	CC	CC	TT	CC	TT	CC	CC	CC	TT	CC
QTL.ICD.GYheat.007	AX-94759589	GY	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
	AX-94759589	Gr.s pk	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
QTL.ICD.TKWheat.007	AX-94876871	TK W	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
	AX-95102264	PLH	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC	CC
QTL.ICD.Gr.spkheat	AX-95125910	Gr.s pk	GG	GG	GG	NN	GG	CG	GG	GG	GG	CG	GG
	AX-94653706	PLH	AA	AG	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AG
QTL.ICD.Biomheat.005	AX-94522036	Bio m	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG	GG
	AX-94467701	TK W	AA	AA	AA	GG	GG	AA	GG	AA	AA	AA	AA
Percentage of match Haplotype				89%	92%	86%	91%	88%	89%	92%	97%	78%	91%

Annexe 3. Liste des publications

➤ Articles publiés

1. Articles scientifiques:

- **Sall A.T.**, H. Kabbaj, M. Cisse, H. Gueye, I. Ndoye, A.F. Maltouf, M. El-Mourid, R. Ortiz, F.M. Bassi. 2018. **Heat Tolerance of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Elite Germplasm Tested along the Senegal River**. *Journal of Agricultural Science*, 10, p. p217. doi:<http://dx.doi.org/10.5539/jas.v10n2p217>.
- **Sall, A.T.** , Bassi, F.M., Cisse, M., Gueye, H., Ndoye, I., Filali-Maltouf, A., & Ortiz, R. (2018). **Durum Wheat Breeding: In the Heat of the Senegal River**. *Agriculture*, 8, 99. doi:10.3390/agriculture8070099

2. Article de recherche:

Kabbaj H, **Sall AT**, Al-Abdallat A, Geleta M, Amri A, Filali-Maltouf A, Belkadi B, Ortiz R and Bassi FM (2017). **Genetic Diversity within a Global Panel of Durum Wheat (*Triticum durum*) Landraces and Modern Germplasm Reveals the History of Alleles Exchange**. *Front. Plant Sci.* 8:1277. doi: 10.3389/fpls.2017.01277

Journal of Agricultural Science

[Home](#) > [Vol 10, No 2 \(2018\)](#) > [Sall](#)

Heat Tolerance of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Elite Germplasm Tested along the Senegal River

Amadou T. Sall, Madiama Cisse, Habibou Gueye, Hafssa Kabbaj, Ibrahima Ndoye, Abdelkarim Filali-Maltouf, Bouchra Belkadi, Mohamed El-Mourid, Rodomiro Ortiz, Filippo M. Bassi

Abstract

The Senegal River basin (Guinea, Mali, Mauritania, and Senegal) is a key agricultural production area in sub-Saharan Africa. Here, rice fields are left fallow during the cooler winter season, when the night temperatures reach 16 °C but the maximum daily temperatures remain above 30 °C. This season was used for the first time to conduct multi-environmental trials of durum wheat. Twenty-four elite breeding lines and cultivars were tested for adaptation during seasons 2014-15 and 2015-16 at two stations: Kaedi, Mauritania and Fanaye, Senegal. Phenological traits, grain yield and its components were recorded. Top grain yield was recorded at 5,330 kg ha⁻¹ and the average yield at 2,484 kg ha⁻¹. The season lasted just 90 days from sowing to harvest. Dissection of the yield in its components revealed that biomass and spike fertility (*i.e.* number of seeds produced per spike) were the most critical traits for adaptation to these warm conditions. This second trait was confirmed in a validation experiment conducted in 2016-17 at the same two sites. Genotype × environment interaction was dissected by AMMI model, and the derived IPC values used to derive an ‘AMMI wide adaptation index’ (AWAI) to assess yield stability. The use of a selection index that combined adjusted means of yield and AWAI identified three genotypes as the most stable and high yielding: ‘Bani Suef 5’, ‘DAWRyT118’, and ‘DAWRyT123’. The last two genotypes were also confirmed among the best in a validation trial conducted in season 2016-17. The data presented here are meant to introduce to the breeding community the use of these two research stations along the Senegal River for assessing heat tolerance of wheat or other winter cereals, as well as presenting two new ideal germplasm sources for heat tolerance, and the identification of spike fertility as the key trait controlling adaptation to heat stress.

Agriculture 2018, 8(7), 99; <https://doi.org/10.3390/agriculture8070099>

Durum Wheat Breeding: In the Heat of the Senegal River

Amadou T. Sall¹, Filippo M. Bassi, Madiama Cisse, Habibou Gueye, Ibrahima Ndoye, Abdelkarim Filali-Maltouf and Rodomiرو Ortiz










Abstract

Global warming may cause +4 °C temperature increases before the end of this century. Heat tolerant bred-germplasm remains the most promising method to ensure farm productivity under this scenario. A global set of 384 durum wheat accessions were exposed to very high temperatures occurring along the Senegal River at two sites for two years. The goal was to identify germplasm with enhanced tolerance to heat. There was significant variation for all traits. The genetic (G) effect accounted for >15% of the total variation, while the genotype by environment interaction (G × E) reached 25%. A selection index that combines G and a G × E wide adaptation index was used to identify stable high yielding germplasm. Forty-eight accessions had a stable grain yield above the average (2.7 t ha⁻¹), with the three top lines above 3.5 t ha⁻¹. Flowering time, spike fertility and harvest index were the most critical traits for heat tolerance, while 1000-kernel weight and spike density only had environment-specific effects. Testing of six subpopulations for grain yield across heat-prone sites revealed an even distribution among clusters, thus showing the potential of this panel for dissecting heat tolerance via association genetics

ORIGINAL RESEARCH ARTICLE

Front. Plant Sci., 18 July 2017 | <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01277>

Genetic Diversity within a Global Panel of Durum Wheat (*Triticum durum*) Landraces and Modern Germplasm Reveals the History of Alleles Exchange

 **Hafssa Kabbaj**^{1,2},  **Amadou T. Sall**^{1,2},  **Ayed Al-Abdallat**³,  **Mulatu Geleta**⁴,  **Ahmed Amri**¹,  **Abdelkarim Filali-Maltouf**²,  **Bouchra Belkadi**²,  **Rodomiro Ortiz**⁴ and  **Filippo M. Bassi**^{1*}

- ¹International Center for Agricultural Research in the Dry Areas, Rabat, Morocco
- ²Department of Plant Science, Mohammed V University, Rabat, Morocco
- ³Department of Horticulture and Crop Science, Faculty of Agriculture, The University of Jordan Amman, Amman, Jordan
- ⁴Plant Breeding, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, Sweden

Abstract

Durum wheat is the 10th most important crop in the world, and its use traces back to the origin of agriculture. Unfortunately, in the last century only part of the genetic diversity available for this species has been captured in modern varieties through breeding. Here, the population structure and genetic diversity shared among elites and landraces collected from 32 countries was investigated. A total of 370 entries were genotyped with Axiom 35K array to identify 8,173 segregating single nucleotide polymorphisms (SNPs). Of these, 500 were selected as highly informative with a PIC value above 0.32 and used to test population structure via DAPC, STRUCTURE, and neighbor joining tree. A total of 10 sub-populations could be identified, six constituted by modern germplasm and four by landraces of different geographical origin. Interestingly, genomic comparison among groups indicated that Middle East and Ethiopia had the lowest level of allelic diversity, while breeding programs and landraces collected outside these regions were the richest in rare alleles. Further, phylogenetic analysis among landraces indicated that Ethiopia might represent a second center of origin of durum wheat, rather than a second domestication site as previously believed. Together, the analyses carried here provide a global picture of the available genetic diversity for this crop and shall guide its targeted use by breeders.

Articles soumis

1. Article scientifique:

Sall AT, Kabbaj H, Gueye H, Cisse M, M. Sanchez-Garcia, Ndoye I, Al-Abdallat A, Belkadi B, Filali-Maltouf A, Nachit M, Amri A, M Baum, Ortiz R, FM Bassi . Genetic regions controlling heat tolerance in durum wheat grown along the Senegal River. Soumis dans la revue *Molécular Breeding*.

2. Chapitre d'ouvrage:

Sall A.T., T. Chiari, S.Ahmed, F.M. Bassi. Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) origin, cultivation, and potential expansion in Sub-Saharan Africa. In Cereals of Sub-Saharan Africa

Annexes 4. Liste des communications

➤ **Communications orales**

- 1- **Amadou Tidiane Sall**, Filippo Bassi, Rodomiro Ortiz, Ibrahima Ndoye, Abdelkarim Fillali-Maltouf. *Deployment of Molecular Durum Breeding to the Senegal Basin: Capacity Building to Face Global Warming*. Réunion du conseil d'administration de l'ICARDA du 05 Mai 2015 à rabat ; Maroc
- 2- **Amadou Tidiane Sall**, Filippo Bassi, Rodomiro Ortiz, Madiama Cissé, Habibou Guèye, Ibrahima Ndoye, Abdelkarim Fillali-Maltouf. *La potentialité de la culture du blé dur dans la vallée du fleuve Sénégal*. Annual meeting of the expert working group in durum wheat breeding and genetics, October 1st and 2nd in Rabat, Morocco.
- 3- **Amadou Tidiane Sall**, Filippo Bassi, Madiama Cissé, Habibou Guèye. **Le blé dur dans le bassin du fleuve Sénégal: de nouvelles graines contre la pauvreté**. Atelier ISRA/ICARDA Dakar, le 13 mars 2018
- 4- **Amadou Tidiane Sall**, Filippo Bassi, Madiama Cissé, Habibou Guèye. **Le blé dur dans le bassin du fleuve Sénégal, une nouvelle céréale pour la diversification culturelle**. Dotoriales 2018 de l'Ecole Doctorale Développement Durable et Société (ED2DS) de l'université de Thies, le 26 et 27 Juin 2018

➤ **Communications audiovisuelles**

- 1- **Amadou Tidiane Sall** et Madiama Cissé. *Reportage de la télévision nationale du Sénégal (RTS)*. Février 2017 à la station de recherches de Fanaye département Podor, Sénégal.

https://www.facebook.com/amadoutidiane.sall.1985/posts/1694705003889652?notif_t=feedback_reaction_generic¬if_id=1491555195013897#

- 2- **Amadou Tidiane Sall**, Filippo Bassi, Madiama Cissé, Habibou Guèye. *Reportage de la télévision Française (TV5 Monde)*. 15 Mars 2018 en milieu paysans à Ndiayene Pendaou département Podor, Sénégal.

<https://m.youtube.com/watch?feature=youtu.be&v=k3xZqkgStO4>

➤ **Communications écrites (Presse en ligne)**

- 1- **Amadou Tidiane Sall**, Filippo Bassi, Madiama Cissé, Habibou Guèye. *Site web d'OLAM*.

<http://olamgroup.com/news/italian-scientist-brings-pasta-power-climate-adaptation-solution-west-africa/#sthash.kCs4Kbvq.dpbs>

- 2- Plus de **50 supports Web** ont parlé de nos résultats sur la culture du blé dans le bassin du fleuve Sénégal. On donne ici quelques pays :

- Angleterre

<https://www.theguardian.com/global-development/2018/mar/23/heat-tolerant-durum-wheat-crazy-idea-food-insecurity>

<http://www.huffingtonpost.co.uk/filippo-maria-bassi/putting-agricultural-research-18549134.html>

- France

<http://www.commodafrica.com/16-11-2017-du-ble-dur-tolerant-une-chaaleur-extreme-en-afrique-delouest>

- Etats Unis d'Amérique

<https://finance.yahoo.com/news/italian-scientist-brings-pasta-power-112000861.html>

Tunisie

<https://www.webmanagercenter.com/2017/11/18/412613/grace-a-un-scientifique-italien-le-ble-secultive-desormais-en-afrique-de-louest/>

- Sénégal

<http://www.sen360.fr/afrique/culture/afrique-de-l-039-ouest-cultiver-du-ble-dur-au-senegal-enmauritanie-et-au-mali-c-039-est-desormais-possible-906879.html>

➤ **Communications affichées (Posters).**

Amadou Tidiane Sall, Filippo Bassi, Rodomiro Ortiz, Ibrahima Ndoeye, Abdelkarim Fillali-Maltouf. *Molecular Durum Wheat Breeding to the Senegal Basin*. Réunion du conseil d'administration de l'ICARDA du 05 Mai 2015 à rabat ; Maroc



Amadou Tidiane Sall
tidianesall11@yahoo.com



Molecular Durum Wheat Breeding to Senegal Ba-

- . Large potential of Durum along the Senegal River(500,000 ha, grain yield ,quality, on the market at unique time)
- . Phenotyping 380 lines with 4 checks in two stations (Fanaye Senegal, Kaedi Mauritanie)
- . Collaboration with ISRA and CNRADA



Senegal River



Donation of equipment to Mauritania



Visual selection in Fanaye Station



Kaedi Station

Lines	code	origine	DSM	TKW	Yield
176	IDON37-085	ICARDA	87	42	6.44
182	IDON37-105	ICARDA	83	34	6.22
152	IDON37-010	ICARDA	86	43	6
363	Karim	CIMMYT	93	44	4.4

Best yielders lines



Ouassara1

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR/THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Biotechnologies Végétales et Microbiennes et Amélioration des plantes

Auteur: SALL Amadou Tidiane

Dissection génétique de la tolérance du blé dur (*Triticum turgidum* sp. Durum) aux conditions de chaleur de la vallée du fleuve Sénégal

Résumé:

Le blé est une culture vivrière majeure en Afrique de l'Ouest, mais sa production est considérablement limitée par une chaleur intense. La vallée du fleuve Sénégal (Guinée, Mali, Mauritanie et Sénégal) est une zone de production agricole importante en Afrique subsaharienne où les rizières sont laissées en jachère pendant la saison froide à cause des températures minimales basses (16 °C) alors que les températures maximales supérieures à 30 °C sont aussi stressantes pour la culture du blé. Cette saison froide a été utilisée pour tester le comportement des génotypes de blé dur dans la vallée. L'objectif était d'identifier des variétés tolérantes à la chaleur et de détecter des régions chromosomiques responsables de cette tolérance par une étude d'association génomique. Des variétés traditionnelles et des lignées élites modernes, dont plusieurs de l'ICARDA et du CIMMYT, ont été évaluées pour la réponse au stress thermique dans deux sites de la vallée (Fanaye, Sénégal et Kaédi, Mauritanie) pendant la saison froide 2014 -2015 et 2015-2016. Le rendement grain maximal est de 6 t ha⁻¹, obtenu après seulement 90 jours entre le semis et la récolte. Les caractères phénologiques (épiaison, maturité et durée de remplissage des grains) et les composantes de rendement (poids de mille grains, densité des épis et biomasse) ont montré une grande variabilité phénotypique et un effet significatif sur la performance du rendement grain.

L'adaptabilité des variétés est testée par l'indice d'adaptation obtenu à partir du modèle AMMI. L'utilisation de l'indice de sélection combinant le potentiel de rendement et la stabilité a permis d'identifier des génotypes très performants et stables. La dissection du rendement dans ses composantes a révélé que la biomasse et la fertilité des épis sont les caractères les plus déterminants pour l'adaptation à la chaleur.

L'analyse du déterminisme génétique de l'adaptation à la chaleur a permis d'identifier 32 loci à caractère quantitative (QTL) associés aux différents caractères agronomiques sur les 14 chromosomes. Sept QTL sont associés au rendement grain en soi, 16 QTL contrôlent les composantes du rendement (poids de 1000 grains, biomasse aérienne, indice de récolte, nombre de grains /m² et grain /épi) et neuf QTL sont liés à l'adaptation phénologique (date d'épiaison, maturité physiologique et hauteur de la plante). Après validation, ces régions génomiques pourraient être utilisées pour le pyramidage des QTL de tolérance à la chaleur, tandis que les marqueurs SNP sous-jacents pourraient être utilisés pour accélérer le processus de sélection, facilité par la sélection assistée par ADN.

Mots Clés : Lignées élites, blé dur, tolérance à la chaleur, AMMI, indice de sélection, étude d'association génomique, marqueurs SNP, QTL, rendement grain, caractères phénologiques, composantes de rendement, vallée du fleuve Sénégal.

UNIVERSITY CHEIKH ANTA DIOP OF DAKAR/ PhD THESIS

Specialty: Plant and Microbial Biotechnology and Plant Breeding

Author: SALL Amadou Tidiane

Genetic dissection of durum wheat (*Triticum turgidum* sp. Durum) tolerance under heat conditions along the Senegal River valley

Abstract:

Wheat is a major food crop in West Africa, but its production is significantly limited by severe heat. The Senegal River valley (Guinea, Mali, Mauritania, and Senegal) is an important agricultural production area in sub-Saharan Africa. Here, rice fields are left fallow during the cooler winter season due to the low night temperatures (16 °C) but the maximum daily temperatures that remain above 30 °C are also stressful for growing wheat. This season was used for the first time to test the response of durum wheat genotypes in the valley. The aim was to identify heat tolerant varieties and to detect genomic regions responsible of this tolerance by GWAS. Landraces and modern elite breeding lines, including several from both ICARDA and CIMMYT, was assessed for response to heat stress in two irrigated sites (Fanaye, Senegal and Kaedi, Mauritania) during 2014-2015, and 2015-2016 winter seasons. The maximum recorded grain yield was 6 t ha⁻¹, which was achieved after just 90 days from sowing to harvesting. Phenological traits (heading, maturity and grain filling period) and yield components (thousand kernel weight, spike density and biomass) had large phenotypic variation and a significant effect on grain yield performance.

Varieties adaptability was tested with the adaptation index obtained from the AMMI model. The use of a selection index that combined yield potential and stability identified many genotypes as high yielding and stable. Dissection of the yield in its components revealed that biomass and spike fertility was the most important traits for adaptation to these warm conditions.

Analysis of the genetic basis of heat adaptation allowed identifying 32 quantitative trait loci (QTL) related to the different agronomic traits across all 14 chromosomes. Seven QTLs were linked to grain yield per se, sixteen QTLs controlling grain yield components (1000 kernel weight, above-ground biomass, harvest index, number of grain/ m² and grain/spike) and nine QTLs related to phenological adaptation (heading, maturity and plant height). After validation, these genomic regions could be used to pyramid heat tolerance QTLs, while the SNP markers underlying them could be deployed to accelerate selection process facilitated by DNA-aided breeding.

Key Words: Elite lines, durum wheat, heat tolerance, AMMI, selection index, GWAS, SNP markers, QTL, grain yield, phenological traits, yield components, Senegal River Valley.