

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

المدرسة الوطنية العليا للفلاحة الحراش – الجزائر-

ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE EL-HARRACH –ALGER



THÈSE

Présentée pour l'obtention du diplôme de Doctorat LMD 3^{ème} cycle

En sciences Agronomiques.

Option : Production Végétale.

Thème

Comportement de Quelques Génotypes de Blé Tendre (*Triticum aestivum* L.) Sous Différents Niveaux de Régime Hydrique et dans Deux Zones Agro-Climatiques Contrastées en Algérie (Subhumide et semi-aride).

Devant le jury :

Présenté Par : M^r BACHIRI HAMID

Présidente :	M ^{me} Mekliche Leila	Professeur, ENSA/El Harrach.
Directeur de thèse :	M Djebbar Réda	Professeur, USTHB/Alger.
Co-Directeur:	M Mekliche Arezki	MCA, ENSA/El Harrach.
Examineurs :	M Ounane Sidi Mohamed	Professeur, ENSA/El Harrach.
	M ^{me} Abrous Belbachir O	Professeur, USTHB/Alger.
	M Mefti Mohamed	Professeur, ENSA/El Harrach.

2019-2020

DÉDICACES

A mes parents,

Surtout à la mémoire de ma très chère mère,

Maman : Affable, honorable, aimable : Tu représentes pour moi le symbole de la bonté par excellence, la source de tendresse et l'exemple du dévouement qui n'a pas cessé de m'encourager et de prier pour moi.

A mon épouse,

Sans ton aide et tes encouragements ce travail n'aurait vu le jour. Que dieu réunisse nos chemins pour un long commun serein et que ce travail soit témoignage de ma reconnaissance.

A mes très chères enfants,

Imad Eddine.

Lyna

Youcef

A ma belle-famille

A tous ceux qui m'ont aidé de prêt ou de loin à réaliser ce travail,

Je vous remercie infiniment.

Hamid.

Remerciements

La louange est à Allah, à qui j'adresse mes amples remerciements, sans sa miséricorde ce travail n'aura pas abouti.

*Au terme de ce travail, mes profonds remerciements vont à mon directeur de thèse le professeur **DJEBBAR REDA** de l'université de Bab-ezzouar (USTHB), pour avoir suivi et dirigé en toute modestie ce travail, son encadrement était le plus exemplaire. Qu'il trouve ici le témoignage d'une profonde gratitude pour sa disponibilité, sa patience, sa gentillesse et ses précieux conseils.*

*Ainsi que, mes remerciements d'adresse à mon co-directeur de thèse le docteur **MEKLIKE AREZKI** maître de conférences A au sein de l'école nationale supérieure agronomique (ENSA) pour ses qualités scientifiques et humaines et ses encouragements permanents.*

Mes vifs remerciements vont aussi :

*A Mme **MEKLIKE-HANIFI L** qui m'a fait l'honneur de présider le jury.*

*A Mme **ABROUS BELBACHIR O** et à Messieurs **OUNANE SIDI MOHAMED** et **MEFTI MOHAMED** d'avoir accepté d'examiner mon travail et de faire partie de mon jury.*

*Je tiens également à remercier très spécialement **ZELTNI A** et à Mlle **BOUTBILA N** de l'ITGC ainsi que le **Dr BENBELKACEM A** directeur de recherche à l'INRAA pour leur aide précieuse afin de finaliser ce travail, un grand merci à vous tous.*

*Mes remerciements vont aussi au docteur **ABDBAGI. MUKHTAR. ALI. GHANIM** du laboratoire de génétique et amélioration des plantes en Autriche (Plant Breeding and Genetics Laboratory Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture. Vienna, Austria) pour son aide dans la réalisation de l'analyse isotopique du carbone.*

Enfin, je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à tout le personnel de l'INRAA de la station de Baraki et toutes les personnes qui m'ont aidé et qui m'ont encouragé afin de finaliser ce travail.

Hamid.

Résumé

Le développement de nouvelles variétés de blé adaptées au changement climatique notamment tolérantes au stress hydrique est devenu un enjeu stratégique pour la production agricole dans les prochaines décennies. Le présent travail comporte deux grandes parties. En premier lieu, nous avons étudié en conditions contrôlées la variabilité de réponse de dix génotypes de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) soumis à trois niveaux de régime hydrique (100 %, 50 % et 25 % de la capacité de rétention). Le matériel végétal consisté à deux variétés locales Hiddab et Ain Abid et huit lignées avancées en génération (F8) originaire du CIMMYT. Des traits physiologiques ont été utilisés pour évaluer la tolérance des génotypes au stress hydrique tels que : la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$), la chlorophylle totale, la fluorescence chlorophyllienne, le statut hydrique et la croissance à travers la biomasse aérienne. De même, le système antioxydant enzymatique et non enzymatique a été analysé. La deuxième partie de notre travail consistait en l'évaluation des performances agronomiques de nos génotypes au champ sur deux campagnes successive, en se basant sur les caractères phéno-morphologiques ainsi que le rendement et ses composantes, seule la variable rendement en grain a été analysée dans deux environnements contrastés.

Pour la première étude, nos résultats ont montré une diminution des paramètres liés à la croissance et une chute significative de la photosynthèse sous stress hydrique suite à la réduction de ces indicateurs tels que : la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$), la chlorophylle totale et le rendement quantique du PSII et notamment la réduction du statut hydrique à travers la teneur relative en eau. D'autre part, le stress hydrique a induit une surproduction d'espèces réactives d'oxygène provoquant ainsi une accumulation importante du marqueur de la peroxydation des lipides membranaires (malondialdéhyde, MDA) dans les feuilles. Une forte activation des enzymes antioxydants (catalase et ascorbate peroxydase) et une augmentation substantielle de la proline libre ont été enregistrées sous l'effet du stress hydrique.

Pour l'étude au champ, des groupes de génotypes aux comportements inter campagnes et inter environnements différents sont identifiés. En outre, l'analyse de la variance combinée pour la variable rendement grain entre les deux environnements testés a montré une interaction génotype x environnement (G x E) hautement significative. Ainsi, certains génotypes ont une adaptation spécifique. Les génotypes V3, V4, V7 et la variété Hiddab répondent aux milieux fertiles et peuvent de ce fait être proposés dans les régions favorables à la production du blé tendre. Contrairement, les génotypes V8, V6 et V5 peuvent être recommandés pour les milieux moins fertiles. Quant au génotype V8 qui s'avère plus stable et plus performant en rendement grain dans les deux localités testées, il peut être suggéré pour les deux types de régions. Indépendamment des environnements, le génotype V4 présente l'avantage de tolérer les stresses et est donc recommandé pour les environnements contraignants et moins favorables.

Mots clés : Blé tendre (*Triticum aestivum* L.) ; Stress hydrique ; Discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) ; Physiologie ; Biochimie ; Interaction génotype x environnement.

Abstract

The development of new varieties of wheat adapted to climate change, particularly tolerant to water stress, has become a strategic issue for agricultural production in the coming decades. This work has two principal parts. The First one, pot experiment was conducted at greenhouse, using ten wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.), eight of them were advanced lines (F8) obtained from International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) and two others were local varieties (Hiddab and AinAbid), this experiment was aimed to study variability response of these genotypes under three water regimes (100%, 50% and 25% of container water capacity). Physiological traits were used to assess genotypes tolerance to water stress such as: carbon isotopic discrimination ($\Delta^{13}C$), total chlorophyll, chlorophyll fluorescence, water status and growth through aboveground biomass. However, oxidative stress was study as a consequence of water stress by measuring lipid peroxidation (malondialdehyde content, MDA), antioxidant enzymes activities (catalase and ascorbate peroxidase) and free proline as non-enzymatic antioxidant. The second part of our work consisted to assess agronomic performance of our genotypes in the field, based on phenomorphological characters as well as yield and yield components over two cropping seasons. Only the grain yield variable was analyzed in two contrasted environments. For the first study, our results showed a significant decrease in growth and photosynthesis under water stress which is reported by reduction of these indicators such as: decrease in carbon isotope discrimination ($\Delta^{13}C$), total chlorophyll and quantum yield of the PSII (QY), moreover, reduction of the water status through the relative water content. On the other hand, our study showed that, water stress induced an overproduction of reactive oxygen species that caused a significant accumulation of (MDA), marker of lipid peroxidation in the leave membranes. Strong activation of antioxidant enzymes (catalase and ascorbate peroxidase) and a substantial increase in free proline were recorded under water stress.

For field study, groups of genotypes with different responses were identified through 2 cropping seasons and 2 contrasted environments. The genotypes showed a significant variation over 2 years for most characters studies. Furthermore, combined analysis of variance of grain yield for two environments tested across 2 years showed a highly significant genotype x environment (G x E) interaction. Thus, certain genotypes have a specific adaptation, the genotypes V3, V4, V7 and Hiddab variety had high grain yield and stable performances under fertile environment, these genotypes might be proposed to favorable regions used for common bread wheat production. In contrary, genotypes V8, V6 and V5 can be recommended for less fertile environments. While genotype V8 showed wide adaptation across years and environments tested, it can be suggested for these two locations. Independently of environment, genotype V4 recorded high grain yield during unfavorable season (2016/2017), thus, it more tolerant to stress and can be recommended for drought prone areas.

Keywords: Bread wheat (*Triticum aestivum* L.); Water stress; Carbone isotope discrimination ($\Delta^{13}C$); Physiology; Biochemistry; Genotype x Environment interaction (G x E).

ملخص

أصبح تطوير أصناف جديدة من القمح في ظل التغيرات المناخية، لا سيما تحمل الإجهاد المائي، قضية إستراتيجية للإنتاج الزراعي في العقود القادمة. يتكون هذا العمل من جزأين رئيسيين. أولاً درسنا تحت ظروف خاضعة للتحكم تنوع استجابة عشرة أنماط وراثية من القمح اللين (*Triticum aestivum* L.) تخضع لثلاثة مستويات من الرّي (100%، 50% و 25% من سعة الاحتفاظ). حيث أن هذه الأنماط الوراثية تتمثل في صنفين محليين Hiddab و Ain Abid وثمانية سلالات من الجيل (F8) مصدرها CIMMYT. تم استخدام الآليات الفيزيولوجية لتقييم تحمل الأنماط الجينية للإجهاد المائي مثل: التمييز النظيري للكربون ($\Delta^{13}C$)، مضان الكلوروفيل (fluorescence chlorophyllienne)، اليخضور الكلي، حالة المياه (Statut hydrique) والنمو من خلال الكتلة الحيوية للمجموع الخضري. كذلك تم تحليل نظام مضادات الأكسدة الأنزيمية وغير الأنزيمية. تألف الجزء الثاني من عملنا في تقييم الأداء الزراعي لأنماطنا الجينية في الحقل لمدة سنتين متعاقبتين استناداً على السمات المورفولوجية و القدرة الإنتاجية للحبوب في بيئتين مختلفتين (شبه رطبة و شبه جافة).

بالنسبة للدراسة الأولى، أظهرت نتائجنا انخفاضاً في النمو وانخفاضاً كبيراً في التركيب الضوئي تحت تأثير الإجهاد المائي بدليل انخفاض المؤشرات مثل: التمييز النظيري للكربون ($\Delta^{13}C$)، اليخضور الكلي و العائد الكمي لـ PSII وعلى وجه الخصوص نقص محتوى الماء النسبي للأوراق. من ناحية أخرى، تسبب الإجهاد المائي في الإفراط في إنتاج أنواع الأكسجين التفاعلية مما تسبب في تراكم كبير لبيروكسيد دهون الغشاء (مالونديالدهيد، MDA) في الأوراق وتم تسجيل تنشيط قوي للإنزيمات المضادة للأكسدة الكاتالاز (catalase) والبيروكسيداز الأسكوربات (ascorbate peroxydase) وزيادة كبيرة في البرولين الحر (proline libre) تحت تأثير الإجهاد المائي.

بالنسبة للدراسة الميدانية في الحقل، تم تحديد مجموعات من الأنماط الجينية ذات السلوكيات المتباينة خلال السنتين و في بيئتين مختلفتين. علاوة على ذلك أظهر تحليل التباين المشترك لمتغير إنتاج الحبوب بين هاتين البيئتين تفاعلاً جوهرياً للغاية (G X E) إذن فإن بعض الأنماط الجينية لديها تكيف محدد. تستجيب الأنماط الجينية التالية: V3، V4، V7 والصنف Hiddab للبيئات الخصبة و بالتالي يمكن اقتراحها في مناطق مواتية لإنتاج القمح اللين. على النقيض من ذلك، يمكن التوصية بالأنماط الجينية V8، V6 و V5 لبيئات أقل خصوبة. أما بالنسبة للنمط الجيني V8 الذي وجد أنه أكثر استقراراً وكفاءة في إنتاج الحبوب في الموقعين المختبرين، فيمكن اقتراحه لكلا النوعين من المناطق. بغض النظر عن البيئات فإن النمط الجيني V4 يتميز بقدرة تحمل الإجهاد المائي وبالتالي يُنصح به في البيئات القاسية والأقل ملائمة.

الكلمات المفتاحية: القمح اللين (*Triticum aestivum* L.)؛ الإجهاد المائي، التمييز النظيري للكربون ($\Delta^{13}C$)؛ الفيزيولوجيا، الكيمياء الحيوية، تفاعل G X E.

Publications et travaux réalisés

Articles

- ✚ **Citation:** H, Bachiri., R, Djebbar., A, Mekliche., **2020:** The effect of drought, heat and combined stress on antioxidant enzymes in bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie*, 1: 56-63.
- ✚ **Citation:** H. Bachiri, R. Djebbar, A. Mekliche, C. Djenadi and A.M.A. Ghanim, **2018.** Carbon isotope discrimination as physiological marker to select tolerant wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under water limited conditions. *Am. J. Plant Physiol.*, 13: 1-7.
- ✚ **Citation:** H. Bachiri, R. Djebbar et C. Djenadi., **2014.** Gamma Irradiation Effect on Some Physiological Traits of Wheat (*Triticum aestivum* L.) under Control and water stress Conditions. *Am. J. Plant Physiol.*, 9 (3): 103 – 109.

Posters

- ✚ **Poster :** Un poster a été présenté au cours de la journée des portes ouvertes qui s'est déroulé en Octobre **2017** au sein du département phytotechnie dont l'intitulé est « Gamma Irradiation Effects On Some Physiological Traits Of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Under Water Stress ».

Sommaire

Liste des tableaux

Listes des figures

Liste des abréviations

Introduction générale.....1

Chapitre I Revue bibliographique 3

1- Présentation du blé 3

1.1 Histoire du blé..... 3

1.2 Origine géographique et génétique du blé 3

1.3 Classification botanique..... 6

1.4 Description de la plante du blé..... 7

2- Cycle de développement du blé tendre 7

2.1 Période végétative 8

2.1.1 Phase germination-levée..... 8

2.1.2 Stade tallage..... 8

2.2 Période reproductrice 8

2.2.1 Phase montaison-gonflement..... 8

2.2.2 Phase épiaison- floraison 8

2.3 Période de la maturation du grain 9

3- Situation de la céréaliculture en Algérie 9

4- Les zones de production des céréales en Algérie 11

5- Contraintes environnementales liées à la production du blé 12

5.1 Le stress hydrique 12

5.2 Définition et concepts du stress hydrique 12

5.3 Statut hydrique de la plante..... 13

5.3.1 La teneur relative en eau: TRE ou RWC (relative water content)..... 13

5.3.2 Le potentiel hydrique foliaire Ψ 13

5.4 Les phases du stress 14

5.4.1 Phase d'alarme..... 14

5.4.2 Phase de résistance 15

5.4.3 Phase d'épuisement 15

5.5 Les stratégies adaptatives au stress 15

5.5.1	Évasion (drought escape).....	15
5.5.2	Evitement.....	15
5.5.3	La tolérance	16
5.6	Stress oxydatif.....	16
5.6.1	Définition.....	16
5.6.2	Espèces réactives d'oxygène (ERO ou ROS).....	17
5.6.3	Effets délétères des espèces réactives d'oxygène (ERO).....	18
5.7	Le déficit hydrique et le stress oxydatif.....	19
6-	Réponse des plantes au stress hydrique.....	19
6.1	Réponse morphologique au stress.....	20
6.2	Réponse physiologique au stress	21
6.2.1	Photosynthèse et la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$)	21
6.2.2	La teneur relative en eau (TRE)	22
6.2.3	Teneur en chlorophylle.....	23
6.2.4	La fluorescence chlorophyllienne.....	23
6.3	Réponse biochimique au stress	24
6.3.1	Métabolisme protéique	24
6.3.2	Accumulation des solutés compatibles.....	25
6.3.3	Activation du système antioxydants	26
7-	Rendement grains du blé et ses composantes.....	26
8-	Sélection et amélioration génétique du blé	27
9-	Techniques d'amélioration.....	28
9.1	Méthodes de sélection avant hybridation.....	28
9.1.1	Sélection massale.....	28
9.1.2	Sélection des lignées pures	29
9.2	Sélection après hybridation.....	29
9.2.1	Méthode de pedigree (sélection généalogique)	29
9.2.2	Méthode de bulk	29
9.2.3	Méthode de SSD (Single-Seed-Descent).....	30
9.3	Le backcross	30

Chapitre II Réponses morpho-physiologiques et biochimiques des génotypes de blé tendre sous stress hydrique. 31

1-	Introduction	31
----	--------------------	----

2-	Matériel et méthodes	34
2.1	Matériel végétal	34
2.2	Conduite de l'essai	34
2.3	Préparation du substrat et semis	34
2.4	Dispositif expérimental	35
2.5	Application des niveaux de stress hydrique	36
2.6	Echantillonnages et mesures	37
2.7	Paramètres Morphologiques étudiés	38
2.7.1	Longueur de l'épi (LE)	38
2.7.2	Hauteurs des plantes (HT)	38
2.8	Paramètres physiologiques étudiés	38
2.8.1	Variation de la discrimination isotopique du carbone (CID, $\Delta^{13}\text{C}$)	38
2.8.2	Teneur en chlorophylles totales (TCT)	40
2.8.3	Fluorescence chlorophyllienne (rendement quantique, QY)	40
2.8.4	Teneur relative en eau (TRE)	41
2.8.5	Biomasse aérienne (g)	42
2.9	Analyses biochimiques	42
2.9.1	Extraction et dosage des protéines totales	42
2.9.2	Activité des enzymes antioxydantes	43
2.9.3	Peroxydation lipidique (MDA)	44
2.9.4	Extraction et dosage de la proline libre foliaire	45
2.10	Traitement et analyse statistique	46
3-	Résultats et discussions	47
3.1	Paramètres morphologiques	47
3.1.1	Variation de la longueur de l'épi (LE)	48
3.1.2	Hauteur de la plante (HT)	49
3.2	Paramètres physiologiques	52
3.2.1	Discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) sous stress hydrique	52
3.2.2	Variation de la teneur en chlorophylle totale (TCT)	57
3.2.3	Variation de la fluorescence chlorophyllienne	60
3.2.4	Variation de la teneur relative en eau (TRE)	62
3.2.5	Variation de la biomasse aérienne sèche (g)	65
3.2.6	Etude de l'interaction des paramètres physiologiques sous stress hydrique ..	68

3.3	Paramètres biochimiques	75
3.3.1	Teneur en protéines solubles foliaires	76
3.3.2	Effet du stress hydrique sur l'activité enzymatiques antioxydantes.....	78
3.3.3	Peroxydation des lipides membranaires (MDA)	82
3.3.4	Teneur en proline libre foliaire	85
4-	Conclusion partielle.....	88
Chapitre III : Evaluation agronomique et performance des génotypes de blé tendre dans deux localités.....		91
1-	Introduction	91
2-	Matériel et méthodes	93
2.1	Matériel végétal et localisation des sites expérimentaux	93
2.2	Dispositif expérimental et déroulement des essais	94
2.3	Conditions climatiques.....	94
2.4	Caractères mesurés.....	96
2.4.1	Caractères morpho-phénologiques	96
2.4.2	Caractères agronomiques.....	97
2.5	Analyses statistiques des données.....	98
3-	Résultats et discussions	99
3.1	Analyse de la variabilité phénotypique.....	99
3.1.1	Caractères morphologiques et phénologiques	99
3.2	Analyse de la variabilité du rendement et ses composantes	109
3.2.1	Nombre d'épis par mètre carré (NEM ²)	111
3.2.2	Nombre de grains par épi (NGE).....	112
3.2.3	Poids de 1000 grains (PMG)	113
3.2.4	Nombre de grains par mètre carré (NGM ²)	115
3.2.5	Rendement en grains (RDT).....	116
3.3	Relation entre les variables mesurées	117
3.4	sélection des génotypes performants dans le site d'Oued Smar	119
3.5	Etude de la variabilité spatiotemporelle du rendement grain.....	125
4-	Conclusion partielle.....	130
Conclusion générale.....		132
Références bibliographiques.....		135
Annexes.....		157

Liste des tableaux

Tableau 1: Statistique douanière de l'importation des céréales (ONFAA, 2014/2015).	10
Tableau 2: Description du matériel végétal.	34
Tableau 3: Paramètres morphologiques chez dix géotypes de blé tendre soumis à différents niveaux de traitement hydrique.	47
Tableau 4: Carrés moyens de l'analyse de la variance à deux facteurs pour les paramètres physiologiques.	52
Tableau 5: La discrimination isotopique du carbone pour dix géotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique. <i>Chaque valeur représente la moyenne ± ES.</i>	53
Tableau 6: Pourcentage (%) de réduction de la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}C$) chez les dix géotypes de blé tendre sous stress hydrique T2 et T3.	54
Tableau 7: La chlorophylle totale chez dix géotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitements hydriques.	58
Tableau 8: Coefficients de corrélations entre les variables et les axes principaux de l'ACP F1 et F2.	70
Tableau 9: Matrice de corrélation des paramètres physiologiques étudiés sous stress hydrique T2 (50 % de CR).	70
Tableau 10: Contributions des géotypes en (%) dans la formation des axes, le cas du traitement hydrique T2 (50 % de CR).	71
Tableau 11: Matrice de corrélation des paramètres physiologiques étudiés sous stress hydrique sévère T3 (25 % de CR).	73
Tableau 12: Valeurs moyennes et analyse de la variance des paramètres biochimiques chez dix géotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique.	75
Tableau 13: Liste des géotypes de blé tendre et leurs origines.	93
Tableau 14: Pluviométrie (P) mensuelle et température (T°) moyenne pour le site Oued Smar durant les deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.	95
Tableau 15: Pluviométrie (P) mensuelle et température (T°) moyenne pour le site El Khroub durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.	96
Tableau 16: Carrés moyens de l'analyse de la variance par année et pour deux années des variables mesurées chez dix géotypes de blé tendre.	99
Tableau 17: Valeurs moyennes en centimètre (cm) de la hauteur de la plante chez dix géotypes de blé tendre pour les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.	100

Tableau 18: Valeurs moyennes en centimètre (cm) de la longueur du dernier entre nœud pour deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.....	102
Tableau 19: Valeurs moyennes de la longueur de l'épi chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.....	104
Tableau 20: date d'épiaison en jours calendaireschez dix génotypes de blé tendre pour les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.	106
Tableau 21: date de floraison en jours calendaires chez dix génotypes de blé tendre durant deux campagnes successives.	108
Tableau 22: Carrés moyens de l'analyse de la variance par annéeet pour deux années combinéespour le rendement et ses composantes chez dix génotypes de blé tendre.	110
Tableau 23: Matrice des coefficients corrélations des différents variables mesurées pour les deux campagnes.	118
Tableau 24: Répartition de l'inertie entre les deux axes (F1xF2) des variables mesurées pour la 1ère campagne 2015/2016.....	120
Tableau 25: Coefficients de corrélation des variables mesurées avec les deux premiers axes de l'ACP.....	121
Tableau 26: Répartition de l'inertie entre les deux axes (F1xF2) des variables mesurées pour la 2ème campagne 2016/2017.	123
Tableau 27: Carrés moyens de l'analyse de variance du rendement grains par environnement.	127
Tableau 28: Analyse de la variance combinée du rendement grain ($qx.ha^{-1}$) pour les deux environnements et au cours de deux années successives.	128
Tableau 29: Rendement grain ($qx.ha^{-1}$) de dix génotypes de blé tendre par environnement et par année avec coefficient de variation pour génotype (CVg).....	129

Liste des figures

Figure 1: Localisation probable de la domestication du blé (Université Pierre Marie Curie UFR des sciences de la vie).....	3
Figure 2: Carte de la diffusion de la culture du blé (Dates par rapport à aujourd'hui). Bonjean (2001).....	4
Figure 3: Les différents évènements de polyploïdisation conduisant à l'évolution des blés des formes ancestrales aux formes cultivées (Feldman, 2001).	5
Figure 4: Schéma représentant la morphologie de la plante du blé tendre.	6
Figure 5: Cycle de développement du blé (Zadoks <i>et al.</i> , 1974).	7
Figure 6 : Production totale des céréales d'hiver en Algérie (2009 – 2015) selon le MADR, (2015).	10
Figure 7 : Principales zones de production de céréales en Algérie.	11
Figure 8 : Les phases successives d'un stress (d'après Selye, 1936, 1973 et Stockers, 1947, <i>in</i> Larcher, 1995, modifié).....	14
Figure 9 : Schématisation de la balance entre les espèces réactives d'oxygène (ERO) et les antioxydants (Bertrand, 2008).....	16
Figure 10 : Espèces réactives d'oxygène (ERO) radicalaires et non radicalaires.	18
Figure 11: Réponses physiologiques, biochimiques et moléculaires de la plante soumise à un stress hydrique (d'après Shao, 2008, modifié).	20
Figure 12: Mécanismes impliqués dans la réduction de la croissance en conditions de stress hydrique.....	21
Figure 13: Les voies possibles de l'énergie absorbée par la chlorophylle.	24
Figure 14: Sélection et amélioration chez les espèces autogames (blé).....	28
Figure 15: Vue d'intérieur du dispositif (A) et (B) et d'extérieur de la serre (C).	35
Figure 16: Schéma du dispositif expérimental en serre.	36

Figure 17: Schéma illustrant les différentes étapes d'application du stress et d'échantillonnage.....	37
Figure 18: Préparation d'échantillons pour l'analyse isotopique du carbone.	39
Figure 19: Prise de mesure avec chlorophylle-mètre SPAD 502.....	40
Figure 20: Prise de mesure de la fluorescence chlorophyllienne via le Fluorpen FP100.	41
Figure 21: Principe de dosage du malondialdéhyde.	45
Figure 22: Longueur de l'épi à la maturité chez dix génotypes de blé tendre soumis à différents niveaux de traitement hydrique.....	48
Figure 23: Hauteurs des plantes à la maturité chez les dix génotypes de blé tendre soumis à différents niveaux de traitement hydrique.....	50
Figure 24: Moyennes de la discrimination isotopique du carbone pour dix génotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de traitement hydrique.....	55
Figure 25: Relation entre la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}C$) et la biomasse aérienne sous stress hydrique (T2 et T3).....	56
Figure 26: Teneurs Moyennes en chlorophylle totale pour dix génotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de traitement hydrique.....	59
Figure 27: Le rendement quantique du photosystème II (PSII) chez les dix génotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitements hydriques.	60
Figure 28: Valeurs moyennes du rendement quantique du PSII chez dix génotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de traitement hydrique.....	61
Figure 29: Teneur relative en eau pour dix génotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique	63
Figure 30: Moyennes de la teneur relative en eau pour dix génotypes de blé tendre soumis à trois niveaux de traitement hydrique.	64

Figure 31: Biomasse aérienne chez dix géotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique.	66
Figure 32: Moyennes de la biomasse aérienne pour dix géotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de stress hydrique.	67
Figure 33: Analyse en composantes principales chez dix géotypes de blé tendre et les variables mesurées sous stress hydrique modéré T2 (50 % CR).	69
Figure 34 : Analyse en composantes principales pour dix géotypes de blé tendre et les variables mesurées sous stress hydrique sévère T3 (25 % CR).	72
Figure 35: Teneur en protéines totales foliaires chez dix géotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3).	76
Figure 36: Activité de la catalase chez dix géotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et sous deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3).	78
Figure 37: Activité enzymatique de l'ascorbate peroxydase des dix géotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et sous deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3).	80
Figure 38: Teneur en malondialdéhyde (MDA) chez dix géotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3).	83
Figure 39: Teneur en proline libre chez dix géotypes de blé tendre soumis à trois niveaux de traitement hydrique.	86
Figure 40: Hauteur moyenne de la plante chez dix géotypes de blé tendre sur deux campagnes successives 2015/2016 et 2016/2017.	101
Figure 41: Longueur moyenne du dernier entre nœud chez dix géotypes de blé tendre pour les deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.	103
Figure 42: Longueur moyenne de l'épi chez dix géotypes de blé tendre pour deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.	105

Figure 43: Valeurs moyennes de la précocité à l'épiaison chez dix génotypes de blé tendre sur deux campagnes successive 2015/2016 et 2016/2017.	107
Figure 44: Précocité à la floraison chez dix génotypes de blé tendre de deux campagnes successives.	109
Figure 45: Moyennes du nombre d'épis par mètre carré chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.....	111
Figure 46: Moyennes du nombre de grains par épi chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.	112
Figure 47: Le poids de 1000 grains chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.	113
Figure 48: Production de grains par mètre carré de surface chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.....	115
Figure 49: Rendement en grains chez dix génotypes de blé tendre pour les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.	116
Figure 50: Analyse en composantes principales pour la 1ère campagne 2015/2016. A : cercle de corrélation des variables, B : distribution des génotypes sur le plan F1-F2.....	120
Figure 51: Dendrogramme de classification des génotypes pour la 1ère campagne 2015/2016.	122
Figure 52: Analyse en composantes principales pour la 2ème campagne 2016/2017. A : cercle de corrélation des variables, B : distribution des génotypes sur le plan F1-F2.	123
Figure 53: Dendrogramme de classification des génotypes pour la 2ème campagne 2016/2017.....	124
Figure 54: Rendement en grains des dix génotypes de blé tendre dans les deux environnements	126

Liste des abréviations

¹O₂ : Oxygène singulet

ABA : Acide abscissique

ACP: Analyse en Composantes Principales.

ADN : Acide désoxyribonucléique

ANOVA: Analyse de la Variance.

APX : Ascorbate peroxydase

ARN : Acide ribonucléique

ARNm : ARN messenger

Asc oxyd : Ascorbate oxydé

ATP : Adénosine Tri Phosphate

C : Concentration de la substance

CAT : Catalase

Chl : Chlorophylle

Chl* : Chlorophylle excitée

CIMMYT: Centro International de Mejoramiento de Maiz Y Trego (centre international de phytogénétique du maïs et du blé).

CV: Coefficient de variation

D.O : Densité optique

DHA : Dehydroascorbate

EDTA : acide éthylène diamine tétra acétique

EDTA: Ethylène Dinitrillo Tetra Acétique acide.

ERO : Espèces réactives d'oxygène

F1: 1ère génération issue d'un premier croisement.

F2: 2^{ème} génération.

F3: 3^{ème} génération.

FAO: Food and Agriculture Organization of the United Nations (organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture).

GPX : Glutathion Peroxydase

GR : Glutathion Réductase

HO°: radical hydroxyl

HSP: Heat-shock protein

IAEA: International Atomic Energy Agency

INRAA: Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie

ITGC: Institut Technique des Grandes Cultures

LEA : Late embryogenesis abundant

LSD : Least Significant Difference

MDA : Malondialdehyde

MVF : Matière végétale fraîche

MVS : Matière végétale sèche

O₂⁻ : Anion superoxyde

O₂ : Oxygène

PF : Poids de la matière végétale fraîche

POX : Peroxydases

prot : Protéines

PS : Poids de la matière végétale sèche

PSI : Photosystème I

PSII : Photosystème II

PT : Poids à la turgescence

r : Coefficient de corrélation

SAU: Surface Agricole Utile.

SOD : Superoxyde dismutase

TPT : teneur en protéines totales

tr/min : Tours / minutes

TRE : Teneur relative en eau

Tris : tris (hydroxyméthyl) aminométhane

V : Volume

ϵ : Coefficient d'extinction molaire.

Introduction générale

Introduction générale

Au cours de cette dernière décennie, la sécurité alimentaire reste toujours une source d'inquiétude permanente pour de nombreux pays et ceci malgré les progrès qu'a connus l'agriculture en termes de nouveaux outils appliqués, tels que les biotechnologies pour booster les rendements. A priori, les changements climatiques représentent le risque majeur qui menace notre sécurité alimentaire. L'adaptation à ces changements représente un défi qui doit être relevé par de nombreux pays pour atténuer l'effet de la faim dans le monde. Ainsi, les hautes températures et l'incidence de la sécheresse associées au réchauffement climatique posent de graves menaces sur la production agricole (Lobell *et al.*, 2013).

Dans les pays du Maghreb, la sécurité alimentaire dépend considérablement de la production des céréales et, en particulier, de celle du blé car cette dernière est très importante tant sur le plan économique que social. Par ailleurs, vu que les fluctuations des précipitations et les phénomènes climatiques extrêmes sont devenus plus fréquents actuellement, il est plus que nécessaire de comprendre les effets potentiels dus à ces aléas pour adapter nos cultures dans les différentes zones emblavées. Cependant, la prédiction des changements climatiques reste imprévisible ce qui pose un réel défi pour les améliorateurs qui sont limités par le temps et par les ressources phylogénétiques. Par exemple, pour le blé, ces contraintes posent un problème dans le choix des traits les plus appropriés en vue d'améliorer les variétés (Semenov and Halford, 2009 ; Foulkes *et al.*, 2011; Zheng *et al.*, 2012).

Ainsi, face à l'évolution démographique et à la fragilité du milieu agricole et des ressources en eau limitées, il est évident que les pays du Maghreb, et en particulier l'Algérie, auront à relever le défi d'augmenter la production agricole notamment les rendements des cultures stratégiques dont le blé dur et le blé tendre, considérés comme des aliments de base pour beaucoup d'algériens.

Le blé est considéré comme la troisième céréale importante dans le monde après le maïs et le riz (FAOSTAT, 2018). Il est cultivé en Algérie à travers l'ensemble des zones agro-écologiques du pays, mais localisé surtout dans les régions semi-arides des hauts plateaux et les plaines telliennes ainsi que les régions arides et, donc, sa culture est souvent soumise au stress hydrique, aux gelées tardives, en plus de la présence de bioagresseurs qui affectent les rendements.

La céréaliculture demeure une priorité stratégique de notre agriculture. Lors de l'année 2017, la superficie représentait plus de 3.5 millions d'hectares pour les céréales d'hiver, mais le rendement en grains reste toujours très faible avec une production annuelle de 3.47 millions de tonnes et avec un rendement national de 9.90 q.h^{-1} (FAOSTAT, 2019). L'insuffisance de la production du blé en Algérie est pour partie liée aux aléas climatiques qui causent une réduction dramatique du rendement. A cela, s'ajoutent d'autres difficultés d'ordre technique qui relèvent de l'application d'itinéraires techniques souvent peu ambitieux et notamment l'utilisation de variétés rustiques mais à faible performance.

La recherche d'une meilleure adaptation à la variation environnementale est devenue une nécessité pour stabiliser les rendements. La variation des rendements est engendrée par la sensibilité des cultivars aux divers stress biotiques et abiotiques qui caractérisent le milieu de production (Benmahammed *et al.*, 2010). Le caractère le plus utilisé en sélection est le rendement lui-même. Cette sélection directe s'est révélée, le plus souvent, inefficace dans l'identification de génotypes adaptés et tolérants aux stress (Rodriguez *et al.*, 2008).

L'approche analytique reste la plus aisée, elle consiste à utiliser des caractères liés au rendement et qui confèrent l'adaptation à la variation environnementale (Laala, 2010). Seuls les caractères facilement mesurables au champ (caractères phénologiques, composantes du rendement, caractères morphologiques, et certains caractères physiologiques et biochimiques) peuvent entrer dans ce type d'analyse (Monneveux et This, 1995). Ainsi, l'amélioration de la tolérance à la sécheresse est parmi les objectifs majeurs des améliorateurs dans les régions emblavées. Cette amélioration des rendements et la gestion durable des ressources phytogénétiques passent par la réhabilitation de certaines variétés de blé tendre en fonction de leur adaptation aux différentes zones agro-écologiques. Donc, en vue d'une production végétale qui répond à la problématique de la faiblesse des rendements chez le blé, développer des variétés tolérantes à la sécheresse est la meilleure option selon Siddique *et al.* (2000). Pour caractériser cette tolérance, il est impératif de mener des études à différents niveaux et à différentes échelles.

C'est dans ce contexte que s'inscrit notre travail qui englobe des études au niveau du laboratoire pour les paramètres morpho-physiologiques et biochimiques (partie I) et au champ pour l'étude du rendement et ses composantes (partie II). Chacune de ces parties sera ainsi structurée: introduction, matériels et méthodes, résultats et discussions et enfin, conclusion partielle.

Chapitre I

Revue bibliographique

Chapitre I Revue bibliographique

1- Présentation du blé

1.1 Histoire du blé

L'histoire de la domestication et l'introduction des céréales dans l'alimentation humaine est étroitement liée à la sédentarisation de l'homme. En fait, la découverte des premiers signes des espèces de blé datent environ de 8000 ans avant Jésus-Christ (J-C) (Doussinault *et al.*, 1992). La domestication des orges était plus ancienne que celle du blé puisque les études archéologiques effectuées en Syrie et en Iraq ont mis en évidence la présence de caryopses d'orge qui datent d'environ 10.000 ans avant Jésus-Christ, l'orge était la céréale la plus utilisée pour l'alimentation humaine dans les régions du Croissant fertile, d'Europe et du bassin méditerranéen.

Depuis la découverte de la domestication des céréales par les premiers cultivateurs des anciennes civilisations, le blé a toujours été au centre d'enjeux politique, économiques et sociaux du premier rang (Crostan et Williams, 1981).

1.2 Origine géographique et génétique du blé

La plupart des recherches archéologiques confirment que l'origine du blé se situe dans les zones du croissant fertile (Harlan, 1976 ; Badr *et al.*, 2000 ; Bonjean, 2001).

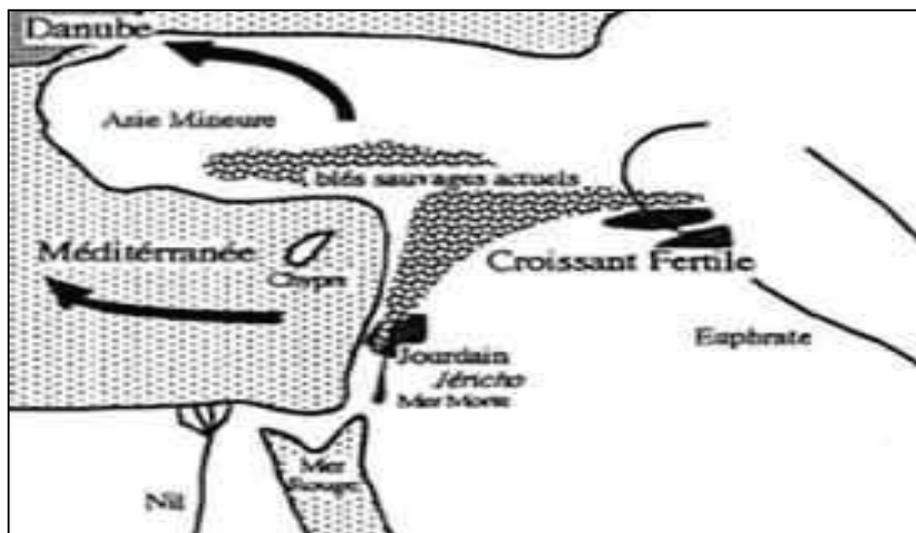


Figure 1: Localisation probable de la domestication du blé (Université Pierre Marie Curie UFR des sciences de la vie).

Le blé atteint l'Ouest de l'Europe 5000 ans avant J-C. Au même temps, il diffuse vers l'Asie et l'Afrique. Mais son introduction en Amérique particulièrement celle du blé tendre (*Triticum aestivum* L.) est très récente. Cette introduction s'est faite en 1529 par les espagnols au Mexique. Quant à l'Australie, elle s'est faite par les Anglais en 1788 à partir des pools génétiques européens (Doussinault *et al.*, 2001). (fig. 2)

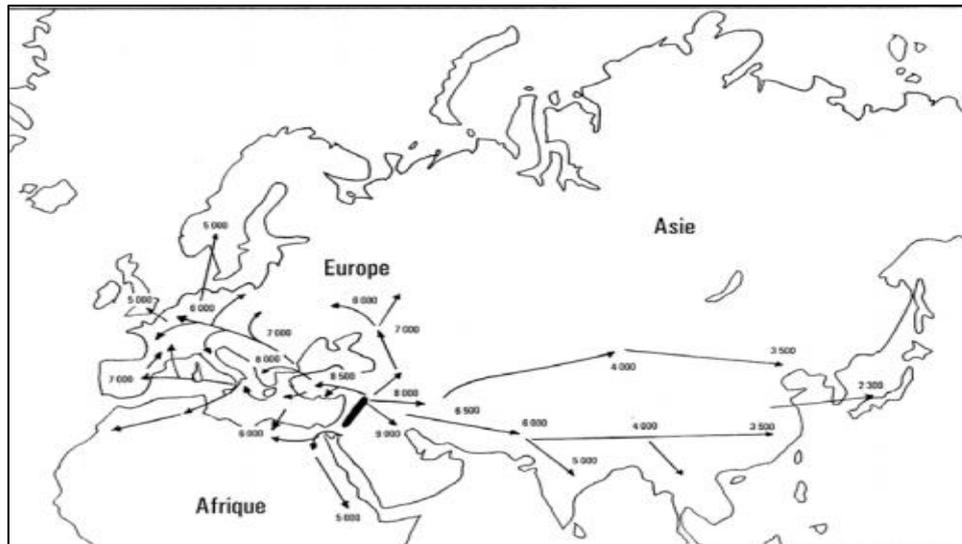


Figure 2: Carte de la diffusion de la culture du blé (Dates par rapport à aujourd'hui). Bonjean (2001).

Le blé a été domestiqué par hybridation entre trois espèces d'une graminée sauvage. Le blé tendre hexaploïde est constitué de trois types de génomes A, B et D provenant de trois espèces diploïdes différentes mentionnées ci-dessous :

- **L'origine du génome A :** est l'espèce diploïde *Triticum urartu* ($2n = 14, AA$), cette espèce a été le donneur du génome A.
- **L'origine du génome B :** demeure incertain et sujet à controverse selon Kerby et Kuspira, (1987) ; au moins six espèces diploïdes différentes d'*Aegilops* de la section *Sitopsis* ont été proposées comme source possible du génome B. la plus probable d'entre-elles d'après les données les plus récentes serait *Aegilops searsii*.

L'origine du génome D : est *Aegilops squarrosa*, selon Mac Fadden et Sears (1946). Cet *Aegilops* se serait hybridé avec *Triticum dicoccum* pour donner naissance au premier blé hexaploïde. Ce blé hexaploïde à génome AA BB DD dans le blé tendre, résulte de l'hybridation par un nombre indéfini de croisement indépendant entre divers génotypes de blé

tétraploïde cultivé : ssp. *Parvicoccum* ou ssp. *Dicoccon* (génomme AA BB) et la graminée sauvage *Aegilops tauschii* (*Aegilops squarrosa*) à génomme DD, suivie du doublement chromosomique spontané comme le montre la figure 3.

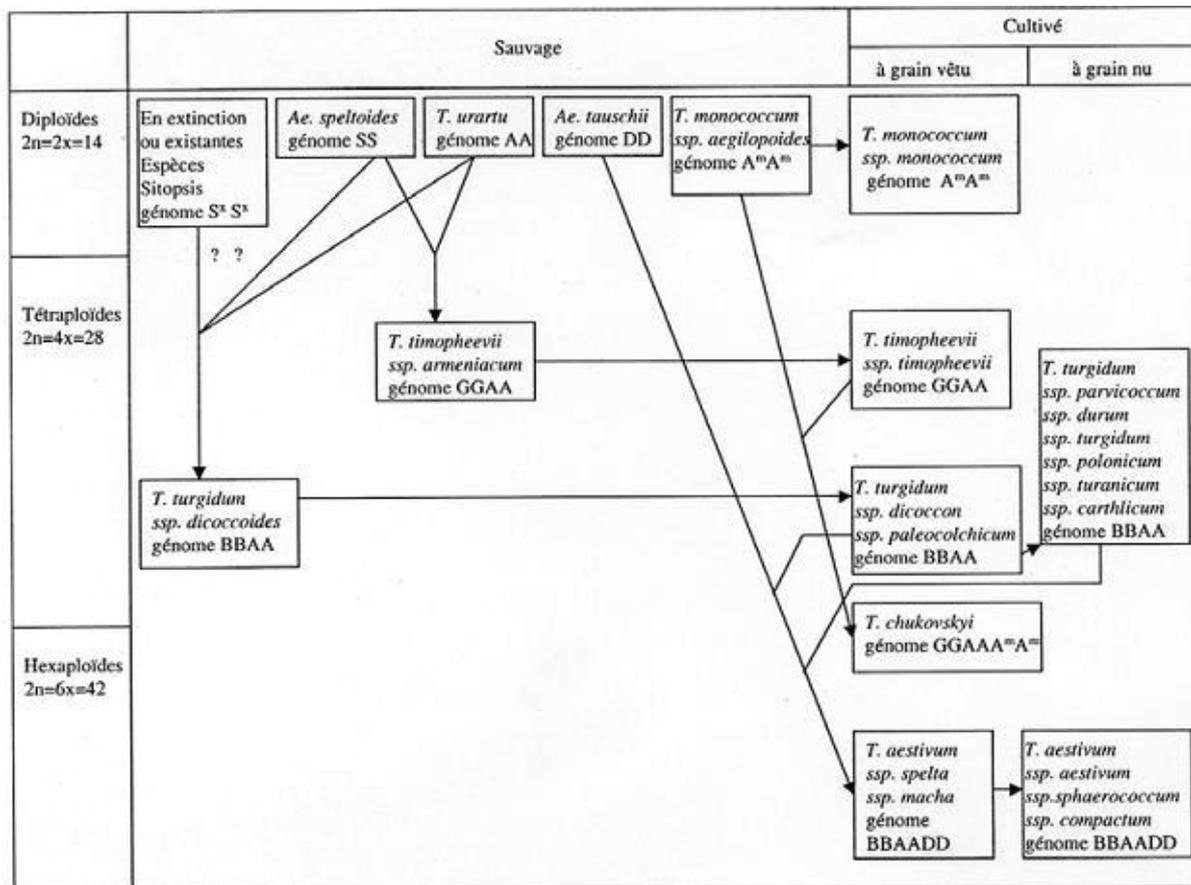


Figure 3: Les différents événements de polyploïdisation conduisant à l'évolution des blés des formes ancestrales aux formes cultivées (Feldman, 2001).

Le blé dur (*Triticum durum* Desf.), appartient au groupe des tétraploïdes (2n=28). Le blé tendre : (*Triticum aestivum* L.) appartient au groupe des hexaploïdes (2n=42). En fonction du degré de pléidie, on différencie les blés diploïdes *Triticum monococcon* (presque les plus cultivés) (2n=14), les blés dur tétraploïdes *Triticum durum* (2n=28) et enfin les blés tendre hexaploïde *Triticum aestivum* (2n=48) (Prats et Grandcourt, 1971).

Selon Naville (2005), on peut dire que le blé a été domestiqué par hybridation entre trois espèces d'une graminée sauvage. Il a rejoint l'Europe occidentale par deux grands axes : la

Méditerranée et la vallée du Danube. Pendant plusieurs millénaires, le blé était cultivé comme les autres céréales avec de faibles quantités et des rendements très faibles.

On admet généralement que la culture du blé dur a commencé et s'est développé depuis la conquête Arabe. La plupart des auteurs s'accordent pour considérer que la céréaliculture algérienne est depuis cette date jusqu'à la colonisation très largement dominée par le blé dur (Laumont et Erroux, 1961).

1.3 Classification botanique du blé tendre (*Triticum aestivum* L.)

Le blé est un terme générique qui désigne plusieurs céréales appartenant au genre *Triticum*. Ce sont des plantes annuelles monocotylédones de la famille des graminées ou Poacées. Il fait partie des trois grandes céréales avec le maïs et le riz. Les deux espèces les plus cultivées sont le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) et le blé dur (*Triticum durum* Desf.).

Classification phylogénique selon **APG III (2009)**.

Règne : Plantae.

Embranchement : Spermatophyta.

Division : Angiosperme.

Classe : Monocotylédones.

Ordre : Poales.

Famille : Poaceae (ex Graminées).

Sous-famille : Pooideae.

Tribu : Triticeae.

Genre : *Triticum*.

Espèce : *Triticum aestivum* L.

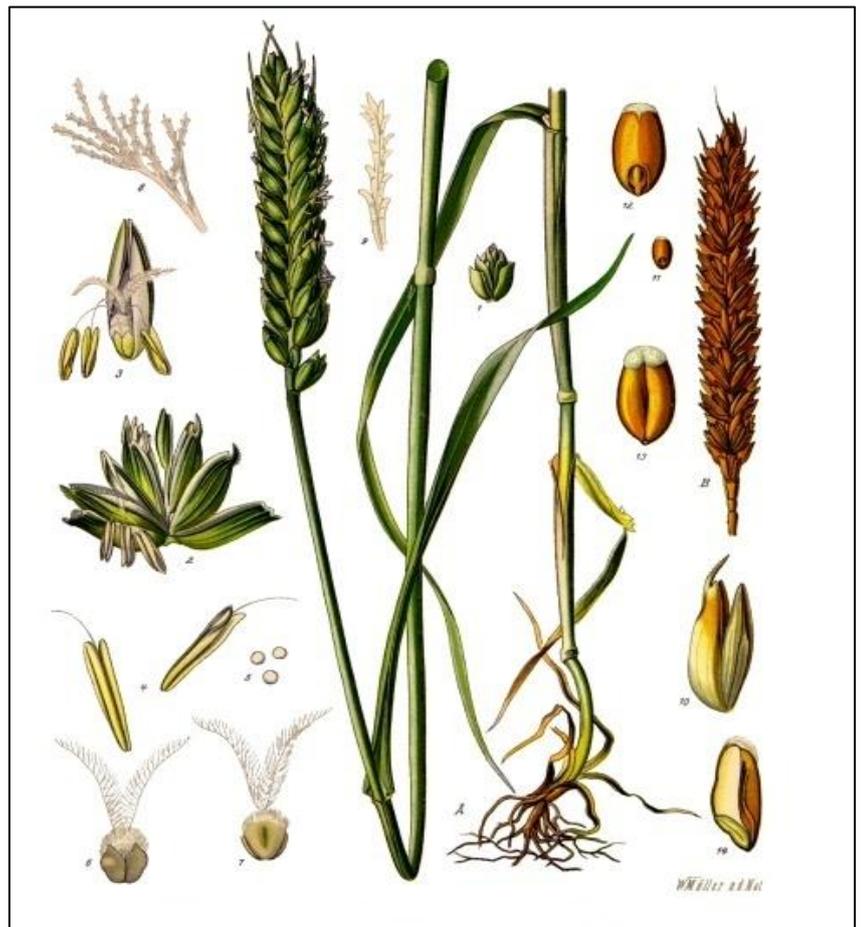


Figure 4: Schéma représentant la morphologie de la plante du blé tendre.

1.4 Description de la plante du blé tendre

La plante de blé comme toutes les céréales, est un système vivant qui peut être divisé en deux parties:

- ✓ Une partie souterraine assurant la communication sol / plante, c'est le système racinaire.
- ✓ Une partie aérienne permettant les échanges plante-atmosphère, et notamment le processus de photosynthèse et de transpiration.

Morphologiquement, le blé dur se différencie du blé tendre par un feuillage plus clair, totalement glabre. L'appareil végétatif est à tallage faible, à chaume long et souple (Olmedo *et al.*, 1995; Soltner, 2005). L'épi est un rachis solide, portant de 15 à 25 épillets constitués chacun de 3 à 4 fleurs. La disposition de celles-ci fait ressortir une caractéristique importante : c'est l'autofécondation, le blé étant autogame (Prats et Grandcount, 1971; Soltner, 2005). Le grain est gros, 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, très riche en albumen et de texture vitreuse (Soltner, 2005).

2- Cycle de développement du blé tendre

Le cycle de développement du blé comprend trois grandes périodes : la période végétative, la période reproductrice et la période de maturation du grain.

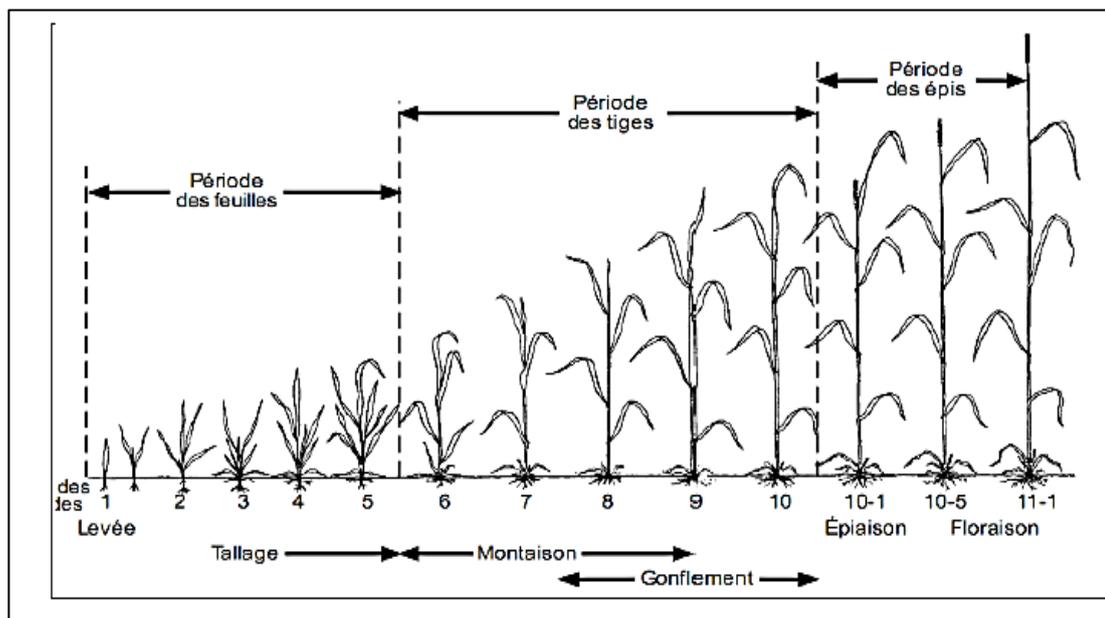


Figure 5: Cycle de développement du blé tendre (Zadoks *et al.*, 1974).

2.1 Période végétative

Elle se caractérise par un développement strictement herbacé et s'étend du semis jusqu'à fin tallage.

2.1.1 Phase germination – levée

La durée de la levée ou phase semis-levée est le temps qui sépare la date de semis de la date de la levée qui englobe trois étapes successives : la germination qui débute par le passage de la graine de l'état de vie ralentie à l'état de vie active, l'élongation du coléoptile, et enfin l'apparition de la première feuille (Gate, 1995).

2.1.2 Stade tallage

Le tallage commence lorsque la plante a trois à quatre feuilles. Le début de ce stade est marqué par l'apparition d'une nouvelle tige sur le maître-brin à l'aisselle de la feuille la plus âgée. D'autres tiges (talles) prennent naissance à partir des bourgeons situés à l'aisselle des feuilles de la tige principale et sont appelées talles primaires, puis d'autres talles apparaissent de la même façon sur les bourgeons des feuilles se trouvant sur les talles primaires et sont appelées talles secondaires, puis des tertiaires peuvent apparaître aussi selon le même processus (Gate, 1995).

Selon Clément-Grandcourt et Prats, (1971) ; Clark *et al.*, (2002), le tallage est un caractère variétal mais il dépend aussi de l'importance de la fumure azotée, de la date de semis, et de la température qui conditionne la période de tallage.

2.2 Période reproductrice

La période reproductrice se caractérise par la formation et la croissance de l'épi. Elle s'étend du stade épi 1 cm jusqu'au stade floraison.

2.2.1 Phase montaison-gonflement

A ce stade, les plantes se redressent, les pièces florales commencent à se différencier, le maître brin ainsi que les talles herbacées commencent à s'allonger suite à l'élongation des entre-nœuds formant une tige couronnée en épi. Les tiges les plus jeunes vont régresser suite à une compétition avec les talles-épi, et elles s'engagent vers la sénescence puis mourront (Clément-Grandcourt et Prats, 1971 ; Gate, 1995).

2.2.2 Phase épiaison – floraison

Elle est marquée par la méiose pollinique et l'éclatement de la gaine avec l'émergence de l'épi hors de la gaine de la feuille étendard. Les épis sortis de leur gaine, fleurissent, généralement, 4 à 8 jours après l'épiaison. Le nombre de grains par épi est fixé, à ce stade

(Bozzini, 1988). C'est au cours de cette phase que s'achève la formation des organes floraux (l'anthèse) et s'effectue la fécondation. Cette phase est atteinte quand 50% des épis sont à moitié sortis de la gaine de la dernière feuille (Gate, 1995). Elle correspond au maximum de la croissance de la plante qui aura élaboré les trois quarts de la matière sèche totale et dépend étroitement de la nutrition minérale, de la photosynthèse et de la transpiration qui influencent le nombre final de grains par épi (Masle-Meynard, 1980).

2.3 Période de la maturation du grain

Cette période est caractérisée par trois stades successifs: le stade grain laiteux où les enveloppes des futures grains sont formées, puis vient le stade grain pâteux qui correspond au remplissage des cellules par translocation des assimilats provenant de la photosynthèse, et enfin le stade de maturité physiologique ; à ce stade il n'y a plus de migration de la matière sèche vers le grain et le poids sec et définitif du grain est atteint (Gate, 1995).

3- Situation de la céréaliculture en Algérie

La superficie totale de l'Algérie est de 238 millions d'hectares dont 191 millions sont occupés par le Sahara. La superficie agricole représente 3% de ce total, la surface agricole utile (SAU) est de 8,46 millions d'hectares, dont près de la moitié est laissée en jachère chaque campagne agricole. Les cultures herbacées couvrent 4,40 millions d'hectares. La céréaliculture constitue la principale activité, notamment dans les zones arides et semi-arides. Les terres annuellement emblavées représentent 3,6 millions d'hectares, soit 50% des terres labourées, la superficie récoltée pour les céréales d'hiver est de 2,51 millions d'hectares avec une production annuelle de 34,32 millions de quintaux (MADR, 2014).

Les grandes cultures, notamment les céréales, les légumineuses alimentaires, les fourrages et les oléagineux sont des produits alimentaires de première nécessité dans l'agriculture algérienne, elles constituent la consommation de base, la disponibilité alimentaire par habitant est passée de 42 à 14 Kcal / personne / jour de 2005 à 2013 respectivement (FAO, 2019).

La production céréalière en Algérie, à l'image de ses rendements est insuffisante et irrégulière malgré l'importance des superficies emblavées. En 2012, la production céréalière a été de 5,13 millions de tonnes (fig. 6). Cette production ne couvre que 20 à 22% de nos besoins.

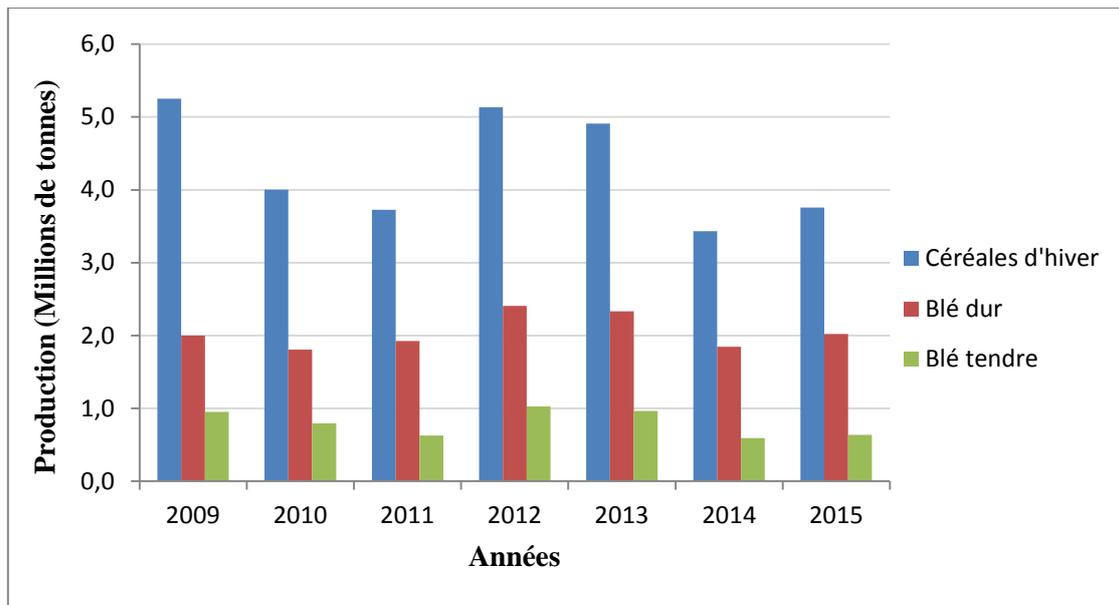


Figure 6 : Production totale des céréales d’hiver en Algérie (2009 – 2015) selon le MADR, (2015).

La plus faible production nationale des céréales a été enregistrée en 1988 avec 1 million de tonne contre 5,25 millions de tonnes en 2009, d’où le recourt de l’état Algérienne à l’importation massive de l’ordre de 69% (Benalia, 2014) et la facture ne cesse d’augmenter au fil des ans. En effet, l’Algérie reste fortement tributaire des achats de blé sur le marché international pour couvrir ses besoins de consommation (tab. 1). Au cours de la campagne commerciale 2014/2015, l’Algérie a importé environ 6,11 millions de tonnes (ONFAA, 2015). Cette situation fragilise d’avantage le pays en raison de l’instabilité du marché international mettant ainsi en difficulté notre sécurité alimentaire.

Tableau 1: Statistique douanière de l’importation des céréales (ONFAA, 2014/2015).

	Millions USA		Tonne	
	2014	2015	2014	2015
Blé dur	147	233	409906	509140
Blé tendre	386	392	1,3 Mt	1,5 Mt
Orge	55	70	212979	286052
Maïs	186	243	801086	1,1 M
Somme	774	938	2723971	3395192
Total	1712 M\$		6119163 = 6,11 Mt	

*Mt : millions de tonnes.

4- Les zones de production des céréales en Algérie

Les céréales sont cultivées à travers l'ensemble des zones agro-écologiques en Algérie, mais elles sont essentiellement localisées dans les régions semi-arides et même arides et donc, sont soumises aux aléas climatiques qui pénalisent fortement les niveaux de productivité et par la même la production (Boulal *et al.*, 2007).

Les principales zones de production à travers l'Algérie sont (fig. 7) :

- **Zone littorale et sub-littorale** : ces des régions humides et subhumides, Centre-Est du pays (Tipaza, Skikda, Annaba...etc.) dont l'altitude est inférieure à 300 m et la pluviométrie moyenne est égale ou supérieure à 600 mm et relativement bien distribuée.
- **Zone des plaines intérieures** : ces des régions semi-arides des plaines telliennes caractérisées par une pluviométrie comprise entre 350-500 mm, mais avec distribution irrégulière (Constantine, Bouira, Médéa, Tlemcen, Sidi Bel-Abbès....etc.).

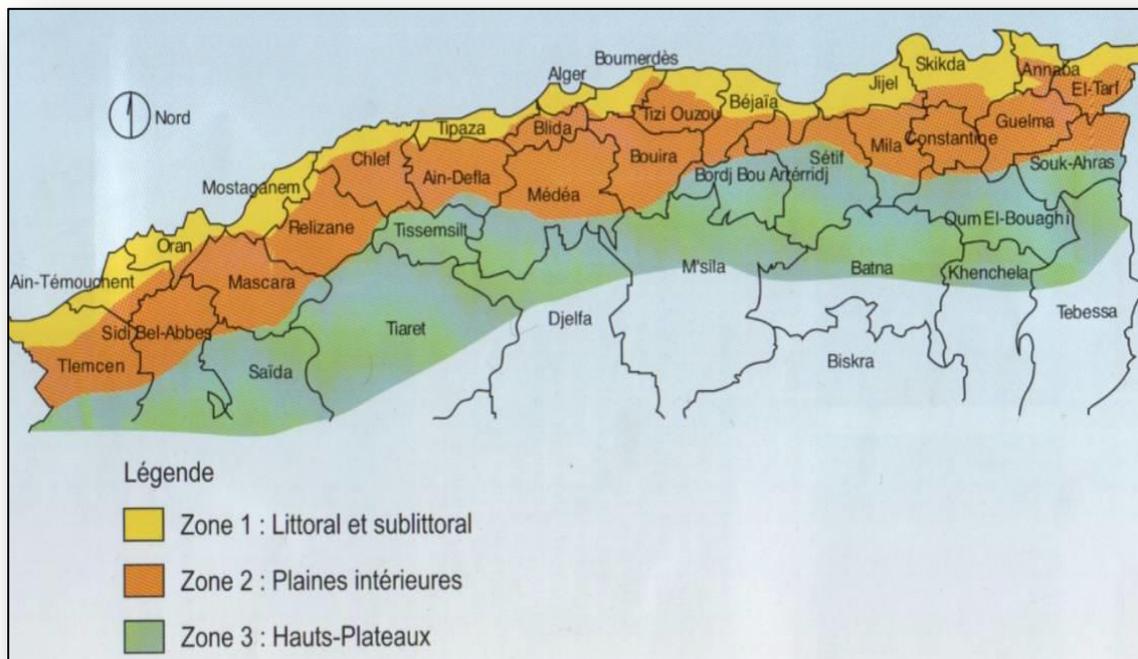


Figure 7 : Principales zones de production de céréales en Algérie.

- **Zone des Hauts plateaux** : ces des régions subarides des haut plateaux caractérisées par une faible pluviométrie 200-350 mm avec une altitude supérieure à 1000 mètres (Sétif, Saïda, Oum El-Bouaghi...etc).

5- Contraintes environnementales liées à la production du blé tendre

5.1 Le stress hydrique

La culture du blé en Algérie est souvent confrontée aux aléas climatiques qui sont défavorables à la croissance normale de la céréale, ceci peut être dû à l'absence, l'insuffisance ou à la prédominance d'un ou de plusieurs facteurs exogènes tels que l'eau, la salinité, la lumière, les substances chimiques (facteurs abiotiques) ou bien la présence de bioagresseurs (champignons, parasites, ...etc.) qui sont liés aux facteurs biotiques. Mais, le déficit hydrique est le facteur limitant le plus fréquent et le plus important dans la production végétale (Kramer, 1980). C'est une contrainte qui est fréquemment répandue dans beaucoup de zones arides et semi-arides où les précipitations sont irrégulières d'une année à l'autre et par conséquent, les plantes sont soumises à des périodes plus ou moins longues de déficit hydrique.

5.2 Définition et concepts

Le stress est défini comme étant une déviation significative des conditions optimales de la vie entraînant des changements et des réponses au niveau structural et fonctionnel de l'organisme (Djebbar, 2012). Ainsi, le stress biologique se définit comme tout facteur de l'environnement induisant un dysfonctionnement de la plante ou comme force ou influence adverse qui tend à inhiber le fonctionnement normal des systèmes (Jones and Jones, 1989).

Le stress hydrique dans des environnements naturels est dû à l'absence de pluies, une condition dite de sécheresse, ce stress est appelé stress de sécheresse. Dans les zones arides, l'installation d'une sécheresse se manifeste par une restriction de la disponibilité en eau du sol (faibles précipitations) et une augmentation de la demande évaporative (fortes températures).

Un stress hydrique peut se produire aussi bien sous l'effet d'un excès que d'un manque d'eau. Le stress provoqué par un déficit hydrique est bien plus fréquent. Un déficit hydrique s'installe lorsque l'eau disponible pour la plante ne lui permet pas de répondre à la demande climatique (Djebbar, 2012).

Selon Kramer (1980), le stress hydrique est un concept physiologique, il s'agit d'une perturbation du fonctionnement physiologique normal de l'organisme. Le stress hydrique dépend donc à la fois de l'espèce et du processus physiologique considéré, ce qui le rend difficile à définir. Pour cette raison, Levitt (1972) préfère parler de **contrainte hydrique** lorsque le fonctionnement de la plante est affecté par le déficit hydrique mais que les tissus de la plante ne subissent pas une baisse de leur teneur en eau. Enfin, on parle de stress hydrique lorsque les tissus de la plante subissent une baisse de leur teneur en eau qui affecte tout le métabolisme de la plante (Djebbar, 2012). Au laboratoire, le stress hydrique peut être simulé en favorisant la perte d'eau par les feuilles, une condition appelée **stress de dessiccation**. Le stress hydrique intervient également dans le stress salin et le **stress osmotique** (Hopkins, 1999).

D'un point de vue physique, le stress hydrique résulte d'un abaissement du potentiel hydrique dans l'air et/ou dans le sol en dessous d'une certaine valeur, dépendant du génotype, du phénotype et des caractéristiques du milieu (type de sol, température, vent, etc.). Dans le cas d'une forte salinité du sol, et aussi dans d'autres conditions telles qu'une inondation, le gel ou de fortes températures du sol, l'eau existe dans la solution du sol mais les plantes ne sont pas capables de l'absorber, on parle de **sécheresse physiologique** (Djebbar, 2012).

5.3 Statut hydrique de la plante

Le statut de l'eau dans la plante est déterminé par deux notions selon les auteurs.

5.3.1 La teneur relative en eau: TRE ou RWC (relative water content)

Cette notion a été proposée par Clark et McCaig (1982), Schonfeld *et al.* (1988) et Marin *et al.* (1989) ; elle consiste à déterminer en pourcentage la quantité d'eau présente dans les feuilles. Elle permet d'estimer le statut de l'eau de la plante, et en particulier le déficit hydrique. Sa mesure nécessite peu de moyens dans l'ensemble. La teneur relative en eau est fortement liée à l'environnement c'est à dire que la variation de la quantité de l'eau dans le milieu influe sur la quantité de l'eau dans les plantes. Une TRE élevée permet le maintien de la turgescence cellulaire chez ces plantes, ce qui permet l'ouverture des stomates ; l'assimilation du carbone et donc une bonne activité photosynthétique, ainsi que l'élongation cellulaire (Meyer et Green, 1981).

5.3.2 Le potentiel hydrique foliaire Ψ

Les mouvements hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère sont régis par les forces de liaison de l'eau dans chacun de ces compartiments. Au niveau de la plante, le

potentiel hydrique foliaire (Ψ) qui définit l'état hydrique est essentiellement la résultante des forces d'origine osmotique (concentration des solutés) et de turgescence (élasticité pariétale) qui lient l'eau au tissu végétal : $\Psi_f = \pi + P$; avec π : potentiel osmotique (de signe négatif) et P, potentiel de turgescence (de signe positif).

Dans des conditions hydriques normales, la pression osmotique est supérieure à la pression de turgescence, ce qui donne un potentiel hydrique de signe négatif. Un gradient de potentiel de plus en plus négatif s'établit tout au long de la plante, des racines jusqu'aux feuilles, siège des phénomènes transpiratoires (Djebbar, 2012).

5.4 Les phases du stress

Une plante soumise à un stress passe par plusieurs étapes selon sa réaction en relation avec l'intensification progressive ou la durée du stress (Larcher, 2003).

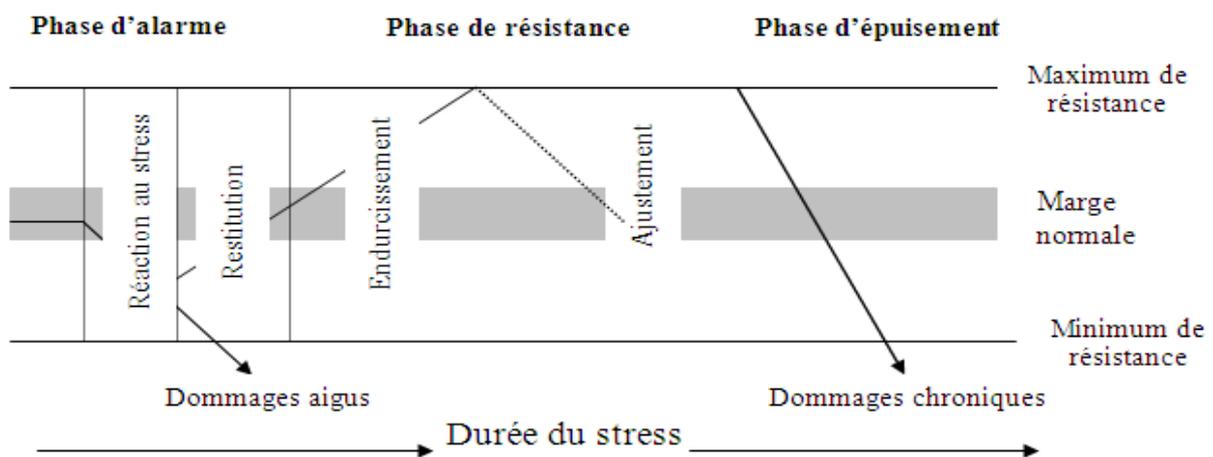


Figure 8 : Les phases successives d'un stress (d'après Selye, 1936, 1973 et Stockers, 1947, in Larcher, 1995, modifié).

5.4.1 Phase d'alarme

Elle commence lorsqu'une contrainte survient au niveau cellulaire. Elle débute par la déstabilisation d'un certain nombre de structures, en particulier, les membranes et d'un certain nombre de fonctions (processus biochimiques et métabolismes énergétiques) indispensables pour la poursuite normale des activités vitales de la plante. Le catabolisme l'emporte sur l'anabolisme, c'est la réaction fondamentale du stress. Puis il y a une apparition rapide des processus de réparation et de restauration de l'état initial par la synthèse de molécules de

protection ; c'est la réaction de restitution ou de récupération. Si le facteur de stress disparaît, il y a retour à l'état initial.

5.4.2 Phase de résistance

Si le facteur de stress continue, ou bien s'intensifie, la plante accentue ses processus de protection avec apparition de certains nouveaux caractères. L'exposition graduelle au stress induit des modifications physiologiques et fait que la plante augmente sa résistance, survit et se reproduit au cours de la période de stress (endurcissement). L'endurcissement est une acclimatation au stress et correspond à une étape de résistance maximale. Si l'intensité du stress reste stable, un haut degré de résistance est développé par la plante, alors s'ensuit un retour à une situation d'activité normale (ajustement), plus ou moins proche de celle de départ.

5.4.3 Phase d'épuisement

Lorsque l'état du stress dure très longtemps, ou si l'intensité des facteurs du stress augmente, cette phase peut se mettre en place avec apparition de dommages irréversibles dus au facteur lui-même, menant ainsi à l'effondrement des fonctions de la plante.

La réponse au stress est donc une interaction entre l'effort de s'adapter et les processus potentiellement létaux dans le protoplasme. La contrainte, l'adaptation et la résistance sont des parties interconnectées de l'événement entier (Larcher, 2003).

5.5 Les stratégies adaptatives au stress

Au niveau physiologique, les plantes apportent différentes stratégies en réponse positive à la sécheresse, elles sont classées en trois catégories : évasion, évitement et tolérance à la sécheresse (Turner *et al.*, 2001).

5.5.1 Évasion (drought escape)

Avec un développement phénologique rapide, dans le cas de la stratégie d'évasion, la plante a déjà achevé son cycle bien avant ou après l'installation du déficit hydrique. Dans ce cas, ce cycle est court et les plantes produisent très rapidement des graines.

5.5.2 Evitement

Dans ce cas, la plante maintient son statut hydrique grâce à une plus grande efficacité d'absorption de l'eau par les racines et/ou en réduisant sa transpiration par fermeture des stomates et/ou réduction de la surface transpirante.

5.5.3 La tolérance

Les plantes tolérantes peuvent garder leurs stomates ouverts en maintenant la turgescence par l'ajustement du potentiel osmotique, obtenu par accumulation d'ions minéraux et/ou de composés organiques. L'espèce tolérante dispose de mécanismes de protection ou de réparation de l'intégrité membranaire (Djebbar, 2012).

5.6 Stress oxydatif

5.6.1 Définition

La coexistence de systèmes générateurs d'espèces réactives d'oxygène (ERO) et de mécanismes antioxydants implique que les deux systèmes biologiques suivent un équilibre subtil. Lors d'un stress abiotique ou biotique, cet équilibre peut être rompu en faveur des ERO (fig. 9). Ce déséquilibre survient lorsqu'il y a une production excessive des ERO et que les mécanismes de prise en charge ne peuvent pas faire face, ou bien lorsque ces défenses antioxydantes sont altérées et que les ERO ne peuvent être évités ou éliminés (Boucelha, 2015).

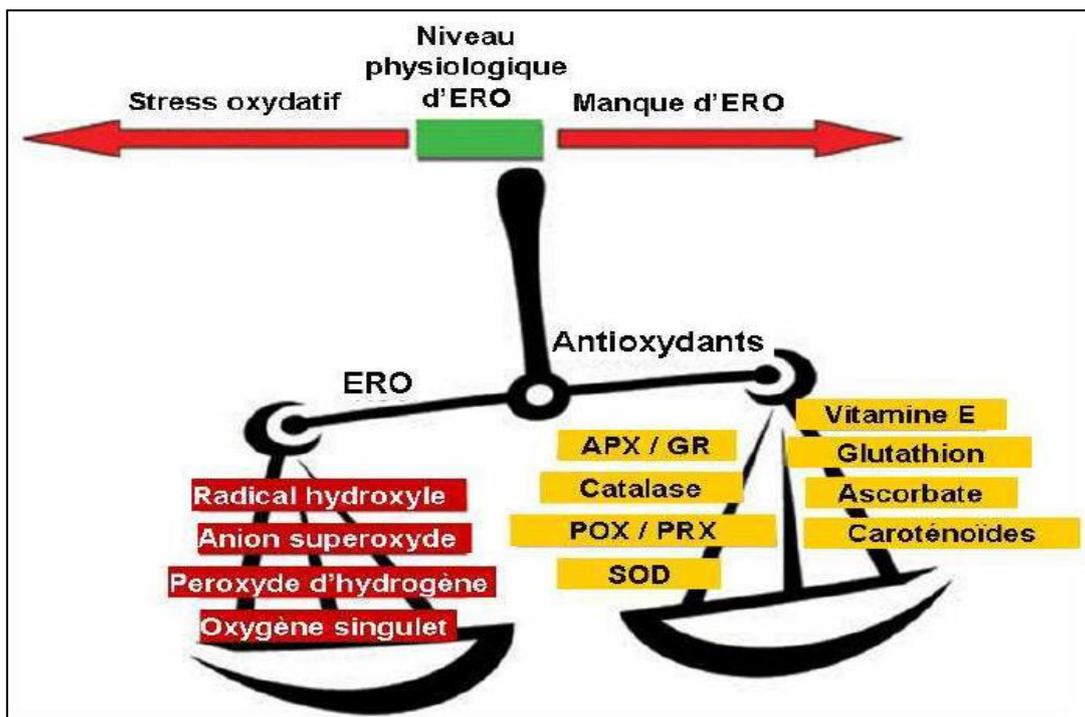


Figure 9 : Schématisation de la balance entre les espèces réactives d'oxygène (ERO) et les antioxydants (Bertrand, 2008).

5.6.2 Espèces réactives d'oxygène (ERO ou ROS)

Les espèces réactives d'oxygène (ERO) regroupent l'ensemble des composés issus de la réduction de l'oxygène moléculaire, ainsi que les radicaux libres. Le terme de radical libre renvoie à n'importe quelle espèce capable d'une existence indépendante (d'où le terme de libre) contenant un ou plusieurs électrons non appariés (Halliwell, 2006). Un électron non apparié est un électron qui occupe seul, une orbitale atomique ou moléculaire. Un radical libre est le plus souvent instable, donc réactif (afin d'apparier son électron célibataire pour arriver à un équilibre) et sa durée de vie est très courte (de l'ordre d'une micro à nanoseconde) (Bouguerne, 2012).

Les radicaux libres ne sont pas forcément associés à des espèces dérivant de l'oxygène, la notion de réactivité n'est pas forcément relative aux radicaux (Bertrand, 2008). Les ERO désignent à la fois des espèces radicalaires de l'oxygène telles que le anion superoxyde (O_2^-) ou le radical hydroxyle ($\cdot OH$) et des espèces non radicalaires telles que le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) et l'oxygène singulet (1O_2) (Garrel et al. 2007). Ainsi, tous les radicaux oxygénés sont des ERO, mais tous les ERO ne sont pas des radicaux (Bertrand, 2008). L'anion superoxyde et le radical hydroxyle sont très instables par comparaison au H_2O_2 qui diffuse librement et possède une durée de vie plus longue. La réactivité d'un radical dépend de sa nature (Nzengue, 2008).

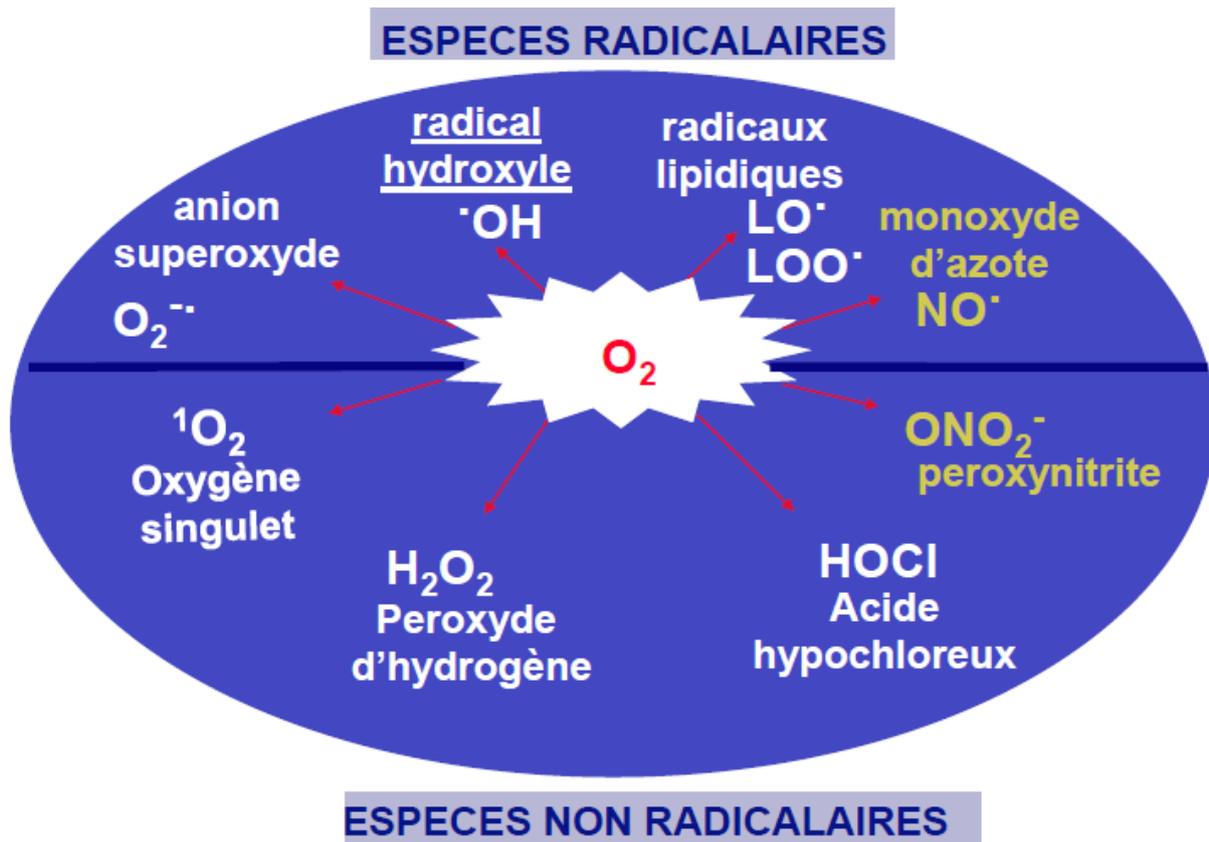


Figure 10 : Espèces réactives d'oxygène (ERO) radicalaires et non radicalaires.

5.6.3 Effets délétères des espèces réactives d'oxygène (ERO)

Lorsque un stress oxydatif s'est installé, la toxicité des ERO s'exprime par de nombreux aspects, et en particulier par la perturbation de nombreux processus physiologiques, biochimiques et moléculaires (Sies, 1997; Smirnov, 1989; Dat *et al.*, 2000; Inze and Montagu, 2001; Arora *et al.*, 2002; Langebartels *et al.*, 2002).

Les ERO ont tendance, par leurs propriétés oxydantes, à arracher des électrons des macromolécules telles que les lipides membranaires, les protéines ou l'ADN des chromosomes aboutissant à la destruction des constituants cellulaires essentiels (Ramel, 2009). Les ERO altèrent la composition lipidique des membranes plasmiques ce qui est à l'origine d'une peroxydation membranaire. Ils sont à l'origine d'une activation ou une désactivation de plusieurs enzymes tels que les enzymes intervenant dans le métabolisme oxydant. Au niveau du noyau, les ERO entraînent des dommages au niveau de l'ADN d'où une stimulation de la synthèse des poly (ADP-ribose) et une modification de l'expression de

gènes. Il peut en résulter une altération des fonctions vitales de la cellule, conduisant parfois à sa mort (Briat et Lebrun, 1999).

5.7 Le déficit hydrique et le stress oxydatif

L'une des conséquences les plus néfastes des stress environnementaux, notamment le stress hydrique, est l'apparition d'un stress oxydatif, c'est-à-dire l'accumulation d'espèces réactives de l'oxygène qui endommagent les membranes et les macromolécules et affectent le métabolisme cellulaire (Appel and Hirt, 2004). Le déficit hydrique crée un déséquilibre entre la lumière captée et son utilisation et, donc, entre la génération et l'utilisation des électrons, ce qui inhibe la photosynthèse (Golding and Johnson, 2003; Tezara *et al.*, 2003). La dissipation de l'excès d'énergie lumineuse au niveau de l'appareil photosynthétique aboutit à la formation des ERO dans les chloroplastes.

Dans des conditions optimales, les feuilles sont dotées d'enzymes et de métabolites antioxydants suffisants pour faire face aux ERO. De nombreux travaux montrent que des enzymes telles que la superoxyde dismutase (SOD), l'ascorbate peroxydase (APX), les catalases (CAT) et les glutathion peroxydases (GPX) s'accumulent pendant le stress hydrique afin de détoxifier la plante (Flexas *et al.*, 2006). La capacité du système antioxydant est déterminante pour maintenir l'intégrité du système photosynthétique lors d'une contrainte hydrique.

6- Réponses des plantes au stress hydrique

La réponse des plantes au stress hydrique est sans doute l'un des processus biologiques les plus complexes. Elle implique des modifications incluant la réduction de la croissance, l'activation/inactivation de gènes spécifiques, l'augmentation transitoire de la teneur en ABA, l'accumulation de solutés compatibles et d'enzymes de protection, l'augmentation des teneurs d'antioxydants et la suppression des voies consommant de l'énergie (fig. 11). Ces réponses physiologiques, biochimiques et moléculaires tendent à limiter les conséquences négatives du nouvel environnement de la plante et/ou la ramener à son état physiologique normale ; elles dépendent du stade phénologique de la plante, du génotype et de l'intensité et la durée du stress (Bray, 1997). Les principaux aspects des réponses des plantes impliquent le maintien d'une homéostasie (équilibre ionique et ajustement osmotique), une réaction aux dommages induits et une réparation rapide.

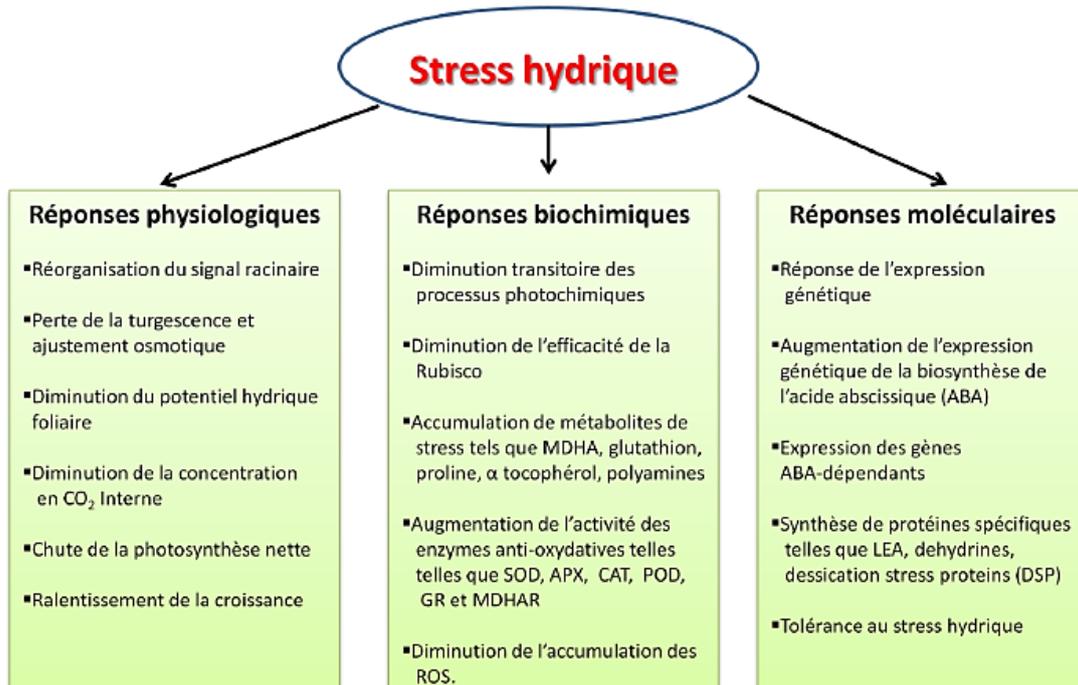


Figure 11: Réponses physiologiques, biochimiques et moléculaires de la plante soumise à un stress hydrique (d'après Shao, 2008).

6.1 Réponse morphologique au stress

Chez la majorité des espèces végétales, le stress hydrique est lié à des modifications de l'anatomie et de l'ultrastructure. La diminution de la taille des feuilles, la réduction du nombre de stomates, l'épaississement des parois cellulaires des feuilles, la cutinisation de la surface foliaire, un tissu conducteur mal développé et l'induction d'une sénescence précoce représentent les modifications morphologiques les plus notables.

Sous stress hydrique, l'expansion des cellules ralentit ou cesse et la croissance de la plante est ainsi retardée. Cependant, le stress hydrique a un effet sur l'agrandissement des cellules plus que sur la division cellulaire (Jaleel *et al.*, 2009) (fig. 12). La croissance de la plante en conditions de sécheresse est affectée par l'altération de la photosynthèse, de la respiration, de la translocation, de l'absorption des ions, du métabolisme carboné et des hormones.

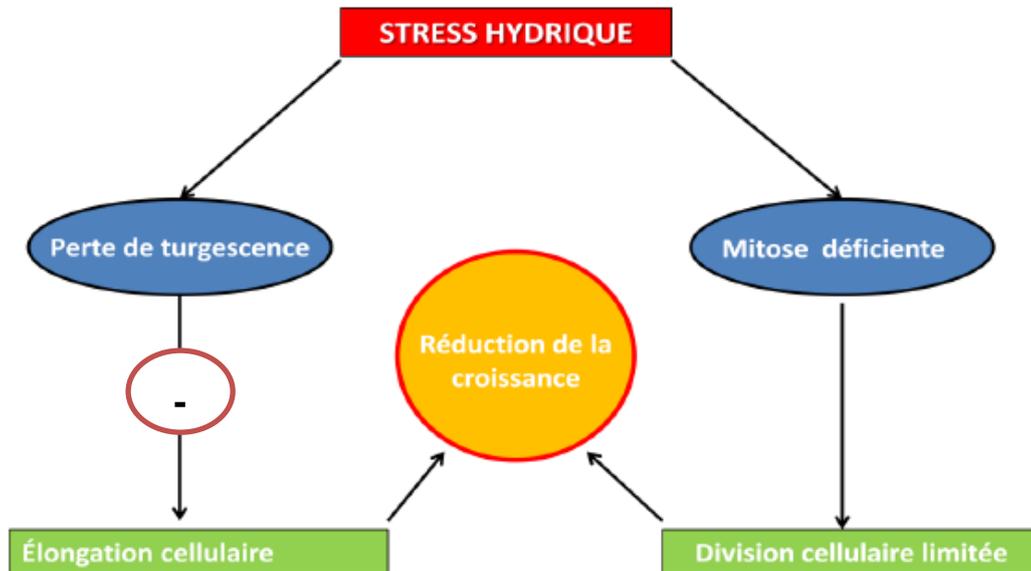


Figure 12: Mécanismes impliqués dans la réduction de la croissance en conditions de stress hydrique (Djebbar, 2012).

La diminution de la croissance et de la surface des feuilles sous stress hydrique a été observée chez de nombreuses espèces. Bien que l'économie de l'eau soit un résultat important de la réduction de la surface foliaire, elle est la cause de la diminution de rendement suite à la diminution de la photosynthèse.

6.2 Réponses physiologiques au stress hydrique

6.2.1 Photosynthèse et discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$)

Dans la nature le carbone possède deux isotopes stables, C12 et C13, dont l'abondance est de 98,89 % et 1,11 % respectivement (Stumm et Morgan, 1996).

Lors de l'assimilation photosynthétique du CO_2 chez les plantes en C3, la diffusion du CO_2 de l'air ambiant vers l'intérieur de la feuille à travers l'ouverture stomatique et la carboxylation par la Rubisco sont deux étapes principales qui discriminent 4,4 ‰ et 27 ‰ respectivement contre l'isotope lourd (C13) favorisant l'assimilation de l'isotope léger (C12) (Farquhar *et al.*, 1982). Si les stomates sont ouverts, la discrimination globale est proche de l'étape de carboxylation, par contre si les stomates se ferment (par exemple lors d'une sécheresse), la discrimination globale diminue se rapprochant de plus en plus de celle de la diffusion (Brunet, 2004). Le processus de photosynthèse crée un fractionnement « discrimination ». La valeur de ce fractionnement varie selon le type de cycle photosynthétique (Farquhar *et al.*, 1989).

Craig (1954) fut le premier à observer que la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des plantes (C3) est d'environ -28‰, indiquant donc un fractionnement avec le CO_2 atmosphérique de l'ordre de 20 ‰. En effet, la signature isotopique du CO_2 atmosphérique est en moyenne de -8 ‰. Deines (1980) reporte des valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ des plantes en C3 comprises entre -30 ‰ à -20 ‰. Pour les plantes en C4, c'est Smith et Epstein (1971) qui ont montré que ce fractionnement est beaucoup plus faible, entre 4 ‰ et 10 ‰. La composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des plantes en C4 varie donc entre -19 ‰ à -8 ‰, avec une valeur moyenne de -12 ‰ (Mariotti, 1991). Chez les plantes de type CAM (Métabolisme Acide Crassulacéen), les signatures isotopiques sont intermédiaires entre celles des plantes en C3 et en C4.

L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE, pour water use efficiency) qui est le rapport « biomasse produite/eau consommée » est un indicateur de l'adaptation des plantes à la sécheresse. Pour les plantes C3, les processus foliaires qui déterminent WUE sont également ceux qui contrôlent la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) lors de l'assimilation photosynthétique du CO_2 , de sorte que la mesure de $\Delta^{13}\text{C}$ peut être considérée comme une méthode d'évaluation indirecte de WUE (Farquhar *et al.*, 1989). Il a été montré, pour un ensemble d'espèces herbacées cultivées ainsi que les arbres forestiers, que WUE et $\Delta^{13}\text{C}$ (calculée sur la base de la matière organique) sont des traits présentant des différences interspécifiques et intraspécifiques importantes et une héritabilité élevée. Ceci permet d'utiliser WUE et $\Delta^{13}\text{C}$ comme critère de sélection pour l'amélioration génétique des plantes.

6.2.2 La teneur relative en eau (TRE)

La caractérisation du statut hydrique d'une plante pourrait passer par la mesure de la teneur relative en eau (TRE) qui permet une bonne estimation de la turgescence cellulaire. Clarke et McCraig, (1982) attirent l'attention sur l'utilisation de la TRE comme indicateur de l'état hydrique de la plante sous stress. Scofield *et al.*, (1988) notent que la TRE diminue lorsque le stress augmente, mais elle diminue plus vite chez les variétés sensibles que chez les variétés résistantes. La TRE en plus de sa relation avec le volume cellulaire, reflète plus précisément la balance entre l'eau disponible dans la feuille et le potentiel osmotique ainsi que la turgescence (Nouri, 2002). Les variétés tolérantes au stress hydrique sont celles qui sont capables de perdre moins d'eau par unité de temps et unité de surface sous stress. La teneur relative en eau ou turgescence foliaire est une caractéristique génotypique qui est liée à la capacité de la plante à maintenir un niveau d'eau dans la feuille qui soit à même de garantir la continuité de l'activité métabolique dont, entre autre, la photosynthèse. Le maintien d'un

niveau élevé de la TRE serait probablement lié à une bonne capacité d'ajustement osmotique permettant la préservation de l'intégrité structurale et fonctionnelle des tissus (Blum, 1988).

6.2.3 Teneur en chlorophylle

Un stress hydrique induit une dégradation de la chlorophylle ou l'inhibition de sa biosynthèse qui engendre par la suite une réduction de la photosynthèse qui devient un facteur limitant la croissance et le développement des plantes (Hegedus *et al.*, 2001 ; Zhou, 2003 ; Song *et al.*, 2007 ; Yin *et al.*, 2008 ; Wei *et al.*, 2011). La fermeture des stomates, sites des échanges gazeux (O₂, CO₂, H₂O), limite l'entrée du CO₂ dans les feuilles et diminue les pertes en eau par transpiration (Lawlor, 2002 ; Parry *et al.*, 2002). Cependant, le stress hydrique diminue l'ouverture des stomates ce qui a pour conséquences une réduction de la concentration du CO₂ à l'intérieur de la feuille et, une diminution de sa diffusion via le mésophylle, les parois cellulaires et les chloroplastes. En outre, le nombre élevé des stomates peut engendrer des stomates de petite taille à fermeture rapide pour mieux conserver l'eau (Zhao *et al.*, 2015). Par conséquent, si la fixation du CO₂, le taux des pigments chlorophylliens (chlorophylle a, b et (a+b)) et les réactions photochimiques sont réduits, l'activité photosynthétique sera réduite.

6.2.4 La fluorescence chlorophyllienne

Sous contrainte hydrique, les plantes montrent une perturbation au niveau des réactions photochimiques de la photosynthèse, avec un blocage du transfert d'électrons entre LHC II et PSII (Braham and Lemeur, 1994). Angelopoulos *et al.* (1996) ont démontré que la fluorescence chlorophyllienne chez l'olivier augmente à midi, spécialement pour les plantes sous contrainte hydrique.

La diminution du taux d'assimilation du CO₂ dans les feuilles est associée à une inhibition de la photosynthèse, ce qui provoque une augmentation de la dissipation de l'énergie d'excitation du PSII, entraînant des dommages au niveau des centres réactionnels du PSII (Ortiz-Lopez *et al.*, 1990 ; Fryer *et al.*, 1998). Un manque d'eau sévère provoque une diminution inférieure à 20% du rendement quantique du PSII (Pankovic *et al.*, 1999).

Selon Maxwell and Johnson, (2000), le principe est que l'énergie lumineuse absorbée par les molécules de chlorophylles peut avoir une des trois destinées (fig. 13):

- ✚ Soit elle est utilisée pour la photosynthèse plus particulièrement en photochimie.
- ✚ Soit l'excès d'énergie est dissipé sous forme de chaleur.
- ✚ Ou bien elle est réémise comme fluorescence chlorophyllienne.

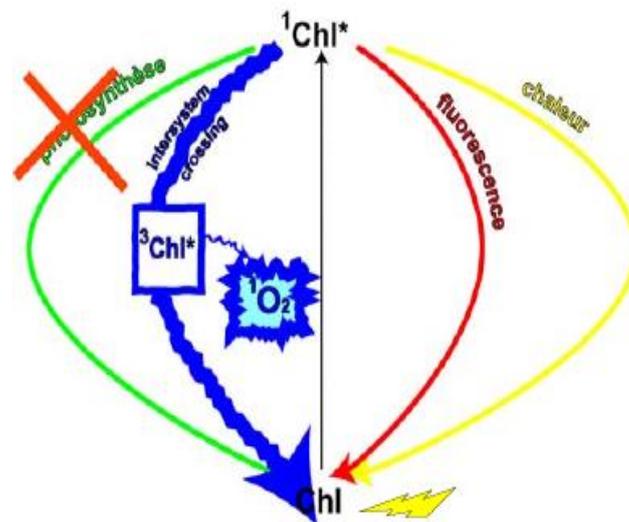


Figure 13: Les voies possibles de l'énergie absorbée par la chlorophylle

Les mécanismes de protection contre les espèces réactives d'oxygène (ERO) sont de deux types : soit de détoxification enzymatique / non enzymatique ou bien de prévention. Ces derniers servent pour dissiper l'énergie en excès sous forme non dangereuse pour la plante (chaleur) grâce à l'implication des caroténoïdes (zéaxanthine), protéines PsbS et les antennes LHC : Light Harvesting Complexe (Kasraoui *et al.*, 2006).

6.3 Réponses biochimique au stress

6.3.1 Métabolisme protéique

Des conditions de sécheresse provoquent des modifications quantitatives et qualitatives des protéines chez les plantes. En général, les teneurs en protéines des feuilles diminuent au cours d'un déficit hydrique et ce suite à un ralentissement de la synthèse du fait d'une diminution de l'activité de la nitrate réductase (Fresneau *et al.*, 2007) ou de son niveau de transcription (jusqu'à 80 % de diminution) (Foyer *et al.*, 1998). Le stress hydrique altère l'expression génétique et, en conséquence, la synthèse de nouvelles protéines et mRNA.

Les principales protéines synthétisées en réponse au stress hydrique sont : les protéines de stress (principalement les protéines de type LEA et les HSP) (Vierling, 1991; Ingram and Bartels, 1996; Bohnert and Sheveleva, 1998; Thomashow, 1999; Hoeskstra *et al.*, 2001), les protéases, les enzymes nécessaires à la biosynthèse de divers osmoprotectants et les enzymes de détoxification (SOD, CAT, APX, POD, GR). De plus, les facteurs protéiques impliqués

dans la régulation de la transduction du signal et l'expression génétique tels que les protéines kinases et les facteurs de transcription sont également synthétisés. La majorité de ces protéines de réponse au stress sont des protéines apparentées aux déhydrines lesquelles s'accumulent aussi bien durant la formation de la graine et la maturation de l'embryon que dans les plantules soumises à un stress hydrique. Ces protéines possèdent un domaine hautement conservé lié aux interactions hydrophobes nécessaires à la stabilisation des macromolécules. Les HSP (heat shock proteins) et les protéines de type LEA (dont les déhydrines) représentent deux types majeurs de protéines induites par différents stress dont le stress hydrique. La protection des macromolécules, telles que les enzymes, les lipides et les mRNA, contre la déshydratation est un rôle bien connu de ces protéines (Chaves *et al.*, 2003).

6.3.2 Accumulation des solutés compatibles : l'osmo-ajustement

Les osmolytes jouent un rôle important dans les réponses de la plante au stress hydrique et dans la résistance (Blum and Ebercon, 1976 ; Turner, 1997). Un grand nombre d'études ont montré que l'accumulation de solutés compatibles est responsable de la résistance à différents stress tels que la sécheresse, les fortes températures et la salinité. La fonction première des solutés compatibles est d'empêcher la perte d'eau, de maintenir la turgescence cellulaire et le gradient d'absorption de l'eau par la plante. L'accumulation de ces métabolites dans les cellules conduit à une augmentation du potentiel osmotique (ajustement osmotique) et, *in fine*, a pour résultat une plus grande capacité d'absorption de l'eau par les racines et sa conservation dans les cellules. La proline et l'un des acides aminés le mieux étudié et qui s'accumule le plus. Par exemple, sous stress hydrique, la concentration en proline peut dépasser 80 % du pool d'acides aminés totaux chez certaines plantes alors qu'elle ne représente que 5 % dans les plantes témoins (Cherian *et al.*, 2006).

En plus de leur rôle dans l'osmorégulation, les solutés compatibles montrent d'autres fonctions telles que la protection des enzymes, des structures et de l'intégrité membranaire, le maintien de la conformation des protéines à des potentiels hydriques bas, la neutralisation des radicaux oxygène et la stabilisation des structures des macromolécules cellulaires (Akashi *et al.*, 2001; Kaushik and Bhat, 2003).

Certains aspects des fonctions de ces solutés compatibles sont liés à une extrême hydrophilie et ils peuvent, ainsi, remplacer les molécules d'eau dans l'environnement des acides nucléiques, des protéines et des membranes dans des conditions de déficit hydrique (Hoeskstra *et al.*, 2001). Les osmolytes pourraient empêcher les interactions entre les ions et les composants cellulaires en remplaçant les molécules d'eau de ces composants, offrant,

ainsi, une protection contre la déstabilisation induite par la sécheresse. Par exemple, la protection de la Rubisco par la bétaine et la proline (Solomon *et al.*, 1994; Nomura *et al.*, 1998) et la stabilisation du super complexe du PSII par la proline ont été mis en évidence dans certains travaux (Sakamoto and Murata, 2002).

6.3.3 Activation du système antioxydants

Les espèces réactives d'oxygène (ERO), produits secondaires des stress environnementaux, sont très dangereux pour les composants cellulaires et doivent être régulés d'une manière fine et précise. Toutes les plantes ont développé plusieurs systèmes antioxydants, aussi bien enzymatiques que non enzymatiques, afin de neutraliser ces ROS. Parmi les systèmes antioxydants enzymatiques, figurent les catalases (CAT), superoxyde dismutase (SOD), les peroxydases (POD), l'ascorbate peroxydase (APX), la glutathion réductase (GR) et la monodehydroascorbate réductase (MDAR). Quant aux systèmes non-enzymatiques, ils comprennent principalement l'acide ascorbique, le glutathion, les tocophérols, les flavonones, les caroténoïdes et les anthocyanines (Prochazkova *et al.*, 2001). D'autres molécules tels que les osmolytes compatibles (exemple, la proline), certaines protéines (exemple, les peroxyredoxines) et des molécules amphiphiliques sont considérées également comme antioxydants.

7- Rendement en grain du blé et ses composantes

Le rendement étant un caractère quantitatif complexe, sa variation est sous contrôle d'un grand nombre de gènes. Une méthode plus analytique, basée sur l'utilisation de caractères morpho-physiologiques et phénologiques liés à l'adaptation à la sécheresse a été proposée par Richards (1986) et Monneveux (1991).

Le rendement en grains est tributaire de la quantité d'eau transpirée, de l'efficacité de l'utilisation de l'eau et de l'indice de récolte (Ludlow et Muchow, 1990). Chez le blé tendre, le rendement en grain est la résultante de plusieurs paramètres et des conditions environnementales dans lesquelles la plante est cultivée. Certains chercheurs (Engledow et wadham, 1993) définissent le rendement comme étant l'ensemble des composantes suivantes: le nombre d'épis par unité de surface (NEM^2), le nombre d'épis par plante, le nombre de grains par épi (NGE) et le poids de mille grains (PMG). Chez le blé tendre, l'amélioration du rendement dépend de l'amélioration d'une ou de plusieurs composantes du rendement, le nombre de grains par mètre carré (NGM^2) est le produit du nombre d'épis fertiles par mètre carré par le nombre de grains par épi. Selon Ketata, (1987) et Hamada, (2002), ce paramètre joue un rôle important dans la détermination du rendement.

8- Sélection et amélioration génétique du blé

L'amélioration génétique des plantes a commencé dès que l'homme a appris à sélectionner des plantes supérieures. De ce fait, la sélection est devenue la première méthode de l'amélioration des plantes. Avec de plus amples connaissances sur les plantes et en découvrant le sexe des plantes, l'homme a appris à faire des hybridations, quoique cette technique était déjà pratiquée du temps de Mendel. Les expériences de Mendel ont éclairé les choses en donnant plus de détails, permettant la compréhension des mécanismes de l'hérédité et leur utilité pour les manipulations génétiques afin de développer de nouveaux cultivars avec de nouvelles combinaisons génétiques qui sont ensuite analysées et fixées à l'état homozygote par une série d'autofécondations successives (Fig. 14). Donc le but du sélectionneur est de rassembler dans une plante d'une espèce donnée, le maximum de caractères favorables, il faut connaître le ou les gènes qui gouvernent chaque caractère, puis le transmettre par croisement aux variétés d'intérêt agronomique (Benbelkacem *et al.*, 2001).

Pour la réalisation de l'amélioration génétique des plantes, il faut suivre les étapes suivantes:

- ✚ Reconnaître les traits morphologiques et les réponses physiologiques des plantes qui sont importants pour une adaptation, un bon rendement et qualité de la culture.
- ✚ Détecter les sources de gènes des caractères désirés, qui peuvent être utilisés dans un programme d'amélioration.
- ✚ Combiner le potentiel génétique de ces caractères au sein d'une variété améliorée ou d'un cultivar.

Génération	Evaluation des fréquences des génotypes (1 gène avec 2 Allèles A et a)	Fréquences des	
		Hétérozygotes	Homozygotes
Parents	AA x aa ↓	0 %	100 %
Hybride F1	Aa ↙ ↓ ↘	100 %	0 %
F2	1/4 AA 1/2 Aa 1/4 aa ↓ ↓ ↓	50 %	50 %
F3	1/4AA+1/8AA 1/4Aa 1/8aa+1/4aa ↓ ↓ ↓	25 %	75 %
	3/8 AA 3/8 aa		
F4	7/16 AA 1/8 Aa 7/16 aa	12,5 %	87,5 %

Figure 14: Sélection et amélioration chez les espèces autogames, cas du blé (Benbelkacem *et al.*, 2001)..

9- Techniques d'amélioration

La sélection porte actuellement sur trois sortes de variétés de blé : des lignées pures, des lignées multiples et des hybrides. On produit des lignées pures au moyen de croisement suivi par des sélections successives pour rendre la lignée génétiquement uniforme (généralement huit à dix générations). Les lignées multiples sont des mélanges de lignées pures et les hybrides sont produits soit par la méthode de mâle stérile cytoplasmique soit par l'utilisation d'un agent d'hybridation chimique (Cook *et al.*, 1993).

9.1 Méthodes de sélection avant hybridation

9.1.1 Sélection massale

C'est la méthode de sélection la plus ancienne, elle est simple et peu coûteuse permettant l'étude d'un grand nombre d'individus et une forte intensité de sélection (Gallais, 2011). Il suffit de choisir les plantes phénotypiquement supérieures et identiques et de mélanger les semences. Elle peut être réalisée aussi par une simple élimination des plantes indésirables (Zahour, 1992 ; Khaldoun *et al.*, 2006).

9.1.2 Sélection des lignées pures

Cette méthode consiste à suivre dans une population hétérogène séparément les descendances de chacune des plantes ou épis déjà sélectionnés (Baenziger et Depauw, 2009). Une fois la supériorité du génotype sélectionné est prouvée, la population peut être multipliée, nommée et distribuée sous forme d'un nouveau cultivar (Poehlman et Sleper, 1995). Cette méthode présente les mêmes caractéristiques que la première et son efficacité est largement conditionnée par l'héritabilité du caractère sélectionné (Demarly, 1977 ; Boudoin *et al.*, 2002, Acquaaah, 2015).

9.2 Sélection après hybridation

9.2.1 Méthode de pedigree (sélection généalogique)

Dans la sélection généalogique ou sélection de pedigree, il suffit de choisir des individus dans une même population F2 très hétérogène et procéder ensuite à l'étude des descendances en autofécondation en suivant la filiation généalogique de chaque individu (plante ou épi par ligne) (Demarly et Sibi, 1989). Elle diffère des deux premières par le fait que les pedigrees ou les parents sont connus (Acquaaah, 2015). La sélection généalogique, permet d'extraire d'une population des lignées homozygotes pour leurs caractères essentiels et adaptés à l'environnement où s'est opérée la sélection (Khaldoun *et al.*, 2006).

9.2.2 Méthode de bulk

Dans cette méthode, la génération F2 est semée en parcelle à la densité d'une parcelle d'essai, aucun suivi individuel de plantes n'est fait. Les parcelles sont récoltées en mélange (bulk) et un échantillon des semences récoltées est utilisé pour semer la génération suivante F3 et ainsi de suite (Bonjean et Picard, 1990). Pendant cette période, les populations sont soumises à la sélection naturelle qui favorise l'adaptation au milieu pour certains caractères (sensibilité aux maladies, taille de la plante...). Il est utile de compléter l'action de l'environnement par l'élimination sélective des individus qui ne conviennent pas. Après quelques générations, l'homozygotie s'est progressivement rétablie et de nouvelles lignées peuvent être sélectionnées dans la population (Baenziger et Depauw, 2009).

L'intérêt de la stratégie est d'avoir allégé considérablement les premières générations et de reporter les choix sur les structures F4 déjà fortement homozygotes (Demarly et Sibi, 1989). La méthode de bulk est simple et peu coûteuse. Peu d'efforts sont généralement engagés durant les premières générations. Cependant, la taille de la population doit être assez importante surtout lorsque les plantes sont individualisées durant la sélection (Zahour, 1992).

9.2.3 Méthode de SSD (Single-Seed-Descent)

C'est la méthode des filiations unipares qui est une méthode menée par les sélectionneurs pour simplifier la sélection généalogique et résoudre sa contradiction interne (Bonjean et Picard, 1990). Elle peut être menée en quatre générations en deux ans au terme desquelles la sélection généalogique est requise. La SSD est une méthode généalogique modifiée dans laquelle on récolte systématiquement une seule graine ou un seul épi par plante F2, F3 et même F4 (Kang *et al.*, 2007). Lorsqu'on obtient un niveau satisfaisant d'homozygotie, on poursuit par la méthode pedigree (Khaldoun *et al.*, 2006).

9.3 Le backcross

Appelé également rétrocroisement ou croisement en retour, c'est une forme d'hybridation récurrente, durant laquelle une caractéristique désirable est transférée d'une source (un parent donneur) à une variété adaptée et productive, en préservant tous ses autres caractères (Baenziger et Depauw, 2009, aquaah, 2015). L'hybride F1 est recroisé avec le parent récurrent, c'est le backcross 1. Le produit de ce croisement servira de partenaire pour le back cross 2. Au 5ème ou 6ème back cross, une autofécondation a lieu (Chetmi, 2009).

Chapitre II

**Réponses morpho-physiologiques et
biochimiques des géotypes de blé tendre
sous stress hydrique**

Chapitre II Réponses morpho-physiologiques et biochimiques des géotypes de blé tendre sous stress hydrique.

1- Introduction

Le déficit hydrique est l'un des facteurs abiotiques limitant les rendements chez les cultures stratégiques, en particulier les céréales. En Algérie la culture du blé est principalement pratiquée dans les zones semi-arides et arides, alors que, souvent, cette culture est pénalisée par de faibles précipitations. Par conséquent, la croissance des céréales dans ces zones se déroule souvent en conditions de stress hydrique. En effet, le déficit en eau sur la plante apparaît à priori sur la diminution de la croissance et la photosynthèse (Frederick and Camberato, 1995), ce qui affecte par la suite les rendements. Ainsi, Une meilleure compréhension des mécanismes de tolérance aux stress constitue en elle-même un défi économique majeur (Passioura, 2007).

Dans sa nature, le stress hydrique est multidimensionnel et affecte la plante à différents niveaux de son organisation. Il entraîne une série de perturbations anatomiques, morphologiques, biochimiques, physiologiques et moléculaires. Le degré de sensibilité au stress hydrique dépend du géotype, du stade de développement de la plante mais aussi de la sévérité et de la durée du stress. Au niveau physiologique, les plantes développent différentes stratégies en réponse à la sécheresse. Ces stratégies peuvent être classées en trois catégories : évasion, évitement et tolérance à la sécheresse (Turner *et al.*, 2001). Les géotypes tolérants mettent en œuvre des mécanismes leur permettant de supporter le stress. Ainsi, la diminution du potentiel hydrique du sol va engendrer des modifications structurales et métaboliques qui vont permettre à la plante de maintenir sa turgescence par l'ajustement du potentiel osmotique (Zhang *et al.*, 1999). En outre, il a été rapporté que la productivité des géotypes de blé en période de sécheresse terminale est liée au maintien d'une activité photosynthétique efficiente (Monneveux *et al.*, 2006).

Farquhar *et al.* (1982) ont développé un modèle qui met en relation la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) avec la photosynthèse des plantes en C_3 par le rapport C_i/C_a , le rapport est déterminé par la concentration du CO_2 intracellulaire (C_i) et celle de l'atmosphère (C_a). La composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des feuilles est en relation avec la capacité photosynthétique (A) et la conductance stomatique (g_s). Ainsi, Farquhar *et al.* (1989) ont utilisé la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) comme un indicateur d'efficience

d'utilisation de l'eau (WUE). De nombreux chercheurs ont signalé qu'il existe une relation négative entre la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) et le WUE (water use efficiency). La mesure de $\Delta^{13}\text{C}$ est utilisée comme une donnée intégrative qui reflète les échanges gazeux de la photosynthèse en fonction des fluctuations de l'environnement (Monneveux *et al.*, 2005 ; Choi *et al.*, 2005).

Les approches physiologiques et biochimiques ont une grande importance pour comprendre les réponses complexes des plantes au manque d'eau et pour développer rapidement de nouvelles variétés. Le déficit en eau affecte principalement la photosynthèse et l'accumulation de matière sèche et donc la croissance des feuilles et des racines (Blum, 1996). En effet, l'une des premières réactions de la plante au stress hydrique est la diminution du taux d'élongation des feuilles et la fermeture des stomates afin de minimiser les pertes en eau par transpiration (Maralian *et al.*, 2010).

En général, les plantes accumulent des solutés organiques et inorganiques dans le cytosol pour augmenter la pression osmotique et ainsi maintenir la turgescence et le gradient moteur d'absorption d'eau (Rhodes et Samaras, 1994). Il a été largement rapporté que les cellules végétales atteignent leur ajustement osmotique par l'accumulation de solutés compatibles tels que la proline, la glycine bêtaïne, sucres solubles et les polyols qui protègent les membranes et les protéines (Delauney et Verma, 1993).

Le stress hydrique entraîne la surproduction de molécules hautement réactives et toxiques appelées espèces réactives de l'oxygène (ERO) qui causent des dommages aux protéines, lipides, glucides et ADN. Ce déséquilibre entre la production d'ERO et les systèmes antioxydants provoque un stress oxydatif.

L'objectif de ce travail est d'étudier la variabilité de réponse de dix génotypes de blé tendre soumis à trois niveaux de traitement hydrique (100 %, 50 % et 25 % de capacité de rétention) via l'utilisation de quelques marqueurs de stress au niveau physiologique et biochimique.

Ainsi, cette partie qui concerne l'étude en conditions contrôlées (serre), prendra en charge les axes suivants :

- ✓ La morphologie par la mesure de la variation de la longueur des épis ainsi que la hauteur des plantes à la maturité.

- ✓ La physiologie par l'analyse de certains paramètres associés à la photosynthèse à savoir la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$), teneur en chlorophylles totales, la fluorescence chlorophyllienne, le statut hydrique des géotypes et la croissance à travers la biomasse aérienne.
- ✓ Le stress oxydatif estimé par la peroxydation des lipides membranaires et la réponse des systèmes antioxydants enzymatiques et non enzymatiques.

2- Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal

L'étude a porté sur dix génotypes de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) inscrits dans le programme national d'amélioration des blés piloté par l'INRAA et l'ITGC. Deux génotypes, fournis par l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA), sont des variétés locales homologuées Hiddab et Ain Abid et sont utilisés comme références dans cette étude. Les huit autres génotypes, fournis par l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC), sont des lignées avancées en génération (F8) d'origine du CIMMYT.

Tableau 2: Description du matériel végétal.

Code	Origine	Variétés / Pedigree
V1	CIMMYT	Hiddab (HD1220/3* Kel/Mal CM)
V2	ESPAGNE	Ain abid
V3	CIMMYT	KINGBIRD #1//INQALAB91*2/TUKURU
V4	CIMMYT	ROLFO*2/KACHU#1
V5	CIMMYT	HEILO//SUNCO/2*PASTOR
V6	CIMMYT	ROLF07*2 /5/ FCT/3/GOV/AZ//MUS/4/DOVE/BUC
V7	CIMMYT	VORB/SOKOLL
V8	CIMMYT	MEX94.27.1.20/3/SOKOLL//ATTILA/3*BCN
V9	CIMMYT	PRL/2*PASTOR*2//FH6-1-7
V10	CIMMYT	BAV92//IRENA/KAUS/3/HUITES/4/GONDO/TNMU/5/BAV92//IRENA

2.2 Conduite de l'essai

L'essai a été conduit au niveau du laboratoire de physiologie végétale, division biotechnologie et amélioration des plantes, station de recherche Mehdi Boualem (Baraki, Alger) appartenant à l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA). L'essai a été réalisé durant la campagne 2015 / 2016 dans une serre contrôlée.

2.3 Préparation du substrat et semis

L'essai a été conduit au niveau de la station de recherche Baraki – INRAA (Alger) dans une serre à une température de 25° C / 10° C (jour / nuit), humidité relative de 60 – 80 % et

une luminosité naturelle (fig. 15). Des pots en plastique d'un volume de 5 L (25 cm de diamètre, 27 cm de hauteur) ont été remplis de 4 Kg d'un mélange de terre-sable-tourbe (1/3, 1/3, 1/3). Les pots ainsi préparés ont été repartis à raison de 30 pots / bloc représentant un total de 90 pots pour toute l'expérimentation. Le semis a été effectué manuellement à raison de six graines par pot. Les pots ont été régulièrement irrigués à la capacité de rétention jusqu'à la levée (deux feuilles). Dans chaque pot, 5 plantes ont été maintenues et par conséquent nous avons *in fine* 15 plantes par traitement et par génotype.

2.4 Dispositif expérimental

Une conception en *Split-plot design* a été utilisée comme dispositif pour accommoder l'expérimentation à deux facteurs (traitement hydrique et génotypes), avec comme facteur principal le traitement hydrique (whole-plot) qui comprend 3 niveaux d'irrigations (100 %, 50 % et 25 % de la capacité de rétention) et comme facteur secondaire les génotypes (sub-plot). Trois répétitions par combinaison factorielle ont été utilisées. Les traitements hydriques ainsi que les génotypes ont été randomisés.



Figure 15: Vue d'intérieur du dispositif (A) et (B) et d'extérieur de la serre (C).

Figure 16: Schéma du dispositif expérimental en serre.

BLOC-1			BLOC-2			BLOC-3		
T3V3	T1V7	T2V2	T2V1	T3V3	T1V6	T2V9	T1V10	T3V10
T3V7	T1V1	T2V6	T2V10	T3V6	T1V2	T2V7	T1V1	T3V3
T3V10	T1V6	T2V5	T2V8	T3V1	T1V10	T2V3	T1V8	T3V6
T3V4	T1V8	T2V8	T2V6	T3V4	T1V5	T2V6	T1V7	T3V8
T3V9	T1V5	T2V4	T2V7	T3V2	T1V1	T2V5	T1V3	T3V1
T3V2	T1V9	T2V1	T2V2	T3V9	T1V8	T2V4	T1V6	T3V2
T3V8	T1V3	T2V3	T2V4	T3V5	T1V9	T2V2	T1V5	T3V7
T3V1	T1V10	T2V7	T2V3	T3V7	T1V7	T2V1	T1V2	T3V5
T3V6	T1V4	T2V10	T2V5	T3V8	T1V3	T2V8	T1V4	T3V4
T3V5	T1V2	T2V9	T2V9	T3V10	T1V4	T2V10	T1V9	T3V9

T1 : Traitement à 100% de CR (*whole-plot*) ; **T2** : Traitement à 50 % de CR (*whole-plot*); **T3** : Traitement à 25 % de CR (*whole-plot*), (**CR** : Capacité de rétention). **V** : Code de la variété ou lignée décrite dans le tableau 01.

2.5 Application des niveaux de stress hydrique

Les plantes ont été irriguées régulièrement 2 fois par semaine de manière que les plantes soient à leur niveau hydrique optimal. Après 3 semaines de semis (plantes au stade début 4 feuilles), trois niveaux de régime hydrique sont imposés progressivement (100%, 50% et 25% de la capacité de rétention des pots). Ces trois niveaux sont obtenus au bout d'une semaine de traitement hydrique. Le stress a été maintenu 5 semaines après le stade 4 feuilles. Pour calculer les niveaux d'irrigation par rapport à la capacité de rétention des pots, nous avons pesé un pot contenant 4 Kg de substrat sec utilisé dans l'expérimentation (P1). Ensuite, nous avons irrigué ce dernier jusqu'à saturation, tout en couvrant le pot à l'aide d'un papier aluminium pour éviter l'évaporation de l'eau par la surface. Après 24 h de repos, le pot est pesé de nouveau (P2). La quantité d'eau retenue par le substrat (P2-P1) représente la

capacité de rétention des pots. Nous estimons la capacité de rétention (CR) par l'équation suivante :

$$\text{CR (\%)} = (\text{P2} - \text{P1}) / \text{P1} \times 100$$

2.6 Echantillonnages et mesures

La collecte des échantillons (4^{ème} et 5^{ème} feuilles) pour l'étude des paramètres physiologiques et biochimiques a été effectuée juste après la fin de la période du stress. Pour les paramètres morphologiques, les mesures ont été effectuées à la fin du cycle de développement de la culture (maturité) après avoir réajusté tous les traitements hydriques à 100 % de la capacité de rétention suite à une réhydratation appliquée 2 fois / semaine toute au long du cycle de développement jusqu'au stade maturité (fig. 17).

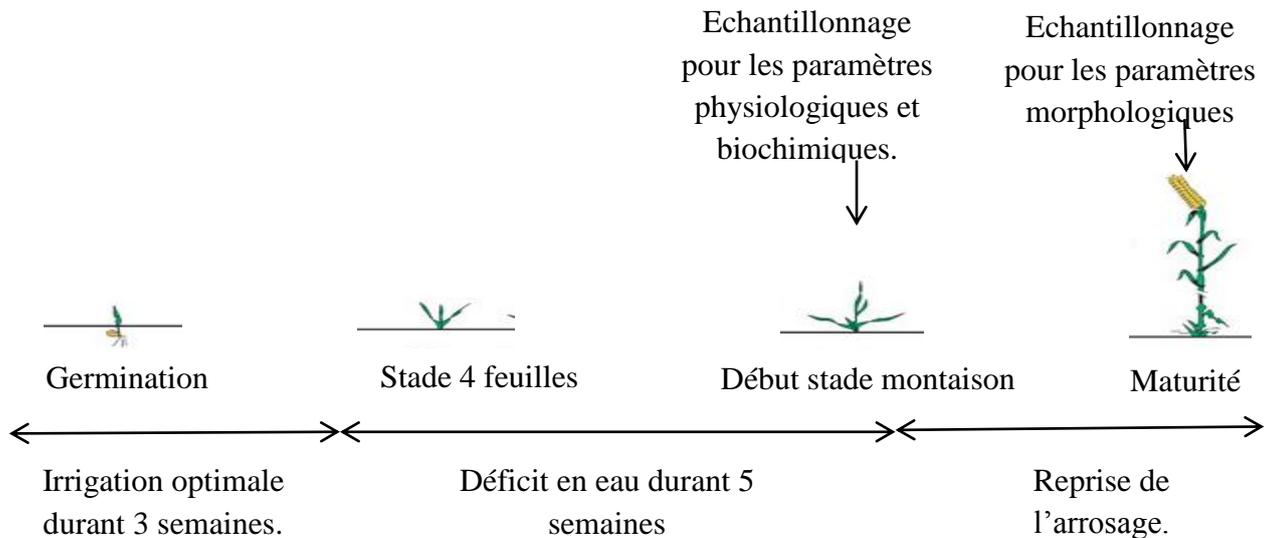


Figure 17: Schéma illustrant les différentes étapes d'application du stress hydrique et de l'échantillonnage.

2.7 Paramètres Morphologiques étudiés

2.7.1 Longueur de l'épi (LE)

Au stade maturité, la longueur moyenne de 3 épis par génotype / traitement / bloc a été mesurée. Cette longueur est mesurée en centimètre (cm) à partir de la base de l'épi jusqu'à son extrémité hormis les barbes.

2.7.2 Hauteur des plantes (HT)

Au stade maturité, la hauteur de 3 plantes par / génotype / traitement / bloc a été mesurée. La hauteur de la plante correspond à la distance entre la base de la tige jusqu'à l'extrémité de l'épi sans les barbes.

2.8 Paramètres physiologiques étudiés

2.8.1 Variation de la discrimination isotopique du carbone (CID, $\Delta^{13}\text{C}$)

Ce paramètre a été réalisé en Autriche dans les laboratoires de l'IAEA (International Atomic Energy Agency). L'analyse a été prise en charge par le laboratoire de génétique et amélioration des plantes (Plant Breeding and Genetic Laboratory, Seibersdorf, Austria) mais réalisée au niveau du Laboratoire de gestion des sols, l'eau et nutrition des cultures (FAO/IAEA, Soil and water management and Crop Nutrition Laboratory, Seibersdorf, Austria), durant la période de Mai 2016.

a) Echantillonnage :

Les échantillons sont prélevés à la fin du cycle d'application du stress. La partie aérienne de deux plantes pour chaque pot est récoltée dans un sachet en papier qui est marqué par un code. Ainsi, nous comptons 90 sachets récoltés à la fin de l'échantillonnage.

b) Préparation au laboratoire

Les sachets sont placés dans une étuve à 75° C pendant 48 heures. Une fois les échantillons séchés, un broyage est effectué sur la matière sèche au moyen d'un broyeur électrique. La poudre obtenue est passée par un tamis de 0.5 mm de manière à obtenir une poudre fine de matière sèche qui est ensuite récupérée et placée dans une enveloppe étiquetée et conservée dans un endroit sec.

c) Analyse de la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$)

La signature isotopique du carbone est déterminée via un spectromètre de masse isotopique (SMI) sur des sous-échantillons de 7-10 mg de matière sèche introduite dans des capsules (fig. 18), l'analyse a été effectuée dans le laboratoire de gestion des sols, l'eau et nutrition des

cultures (FAO/IAEA Soil and water management and Crop Nutrition Laboratory, Seibersdorf, Austria).

La composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) est exprimée sous la forme d'un rapport de l'isotope lourd sur l'isotope léger. Ce rapport est comparé à celui d'un standard international. Les résultats sont exprimés en valeurs négatives par mille (‰) comme suit :

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(\text{R}_{\text{éch}} / \text{R}_{\text{st}}) - 1] \times 1000$$

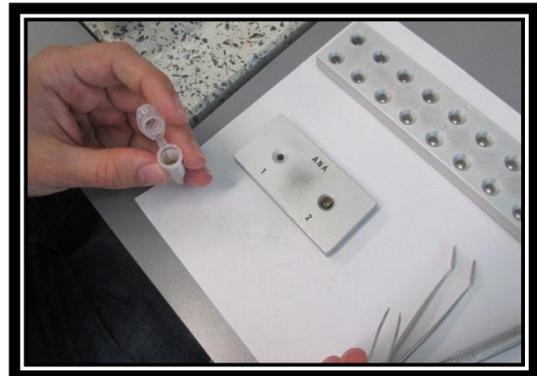
Avec :

$\text{R}_{\text{éch}} = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ de l'échantillon qui est comparé au ($\text{R}_{\text{st}} = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$) standard international Peedee Belemnite (PDB).

À souligner que SMI est couplé à deux appareils, un analyseur élémentaire qui permet de mesurer la quantité du carbone et de l'azote dans la matière organique et un spectromètre de masse qui sépare les éléments selon leur masse isotopique.



A: Capsules « Tin cups » pour l'analyse isotopique ^{13}C .



B: Introduction de la matière sèche dans les capsules.

Figure 18: Préparation d'échantillons pour l'analyse isotopique du carbone.

d) Calcul de la discrimination isotopique du carbone (CID, $\Delta^{13}\text{C}$)

D'après Farquhar *et al.* (1989), plutôt que d'utiliser la valeur négative de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) et pour faciliter l'analyse statistique, une valeur positive CID ($\Delta^{13}\text{C}$) peut être calculée à partir de l'équation suivante :

$$\Delta^{13}\text{C} = [(\delta_{\text{a}} - \delta_{\text{p}})] / [1 + (\delta_{\text{p}}/1000)]$$

Où δ_a et δ_p réfèrent à la composition isotopique de l'atmosphère et de l'échantillon de la plante, respectivement. Avec δ_a correspondant à la composition isotopique standard – 8 ‰, (Farquhar *et al.*, 1989).

2.8.2 Teneur en chlorophylles totales (TCT)

La teneur en chlorophylle totale des plantes témoins et stressées a été mesurée à l'aide d'un chlorophylle-mètre de type SPAD 502 de Minolta (fig. 19). L'appareil a la forme d'une pince que l'on tient dans la main. Il mémorise jusqu'à 30 mesures qui peuvent être affichées l'une après l'autre. La gamme de mesure peut être de 0 jusqu'à 99.9 (unités de SPAD). Il suffit de fermer la pince vide sur elle-même pour étalonner l'instrument. Ensuite, trois prises de mesure sont effectuées au niveau de trois positions de la feuille (sommet, milieu et base). La moyenne des trois valeurs s'affiche sur l'écran à la fin de la mesure (unité SPAD). La mesure pour chaque feuille est de l'ordre de quelques secondes. L'instrument donne des mesures de chlorophylle sur une surface foliaire de 6 mm² (2 mm x 3 mm).



Figure 19: Prise de mesure avec chlorophylle-mètre SPAD 502.

2.8.3 Fluorescence chlorophyllienne (rendement quantique, QY)

La chlorophylle émet une fluorescence dans le rouge et le proche infrarouge, entre 650 et 800 nm (Emerson et coll., 1957). Il s'agit uniquement de la chlorophylle *a*. En effet, les autres pigments (chlorophylle *b* et caroténoïdes), présents dans les antennes des photosystèmes, transfèrent directement l'énergie qu'ils absorbent à celles-ci et n'ont pas de fluorescence

propre. Selon Maxwell and Johnson. (2000), le principe est que l'énergie lumineuse absorbée par les molécules de chlorophylles peut avoir une des trois destinées :

- i) Soit elle est utilisée pour la photosynthèse plus particulièrement en photochimie.
- ii) Soit l'excès d'énergie est dissipé sous forme de chaleur.
- iii) Ou bien elle est émise comme fluorescence chlorophyllienne.

Dans notre étude, nos mesures ont porté sur le rendement quantique (QY) du photosystème II des plantes témoins et stressées à l'aide d'un fluoromètre portatif de type FluorPen FP100 (fig. 20). Ce paramètre est défini comme étant le nombre de photons émis par rapport au nombre de photons absorbés (Camill Rhoul, 2016).

La mesure de la fluorescence chlorophyllienne est une méthode rapide et simple pour apprécier l'effet du stress environnemental sur le système photosynthétique, elle est inversement liée au rendement photosynthétique.



Figure 20: Prise de mesure de la fluorescence chlorophyllienne via le Fluorpen FP100.

2.8.4 Teneur relative en eau (TRE)

Le statut hydrique des génotypes sous différents niveaux de régime hydrique a été déterminé par la méthode de Clark et Mac-Caig (1982) basée sur la mesure de la teneur relative en eau (TRE). Les feuilles sont coupées à la base du limbe, elles sont pesées immédiatement pour obtenir leur poids frais (PF). Ces feuilles sont mises par la suite dans des tubes à essai remplis d'eau distillée et placées à 4° C au réfrigérateur. Après 24 h, les feuilles sont retirées et pesées de nouveau pour obtenir le poids de pleine turgescence (PT). Les

échantillons sont enfin mis à l'étuve réglée à 80° C pendant 48 h, puis pesés pour avoir leur poids sec (PS). La teneur relative en eau est calculée par la formule suivante :

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

2.8.5 Biomasse aérienne (g)

La biomasse a été évaluée sur la base du poids sec des échantillons. A la fin de la période d'application du stress les parties aériennes de 2 plantes par pot ont été prélevées et séchées dans l'étuve à 80° C pendant 48 heures.

2.9 Analyses biochimiques

2.9.1 Extraction et dosage des protéines totales.

100 mg de feuilles fraîches sont broyées dans 1.5 mL de tampon d'extraction (Tris-HCl 0,1 M, 10 % de saccharose, 0,05 % de β mercaptoéthanol, pH = 8,1).

L'extrait est ensuite centrifugé pendant 5 mn à 15 000 rpm à 4° C. Le surnageant est alors prélevé. Les protéines sont dosées sur une aliquote d'extrait. Le reste est conservé à -56° C pour l'analyse des activités enzymatiques.

Pour le dosage des protéines hydrosolubles totales (Selon la méthode de Bradford, 1976), à 100 μ L de surnageant sont rajoutés 3 mL de réactif de Bradford (bleu de Coomassie G250). Après incubation pendant 5 min, la densité optique (D.O) est lue au spectrophotomètre à la longueur d'onde $\lambda = 595$ nm.

La courbe d'étalonnage: La courbe d'étalonnage nous permet de tirer la correspondance entre les densités optiques et les concentrations des substances à doser. Cette courbe est réalisée à l'aide de concentrations croissantes d'Albumine de Sérum Bovin (BSA) obtenues à partir d'une solution mère de 1 mg.mL⁻¹. La conversion des DO en concentrations (mg.mL⁻¹) a été réalisée à partir de l'équation $DO = 0,7103 * C$ avec $R^2 = 0,997$.

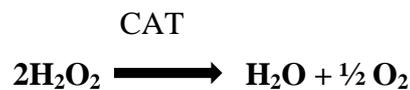
2.9.2 Activité des enzymes antioxydantes

Les activités enzymatiques sont mesurées par spectrophotométrie. Pour éviter la dégradation des enzymes, toutes les opérations sont menées à 4° C. Pour la catalase et l'APX, les activités sont mesurées sur les mêmes extraits des protéines totales.

a) Activité de la catalase (CAT)

L'activité de la CAT est déterminée en suivant la décomposition de H₂O₂ à 240 nm (coefficient d'extinction molaire $\epsilon = 36 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) (Anderson *et al.*, 1995).

La réaction catalysée est la suivante :

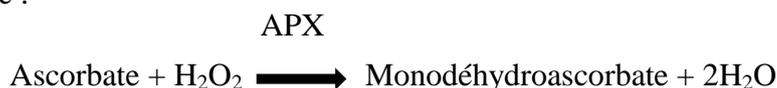


Le milieu réactionnel est constitué du tampon phosphate de potassium (KH₂PO₄ /K₂HPO₄, 50 mM pH = 7) (1,5 mL) et d'extrait protéique contenant l'enzyme (50 μ L). La réaction est initiée par l'ajout de 12 μ L de H₂O₂ à 6 %. L'activité est exprimée en μ moles de H₂O₂ dégradées par minute et par mg de protéines. La conversion de la vitesse initiale (changement de l'absorbance à 240 nm) en activité spécifique de la catalase est exprimée comme suit :

$$\text{Activité } (\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ de protéines}) = \Delta\text{DO} / \text{min} \times 1000 / (36 \times \text{mg protéines})$$

b) Activité de l'ascorbate peroxydase (APX)

L'extraction est réalisée en présence de l'ascorbate, donc il s'agit de l'activité totale de l'APX. L'activité de l'ascorbate peroxydase (APX) est mesurée selon la méthode de Nakano and Asada (1981) en suivant l'oxydation de l'ascorbate par le peroxyde d'hydrogène à la longueur d'onde de 290 nm ($\epsilon = 2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$). L'ascorbate peroxydase catalyse la réaction suivante :



Le milieu réactionnel est constitué du tampon phosphate de potassium (KH₂PO₄ /K₂HPO₄, 100 mM pH = 7) contenant du Na₄EDTA 0,1 mM, de l'acide ascorbique 0,5 mM et de l'extrait (100 μ L). La réaction est initiée par ajout de 16 μ L de H₂O₂ à 6 %. L'activité

enzymatique est exprimée en $\mu\text{mol d'ascorbate oxydé} \cdot \text{min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de protéine. Cette activité a été calculée en utilisant le coefficient d'extinction de l'ascorbate qui est de $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

$$\text{Activité } (\mu\text{mol d'asc oxyd} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ de protéines}) = \Delta\text{DO} / \text{min} \times 1000 / (2,8 \times \text{mg protéines})$$

2.9.3 Peroxydation lipidique (MDA)

Le dosage du malondialdéhyde (MDA), ou substance réagissant à l'acide thiobarbiturique (TBARS), est souvent pris en considération pour évaluer le degré de peroxydation lipidique au niveau des membranes (Sinnhuber *et al.*, 1958).

Le MDA est l'un des produits terminaux de la décomposition des acides gras polyinsaturés sous l'effet des radicaux libres lors d'un stress oxydant.

L'analyse quantitative du MDA est déterminée par spectrophotométrie suivant les indications d'Alia *et al.* (1995). Une masse de 100 mg de feuilles est broyée dans 1,5 mL d'acide trichloracétique (TCA) à 1 %, puis centrifugée à $1200 \text{ tours} \cdot \text{mn}^{-1}$ durant 20 min. Le surnageant est ensuite récupéré.

A 500 μL de l'extrait, 1 mL d'acide thiobarbiturique (TBA) à 0,5 % est rajouté. Le mélange est mis à incuber pendant 30 minutes au bain-marie à 95° C .

Après refroidissement, la lecture de la D.O est effectuée à 532 et à 600 nm. La lecture de la DO à 600 nm sert à déduire l'absorption due à d'autres substances autres que le complexe MDA-(TBA)₂.

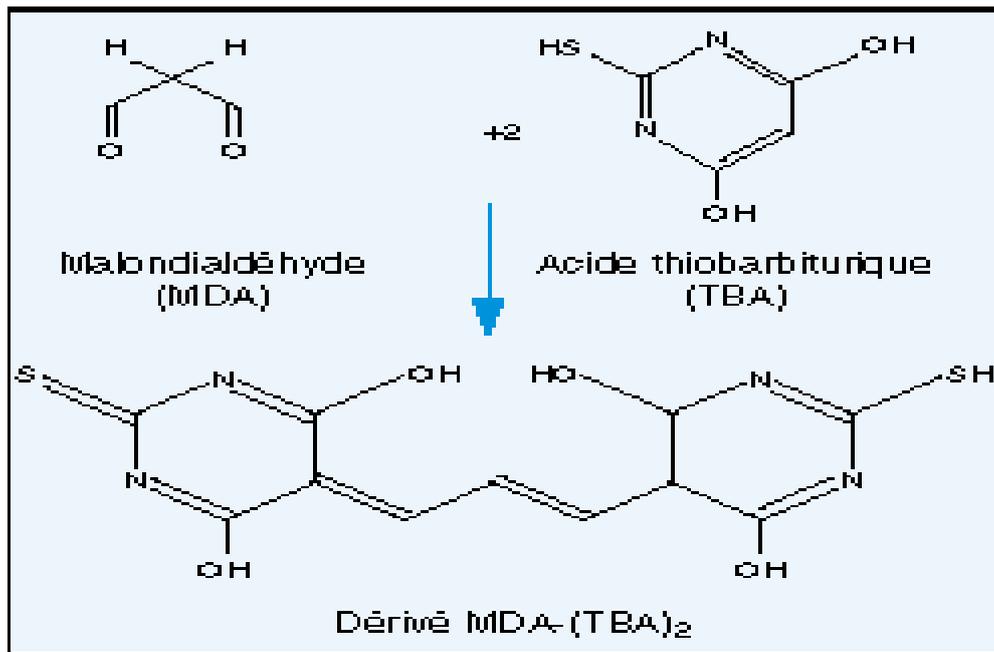


Figure 21: Principe de dosage du malondialdéhyde.

Réaction de condensation du MDA avec l'acide thiobarbiturique formant le dérivé coloré : MDA-(TBA)₂

La quantité du MDA est calculée en $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{MV}$ via le coefficient d'extinction molaire ($\epsilon = 155\text{mmol.L}^{-1}.\text{cm}^{-1}$).

2.9.4 Extraction et dosage de la proline libre foliaire

La technique utilisée pour le dosage de la proline est celle de Bates (1973) modifiée par Magné et Larher (1992) de telle manière à éviter l'interférence avec les sucres (par suppression de l'acide phosphorique dans la préparation de la ninhydrine). Cette technique est basée sur la capacité de la proline à réagir en milieu acide et à chaud avec la ninhydrine pour donner un composé de couleur rose, soluble dans les solvants organiques tel que le toluène.

Extraction de la proline

Dans des tubes d'Eppendorf, 20 mg de la matière végétale sèche sont broyés dans 1 ml d'eau distillée. Ces tubes sont placés dans un bain-marie à 95° C pendant 30 min. Ensuite, une centrifugation de 10 minutes à 13000 rpm est réalisée. Le surnageant est récupéré. L'extraction est réalisée une deuxième fois avec 500 μl d'eau distillée et le surnageant est ajouté au précédent.

Dosage de la proline :

2 ml du réactif à la ninhydrine à 1 % (1 g dans acide acétique glacial + eau, 60/40 v/v) est ajouté à 1 mL d'extrait de proline. Les tubes à essais sont placés dans un bain-marie à 95° C pendant 20 min. Après refroidissement, 3 ml de toluène sont ajoutés.

Après agitation au vortex, deux phases se développent :

- La phase supérieure organique contenant la proline.
- La phase inférieure aqueuse qui sera éliminée.

La phase supérieure est prélevée et sa densité optique (D.O) est mesurée à une longueur d'onde de $\lambda = 520$ nm au spectrophotomètre.

La courbe d'étalonnage : Elle est réalisée à l'aide de concentrations croissantes en proline obtenues à partir d'une solution mère de 10 $\mu\text{g/ml}$. La conversion des D.O en concentrations $\mu\text{g.mL}^{-1}$ a été réalisée à partir de l'équation : $\text{D.O} = 0,0495 * \text{C}$ (avec $R^2 = 0,998$).

2.10 Traitement et analyse statistique

Les données de l'expérimentation ont été soumises à une analyse de la variance (ANOVA) à deux facteurs (génotypes et traitements hydriques) en utilisant le logiciel GenStat version 12. Chaque moyenne est une valeur de trois répétitions par combinaison factorielle. La comparaison multiple des moyennes est réalisée via le test LSD (Least Significant Difference) Fischer test au seuil de tolérance de 5 %. Les données sont significatives lorsque $p < 0,05$. Les résultats sont présentés sous forme d'histogrammes ($M \pm \text{SE}$) et de tableaux.

Les relations entre variables ont été étudiées grâce à des matrices de corrélations ainsi qu'une Analyse en Composantes Principales (ACP) avec le logiciel XLSTAT. Sur la base de cinq variables physiologiques obtenues, l'ACP a été réalisée sur deux niveaux de stress hydrique (50 % et 25 % de CR). Cette analyse permet de savoir comment se structurent les variables et comment se répartissent les individus.

L'effet du stress hydrique à différents niveaux (100 %, 50 % et 25 % de CR) est exprimé en termes de pourcentage de variation par la formule : $(M_s - M_t / M_t) * 100$.

Avec : M_t : moyenne des mesures d'un caractère donné des plantules témoins.

M_s : moyenne des mesures d'un caractère donné des plantules stressées.

3- Résultats et discussions

3.1 Paramètres morphologiques

L'effet du stress hydrique sur l'aspect morphologique des plantes de blé tendre a été évalué par la mesure de la longueur de l'épi (LE) et de la hauteur des plantes (HT) à la maturité après réhydratation de la culture (tab. 3).

Tableau 3: Paramètres morphologiques chez dix génotypes de blé tendre soumis à différents niveaux de traitement hydrique.

	Longueur de l'épi (cm)	Hauteur de la plante (cm)
Génotypes (G)		
Hiddab	7,95 ^{bcd}	80,56 ^{ab}
V10	8,07 ^{bc}	76,94 ^{bc}
Ain Abid	9,39 ^a	77,78 ^{bc}
V3	7,44 ^{de}	76,22 ^{bc}
V4	8,54 ^b	77,44 ^{bc}
V5	6,99 ^e	74,39 ^c
V6	8,26 ^b	82,94 ^a
V7	7,14 ^e	75,44 ^c
V8	7,32 ^e	76,86 ^{bc}
V9	7,60 ^{cde}	78,11 ^{bc}
Traitements hydriques (T)		
T1 (100 % de CR)	9,00 ^a	82,72 ^a
T2 (50 % de CR)	7,85 ^{ab}	76,9 ^b
T3 (25 % de CR)	6,76 ^b	73,39 ^b

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de la capacité de rétention). Les moyennes avec la même lettre dans la même colonne, ne sont statistiquement pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference). *Significatif à P < 0,05, **Hautement significatif à P < 0,01, ***Très hautement significatif à P < 0,001, ns = non significatif, LSD_G = Least Significant Difference of genotypes, LSD_T = Least Significant Difference of treatments.

3.1.1 Variation de la longueur de l'épi (LE)

Les mesures de la longueur de l'épi à la maturité après que la culture ait été soumise à une période de stress hydrique sont représentées dans la figure 22.

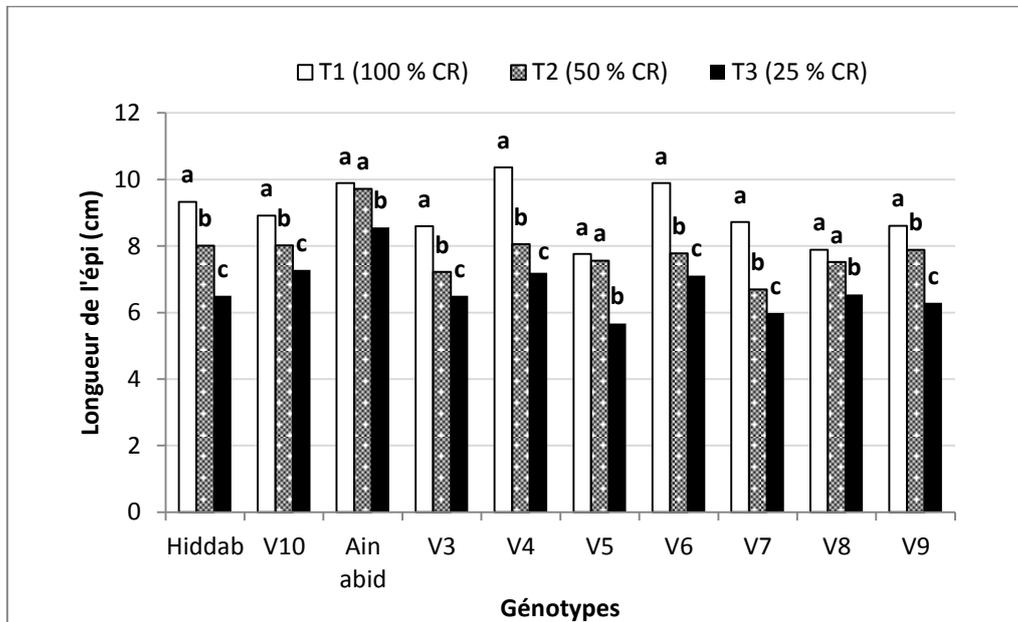


Figure 22: Longueur de l'épi à la maturité chez dix génotypes de blé tendre soumis à différents niveaux de traitement hydrique.

Des lettres alphabétiques différentes indiquent une différence significative à ($p < 0,05$)

Pour l'ensemble des génotypes, l'effet du stress hydrique provoque une réduction de la longueur de l'épi. Toutefois, cette réduction est statistiquement significative (annexes 1) pour la contrainte hydrique sévère (T3). Au cours de ce traitement (T3), la longueur moyenne passe de 9,00 cm, pour le témoin à 6,56 cm, soit une réduction de 24,88 %. Pour le stress hydrique modéré (T2), cette valeur passe de 9 cm à 7,85 cm, soit une réduction de 12,77 % (tab.3).

Les valeurs enregistrées de longueur de l'épi sous conditions d'irrigation optimale (T1) s'étalent de 7,76 cm pour le génotype V5 à 10,36 cm chez le génotype V4 (fig. 22).

Tous les génotypes enregistrent une diminution significative de la longueur de l'épi sous stress hydrique modéré (T2), à l'exception de la variété Ain Abid et les génotypes V5 et V8 pour lesquels cette diminution est non significative, la plus grande diminution est de -23,16 % enregistré pour le génotype V7 sous stress hydrique T2 (fig. 22).

Sous stress hydrique sévère (T3), la diminution de la longueur de l'épi est plus importante. Les valeurs vont de 5,67 cm pour le génotype V5 à 8,56 cm chez la variété Ain Abid. La plus faible diminution en longueur de l'épi (-13,44 %) est enregistrée pour la variété Ain Abid, alors que la plus grande variation est observée pour le génotype V7 (-31,30 %).

L'analyse de la variance montre qu'il existe une différence très hautement significative ($P < 0,001$ ***) entre les génotypes, significative entre les traitements hydriques ($P < 0,05$ *) et une interaction G x T non significative (annexe .1).

La comparaison multiple des moyennes via le test LSD au seuil de 5 % pour le facteur génotype classe ce dernier en cinq groupes chevauchants (a, b, c, d et e). Le génotype qui présente l'épi le plus long est Ain Abid avec 9,39 cm et le génotype qui a l'épi le plus court est V5 avec 6,99 cm (tab.3).

Le test LSD au seuil de 5 % classe le facteur stress hydrique en deux groupes chevauchants (a et b). Le Groupe (a) correspond au traitement hydrique T1 dont l'irrigation est optimale avec une moyenne de 9,00 cm. Le groupe (b) représente le traitement T3 avec la moyenne la plus faible 6,76 cm.

Malgré la réhydratation de la culture après une période de stress hydrique, cette dernière a manifesté des modifications sur le plan morphologique de la plante notamment la longueur de l'épi qui se traduit par une diminution de cette variable. L'impact du stress hydrique modéré T2 a été plus au moins amortie par la plante, ceci en modifiant un certain nombre de structures en particulier les membranes et certaines fonctions (biochimiques et physiologiques) requises pour la poursuite normale des activités vitales de la plante (Djebbar 2012).

3.1.2 Hauteur de la plante (HT)

Nous remarquons que la hauteur des plantes diminue en fonction de l'intensité du stress hydrique appliqué. Au niveau de tous les traitements hydriques imposés, le génotype V6 garde toujours la hauteur la plus grande (fig. 23).

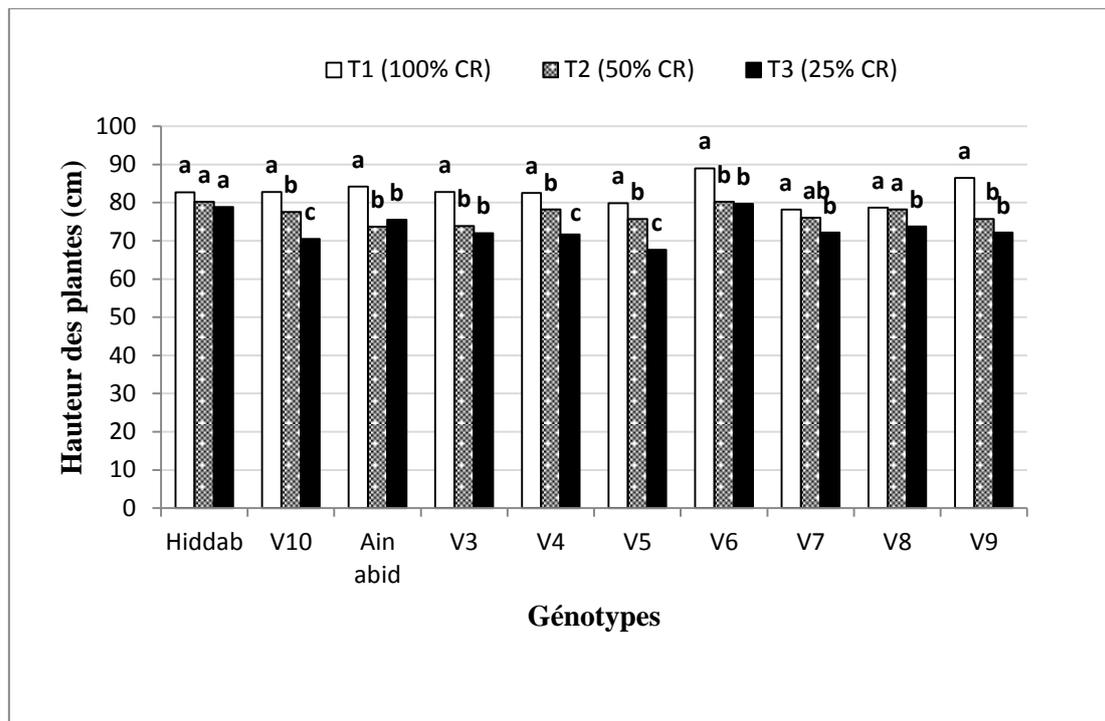


Figure 23: Hauteurs des plantes à la maturité chez les dix génotypes de blé tendre soumis à différents niveaux de traitement hydrique. Des lettres alphabétiques différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$).

Pour la variable hauteur de la plante, les deux niveaux de stress hydrique T2 et T3 ont causé une réduction significative de cette variable qui fluctue de 82,72 cm chez les plantes non stressées à 76,90 et 73,39 cm respectivement pour les niveaux de stresses T2 et T3, soit une diminution de -7,03 % et -11,27 % respectivement (tab. 3).

Sous une contrainte hydrique modérée T2, seuls les génotypes V8, V7 et Hiddab qui maintiennent des hauteurs proches des témoins, avec des réductions non significatives de l'ordre de -0,63 %, -2,77 % et -3,02 % respectivement. Tandis que la plus forte réduction est observée pour le génotype V9 avec un taux de réduction de 12,52 %.

L'augmentation de la sévérité du stress (T3), provoque une réduction significative de la hauteur pour tous les génotypes à l'exception de la variété Hiddab, la plus forte réduction est enregistrée chez la V9 de l'ordre de -16,56 %.

L'analyse de la variance révèle un effet hautement significatif ($P < 0,01^{**}$) du traitement hydrique ainsi qu'un effet significatif ($P < 0,05^{*}$) des génotypes avec une interaction G x T non significative (annexe. 2).

La comparaison des moyennes avec le test LSD au seuil de 5 % (tab. 3) classe les génotypes en trois groupes chevauchants (a, b et c). La hauteur moyenne la plus élevée a été enregistrée pour le génotype V6 avec 82,94 cm et la plus faible est enregistrée pour V5 avec 74,39 cm.

Pour le facteur traitement hydrique, le test LSD à 5 % révèle deux groupes homogènes distincts (a et b). Le groupe (a) reflète le traitement T1 dont l'irrigation est optimale et la valeur de la hauteur la plus élevée (82,72 cm). Le groupe (b) comprend les deux traitements hydriques à savoir T2 et T3 dont les valeurs sont 76,90 cm et 73,39 cm.

Discussion

Les facteurs environnementaux tels que la sécheresse entraînent des stress qui peuvent faire chuter fortement les rendements. L'effet le plus habituel de ces contraintes consiste en une réduction de la croissance des différentes parties de la plante et leur développement (Song *et al.*, 2007 ; Yin *et al.*, 2008 ; Ge *et al.*, 2012).

Nos résultats montrent que le stress hydrique a un effet négatif sur la morphologie des plantes de blé tendre. Les différents paramètres morphologiques mesurés à la maturité : la longueur des épis et la hauteur des plantes, sont nettement inférieurs à ceux des plantes témoins. La diminution de la croissance sous stress hydrique est généralement liée à une perte de turgescence qui peut être à l'origine d'une inhibition de la croissance (Hsiao, 1973). Le maintien d'un certain niveau de turgescence malgré la déshydratation peut être assuré par des ajustements osmotiques (Fan *et al.*, 1994 ; Beadle *et al.*, 1993). La croissance est également limitée par le déclin de la photosynthèse suite à la fermeture des stomates, donc moins d'assimilation du CO₂ (Djebbar, 2012).

Le stress modéré n'induit pas de différences significatives pour la longueur de l'épi. Par contre, le stress hydrique sévère (T3) a provoqué une réduction significative sur le plan statistique (tab. 3). Le stress dans ce cas-là induit des dommages irréversibles sur la croissance des plantes dus à la sévérité de la contrainte. La réponse des plantes au stress hydrique peut être complexe et dépend non seulement de l'intensité et de la durée du stress, mais également du stade de développement de la plante (Çakir, 2004 ; Singh *et al.*, 2008 ; Farooq *et al.*, 2009 ; Liu *et al.*, 2010).

Steliana *et al.* (2018) rapportent que la stabilité de certains paramètres tels que la hauteur de la plante est très importante dans le processus de sélection, l'influence des variations climatiques doit donc être réduite par la réponse génétique des variétés.

Dans les zones semi-arides, la hauteur des plants est un critère discriminant pour la sélection de variété tolérante à la sécheresse. Fischer et Maurer (1978) ont mentionné que les blés à paille haute ont un indice de sensibilité à la contrainte hydrique plus faible comparativement aux blés nains. Selon Monneveux *et al.* (1986), les constituants glucidiques que les blés à paille haute conservent contribuent à l'élaboration de la matière sèche des grains en cas de déficit hydrique. Tandis que Blum. (1988) rapporte qu'une paille relativement haute conférerait à la plante, en cas de limitation sévère de l'alimentation hydrique, une meilleure capacité à tolérer la sécheresse.

3.2 Paramètres physiologiques

Les paramètres physiologiques mesurés dans cette étude sont liés à la machinerie photosynthétique (discrimination isotopique du carbone, chlorophylle totale et fluorescence chlorophyllienne), au statut hydrique (TRE) et à la croissance (biomasse aérienne) (tab. 4).

Tableau 4: Carrés moyens de l'analyse de la variance à deux facteurs pour les paramètres physiologiques.

$\Delta^{13}C$ = discrimination isotopique du carbone, TCT = teneur en chlorophylle totale, QY = rendement quantique du PSII, TRE = teneur relative en eau et BM = biomasse aérienne.

Paramètres	Génotypes (G) ddl = 9	Traitement hydrique (T) ddl = 2	G x T ddl = 18	CV _G (%)	CV _T (%)
$\Delta^{13}C$ (‰)	0,7009**	90,4185***	0,4476*	2,7	1,3
TCT (unité SPAD)	173,47**	934,44*	63,60ns	16,8	8,4
QY (PSII)	0,008138ns	0,172414*	0,007932ns	11,7	7,2
TRE (%)	102,47ns	20826,18***	49,78ns	13,5	8,2
BM (g)	0,1011ns	41,4389***	0,0998ns	30,6	9,3

*Significative à $P < 0,05$, **Hautement significative à $P < 0,01$, ***Très hautement significative à $P < 0,001$, ns = non significatif, CV_G = coefficient de variation génotypique, CV_T = coefficient de variation du traitement

3.2.1 Discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}C$) sous stress hydrique

Dans cette étude, nous avons analysé la signature isotopique du carbone chez dix génotypes de blé tendre qui ont été soumis à différents niveaux de traitement hydrique (tab 5).

La discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}C$) diminue avec l'augmentation de la sévérité du stress chez les dix génotypes testés (tab. 5 et fig. 24B). Les valeurs de $\Delta^{13}C$ maximales

sont enregistrées au niveau du traitement hydrique T1 (100 % CR) qui varient de 20,67 ‰ chez le génotype V9 à 22,30 ‰ chez la variété Hiddab. Par contre, les valeurs les plus faibles de $\Delta^{13}\text{C}$ sont observées au niveau du stress hydrique sévère T3 (25 % CR) pour lequel les valeurs fluctuent entre 18,30 ‰ (génotype V5) et 19,00 ‰ chez la variété (Ain Abid).

Tableau 5: La discrimination isotopique du carbone pour dix génotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique.

Génotypes	T1	T2	T3
$\Delta^{13}\text{C}$ (‰)			
Hiddab	22,30 ^a	19,72 ^a	18,05 ^b
V10	21,74 ^{ab}	19,27 ^{ab}	18,19 ^{ab}
Ain Abid	21,31 ^{bc}	18,68 ^{bc}	19,00 ^a
V3	21,42 ^{abc}	18,45 ^{bc}	17,88 ^b
V4	21,36 ^{bc}	19,22 ^{ab}	18,12 ^{ab}
V5	21,67 ^{ab}	18,30 ^c	18,04 ^b
V6	21,84 ^{ab}	19,12 ^{abc}	18,25 ^{ab}
V7	21,10 ^{bc}	18,65 ^{bc}	18,49 ^{ab}
V8	21,67 ^{ab}	18,46 ^{bc}	18,55 ^{ab}
V9	20,67 ^c	18,72 ^{bc}	17,79 ^b
Moyennes	21,51^a	18,86^b	18,24^c
LSD à 5%		0,924	

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de la capacité de rétention). Pour chaque colonne, les moyennes ayant une lettre en commun, statistiquement ne sont pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference).

Cependant, nous avons enregistré une baisse moyenne de $\Delta^{13}\text{C}$ de l'ordre de -12,31 % et -15,20 % respectivement pour les traitements hydriques déficitaires en eau T2 et T3 comparés au traitement hydrique T1 (témoin).

Par ailleurs, il a été observé sous stress hydrique T2 (50 % CR) que le génotype V5 accuse le pourcentage de réduction en $\Delta^{13}\text{C}$ le plus élevé avec -15,55 %. Le pourcentage de réduction le plus faible est enregistré chez le génotype V9 avec -9,43% (tab. 6). Tandis que sous stress hydrique sévère T3 (25 % CR), la variété Hiddab montre la plus grande réduction en $\Delta^{13}\text{C}$ avec -19,06 % et la variété Ain Abid enregistre le pourcentage de réduction le plus faible avec -10,84 %.

Tableau 6: Pourcentage (%) de réduction de la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) chez les dix géotypes de blé tendre sous stress hydrique T2 et T3.

Géotypes	T2 (50 % de CR)	T3 (25 % de CR)
Hiddab	-11,57	-19,06
V10	-11,36	-16,33
Ain Abid	-12,34	-10,84
V3	-13,87	-16,53
V4	-10,02	-15,17
V5	-15,55	-16,75
V6	-12,45	-16,44
V7	-11,61	-12,37
V8	-14,81	-14,40
V9	-9,43	-13,93

L'analyse de la variance (tab. 4) a révélé un effet géotype hautement significatif ($P < 0,01^{**}$) pour la variable $\Delta^{13}\text{C}$ et un effet traitement hydrique très hautement significatif ($P < 0,001^{***}$) ainsi qu'une interaction G x T significative entre les deux facteurs ($P < 0,05^*$).

La comparaison multiple des moyennes pour le facteur géotype via le test LSD au seuil de 5 % a fait ressortir trois groupes chevauchants (fig. 24A). Le géotype le plus discriminant $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ est Hiddab avec une moyenne générale de 20,03 ‰. Le géotype le moins discriminant est V9 avec une moyenne de 19,06 ‰.

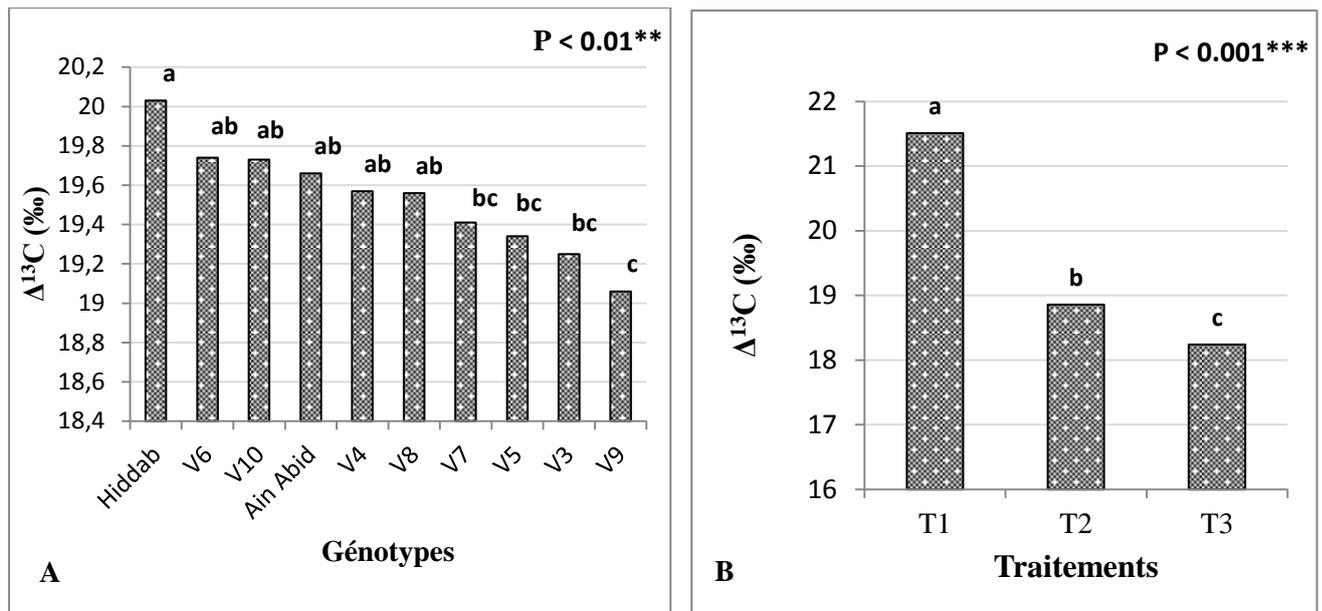


Figure 24: Moyennes de la discrimination isotopique du carbone pour dix géotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de traitement hydrique. A : effet géotype, B : effet traitements hydriques.

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de CR)

L'analyse de la variance pour le facteur traitement hydrique montre une différence très hautement significative ($P < 0,001^{***}$). Le test LSD au seuil de 5 % classe les niveaux de traitement hydrique en trois groupes homogènes distincts (fig. 24B). Le premier groupe (a) comprend le niveau T1 (100 % CR) pour lequel les géotypes expriment une discrimination isotopique du carbone maximale avec une moyenne de 21,51 ‰. Le groupe (b) représente le traitement hydrique T2 (50 % CR), pour lequel les géotypes accusent une $\Delta^{13}C$ moyenne de 18,86 ‰. Tandis que, le groupe (c) correspond au stress sévère T3 (25 % CR) où l'ensemble des géotypes affichent une discrimination isotopique du carbone faible avec une moyenne de 18,24 ‰.

D'autre part, nous constatons une corrélation positive et significative ($r = 0,761$, $p < 0,05^*$) entre $\Delta^{13}C$ et l'accumulation de la matière sèche lors des conditions déficitaires en eau (fig. 25). La diminution des valeurs de $\Delta^{13}C$ sous stress hydrique a montré une tendance générale vers moins de discrimination avec l'augmentation de la sévérité du stress. Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés par Shirazi *et al.* (2010) qui rapportent une relation positive entre la discrimination isotopique du carbone ($R^2 = 0,710$) et la biomasse aérienne.

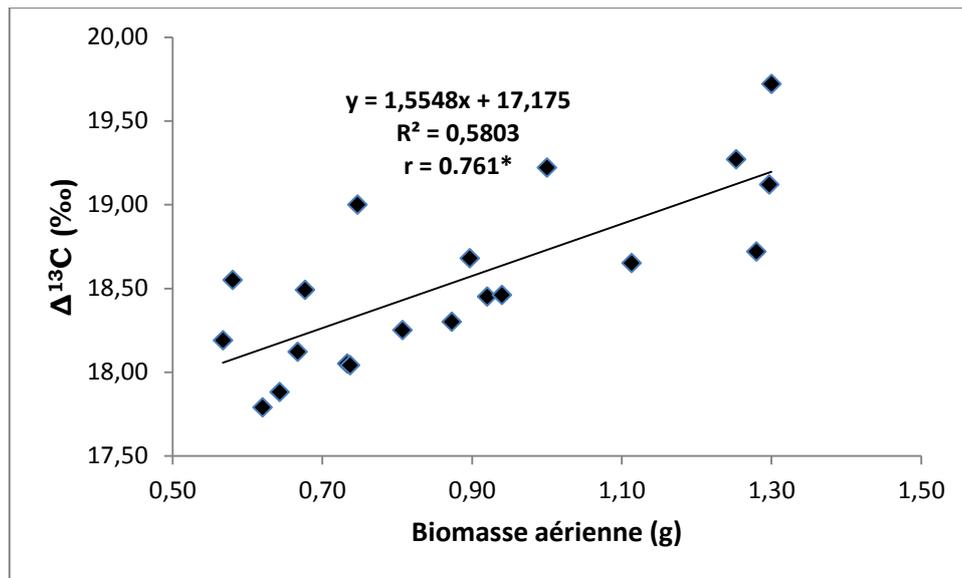


Figure 25: Relation entre la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) et la biomasse aérienne sous stress hydrique (T2 et T3).

Discussion

La discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) diminue sous conditions limitée en eau. Ces résultats concordent avec ceux trouvés par Misra *et al.*, (2010) qui rapportent une diminution de la discrimination isotopique du carbone sous irrigation limitée en eau avec un taux de 3,44 % et 6,25 % durant deux saisons successives.

Les génotypes V5, V8 et V3 sous stress hydrique modéré (T2), produisent moins de biomasse, ceci est probablement dû à la réduction de leurs activités photosynthétiques. Cette réduction de la biomasse est corrélée avec la réduction de la discrimination isotopique du carbone, ce qui leur donne un statut de génotypes sensibles au stress hydrique modéré. Par contre, sous le même traitement hydrique T2, les génotypes V6 et Hiddab montrent une meilleure stabilité photosynthétique sous la contrainte. Ceci est démontré par un pourcentage de réduction très faible en $\Delta^{13}\text{C}$ avec -9,43 % et -11,57 % respectivement (tab. 6) et également une faible réduction de la biomasse ce qui confère à ces génotypes une meilleure tolérance au stress hydrique modéré (T2).

Selon Farquhar *et al.*, (1988), la variation de $\Delta^{13}\text{C}$ dans les tissus foliaires donne une information sur l'efficacité d'utilisation en eau (WUE) du génotype sous stress. En outre, cette variation est une indication que les génotypes de blé discriminent entre le carbone lourd ^{13}C et le carbone léger ^{12}C au cours de la photosynthèse. Il a été également rapporté que la variation de $\Delta^{13}\text{C}$ chez les céréales est liée en partie à l'efficacité photosynthétique ainsi qu'à

la conductance stomatique (Condon *et al.*, 1990 ; Morgan *et al.*, 1991; Condon *et al.*, 2002). La discrimination isotopique du carbone chez les plantes en C3 est liée aux échanges de CO₂ au cours de la photosynthèse. Une partie de $\Delta^{13}\text{C}$ est déterminée par le rapport C_i/C_a , dont (C_i) est la concentration en CO₂ intracellulaire et celle de l'atmosphère (C_a). Le rapport C_i/C_a diffère entre les plantes en raison de la variation de l'ouverture des stomates, qui est une conséquence de la demande variable du chloroplaste en CO₂.

Ainsi, nos résultats d'analyse de la variance font ressortir une interaction significative génotype x traitement ($P < 0,05^*$), ce qui suggère un comportement différent des génotypes étudiés selon le régime hydrique appliqué (tab. 4). De ce fait, parmi tous ces génotypes testés, le génotype Hiddab présente une discrimination isotopique du carbone la plus élevée en réponse à un stress hydrique modéré. Tandis que, sous stress hydrique sévère, cette valeur la plus élevée est enregistrée chez la variété Ain Abid.

3.2.2 Variation de la teneur en chlorophylle totale (TCT)

Nos résultats montrent une diminution de la teneur en chlorophylle totale en fonction de la sévérité du stress hydrique appliqué (tab 7).

Les plantes non stressées (T1), montrent des teneurs en chlorophylle totale presque similaires à l'exception du génotype V8 avec une teneur en chlorophylle plus élevée (54,13 unités de SPAD). Par contre, la variété Hiddab enregistre la teneur en chlorophylle la plus faible avec 45,53 unités de SPAD (tab. 7).

Au niveau du stress hydrique modéré (T2), le génotype V10 enregistre la valeur la plus élevée en chlorophylle totale avec 47,03 unités de SPAD, soit une réduction de 3,09 % par rapport aux plantes témoins. Tandis que la variété Hiddab affiche une valeur de 36,53 unités de SPAD, accusant ainsi le taux de réduction le plus élevé avec 19,77 % (tab 7).

Cependant, le traitement hydrique (T2), provoque une réduction moyenne en chlorophylle totale de 12,72 % qui correspond à 6,25 unités de SPAD en comparaison avec les plantes non stressées (fig. 26B).

Le traitement hydrique T3 induit une diminution importante de la chlorophylle totale. C'est la variété Ain Abid qui enregistre la valeur la plus faible avec 21,47 unités de SPAD, soit une réduction de 55,46 %. Par contre, le génotype V8 maintient sa teneur en chlorophylle avec seulement 8,74 % de réduction comparé aux plantes témoins, avec une valeur de 49,40 unités de SPAD.

Tableau 7: La chlorophylle totale chez dix géotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitements hydriques.

Géotypes	T1	T2	T3
	TCT (unité SPAD)		
Hiddab	45,53 ^b	36,53 ^c	22,67 ^a
V10	48,53 ^{ab}	47,03 ^a	40,53 ^{bc}
Ain Abid	48,2 ^{ab}	41,47 ^{abc}	21,47 ^d
V3	50,8 ^{ab}	46,37 ^{ab}	43,07 ^{ab}
V4	48,33 ^{ab}	42,23 ^{abc}	44,07 ^{ab}
V5	48,87 ^{ab}	39,77 ^{bc}	43,30 ^{ab}
V6	49,03 ^{ab}	40,63 ^{abc}	40,10 ^{bc}
V7	49,57 ^{ab}	45,17 ^{ab}	35,20 ^{cd}
V8	54,13 ^a	46,13 ^{ab}	49,40 ^a
V9	48,9 ^{ab}	43,97 ^{ab}	40,77 ^{bc}
Moyennes	49,19^a	42,93^{ab}	38,06^b
LSD à 5 %		6,89	

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de la capacité de rétention). Les moyennes ayant une lettre en commun sur la même colonne, statistiquement ne sont pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference).

L'effet du stress hydrique sévère (T3) est significatif sur l'ensemble des géotypes qui affichent une valeur moyenne de 38,06 unités de SPAD, ce qui correspond à une réduction de 22,62 % par rapport aux plantes non stressées (fig. 27B).

L'analyse de variance, montre qu'il existe une différence significative ($p < 0,05^{**}$) entre les traitements hydriques et hautement significative ($p < 0,01^{**}$) entre les géotypes. Par contre, la différence est non significative pour l'interaction $G \times T$ (tab. 4).

Le test LSD au seuil de 5 % classe les géotypes en trois groupes chevauchants (a, b et c) (fig. 26A). La teneur en chlorophylle la plus élevée est enregistrée chez le géotype V8 avec 49,89 unités de SPAD et la teneur en chlorophylle totale la plus faible est observée chez la variété Hiddab avec 34,91 unités de SPAD.

Concernant les traitements hydriques, le test LSD au seuil de 5 % classe les traitements hydriques en deux groupes (a et b) chevauchants (fig. 26B). Le groupe (a) est relatif au traitement hydrique T1 avec une teneur en chlorophylle la plus élevée (49,19 unités de SPAD) et le groupe (b) représenté par le traitement T3 avec la plus faible teneur en chlorophylle (38,06 unités de SPAD).

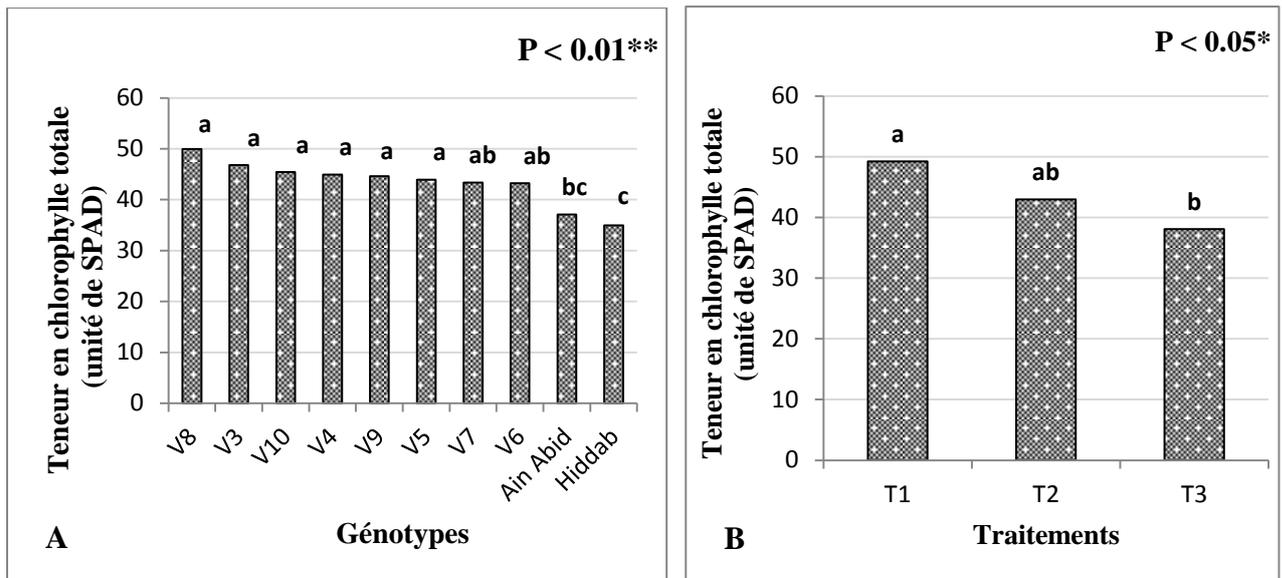


Figure 26: Teneurs Moyennes en chlorophylle totale pour dix géotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de traitement hydrique. A : effet géotype, B : effet traitements hydriques.

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de CR).

Discussion

La teneur en chlorophylle diminue chez tous les géotypes sous les deux stress induits (T2 et T3), mais cette diminution est plus prononcée chez les variétés homologuées Hiddab et Ain Abid. En effet, un stress hydrique sévère provoque une perte de la chlorophylle et la sénescence des plantes. La chlorophylle représente le pigment majeur qui assure le fonctionnement de la photosynthèse, cette dernière étant la force motrice des plantes vertes. Un stress hydrique provoque une dégradation de la chlorophylle et/ou l'inhibition de sa biosynthèse ce qui engendre par la suite une réduction de la photosynthèse qui devient un facteur limitant la croissance et le développement des plantes (Hegedus *et al.*, 2001; Zhou, 2003 ; Song *et al.*, 2007 ; Yin *et al.*, 2008 ; Wei *et al.*, 2011). D'après Dekouch kowsky et Meyer (1992), un stress hydrique plus sévère engendre des dommages sur les deux photosystèmes, ce qui provoque une importante diminution d'absorption de photons par le photosystème II.

Cependant, les géotypes V8 et V10 arrivent à garder une teneur en chlorophylle satisfaisante leur permettant de maintenir certaines fonctions physiologiques telle que la photosynthèse sous conditions limitées en eau.

Trois géotypes (V4, V5 et V8) ont exprimé une augmentation en chlorophylle sous stress hydrique sévère (T3) comparé au stress hydrique modéré (T2). Les mêmes résultats ont été

rapportés par Salehi *et al.* (2002) pour le carthame et Movahhed *et al.* (2004) pour le blé. Cette augmentation peut être due à la diminution de la surface foliaire et l'assemblage des pigments chlorophylliens dans une surface réduite des feuilles (Chapman et Barreto 1997).

3.2.3 Variation de la fluorescence chlorophyllienne

Pour la majorité des génotypes, le stress hydrique a causé une diminution, parfois non statistiquement significative, du rendement quantique (QY) du PSII. C'est au niveau du stress hydrique sévère (T3) que la diminution est significative par comparaison au traitement T1 (fig. 27).

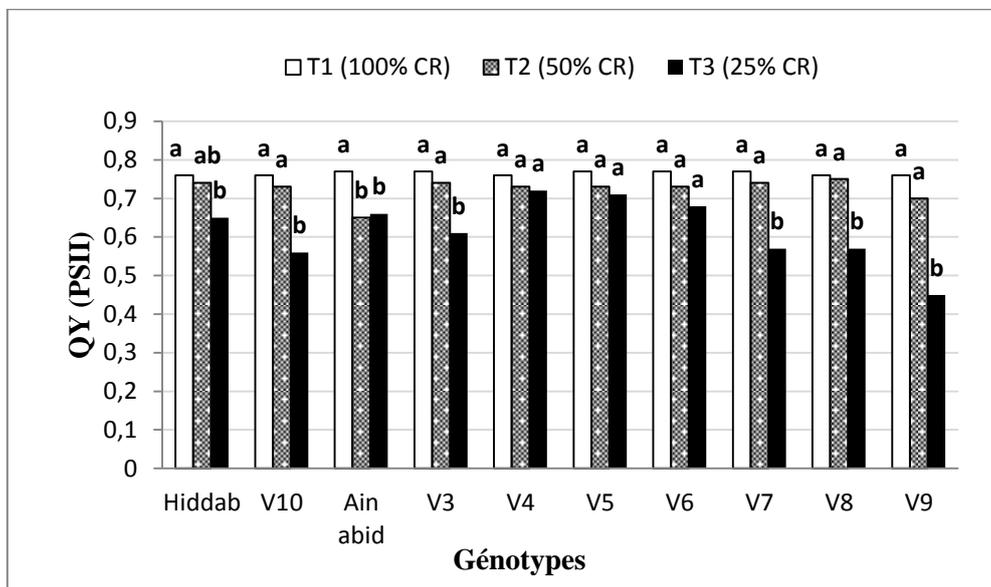


Figure 27: Le rendement quantique du photosystème II (PSII) chez les dix génotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitements hydriques.

Des lettres alphabétiques différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$).

Sous conditions non stressantes (T1), les valeurs du QY sont comprises entre 0,76 à 0,77, ce qui donne un taux de variation faible de l'ordre de 1,29 % entre les génotypes. Lors d'un stress hydrique modéré (T2), le QY varie entre 0,65 à 0,75 chez la variété Ain Abid et le génotype V8 respectivement, soit un taux de variation de 13,33 %. En outre, sous stress hydrique T2, tous les génotypes accusent une réduction non significative du rendement quantique à l'exception de la variété Ain Abid qui enregistre une baisse significative du QY de l'ordre de -15,58 %.

L'augmentation de la sévérité du stress (T3), a provoqué une chute significative du rendement quantique du PSII chez toutes les accessions, sauf pour les génotypes V4, V5 et V6 qui manifestent une diminution non significative avec -5,26 %, -7,79 % et -11,68 % respectivement. La plus grande réduction est enregistrée chez le génotype V9 avec -40,78 %.

Cependant, l'efficacité du PSII est réduite de -5,26 % sous stress hydrique modéré (T2), tandis que l'effet d'une contrainte hydrique sévère (T3) est significatif avec une baisse de 18,42 % (fig. 28B). Nos résultats concordent parfaitement avec les travaux de Pankovic *et al.* (1999) qui rapportent qu'un manque d'eau sévère provoque une légère baisse de l'efficacité du PSII et une diminution inférieure à 20% du rendement quantique du PSII.

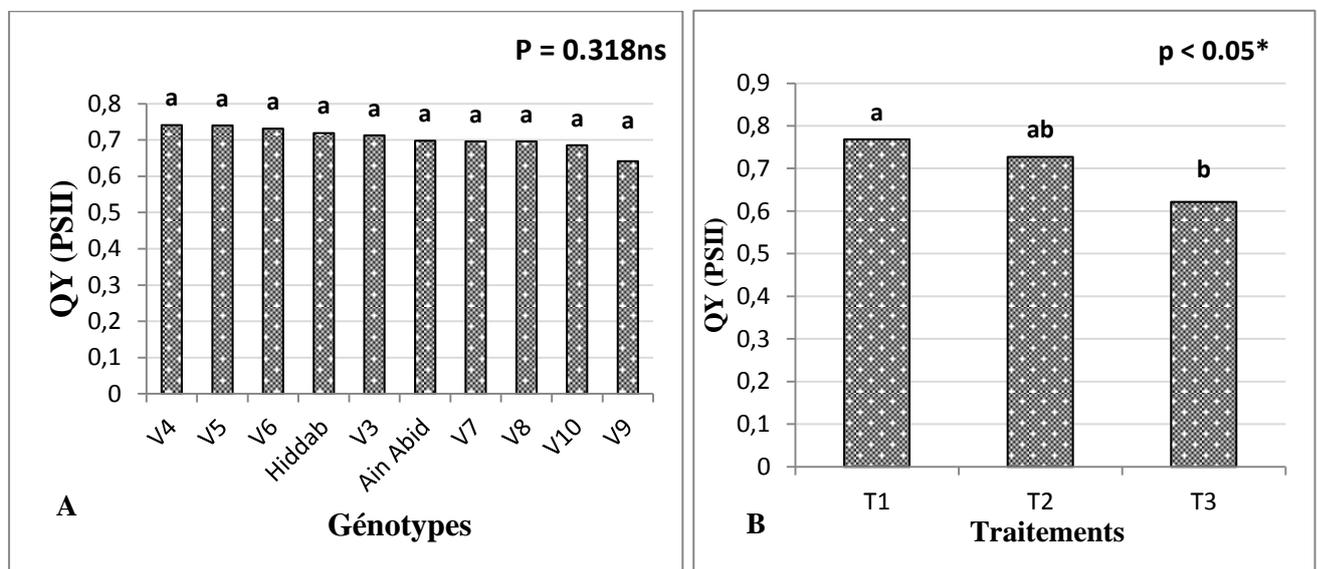


Figure 28: Valeurs moyennes du rendement quantique du PSII chez dix génotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de traitement hydrique. A : effet génotype, B : effet traitements hydriques.

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de CR).

L'analyse de la variance à deux facteurs montre qu'il existe une différence significative ($P < 0,05^*$) pour le facteur traitement hydrique et une différence non significative entre les génotypes, avec une interaction (G x T) non significative (tab. 4).

La comparaison multiple des moyennes pour le facteur traitement hydrique via le test LSD au seuil de 5 % classe les niveaux hydriques pour la variable QY en deux groupes chevauchants (fig. 28B). Le groupe (a) représente le traitement T1 avec un rendement

quantique du PSII maximal de 0,76 et le groupe (b) correspond au traitement T3 avec la valeur la plus faible 0,62.

Discussion

Une des répercussions du stress hydrique est la diminution du taux d'assimilation du CO₂ par les feuilles, induisant ainsi l'inhibition de la photosynthèse, ce qui provoque une augmentation de la dissipation d'énergie d'excitation du PSII entraînant par la suite des photo-endommagements des centres réactionnels du PSII (Kasraoui *et al.*, 2006).

Cependant, un des effets néfastes des conditions de la sécheresse prolongée est l'exposition des plantes à un excès d'énergie lequel, s'il n'est pas dissipé à temps, induit des dommages au centre réactionnel du photosystème II et provoque ainsi l'apparition de formes réactives d'oxygène dans les chloroplastes. L'accumulation de ces formes réactives d'oxygène induit une dégradation des chlorophylles et une peroxydation des lipides membranaires (Osmond, 1994).

Nos résultats montrent que les trois génotypes V4, V5 et V6 préservent une efficacité élevée du PSII sous stress hydrique, vu la baisse de QY qui est non significative en comparaison aux plantes non stressées (fig. 27). Ceci leur confère une meilleure capacité photosynthétique sous des conditions limitées en eau. Dans le même sens, Oukarroum (2007) montre qu'il n'y a aucune perte dans le rendement de la photochimie du PSII chez l'orge en condition de stress. Divers travaux basés sur l'évaluation de la fluorescence chlorophyllienne ont prouvé que le PSII est tout à fait résistant aux déficits hydriques (Lu et Zhang 1998).

3.2.4 Variation de la teneur relative en eau (TRE)

Le statut hydrique des génotypes sous différents niveaux de traitements hydriques appliqués est mesuré par la teneur relative en eau (TRE) qui permet d'apprécier la turgescence cellulaire (fig. 29)

Sous conditions hydriques non stressantes, les génotypes montrent des teneurs relatives en eau qui varient de 86,96 % (V3) à 93,96 % (V6) respectivement.

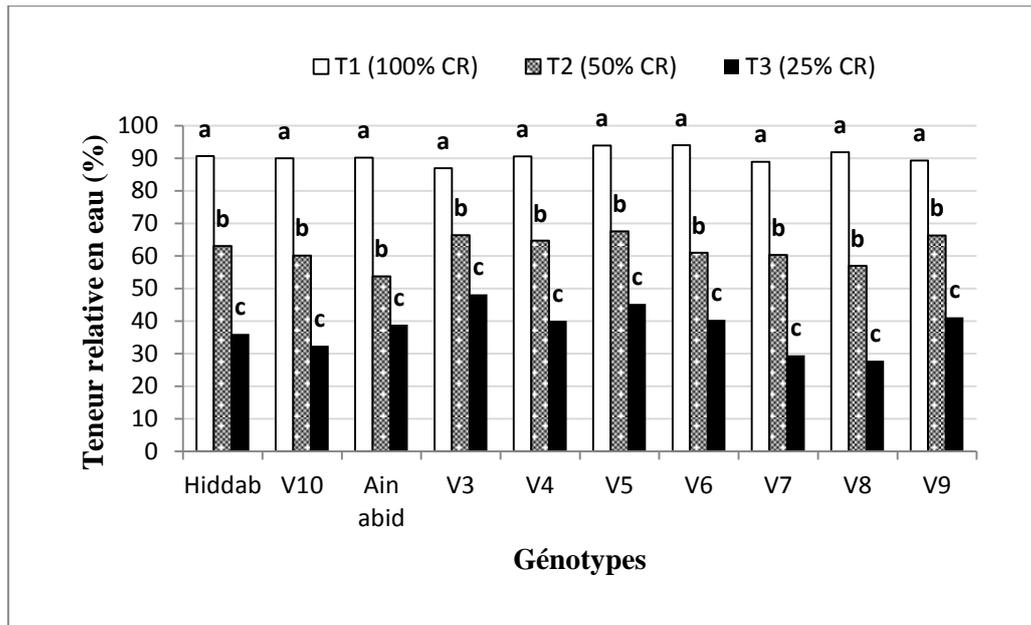


Figure 29: Teneurs relatives en eau pour dix génotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique
Des lettres alphabétiques différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$).

Une diminution significative de la teneur relative en eau (TRE) est enregistrée chez tous les génotypes sous stress hydrique T2. Ainsi, la plus faible teneur est observée chez la variété Ain Abid avec une valeur de 53,76 %, alors que la plus élevée est enregistrée chez le génotype V5 (67,51 %). Les autres génotypes accusent des teneurs relatives en eau qui fluctuent entre 56,99 % et 66,38 %.

Sous stress hydrique sévère T3 (25 % CR), la TRE varie de 27,81 % chez le génotype V8 jusqu'à 48,20 % chez le génotype V3. On remarque aussi que les deux génotypes V4 et V6 présentent des valeurs de TRE proches, 40,07 % et 40,37 % respectivement.

La TRE diminue proportionnellement avec l'intensité du stress hydrique appliquée. Elle passe de 90,61 % au niveau du traitement T1 à 62,01 % pour le stress hydrique modéré (T2) et à 37,98 % pour la contrainte sévère (T3), soit des réductions respectives de -31,56 % et de -58,08 % de la TRE par rapport aux plantes non stressées (fig. 30B).

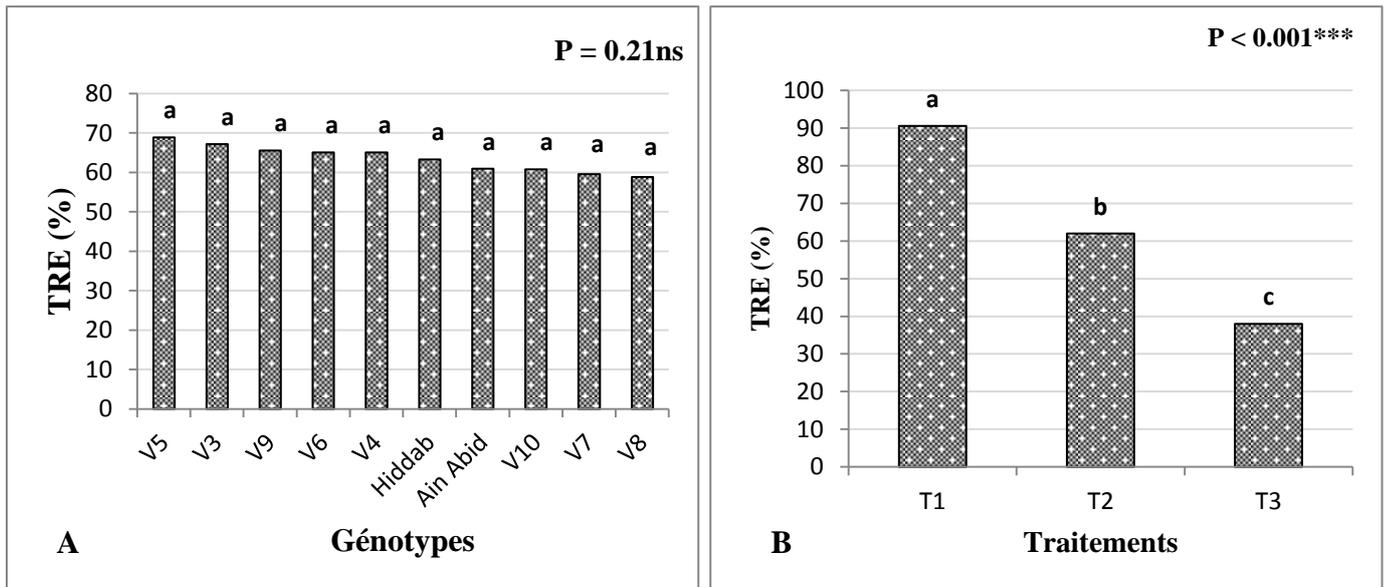


Figure 30: Moyennes de la teneur relative en eau pour dix géotypes de blé tendre soumis à trois niveaux de traitement hydrique. A : effet géotype, B : effet traitements hydriques
 $T_{1,2,3}$ = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de CR).

L'analyse de la variance du facteur traitement hydrique donne une différence très hautement significative ($P < 0,001***$). Pour le facteur géotype et interaction G x T, la différence est non significative (tab. 4).

La comparaison multiple des moyennes pour le facteur traitement hydrique a donnée trois groupes homogènes distincts (a, b et c) (fig. 30B.). Le groupe (a) comprend le traitement hydrique T1 avec une moyenne de 90,61 %. Le groupe (b) correspond au traitement T2 avec une moyenne de TRE 62,01 %. Le groupe (c) représenté est par le traitement T3 avec une moyenne de TRE la plus faible 37,98 %.

Discussion

L'eau est un facteur déterminant pour la croissance des plantes chez les espèces cultivées. Elle est considérée comme le premier facteur limitant les rendements particulièrement en région arides et semi-arides. La teneur relative en eau est un paramètre qui décrit la capacité de la plante à se maintenir hydratée en conditions déficitaires (Pirzad *et al.*, 2011). Clark et Mac-Caig, (1982) attirent l'attention sur l'utilisation de la teneur relative en eau comme indicateur de l'état hydrique de la plante sous stress. Elle traduit la turgescence cellulaire.

En comparant les génotypes en fonction des traitements hydriques, nous constatons que sous traitement hydrique T2 (50 % CR), cinq génotypes (Hiddab, V3, V4, V5 et V9) accusent des statuts hydriques supérieurs à la moyenne du traitement (62,01 %). Donc, ces génotypes ont une tolérance relativement meilleure sous la contrainte T2. En effet, une TRE élevée permet d'avoir une bonne turgescence cellulaire nécessaire à l'expansion.

Cependant, pour le traitement T3, nos résultats montrent que les plantes enregistrent une TRE de 37,98 % en moyenne, ce qui indique que les plantes sont en phase d'épuisement vu la sévérité du stress. Quatre génotypes, considérés comme les plus sensibles, expriment des statuts hydriques plus faibles, il s'agit de Hiddab, V10, V7 et V8.

L'abaissement de la teneur relative en eau sous la contrainte a été signalé par de nombreux auteurs sur plusieurs espèces, telles que *Vigna unguiculata* et *Phaseolus vulgaris* (Cruz *et al.*, 1998) et le blé dur (Bajji *et al.*, 2000). Ce dernier auteur a attribué ce phénomène à la diminution du potentiel osmotique.

Le maintien d'une teneur élevée en eau dans les feuilles en croissance et dans les feuilles en expansion, sous stress hydrique, indique l'efficacité de l'ajustement osmotique, qui contrebalance la diminution du potentiel hydrique (Hsiao *et al.*, 1976).

Nos résultats sont conformes aux résultats trouvés par Bajji *et al.* (2001) qui rapportent que la teneur en eau des feuilles du blé dur diminue proportionnellement avec la réduction d'eau contenue dans le sol.

Scofield *et al.* (1988), Matin *et al.* (in Nouri, 2002) ont noté que la diminution de la TRE est plus prononcée chez les variétés sensibles que chez les variétés résistantes. Le maintien de la turgescence cellulaire chez les plantes permet l'ouverture des stomates, l'assimilation du carbone et donc une bonne activité photosynthétique ainsi que l'élongation cellulaire (Meyer et Green, 1981). De ce fait, à travers les trois traitements hydriques, la comparaison de l'état hydrique des dix génotypes étudiés ne fait ressortir aucune différence statistiquement significative (fig. 30A).

3.2.5 Variation de la biomasse aérienne sèche (g)

Les résultats enregistrés concernant la variation de la biomasse aérienne sèche sous différents niveaux de traitement hydrique sont représentés par la figure 31.

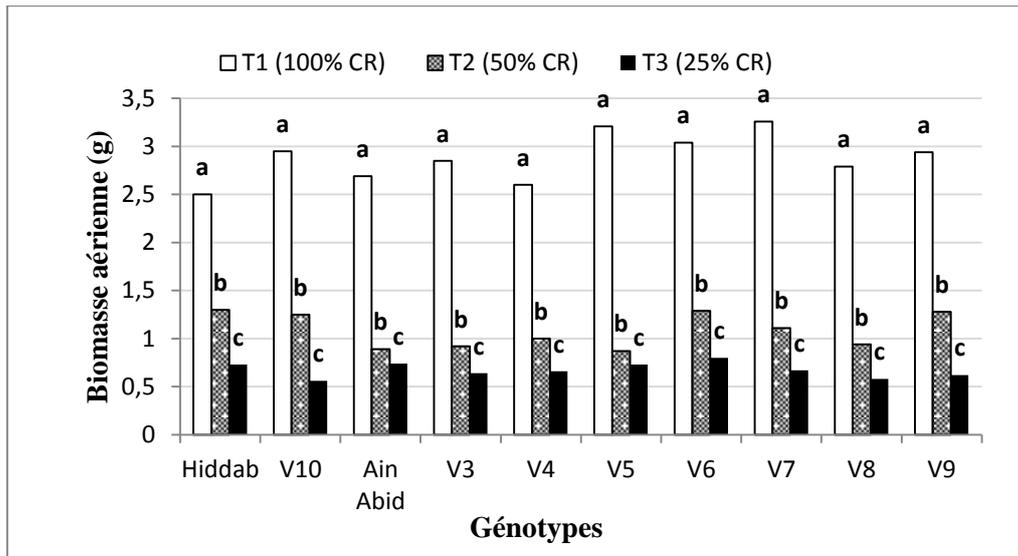


Figure 31: Biomasse aérienne chez dix génotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique.

Des lettres alphabétiques différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$).

Dans des conditions d'irrigation optimale (100 % CR), les valeurs de la biomasse s'étalent de 2,50 g (Hiddab) à 3,26 g (génotype V7), soit un taux de variation de 23,31 % (fig. 31). Au premier niveau du stress (50 % CR), la biomasse aérienne diminue d'une manière significative chez tous les génotypes testés. Les valeurs obtenues varient de 0,87 g chez le génotype V5 à 1,30 g chez le génotype V6, soit un taux de variation de 33,07 %. En outre, le taux d'abaissement de la biomasse aérienne le plus marqué est de -72,89 % enregistré chez le génotype V5. Tandis que la variété Hiddab accuse la plus faible diminution en biomasse sous stress hydrique T2 avec - 48 % par comparaison au témoin.

L'accroissement de la sévérité du stress hydrique (T3), provoque une perte significative en biomasse sèche, toutefois elle est plus importante chez le génotype V10 avec -81,01% comparativement aux plantes non stressées. D'autre part, nous remarquons que dans les deux conditions déficitaires en eau T2 et T3, le génotype V6 manifeste des valeurs maximales en biomasse, 1,30 g et 0,81 g respectivement (fig. 31).

Nos résultats montrent une diminution importante en biomasse aérienne pour l'ensemble des génotypes étudiés en fonction du degré de stress hydrique appliqué, cette diminution affiche en moyenne des taux de réduction de -62,35 % et -76,52 % respectivement pour les traitements T2 et T3 (fig. 32B).

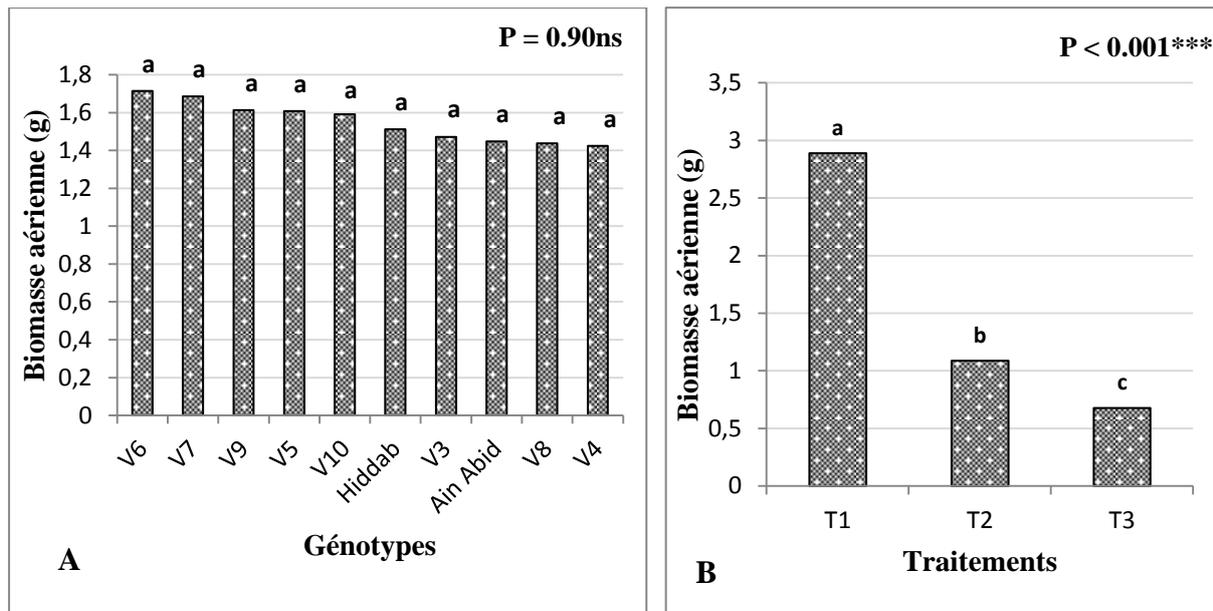


Figure 32: Moyennes de la biomasse aérienne pour dix géotypes de blé tendre soumis aux différents niveaux de stress hydrique. A : effet géotype, B : effet traitements hydriques

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de CR).

L'analyse de variance (tab. 4) montre qu'il existe une différence très hautement significative ($P < 0,001^{***}$) entre les traitements hydriques. Par contre, pour l'effet géotype et interaction G x T, la différence est non significative.

La comparaison des moyennes via le test LSD au seuil de 5 %, classe le facteur traitement hydrique en trois groupes homogènes distincts (a, b et c) (fig. 32B). Le premier groupe (a) est représenté par le traitement T1 avec une moyenne maximale de 2,88 g. Le deuxième groupe (b) correspond au traitement T2 avec une moyenne de 1,08 g. Alors que le troisième groupe (c) présente une faible moyenne de biomasse avec 0,67 g et est lié au traitement T3.

Discussion

Les géotypes qui gardent une biomasse sèche élevée sous stress hydrique peuvent être considérés comme plus tolérants vu que la biomasse conditionne le rendement et la translocation des assimilats stockés temporairement au niveau de la tige et des feuilles (Ehdaieet *al.*, 2006; Menad, 2009).

Le stress hydrique induit une baisse de la teneur relative en eau et ainsi, les stomates se ferment et induisent une résistance stomatique. La fermeture des stomates entraîne une baisse

de l'activité photosynthétique et de la transpiration (Lowlor, 2002). Le contrôle de la régulation stomatique fait intervenir la turgescence cellulaire mais également des messagers racinaires, comme l'acide abscissique (ABA) (Davis *et al.*, 1994 ; Sauter *et al.*, 2001). Dans un premier temps, la diminution de la biomasse peut être liée à une diminution de la croissance due à la perte de la turgescence (Djebbar, 2012). Sous des conditions de stress hydrique sévère, la perte importante en biomasse peut être liée à la réduction de CO₂ intracellulaire due à la fermeture des stomates et à la réduction de l'activité de la Rubisco, enzyme clé de la photosynthèse. Si le stress s'accroît, la photosynthèse peut être inhibée par d'autres facteurs non stomatiques tels que l'altération des chloroplastes, le transfert des électrons ou la phosphorylation (Gimenez *et al.*, 1992).

Ainsi, les génotypes qui accumulent rapidement une biomasse élevée au cours des stades phénologiques les plus sensibles, souffrent moins des effets du stress lequel est plus fréquent à la fin du cycle.

A la lumière des résultats obtenus, sous stress hydrique modéré T2, la réduction de la biomasse aérienne chez les génotypes V5, V8 et V3 est probablement due à la diminution de l'activité photosynthétique. En effet, Mazouz (2006) rapporte que la biomasse est un bon indicateur de l'activité photosynthétique. A l'opposé, un comportement contrasté est enregistré par les génotypes V9, Hiddab et V6 qui expriment moins de perte de la biomasse sous stress T2, ce qui reflète une bonne stabilité de leur photosynthèse sous stress hydrique.

3.2.6 Etude de l'interaction des paramètres physiologiques sous stress hydrique

Les relations entre les paramètres physiologiques étudiés sont décrites par les coefficients de corrélations qui permettent de grouper les génotypes selon leurs comportements sous les deux niveaux de stress hydrique appliqués au cours de notre étude à savoir T2 et T3. Une analyse en composantes principales a été effectuée sur une matrice de données de 5 variables mesurées pour les 10 génotypes étudiés.

a) Stress hydrique modéré T2 (50 % de CR)

Sous stress hydrique modéré T2 (50 % CR), l'application de l'ACP est expliquée par les deux premiers axes factoriels F1 et F2. Ces deux axes détiennent 67,83 % de l'information totale avec respectivement 38,91 % pour l'axe F1 et 28,92 % pour l'axe F2 (fig. 33).

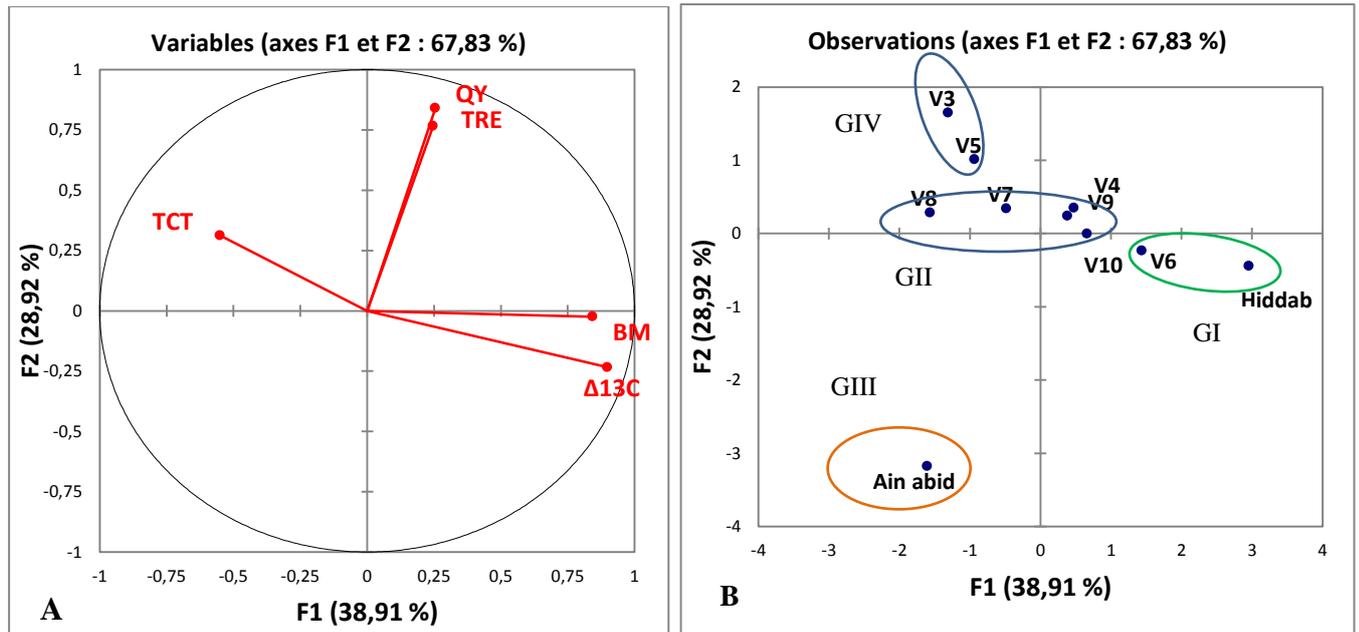


Figure 33: Analyse en composantes principales chez dix génotypes de blé tendre et les variables mesurées sous stress hydrique modéré T2 (50 % CR).

TCT = Teneur en chlorophylle totale, QY = rendement quantique PSII, TRE = Teneur relative en eau, BM = Biomasse aérienne, $\Delta^{13}C$ = discrimination isotopique du carbone et GI, II, III = Groupe I, II, III.

Dans le cercle de corrélation (fig. 33A), la première composante F1 qui contribue avec 38,91 % d'inertie est définie par les paramètres : discrimination isotopique du carbone $\Delta^{13}C$ (0,898) et la biomasse aérienne BM (0,843) sur le côté positif et sur le côté négatif par la teneur en chlorophylle totale TCT (- 0,551).

La 2^{ème} composante F2 participe avec 28,92 % d'inertie est définie par les paramètres : teneur relative en eau TRE (0,766) et le rendement quantique du PSII QY (0,840) du côté positif (tab. 8).

Tableau 8: Coefficients de corrélations entre les variables et les axes principaux de l'ACP F1 et F2.

Variabes	F1	F2
QY	0,255	0,840**
TRE	0,246	0,766**
TCT	-0,551	0,313
BM	0,843**	-0,024
$\Delta^{13}C$	0,898***	-0,234

***significatif à $P < 0, 01$, ***significatif à $P < 0,001$*

Tableau 9: Matrice de corrélation des paramètres physiologiques étudiés sous stress hydrique T2 (50 % de CR).

TCT = Teneur en chlorophylle totale, QY = rendement quantique PSII, TRE = Teneur relative en eau, BM = Biomasse aérienne, $\Delta^{13}C$ = discrimination isotopique du carbone.

	QY	TCT	TRE	BM	$\Delta^{13}C$
QY	1				
TCT	0,176	1			
TRE	0,452	-0,147	1		
BM	0,166	-0,170	0,090	1	
$\Delta^{13}C$	0,096	-0,430	-0,043	0,711*	1

**significatif à $P < 0,05$*

La matrice de corrélation des variables physiologiques mesurées sous stress hydrique modéré (tab. 9) révèle une corrélation significative et positive ($r = 0,711^*$) entre la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}C$) et la biomasse aérienne (BM). Par contre, l'association est presque nulle entre $\Delta^{13}C$ et les deux paramètres teneur relative en eau ($r = - 0,043$) et le rendement quantique du PSII ($r = 0,096$), tandis que la relation est négative entre $\Delta^{13}C$ et la teneur en chlorophylle totale ($r = - 0,43$).

Tableau 10: Contributions des génotypes en (%) dans la formation des axes, le cas du traitement hydrique T2 (50 % de CR).

Génotypes	F1	F2
Hiddab	44,891	1,358
V10	2,234	0,000
Ain Abid	13,268	69,854
V3	8,820	18,739
V4	1,147	0,846
V5	4,496	7,078
V6	10,561	0,391
V7	1,204	0,797
V8	12,626	0,547
V9	0,753	0,389

La présentation graphique des génotypes sur le plan bidimensionnel F1-F2 de l'ACP montre l'individualisation de 4 groupes (fig. 33B):

Groupe I : Formé par les génotypes V6 et Hiddab qui se situent sur le côté positif de l'axe F1 et se distinguent par une discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) et une biomasse aérienne (BM) importantes. Cependant, leur capacité photosynthétique est meilleure que les autres génotypes, une $\Delta^{13}\text{C}$ élevée implique un rapport C_i/C_a important, ces génotypes ont l'aptitude de garder leurs stomates ouverts sous la contrainte hydrique ce qui permet une meilleure assimilation du CO_2 et par conséquent une accumulation de la matière sèche qui va booster la biomasse aérienne.

Groupe II : Constitué par cinq génotypes à savoir V4, V9, V10, V7 et V8 qui ont tous un comportement intermédiaire entre le groupe I et IV, ils contribuent à la formation de l'axe F1.

Groupe III : Constitué par un seul génotype Ain Abid, ce dernier possédant un comportement complètement contrasté au groupe IV avec les valeurs les plus faibles pour l'ensemble des paramètres étudiés, ce qui fait de lui un génotype sensible sous stress hydrique.

Groupe IV : Est situé sur le côté positif de l'axe F2 constitué par les génotypes V3 et V5 qui présentent un comportement différent au groupe I, avec moins de performances pour les variables $\Delta^{13}\text{C}$ et BM. Sur la base des données du tableau 10 généré suite à l'analyse de

l'ACP, il apparaît que V3 et V5 contribuent plus à la formation de l'axe F2 sur le côté positif avec 18,73 % et 7,07 % respectivement, et par conséquent, V3 et V5 ont des potentialités d'expressions élevées liées au caractère rendement quantique du PSII. Donc, V3 et V5 développent des mécanismes préventifs qui sont dépourvus chez le groupe I qui leurs confèrent une adaptation sous les conditions de stress hydrique modéré. Ce groupe valorise au mieux la dissipation d'énergie en excès sous forme de chaleur ; ceci est remarqué par une efficacité élevée du PSII au sein de ce groupe, le maintien d'un statut hydrique favorable sous la contrainte hydrique a permis à ces génotypes de garder certaines fonctions physiologiques (transpiration, photosynthèse,...etc) même sous la contrainte hydrique.

b) Stress hydrique sévère T3 (25 % CR)

L'application de l'ACP sur les données des variables mesurées sous stress hydrique sévère T3 (25 % CR) permet de générer 75,37 % de l'information totale avec respectivement 42,29 % pour l'axe F1 et 33,09 % pour l'axe F2 (fig. 34).

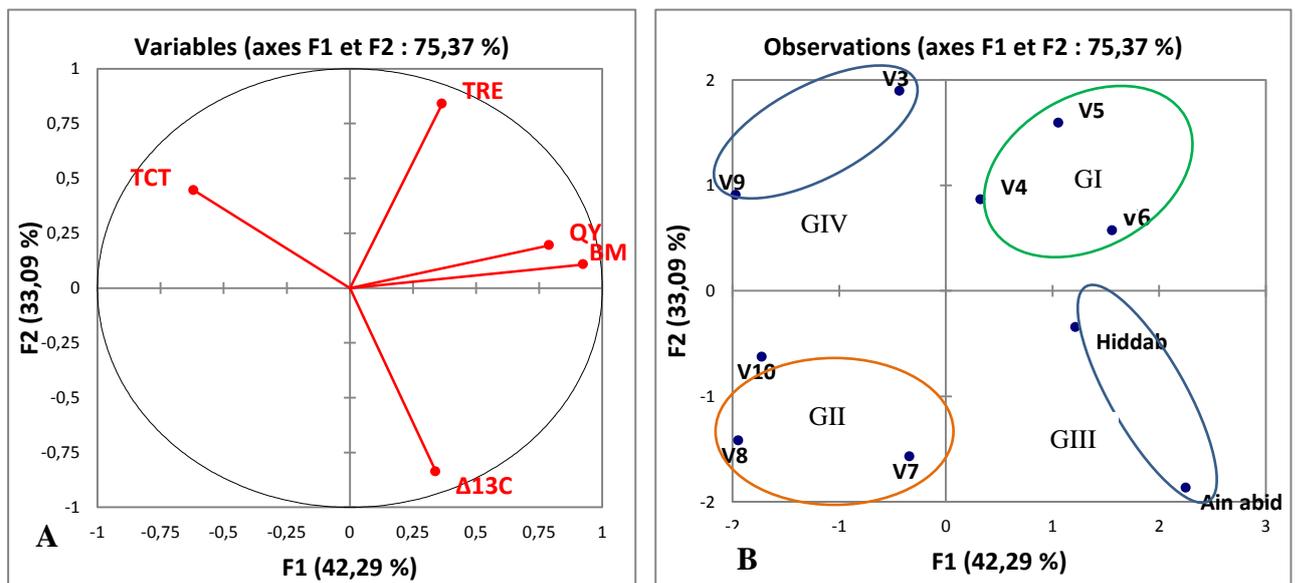


Figure 34 : Analyse en composantes principales pour dix génotypes de blé tendre et les variables mesurées sous stress hydrique sévère T3 (25 % CR).

TCT = Teneur en chlorophylle totale, QY = rendement quantique PSII, TRE = Teneur relative en eau, BM = Biomasse aérienne et $\Delta^{13}C$ = discrimination isotopique du carbone et GI, II, III, IV = Groupe I, II, III.

L'analyse de la corrélation entre les paramètres physiologiques mesurés sous stress sévère montre qu'il y a des liaisons positives et négatives entre les paramètres variant d'une faible à une forte corrélation (tab. 11).

Tableau 11: Matrice de corrélation des paramètres physiologiques étudiés sous stress hydrique sévère T3 (25 % de CR).

TCT = Teneur en chlorophylle totale, QY = rendement quantique PSII, TRE = Teneur relative en eau, BM = Biomasse aérienne, $\Delta^{13}C$ = discrimination isotopique du carbone.

Paramètres	QY	TRE	TCT	BM	$\Delta^{13}C$
QY	1				
TRE	0,328	1			
TCT	-0,140	0,047	1		
BM	0,660*	0,379	-0,499	1	
$\Delta^{13}C$	0,187	-0,507	-0,398	0,184	1

*Significatif à $P < 0.05$

Ainsi il apparaît que le rendement quantique (QY) du PSII est positivement lié à la biomasse aérienne (BM) avec ($r = 0,660$, $P < 0,05^*$) et faiblement lié à la teneur relative en eau (TRE) avec $r = 0,328$. Alors qu'il y a une relation négative entre la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}C$) et le statut hydrique (TRE) avec $r = - 0,507$ notamment avec la teneur en chlorophylle (TCT) avec $r = - 0,398$.

La représentation graphique des génotypes qui est dégagée par le plan F1-F2 de l'ACP (fig. 34B) montre l'individualisation de quatre groupes.

Groupe I : représente les génotypes qui s'adaptent au mieux dans les conditions les plus déficitaires en eau à savoir V6, V5 et V4. Ces génotypes se caractérisent par un fort maintien de la teneur relative en eau (TRE), une biomasse (BM) importante et surtout une capacité meilleure de dissipation d'énergie en excès lors d'un stress sévère via le photosystème II. En outre, leur teneur en chlorophylle totale est plus au moins maintenue sous stress sévère.

Groupe II : est formé par les génotypes V7, V8 et V10 les plus sensibles au stress hydrique sévère, dont les paramètres mesurés affichent les valeurs les plus faibles. En outre, leurs positions sur le plan F1-F2 de l'ACP est à l'opposé du groupe I, cela explique un comportement contrasté vis à vis au groupe I sous la contrainte hydrique sévère.

Groupe III: formé par les variétés homologuées Ain Abid et Hiddab, ces deux variétés se comportent presque de la même manière sous stress hydrique sévère, se distinguent

principalement par une discrimination isotopique élevée du carbone et une teneur en chlorophylles faible.

Groupe IV : formé par les géotypes V3 et V9 ils se distinguent par une teneur en chlorophylle élevée et selon Pask *et al.* (2012) une discrimination isotopique du carbone faible sous stress hydrique leurs donnent une mesure intégrative d'un water use efficiency (WUE) amélioré donc ce groupe est efficient en l'utilisation de l'eau.

3.3 Paramètres biochimiques

Des analyses quantitatives des protéines, des enzymes antioxydants, de la proline libre ainsi que du malondialdéhyde ont été réalisées au niveau des feuilles afin d'évaluer les éventuelles variations induites par les différents niveaux de stress hydrique appliqués. Les résultats ainsi que l'analyse statistique liés aux paramètres biochimiques sont présentés dans le tableau 12.

Tableau 12: Valeurs moyennes des paramètres biochimiques chez dix génotypes de blé tendre sous différents niveaux de traitement hydrique.

TPT = Teneur en Protéines Totales foliaire (mg.g⁻¹MVF).
CAT = activité de la catalase (μmol H₂O₂.mn⁻¹.mg⁻¹de protéine).
APX = activité de l'ascorbate peroxydase (μmol d'asc oxyd.min⁻¹.mg⁻¹de protéine).
MDA = malondialdéhyde (μmol.g⁻¹MVF), proline libre (μg.g⁻¹MVS).

	TPT	CAT	APX	MDA	Proline
Génotypes (G)					
Hiddab	5,24 ^a	37,59 ^{ab}	27,74 ^a	13,91 ^{ab}	107,95 ^a
V10	5,11 ^a	35,8 ^{abc}	36,36 ^a	19,5 ^a	152,39 ^a
Ain Abid	4,26 ^a	24,68 ^d	35,63 ^a	12,83 ^b	120,26 ^a
V3	4,60 ^a	34,01 ^{bcd}	28,42 ^a	15,28 ^{ab}	99,02 ^a
V4	3,91 ^a	44,52 ^a	35,89 ^a	16,85 ^{ab}	86,69 ^a
V5	4,89 ^a	27,6 ^{bcd}	27,44 ^a	15,34 ^{ab}	120,31 ^a
V6	5,54 ^a	24,95 ^d	27,38 ^a	14,34 ^{ab}	119,49 ^a
V7	4,89 ^a	27,09 ^{cd}	30,64 ^a	11,56 ^b	126,44 ^a
V8	5,14 ^a	30,68 ^{bcd}	32,20 ^a	16,42 ^{ab}	123,95 ^a
V9	5,26 ^a	27,46 ^{cd}	29,05 ^a	19,07 ^a	110,82 ^a
Traitements hydriques (T)					
T1 (100 % de CR)	7,78 ^a	15,12 ^b	19,39 ^c	8,78 ^c	70,17 ^b
T2 (50 % de CR)	3,51 ^b	46,67 ^a	39,96 ^a	15,61 ^b	92,38 ^b
T3 (25 % de CR)	3,36 ^b	32,52 ^{ab}	33,87 ^b	22,13 ^a	187,64 ^a

T_{1,2,3} = les niveaux des traitements hydriques (100%, 50% et 25% de la capacité de rétention). Les moyennes avec la même lettre dans la même colonne, ne sont statistiquement pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference). *Significatif à P < 0,05, **Hautement significatif à P < 0,01, ***Très hautement significatif à P < 0,001, ns = non significatif, LSD_G = Least Significant Difference of genotypes, LSD_T = Least Significant Difference of treatments.

3.3.1 Teneur en protéines solubles foliaires

L'effet du stress hydrique sur la teneur foliaire en protéines totales, montre une diminution significative des protéines totales (fig. 35), elles passent de 7,78 mg.g⁻¹ MVF chez les plantes non stressées à 3,51 mg.g⁻¹ MVF pour les plantes soumises au stress hydrique T2 et à 3,36 mg.g⁻¹ MVF sous stress hydrique sévère T3, soit une réduction de 54,88 % et 56,81 % respectivement (tab. 12).

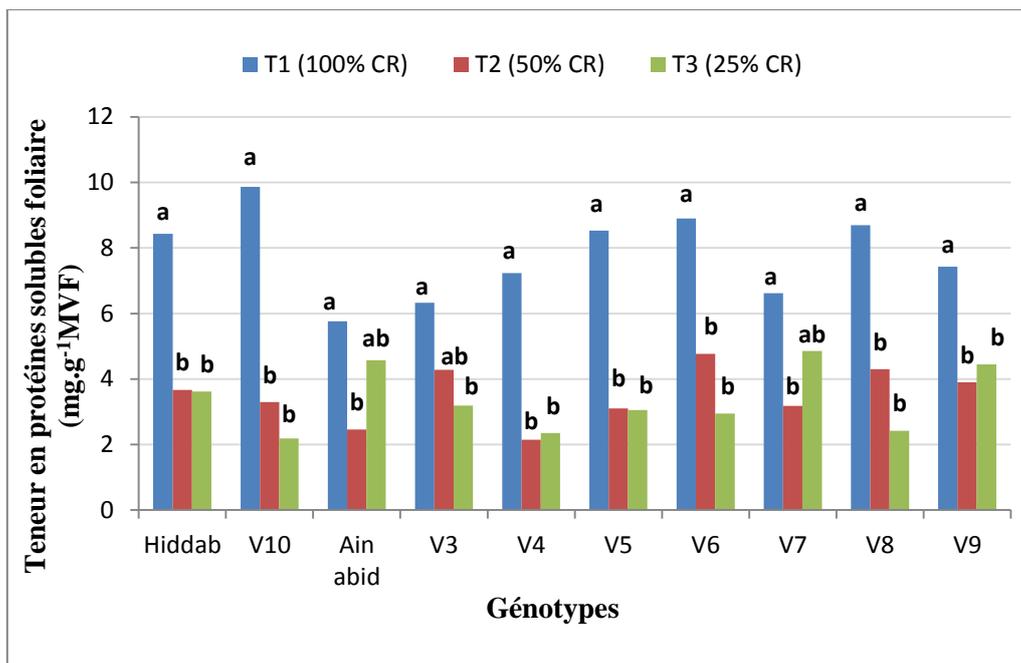


Figure 35: Teneur en protéines totales foliaires chez dix génotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3).

Pour les plantes non stressées T1, la teneur en protéines totales varie de 5,76 mg.g⁻¹ MVF chez la variété Ain Abid jusqu'à 9,86 mg.g⁻¹ MVF chez le génotype V10, alors que les autres génotypes accusent des teneurs qui fluctuent entre 6,33 à 8,90 mg.g⁻¹ MVF (fig. 35).

L'ensemble des génotypes montrent une diminution significative de la teneur en protéines totales sous stress hydrique modéré T2 (fig. 35) qui est souvent plus que la moitié des plantes témoins, à l'exception du génotype V3 qui affiche une réduction non significative (6,33 à 4,28 mg.g⁻¹ MVF), soit une baisse de -32,38 %. En effet, la plus faible teneur est enregistrée chez le génotype V4 avec 2,14 mg.g⁻¹ MVF, tandis que la teneur la plus élevée en protéines totales est enregistrée chez le génotype V6 avec 4,76 mg.g⁻¹ MVF, soit un taux de variation de 55,04 %.

En ce qui concerne l'effet du stress hydrique sévère T3, la teneur en protéines totales varie de 2,18 mg.g⁻¹MVF chez le génotype V10 à 4,85 mg.g⁻¹MVF pour le génotype V7, soit un taux de variation de 55,05 %, ce taux n'est pas très différent à celui des plantes soumises au traitement hydrique T2. En outre, pour tous les génotypes, une réduction significative en protéines totales foliaires est enregistrée sous stress hydrique sévère T3 sauf pour les deux génotypes Ain Abid et V7 qui accusent une baisse non significative avec des valeurs de 4,57 et 4,85 mg.g⁻¹MVF respectivement (fig. 35).

L'analyse de la variance confirme un effet significatif ($P < 0,05^*$) du traitement hydrique, par contre, l'effet génotype et l'interaction G x T sont non significatif au seuil de 5 % (annexe 8).

Discussion

L'analyse des plantules a montré que la faible teneur en protéines est probablement due à une réduction de la croissance des feuilles, cette diminution serait le résultat d'une réduction de la synthèse protéique, donnant naissance à des molécules de faible poids moléculaire (acides aminés) qui joueraient le rôle d'osmorégulateurs. Dans les conditions normales, les teneurs en acides aminés diminuent et ils sont destinés pour la synthèse des protéines pour le maintien de la croissance.

Dans les feuilles de blé, sous la contrainte hydrique, l'éventualité d'une inhibition de la synthèse protéique par rapport aux plantes non stressées s'explique par le non assemblage des acides aminés, qui serait dû à la défaillance des polyribosomes (Bradford et Hsiao, 1982) liée à l'altération de l'ARNm ; ce qui entraînera par conséquent la réduction de la formation des chaînes polypeptides. Elle peut être due également à l'expression ou à la répression de certains gènes qui sont sous le contrôle de l'ABA (Bray, 1993), provoquant ainsi des perturbations au niveau des systèmes enzymatiques intervenant dans la protéogénèse, ce qui induit une diminution de la teneur en protéines (Zuily-Fodil *et al.*, 1990).

La réduction du taux des protéines par rapport aux plantes témoins peut être liée également à une activation des protéases. Suite à cette activation, les hydrolysats (acides aminés et peptides) augmentent et s'accumulent et le taux de protéines diminue.

Lorsque l'intensité du stress est importante, la dégradation des protéines et l'inhibition de leurs synthèses ont lieu simultanément (Lawlor et Cornic, 2002).

3.3.2 Effet du stress hydrique sur l'activité enzymatique du système antioxydant

Chez les plantes, une surproduction du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) peut être néfaste sur les compartiments cellulaires, il est éliminé par diverses enzymes antioxydants comme l'ascorbate peroxydases et les catalases.

L'ensemble des résultats obtenus sur les activités enzymatiques montrent une augmentation des activités enzymatiques sous l'effet du traitement hydrique T2. Tandis que ces activités ont tendance à diminuer lorsque le stress hydrique est plus sévère (T3).

a) Activité de la catalase (CAT)

La catalase est une enzyme très importante qui protège la cellule contre les dommages oxydatifs en catalysant la décomposition du peroxyde d'hydrogène en eau et en oxygène.

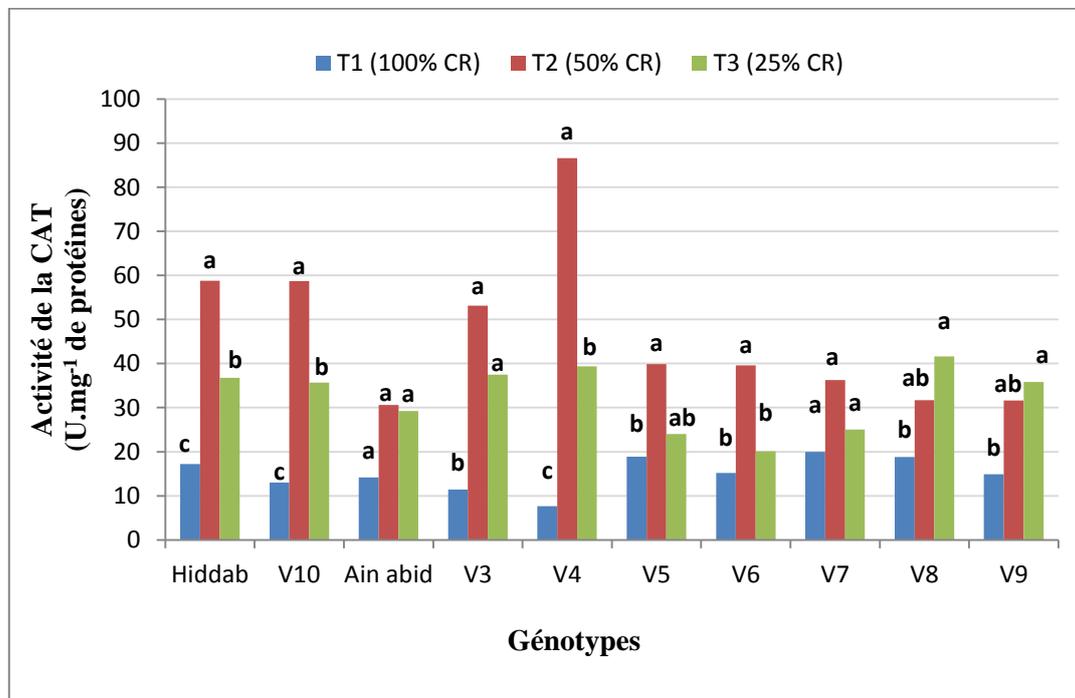


Figure 36: Activité de la catalase chez dix génotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et sous deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3).
 Dans le graphe $U = \mu molH_2O_2.mn^{-1}$.

L'activité de la catalase dans les plantes non stressées (T1) enregistre en moyenne une valeur de $15,12 U.mg^{-1}$ de protéines, cette activité augmente considérablement sous stress hydrique T2 qui atteint une valeur de $46,67 U.mg^{-1}$ de protéines, soit une augmentation de +208,6 %. Tandis que l'activité de l'enzyme est moins stimulée sous stress hydrique sévère (T3) et donne une valeur de $32,52 U.mg^{-1}$ de protéines, qui correspond à une augmentation de +115,07 % comparativement aux plantes non stressées (tab. 12).

La figure 36 montre que l'activité de la catalase chez les génotypes de blé tendre est pratiquement la même sous conditions d'irrigation optimale (T1), à l'exception du génotype V4 qui accuse une faible activité (7,62 U.mg⁻¹de protéines). Sous stress hydrique T2, l'activité de la catalase augmente significativement pour tous les génotypes. Cette augmentation est plus marquée chez le génotype V4 avec 86,57 U.mg⁻¹de protéines (fig. 36), qui correspond à +1036 % de l'activité des plantes témoins, alors que la variété Ain Abid et les génotypes V9, V7 et V8 enregistrent une augmentation qui est non significative avec +116,1%, +112,2%, +81,4% et +68,6% en comparaison avec l'activité des plantes témoins.

Sous stress hydrique sévère T3, l'activité de la catalase diminue mais reste toujours supérieure à celle des plantes non stressées. En effet, l'activité la plus faible est manifestée par le génotype V6 avec 20,09 U.mg⁻¹de protéines et celle qui est la plus élevée est enregistrée chez le génotype V8 avec 41,59 U.mg⁻¹ de protéines.

L'analyse statistique (annexe 9) montre que l'activité de la catalase est hautement différente entre les génotypes ($P < 0,01^{**}$), la différence est significative ($P < 0,05^*$) entre les traitements hydriques, avec une interaction G x T très hautement significative ($P < 0,001^{***}$).

La comparaison des moyennes entre les génotypes via le test LSD à 5 % révèle la présence de quatre groupes chevauchants (tab. 12). Le génotype V4 présente l'activité de la catalase la plus élevée avec 44,52 U.mg⁻¹de protéines. Par contre, c'est la variété Ain Abid qui accuse l'activité la plus faible avec 24,95 U.mg⁻¹de protéines.

Pour les traitements hydriques, la comparaison des moyennes par le test LSD au seuil de 5 % montre l'existence de deux groupes chevauchants (tab 12), dont l'activité de la catalase est maximale au niveau du traitement hydrique T2 avec 46,67 U.mg⁻¹protéines et celle la plus faible est enregistrée au niveau du traitement hydrique T1 avec 15,12 U.mg⁻¹de protéines.

b) Activité de l'ascorbate peroxydase totale (APX)

L'ascorbate peroxydase est une enzyme qui catalyse la réduction du peroxyde d'hydrogène en présence de l'ascorbate.

Nos résultats indiquent une augmentation significative de l'activité enzymatique de l'ascorbate peroxydase totale sous stress hydrique. Toutefois, cette activité est moins stimulée sous stress hydrique sévère mais elle reste significativement élevée par rapport aux plantes témoins (tab 12). L'activité de l'APX passe de 19,39 U.mg⁻¹de protéines chez les plantes non stressées à 39,96 U.mg⁻¹de protéines sous stress hydrique T2 et à 33,87 U.mg⁻¹de protéines

sous la contrainte sévère T3, soit une augmentation de +106,08 % et +74,67 % respectivement par rapport aux plantes non stressées.

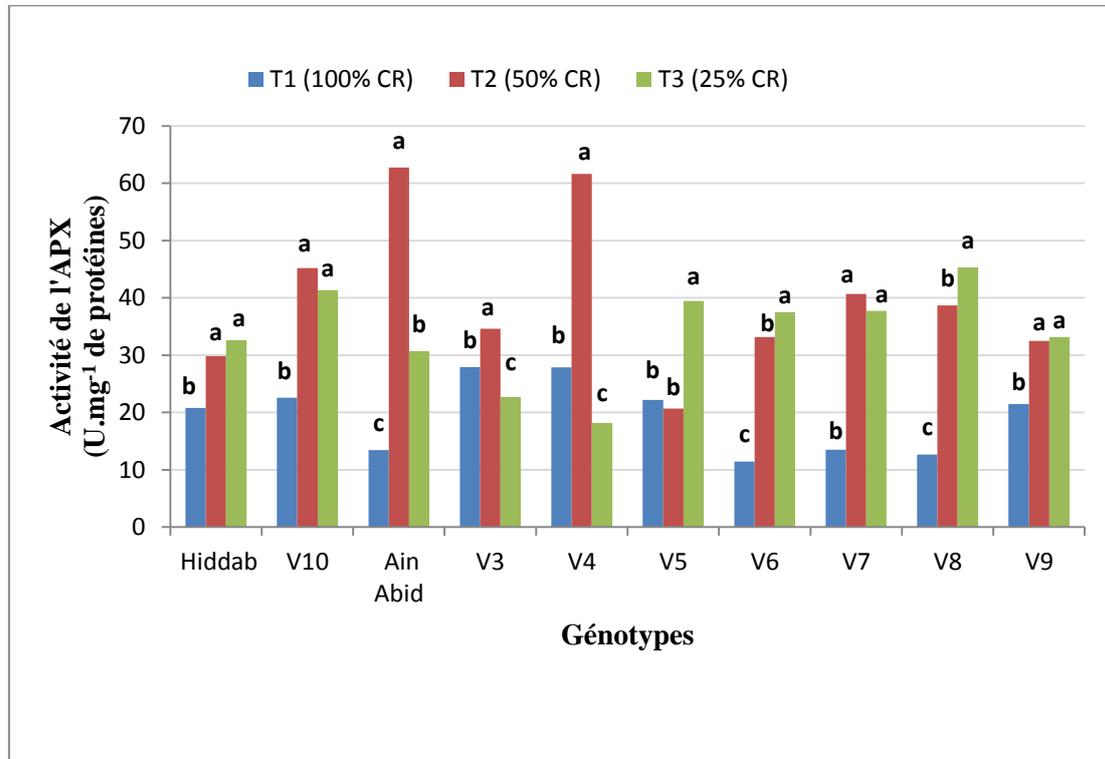


Figure 37: Activité enzymatique de l'ascorbate peroxydase des dix génotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et sous deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3). Dans le graphe $U = \mu\text{mol d'ascorbate oxydé.mn}^{-1}$.

Sous conditions non stressante T1, le génotype V3 montre l'activité enzymatique de l'APX la plus élevée avec 27,95 U.mg⁻¹deprotéines suivi de près par V4 avec 27,85 U.mg⁻¹de protéines, alors que le génotype V6 enregistre l'activité la plus faible, soit 11,46 U.mg⁻¹de protéines (fig. 37). L'activité de l'APX pour tous les génotypes augmente significativement au niveau du traitement hydrique T2, cette augmentation est presque trois fois chez la variété Ain Abid et le génotype V4 avec 62,72 et 61,62 U.mg⁻¹de protéines respectivement, soit une augmentation de +366,31 % et +121,25 % respectivement. Cependant, seul le génotype V5 montre une diminution non significative de l'activité enzymatique de l'APX qui enregistre une valeur de 20,7 U.mg⁻¹de protéines ce qui correspond à une diminution de -6,58 % en comparaison aux plantes non stressées. L'augmentation de l'intensité du stress hydrique au niveau du traitement T3 a résultée une baisse de l'effcience de l'enzyme chez la plupart des génotypes ; elle est plus significative pour les génotypes V3 et V4 avec un taux de réduction de -18,74 % et -34,72 % respectivement par comparaison aux plantes non stressées.

L'analyse de la variance (annexe 10) montre une différence non significative entre les génotypes. Cependant, l'effet traitement hydrique est très hautement significatif ($P < 0,001^{***}$) ainsi que l'interaction G x T est hautement significative ($P < 0,01^{**}$).

La comparaison des moyennes pour le facteur traitement hydrique au seuil de 5 %, montre la présence de trois groupes homogènes distincts (tab. 12). Le groupe (a) représente une activité maximale de l'APX au sein du traitement hydrique T2 avec une moyenne de $39,96 \text{ U.mg}^{-1}$ de protéines. Tandis que l'activité de l'APX la plus faible est marquée par le groupe (c) au sein du traitement hydrique T3 avec une moyenne de $19,39 \text{ U.mg}^{-1}$ de protéines.

Discussion

Nos résultats indiquent que le stress hydrique induit l'augmentation de l'activité des enzymes antioxydantes telles que la catalase et l'ascorbate peroxydase totale. Ces activités sont plus élevées chez les plantes ayant subi le traitement hydrique T2 comparativement aux autres traitements hydriques T1 et T3.

Les espèces réactives de l'oxygène (ERO) sont des produits inévitables des réactions métaboliques telles que la respiration et la photosynthèse chez les plantes. La production d'espèces réactives de l'oxygène augmente sous stress. Une surproduction ERO peut causer des dommages aux acides nucléiques, aux protéines et aux lipides et augmenter la perméabilité des cellules, causant ainsi des dommages cellulaires (Gill et Tuteja, 2010).

L'incapacité des plantes à dégrader les ERO peut entraîner leur mort. Les enzymes antioxydantes telles que la catalase (CAT) et l'ascorbate peroxydase (APX) éliminent le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), diminuant ainsi les niveaux d'ERO dans les cellules végétales (Atia *et al.*, 2006; Ahmed *et al.*, 2012).

L'activité de la CAT et l'APX dans la majorité des génotypes étudiés a augmenté sous stress hydrique T2, à l'exception du génotype V5 qui présente une diminution de l'activité de l'APX en comparaison aux plantes témoins, cela pourrait être expliqué par le fait que l'activité de la catalase a contrebalancé celle de l'APX au niveau de ce traitement hydrique ou encore c'est dû à l'épuisement de l'ascorbate qui peut être la cause directe de la chute de l'activité de l'APX pour ce génotype, puisque l'APX utilise l'ascorbate pour sa régénération et elle dépend principalement du cycle ascorbate-glutathion. D'après Arbona *et al.* (2007), une bonne coordination peut exister entre la CAT et l'APX.

L'accroissement de la sévérité du stress hydrique en traitement T3 diminue l'activité de la CAT et APX, cela s'expliquerait par une forte déshydratation de la cellule la rendant incapable de synthétiser certaines protéines à l'image des enzymes telles que la catalase et l'ascorbate peroxydase (Berova *et al.*, 2002). En outre, une surproduction du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) peut endommager l'activité de ces enzymes. Cette hypothèse est consolidée par les travaux de Feierabend *et al.*, (1992); Luna *et al.* (1994) et Mashoudi *et al.* (1997) qui ont également attribué l'inhibition de l'activité de la catalase à la forte concentration du H_2O_2 détectée dans les plantes en conditions de stress. La réponse de la cellule au stress oxydatif est modulée en fonction de la concentration en ERO. Une forte dose d'ERO induit la mort cellulaire, une faible dose permet la mise en place d'enzymes antioxydants (Vranova *et al.*, 2002).

Ainsi, nos résultats révèlent, sous une contrainte hydrique modérée T2, que c'est le génotype V4 qui montre une meilleure détoxification de la plante du peroxyde d'hydrogène vu l'augmentation accrue de l'activité de la CAT et APX qui est environ 12 fois et 2 fois respectivement plus élevée que chez les plantes non stressées. Tandis que sous la contrainte hydrique sévère T3, c'est le génotype V8 qui a exprimé environ 2 fois plus d'activité de la CAT et 3 fois plus celle de l'APX en comparaison aux plantes témoins.

D'autre part, nos résultats statistiques confirment la présence d'interaction significative génotype x traitement pour l'activité des deux enzymes CAT et APX (tab. 12), suggérant ainsi que la performance des génotypes à détoxifier la plante du H_2O_2 n'est pas la même d'un traitement hydrique à l'autre. Et par conséquent, l'ordre de classement des génotypes en termes d'efficacité de l'enzyme est significativement différent entre les niveaux hydriques étudiés.

De ce fait, il ressort qu'au sein de notre variabilité étudiée, le génotype V4 est un marqueur phénotypique d'une activité élevée de la catalase et l'ascorbate peroxydase sous stress hydrique modéré. Par contre, le génotype V8 est un marqueur d'une activité élevée de la catalase et l'ascorbate peroxydase pour un stress hydrique sévère.

3.3.3 Peroxydation des lipides membranaires (MDA)

Le niveau de peroxydation des lipides dans les feuilles des plantes soumises au stress hydrique et celles non stressées a été déterminé en utilisant l'acide thiobarbiturique (TBA). Cette analyse permet de quantifier le malondialdéhyde (MDA) en tant que produit final du processus de peroxydation lipidique (Kotchoni *et al.* 2006 ; YunSheng *et al.* 2013). Le MDA

est utilisé comme biomarqueur pour évaluer le stress oxydatif. Le dosage du MDA renseigne sur l'état d'altération de l'intégrité des membranes cellulaires.

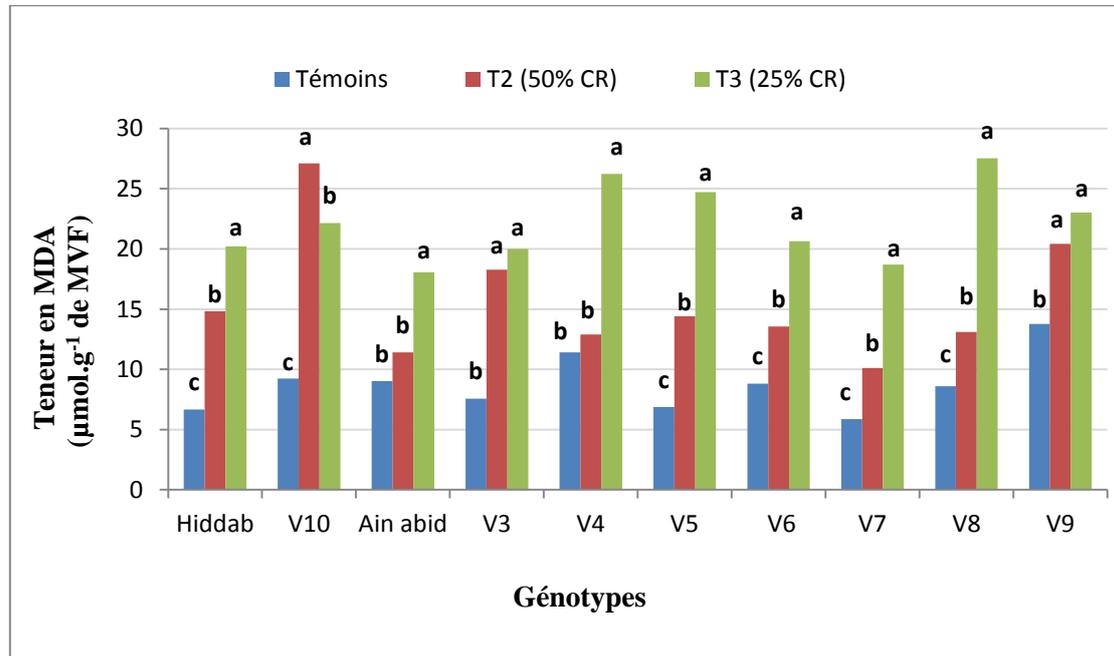


Figure 38: Teneur en malondialdéhyde (MDA) chez dix génotypes de blé tendre sous irrigation optimale (T1) et deux niveaux de stress hydrique (T2 et T3).

Au niveau du traitement T1, la teneur moyenne des plantes en MDA est de $8,78 \mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVf}$. Cette teneur augmente de manière significative chez les plantes soumises au stress hydrique modéré (T2) pour atteindre $15,61 \mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVf}$, soit +77,79 % d'augmentation. En augmentant la sévérité du stress hydrique en traitement T3, cette teneur subit une forte augmentation atteignant ainsi une valeur de $22,13 \mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVf}$, soit +152,05 % d'augmentation par rapport aux plantes témoins (tab. 12).

Tous les génotypes manifestent des augmentations significatives de la teneur en MDA sous stress hydrique modéré (T2) à l'exception des génotypes V4 et Ain Abid qui enregistrent des taux d'augmentation non significatifs de l'ordre de +13,15 % et +26,24 % respectivement, à savoir que le taux d'augmentation le plus élevé est de +192,97 % enregistré chez le génotype V10 (fig. 38).

La sévérité du stress hydrique en traitement T3 provoque une augmentation importante et significative de la teneur en MDA pour tous les génotypes, la plus haute augmentation est enregistrée par le génotype V8 ($8,60$ à $27,53 \mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVf}$), soit +220,11 % d'augmentation.

Indépendamment des traitements hydriques, le génotype V7 suivi de près par la variété Ain Abid, enregistrent les teneurs en malondialdéhyde les plus faibles avec 11,56 et 12,83 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVF}$ (tab. 12).

L'analyse de la variance révèle un effet génotype significatif ($P < 0,05^*$) et hautement significatif ($P < 0,01^{**}$) entre les traitements hydriques. Par contre, l'effet interaction G x T est non significatif (annexe 11).

La comparaison des moyennes entre génotypes par le test LSD à 5%, classe les génotypes en deux groupes chevauchants (tab. 12). Le groupe (a) dont l'accumulation du malondialdéhyde est la plus élevée est représenté par le génotype V10 et V9 avec 19,5 et 19,07 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVF}$ respectivement. Le groupe (b) représente les génotypes avec la plus faible teneur en malondialdéhyde et correspond aux V7 et Ain Abid dont les teneurs en MDA sont 11,56 et 12,83 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVF}$ respectivement.

Concernant le facteur traitement hydrique, le test LSD à 5 % classe les traitements en trois groupes homogènes distincts (tab. 12). Le groupe (a) reflète le traitement T3 où la teneur des génotypes en MDA est maximale avec en moyenne 22,13 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVF}$. A l'opposé, le groupe (c) désigne le niveau hydrique T1 dont l'ensemble des génotypes accusent la plus faible teneur en MDA avec 8,78 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVF}$.

Discussion

La peroxydation des lipides est considérée comme un marqueur de tolérance au stress chez les plantes, car elle nous renseigne sur le niveau de dommage des membranes. La quantité de MDA qui est produite suite à une oxydation des acides gras polyinsaturés est un indicateur important d'une peroxydation des lipides. Les plantes dont la teneur en malondialdéhyde est faible sont tolérantes au stress. Plusieurs travaux sur différentes plantes ont montré des résultats similaires avec les nôtres. Sairam et Srivastava (2001) ont trouvé que les variétés tolérantes de blé avaient un niveau faible de peroxydation des lipides en comparaison aux variétés sensibles. Wu *et al.* (2012) ont observé une forte accumulation du MDA chez les plantes de blé exposées deux jours à la sécheresse. Similairement, sous stress salin, la teneur en MDA a été trouvée élevée chez une variété de riz sensible (Demiral et Türkan, 2005), et chez le Maïs (Valentovic *et al.*, 2006 ; Hamada Abdelgawad *et al.*, 2016).

Cependant, nos résultats ont montré une activité élevée de la CAT et APX chez les génotypes V4 et Ain Abid qui est concomitante à une augmentation non significative en MDA sous

stress hydrique modéré T2 (fig. 38). Par ailleurs, un taux élevé de MDA a été déterminé chez les plantes ayant une faible activité de la CAT et inversement. L'effet protecteur des enzymes pour éviter la peroxydation des lipides a été observé chez plusieurs cultures sous des conditions de stress (Gondim *et al.*, 2012).

Les enzymes antioxydantes telles que la catalase (CAT) et l'ascorbate peroxydase (APX) ont un rôle impératif comme barrière de défense pour la plantes contre les effets délétères des espèces réactives d'oxygène (Mittler, 2002). En outre, nos résultats ont montré qu'indépendamment des traitements hydriques, le génotype V7 présente un faible niveau de peroxydation des lipides comparé aux autres génotypes, avec une teneur moyenne en MDA de $11,56 \mu\text{mol.g}^{-1}\text{MVF}$ (tab. 12). Parallèlement, ce génotype possède une activité enzymatique modérée de la CAT et APX. Joseph et Jini (2011) ont rapporté que dans certains cas et en condition de stress, l'activité de la CAT se trouve réduite pour stimuler la synthèse d'autres enzymes (cas de génotype tolérant).

Cependant, dans cette étude les génotypes tolérants comme V4 et V7 semble présenter une faible production du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) dans leurs tissus attestée par une faible accumulation du MDA comparé aux génotypes sensibles tels que V9. Binott *et al.* (2017) ont trouvé que la plupart des variétés tolérantes possèdent une teneur faible en MDA en comparaison aux variétés sensibles.

3.3.4 Teneur en proline libre foliaire

La proline n'est pas seulement un des acides aminés essentiels, mais elle est considérée aussi comme un antioxydant non enzymatique impliquée dans la réponse aux différents stress environnementaux et proposée comme molécule régulatrice ou signale qui peut activer multiples réponses physiologiques et moléculaires (Ashraf et Foolad, 2007; Song *et al.*, 2007). Les résultats illustrés par la figure 39 montrent une augmentation accentuée de la proline qui est proportionnelle à la sévérité du stress hydrique.

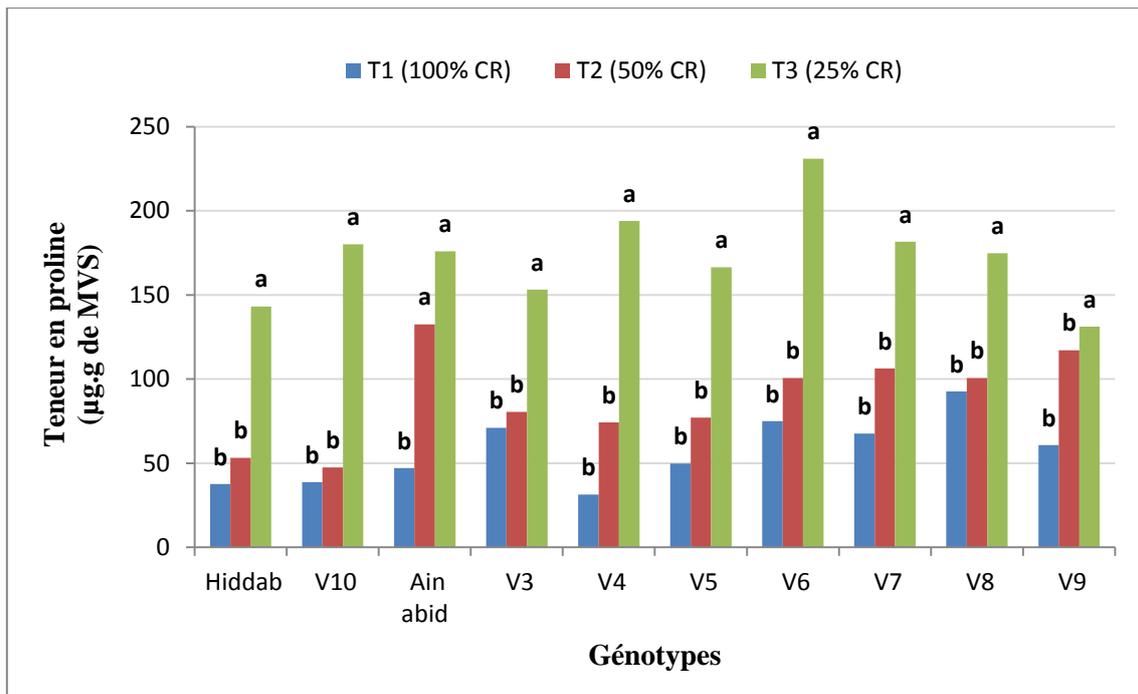


Figure 39: Teneur en proline libre chez dix génotypes de blé tendre soumis à trois niveaux de traitement hydrique.

Nos résultats révèlent une augmentation de la teneur en proline libre sous les deux niveaux de stress hydrique appliqué. Toutefois, cette augmentation est significative pour la contrainte hydrique sévère T3. La teneur en proline libre passe de 70,17 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$ chez les plantes non stressées à 92,32 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$ sous stress hydrique T2 et à 187,64 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$ sous la contrainte sévère T3, soit une augmentation de +31,56 % et +167,40 % respectivement par rapport aux plantes non stressées (tab. 12).

La teneur en proline chez les plantes non stressées oscille entre 31,49 à 92,70 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$ chez les génotypes V4 et V8 respectivement. Lors du traitement hydrique T2, une augmentation non significative des teneurs en proline a été observée chez tous les génotypes, à l'exception de la variété Ain Abid qui accuse une augmentation significative (47,15 à 132,54 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$) au niveau du traitement hydrique T2 (fig. 39), soit environ 3 fois plus par rapport au témoin.

Cependant, sous la contrainte hydrique sévère T3, la teneur en proline augmente significativement, presque 2 à 6 fois plus élevée. La plus faible augmentation est enregistrée chez le génotype V9 (60,8 à 131 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$), soit 2 fois plus que le témoin. Alors que la plus

forte augmentation est enregistrée chez le génotype V4 (31,49 à 194,11 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$), soit 6 fois plus que le témoin.

L'analyse de la variance montre une différence significative au seuil 5% entre les différents traitements hydriques imposés. Par contre, l'effet génotype ainsi que l'interaction des deux facteurs G x T sont non significatif (annexe 12)

Le test LSD au seuil 5% classe le facteur traitement hydrique en deux groupes homogènes distincts (tab. 12). Le groupe (a) correspond au traitement hydrique T3 avec une accumulation de la proline la plus élevée avec 187,64 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$, soit +167,40 % en comparaison aux plantes non stressées. Le groupe (b) correspond à la fois aux traitements T1 et T2 avec une teneur en proline de 70,17 et 92,38 $\mu\text{g.g}^{-1}\text{MVS}$ respectivement.

Discussion

L'effet du stress hydrique conduit à une forte accumulation de la proline dans les tissus foliaires des végétaux, généralement interprétée comme une réponse adaptative (Roitsch, 1999 ; Korn *et al.*, 2008). La proline joue un rôle de soluté compatible intervenant dans la stabilisation des protéines et des membranes (Delauney et Verma, 1993; Khosravinejad *et al.*, 2009). Son rôle est crucial dans l'osmorégulation et l'osmotolérance (Szabados et Savouré, 2009). L'augmentation de la concentration en proline libre sous l'effet du stress hydrique a été observée chez plusieurs espèces comme le Maïs (Meeta *et al.*, 2013) et le blé tendre (Ji *et al.*, 2014). Handa *et al.* (1986) suggèrent que le niveau d'accumulation de la proline ne dépend pas seulement du potentiel osmotique et de la perte de turgescence de la plante, mais aussi du niveau d'adaptation de celle-ci.

Plusieurs auteurs ont montré qu'en conditions de stress, l'accumulation de la proline est corrélée à l'activation des enzymes impliquées dans sa biosynthèse, la P5CS : pyrroline-5-carboxylate synthétase (Misra et Gupta, 2005 ; Jaleel et Azooz, 2009 ; Yang *et al.*, 2009 ; Kubala *et al.*, 2015), ainsi qu'à l'inhibition de la proline oxydase ou proline déshydrogénase (ProDH) qui est impliquées dans le catabolisme de cet acide aminé (Kumar *et al.*, 2003 ; Misra et Gupta, 2005 ; Kubala *et al.*, 2015).

4- Conclusion partielle

L'eau est le premier facteur limitant la production agricole. Devant la limitation des ressources hydriques, la conduite rationnelle de l'irrigation et la sélection de variétés tolérantes à la sécheresse s'imposent à l'heure actuelle, surtout dans les zones semi-arides qui sont souvent pénalisées par de faibles précipitations.

Les objectifs qui ont été assignés à cette première partie sont : l'étude des réponses du blé tendre au stress hydrique de différentes intensités à travers la mesure de la discrimination isotopique du carbone et d'autres paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques.

A l'issue des résultats obtenus il ressort que :

- ✓ Le stress hydrique engendre une réduction de la croissance des plantes de blé tendre qui se manifeste à l'échelle de la plante entière par la réduction de l'allongement de la tige, de l'expansion foliaire et par une réduction importante en biomasse aérienne. L'effet néfaste du stress hydrique sur la croissance est également traduit à l'échelle cellulaire par de multiples perturbations des fonctions physiologiques, biochimiques et métaboliques de la plante.
- ✓ A travers la mesure de la teneur relative en eau (TRE), nous constatons une modification du statut hydrique des plantes en fonction de la sévérité du stress hydrique imposé, induisant en conséquence la perte de la turgescence cellulaire nécessaire à la croissance et au développement de la plante.
- ✓ Chute de la photosynthèse sous l'effet d'un stress hydrique prolongé qui se traduit par : i) diminution de la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$). ii) réduction de la teneur en chlorophylle totale. iii) abaissement de l'efficacité du photosystème II (PSII) suite à la réduction du rendement quantique (QY).
- ✓ L'augmentation ou le prolongement de la durée du stress hydrique induit un stress oxydatif qui se traduit par une surproduction des espèces réactives d'oxygène (O_2^- , H_2O_2 ...etc.) et provoque par la suite une accumulation importante de malondialdéhyde (MDA), marqueur de la peroxydation des lipides dans les feuilles et traduisant ainsi une altération de l'intégrité membranaire, donc une modification de la perméabilité.

Les plantes pour faire face aux différents effets néfastes du stress développent des mécanismes qui leur permettent une tolérance à leur environnement stressant.

- ✓ Le système antioxydant enzymatique tel que la catalase (CAT) et l'ascorbate peroxydase (APX) a montré une modification considérable dans leurs activités après que les plantes aient été soumises au stress abiotique (stress hydrique). Ces enzymes permettent d'atténuer l'effet indésirable des formes d'oxygènes réactives produites suite à un stress abiotique, en évitant leur accumulation qui serait à l'origine des dommages cellulaires irréversibles.

- ✓ L'accumulation de substances à faible poids moléculaires telle que la proline, n'est qu'un phénomène de tolérance à la contrainte hydrique. Ce métabolite est l'un des osmolytes intervenant non seulement dans l'osmo-ajustement et l'osmoprotection, mais aussi comme un antioxydant non enzymatique important impliqué dans la réponse à divers stress environnementaux. Ainsi, l'augmentation de la teneur en proline dans le cytosol des plantes de blé tendre laisse supposer que cet acide aminé a pour rôle de lutter contre les espèces réactives d'oxygène en empêchant leur apparition ou de les détruire une fois apparues dans le but d'éviter ou de limiter leurs effets néfastes.

D'autre part, il ressort de nos résultats aussi les conclusions suivantes :

Au sein du pool génétique (variabilité) étudié, chaque groupe de génotypes est caractérisé par des mécanismes adaptatifs potentiels propres à lui qui sont développés sous stress hydrique :

Pour un statut hydrique de **62.01 %** (moyenne du traitement T2), nous avons identifié les génotypes les plus adaptés sous stress, ainsi :

- Le génotype **V4** est un marqueur d'une activité élevée pour les enzymes antioxydants catalase (CAT) et l'ascorbate peroxydase (APX).
- Sous stress hydrique, le génotype **V7** préserve son intégrité membranaire mieux que les autres génotypes, vu sa faible teneur en MDA.
- Les génotypes **V3** et **V9** se distinguent par une discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) faible sous stress hydrique reflétant ainsi une mesure intégrative pour un WUE (water use efficiency) amélioré, puisque $\Delta^{13}\text{C}$ faible sous stress hydrique est corrélé

négativement avec WUE et positivement avec l'Efficient de transpiration (ET) et par conséquent **V3** et **V9** sont efficient en utilisation de l'eau.

- Les génotypes **V3** et **V5** développent des mécanismes préventifs, ceci par la dissipation d'énergie en excès sous forme de chaleur ce qui témoigne d'une efficacité élevée en PSII au sein de ces lignées, ainsi que le maintien d'un statut hydrique favorable sous la contrainte hydrique.

La recherche des gènes candidats qui codent pour la tolérance à la sécheresse et leurs insertions dans les variétés à haut rendement grâce à des croisements interspécifiques est parmi les objectifs qui sont assignés dans les programmes d'amélioration afin d'anticiper et faire face aux effets imprévisibles des changements climatiques. Ainsi, les traits morpho-physiologiques et biochimiques peuvent être considérés comme outils d'aide à la sélection, ils sont moins chers et évaluent rapidement la réponse d'un germoplasme à la tolérance au stress hydrique comparativement aux marqueurs moléculaires.

Chapitre III

**Evaluation agronomique et performances
des géotypes de blé tendre sous
conditions agro-climatiques contrastées.**

Chapitre III : Evaluation agronomique et performance des géotypes de blé tendre dans deux localités.

1- Introduction

Le blé tendre est une espèce végétale largement cultivées par l'homme et est considérée comme la troisième céréale importante dans le monde après le maïs et le riz (FAOSTAT, 2018). C'est une céréale à paille exploitée surtout pour son grain riche en amidon, de valeur énergétique élevée. Elle sert en premier lieu à l'alimentation humaine (Ullrich, 2011).

Plus de 50% de la superficie du pays reçoit moins de 250 mm de pluies par année. La faiblesse des précipitations est plus marquée à l'Ouest et au Sud du pays où l'on trouve des régions qui reçoivent moins de 200 mm de précipitations (Bouthiba, 1996 *in* Meziani, 2016). L'impact de la sécheresse durant la phase reproductive des céréales a suscité beaucoup d'études. Les sélectionneurs confrontés à ce problème s'appuient principalement, jusqu'à maintenant, sur les performances agronomiques (rendement en grains), tandis qu'il est difficile d'identifier et de caractériser un géotype à travers l'observation d'un caractère aussi complexe tel que le rendement. Ainsi, la recherche de variétés tolérantes au stress et adaptées au changement climatique devient un important objectif pour les sélectionneurs (Benmahammed *et al.*, 2003). La diversité, basée sur les caractères morphologiques et l'information généalogique, a été adoptée dans de nombreux programmes d'amélioration pour créer la variabilité nécessaire à la sélection. En effet, le rendement en grains est la résultante de l'interaction entre un nombre de traits tels que le nombre de talles, le nombre de grains par épi, le poids de 1000 grains, la hauteur des plantes et l'indice de récolte (Abdellaoui, 2007 ; Ceccarelli *et al.*, 2011, Ben Naceur, 2012).

En vue de limiter les fluctuations du rendement liées à la variabilité environnementale, de nombreux chercheurs se sont donc attachés à étudier les caractères phénologiques et morpho-physiologiques, liés au rendement, en conditions de déficit hydrique (Jouve, 1984 ; Turner, 1986 ; Acevedo, 1987 ; Blum, 1988 ; Monneveux, 1991 ; Belhassen et Monneveux, 1995 ; Monneveux et This, 1997).

La stabilité du rendement est un critère important pour le développement de cultivars destinés à des milieux à pluviométrie variable (Brancourt-Hulmel, 2000). Afin de concilier la performance du rendement et la stabilité, il faut utiliser un matériel végétal adapté, en optant

pour les caractères qui sont fortement corrélés avec ces deux caractéristiques (Richards *et al.*, 2002). La sélection multi-sites et multi-années est plus efficace pour identifier les géotypes performants et stables et qui montrent une large adaptation à la variation environnementale (Kirigwi *et al.*, 2004).

Les agriculteurs préfèrent adopter des variétés qui se distinguent par la régularité et avec un haut rendement. La sélection de géotypes stables et à haut potentiel de rendement est compliquée par la présence de l'interaction géotype x environnement, par la faible héritabilité du rendement en grains et par l'absence de stratégie de sélection pour la résistance aux stress abiotiques (Bouzerzour et Dekhili, 1995 ; Kirigwi *et al.*, 2004).

L'objectif de notre travail est l'évaluation de dix géotypes de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) au champ, en se basant sur les caractères phéno-morphologiques, le rendement et ses composantes au niveau du site ITGC Oued Smar durant deux campagnes successives (2015/2016 et 2016/2017), seule la variable rendement en grains a été analysée dans deux environnements contrastés le premier situé à Alger (Oued Smar, zone subhumide) et le second à Constantine (El Khroub, zone semi-aride) dans le but de sélectionner les géotypes les plus productifs par localité et ceux qui sont adaptés à la variation spatio-temporelle.

2- Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal et localisation des sites expérimentaux

Dix génotypes de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) issus du programme national d'amélioration des blés (INRAA-ITGC) ont été évalués au champ dans deux sites durant deux campagnes successives 2015 / 2016 et 2016 / 2017. Deux génotypes locaux sont utilisés comme témoins Hiddab et Ain Abid qui sont fournis par l'institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA). Tandis que les huit autres génotypes sont des lignées avancées en génération (F8), en provenance du CIMMYT (Mexique) et fournis par l'Institut Technique des Grandes Cultures (ITGC).

Tableau 13: Liste des génotypes de blé tendre et leurs origines.

Code	Origine	Variétés / Pédigrée
V1	CIMMYT	Hiddab (HD1220/3* Kel/Mal CM)
V2	ESPAGNE	Ain Abid
V3	CIMMYT	KINGBIRD#1//INQALAB91*2/TUKURU
V4	CIMMYT	ROLFO*2/KACHU#1
V5	CIMMYT	HEILO//SUNCO/2*PASTOR
V6	CIMMYT	ROLF07*2/5/FCT/3/GOV/AZ//MUS/4/DOVE/BUC
V7	CIMMYT	VORB/SOKOLL
V8	CIMMYT	MEX94.27.1.20/3/SOKOLL//ATTILA/3*BCN
V9	CIMMYT	PRL/2*PASTOR*2//FH6-1-7
V10	CIMMYT	BAV92//IRENA/KAUS/3/HUITES/4/GONDO/TNMU/5/BAV92//IRENA

Deux sites agro-climatiques contrastés ont été retenus pour mettre en place les essais au cours de deux années d'étude successives. Ces sites sont représentés par la station ITGC d'El Khroub (Constantine, Est de l'Algérie), zone semi-aride des plaines telliennes avec une altitude de 713 m et une pluviométrie moyenne comprise entre 350 et 500 mm / année, cette zone est caractérisée par une distribution irrégulière des précipitations. Le deuxième site correspond à la station ITGC de Oued Smar (Alger, Centre-Nord de l'Algérie), zone subhumide avec une altitude de 24 m et une pluviométrie moyenne qui peut être supérieure à 600 mm / année, les précipitations sont relativement bien distribuées.

Quoique ces deux sites ne couvrent pas la variabilité de l'ensemble des environnements dans lesquels la production du blé tendre est pratiquée, néanmoins, ils ont été toujours utilisés pour l'évaluation comparative de rendement des céréales (Meziani *et al.*, 2011).

2.2 Dispositif expérimental et déroulement des essais

Pour chaque site expérimental, le même dispositif a été adopté : blocs complètement randomisés à trois répétitions avec comme facteur les génotypes. Les dimensions de la parcelle élémentaire sont de 1,2 m de largeur et 5 m de longueur avec six rangs de 20 cm d'écartement. Le semis a été réalisé le 10 décembre 2015 pour la 1^{ère} campagne 2015 / 2016 et le 19 décembre 2016 pour la 2^{ème} campagne 2016 / 2017. La densité de semis appliquée est de 300 graines / m².

Juste avant le semis, un engrais de fond de type MAP à raison de 1,5 q.ha⁻¹ a été appliqué. Les essais ont été fertilisés via l'urée 46 % fractionné en deux apports de 1 q.ha⁻¹, le premier est apporté à la levée de la culture, tandis que le second apport est appliqué au stade tallage. Les mauvaises herbes ont été contrôlées chimiquement avec Mustang (association 2,4 D + florasulam), à raison de 0,6 L.ha⁻¹ ce dernier est un herbicide sélectif anti-dicotylédon il a été appliqué en post semis et post levée de la culture.

2.3 Conditions climatiques

Concernant le site Oued Smar, la quantité de pluie entre les deux campagnes est variable avec un écart de 31 mm en défaveur de la 2^{ème} campagne 2016/2017. Au cours de la 1^{ère} campagne, 43,3 % des précipitations ont eu lieu durant la période végétative (Décembre, Janvier, Février), alors que plus de 81,9 % des précipitations se sont produites à la même période durant la 2^{ème} campagne 2016/2017, ainsi une bonne levée notamment un tallage bien développé a marqué cette période de croissance durant la 2^{ème} campagne.

Une comparaison inter mensuelle nous révèle des fluctuations de quantités de pluie qui varient selon les mois (tab. 14), mais en moyenne, elles sont en faveur de la 1^{ère} campagne.

Tableau 14: Pluviométrie (P) et températures (T°) moyennes mensuelles pour le site Oued Smar durant les deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.

	Campagne 2015 /2016		Campagne 2016 /2017		Ecart	
	P (mm)	T° (°C)	P (mm)	T° (°C)	P (mm)	T° (°C)
Septembre	12,4	24	2,8	23,9	-9,6	-0,10
Octobre	91,6	20,6	11,2	21,9	-80,4	1,30
Novembre	92,4	14,7	62,8	16,6	-29,6	1,90
Décembre	4,4	12,3	101,4	13,4	97,0	1,10
Janvier	25,8	13,3	244,6	10,1	218,8	-3,20
Février	122,4	13,3	15,2	13,6	-107,2	0,30
Mars	111,8	13,1	53,8	14,6	-58,0	1,50
Avril	43,4	16,2	19	16,3	-24,4	0,10
Mai	42,4	18,9	4,6	20,3	-37,8	1,40
Juin	2	22,8	2,2	24,6	0,2	1,80
Total	548,6		517,6			
Moyenne		16,92		17,53		
Ecart	P (mm)	-31,00				
	T° (C°)	0,61				

Pour le site d'El-Khroub, le cumul annuel des précipitations durant la campagne 2015/2016 a été de 358 mm contre 236,4 mm en 2^{ème} campagne 2016/2017 soit un taux de décroissement de -33,96 % qui correspond en précipitations à -121,6 mm. Cet écart négatif entre les deux campagnes est considérable et ne permet pas un développement normal des céréales surtout en 2^{ème} campagne.

Mensuellement, hormis le mois de janvier et février où on note un excédent en 2^{ème} campagne de 46 et 17 mm respectivement, pour tous les autres mois, on signale un déficit hydrique durant la 2^{ème} campagne 2016/2017. Un déficit hydrique a régné en 2^{ème} campagne durant le mois de Mars, Avril et Mai avec des précipitations très faibles de l'ordre 4,2 mm, 25,2 mm et 5 mm respectivement, c'est-à-dire durant la période du pallier hydrique où les besoins en eau de la plante sont les plus élevés. Cependant, la campagne 2015/2016 est significativement favorable par rapport à la 2^{ème} campagne 2016/2017.

Tableau 15: Pluviométrie (P) et températures (T°) moyennes mensuelles pour le site El-Khroub durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017

	Campagne 2015 /2016		Campagne 2016 /2017		Ecart	
	P (mm)	T° (°C)	P (mm)	T° (°C)	P (mm)	T° (°C)
Sept	22	22,1	8	20,8	-14,0	-1,3
Oct	48	18	20	19,2	-28,0	1,2
Nov	41	11,9	31	12,2	-10,0	0,3
Déc	27	9	8	9,4	-19,0	0,4
Janv	43	9,7	89	5,4	46,0	-4,3
Fév	16	9,8	33	9,4	17,0	-0,4
Mars	62	10,2	4,2	11,76	-57,8	1,6
Avril	45	15,2	25,2	15,04	-19,8	-0,2
Mai	44	18,1	5	19,36	-39,0	1,3
Juin	10	23	13	20,1	3,0	-2,9
Total	358		236,4			
Moyenne		14,70		14,27		
Ecart	P (mm)	-121,60				
	T° (C°)	-0,43				

2.4 Caractères mesurés

Plusieurs caractères ont été mesurés par expérimentation, concernant l'étude de la variabilité phénotypique et agronomique ont été analysés et discutés pour les deux campagnes dans un seul site (Oued Smar). Seul le rendement grains a été analysé et discuté pour l'étude de l'interaction génotype x environnement (IGE), ainsi deux localités (Oued Smar et El-Khroub) et deux campagnes successives ont été pris comme facteurs.

2.4.1 Caractères morpho-phénologiques

L'ensemble des paramètres morphologiques ont été mesurés sur 5 plantes choisies au hasard dans les deux lignes médianes de chaque parcelle élémentaire. Concernant les caractères phénologiques, deux variables liées à la phénologie ont été déterminées à savoir la date d'épiaison et la date de floraison, pour chaque parcelle élémentaire.

a) Hauteur de la plante (HT)

A la maturité, la hauteur de la plante a été mesurée de la base de la tige jusqu'au sommet de l'épi en centimètre (cm), les barbes non incluses.

✓ Longueur du dernier entre nœud (LEN)

Elle est déterminée à la maturité par la mesure de la distance en centimètre entre la base de l'épi jusqu'au dernier nœud formé de la tige.

b) Longueur de l'épi (LE)

La longueur est mesurée en centimètre à partir de la base de l'épi jusqu'à son extrémité hormis les barbes.

c) Date d'épiaison (EP)

Lorsque l'inflorescence (épi) sort de la gaine de la dernière feuille, alors c'est le stade début épiaison. Ce stade a été noté en jours calendaires de la date du semis à celle de la sortie de 50 % des épis pour chaque parcelle élémentaire. La précocité à l'épiaison est un caractère très recherché dans les zones semi-arides où il permet d'éviter les sécheresses de fin de cycle.

d) Date de floraison (FL)

Le stade plein floraison est atteint lorsqu'on observe 50 % des plantes de chaque parcelle élémentaire avec des étamines (anthères) sur plus de la moitié de leurs épillets. La précocité de la floraison est un caractère très important dans les environnements où les facteurs hydrique et thermique sont souvent une contrainte pendant la période de remplissage des grains.

2.4.2 Caractères agronomiques

a) Nombre d'épis par mètre carré (NEM²)

Il est obtenu par un comptage à la maturité du nombre d'épis trouvés sur un mètre linéaire pour chaque parcelle élémentaire puis le nombre est rapporté au mètre carré.

b) Nombre de grains par épi (NGE)

Le nombre est la moyenne du comptage de grains de 5 épis prélevés aléatoirement de chaque parcelle élémentaire puis battus via une batteuse à poste fixe.

c) Poids de 1000 grains (PMG)

Après la récolte, 1000 grains ont été comptés pour chaque parcelle élémentaire à l'aide d'un compteur automatique ensuite pesés à l'aide d'une balance de précision.

d) Nombre de grains par mètre carré (NGM²)

Le nombre de grains produit par unité de surface est calculé par l'équation suivante :

$$\text{NGM}^2 = 1000 \times (\text{RDT}/\text{PMG})$$

Avec: RDT = rendement en (g.m⁻²) et PMG = poids de 1000 grains en (g).

e) Rendement en grain (RDT, g)

La récolte de chaque parcelle élémentaire de 6 m² via une moissonneuse batteuse expérimentale donne le rendement en grains par gramme (g), dans notre étude le rendement grains est exprimé en quintaux par hectare (q.ha⁻¹).

2.5 Analyses statistiques des données

Après la collecte des données sur une matrice, des tests statistiques ont été réalisés par le logiciel GenStat version 12 ainsi que XLSTAT.

En premier lieu, une analyse de la variance à un seul facteur a été appliquée pour les données de chaque année sur les différentes variables mesurées, ainsi qu'une analyse de variance combinée à deux facteurs a été réalisée pour déterminer l'effet génotype et année notamment l'effet interaction sur les variables étudiées.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée en vue de visualiser la dispersion des génotypes et leur tendance au regroupement par rapport aux variables mesurées, en utilisant le logiciel XLSTAT.

Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée en se basant sur les mêmes variables quantitatives de l'ACP dans l'objectif de déterminer la similarité intra groupe entre les génotypes, cette analyse a été réalisée par le logiciel XLSTAT.

3- Résultats et discussions

3.1 Analyse de la variabilité phénotypique

3.1.1 Caractères morphologiques et phénologiques

L'analyse de la variance par année des caractères morphologiques révèle un effet génotypes significatif pour la hauteur de la plante (HT), la longueur du dernier entre nœud (LEN) et la longueur de l'épi (LE) aussi bien pour la première année que la deuxième année. L'effet génotypes sur la phénologie concernant soit la précocité à l'épiaison (EP) ou bien la précocité à la floraison (FL) n'est significatif que pour la première année (tab. 16).

L'analyse combinée entre les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017 montre une différence d'expression significative des variables mesurées due à l'effet année tels que : hauteur de la plante (HT), longueur du dernier entre nœud (LEN), date d'épiaison (EP) et date de floraison (FL). Par contre, l'effet année n'est pas significatif pour la variable longueur de l'épi (LE). On remarque que l'effet génotype est moins que l'effet année à l'exception de la variable LE où il y a prédominance de l'effet génotype (tab. 16). La présence d'interaction Génotype x Année pour les variables HT et EP indique le changement dans l'ordre de classement des génotypes d'une campagne à l'autre pour ces caractères.

Tableau 16: Carrés moyens de l'analyse de la variance par année et pour deux années des variables mesurées chez dix génotypes de blé tendre.

HT = hauteur de la plante (cm), LEN = longueur du dernier entre nœud (cm), LE = longueur de l'épi (cm), EP = date d'épiaison et FL = date de floraison.

Source de variation	Ddl	HT	LEN	LE	EP	FL
2015/2016						
Blocs	2	17,03	8,127	1,393	7,4333	5,7
Génotypes	9	65,54***	29,311***	1,6063*	27,4111***	17,0963***
Résiduelle	18	12,22	3,47	0,4534	0,4333	0,5519
2016/2017						
Blocs	2	46,23	6,97	0,658	9,03	236,23
Génotypes	9	135,89***	17,14ns	3,089*	18,37ns	47,50ns
Résiduelle	18	13,64	20,03	1,131	16,77	44,34
Effet combiné						
Blocs	2	48,65	14,91	1,9582	3,2	137,72
Année (A)	1	2172,02***	327,13***	1,3802ns	355,267***	268,82**
Génotypes (G)	9	149,56***	40,03**	4,3146***	18,889*	21,56ns
G x A	9	51,87**	6,42ns	0,3805ns	26,896**	43,04ns
Résiduelle	38	13,02	11,14	0,7552	8,849	26,75

*Significatif à $P < 0,05$, **Hautement significatif à $P < 0,01$, ***Très hautement significatif à $P < 0,001$, ns = non significatif.

a) Hauteur de la plante

Les résultats pour la hauteur de la plante durant les deux campagnes sont consignés dans le tableau 17.

Tableau 17: Valeurs moyennes en centimètre (cm) de la hauteur de la plante chez dix géotypes de blé tendre pour les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.

Géotypes	Campagne 2015/2016	Campagne 2016/2017
Hiddab	108,67 ^a	92,67 ^{bc}
V10	96,00 ^d	85,00 ^{de}
Ain Abid	106,33 ^{ab}	85,33 ^{de}
V3	99,33 ^{cd}	98,00 ^{ab}
V4	106,67 ^{ab}	101,33 ^a
V5	99,33 ^d	85,33 ^{de}
V6	101,00 ^{bcd}	91,33 ^{cd}
V7	109,33 ^a	100 ^a
V8	105,00 ^{abc}	88,00 ^{cde}
V9	99,00 ^d	83,33 ^e
Moyenne	103,7^a	91,03^b
LSD à 5 %	5,99***	6,33***
CV (%)	3,4	4,1

***Très hautement significatif à $P < 0,001$ et CV = coefficient de variation. Les moyennes ayant une lettre en commun, ne sont pas différentes statistiquement au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference).

La campagne 2015/2016 a été la plus favorable pour la variable hauteur de la plante qui s'étale de 109,33 cm pour le géotype V7 jusqu'à 96 cm chez le géotype V10 soit un taux de variation de 12,19 %. Tandis que pour la seconde campagne 2016/2017, la hauteur varie de 101,33 cm pour le géotype V4 jusqu'à 83,33 cm chez le géotype V9, soit un taux de variation de 17,76 %.

L'ensemble des géotypes au cours de la première campagne 2015/2016 accusent une hauteur moyenne de 103,7 cm, alors qu'à la seconde campagne 2016/2017, la hauteur a diminué avec un taux de 12,21 % et avec une moyenne enregistrée de 91,03 cm soit une amplitude de moins de -12,66 cm (tab 17).

La figure 40 illustre les résultats des hauteurs moyennes de la plante chez les différents géotypes sur les deux années étudiées dont la moyenne générale entre les deux années est de 97,05 cm. La hauteur des plants varie en moyenne de 104,64 cm chez le géotype V7

jusqu'au 90,5 cm chez le génotype V10 soit un taux de variation de 13,51 % qui correspond à une amplitude de 14,13 cm (figure 40).

L'analyse de la variance combinée (tab. 16) révèle un effet génotype très hautement significatif ($P < 0,001^{***}$) indiquant ainsi une large variabilité au sein des génotypes étudiés pour ce caractère. La comparaison multiple entre les moyennes au seuil de 5 % par le test LSD classe les génotypes en cinq groupes chevauchants (a, b, c, d et e). La hauteur la plus élevée a été enregistrée chez le génotype V7 avec 104,63 cm et la plus faible est enregistrée par le génotype V10 avec une valeur de 90,5 cm (fig. 40).

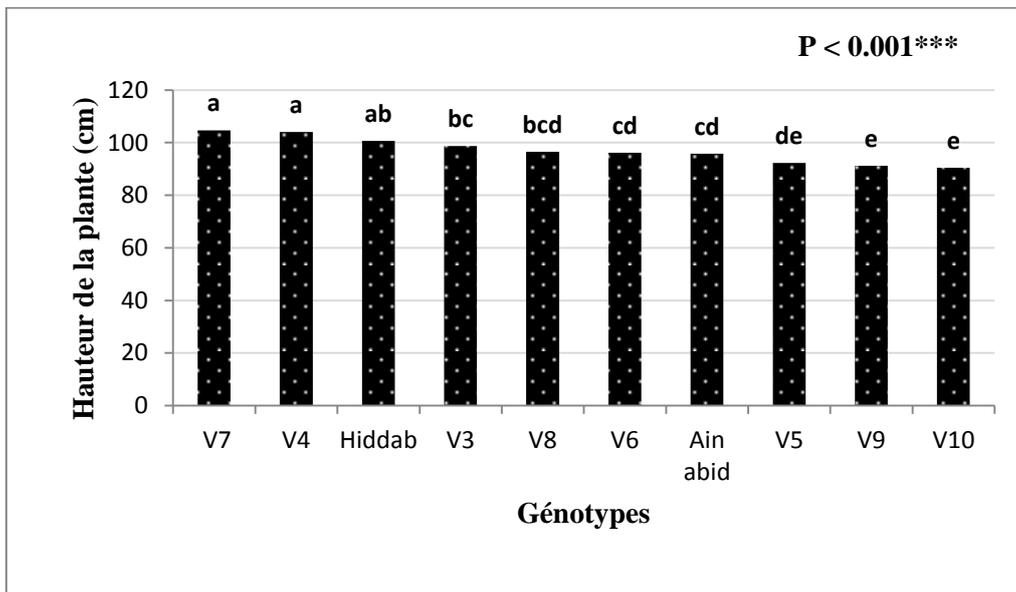


Figure 40: Hauteurs moyennes des plants chez dix génotypes de blé tendre sur deux campagnes successives 2015/2016 et 2016/2017.

Pour l'effet année, nous avons une différence hautement significative ($P < 0,001^{***}$) entre les deux campagnes pour cette variable avec une moyenne maximale de 103,7 cm durant la campagne 2015/2016. Quant à la plus faible, elle a été enregistrée au cours de la seconde campagne 2016/2017 avec une moyenne de 91,03 cm.

La variation inter campagnes de la hauteur, peut s'expliquer par les précipitations totalisées entre les mois de Février et Mars durant la première année qui sont supérieures à celles de la deuxième année (550,8 mm et 517,6 mm pour 2015/2016 et 2016/2017 respectivement), ce qui a permis un bon développement de la plante.

Selon Benmahammed (2005), la hauteur de la paille intervient le plus souvent par ses stocks de substrats qui sont utilisés pour le remplissage du grain, lorsque les conditions

climatiques prévalant au cours du remplissage, font défauts. La hauteur contribue positivement à l'obtention d'une biomasse minimale pour obtenir un rendement acceptable pour le milieu de production. En outre, La réduction de la hauteur des chaumes est souvent corrélée à une réduction du système racinaire, ceci se traduit par un accroissement de la sensibilité vis-à-vis au déficit hydrique.

La hauteur du chaume est une caractéristique liée à l'adaptation. En conditions de stress hydrique, une paille haute est plus apte à stocker plus de réserves glucidiques, qui sont susceptibles d'être transférées vers le grain. Selon Hargas (2007), la hauteur du chaume mesure la capacité de la variété à produire une quantité de matière sèche acceptable sous stress sévère.

b) Longueur du dernier entre nœud (LEN)

Les résultats relatifs à la longueur du dernier entre nœud, évalués à la maturité durant chaque campagne agricole 2015/2016 et 2016/2017 sont présentés dans le tableau suivant :

Tableau 18: Valeurs moyennes en centimètre (cm) de la longueur du dernier entre nœud pour deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.

Génotypes	Campagne 2015/2016	Campagne 2016/2017
Hiddab	34,63 ^{bc}	30,67
V10	31,63 ^{cd}	27,83
Ain Abid	37,10 ^b	28,83
V3	31,97 ^{cd}	25,83
V4	36,73 ^b	33,67
V5	33,97 ^{bcd}	29,83
V6	32,57 ^{cd}	29,67
V7	41,10 ^a	33,33
V8	31,10 ^d	29,00
V9	32,90 ^{cd}	28,33
Moyenne	34,37^a	29,70^b
LSD à 5 %	3,19***	7,67ns
CV (%)	5,4	15,1

***Très hautement significatif à $P < 0,001$ et CV = coefficient de variation. Les moyennes Ayant une lettre en commun, statistiquement ne sont pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference).

La moyenne de la longueur du dernier entre nœud de la première campagne 2015/2016 est de 34,37 cm dont la valeur maximale enregistrée est de 41,10 cm chez le génotype V7, alors que la valeur minimale est de 31,10 cm enregistrée par le génotype V3. Comme c'est consigné dans le (tab. 18), la campagne 2015/2016 a été la plus favorable au développement d'entre nœud et par conséquent, nous avons un taux moyen de réduction de - 13,58 % entre les deux campagnes qui est très hautement significatif en terme statistique (tab. 16) soit une réduction de - 4,67 cm durant la deuxième campagne 2016/2017.

On remarque que la variété Ain Abid ainsi que le génotype V3 présentent les taux de déviations inter campagnes les plus grands avec 22,29 % et 19,21 % qui correspondent respectivement à 8,27 cm et 6,14 cm d'amplitudes (tab. 18). Tandis que les génotypes dont la longueur du dernier entre nœud est relativement stable (V8 et V6), ils présentent respectivement une déviation de 2,1 et 2,9 cm.

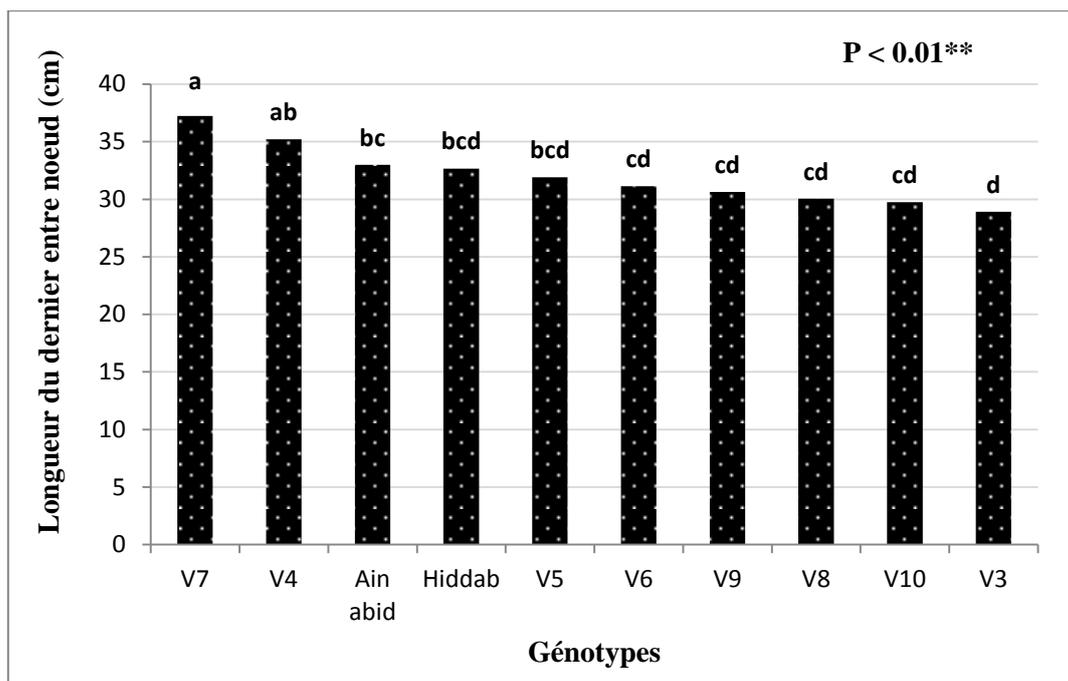


Figure 41: Longueur moyenne du dernier entre nœud chez dix génotypes de blé tendre pour les deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.

L'analyse de la variance combinée pour la variable longueur du dernier entre nœud (LEN) relatif au facteur génotypes a montré des différences hautement significatives ($P < 0,01^{**}$) indiquant une forte variabilité génétique au sein des génotypes testés. Ainsi, quatre groupes chevauchants sont identifiés (a, b, c et d) via le test LSD au seuil de 5 %. La longueur du dernier entre nœud la plus élevée est exhibée par le génotype V7 avec 37,22 cm et la plus faible est enregistrée par le génotype V3 avec 28,9 cm (fig. 41).

c) Longueur de l'épi (LE)

La variabilité de la longueur de l'épi mesurée en centimètre (cm) à la maturité chez les dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes agricole est illustrée dans le tableau 19.

Tableau 19: Valeurs moyennes de la longueur de l'épi chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.

Génotypes	Campagne 2015/2016	Campagne 2016/2017
Hiddab	10,63 ^{ab}	11,37 ^a
V10	10,53 ^{ab}	10,20 ^{ab}
Ain Abid	8,53 ^d	7,53 ^c
V3	9,67 ^{abcd}	9,20 ^{bc}
V4	10,80 ^a	10,53 ^{ab}
V5	9,60 ^{bcd}	9,70 ^{ab}
V6	10,70 ^{ab}	9,70 ^{ab}
V7	9,63 ^{bcd}	9,20 ^{bc}
V8	10,23 ^{abc}	10,03 ^{ab}
V9	9,37 ^{cd}	9,20 ^{bc}
Moyenne	9,97	9,67
LSD à 5 %	1,15*	1,82*
CV (%)	6,8	11

*Significatif à $P < 0,05$ et CV = coefficient de variation. Les moyennes ayant une lettre en commun, statistiquement ne sont pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference).

Pour la campagne 2015/2016, nous avons enregistré une moyenne de 9,97 cm dont la valeur maximale de la longueur de l'épi est enregistrée par le génotype V4 avec 10,80 cm et la plus faible par la variété Ain Abid avec 8,53 cm, ce qui donne un taux de variation de 21,01 %.

Au cours de la deuxième campagne 2016/2017, c'est la variété Hiddab qui enregistre la longueur de l'épi la plus élevée avec 11,37 cm, tandis que la variété Ain Abid est toujours le géotype qui présente la valeur la plus faible avec 7,53 cm, ce qui fait un taux de variation de 33,77 % durant la 2^{ème} campagne.

Nous remarquons que le taux de variation de la longueur de l'épi durant la 2^{ème} campagne 2016/2017 est plus important (33,77 %) que celui de la 1^{ère} campagne. Ceci est probablement dû à une synergie de pression des facteurs liés aux aléas climatiques qui sont très importants au cours de la 2^{ème} campagne, ce qui engendre une variabilité de réponse plus large pour ce caractère.

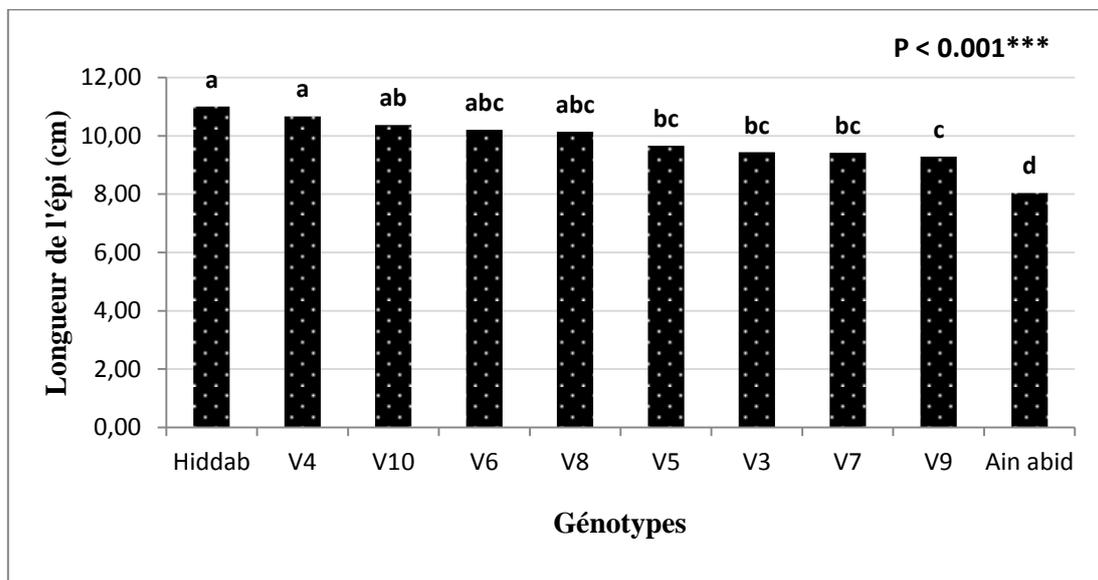


Figure 42: Longueur moyenne de l'épi chez dix géotypes de blé tendre pour deux campagnes agricoles 2015/2016 et 2016/2017.

Les bars ayant une lettre en commun, statistiquement ne sont pas différents au seuil de 5% via le test LSD.

L'analyse de la variance combinée montre un effet année non significatif, ce qui explique un comportement similaire des géotypes entre les deux campagnes. Par contre, l'effet géotype est significatif ($P < 0,05^*$), ainsi un comportement contrasté est manifesté par les géotypes testés pour le caractère longueur de l'épi (tab. 16).

La comparaison multiple des moyennes pour le facteur géotype via le test LSD au seuil de 5 % révèle quatre groupes chevauchants. La variété Hiddab possède la longueur de l'épi la plus élevée avec 11 cm, à l'opposé c'est la variété Ain Abid qui a enregistré la longueur de l'épi la plus faible avec 8,03 cm (fig. 42).

d) Date d'épiaison (EP)

Les dates d'épiaisons des différents génotypes testés sont notées en jours calendaires allant de la date du semis jusqu'au stade épiaison, les résultats des deux campagnes sont mentionnés dans le tableau 20.

Tableau 20: date d'épiaison en jours calendaires chez dix génotypes de blé tendre pour les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.

Génotypes	Campagne 2015/2016	Campagne 2016/2017
Hiddab	105,00 ^b	101,00
V10	101,00 ^{dc}	97,33
Ain Abid	110,33 ^a	97,33
V3	103,00 ^c	104,00
V4	106,00 ^b	102,33
V5	106,00 ^b	97,00
V6	100,00 ^e	98,67
V7	105,00 ^b	100,67
V8	106,00 ^b	97,00
V9	102,00 ^{cd}	100,33
Moyenne	104,4	99,6
LSD à 5 %	1,12***	7,0ns
CV (%)	0,6	4,1

***Significatif à $P < 0,001$, ns = non significatif et CV = coefficient de variation. Les moyennes ayant une lettre en commun, statistiquement ne sont pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference).

La date d'épiaison au cours de la campagne 2015/2016 présente une grande diversité ($P < 0,001$ ***) qui s'étale du génotype le plus précoce V6 (100 jours) au génotype le plus tardif qui est la variété Ain Abid (110,33 jours). La durée de la phase végétative présente une moyenne de 104,4 jours. Cependant, la campagne 2015/2016 a été la plus longue ainsi que la plus favorable pour la période végétative avec un avantage de + 4,8 jours par rapport à la 2^{ème} campagne 2016/2017.

A la lumière des résultats obtenus (tab. 20), nous remarquons que les génotypes V3, V6 et V9 accusent des amplitudes de variations inter campagnes faibles avec 1 jour, 1,33 jours et 1,67 jours respectivement. Alors que, des génotypes comme Ain Abid, V5 et V8 enregistrent des écarts de 13 jours, 9 jours et 9 jours respectivement.

L'analyse de la variance combinée indique la présence d'interaction hautement significative ($P < 0,01^{**}$) géotype x années (G x A) pour la variable date d'épiaison (EP) ; suggérant ainsi que la réponse des géotypes testés varie sur les deux années étudiées et ceci dans la même zone agro-climatique et par conséquent, l'ordre de classement des géotypes diffère d'une campagne à l'autre.

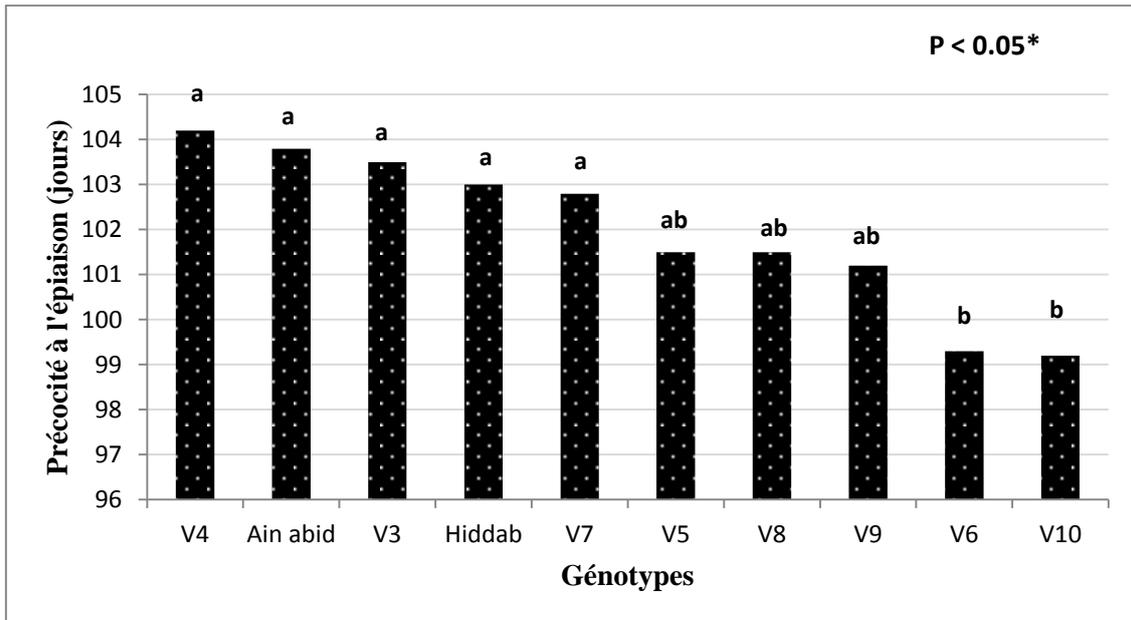


Figure 43: Valeurs moyennes de la précocité à l'épiaison chez dix géotypes de blé tendre sur deux campagnes successives 2015/2016 et 2016/2017.

L'analyse de la variance combinée a révélé aussi une différence significative ($P < 0,05^*$) entre les géotypes (tab. 20). Le classement des moyennes par le test LSD au seuil de 5 % a fait ressortir 2 groupes chevauchants (fig. 43). Le géotype le plus précoce à l'épiaison est V10 avec 99,2 jours et le plus tardif est V4 avec 104,2 jours.

La précocité d'une variété est déterminée à partir de la durée du cycle de développement allant du semis à l'épiaison. Ce caractère correspond à la capacité de la plante à achever son cycle pendant la période où l'eau est disponible (Oudjani, 2009). C'est un mécanisme important d'esquive de la sécheresse de fin de cycle (Mouret *et al.*, 1991), la durée que prend la plante pour atteindre le stade épiaison est réduite au moment du stress (Abdipur *et al.*, 2013), d'où l'importance d'utiliser ce caractère comme critère de sélection pour améliorer la production dans les zones semi arides (Benlaribi *et al.*, 1990).

e) Date de floraison (FL)

Les résultats obtenus relatif aux dates de floraison des différents géotypes étudiés pour les deux campagnes successives sont illustrés dans le tableau 21.

Tableau 21: date de floraison en jours calendaires chez dix géotypes de blé tendre durant deux campagnes successives.

Géotypes	Campagne 2015/2016	Campagne 2016/2017
Hiddab	111,00 ^b	105,00
V10	107,00 ^d	102,00
Ain Abid	115,33 ^a	104,70
V3	109,00 ^c	109,00
V4	111,00 ^b	107,00
V5	112,00 ^b	100,30
V6	107,67 ^d	111,30
V7	111,00 ^b	105,30
V8	111,00 ^b	104,00
V9	109,00 ^c	113,00
Moyenne	110,4	106,2
LSD à 5 %	1,27***	11,42ns
CV (%)	0,7	6,3

***Significatif à $P < 0,001$, ns = non significatif et CV = coefficient de variation. Les moyennes ayant une lettre en commun, statistiquement ne sont pas différentes au seuil de 5% via le test LSD (Least Significant Difference).

La 1^{ère} campagne 2015/2016 a été la plus longue pour atteindre le stade floraison avec en moyenne 110,4 jours soit un taux de décroissement de - 3,80 % entre les deux campagnes, ce qui fait une amplitude intercampagne de -4,2 jours. Cette valeur est suffisamment significative pour conclure à une différence entre les deux années d'études (tab. 21). Donc la 2^{ème} campagne pour l'ensemble des géotypes a été précoce pour le stade floraison.

Nos résultats montrent que V10 et V6 sont des géotypes précoces à la floraison lors de la 1^{ère} campagne 2015/2016 avec 107 et 107,67 jours respectivement. Alors qu'en 2^{ème} campagne, les géotypes V10 et V5 qui sont les plus précoces à la floraison avec 100,3 et 102 jours respectivement, d'où l'on constate que le géotype V10 maintient sa stabilité pour ce caractère.

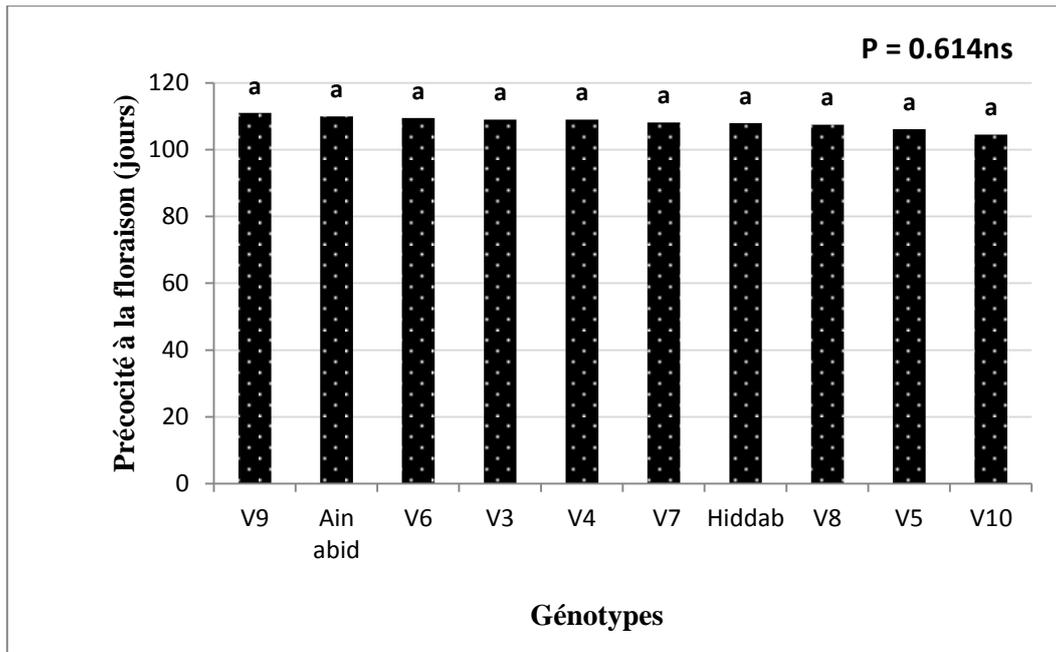


Figure 44: Précocité à la floraison chez dix génotypes de blé tendre de deux campagnes successives.

L'analyse de la variance combinée montre une différence très hautement significative ($P < 0,001^{***}$) entre les années, alors que la différence est non significative entre les génotypes notamment pour l'interaction génotype x années (tab. 16).

Annicchiarico et Pecetti (2003) considèrent que la précocité à la floraison est un indicateur important de la tolérance à la sécheresse, et Vaezi *et al.* (2010) notent que la précocité est un caractère positif qui conduit toujours à un rendement meilleur.

Selon Ali Dib *et al.*, (1992) et Abdipur *et al.*, (2013), la sélection de génotypes précoces permet d'éviter la coïncidence des stades critiques de développement (floraison - maturation) et les stades d'occurrence maximale de certains accidents climatiques (gelées et hautes températures).

3.2 Analyse de la variabilité du rendement et ses composantes

L'analyse de la variance par année ainsi que pour deux années combinées du rendement et ses composantes est indiquée dans le tableau 22. L'effet génotype durant la 1^{ère} année 2015/2016 n'est pas significatif pour les variables : nombre d'épis par mètre carré (NEM^2), nombre de grains par mètre carré (NGM^2) et rendement grains (RDT). Alors que la 2^{ème} année 2016/2017 indique un effet génotype significatif pour l'ensemble des variables soumises à l'analyse.

L'analyse de la variance combinée montre un effet génotype significatif pour l'ensemble des variables analysées. Mais, l'effet année n'est significatif que pour le poids de 1000 grains (PMG) et le rendement grain (RDT). L'interaction G x A ne révèle un effet significatif que pour une seule variable qui est le nombre d'épi par mètre carré (NEM²).

Pour l'ensemble des variables et à l'exception du PMG, l'effet génotype absorbe la plus grande part de la variation analysée. Ceci indique une prédominance de l'effet génotype sur l'effet année et interaction G x A, est par conséquent, une importante variabilité existe au sein des génotypes testés. Nous enregistrons que la plus importante prédominance de l'effet génotype est observée pour la variable NGE avec 78,85 %, tandis que la plus faible prédominance pour l'effet génotype est pour la variable RDT avec 53,85 %.

Tableau 22: Carrés moyens de l'analyse de la variance par année et sur deux années combinées pour le rendement et ses composantes chez dix génotypes de blé tendre.

NEM² = Nombre d'épi/M², NGE= Nombre de graines/épi, PMG= poids de 1000 grains, NGM²= Nombre de grain/M² et RDT= rendement en grain

Source de variation	ddl	NEM ²	NGE	PMG	NGM ²	RDT
2015/2016						
Blocs	2	228,9	30,65	17,16	6437382	42,38
Génotypes	9	747,7ns	157,34**	55,222***	6123006ns	66,36ns
CV (%)		9,4	10,8	5,8	20,3	19,3
2016/2017						
Blocs	2	518,9	86,19	21,07	9244095	54,58
Génotypes	9	6126,1***	71,24*	94,27**	13023645*	140,16*
CV (%)		9	9,1	11	21,9	17,8
Effet combiné						
Blocs	2	206,7	97,72	31,99	12443501	80,31
Année (A)	1	564,3ns	52,83ns	600,36***	2943709ns	139,19*
Génotypes (G)	9	4430,3***	196,96***	121,28***	14277954**	241,00*
G x A	9	2443,5**	31,63ns	28,22ns	4868697ns	67,33ns
CV (%)		9,1	9,9	9	20,9	18,2

*Significatif à P < 0,05, **Hautement significatif à P < 0,01, ***Très hautement significatif à P < 0,001, ns = non significatif.

3.2.1 Nombre d'épis par mètre carré (NEM²)

La variation du nombre d'épis /m² évaluée à la maturité durant les deux campagnes successives 2015/2016 et 2016/2017 est illustrée dans la figure 45.

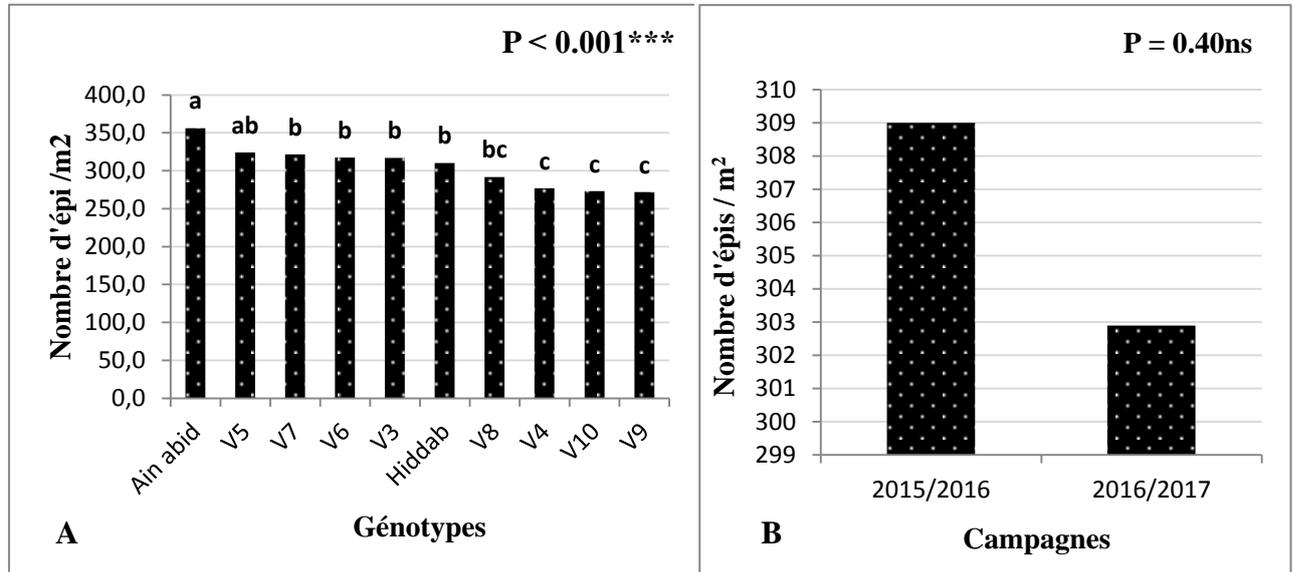


Figure 45: Moyennes du nombre d'épis par mètre carré chez dix géotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017. A : effet géotype, B : effet année.

Sur les deux campagnes étudiées, le nombre d'épis/m² n'est pas significativement différent, ce qui signifie que les géotypes ont un peuplement presque similaire entre les deux campagnes, avec une moyenne de 309 et 302,9 épis par unité de surface respectivement pour la campagne 2015/2016 et 2016/2017 (fig. 45B).

Par contre, les géotypes se comportent différemment par rapport à cette variable. Les géotypes Ain Abid et V5 constituent le groupe à peuplements élevés avec des moyennes de 356,2 et 324 épis / m² respectivement. Tandis que V4, V10 et V9 forment le groupe de géotypes à peuplements les plus faibles avec 277, 273 et 271,8 épis / m².

L'analyse de la variance a révélé une différence très hautement significative (P < 0.001***) entre les géotypes. Le classement des moyennes par le test LSD à 5 % a mis en relief trois groupes chevauchants (fig. 45A). Le géotype qui présente le nombre d'épis / m² le plus élevé est la variété Ain Abid avec une moyenne de 356,2 épis et le géotype qui présente le nombre d'épis le plus faible est V9 avec 271,8 épis en moyenne (fig. 45A).

Seule la variable nombre d'épis par mètre carré (NEM²) révèle une interaction Génotype x Année (G x A) hautement significative (P < 0,01**), témoignant ainsi de la différence d'ordre de classement entre les génotypes d'une campagne à une autre (tab. 22).

3.2.2 Nombre de grains par épi (NGE)

Les moyennes des valeurs du nombre de grains par épi chez dix génotypes de blé tendre sont représentées dans la figure 46 pour les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.

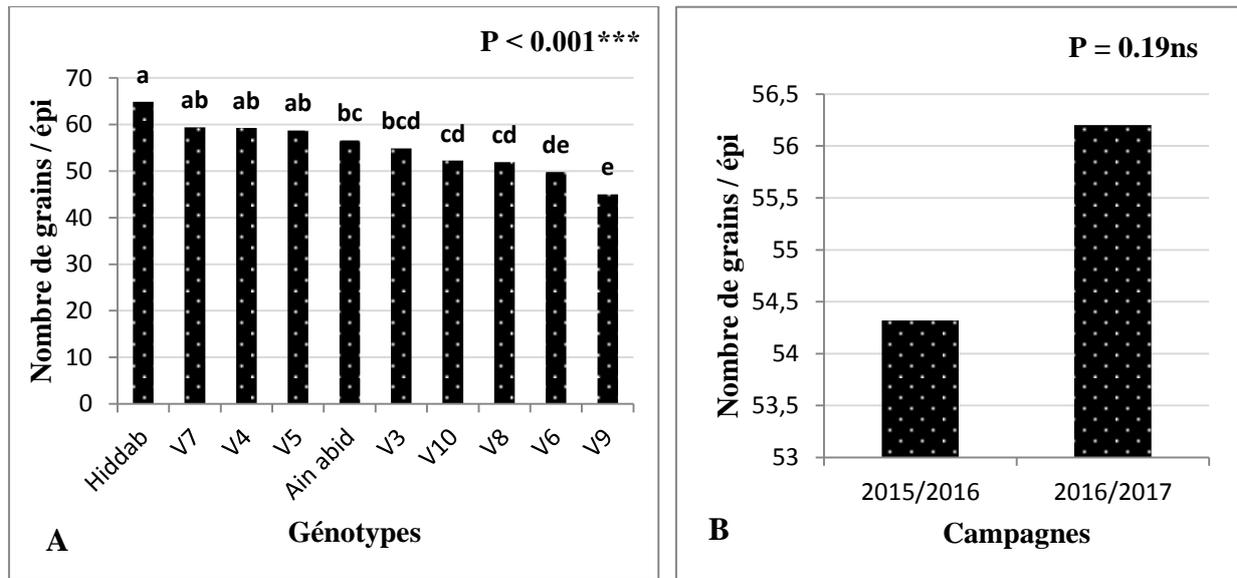


Figure 46: Moyennes du nombre de grains par épi chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017. A : effet génotype, B : effet année.

Le nombre de grains par épi oscillant en moyenne de 64,88 grains chez la variété Hiddab à 45 grains chez le génotype V9, soit une variation de 30,64 % qui correspond à une amplitude de 19,88 grains /épi. Les moyennes du nombre de grains par épi des deux campagnes sont de 54,32 et 56,2 grains /épi respectivement pour la campagne 2015/2016 et 2016/2017 (fig. 46 B).

Les génotypes qui produisent en moyenne plus de grains /épi sont Hiddab, V7, V4 et V5 avec respectivement 64,88 - 59,38 - 59,27 et 58,72 grains /épi. Alors que la production de grains par épi la plus faible est enregistrée chez les génotypes V6 et V9 avec 49,77 et 45 grains /épi en moyenne respectivement (fig. 46A).

L'analyse de la variance combinée des deux campagnes indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux années étudiées pour la variable nombre de grains par

épi. Mais, le facteur génotype présente un effet très hautement significatif ($P < 0,001^{***}$) d'où la présence d'une variabilité au sein des génotypes pour ce caractère (tab. 22).

La comparaison des moyennes via le test LSD au seuil de tolérance 5 % classe les génotypes en cinq groupes chevauchants (fig. 46A). Le nombre de grains /épi le plus élevé est enregistré par la variété Hiddab avec une moyenne de 64,88 grains /épi et la production de grains /épi la plus faible est de 45 grains accusée par le génotype V9.

3.2.3 Poids de 1000 grains (PMG)

Les résultats relatifs aux poids de mille grains chez dix génotypes de blé tendre pour deux campagnes successives 2015/2016 et 2016/2017 sont représentés dans la figure 47.

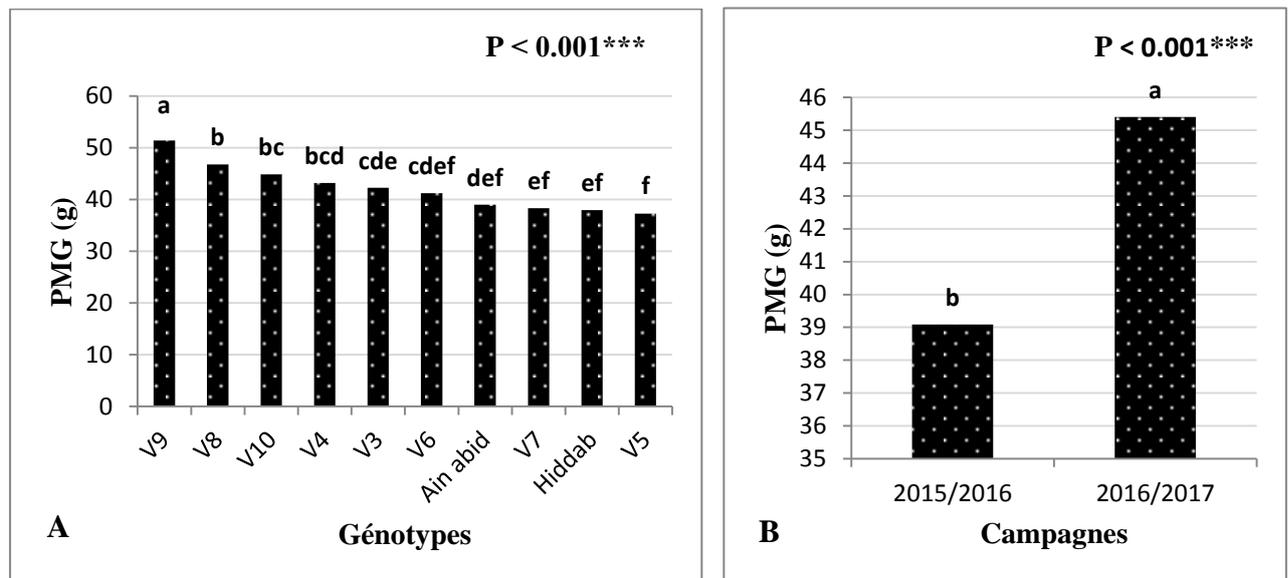


Figure 47: Le poids de 1000 grains chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017. A : effet génotype, B : effet année.

L'ensemble des génotypes durant la 1^{ère} campagne 2015/2016 enregistrent une moyenne de PMG significativement inférieure à celle de la 2^{ème} campagne 2016/2017 avec 39,08 g et 45,4 g respectivement, soit un écart de + 13,92 % en faveur de la 2^{ème} campagne, ce qui fait une amplitude de + 6,32 g (fig. 47B).

On remarque que le génotype V9 se distingue en moyenne par un PMG plus élevé que les autres avec 51,29 g, alors que le PMG le plus faible est enregistré par le génotype V5 avec

37,29 g. Tandis que pour les autres accessions, les PMG varient de 46,78 g à 37,96 g (fig. 47A).

L'analyse de la variance combinée a mis en évidence l'existence d'une variabilité importante pour le paramètre PMG (tab. 22), aussi bien pour l'effet année qui est très hautement significatif ($P < 0,001^{***}$) que pour les génotypes qui se comportent très différemment avec un seuil de différence très hautement significatif ($P < 0,001^{***}$).

La comparaison des moyennes pour le facteur campagne révèle deux groupes homogènes distincts (a et b), dont la campagne 2016/2017 accuse un PMG élevé avec 45,4 g et la campagne 2015/2016 enregistre un PMG faible avec 39,08 g (fig. 47B).

Le classement des moyennes relatif au facteur génotype via le test LSD à 5 % ressort six groupes dont un groupe est homogène distinct (a) et cinq groupes chevauchants (b, c, d, e et f). Le génotype qui a le poids de 1000 grains le plus élevé est V9 avec 51,39 g et celui qui a le poids le plus faible est V5 avec 37,29 g (fig. 47A).

Chez les céréales, le poids de 1000 grains (PMG) est un paramètre qui décrit la capacité d'accumulation des substances de réserves en conditions environnementales optimales, Le remplissage des grains se fait essentiellement par la translocation des assimilats issus de la photosynthèse. Les limitations qui apparaissent à ce niveau (remplissage du grain) peuvent être liées beaucoup plus à la capacité du génotype au stockage des réserves, qu'aux capacités photosynthétiques.

Benmahammed (1996) signale que le poids de 1000 grains est un bon critère de sélection indirecte pour améliorer le rendement. Triboi *et al.*, (1985) mentionnent que la variation du poids du grain est définie comme le produit de deux variables, vitesse (V) et durée (D) de remplissage. La vitesse représente le facteur prédominant dans l'élaboration du poids du grain, elle est contrôlée principalement par le nombre de grains produits par mètre carré.

Cependant, les conditions climatiques peuvent influencer le poids de 1000 grains. Certains auteurs (Shpiler et Blum, 1986, Wadlaw 2002) affirment que les hautes températures réduisent le poids des grains en agissant directement sur le taux de remplissage qui est une conséquence de la durée de remplissage des grains.

3.2.4 Nombre de grains par mètre carré (NGM²)

Le nombre de grains exprimé par unité de surface en mètre carré est significativement différent entre les génotypes. Toutefois, la différence entre les campagnes n'est pas significative (fig. 48).

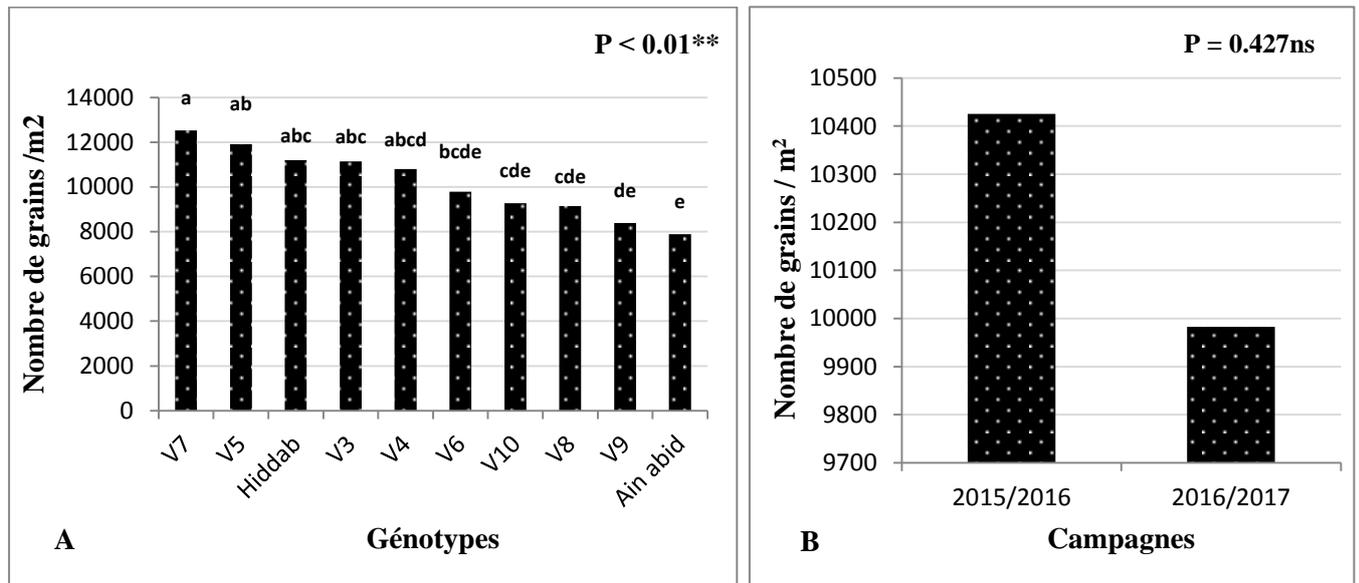


Figure 48: Production de grains par mètre carré de surface chez dix génotypes de blé tendre durant les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017. A : effet génotype, B : effet année.

La production de grains/m² durant les deux campagnes a été différente mais non significative avec un décroissement de - 4,24 % en 2^{ème} campagne 2016/2017, comparé à la première.

Cependant, les génotypes se comportent différemment pour ce caractère. Le génotype V7 produit le nombre le plus élevé de grains par unité de surface avec 12526 grains. Contrairement aux variétés homologuées, le génotype V7 a produit 37,04 % et 10,6 % plus de grains que la variété Ain Abid et Hiddab respectivement.

L'analyse de la variance combinée montre une différence hautement significative (P < 0,01**) entre les génotypes, alors que la différence est non significative pour le facteur année ainsi que l'interaction Génotype x Année (tab. 22).

Le classement des génotypes via le test LSD à 5 % révèle cinq groupes chevauchant (fig. 48A) dont la production de grains/m² la plus potentielle est enregistrée par le génotype

V7 avec 12526 grains ; tandis que le géotype à faible production de grains/m² est la variété Ain Abid avec 7886 grains.

3.2.5 Rendement en grain (RDT)

Le rendement en grains des dix géotypes de blé tendre étudiés au cours des deux campagnes successives 2015/2016 et 2016/2017 est illustré dans la figure 49. Le rendement est exprimé en quintaux par hectare (q.ha⁻¹).

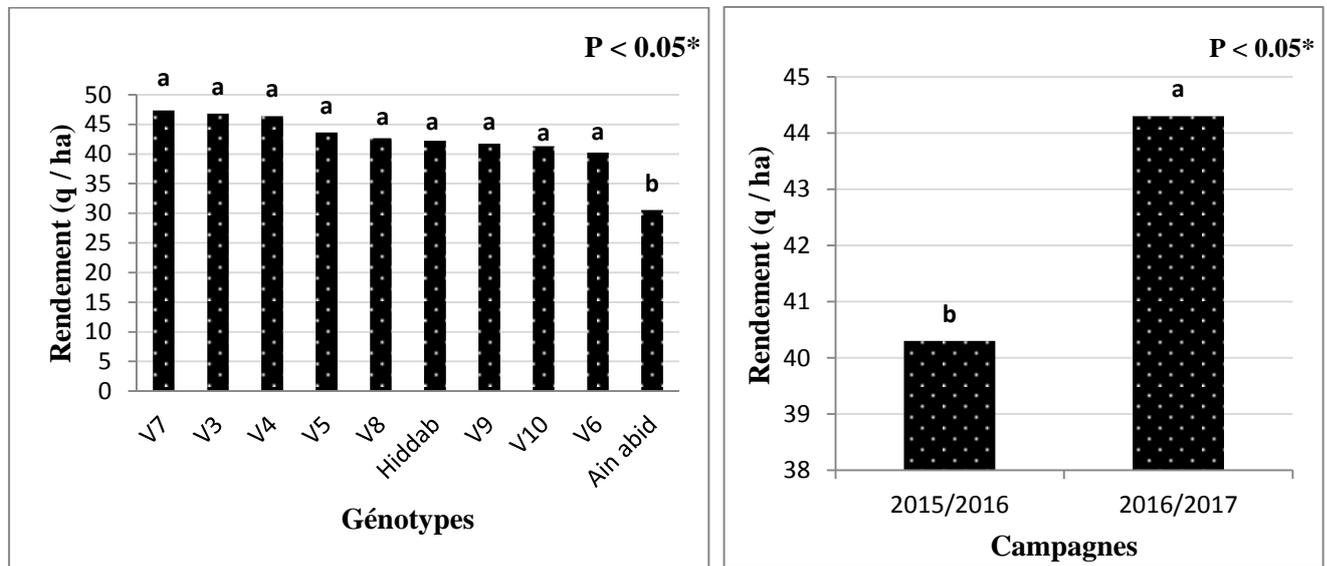


Figure 49: Rendement en grains chez dix géotypes de blé tendre pour les deux campagnes 2015/2016 et 2016/2017.

La campagne 2015/2016 a été peu favorable pour le rendement en grains avec 40,3 q.ha⁻¹. Par contre, l'année 2016/2017 a été favorable à l'expression du rendement en grains avec 44,3 q.ha⁻¹. On enregistre ainsi un accroissement significatif de + 9,02 % en rendement soit 4 q.ha⁻¹. La moyenne générale des rendements pour les dix géotypes sur les deux campagnes est de 42,3 q.ha⁻¹, la production en grains maximale est enregistrée par le géotype V7 avec 47,37 q.ha⁻¹, alors que la plus faible production par hectare est accusée par la variété Ain Abid avec 30,53 q.ha⁻¹, soit un taux de variation de 35,54 %.

L'analyse de la variance combinée pour la variable rendement grains montre un effet campagne significatif (P < 0,05*). Cet effet met en évidence l'influence des fluctuations des

conditions de croissance d'une campagne à l'autre et les différences de sensibilité des génotypes testés. L'effet génotype révèle aussi une différence significative ($P < 0,05^*$) entre les génotypes. Toutefois, l'effet interaction génotype x années est non significatif (tab. 22).

Pour l'effet année, le test LSD à 5 % classe la campagne 2016/2017 la plus potentielle en terme de rendement grains avec $44,3 \text{ q.ha}^{-1}$ et la campagne 2015/2016 moins favorable au rendement grains avec $40,3 \text{ q.ha}^{-1}$ (fig. 49B). La comparaison des moyennes relative au facteur génotype via le test LSD à 5 % révèle deux groupes homogènes distincts (fig. 49A). Le génotype à haut rendement est le V7 avec $47,37 \text{ q.ha}^{-1}$, alors que la variété Ain Abid a accusé le rendement le plus faible avec $30,53 \text{ q.ha}^{-1}$.

3.3 Relation entre les variables mesurées

Les relations entre les variables mesurées pour les deux campagnes sont décrites par des coefficients de corrélations présentés dans le tableau 23

La matrice de corrélation (tab. 23) a mis en relief les liens existants entre les caractères étudiés, ainsi en 1^{ère} campagne 2015/2016 la hauteur (HT) considérée comme caractère d'adaptation montre une liaison positive et significative $r = 0,717^*$ avec la longueur du dernier entre nœud et une liaison nulle $r = 0,001$ avec le rendement (RDT). Tandis qu'en 2^{ème} campagne 2016/2017, cette variable (HT) contribue d'une manière significative et positive dans l'élaboration du rendement grains $r = 0,640^*$ ainsi que le nombre de grains par mètre carré $r = 0,643^*$.

La longueur de l'épi (LE) montre une association négative avec le nombre d'épis par mètre carré (NEM^2) lors des deux campagnes mais cette association est significative ($r = - 0,652^*$) en 1^{ère} campagne. On remarque aussi que ce caractère est positivement et faiblement corrélé au rendement (RDT) lors de la 1^{ère} campagne ($r = 0,173$), par contre cette corrélation devient plus importante au cours de la 2^{ème} campagne ($r = 0,627$) mais n'atteint pas le seuil de signification.

Le nombre d'épis par mètre carré (NEM^2) lors de la 1^{ère} campagne est lié positivement aux caractères phénologiques ; on a une relation significative avec la date d'épiaison ($r = 0,710^*$) et la date de floraison ($r = 0,734$). Cependant, les génotypes précoces ont tendance à former moins de talles épis que les génotypes tardifs.

Tableau 23: Matrice des coefficients de corrélations des différentes variables mesurées pour les deux campagnes.

HT = Hauteur de la plante, LEN = Longueur du dernier entre nœud, LE = Longueur de l'épi, EP = date d'épiaison, FL = date de floraison, NEM² = Nombre d'épi/m², NGE = nombre de grains/épi, PMG= poids de 1000 grains, NGM² = nombre de grains/m², RDT= rendement grain.

Variables	HT	LEN	LE	EP	FL	NEM ²	NGE	PMG	NGM ²	RDT
<u>Campagne 2015/2016</u>										
HT	1									
LEN	0,717*	1								
LE	-0,005	-0,293	1							
EP	0,609	0,499	-0,525	1						
FL	0,609	0,538	-0,604	0,976***	1					
NEM ²	0,216	0,275	-0,652*	0,710*	0,734*	1				
NGE	0,596	0,553	0,053	0,550	0,530	0,612	1			
PMG	-0,392	-0,545	0,195	-0,345	-0,420	-0,604	-0,773**	1		
NGM ²	0,364	0,378	-0,008	-0,012	0,016	0,174	0,308	-0,519	1	
RDT	0,001	-0,150	0,173	-0,330	-0,373	-0,352	-0,395	0,386	0,585	1
<u>Campagne 2016/2017</u>										
HT	1									
LEN	0,526	1								
LE	0,252	0,295	1							
EP	0,761**	0,109	0,196	1						
FL	0,170	-0,136	-0,145	0,520	1					
NEM ²	0,043	0,023	-0,555	-0,220	-0,120	1				
NGE	0,484	0,501	0,397	0,086	-0,641*	0,293	1			
PMG	-0,394	-0,335	0,056	0,057	0,440	-0,746*	-0,688*	1		
NGM ²	0,643*	0,504	0,446	0,362	-0,321	0,045	0,656*	-0,603	1	
RDT	0,640*	0,420	0,627	0,551	-0,114	-0,421	0,428	-0,138	0,863**	1

r = 0,63 au seuil de 5 %, ddl = 8.

En outre, la date de floraison (FL) en 2^{ème} campagne a eu un impact positive sur la fertilité des épis dont la corrélation est significativement négative (r = - 0,641*) entre le nombre de grains par épi (NGE) et la date de floraison, donc les génotypes avec une floraison précoce ont l'aptitude d'augmenter leur fertilités ainsi que leur nombre de grains par épi et notamment d'éviter les stresses de fin de cycle tels que le stress thermique, hydrique et les gelées printanières.

Le poids de 1000 grains (PMG) développe une corrélation négative avec trois variables NGE, NEM² et NGM². En 1^{ère} campagne 2015/2016, le PMG dépend significativement

($r = -0,773^*$) d'une seule variable le nombre de grains par épi (NGE), alors qu'il maintient une relation négative ($r = -0,604$ et $r = -0,519$) avec le nombre d'épis par mètre carré (NEM^2) et le nombre de grains par mètre carré (NGM^2) respectivement. Tandis qu'en 2^{ème} campagne 2016/2017, le PMG dépend significativement de deux variables NEM^2 et NGE avec respectivement $r = -0,746^*$ et $r = -0,688^*$ et garde une relation négative ($r = -0,603$) avec le NGM^2 .

Ces coefficients indiquent que sous conditions contraignantes, lorsque le génotype n'arrive pas à produire un nombre élevé de grains par épi ou par mètre carré, il compense cette faiblesse par une augmentation du poids de 1000 grains. Le degré de cette compensation pour minimiser la baisse du rendement en grains est variable selon les génotypes. Ainsi nos résultats concordent avec ceux de Bahlouli *et al.*, (2009) qui indiquent que les génotypes qui utilisent de manière significative le poids de 1000 grains pour compenser la réduction du nombre de grains par mètre carré induite par le stress, sont les génotypes à PMG élevé (gros grains).

3.4 Sélection des génotypes performants dans le site d'Oued Smar

Vue la diversité du comportement des 10 génotypes étudiés, une caractérisation de regrouper les génotypes selon leur tendance aux variables mesurées a été réalisée. Une analyse en composantes principales (ACP) est appliquée pour chaque campagne sur la base des moyennes obtenues par chaque variable et les coordonnées des individus de l'ACP ont servi pour une classification ascendante hiérarchique (CAH).

- **1^{ère} campagne 2015/2016**

L'analyse des résultats permet de constater que la majeure partie des informations est expliquée par les deux premiers axes factoriels. Dans le plan factoriel F1xF2, les valeurs propres des deux composantes F1 et F2 et leur contribution à l'information totale sont représentées dans le (Tab. 24).

Les deux axes pris en considération pour décrire les corrélations entre les variables détiennent à eux seuls 67,96 % de l'information totale avec respectivement 48,28 % pour l'axe 1 et 19,68 % pour l'axe 2 (Fig. 50A).

Tableau 24: Répartition de l'inertie entre les deux axes (F1xF2) des variables mesurées pour la 1ère campagne 2015/2016.

	F1	F2
Valeur propre	4,828	1,968
Variabilité (%)	48,278	19,682
% cumulé	48,278	67,960

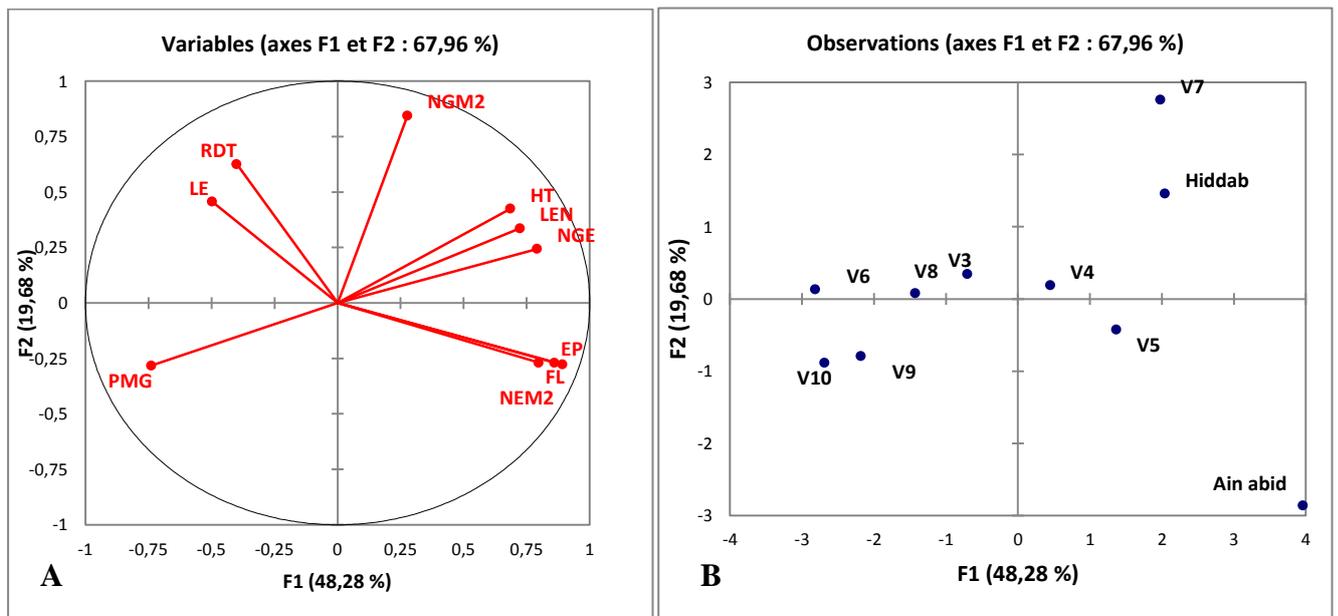


Figure 50: Analyse en composantes principales pour la 1^{ère} campagne 2015/2016. A : cercle de corrélation des variables, B : distribution des génotypes sur le plan F1-F2.

HT = hauteur de la plante, LEN = longueur du dernier entre nœud, FL= date de floraison, EP = date d'épiaison, NGE = nombre de grain par épi, RDT = rendement grain, NGM² = nombre de grains par mètre carré, NEM² = nombre d'épis par mètre carré.

Tableau 25: Coefficients de corrélation des variables mesurées avec les deux premiers axes de l'ACP.

	F1	F2
HT	0,686	0,425
LEN	0,724	0,337
LE	-0,497	0,457
EP	0,861	-0,269
FL	0,893	-0,278
NEM2	0,799	-0,270
NGE	0,792	0,244
PMG	-0,738	-0,282
NGM2	0,278	0,845
RDT	-0,399	0,625

L'axe1 détient le plus d'information avec 48,28 % ; sur le côté positif, six variables contribuent à sa formation dont les caractères d'adaptations morpho-phénologiques sont les plus impliqués dans la formation de cet axe : date d'épiaison (EP), longueur du dernier entre nœud (LEN), la hauteur de la plante (HT), nombre de grains par épi (NGE) et nombre d'épis par mètre carré (NEM²), tandis que sur le côté négatif de l'axe 1 se trouve le poids de 1000 grains (PMG) et la longueur de l'épi (LE). Tout au long de l'axe 2 du côté positif se trouve deux variables corrélées fortement à l'axe 2 (tab. 25) : le rendement en grain (RDT) et le nombre de grains par mètre carré (NGM²), donc l'axe 2 pourrait être défini comme axe lié au rendement ou à la productivité (fig. 50)

La représentation graphique des génotypes sur le plan 1-2 (fig. 50B) de la 1^{ère} campagne permet de sélectionner trois groupes en fonction de leurs performances :

Groupe 1 : Constitué par des génotypes performants pour les caractéristiques suivantes : rendement grain (RDT), nombre de grain par mètre carré (NGM²), nombre de grains par épi (NGE), longueur de l'épi (LE), longueur du dernier entre nœud (LEN) et la hauteur de la plante (HT) mais avec un PMG moins important. L'analyse en classification ascendante hiérarchique (CAH) confirme la présence de deux sous-groupes (fig. 51). Le sous-groupe 1 est formé par les génotypes V4, Hiddab et V7, tandis que le sous-groupe 2 est formé par V5 et V3. Et par conséquent, la sélection suggère que ce groupe de génotypes est le plus potentiel en productivité lors d'une campagne défavorable en rendement grain.

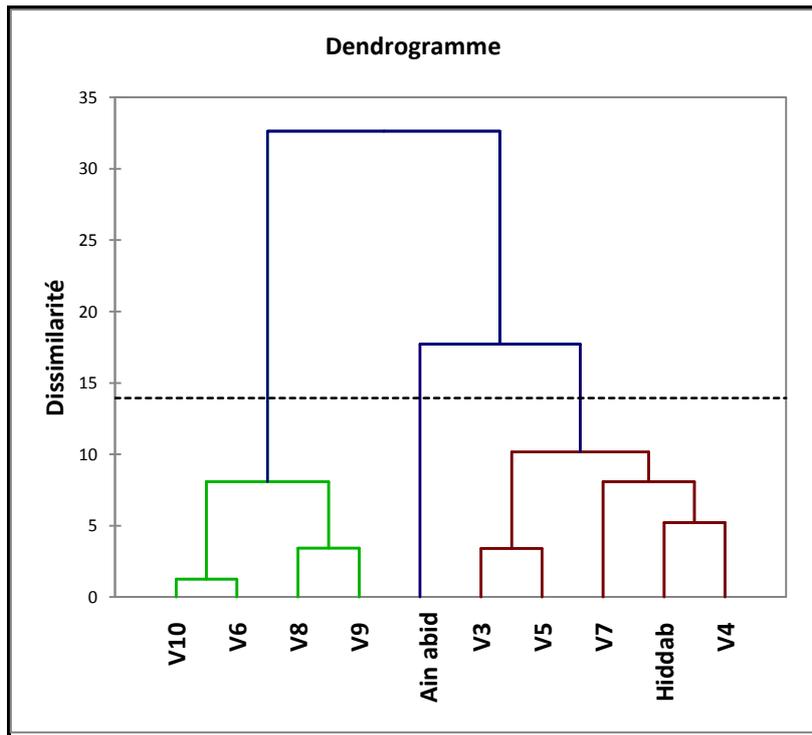


Figure 51: Dendrogramme de classification des génotypes pour la 1^{ère} campagne 2015/2016.

Groupe 2 : Se distingue par une épiaison précoce ainsi qu'un poids de 1000 grains élevé (gros grains) et une floraison plus au moins précoce. L'analyse en classification ascendante hiérarchique confirme le regroupement de quatre génotypes V10, V9, V6 et V8 donc la sélection de ce groupe est faite surtout sur la base des performances des traits liés à la phénologie.

Groupe 3 : C'est un groupe carrément distinct formé par un seul génotype Ain abid caractérisé par un cycle de développement tardif et un peuplement par mètre carré élevé (NEM^2) important. La classification ascendante hiérarchique (CAH) confirme l'individualisation de ce groupe, ainsi la sélection pour le caractère nombre d'épis par mètre carré (NEM^2) suggère le génotype Ain Abid le plus performant pour se caractère.

• 2^{ème} campagne 2016/2017

L'application de l'ACP sur les données de la 2^{ème} campagne indique que les deux premiers axes F1 et F2 génèrent une information totale de 67,40 %. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 41,72 % et 25,68 % de l'information (tab. 26).

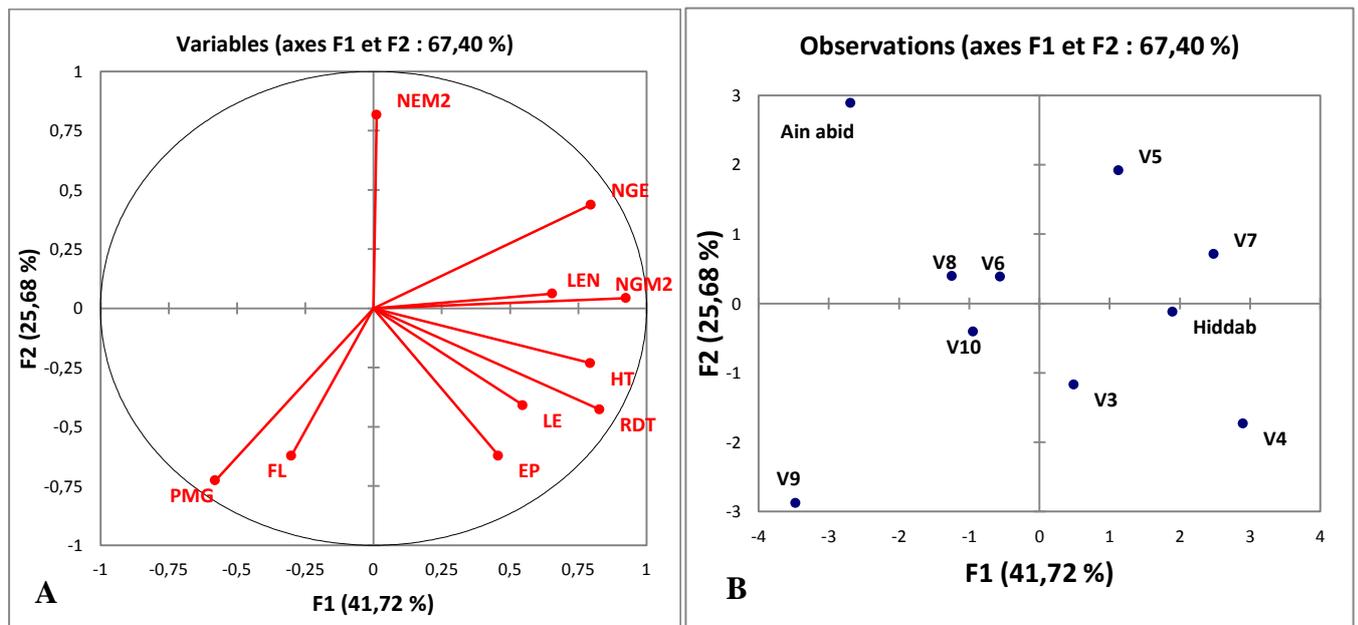


Figure 52: Analyse en composantes principales pour la 2^{ème} campagne 2016/2017. A : cercle de corrélation des variables, B : distribution des génotypes sur le plan F1-F2.

HT = hauteur de la plante, LEN = longueur du dernier entre nœud, FL= date de floraison, EP = date d'épiaison, NGE = nombre de grain par épi, RDT = rendement grain, NGM² = nombre de grains par mètre carré, NEM² = nombre d'épis par mètre carré.

Tableau 26: Répartition de l'inertie entre les deux axes (F1xF2) des variables mesurées pour la 2^{ème} campagne 2016/2017.

	F1	F2
Valeur propre	4,172	2,568
Variabilité (%)	41,719	25,684
% cumulé	41,719	67,403

A l'opposé de la 1^{ère} campagne, l'axe 1 de la 2^{ème} campagne est lié surtout aux caractères de la productivité (RDT, NGM² et NGE) qui se rapprochent dans leurs majorités au cercle ce qui traduit globalement un niveau de signification important sur le plan statistique, ainsi

d'autres variables contribuent à la formation de l'axe 1 sur le côté positif : la hauteur de la plante (HT), longueur du dernier entre nœud (LEN) et la date d'épiaison (EP). Alors que l'axe 2 est représenté par le nombre d'épis par mètre carré (NEM²) sur le côté positif et le poids de 1000 grains ainsi que la date de floraison (FL) sur le côté négatif (fig. 52).

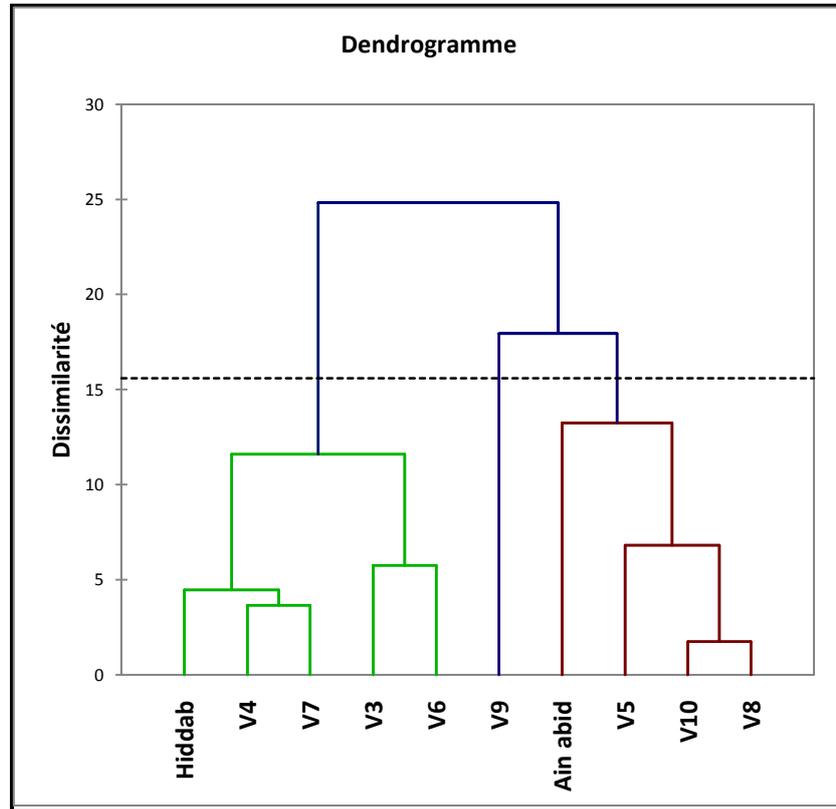


Figure 53. Dendrogramme de classification des géotypes pour la 2^{ème} campagne 2016/2017.

Concernant la 2^{ème} campagne 2016/2017, la représentation graphique des géotypes sur le plan 1-2 (fig. 52B) permet de sélectionner trois groupes :

Groupe 1 : Se distingue par les caractères discriminants suivants : les plus significatifs ceux qui sont les plus près du cercle ; rendement (RDT), nombre de grains par mètre carré (NGM²) et nombre de grains par épi (NGE) puis il y a les variables liées à l'adaptation morphologique à savoir : longueur du dernier entre nœud (LEN), hauteur de la plante (HT) et longueur de l'épi (LE). La classification ascendante hiérarchique a révélé la présence de deux sous-groupes au sein du 1^{er} groupe, le sous-groupe 1 correspond aux géotypes suivants : Hiddab, V4 et V7, le sous-groupe 2 formé par V3 et V6 (fig. 53), donc la sélection suggère en année favorable en rendement grains les géotypes du 1^{er} groupe.

Groupe 2 : Ce groupe est performant surtout en peuplement par unité de surface qui reflète un nombre d'épis par mètre carré (NEM²) important, ainsi qu'il est précoce à l'épiaison. La CAH confirme le regroupement des génotypes Ain Abid, V5, V8 et V10 pour ces caractères (fig. 53).

Groupe 3 : Ce groupe est individualisé par un seul génotype V9 dont le caractère le plus discriminant pour ce groupe est le poids important de 1000 grains.

Notre étude sur les dix génotypes testés indique la présence de la variabilité phénotypique et agronomique des variables analysées, variabilité qui peut être mise au profit de la sélection. L'analyse via l'ACP a montré la supériorité du groupe 1 en termes de rendement grains et stabilité (absence d'interaction génotype x années pour la variable rendement grains dans le site de Oued Smar). Les génotypes **V7, V3, V4 et Hiddab** ont enregistré les meilleurs rendements grains notamment en 1^{ère} campagne et en 2^{ème} campagne témoignant ainsi leurs potentiels en productivité et leurs aptitudes à minimiser la variation temporelle (année) du rendement grains.

Développer des variétés de blé adaptées au changement climatique est parmi les objectifs qui sont assignés dans un programme de sélection. Le choix d'un génotype de blé pour sa performance ne l'est que s'il apporte un plus significatif en rendement grains et ce dernier doit se maintenir dans l'espace et le temps. Cependant le rendement grains est la résultante de l'interaction entre un nombre de caractères constitutifs de l'architecture de la plante (Ceccarelli *et al.*, 2011, Bensemane, 2015).

3.5 Etude de la variabilité spatiotemporelle du rendement grain

Pour développer cette étape de notre étude, nous avons placé nos génotypes de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) dans deux localités agro-climatiques contrastées, Oued Smar qui caractérise la région subhumide et El-Khroub la région semi-aride, sous le même dispositif expérimental et durant deux années successives 2015/2016 et 2016/2017. Les sites expérimentaux sont situés à la station ITGC, Alger (Oued Smar, 24 m d'altitude) et la station ITGC, Constantine (El-Khroub, 713 m d'altitude).

Nos résultats d'analyse de la variance du rendement grains par environnement, révèlent un effet génotype significatif ($P < 0,05^*$) au niveau du site Oued Smar et très hautement significatif ($P < 0,001^{***}$) dans le site d'El-Khroub (tab. 27). Ceci est une indication d'une variabilité génétique suffisante, exploitable en sélection dans chaque environnement.

Les rendements des dix géotypes varient de 25,2 q.ha⁻¹ chez la variété Ain Abid au niveau du site El-Khroub à 47,4 q.ha⁻¹ le rendement du géotype V7 dans le site d'Oued Smar, soit un taux de variation de 46,83% (fig. 54).

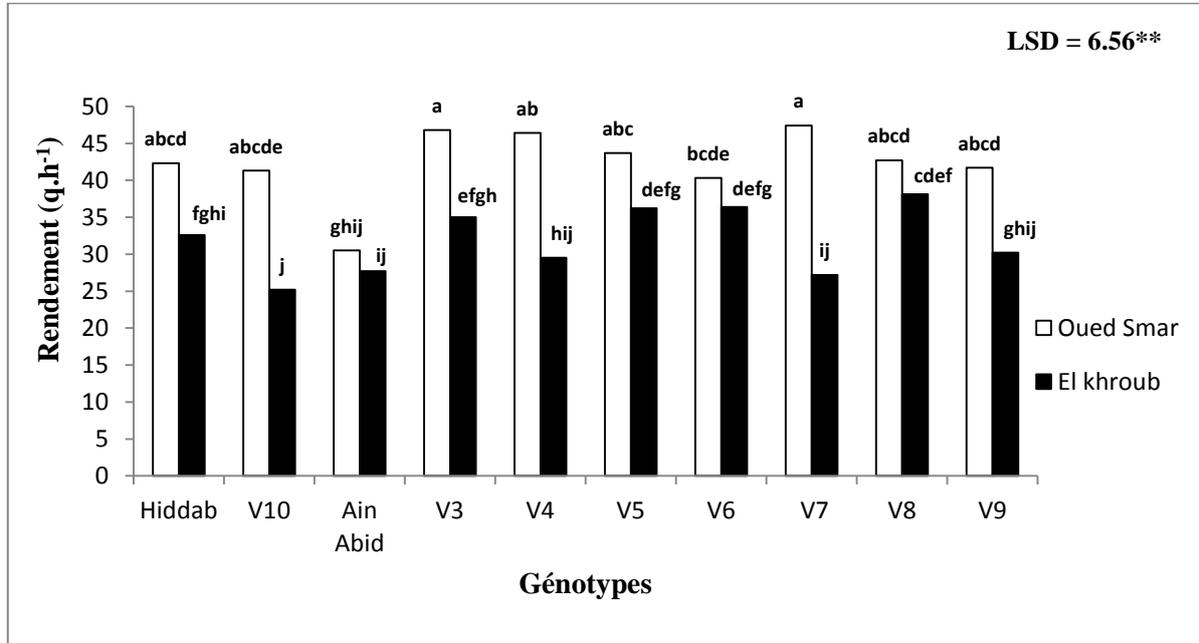


Figure 54: Rendement en grains des dix géotypes de blé tendre dans les deux environnements (El-Khroub et Oued Smar).

Les bars ayant une lettre en commun, statistiquement ne sont pas différents au seuil de 5% via le test LSD.

Les géotypes élites par site en termes de performance de rendement en grains, sont donnés dans le (tab. 27). Les géotypes V8, V6 et V5 sont classés parmi les meilleurs dans le site d'El-Khroub, enregistrant des rendements respectifs de 38,1- 36,4 et 36,2 q.h⁻¹ (fig. 54), alors que tous les géotypes étudiés montrent des rendements presque similaires sur le plan statistique dans le site d'Oued Smar à l'exception de la variété Ain Abid. On note cependant, quel que soit l'environnement, que la variété Ain Abid enregistre toujours une faible productivité, ceci est une indication de son faible potentiel en rendement grain.

Les géotypes V8, V6 et Ain Abid ont presque un comportement similaire dans les deux sites puisqu'ils ne montrent aucune différence significative sur le plan statistique entre les deux localités (fig. 54).

Tableau 27: Carrés moyens de l'analyse de variance du rendement en grains par environnement durant deux années successive.

Source de variation	ddl	El-Khroub	Oued Smar
Génotype (G)	9	119,898***	139,19*
Année (A)	1	27763,674***	241,00*
G x A	9	86,744***	67,33ns
Résiduelle	38	5,699	59,09
RDT/ Environnement		31,8	42,3
CV (%)		7,5	18,2
Génotypes élites par environnement		V8, V6 et V5	V7, V3, V4, V5, V8, Hiddab, V9, V10 et V6

*Significatif à $P < 0,05$, **Hautement significatif à $P < 0,01$, ***Très hautement significatif à $P < 0,001$, ns = non significatif.

Nos résultats d'analyse par environnement ont mis en relief la notion contrastée des deux zones étudiées. L'une est favorable et correspond au site d'Oued Smar (subhumide) dont le rendement moyen des génotypes dans cette zone est le plus élevé avec $42,3 \text{ q.ha}^{-1}$. Tandis que la zone d'El-Khroub est moins favorable à l'expression du rendement grain avec une moyenne de $31,8 \text{ q.ha}^{-1}$ (tab. 27). Par ailleurs, le niveau de signification de l'effet génotype est très élevé dans le site d'El-Khroub comparé à celui d'Oued Smar (tab. 27). Par conséquent, le site d'El-Khroub discrimine mieux entre les performances des génotypes évalués et peut être une source significative de contribution à l'interaction (G x E).

En outre, chaque site identifie un groupe de génotypes performants, c'est une indication de la présence de l'interaction génotype x environnement (G x E) significative. L'analyse combinée du rendement en grains des deux localités confirme la présence d'une interaction (G x E) hautement significative ($P < 0,01^{**}$) (tab. 28).

Ces résultats concordent à ceux de Haddad (2015) *in* Meziani, (2016) qui rapporte que les caractères variétaux répondent différemment aux effets de l'environnement pris dans le sens d'année et le degré d'expression est dépendant du génotype. Un génotype donné se comporte comme deux génotypes différents dans deux environnements différents, suite à la présence de l'interaction génotype x environnements. Les conditions de croissance des différents environnements sont donc perçues différemment par les génotypes évalués.

D'autre part, l'analyse de la variance combinée indique que l'effet spatiotemporel (E x A) est très hautement significatif et considéré comme la source de variation la plus importante avec un taux de 47,35%, alors que l'interaction (G x E) est hautement significative et n'explique que 2,70% du total des sommes des carrées des écarts dues aux effets environnement, année, génotype et les quatre interactions (tab. 28).

Ces résultats suggèrent une adaptation spécifique du matériel végétal évalué, suite à la présence de l'interaction pour le caractère rendement. Ils indiquent aussi la présence, parmi les génotypes évalués, des génotypes qui valorisent les milieux contraignants, ainsi que la présence de génotypes aptes à valoriser la fertilité des milieux et d'autres qui ne possèdent aucune de ces deux caractéristiques et de ce fait, ils sont à éliminer.

Tableau 28: Analyse de la variance combinée du rendement en grains (q.ha⁻¹) pour les deux environnements et au cours de deux années successives.

SS = somme des carrées, MS = moyennes des carrées, ddl = degré de liberté.

Source de variation	ddl	SS	MS	P-value
Environnement (E)	1	3308,38	3308,38	<.001***
Année (A)	1	11415,63	11415,63	<.001***
Génotypes (G)	9	1384,92	153,88	<.001***
E x A	1	16589,05	16589,05	<.001***
G x E	9	946,9	105,21	0,002**
G x A	9	853,99	94,89	0,005**
E x A x G	9	532,63	59,18	0,078ns
Résiduelle	78	2539,23	32,55	
Total	119	37658,06		

*Significatif à P < 0,05, **Hautement significatif à P < 0,01, ***Très hautement significatif à P < 0,001, ns = non significatif.

Il ressort de cette étape de notre étude que:

A l'exception de la variance (E x A x G), toutes les autres variances sont significatives (tab. 28). Les deux environnements El-Khroub et Oued Smar sont très hautement différents (P < 0.001***) avec des moyennes de rendements respectives de 31,8 et 42,3 q.ha⁻¹ (Oued Smar > El-Khroub).

Les dix génotypes montrent une différence de comportement très hautement significative ($P < 0,001^{***}$) suggérant ainsi une large variabilité au profit de la sélection (tab. 28). La comparaison des moyennes en se basant sur le ($LSD_G = 4,64$) ressort quatre groupes chevauchants (a, b, c et d), le groupe (a) comporte les génotypes à haut rendement (V3, V8, V5, V4, Hiddab et V7) et le groupe (d) correspond aux génotypes à faible potentiel en rendement grains V10 et Ain Abid (tab. 29). Cependant, le génotype V8 manifeste un faible coefficient de variation génotypique ($CV_g = 49,8\%$), c'est ainsi qu'on peut dire que le génotype V8 semble maintenir un niveau appréciable de productivité quelle que soit l'année ou le site, ce qui semble augurer d'une certaine flexibilité environnementale. Et par conséquent, il exprime à la fois la performance et la stabilité du rendement grains, deux caractères importants recherchés au sein d'une variété. Ainsi, ce génotype possède une adaptation plus large comparé aux autres génotypes et minimise le plus l'effet spatiotemporel sur la variable rendement grains. Cependant, pour limiter les fluctuations spatiotemporelles du rendement grains, la recherche et la caractérisation de génotypes qui possèdent la capacité de minimiser la variation spatiotemporelle est désirable. Il faut également identifier les facteurs du milieu qui sont la source ou la cause des variations spatiotemporelles du rendement grain (Bahlouli *et al.*, 2005 ; Kadi *et al.*, 2010 ; Haddad, 2015).

Tableau 29: Rendement en grains ($q.ha^{-1}$) de dix génotypes de blé tendre par environnement et par année avec coefficient de variation pour génotype (CV_g).

Génotypes	El-Khroub		Oued Smar		Moyennes ($q.ha^{-1}$)	CV_g (%)
	1 ^{er} année	2 ^{ème} année	1 ^{er} année	2 ^{ème} année		
V3	62,1	7,9	45,4	48,2	40,9 ^a	56,7
V8	62,1	14,0	46,6	38,7	40,4^{ab}	49,8
V5	61,1	11,2	38,7	48,6	39,9 ^{ab}	53,2
V6	60,0	12,9	39,3	41,2	38,4 ^{ab}	50,5
V4	48,3	10,7	39,3	53,4	37,9 ^{ab}	50,3
Hiddab	56,7	8,4	37,9	46,6	37,4 ^{abc}	55,6
V7	45,6	8,9	45,0	49,8	37,3 ^{abc}	51,1
V9	49,4	10,9	42,8	40,7	36,0 ^{bc}	47,6
V10	40,0	10,4	36,6	46,0	33,3 ^{cd}	47,3
Ain Abid	47,8	7,6	31,3	29,7	29,1 ^d	56,7
Moyenne	53,3	10,3	40,3	44,3	37,0	
RDT/Env	31,8^b		42,3^a			
RDT/Année	1^{er} année = 46,8^a		2^{ème} année = 27,3^b			

$LSD_G = 4,64$, $LSD_A = 2,07$, $LSD_E = 6,56$, $LSD_{G \times E} = 6,56$ et $LSD_{G \times A} = 6,56$.

L'effet hautement significatif ($P < 0,01^{**}$) de l'interaction (G x E) et (G x A) révèle la différence de performance entre les géotypes au niveau de chaque environnement ainsi que pour chaque année agricole (tab. 29). Cependant, le géotype **V8** exprime le meilleur rendement dans le site d'El-Khroub avec une moyenne de 38,1 q.ha⁻¹. Alors que, **V7** est le géotype le plus performant en rendement grain dans le site d'Oued Smar avec une moyenne de 46,8 q.ha⁻¹. Selon les moyennes de rendement par année (tab. 29), il nous semble possible d'identifier le comportement de nos géotypes en situation globalement favorable en 1^{er} année (2015/2016) et globalement défavorable en 2^{ème} année (2016/2017). Ainsi, le géotype **V8** semble exprimer le potentiel productif le plus élevé sous conditions climatiques favorables avec 54,36 q.ha⁻¹. Par contre, le géotype **V4** exprime de manière claire son aptitude à produire en condition climatique défavorable à l'exemple de la campagne 2016/2017 avec un rendement enregistré de 32,06 q.ha⁻¹.

4- Conclusion partielle

L'évaluation de dix géotypes de blé tendre (*Triticum aestivum* L.), en se basant sur les caractères phéno-morphologiques et agronomiques pour sélectionner des géotypes adaptés et performants, indique la présence de l'interaction géotype x années pour la plupart des variables mesurées. En effet, les résultats obtenus montrent que les géotypes de blé tendre se sont comportés différemment d'une année à l'autre. Pour une même variable les géotypes évalués présentent des valeurs très différentes.

Ainsi, sur la base des caractères mesurés, des groupes de géotypes aux comportements inter campagnes et inter environnements sont identifiés. Les géotypes **V3**, **V4** et **V7** ainsi que la variété **Hiddab** répondent à la fertilité des milieux. Ceci, quelle que soient les conditions climatiques, ils sont proposés pour les milieux favorables à la production du blé tendre. Cependant, le géotype **V7** se classe le plus performant en rendement grains dans les milieux fertiles. Tandis que dans les milieux moins fertiles, ce sont les géotypes **V8**, **V6** et **V5** qui sont sélectionnés pour ce type de milieux, néanmoins le géotype **V8** est classé le plus productif en grains en milieux moins fertiles.

Indépendamment des environnements, le géotype **V4** a enregistré le meilleur rendement grains en conditions climatiques défavorables. Donc, il présente l'avantage de tolérer les stress, il est à recommander pour les environnements contraignants et moins favorables.

Par ailleurs, le géotype **V8** a enregistré le meilleur rendement grains en conditions climatiques favorables, ainsi qu'il possède des potentialités de minimiser la variation spatiotemporelle du rendement grains, ce qui lui donne la propriété d'une large adaptation.

Nos résultats confirment que, quel que soit l'environnement, la variété **Ain Abid** ou bien le géotype **V10** se classent toujours en dernière position, ceci est une indication de leur faible potentiel en rendement grain.

Conclusion générale

Conclusion générale

L'eau est considérée comme le principal facteur limitant la production agricole. Il faut, ainsi, réserver en priorité son utilisation aux cultures qui la valorisent le mieux. Devant la limitation des ressources hydriques, la conduite rationnelle de l'irrigation et la sélection de variétés tolérantes à la sécheresse s'imposent, surtout dans les zones semi-arides qui sont souvent pénalisées par des faibles précipitations.

Notre travail s'inscrit dans cette perspective et dont l'objectif était de fournir des informations sur les mécanismes d'adaptation ou de tolérance du blé tendre au stress hydrique.

Pour ce faire, nous avons opté pour dix génotypes de blé tendre dont nous avons étudié leurs comportements durant la phase végétative sous trois régimes hydriques (100%, 50% et 25% de CR), en se basant sur plusieurs paramètres physiologiques, biochimiques, et morphologiques. A partir de l'ensemble des données que nous avons obtenues, il ressort de cette présente étude les résultats suivants :

- ✓ Une augmentation de la proline, osmolyte compatible, chez les dix génotypes étudiés. Cette accumulation est plus importante avec l'augmentation de la sévérité du stress.
- ✓ Diminution des paramètres liés à la croissance (biomasse aérienne, hauteur de la plante et longueur de l'épi à la maturité).
- ✓ Chute de la photosynthèse sous stress hydrique suite à la réduction de la chlorophylle totale et la diminution de la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) ainsi que le rendement quantique du PSII.
- ✓ Une diminution de la turgescence des feuilles (estimée par la TRE) chez tous les génotypes a été enregistrée. Cette diminution est d'autant plus importante que l'intensité du stress augmente.
- ✓ L'augmentation ou le prolongement de la durée du stress hydrique induit un stress oxydatif qui se traduit par une surproduction des espèces réactives d'oxygène (O_2^- , H_2O_2 ...etc.) et provoque par la suite une accumulation importante de malondialdéhyde

Conclusion générale.

(MDA), marqueur de la peroxydation des lipides dans les feuilles et traduisant ainsi une altération de la perméabilité membranaire.

Les plantes, pour faire face aux différents effets néfastes du stress, développent des mécanismes qui leurs permettent une « adaptation » au sein de leur environnement stressant

- ✓ Le système antioxydant enzymatique tel que la catalase (CAT) et l'ascorbate peroxydase (APX) a montré une modification considérable dans l'activité de ces dernières après la soumission des plantes au stress abiotique (stress hydrique). Ces enzymes permettent d'atténuer l'effet indésirable des formes d'oxygène réactives produites suite à un stress abiotique, en évitant leur accumulation qui serait à l'origine des dommages cellulaires irréversibles.
- ✓ L'accumulation de substances à faible poids moléculaires telle que la proline, n'est qu'un phénomène de réaction à la contrainte hydrique. Ce métabolite est l'un des osmolytes intervenant non seulement dans l'ajustement osmotique, mais aussi comme un antioxydant non enzymatique important impliqué dans la réponse à divers stress environnementaux. Ainsi, l'augmentation de la teneur en proline dans le cytosol des plantes de blé tendre laisse supposer que cet acide aminé a pour rôle d'ajuster le statut hydrique (par augmentation de la pression osmotique) et de lutter contre les espèces réactives d'oxygène en empêchant leur apparition ou de les détruire une fois apparues dans le but d'éviter ou limiter leurs effets néfastes.

Notre étude a montré que les dix génotypes ont utilisé pratiquement les mêmes stratégies de réponses au stress hydrique, mais avec des degrés différents. Ces paramètres peuvent être utilisés comme des critères de sélection et d'amélioration de rendement chez le blé tendre dans les régions subarides et semi-arides.

Dans notre étude, ce sont les génotypes **V4**, **V6**, **V7**, **V3** et **V9** qui ont montré un comportement intéressant pour la plupart des caractères étudiés et qui peuvent être utilisés dans les programmes d'amélioration pour la tolérance à la sécheresse et peuvent ainsi être suggérés comme des géniteurs dans les croisements en vue d'améliorer la tolérance au stress hydrique chez les variétés dites à haut rendement.

D'autre part, notre expérimentation au champ repose aussi sur l'étude comparative de 10 génotypes de blé tendre. Cette étude a porté sur plusieurs caractères agronomiques,

Conclusion générale.

morphologiques et phénologiques permettant l'évaluation du niveau d'adaptation et de performance du rendement, en vue de sélectionner les géotypes élités.

La campagne agricole 2015/2016 est caractérisée par un rendement grain favorable pour l'ensemble des géotypes testés. Tandis que la seconde campagne 2016/2017 a été défavorable pour la variable rendement grain.

Nos résultats montrent que le site d'Oued Smar est plus potentiel en rendement grain comparé à celui de l'El-Khroub, ainsi la fertilité et les conditions de croissance au niveau du site de Oued Smar sont plus favorables à la production du blé tendre comparativement au site de El-Khroub qui est moins favorable.

L'analyse des données révèle un comportement génotypique différent. Pour le même caractère, les géotypes évalués présentent des valeurs très différentes, notamment pour les caractères qui sont liés au rendement, tels que le nombre de grains par mètre carré (NGM²), le poids de 1000 grains (PMG) et le nombre d'épis par mètre carré (NEM²).

L'analyse de la variance par environnement a identifié pour chaque site un groupe de géotypes performants. Ainsi, les géotypes **V7**, **V3**, **V4** et la variété **Hiddab** répondent à la fertilité des milieux, ils sont proposés pour les milieux favorables à la production du blé tendre. Alors que, dans les milieux moins fertiles, ce sont les géotypes **V8**, **V6** et **V5** qui sont recommandés pour les milieux moins fertiles.

L'analyse combinée du rendement grain pour les deux environnements durant deux années a montré la prépondérance de l'effet spatiotemporel (E x A) sur l'expression du rendement grain, qui présente la source de variation la plus importante avec 47.35% contre 2.70% de l'effet interaction (G x E).

Dans les conditions climatiques défavorables, c'est le géotype **V4** qui présente l'avantage de tolérer les stress, il est à recommander pour les environnements contraignants et moins favorables.

Tandis que le géotype **V8** possède des potentialités à minimiser la variation spatiotemporelle du rendement grain, ainsi il peut être recommandé à plusieurs zones agro-climatiques pour la production du blé tendre.

D'autre part, la variété **Ain Abid** et le géotype **V10** sont les moins productives, ceci quel soit l'environnement et le climat.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

1. **Abdellaoui R., Cheikh M'Hamed H., Ben Naceur M., Rahmoune C., Bentiba K. L., Ben Hmida J., 2007.** Simple sequence repeats markers and physiological characterization of some local Tunisian barley accessions. *Journal of Cell and Molecular Biology*, 6: 19-29.
2. **Abdipur M., Reza Ramezani H., Bavei V and Talae S., 2013.** Effectiveness of Canopy Temperature and Chlorophyll Content Measurements at Different Plant Growth Stages for Screening of Drought Tolerant Wheat Genotypes. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci*, 13: 1325-1338.
3. **Acevedo E., 1987.** Assessing crop and plant attributes for cereal improvement in water limited Mediterranean environment. Drought tolerance in winter cereals. Chichester, U K, John and wiley and sons, Nex York. 303-320 pp.
4. **Acquaah G., 2015.** Conventional plant breeding principles and technics. In. advances in plant breeding strategies : breeding, biotechnology and molecular tools., volume I, éd. Springer, New york. 656 p.
5. **Ahmed Z., Sheikh M.A., Hameed A., Salah ud Din., 2012.** Investigation of antioxidant enzymes and biochemical changes in the wheat seeds (freed) induced by different pre-sowing treatments. *World Appl. Sci. J*, 18(1): 31-36.
6. **Akashi K., Miyake C., Yokota A., 2001.** Citrulline, a novel compatible solute in drought tolerant wild watermelon leaves, is an efficient hydroxyl radical scavenger. *FEBS Lett*, 508: 438–442.
7. **Ali Dib T., Monneveux Ph and Araus J.L., 1992.** Adaptation à la sécheresse et notion d'idéotype chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.). Caractères physiologiques d'adaptation. *Agronomie*, 12 : 381-393.
8. **Alia, Prasad, K.V.S.K., Pardha Saradhi P., 1995.** Effect of zinc on free radical and proline in Brassica juncea and Cajanus cajan. *Phytochemistry*, 39: 45-47.
9. **Anderson D., PrasadK., StewartR., 1995.** Changes in isozyme Profiles of catalase, peroxidase and Glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. *Plant Physiology*, 109: 1247-1257.
10. **Angelopoulos K., Dichio B and Xiloyannis C., 1996.** Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering, *J. Exp. Bot.* 47 (301): 1093–1100.

11. **Annicchiarico P and Pecetti L., 2003.** Developing a tall durum wheat plant type for semi-arid, Mediterranean cereal–livestock farming systems. *Field Crops Research*, 80: 157–164.
12. **Annicchiarico P., Bellah F., Chiari T., 2005.** Defining sub regions and estimating benefits for a specific adaptation strategy by breeding programs: a case study. *Crop Sci*, 45: 1741-1749.
13. **Appel K., Hirt H., 2004.** Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 373-399.
14. **Arbona V., Jacas J., Gomez-Cadenas A., 2007.** Response of the antioxidant machinery of two citrus rootstocks (*Cleopatra mandarin* and *Carrizo citrange*) to salt stress. *Proceeding International Society of Citriculture*, 25: 644-648.
15. **Arora A., Sairam R.K., Srivastava G.C., 2002.** Oxidative stress and antioxidative systems in plants. *Curr. Sci*, 82:1227-1238.
16. **Ashraf M., Foolad M.R., 2007.** Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59: 206-216.
17. **Atia A., Debez A., Rabhi M., Habib-Urrehman-Athar H.U., Abdelly C., 2006.** Alleviation of salt-induced seed dormancy in the perennial halophyte *Crithmum maritimum* L. (Apiaceae). *Journal Botany*, 38 (5): 1367-1372.
18. **Badr A., Muller K., Schafer-Pregl R., El Rabey H., Effgen S., Ibrahim H.H., Pozzi C., Rohdi W and Salamini F., 2000.** On the origin and domestication history of barley (*Hodeum vulgare*). *Mol. Biol.Evol.* 17(4):499-510.
19. **Baenziger P.S., Depauw R., 2009.** Wheat breeding: procedures and strategies. In. wheat : science and trade. Editeur, B.F. Carver, éd., wiley-blackwell. 568 p.
20. **Bahlouli F., Bouzerzour H and Benmahammed A., 2009.** Etude des mecanismes de stabilite du rendement grain de quelques génotypes de blé Dur (*Triticum Durum* Desf.) Sous climat semi-aride, *Annales de la Faculté des Sciences et des Sciences de l'Ingénieur*, Vol. 1 N°3/2009.
21. **Bahlouli F., Bouzerzour H., Benmhammed A., Hassous K.L., 2005.** Selection of high yielding and risk efficient durum wheat (*Triticum durum* Desf) cultivars under semi- arid conditions. *Pakistan Journal of Agronomy*, 4: 360-365.
22. **Bajji M., Kinet J.M., Lutts S., 2001.** Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Sci.*160: 669-681.

23. **Bajji M., Lutts S., Kinet J.M., 2000.** La résistance au stress hydrique chez le blé dur : Comparaison des comportements au niveau cellulaire et au niveau de la plante entière. *Options Mediterr. Ser A*, 40:227–231.
24. **Bates S., 1973.** Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39: 205–207.
25. **Beadle C.L., Ludlow M.M., Honeysett J.L., 1993.** Water relations. In Hall D.O., Scurlock J.M.O., Bolhar-Nordenkamp H.R., Leegood R.C., Long S.P. (Eds.), *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*. Chapman & Hall, pp 113-128.
26. **Belhassen E., This D., Monneveux P., 1995.** L'adaptation génétique aux contraintes de la sécheresse. *Cahiers Agricultures*, 4 : 251-261.
27. **Ben Naceur A., Chaabane R., El-Faleh M., Abdelly C., Ramla D., Nada A., Sakr M., Ben Naceur M., 2012.** Genetic diversity analysis on North Africa's barley using SSR markers. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 10: 13- 21.
28. **Benalia S., 2014.** **Journal de l'expression**
<http://www.lexpressiondz.com/actualite/187165-la-facture-s-est-enballee-en-2013.html>.
29. **Benbelkacem A., Kellou K., 2001.** Évaluation du progrès génétique chez quelques variétés de blé dur (*Triticum turgidum* L. var. durum) cultivées en Algérie. *Options méditerranéennes*, 6: 105-10.
30. **Benlaribi M., Monneveux Ph. et Grignac P., 1990.** Etude des caractères d'enracinement et de leur rôle dans l'adaptation au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.). *Agronomie*, (10): 305-322.
31. **Benmahammed A., 1996.** Association et héritabilités de quelques caractères à variation continue chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.). *Thèse de Magister*. INA El Harrach, 80 p.
32. **Benmahammed A., 2005.** Hétérosis, transgression et efficacité de la sélection précoce retardée de la biomasse, du nombre d'épi et utilisation des indices chez l'orge (*Hordeum vulgare*). *Thèse de Doctorat*. Université de Constantine, 125 p.
33. **Benmahammed A., Kermiche A., Hassous K. L., Djekoune A., Bouzerzour H., 2003.** Analyse de l'interaction génotype x milieux du rendement de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) en zone semi-aride. *Revue Sciences and Technologie*, 19: 98-103.
34. **Benmahammed A., Nouar H., Haddad L., Laala Z., Oulmi A., Bouzerzour H., 2010.** Analyse de la stabilité des performances de rendement du blé dur (*Triticum*

- durum* Desf.) sous conditions semi-arides. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 14(1) : 177-186
35. **Bensemene L., 2015.** Analyse de l'adaptation de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) sous conditions semi-arides. Thèse de doctorat des sciences Option : Biologie et physiologie végétales. Département d'Ecologie et de Biologie végétales, Faculté SNV, Université Sétif-1. 130 p.
36. **Berova M., Zlatev Z and Steova N., 2002.** Effects of Paclobutrazol on wheat seedlings under low temperature stress. *Bulgaria Journal. Plant Physiol*, 28: 75-84.
37. **Bertrand P., 2008.** Implication du stress oxydatif dans la toxicité du plomb sur une plante modèle, *Vicia faba*. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse, Toulouse, France, 256 p.
38. **Binott J.J., Owuoche J.O., Bartels D., 2017.** Physiological and molecular characterization of Kenyan barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings for salinity and drought tolerance. *Euphytica*, 213:139.
39. **Blum A., 1988.** Plant breeding for stress environments. *CRC Press Inc Florida, USA.* 223p.
40. **Blum A., 1996.** Crop response to drought and the interpretation of adaptation. *J. Plant Growth Regul.* 20(2): 135-148.
41. **Blum A., Ebercon A., 1976.** Genotypic responses in sorghum to drought stress. III. Free proline accumulation and drought resistance. *Crop Sci*, 16 : 428-431.
42. **Bohnert H.J., Sheveleva E., 1998.** Plant stress adaptations—making metabolism move. *Curr. Opin. Plant Biol*, 1: 267–274.
43. **Bonjean A. et Picard E., 1990.** Les céréales à paille origine, historique, économie et sélection. Ed. nathan. 235 p.
44. **Bonjean A., 2001.** Histoire de la culture des cereals et en particulier de celle de blé tendre (*Triticum aestivum* L.). Eds. Le Perche S., Guy P et Fraval A. Agriculture et biodiversité des plantes. Dossier de l'environnement de l'INRA, n°21, 29-37pp.
45. **Boucelha L., 2015.** Compréhension des mécanismes régissant l'endurcissement des graines de *Vigna unguiculata*. Thèse de Doctorat 3^{ème} cycle, Université Houari Boumediene, Alger, Algérie, 27 p.
46. **Boudoin J.P., Demol J., Louant B.P., Marechal G., Otoul E., 2002.** Amélioration des plantes : application aux principales espèces cultivées en régions tropicales. Ed. J. Demol. Edition : les presses agronomiques de gembloux (belgique). 350 p.

47. **Bouguerne B., 2012.** Conception et synthèse de dérivés phénoliques hautement fonctionnalisés et étude de leurs propriétés biologiques vis-à-vis des maladies cardiovasculaires (athérosclérose). Thèse de Doctorat, Université de Toulouse, Toulouse, France, 256 p.
48. **Boulal H., Zeghouane O., El Mourid M et Rezghi S., 2007.** Guide pratique de la conduite des céréales d'automne (Blés et Orge) dans le Maghreb (Algérie, Maroc et Tunisie). Co-edition : ITGC/INRA/ICARDA, 11 p.
49. **Bouzerzour H., Zerargui H., Dekhili M., 1995.** Relationships among duration of vegetative and grain filling periods, yield components and grain yield in durum wheat. *Awamia*, 75: 15-23.
50. **Bozzini A. 1988.** Origin, distribution and production of durum wheat in the world. *in durum: chemistry and technology*. aacc (minnesota). Eds. G. Fabriani et C. Lintas. Etats-Unis: 1-16 p.
51. **Bradford K.J and Hsiao T.C., 1982.** Physiological responses to moderate water. *Encyclopedia of physiology plant*, 1213, *physiol. Plant Ecol II*, Lange O.L et al. New York, 232-263 pp.
52. **Bradford M.M., 1976.** A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248-254.
53. **Braham M and Lemeur R., 1994.** Comparaison de la capacité photosynthétique et de la fluorescence chlorophyllienne chez l'olivier (*Olea europaea* L). soumis à un déficit hydrique, *Revue de l'Institut des régions arides*.
54. **Brancourt-Hulmel M., 2000.** Sélection pour l'adaptation au milieu et prise en compte des interactions génotype x milieu. OCL. 7:504-511
55. **Bray E.A., 1993.** Molecular responses to water deficit. *Plant physiol.* 13:1035-1040.
56. **Bray, E.A., 1997.** Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*, 2: 48-54
57. **Briat J.F., Lebrun M., 1999.** Plant responses to metal toxicity. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie.*, 322(1): 43-54.
58. **Brunet F., 2004.** Variations de la signature isotopique $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous dans les rivières et les fleuves. *Géochimie*. Université Paul Sabatier - Toulouse III. Français.
59. **Çakir R., 2004.** Effect of water stress at different development stages on vegetative and reproductive growth of corn. *Field crops research*, 89: 1-16.

60. **Camill Rhoul., 2016.** Simulation de la fluorescence de la végétation mesurée depuis une orbite géostationnaire. Interfaces continentales, environnement. *Université Paris-Saclay*, Français, 18 p. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01488881v2>
61. **Ceccarelli S., Grando S and Capettini F., 2011.** Barley: Breeding, history, progress, objectives, and Technology in North and East Africa and Latin America. Chapter book 8. *Barley: production, improvement, and uses / edited by Steven E. Ullrich. Library of Congress Cataloging 673 pages.*
62. **Chapman S.C and Barreto H.J., 1997.** Using a chlorophyll meter to estimate specific leaf nitrogen of tropical maize during vegetative growth. *Agron. J*,89: 557-562.
63. **Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S., 2003.** Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30:239-264.
64. **Cherian S., Reddy M., Ferreira R., 2006.** Transgenic plants with improved dehydration stress tolerance: Progress and future prospects. *Biologia Plantarum*, 50: 481- 495.
65. **Chetmi D., 2009.** Etude comparative de quelques variétés de blé dur (*triticum durum* Desf.) et analyse diallèle de leurs hybrides F1. Thèse de magister, ENSA, El harrach (Alger). 119 p.
66. **Choi, W. J., Chang S. X., Allen H. L., Kelting D. L and. Ro H. M., 2005.** Irrigation and fertilization effects on foliar and soil carbon and nitrogen isotope ratios in a loblolly pine stand. *Forest Ecology and Management*, 213: 90–101.
67. **Clark J.M., Norvell W.A., Clark F.R. et Buckley T.W. 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 p.
68. **Clarke J.M and Mac Caig T.N., 1982.** Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Sci*, 22: 503-506.
69. **Clément-Grandcourt M et Prats J., 1971.** Les céréales. Ed. Baillière et fils, Paris. 351 p.
70. **Cook J., Johnson V.A., Allan R.E., 1993.** Le blé. In. Méthodes traditionnelles de sélection des plantes : un aperçu historique destiné à servir de référence pour l'évaluation du rôle de la biotechnologie moderne. Ed. Organisation de coopération et de développement économique, Paris. 251p.
71. **Condon A. G., Richards R. A., Rebetzke G. J., Farquhar G. D., 2002.** Improving water-use efficiency and crop yield. *Crop Science*, 42: 122–132.

72. **Condon, A.G., Fraquhar G.D., Richards R.A., 1990.** Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. Leaf gas exchange and whole plant studies. *Aust. J. Plant Physiol*, 17: 9-22.
73. **Craig, H., 1954.** Carbon 13 in plants and the relationships between carbon 13 and carbon 14 variations in nature. *The journal of geology*, 62(2): 115-149.
74. **Crostan R.P., Williams J.T., 1981.** A world survey of wheat genetic resources. IBRGR Bulletin/80/59, 37 pages. In: Etude de la contribution des paramètres phéno-morphologiques dans l'adaptation du blé dur (*Triticum durum* Desf) dans l'étage bioclimatique semi-aride.
75. **Cruz de Carvalho M.H., Laffray D., Louguet P., 1998.** Comparison of the physiological responses of *Phaseolus vulgaris* and *Vigna unguiculata* cultivars when submitted to drought conditions. *Environ. Exp. Bot*, 40 (3):197–207.
76. **Dat J., Vandenaabeele S., Vranová E., Van Montagu M., Inzé D., Van Breusegem F., 2000.** Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences (CMLS)*, 57(5): 779-795.
77. **Davis WJ., Tardieu F., Trejo C.L., 1994.** How do chemical signals work in plants that grow in drying soil. *Plant Physiol.*, 104: 309-314.
78. **Deines, P., 1980.** The isotopic composition of reduced organic compounds. In Handbook of environmental Isotope Geochemistry. Fritz, P. and Fontes, J.C: 329-406.
79. **Dekouch kowsky Y and Meyer. S; 1992.** Inactivation of chloroplast ATPase by in vivo decrease of water potential. In. Murata N, Ed. Research in photosynthesis. *Kluwer Academic publishers*, dordrecht, 709-712.
80. **Delauney A.J and Verma DPS., 1993.** Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J*, 4: 215-223.
81. **Delauney, A. J., & Verma, D. P. S., 1993.** Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal*, 4(2): 215-223.
82. **Demarly Y., 1977.** Génétique et amélioration des plantes. Ed. Masson, Paris. 287 p.
83. **Demarly Y., Sibi M., 1989.** Amélioration des plantes et biotechnologies. Ed. John libbey. eurotext aupelf. Paris. 151 p.
84. **Demiral T and Türkan I., 2005.** Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. *Environmental and experimental botany*, 53:247-257.

85. **Djebbar R., 2012.** Effet du stress hydrique sur le métabolisme cellulaire de plantes de tabac sauvage (*Nicotiana sylvestris*) et d'un mutant mitochondrial (CMSII). Thèse de Doctorat d'état, Université Houari Boumediene, Alger, Algérie, 233 p.
86. **Doussinault G., Kaan F., Lecomte C et Monneveux P., 1992.** Les céréales à pailles : présentation générale. In : Amélioration des espèces végétales cultivées ; Gallais et H. Bannerot, ed. INRA (eds), 13-21 pp.
87. **Doussinault G., Pavoine M.T., Jaudean B. et Jahier J., 2001.** Evolution de la variabilité génétique chez le blé. Dossier de l'environnement de l'INRA, N°21. Station d'amélioration des plantes : 91-103.
88. **Ehdaie B., Alloush G.A., Madore M.A., Waines J.G., 2006.** Genotypic variation for stem reserves and mobilization in Wheat: I. Post anthesis changes in internode dry matter. *Crop Sci*, 46: 735–746.
89. **Engledow F.L., Wadham S.M., 1993.** Investigation on yield in the cereals. Part 1. *J Agric. Sci*, 13: 390-439.
90. **Fan S., Blake T.J., Blumwald E., 1994.** The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Physiologia Plantarum*, 90: 408-413.
91. **FAOSTAT., 2018.** (On-line): données statistiques. Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture. <http://www.fao.org/faostat/fr/#data/QC/visualize>
92. **FAOSTAT., 2019.** (On-line): données statistiques. Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture. <http://www.fao.org/faostat/fr/#data/QC/visualize>
93. **Farooq M., Walid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A., 2009.** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for sustainable development*, 29: 185-212.
94. **Farquhar G. D., O'Leary M. H and Berry J. A., 1982.** On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121–137.
95. **Farquhar G.D., Ehleringer J. R and Hubick K. T., 1989.** Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology & Molecular Biology* 40: 503–537.
96. **Farquhar G.D., Hubick K.T., Condon A.G., Richards R.A., 1988.** Carbon Isotope Discrimination and Water use Efficiency. In: Stable Isotope in Ecological Research, Rundel, P.W., J.R. Ehleringer and K.A. Nagy (Eds.), Springer-Verlag, New York, pp: 21-46.

97. **Feierabend J., Schaan C and Hertwig B., 1992.** Photoinactivation of catalase occurs under both high and low temperature stress conditions and accompanies photoinhibition of photosystem II. *Plant Physiology*, 110: 1554-1561.
98. **Feldman., 2001.** Origin of cultivated wheat. In Bonjean A.P et W J Angus. (éd.). The world wheat Book: a history of wheat breeding. Intercept Limited. Andover. Angleterre: 358 p. function through the use of molecular quantitative genetic. *J. Ex. Bot.* 48:1151-1163.
99. **Fisher R.A and Maurer R., 1978.** Drought resistance in spring wheat cultivars 1 Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.*, 29: 897-912.
100. **Flexas J., Bota J., Galmes J., Medrano H., Ribas-Carbo M., 2006.** Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 127: 343-352.
101. **Foulkes M.J., Slafer G.A., Davies W.J., Berry P.M., Sylvester-Bradley R., Martre P., Calderini D.F., Griffiths S., Reynolds M.P., 2011.** Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62 : 469-486.
102. **Foyer C.H., Valadier M.H., Migge A., Becker T.W., 1998.** Drought induced effects on nitrate reductase activity and mRNA on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves. *Plant Physiology*, 117: 283–292.
103. **Frederick J. R. and Camberato J. J., 1995.** Water and nitrogen effects on winter wheat in the southeastern Coastal Plain: I. Grain yield and kernel traits. *Agronomy Journal* 87: 521–526.
104. **Fresneau C., Ghashghaie J., Cornic G., 2007.** Drought effect on nitrate reductase and sucrose-phosphate synthase activities in wheat (*Triticum durum* L.): role of leaf internal CO₂. *Journal of Experimental Botany*, 58: 2983-2992.
105. **Fryer M.J., Andrews J.R., Oxborough K., Blowers D.A., Baker N.R., 1998.** Relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport, and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. *Plant Physiol*, 116 571–580.
106. **Garrel C., Ceballos-Picot I., Germain G., Al-Gubory K.H., 2007.** Oxidative stress-inducible antioxidant adaptive response during prostaglandin F₂alpha-induced luteal cell death in vivo. *Free Radical Research*, 41: 251-259.
107. **Gallais A., 2011.** Méthodes de création de variétés en amélioration des plantes. Ed. Quae. 278p.

108. **Gate P., 1995.** Ecophysiologie du blé. Ed. ITCF. Technique et Documentation. Lavoisier, Paris, 419 p.
109. **Ge T., Sui F., Bai L., Tong C., San N., 2012.** Effect of water stress on growth biomass partitioning and water-use efficiency in summer maize (*Zea mays L.*) throughout the growth cycle. *Acta Physio Plant*, 34: 1043-1053.
110. **Gill S.S., Tuteja N., 2010.** Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48:909-930.
111. **Gimenez C., Mitchell V.J., Lawlor D.W., 1992.** Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiol*, 98: 516-524.
112. **Golding A.J., Johnson G.N., 2003.** Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta*, 218: 107-114.
113. **Gondim F.A., Gomes-Filho E., Costa J.H., Mendes Alencar N.L and Prisco J.T., 2012.** Catalase plays a key role in salt stress acclimation induced by hydrogen peroxide pretreatment in maize. *Plant Physiology and Biochemistry*, 56: 62-71.
114. **Halliwell B., 2006.** Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. *Plant Physiol*, 141: 312-322.
115. **Hamada Y., 2002.** Evaluation de la variabilité génétique et utilisation des espèces tétraploïdes du genre *Triticum* pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse Magister. Université Mentouri Constantine, 167p.
116. **Hamada AbdElgawad G.Z., Hegab M.M., Pandey R., Asard H and Abuelsoud W., 2016.** High salinity induces different oxidative stress and antioxidant responses in maize seedlings organs. *Frontiers in plant science* 7.
117. **Handa, S., Handa, A. K., Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., 1986.** Proline accumulation and the adaptation of culture cultured plant cells to water stress. *Plant Physiology*, 80(4): 938-945.
118. **Hargas H., 2007.** Identification et sélection des caractères de résistance à la sécheresse chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) dans les conditions semi arides. Thèse de Magister. INA El Harrach, 73 p.
119. **Harlan J.R., 1976.** Barley. In: Evolution of crop plants; NW. Simmonds, ed. Longman Inc., New York, 93-98pp.
120. **Hegedus A., Erdei S., Horvath G., 2001.** Comparative studies of H₂O₂ detoxifying enzymes in green and greening barley seedling under Cd stress. *Plant Science*, 160: 1085-1093.

121. **Hervieu B., Capone R., Abis S., 2006.** L'enjeu céréalier en méditerranée. *Les notes d'analyse du CIHEAM*, (9) :1-13.
122. **Hoeskstra F.A., Golovina E.A., Buitink J., 2001.** Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci*, 6: 431-438.
123. **Hopkins W. G., 1999.** Introduction to Plant Physiology (3rd edition). Wiley & Sons Inc. Salisbury, F.B. & Ross, C.W. 1992. Plant Physiology. 4th edition, Wadsworth ed.
124. **Hsiao T.C., Acevedo E., Fereres E., Henderson D.W., 1976.** Water stress, growth and osmotic adjustment, *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B*, 273:479–500.
125. **Hsiao T.C., 1973.** Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24:519–570.
126. **Ingram J., Bartels D., 1996.** The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu. Rev. Plant Bio*, 47: 377–403.
127. **Inze D. Montagu M.V., 2001.** Oxidative Stress in Plants, CRC Iqbal J and S Mushtaq (1987). Effect of lead on germination, early seedling growth, soluble protein and acid phosphatase content in *Zea mays*. *Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research*, 30(11): 853-856.
128. **Jaleel C.A., Azooz M.M., 2009.** Exogenous calcium alters pigments composition, γ glutamyl kinase and proline oxidase activities in salt-stressed *Withania somnifera*. *Plant Omics Journal*, 2 (2): 85-90.
129. **Jaleel C.A., Manivannan P., Wahid M., Farooq A., Somasundaram R., Panneerselvam R., 2009.** Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol*, 11: 100–105.
130. **Ji, H., Liu, L., Li, K., Xie, Q., Wang, Z., Zhao, X., Xia Li, X., 2014.** PEG-mediated osmotic stress induces premature differentiation of the root apical meristem and outgrowth of lateral roots in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 65(17) : 4863-4872.
131. **Jones, H.G and Jones M.B., 1989.** Introduction: some terminology and common mechanisms. -In: Jones H.G., Flowers T.J. and Jones M.B. (Eds.) *Plants Under Stress*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–10 pp.
132. **Joseph B., Jini, D., 2011.** Development of salt stress-tolerant plants by gene manipulation of antioxidant enzymes. *Asian journal of agricultural research*, 5 (1): 17-27.

133. **Jouve P., 1984.** Relation entre déficit hydrique et rendement des céréales (blé tendre et orge) en milieu aride. *Agronomie Tropicale*, 39 (4): 308-315.
134. **Kadi Z., Adjel F., Bouzerzour H. 2010.** Analysis of the genotype x environment interaction of barley grain yield (*Hordeum vulgare* L.) under semi- arid conditions. *Advances in Environmental Biology*, 4: 34-40.
135. **Kang M.S., Subudhi P.K., Baisakh N., Priyadarshan P.M., 2007.** Crop breeding methodologies: classic and modern. In : breeding major food staples. Eds. Kang M.S. and Priyadarshan P.M., Ed. blackwell publishing, Iowa, USA: 5-40.
136. **Kasraoui M.F., Braham M., Denden M., Mehri H., Garciac M., T Lamaze, Attia F., 2006.** Effet du déficit hydrique au niveau de la phase photochimique du PSII chez deux variétés d'olivier. *C. R. Biologies*, 329 :98–105.
137. **Kaushik J.K., Bhat R., 2003.** Why is trehalose an exceptional protein stabilizer? *J.Biol. Chem*, 278 : 26458–26465.
138. **Kerby K. and Kuspira J., 1987.** The phylogeny of the polyploidy wheat *Triticum aestivum* L.(bread wheat) and *Triticum turgidum* (macaroni wheat). *Genome*, 29:722-737.
139. **Ketata H., 1987.** Actual and potential yields of cereal crops in moisture-limited environments. in: Drought Tolerance in Winter Cereals, Srivastava, J.P., Porceddu, E., Acevedo, E. and Varma, S. (éds). John Wiley and Sons Ltd, Chichester, UK. pp:105-116.
140. **Khaldoun A., Bellah F., Mekliche L., 2006.** L'obtention variétale en Algérie : cas des céréales à paille. INRAA. Alger. 82 p.
141. **Khosravinejad F., Heydari R., Farboodnia T., 2009.** Effect of salinity on organic solutes contents in barley. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 12: 158-162.
142. **Kirda C., Mohamed A.R.A.G., Kumarasinghe K.S., Montenegro A and Zapata F., 1992.** Carbon isotope discrimination at vegetative stage as an indicator of yield and water use efficiency of spring wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Plant Soil*, 147: 217-223.
143. **Kirigwi, F. M., Van Ginkel M., Trethowan R., Sears R. G., Rajaram S., Paulsen G. M., 2004.** Evaluation of selection strategies for wheat adaptation across water regimes. *Euphytica*, 135: 361–371.
144. **Korn M., Peterek S., Mock H.P., Heyer A.G., Hinch D.K., 2008.** Heterosis in the freezing tolerance, and sugar and flavonoid contents of crosses between *Arabidopsis*

- thaliana* accessions of widely varying freezing tolerance. *Plant Cell and Environment*, 31: 813-827.
145. **Kotchoni S.O and Gachomo E.W., 2006.** The reactive oxygen species network pathways: an essential prerequisite for perception of pathogen attack and the acquired disease resistance in plants. *Journal of Biosciences*, 31 (3): 389-404.
146. **Kramer P.J., 1980.** Drought, stress and the origin of adaptation in adaptation of plants to water and high temperature stress (NC Tuner and PJ Kramer, ed), Wiley interscience. New York, 21 pp.
147. **Kubala S., Wojtyla L., Quinet M., Lechowska K., Lutts L., Garnczarska M., 2015.** Enhanced expression of the proline synthesis gene P5CSA in relation to seed osmopriming improvement of Brassica napus germination under salinity stress. *Journal of Plant Physiology*, 183: 1-12.
148. **Kumar S.G., Reddy A.M., Sudhakar C., 2003.** NaCl effects on proline metabolism in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) with contrasting salt tolerance. *Plant Science*, 165 (6): 1245-1251.
149. **Laala Z., 2010.** Analyse en chemin des relations entre le rendement en grains et les composantes chez des populations F3 de blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous conditions semi-arides. *Mémoire de magister*, Faculté des Sciences, Département d'Agronomie. Université Ferhat Abbas, Sétif. 97p.
150. **Langebartels C., Wohlgenuth H., Kschieschan S., Grün S., Sandermann H., 2002.** Oxidative burst and cell death in ozone-exposed plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 40(6-8): 567-575.
151. **Larcher W., 1995.** Physiological plant ecology (3rd edition). Springer-Verlag, BerlinHeidelberg, 528 p.
152. **Larcher W., 2003.** Physiological Plant Ecology, 4th Edn. *Berlin*. Heidelberg. Springer Verlag, 433 p.
153. **Laumont P et Erroux J., 1961.** Inventaire des blés durs rencontrés et cultivés en Algérie. *Mémoire wde la Société d'histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, 5 :96 p.
154. **Lawlor D.W., Cornic G., 2002.** Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ*, 25: 275-294.
155. **Levitt J., 1972.** Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York, xiv, illus, 698 pp.

156. **Levitt J., 1982.** Stress terminology. –Turner N.C., Kramer P.J. (eds.). *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. New York, Wiley-Interscience, 437-439.
157. **Liu Y., Li S., Chen F., Yang S., Chen X., 2010.** Soil water dynamics and water use efficiency in spring maize (*Zea mays* L.) fields subjected to different water management practices on the Loess Plateau, China. *Agric Water Manage*, 97: 769-775.
158. **Lobell D.B., Hammer G.L., McLean G., MessinaC., RobertsM.J., SchlenkerW., 2013.** The critical role of extreme heat for maize production in the United States. *Nat. Clim. Change*, 3: 497-501.
159. **Lowlor D.W., 2002.** Limitation to photosynthesis to water stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*, 89: 871-885.
160. **Lu C and Zhang J., 1998.** Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photo-inhibition in wheat plants. *Aust. J. Plant Physiol*, 25: 883-892.
161. **Ludlow M.M., Muchow R.C., 1990.** A critical evaluation of traits for improving crop yield in water limited environments. *Advances in Agronomy*, 43: 107-153.
162. **Luna C.M., Gonzalez C.A and Trippi V.S., 1994.** Oxidative damage caused by an excess of copper in dat leaves. *Plant and Cell Physiology*, 35: 11-15.
163. **Mac Fadden E.S and Sears E.S., 1946.** The origin of *Triticum spelta* and its free threshing hexaploïd relatives. In K.S. Quisenberry and L.P. Reitz: wheat and wheat improvement, Madison, USA: 19-87.
164. **MADR, 2014.** Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural, Direction des Statistiques Agricoles et des Systèmes d'Information, *Statistique Agricole*, série B.
165. **MADR, 2015.** Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural, Direction des Statistiques Agricoles et des Systèmes d'Information, *Statistique Agricole*, série B.
166. **Magné C., Larher F., 1992.** High sugar content of extracts interferes with colorimetric determination of amino acid and free proline. *Anal. Biochem*, 200:115-118.
167. **Maralian H., Ebadi A., Didar T.R. and Haji-Eghrari B., 2010.** Influence of water deficit stress on wheat grain yield and proline accumulation rate. *African Journal of Agricultural Research*, 5 (4): 286-289.
168. **Mariotti A., 1991.** Le carbone 13 en abondance naturelle, traceur de la dynamique de la matière organique des sols et de l'évolution des paléoenvironnements continentaux. *Cahiers Orstom, sér. Pédologie*, 26(4): 299-313.

169. **Mashoudi S., Chaoui A., Ghorbal M.H and Ferjani E.E., 1997.** Response of antioxidant enzymes to excess copper in tomato (*Lycopersicon esculentum*, Mill). *Plant Science*, 127: 129-137.
170. **Masle-Meynard J., 1980.** L'élaboration du nombre d'épis chez le blé d'hiver. Influence de différentes caractéristiques de la structure du peuplement sur l'utilisation de l'azote et de la lumière. Thèse de Docteur-Ingénieur. INA-PG, Paris, 274p.
171. **Matin M.A., Brown J.H., Ferguson H., 1989.** Leaf water potential, relative water content, and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. *Agron J*, 81: 100-105.
172. **Maxwell K and Johnson G. N., 2000.** Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345):659-668.
173. **Mazouz L., 2006.** Etude de la contribution des paramètres phénol-morphologiques dans l'adaptation du blé dur (*Triticum durum* Desf.) dans l'étage bioclimatique semi-aride. *Mémoire de Magistère*, Dépt. Agron. Fac. Sci, Université Hadj Lakhdar, Batna, 70 p.
174. **Meeta J., Mini M., Rekha G., 2013.** Effect of PEG-6000 Imposed Water Deficit on Chlorophyll Metabolism in Maize Leaves. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 9: 262-271.
175. **Menad A., 2009.** Contribution à l'étude de l'interaction Génotype x milieu de l'orge. *Mémoire magister*, INA El Harrach, 70 p.
176. **Meyer W.S and Green G.C., 1981.** Plant indicators of wheat and soybean crop water stress. *Irr. Sci.* 2: 167-176. Meyer C., Lea U.S., Provan F., Kaiser W.M., Lillo C. (2005). Is nitrate reductase a major player in the plant NO (nitric oxide) game? *Photosynthesis Research*, 83: 181-189.
177. **Meyer W.S., Green G.C., 1981.** Plant indicators of wheat and soybean crop water stress. *Irr. Sci*, 2: 167-176.
178. **Meziani N., Bouzerzour H., Benmahammed A., Menad A and Benbelkacem A., 2011.** Performance and adaptation of barley genotypes (*Hordum vulgare* L.) to diverse locations. *Advanced in Environment Biology*, 5(7): 1465-1472.
179. **Meziani N., 2016.** Analyse des caractères liés au rendement de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) sous contraintes abiotiques. Thèse de doctorat, ENSA, El harrach, 43 p.
180. **Misra N., Gupta A.K., 2005.** Effect of salt stress on proline metabolism in two highyielding genotypes of green gram. *Plant Science*, 169: 331-339.

181. **Misra S.C., Shinde S., Geerts S., Rao V.S., Monneveux P., 2010.** Can carbon isotope discrimination and ash content predict grain yield and water use efficiency in wheat? *Agric. Water Manage*, 97: 57-65.
182. **Mittler R., 2002.** Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance, *Trends in Plant Science*, 7 (9): 405-410.
183. **Monneveux D and Depigny-This., 1995.** Intégration des approches physiologiques, génétiques et moléculaires pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse chez les céréales. In : Quel avenir pour l'amélioration des plantes ? Ed. AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. Paris. pp: 149-163.
184. **Monneveux P., This D., 1997.** La génétique face au problème de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse : espoirs et difficultés. *Sciences et changements planétaires. Sécheresse*, 8: 27- 37.
185. **Monneveux P., 1991.** Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales? In: L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. AUPELF-UREF. John Libbey Euritest.:165-186 pp.
186. **Monneveux P., Nemmar M., 1986.** Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le blé tendre (*T. aestivum* L) et chez le blé dur (*T. durum* Desf.). Etude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. *Agronomie*, 6(6):583-590.
187. **Monneveux P., Pekika D., Acevedo E and Merah O., 2006.** Effect of drought on leaf gas exchange, carbon isotope discrimination, transpiration efficiency and productivity in field grown durum wheat genotypes. *Plant Sci.*, 170: 867-872.
188. **Monneveux, P., Reynolds M. P., Trethowan R., Gonzalez-Santoyo H., Pena R. J and Zapata F., 2005.** Relationship between grain yield and carbon isotopediscrimination in bread wheat under four water regimes. *European Journal of Agronomy*, 22: 231–242.
189. **Morgan J.A., LeCain D.R., 1991.** Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes. *Crop Sci*, 31: 443-448.
190. **Mouret J.C., Conesa A.P., Bouchier A., Gaid M., Ould Said O., 1991.** Identification de facteurs de variabilité de rendement du blé en conditions hydrique limitantes dans la région de Sidi-Bellabès. Ed. INRA (France). *Les colloques*, n° 55. 35-47.
191. **Movahhed Y., Dehnavy M., Modarres sanavy S.A.M., Soroush zadeh A and Jalali M., 2004.** Change in proline, total soluble sugar, SPAD, and Chlorophyll

- Fluorescence in winter safflower cultivar under drought stress and foliar application of zinc and manganese. *Desert*, 9(1): 93-107.
192. **Nakano Y and Asada K., 1981.** Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22: 867-880.
193. **Naville M., 2005.** La biodiversité des espèces cultivées : Analyse dans le cas du blé. Travail réalisé dans le cadre des Projets Personnels Encadrés ENS Cachan. Département Biochimie et Génie Biologique Université Paris XI.
194. **Nomura M., Hibino T., Takabe T., Sugiyama T., Yokota A., Miyake H., Takabe T., 1998.** Transgenically produced glycinebetaine protects ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase from inactivation in *Synechococcus* sp. PCC7942 under salt stress. *Plant Cell Physiol*, 39: 425–432.
195. **Nouri L., 2002.** Ajustement osmotique et maintien de l'activité photosynthétique chez le blé dur (*Triticum durum*, Desf), en condition de déficit hydrique. Thèse de Magistère en Biologie végétale Univ *Mentouri*. Constantine. 77p.
196. **Nzengue Y., 2008.** Comparaison des mécanismes de toxicité redox du cadmium, du cuivre et du zinc: place des métallothionéines et de p53. Thèse de Doctorat. Université Joseph fourier, Grenoble, France, 297 p.
197. **Olmedo Arcega O.B., Cantrell R.G., 1995.** Recurrent selection for grain yield in Durum Wheat. *Crop Scid.* N°35. Pp.714-719. IN: Evaluation de la qualité d'un germoplasme de blé dur (*Triticum durum* Desf): appréciation de l'amplitude technologique et biochimique. Ait kaki S.
198. **ONFAA (Observatoire National des Filières Agricoles et Agro-alimentaires), 2015.** Commerce international-note de conjoncture-céréales-N°4 Mai 2015.MADRP.
199. **Ortiz-Lopez A., Nie G.-Y., Ort D.R., Baker N.R., 1990.** The involvement of the photoinhibition of photosystem II and impaired membrane energization in the reduced quantum yield of carbon assimilation in chilled maize. *Planta*, 181:78–84.
200. **Osmond C.B., 1994.** What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker N.R. & Bowyer J.R. (éd) Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field. *BIOS. Scientific Publishers. Oxford*, pp:1-24.
201. **Oudjani W., 2009.** Diversité de 25 génotypes de blé dur (*Triticum durum* Desf.) étude des caractères de production et d'adaptation. Mémoire de magister, fac.sciences de la nature et de la vie. Université Mentouri de Constantine (Algérie). 113p.

202. **Oukarroum A., 2007.** Vitalité des plantes d'orge (*Hordeum vulgare* L.) en conditions de stress hydrique et thermique analysée par la fluorescence chlorophyllienne. Thèse de doctorat 3878. Univ. Genève. Maroc.
203. **Pankovic D., Sadajc Z., Kevrešan S., Plesnjicar M., 1999.** Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism, *J. Exp. Bot.* 50 (330) 127–138.
204. **Parry A.J., Andralojc P.J., Khan S., Lea P.J., Keys A., 2002.** Rubisco activities: effects of drought stress. *Annals of botany*, 89:833-839.
205. **Pask A., Pietragalla J., Mullan D and Reynolds M.P., 2012.** Physiological breeding II: a field guide to wheat phenotyping. Mexico. *CIMMYT*. iv, 21-24 p.
206. **Passioura, J., 2007.** The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany*, 58(2), 113-117.
207. **Pirzad A., Shakiba M.R., Zehtab-salmasi S., Mohammadi S.A., Darvishzaden R and Samadi A., 2011.** Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* L. *J. Med. Plant. Res*, 5(12): 2483-2488.
208. **Poehlman J.M., Sleper D.A., 1995.** Breeding field crops. 4ème ed. The Iowa state university press, USA, 494 p.
209. **Prats J et Grandcount M. C., 1971.** Les céréales 2ème éd. Coll d'enseignement Agricole. 288 P.
210. **Prochazkova D., Sairam R.K., Srivastava G.C., Singh D.V., 2001.** Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. *Plant Sci*, 161: 765–771.
211. **Ramel F., 2009.** Implication des sucres solubles dans les réponses aux stress xénobiotique et oxydatif chez *Arabidopsis thaliana*. *Thèse de Doctorat*, Université de Rennes 1, Rennes, France, 307 p.
212. **Rhodes D and Samaras Y., 1994.** Genetic control of osmoregulation in plants. In cellular and molecular physiology of cell volume regulation. Stronge K. Boca Raton: CRC Press pp. 347-361.
213. **Richards R.A., 1986.** Glaucousness in wheat: its development and effect on water use efficiency, as exchange and photosynthetic tissue. *Aust. J. plant. Physiol*, 13: 465-473.

214. **Richards R. A. Lukacs Z., 2002.** Seedling vigour in wheat – sources of variation for genetic and agronomic improvement. *Australian Journal of Agricultural Science*, 53:41-50.
215. **Rodriguez M. L., Nakayasu E. S., Oliveira D. L., Nimrichter L., Nosanchuk J. D., Almeida I.C., Casadevall A., 2008.** Extracellular vesicles produced by *Cryptococcus* informants contain protein components associated with virulence. *Eukaryot. Cell*, 7: 58-67.
216. **Roitsch T., 1999.** Source-sink regulation by sugar and stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 2: 198-206.
217. **Sabour I., 1995.** Fluorescence chlorophyllienne et tolérance au stress hydrique chez le blé (*Triticum aestivum* L.). *CEA, faculté des sciences de Fez*, 48 p.
218. **Sairam R and Srivastava G., 2001.** Water stress tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.): variations in hydrogen peroxide accumulation and antioxidant activity in tolerant and susceptible genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186:63-70.
219. **Sakamoto A., Murata N., 2002.** The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant Cell Environ*, 25: 163-171.
220. **Salehi M., koocheki A., Nassiri M., 2002.** Leaf nitrogen and SPAD reading as indicator for drought stress in wheat. *Iranian Journal of Field crops Research*, 1(2):199-205.
221. **Sauter A., Davies W.J., Hartung W., 2001.** The long-distance abscisic acid signal in the droughted the fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal of Experimental Botany*, 52: 1991-1997.
222. **Schonfeld M.A., Johnson B.F., Craver B.F and Morhinweg D.W. (1988).** Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Sci.*, 28: 526-531.
223. **Scofield T., Evans J., Cook M.G and Wardlow I.F., 1988.** Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant physiol.* 4: 785 - 797 p.
224. **Semenov M.A., Halford N.G., 2009.** Identifying target traits and molecular mechanisms for wheat breeding under a changing climate. *J. Exp. Bot.* 60, 2791-2804.
225. **Shao H-B., Chu L-Y., Jaleel C.A., Zhao C-X., 2008.** Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, 331: 215-225.

226. **Shirazi M.U., Gyamfi J.A., Ram T., Bachiri H., Rasyid B., Rehman A., Khan M.A., Mujtaba S.M., Ali M., Aisha Shreen and Mumtaz S., 2010.** Selection of some suitable drought tolerant wheat genotypes using carbon isotopes discrimination (CID) technique. *Pak. J. Bot*, 42(5): 3639-3644.
227. **Shpiler L and Blum A., 1986.** Differential reaction of wheat cultivars to hot environments. *Euphytica*, 35: 483-492.
228. **Siddique MRB., Hamid A and Islam MS., 2000.** Drought stress effects on water relations of wheat. *Bot. Bul. Acad. Sin.* 41(1): 35-39.
229. **Sies H., 1997.** Oxidative stress: oxidants and antioxidants. *Experimental Physiology*, 82(2): 291-295.
230. **Singh S., Singh G., Singh P., Singh N., 2008.** Effect of water stress at different stages of grain development on the characteristics of starch and protein of different wheat varieties. *Food chemistry*, 108: 130-139.
231. **Smirnoff N., 1993.** The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytol*, 125: 27-58.
232. **Smirnoff N., Cumbes Q.J., 1989.** Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28: 1057-1060.
233. **Smith, B.N. et Epstein, S., 1971.** Two categories of $^{13}C/^{12}C$ ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 47: 380-384.
234. **Solomon A., Beer S., Waisel Y., Jones G.P., Paleg L.G., 1994.** Effect of NaCl on the carboxylation activity of rubisco from tamarix ordanis in the presence and absence of proline related compatible solutes. *Physiol. Plant*, 90: 198-208.
235. **Soltner D., 2005.** Les grandes productions végétales. 20ème. Ed. CCTA .20-140 pp.
236. **Song N.H., Yin X.L., Chen G.F., Yang H., 2007.** Biological responses of wheat (*Triticum aestivum* L) plants to the herbicide chlorotoluron in soils. *Chemosphere*, 68: 1779-1787.
237. **Steliana P.B., Aurel G., Daniel C and Călina P.C., 2018.** The Influence of Climatic Variations on the Stability of Wheat Plant Height. *Sciendo*, 508–514, DOI: 10.2478/alife-2018-0080.
238. **Stumm W. et Morgan J.J. (1996).** Aquatic chemistry. Third Edition. Wiley.
239. **Szabados, L., & Savouré, A., 2009.** Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 15(2): 89–97.

240. **Tezara W., Martinez D., Rengifo E., Herrera A., 2003.** Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and salt spray. *Annals of Botany*, 92: 757-65.
241. **Thomashow M.F., 1999.** Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu. Rev. Plant Biol*, 50 : 571–599.
242. **Triboi E., Planchon J., Magne J., 1985.** Déterminisme du poids moyen du grain chez le blé. Effet sur la variation du rendement. *CR Acad. Agri de France* 71 : 871- 886.
243. **Turner N.C., 1986.** Crop water deficit: a decade of progress. *Advances in Agronomy*, 39: 1-53.
244. **Turner N.C., 1997.** Further progress in crop water relations. *Adv. Agron*, 58 : 293–339.
245. **Turner N.C., Wright G.C and Siddique K.H.M., 2001.** Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Advances in Agronomy*, 14: 193–231.
246. **Ullrich S.E., 2011.** Barley: production, improvement, and uses. *Library of Congress NY*, 673 p.
247. **Vaezi B., Bavei V and Shiran B., 2010.** Screening of barley genotypes for drought tolerance by agro-physiological traits in field condition. *African Journal of Agricultural Research*, 55(9): 881-892.
248. **Valentovic P., Luxova M., Kolarovic L and Gasparikova O., 2006.** Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. *Plant Soil and Environment*, 52(4):186-191.
249. **Vierling E., 1991.** The roles of heat-shock proteins in plants. *Annu. Rev. Plant Biol*, 42: 579- 620.
250. **Vranova E., Inze D and Van Breusegem F., 2002.** Signal transduction during oxidative stress. *Journal of Experimental Botany*, 53 (372): 1227-1236.
251. **Wardlaw I.F., 2002.** Interaction between drought and chronic high temperature during kernel filling in wheat in a controlled environment, *Annals of Botany*, 90: 469-476.
252. **Wei Y.Y., Zheng Q., Liu Z.P., Yang Z.M., 2011.** Regulation of tolerance of *Chlamydomonas reinhardtii* to heavy metal toxicity by hemeoxygenase-1 and carbon monoxide. *Plant and Cell Physiology*, 52 (9): 1665-1675.

253. **Wu G., Zhang L and Wang Y., 2012.** Response of growth and antioxidant enzymes to osmotic stress in two different wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars seedlings. *Plant Soil Environ* 58(12):534-539.
254. **Yang S.L., Lan S.S., Gong M., 2009.** Hydrogen peroxide-induced proline and metabolic pathway of its accumulation in maize seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 166: 1694- 1699.
255. **Yin X.L., Jiang L., Song N.H., Yang H., 2008.** Toxic reactivity of wheat (*Triticumaestivum*L) plants to herbicide isoproturon. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(12): 4825-4831.
256. **YunSheng W., MaoDi Ding., XunGang Gu., JinLong W., Yunli P., LiPing G and Tao Xia., 2013.** Analysis of Interfering Substances in the Measurement of Malondialdehyde Content in Plant Leaves. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, 9 (3): 235-242.
257. **Zadoks J., Chang T., Konzak C., 1974.** A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research*, 14(6):415–421.
258. **Zahour A., 1992.** éléments d'amélioration des plantes. ed., actes. 230 p.
259. **Zhang J., Nguyen HT. and Blum A.,1999.** Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, 50: 291–302.
260. **Zhao W., Sun Y., Kjelgren R., Liu X., 2015.** Response of stomatal density and bound gas exchange in leaves of maize to soil water deficit. *Acta physiol plant*, 37:1704.
261. **Zheng B., Chenu K., Dreccer M.F and Chapman S.C., 2012.** Breeding for the future: what are the potential impacts of future frost and heat events on sowing and flowering time requirements for Australian bread wheat (*Triticum aestivum* L) varieties? *Glob. Change Biol*, 18: 2899-2914.
262. **Zhou Q.X., 2003.** Interaction between heavy metals and nitrogen fertilizers applied in soil vegetable systems. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 171: 338-344.
263. **Zuily –Fodil Y., Vasquez – Tello A and Vierra Da Silva J.B., 1990.** Effect of water deficit on cell permeability and chloroplast integrity. *Bull ,Soc, Bot Fr*, 137:115 123.

Annexes

Analyse de l'ANOVA pour les variables étudiées en chapitre II.

Annexe 1 : analyse de la variance pour la variable longueur de l'épi en serre.

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	10,5777	5,2889	2,05	
Blocks.whole plot stratum					
Traitements	2	74,763	37,3815	14,48	0,015
Résiduel	4	10,3268	2,5817	6,06	
Blocks.whole plot.sub plot stratum					
Génotypes	9	43,3304	4,8145	11,3	<,001
Traitement x Génotypes	18	11,3008	0,6278	1,47	0,137
Residual	54	23,0068	0,4261		
Total	89	173,3055			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance.

Annexe 2: analyse de la variance pour la hauteur de la plante en serre.

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	51,18	25,59	0,79	
Blocks.whole plot stratum					
Traitements	2	1330,98	665,49	20,54	0,008
Residual	4	129,62	32,4	1,53	
Blocks.whole plot.subplot stratum					
Génotypes	9	498,59	55,4	2,62	0,014
Traitement x Génotypes	18	319,29	17,74	0,84	0,648
Résiduel	54	1141,58	21,14		
Total	89	3471,23			

Annexe 3 : Analyse de la variance pour la discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	3,745	1,8725	2,69	
Blocks.whole plot stratum					
Traitements	2	180,837	90,4185	130,08	<,001
Résiduel	4	2,7805	0,6951	2,55	
Blocks.whole plot.sub plot stratum					
Génotypes	9	6,3083	0,7009	2,57	0,015
Traitement x Génotypes	18	8,0565	0,4476	1,64	0,041
Résiduel	54	14,7016	0,2723		
Total	89	216,429			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance.

Annexe 4 : Analyse de la variance pour la biomasse aérienne.

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	3,0734	1,5367	7,43	
Blocks.whole plot stratum					
Traitements	2	82,8778	41,4389	200,34	<,001
Résiduel	4	0,8274	0,2068	0,92	
Blocks.whole plot.sub plot stratum					
Génotypes	9	0,9095	0,1011	0,45	0,902
Traitement x Génotypes	18	1,7964	0,0998	0,44	0,97
Résiduel	54	12,1516	0,225		
Total	89	101,6362			

Annexe 5 : Analyse de la variance pour la chlorophylle totale.

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	42,23	21,12	0,16	
Blocks.whole plot stratum					
Traitements	2	1868,88	934,44	7,06	0,049
Résiduel	4	529,4	132,35	2,49	
Blocks.whole plot.sub plot stratum					
Génotypes	9	1561,22	173,47	3,26	0,003
Traitement x Génotypes	18	1144,75	63,6	1,19	0,298
Résiduel	54	2874,47	53,23		
Total	89	8020,96			

Annexe 6 : Analyse de la variance du rendement quantique du photosystème II, QY (PSII).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	0,078109	0,039054	1,53	
Blocks.whole plot stratum					
Treatments	2	0,344829	0,172414	6,74	0,052
Residual	4	0,102311	0,025578	3,75	
Blocks.whole plot.subplot stratum					
Genotypes	9	0,073246	0,008138	1,19	0,318
Treatments x Genotypes	18	0,142771	0,007932	1,16	0,323
Residual	54	0,368113	0,006817		
Total	89	1,109379			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance.

Annexe 7 : Analyse de la variance pour la variable teneur relative en eau (TRE).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	1043,6	521,8	1,77	
Blocks.whole plot stratum					
Treatments	2	41652,36	20826,18	70,72	<,001
Residual	4	1177,87	294,47	4,03	
Blocks.whole plot.sub plot stratum					
Genotypes	9	922,24	102,47	1,4	0,21
Treatments x Genotypes	18	895,97	49,78	0,68	0,814
Residual	54	3944,73	73,05		
Total	89	49636,78			

Annexe 8 : Analyse de la variance pour la variable teneur en protéines totales (TPT).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	55,335	27,667	1,97	
Blocks.Whole plots stratum					
Treatments	2	377,656	188,828	13,46	0,017
Residual	4	56,13	14,032	2,76	
Blocks.Whole plots.Sub plots stratum					
Genotypes	9	19,966	2,218	0,44	0,909
Treatments x Genotypes	18	70,397	3,911	0,77	0,723
Residual	54	274,126	5,076		
Total	89	853,609			

Annexe 9 : Analyse de la variance pour l'activité enzymatique de la catalase (CAT).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	1495	747,5	0,98	
Blocks.Whole plots stratum					
Treatments	2	14989,5	7494,8	9,79	0,029
Residual	4	3062,7	765,7	6,77	
Blocks.Whole plots.Sub plots stratum					
Genotypes	9	3351,6	372,4	3,29	0,003
Treatments x Genotypes	18	7014,2	389,7	3,45	<,001
Residual	48	5427,3	113,1		
Total	83	32383,4			

Annexe 10 : Analyse de la variance pour l'activité enzymatique de l'ascorbate peroxydase (APX).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	2148,8	1074,4	32,32	
Blocks.Whole plots stratum					
Treatments	2	6698,2	3349,1	100,75	<,001
Residual	4	133	33,2	0,21	
Blocks.Whole plots.Sub plots stratum					
Genotypes	9	1102,8	122,5	0,79	0,63
Treatments x Genotypes	18	6687,8	371,5	2,38	0,009
Residual	47	7323,8	155,8		
Total	82	21231,8			

Annexe 11 : Analyse de la variance pour la teneur en malondialdéhyde (MDA).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	0,79	0,4	0,01	
Blocks.whole plot stratum					
Treatments	2	2671,46	1335,73	41,99	0,002
Residual	4	127,25	31,81	0,88	
Blocks.wholeplot.subplot stratum					
Genotypes	9	521,57	57,95	1,61	0,135
Treatments x Genotypes	18	595,38	33,08	0,92	0,559
Residual	54	1941,62	35,96		
Total	89	5858,06			

Annexe 12 : Analyse de la variance pour la teneur en proline.

Source of variation	Ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	18935	9467	1,17	
Blocks.whole plot stratum					
Treatments	2	233683	116841	14,45	0,015
Residual	4	32342	8085	1,5	
Blocks.wholeplot.subplot stratum					
Genotypes	9	25016	2780	0,52	0,855
Treatments x Genotypes	18	67885	3771	0,7	0,794
Residual	53	284739	5372		
Total	88	659207			

Analyse de l'ANOVA pour les variables étudiées en chapitre III.**ANOVA à un seul critère de classification****Annexe 13** : ANOVA à un seul facteur pour la variable hauteur.

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	34,07	17,03	1,39	
Genotypes	9	589,87	65,54	5,36	0,001
Residual	18	219,93	12,22		
Total	29	843,87			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	92,47	46,23	3,39	
Genotypes	9	1222,97	135,89	9,96	<,001
Residual	18	245,53	13,64		
Total	29	1560,97			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance.

Annexe 14 : ANOVA à un seul facteur pour la variable longueur du dernier entre nœud (LEN).

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	16,254	8,127	2,34	
Genotypes	9	263,803	29,311	8,45	<,001
Residual	18	62,466	3,47		
Total	29	342,523			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	13,95	6,97	0,35	
Genotypes	9	154,3	17,14	0,86	0,578
Residual	18	360,55	20,03		
Total	29	528,8			

Annexe 15 : ANOVA à un seul critère de classification pour la longueur de l'épi.

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	2,786	1,393	3,07	
Genotypes	9	14,4563	1,6063	3,54	0,011
Residual	18	8,1607	0,4534		
Total	29	25,403			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	1,317	0,658	0,58	
Genotypes	9	27,8	3,089	2,73	0,033
Residual	18	20,35	1,131		
Total	29	49,467			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance.

Annexe 16 : ANOVA à un seul critère de classification pour la date d'épiaison.

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	14,8667	7,4333	17,15	
Genotypes	9	246,7	27,4111	63,26	<,001
Residual	18	7,8	0,4333		
Total	29	269,3667			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	18,07	9,03	0,54	
Genotypes	9	165,37	18,37	1,1	0,413
Residual	18	301,93	16,77		
Total	29	485,37			

Annexe 17 : ANOVA à un seul critère de classification pour la date de floraison.

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	11,4	5,7	10,33	
Genotypes	9	153,8667	17,0963	30,98	<,001
Residual	18	9,9333	0,5519		
Total	29	175,2			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	472,47	236,23	5,33	
Genotypes	9	427,5	47,5	1,07	0,428
Residual	18	798,2	44,34		
Total	29	1698,17			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 18 : ANOVA à un seul critère de classification pour nombre d'épis/ m² (NEM²).

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	457,8	228,9	0,27	
Genotypes	9	6729,3	747,7	0,88	0,558
Residual	18	15240,9	846,7		
Total	29	22428			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	1037,9	518,9	0,71	
Genotypes	9	55134,8	6126,1	8,33	<,001
Residual	18	13244,8	735,8		
Total	29	69417,5			

Annexe 19 : ANOVA à un seul critère de classification pour nombre grains/ épi (NGE).

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	61,3	30,65	0,89	
Genotypes	9	1416,07	157,34	4,56	0,003
Residual	18	621,23	34,51		
Total	29	2098,61			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	172,37	86,19	3,32	
Genotypes	9	641,18	71,24	2,74	0,033
Residual	18	467,2	25,96		
Total	29	1280,75			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 20: ANOVA à un seul critère de classification pour poids de 1000-grains (PMG).

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	34,319	17,16	3,31	
Genotypes	9	497,002	55,222	10,66	<,001
Residual	18	93,209	5,178		
Campagne 2016/2017					
Total	29	624,53			
Block stratum	2	42,15	21,07	0,85	
G_notypes	9	848,47	94,27	3,81	0,008
Residual	18	445,36	24,74		
Total	29	1335,98			

Annexe 21: ANOVA à un seul critère de classification pour nombre de grain/ m² (NGM²).

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	12874764	6437382	1,43	
Genotypes	9	55107057	6123006	1,36	0,274
Residual	18	80816389	4489799		
Total	29	148798210			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	18488189	9244095	1,93	
Genotypes	9	117212804	13023645	2,72	0,034
Residual	18	86058458	4781025		
Total	29	221759451			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 22: ANOVA à un seul critère de classification pour le rendement grains (RDT).

Campagne 2015/2016					
Source of variation	ddl	s,s,	m,s,	v,r,	F pr,
Block stratum	2	84,76	42,38	0,7	
Genotypes	9	597,26	66,36	1,1	0,412
Residual	18	1088,89	60,49		
Total	29	1770,91			
Campagne 2016/2017					
Block stratum	2	109,16	54,58	0,87	
Genotypes	9	1261,4	140,16	2,25	0,049
Residual	18	1123,16	62,4		
Total	29	2493,73			

ANOVA à deux critères de classification (chapitre III)

Annexe 23 : analyse de la variance combinée pour la variable hauteur de la plante (HT).

Source de variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	97,3	48,65	3,74	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	1346,02	149,56	11,49	<,001
Année	1	2172,02	2172,02	166,84	<,001
Génotypes x Année	9	466,82	51,87	3,98	0,001
Résiduel	38	494,7	13,02		
Total	59	4576,85			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 24 : analyse de la variance combinée pour la variable longueur du dernier l'entre nœud (LEN).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	29,82	14,91	1,34	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	360,31	40,03	3,59	0,003
Année	1	327,13	327,13	29,36	<,001
Génotypes x Année	9	57,79	6,42	0,58	0,808
Résiduel	38	423,4	11,14		
Total	59	1198,46			

Annexe 25 : analyse de la variance combinée pour la variable longueur de l'épi (LE).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	3,9163	1,9582	2,59	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	38,8315	4,3146	5,71	<,001
Année	1	1,3802	1,3802	1,83	0,184
Génotypes x Année	9	3,4248	0,3805	0,5	0,862
Résiduel	38	28,697	0,7552		
Total	59	76,2498			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 26 : analyse de la variance combinée pour la variable date d'épiaison (EP).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	6,4	3,2	0,36	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	170	18,889	2,13	0,05
Année	1	355,267	355,267	40,15	<,001
Génotypes x Année	9	242,067	26,896	3,04	0,008
Résiduel	38	336,267	8,849		
Total	59	1110			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 27 : analyse de la variance combinée pour la variable date de floraison (FL)

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	275,43	137,72	5,15	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	194,02	21,56	0,81	0,614
Année	1	268,82	268,82	10,05	0,003
Génotypes x Année	9	387,35	43,04	1,61	0,148
Résiduel	38	1016,57	26,75		
Total	59	2142,18			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 28 : analyse de la variance combinée pour la variable nombre d'épi/m² (NEM²)

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	413,4	206,7	0,27	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	39873,1	4430,3	5,69	<,001
Année	1	564,3	564,3	0,73	0,4
Génotypes x Année	9	21991,1	2443,5	3,14	0,006
Résiduel	38	29567,9	778,1		
Total	59	92409,7			

Annexe 29 : analyse de la variance combinée pour la variable nombre de grain/épi (NGE).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	195,44	97,72	3,3	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	1772,63	196,96	6,64	<,001
Année	1	52,83	52,83	1,78	0,19
Génotypes x Année	9	284,63	31,63	1,07	0,409
Résiduel	38	1126,66	29,65		
Total	59	3432,19			

*ddl : degré de liberté, S.S = somme des carrés, m.s = moyennes des carrés, v.r = variance

Annexe 30 : analyse de la variance combinée pour le poids de 1000 grains (PMG).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	63,98	31,99	2,21	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	1091,49	121,28	8,36	<,001
Année	1	600,36	600,36	41,4	<,001
Génotypes x Année	9	253,99	28,22	1,95	0,074
Résiduel	38	551,06	14,5		
Total	59	2560,87			

Annexe 31 : analyse de la variance combinée pour le nombre de grains/m² (NGM²).

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	24887003	12443501	2,73	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	128501587	14277954	3,13	0,006
Année	1	2943709	2943709	0,65	0,427
Génotypes x Année	9	43818275	4868697	1,07	0,408
Résiduel	38	173350798	4561863		
Total	59	373501370			

Annexe 32 : analyse de la variance combinée pour le rendement grains (RDT) dans le site d'Oued-Smar.

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Block stratum	2	160,63	80,31	1,36	
Block.*Units* stratum					
Génotypes	9	1252,74	139,19	2,36	0,032
Année	1	241	241	4,08	0,051
Génotypes x Année	9	605,93	67,33	1,14	0,36
Résiduel	38	2245,35	59,09		
Total	59	4505,64			

Annexe 33 : analyse de la variance combinée pour le rendement grains (RDT) dans le site d'El-Khroub.

Source of variation	ddl	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Blocks stratum	2	4,044	2,022	0,35	
Blocks.*Units* stratum					
Génotypes	9	1079,081	119,898	21,04	<,001
Année	1	27763,674	27763,674	4871,99	<,001
Génotypes x Année	9	780,696	86,744	15,22	<,001
Résiduel	38	216,548	5,699		
Total	59	29844,044			

THE EFFECT OF DROUGHT, HEAT AND COMBINED STRESS ON ANTIOXIDANT ENZYMES IN BREAD WHEAT GENOTYPES (*Triticum aestivum* L.)

Hamid BACHIRI^{*,**}, Réda DJEBBAR^{***}, Arezki MEKLIČHE^{*}

^{*}National Higher school of Agronomy, Department of plant improvement and production (ENSA), El Harrach, Algiers, Algeria.

^{**}National Institute of Agronomy Research of Algeria (INRAA), Biotechnology and Plant Breeding Division, Laboratory of Plant Physiology, Baraki, Algiers, Algeria.

^{***}University of Sciences and Technology Houari Boumediene (USTHB), Faculty of Sciences, Laboratory of Biology and Physiology of Organisms, El Alia, Algiers, Algeria.

Correspondence author: Reda Djebbar, University of Sciences and Technology Houari Boumediene, Faculty of Sciences, Laboratory of Biology and Physiology of Organisms, El Alia, Algiers, Algeria. Email: reda_djebbar@yahoo.fr

Abstract. Combined drought and high temperatures are mainly abiotic stress factors that often occur simultaneously in the field and represent an increasing risk to global wheat production. In addition, these environmental challenges lead to oxidative stress in plants through overproduction of reactive oxygen species (ROS). The effects of combined drought and heat on antioxidant enzyme activities were investigated in three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). Two Algerian varieties, Ain Abid and Hidhab plus advanced line from CIMMYT, that called in this study V6 genotype, were compared under single and combined (HS x D) stresses of drought (30% field capacity, D) and heat stress (day/night = 23/36 °C, HS) during 7 days. Results showed that, heat stress (HS), drought (D) or combined of HS x D severely reduces growth, biomass (dry matter), with greater effect observed in response to HS x D by -58.38% as mean reduction for all genotypes. However, V6 genotype showed lower increase in malondialdehyde (MDA) concentration in response to single drought and heat stress that is closely associated with higher activity of CAT under drought (+304.79%) and APX activity under heat stress (+179.23%). While under combined of HS x D only V6 genotype showed efficient up-regulation of APX activity (+288.27%) that is followed by no significant oxidative damage (MDA). In contrast, Hidhab variety revealed inefficient increase of APX in response to combined of HS x D that is demonstrated by higher significant increase of MDA concentration. Similarly, in response to single drought (D), Ain Abid variety had inefficient up-regulation of CAT and the overproduction of peroxides might lead to membrane dysfunction that is a consequence of hydrogen peroxide accumulation due to loss in APX activity (-8.5%). Thus, our results suggest that tolerance of V6 genotype to drought, heat stress or their combined effect is strongly related with efficient modulation between antioxidant enzyme activities, less MDA concentration and increased CAT and APX activities to scavenge hydrogen peroxide in the plant cell.

Keywords: wheat genotype (*Triticum aestivum* L.); drought; heat; oxidative stress and antioxidant enzymes.

INTRODUCTION

Wheat production in Algeria is mainly practiced in semi-arid areas, as a consequence, grain yield remains very low with annual production of bread wheat 9.52 million quintals and average yield 16.3 q⁻¹ ha [11]. Moreover, cereal crops in Algeria suffer additional abiotic stresses such as winter-spring cold (due to altitude) and terminal drought (because of close proximity to the Sahara desert). The low rainfall and high temperatures are the serious threat to its low yield in arid and semi-arid areas [12].

During development cycle, wheat plants are subjected to various environmental stresses such as drought, cold, high temperatures, high salinity, etc. responsible for extensive curtailing of crop productivity worldwide [1, 39]. Wheat is a major crop plant on which the effects of drought [7, 21, 34, 44] and heat [3, 18, 42, 43] stresses given alone have been widely investigated at the physiological, genetic, and molecular levels; whereas, there is a very limited understanding of the combined effect of these two stresses. Moreover, in the field different stresses often occur simultaneously, such as high temperatures and drought periods, especially in semi-arid or drought-stricken areas [1, 37]. Furthermore, the biochemical responses of plants to the interaction of drought and heat are notable and cannot be directly estimated from the responses of plants to each of the separate stresses [37]. In spite of their importance, studies regarding combined effects of drought and heat stress impacts on plants are relatively few [47].

On the other hand, as consequence of primary stress effect, secondary stress such as oxidative damage in plant cell leads to a larger escape of electrons towards oxygen molecular during photosynthesis and metabolism processes, which enhances reactive oxygen species (ROS) generation such as singlet oxygen (¹O₂), superoxide anion (O₂⁻), hydrogen peroxide (H₂O₂) and hydroxyl radical (HO[·]) [9]. Thus, metabolic imbalances produced by changes in environmental conditions promote the over accumulation of ROS [50]. Interestingly, while ROS, such as H₂O₂, are considered important signal transduction molecules [14, 35], they are also toxic, causing extensive cellular damage and inhibition of photosynthesis [16]. Moreover, abiotic stresses cause limit of CO₂ availability due to stomatal closure and, thus, decrease plant productivity [52]. To mitigate the oxidative damage initiated by ROS, the plants have developed antioxidant system including ROS-scavenging enzymes such as catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX). H₂O₂ is eliminated by APX and CAT activities [38]. APX reduces H₂O₂ using ascorbate as the electron donor [23].

Many authors have reported that the ability of plants to balance ROS production and scavenging is associated to a higher tolerance to different environmental stresses [8, 27, 33, 35]. However, little is known about effects of combined of drought and heat on the antioxidative machinery on wheat genotypes. In the present work, we compare the tolerance level of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) subjected to individual drought, heat stress and their combination. The effects of these

stresses were investigated on growth, dry matter (biomass), lipid peroxidation (MDA), total soluble proteins and antioxidant enzymes. To achieve this, oxidative metabolism and some antioxidant enzyme activities were studied in three wheat genotypes (Ain Abid, Hidhab varieties and V6 genotype) with different ability to cope with this combined stress.

MATERIALS AND METHODS

Plant material and growth conditions

Pot experiment was conducted at National Institute of Agronomic Research of Algeria (INRAA), Laboratory of Plant Physiology, Biotechnology and Plant Breeding Division, Baraki, Algeria. Three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) were grown in controlled environment greenhouse at optimum temperature (day/night, 23/14 °C) and relative humidity ranged from 65% to 75%. Two local varieties (Hidhab and Ain Abid) from Algeria were delivered by National Institute of Agronomic Research of Algeria (INRAA) and the third genotype coded as V6 in this study with followed pedigree (ROLF07*2/5/FCT/3/GOV/AZ//MUS/4/DOVE/BUC) was from International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), this genotype is among the best advanced lines selected from national wheat breeding program and also evaluated in previous study [12].

Twelve seeds were hand sown on 20 cm pots containing soil of experimental station of Baraki with a clay texture plus sand mixed in 1:1 ratio. The pots watered to field capacity to facilitate germination, after a week only 10 plants were left per pot. At three leaf stage, 10 seedlings of each genotype were subjected to combination of two water regimes and heat stress. Water regime corresponded to (i) control (water applied 100% of container capacity throughout the experiment) and (ii) drought (D, water applied at 30% of container capacity), heat stress was applied by exposing plants to high nighttime temperature (day / night = 23/36 °C) during 7 days and the plants were kept in growth chamber under 16-h light / 8-h darkness.

Split-split-plot design was used to accommodate three-ways factorial experiment, with heat stress, water regime and genotype. Three single pot replicates per factorial combination were used, totaling 54 pots. All plants were growing in absence of stress until the beginning of three leaf stage. The water regime was imposed progressively over one week by decreasing irrigation and then heat stress treatment was applied by keeping the plants in growth chamber under a photoperiod 16-h light / 8-h darkness, heat stress (HS) treatment corresponding to group of plants which were treated at 23/36 °C (day / night) during 7 days.

Once water regime treatments (control and drought) were fully established at three leaf stage then a group of plants was grown under combination stress (heat stress x drought) during 7 days at 23/36 °C (day / night), samples were harvested after 24 days of

experiment. Thus, a total of four treatments were study: (i) control, full irrigation (ii) Heat stress (HS), (iii) Drought (D) at 30 % of container capacity, (iv) combination of HS x D.

Plant growth

Plant samples were taken from every pot to monitor plant growth throughout the experiment. Shoot part of plants were cut it and then dried in an oven at 80 °C for 48 h and weighed for dry matter.

Total soluble protein content

Fresh leaves samples (0.1 g) were grinded with 1 mL of buffer (0.1 M Tris-HCl, 10 % sucrose and 0.05 % β -mercaptoethanol, pH = 8.1). After centrifugation at 10 000 g for 5 minutes, the supernatant is analyzed for measuring total soluble protein contents by spectrophotometer at 595 nm according to the method of Bradford [15] using bovine serum albumin (BSA) as a protein standard. All the steps of protein extraction were performed at 4 °C.

Assay of antioxidant enzyme activities

The enzymatic activities were measured by spectrophotometry, catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) activities were measured on the same extracts of total proteins. All the assays of the enzyme activities were performed at 4 °C.

Catalase activity (CAT)

Total catalase (EC 1.11.1.6) activity was measured by spectrophotometry at 240 nm using method of Anderson [5]. Declining in absorbance corresponded to hydrogen peroxide H_2O_2 ($\epsilon = 36 M^{-1} cm^{-1}$) consumed by catalase enzyme, 50 μ l of enzyme extract was mixed with 1.5 ml of 50 mM potassium phosphate buffer (pH = 7) and 12 μ l of 6 % H_2O_2 was added to initiate the reaction.

Ascorbate peroxidase activity (APX)

APX (EC 1.11.1.11) activity was measured according to Nakano and Asada [40]. The assay depends on the decrease in absorbance at 290 nm as ascorbate is oxidized. The concentration of oxidized ascorbate was calculated using an extinction coefficient of $2.8 mM^{-1} cm^{-1}$. One unit of APX was defined as 1 μ mol ascorbate oxidized per minute.

Lipid peroxidation

The level of lipid peroxidation in samples was determined in terms of thiobarbituric acid reactive substances (TBARS) according to the method of Rao and Sresty [45] from leaf samples.

Leaf samples (0.1 g) were homogenized in 1.5 ml of 1 % trichloroacetic acid (TCA) and centrifuged at 12 000 g for 15 min. Then, 500 μ l of the supernatant was mixed with 1 ml of 0.5 % thiobarbituric acid, heated at 95 °C for 30 min and then was quickly cooled down on ice. Absorbance was measured with a spectrophotometer at 532 and measurement was corrected at 600 nm for unspecific turbidity [53]. The MDA content was calculated by using the extinction

coefficient of ($\epsilon = 155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$) and expressed as μmol of MDA g^{-1} fresh weight.

Statistical analysis

Data were subjected to factorial analyses of variance (ANOVA) with three factors (heat stress, water regime and genotypes) using the GenStat Discovery software package. Then, the differences between the means were compared by Fisher’s Least-significant Difference test (LSD) at a probability level of 95%. Significance levels were expressed as $p = 0.05$ and data were significant when $p < 0.05$.

RESULTS

Effect of treatments on growth

Heat stress, drought and their interactive effects caused a significant ($P < 0.05^*$) decrease in dry matter of shoots in wheat (Fig. 1). Drought treatment applied had more drastic and significant reduction in dry matter than heat stress treatment. The shoot dry matter of the three genotypes were (0.668 g) for control, (0.492 g) for HS, (0.297 g) for D and (0.278 g) for their combination HS x D, indicating that the effect of the drought treatment and combined stress factors had a more severe effect on dry matter than the heat treatment. The relative decrease of shoot weights compared with the control of the three genotypes were -26.35% for HS, -55.54% for D and -58.38% for HS x D. Thus growth was less limited under drought (D) than combined stresses but statistically there were no significant difference between them.

The dry matter of all genotypes decreased significantly ($P < 0.05$) under all treatments imposed. While under heat stress V6 genotype showed no significant decrease in dry matter (Fig. 2), where the effect of heat stress was (-18.84%). On the other hand, V6 genotype still recorded the lowest reduction in dry matter under drought with - 43.80% of the control, in contrary, Hidhab variety was exhibited the highest reductions for dry matter under individual drought (- 62.96%) compared to control. However, in response to HS x D, V6 genotype was recorded the highest lost in dry matter with rate of -60.44% of the control, whereas the lowest reduction was in Hidhab variety with a rate of -55.34%.

Total soluble protein content

Data presented in figure 3 showed that individual heat stress (HS) had significant effect on soluble protein content than drought conditions (D). The maximum significant decrease in soluble protein was observed in response to individual heat stress (-42.32%) HS and combination of heat and drought (-26.80%) HS x D.

Soluble protein content was examined in leaves of three wheat genotypes under individual and combined stresses (Fig. 4). Drought caused no significant decrease in soluble protein except for Hidhab variety where there was slight increase (7.14 to 7.25 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ FW),

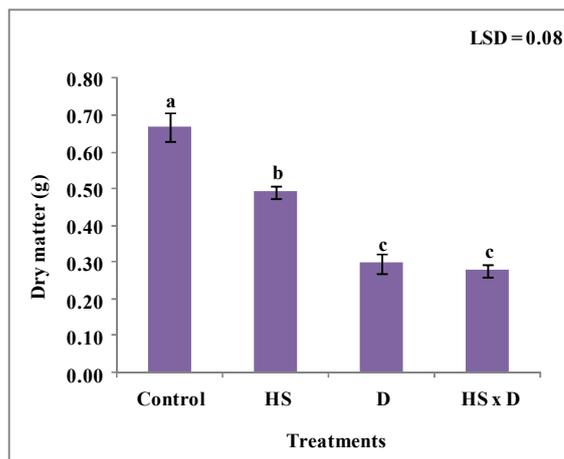


Figure 1. Mean dry matter of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under heat stress (HS), drought (D) and combined stresses (HS x D). LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication \pm SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

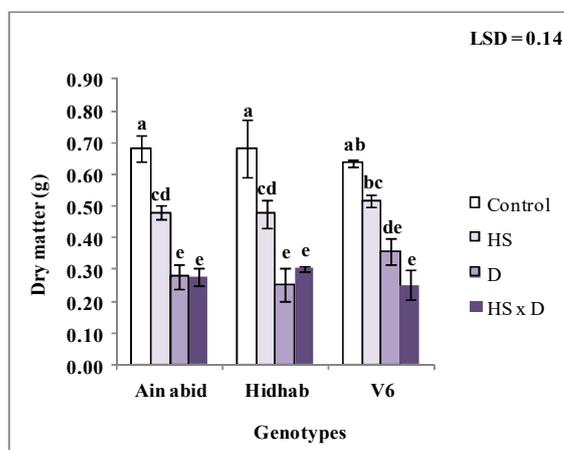


Figure 2. Dry matter of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under heat stress (HS), drought (D) and combination effects of drought and heat stress (HS x D). LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication \pm SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05^*$).

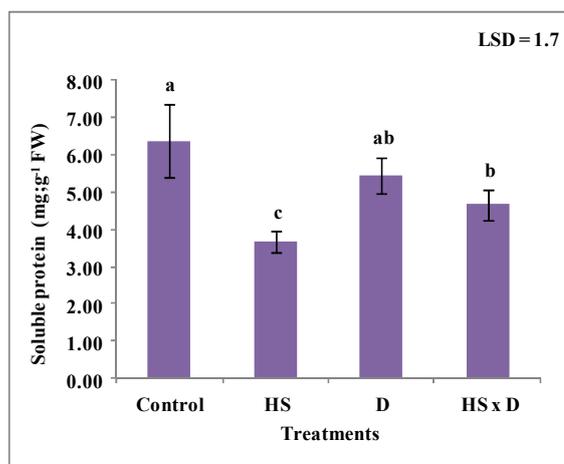


Figure 3. Effect of heat stress (HS), drought (D) and their combination on total soluble protein content in leaves of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication \pm SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05^*$).

whereas heat stress induced decrease in protein pool level, this effect was more significant in Ain Abid and V6 genotype with reduction rates (-46.32% and -47.46% respectively).

Besides that, all genotypes exhibited no significant decreased of soluble protein content in response to combined stress factors (HS x D). The highest reduction rate was recorded in Ain Abid variety with -32.63% and the lowest rate of reduction was -19.89% in Hidhab variety (Fig. 4).

Antioxidant enzyme activities

To avoid potential damage of abiotic stress caused by reactive oxygen species (ROS) to cellular components, enzymatic and non-enzymatic antioxidants plays sustainable equilibrium between the production and detoxification of ROS. In this regard, we examined the activities of catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) from wheat leaves subjected to heat stress, drought and combined stresses.

Catalase activity (CAT)

As shown in figure 5, catalase activity increased significantly in response to heat stress (HS) and drought (D). However, the magnitude of the increase was much larger in drought (+373.18%) of control than in heat treatment (+171.99%) of control. While no significant increase of catalase was observed under combined stresses. We observe a significant efficiency of catalase activity under drought in comparison to the heat stress (Fig. 5).

The effect of heat stress, drought and their combination on catalase activity for all genotypes tested is reported in figure 6. The expression of catalase activity has a basal level at control and then its expression increased under HS for all genotypes the maximum increased was in Hidhab variety with a rate of +131.77% of control.

In exception, catalase activity was markedly induced under single drought (Fig. 6). In Ain Abid and V6 genotype, accumulation of catalase revealed a remarkable up-regulation under individual drought (D) with greater extent in Ain Abid variety (+2053.4%) and then followed by V6 genotype (+304.79%) based on means data values. Whereas under combined effect of stresses there was no significant difference of catalase activity for all genotypes.

Ascorbate peroxidase activity (APX)

Independently of genotype effect, APX activity increased in response to drought (+52.59%), whereas a significant increment in APX activity were observed in response to HS (+89.64%) and combination of HS x D (+165.60%) with respect to control (Fig. 7). Our data showed that, APX activity is more efficient under combined stress (HS x D) than single stresses.

As showed in figure 8, individual drought significantly enhanced APX activity in Hidhab variety (+214.93%) than in V6 genotype (+28.20%), whereas for Ain Abid variety it decreased by -8.5%. Moreover,

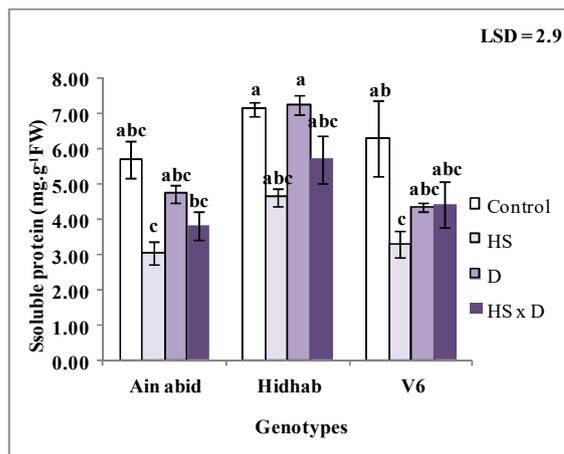


Figure 4. Total soluble protein content in leaves for three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under heat stress, drought and combined stresses. LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication ± SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

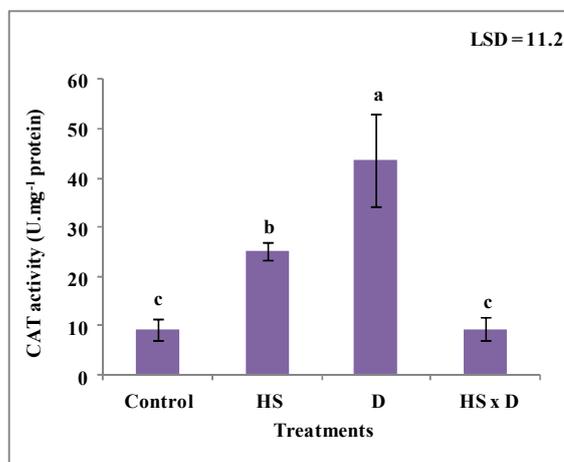


Figure 5. Mean change in catalase (CAT) activity of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) subjected to heat stress (HS), drought (D) and combined stresses (HS x D). LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication ± SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

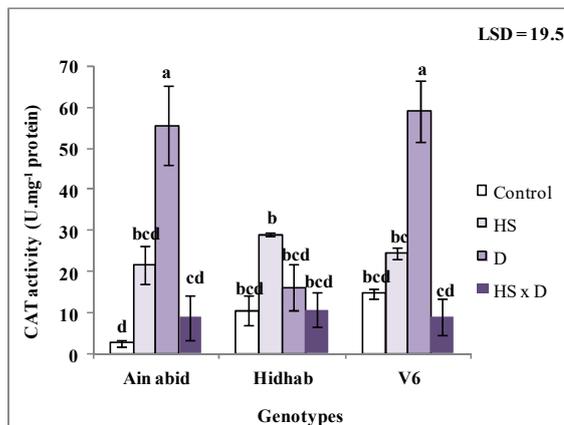


Figure 6. Catalase activity for three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under heat stress, drought and combined stresses. LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication ± SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

heat stress increased significantly APX activity only in V6 genotype (+179.23%). While in response to combined stress (HS x D), V6 genotype and Hidhab variety increased significantly their APX activity with rates of +288.27% and +273.61% respectively. However, we observed that expression of APX activity was up-regulated under HS and especially in response to combination of HS x D in V6 genotype. Whereas single drought and combination of HS x D increased antioxidant activity of APX in Hidhab variety.

Lipid peroxidation assay

The levels of lipid peroxidation produced in the leaves under heat stress, drought and combined stresses were determined using the thiobarbituric acid (TBA) test. This test calculates malondialdehyde (MDA) as a final product of lipid peroxidation process [30].

The response of MDA content to the applied stresses varied significantly (Fig. 9). Oxidative damage expressed as MDA accumulation in response to individual heat stress (HS) showed slightly increase (+0.25%), but we did not observe a significant difference compared to the control. However, MDA concentration in leaves was accumulated significantly in response to drought (+42.82%) and more prominently under combination of HS x D (+57.92%).

In drought conditions, Ain Abid and Hidhab varieties increased significantly MDA content with rates of +74.23% and +68.53% respectively (Fig. 10). On the other hand, the amount of increased MDA in V6 genotype was not significant indicating a low oxidative damage and therefore more stability of cellular membranes against environment stresses. Moreover, we observe slight increase of MDA content in V6 genotype (+13.95%) and Hidhab variety (+2.79%) in response to HS, whereas it was more in Ain Abid variety by (+18.48%).

The malondialdehyde content tends to show greater accumulation under combined stresses (Fig. 10) for all

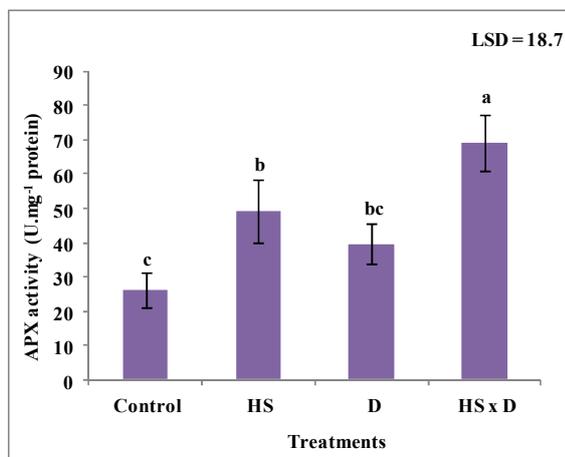


Figure 7. Mean change in ascorbate peroxidase (APX) activity of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) subjected to heat stress (HS), drought (D) and combination of heat and drought (HS x D). Means of 3 replication ± SE. Bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

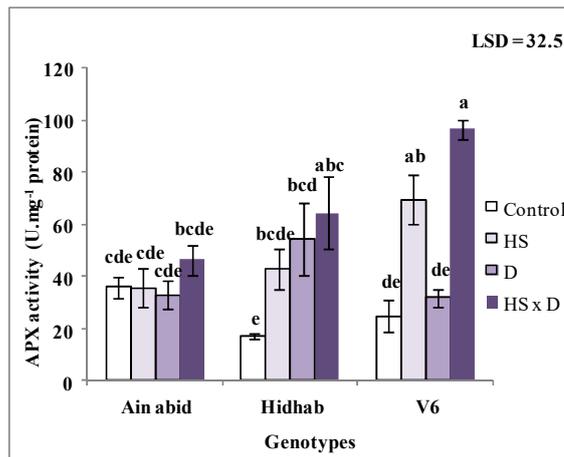


Figure 8. APX activity for three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under drought, heat stress and combined stresses. LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication ± SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

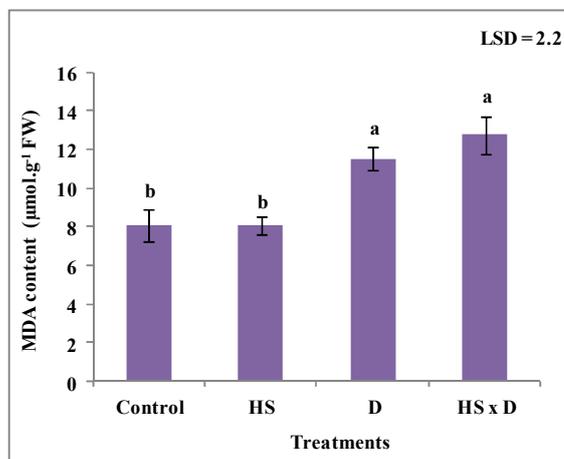


Figure 9. Mean malondialdehyde (MDA) accumulation of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) subjected to heat stress (HS), drought (D) and combined stresses (HS x D). LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication ± SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

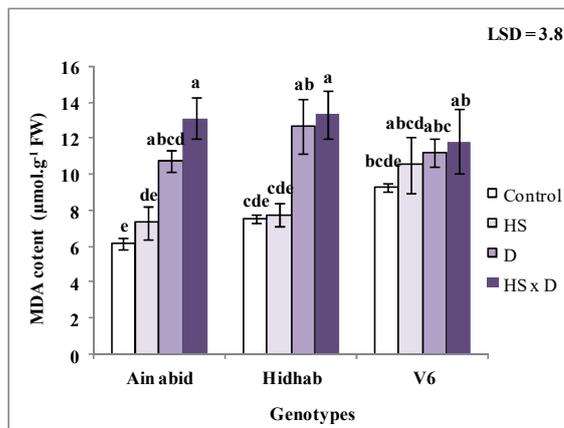


Figure 10. Malondialdehyde (MDA) accumulation in leaves of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) subjected to drought, heat stress and combined stress factors. LSD = Least Significant Difference. Means of 3 replication ± SE, bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

genotypes. However, we recorded significant increment of MDA content in Ain Abid and Hidhab varieties in response to HS x D by +112.64% and +77.03% respectively, while this effect was low and no significant for V6 genotype with rate of +27.89% compared to control (Fig. 10).

DISCUSSION

Among the most limiting environmental conditions, heat stress, drought or different combinations of environmental challenges, induce metabolic imbalances that can cause an oxidative stress in plant cells. In addition, these stresses are counted as an important threat to plant development and their productivity. These abiotic stresses results in the generation and accumulation of ROS, promoting oxidation of cellular components, hindering metabolic activities and affecting organelle integrity [50]. In the present work, the antioxidant system of three wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) with different ability to tolerate the individual and combination of heat and drought was performed, to assess the variation response of some enzymatic antioxidant systems such as catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) to this abiotic stress.

Growth was significantly restricted for all genotypes under heat stress and drought but it was more drastic reduction in response to combination stresses (Fig. 1). The low availability of soil moisture results in decreased nutrient transport towards roots, according to Kramer and Boyer [31], drought conditions impaired active transport and membrane permeability and reduction of transpiration rate which decreased the nutrient absorption efficiency of roots [20]. Thus, as results of drought stress and nutrient imbalance, plant growth is reduced [28]. In addition, reduction in dry matter could be a result of restricted hydrolysis of carbohydrates reserves and their translocation to shoots. Ours results showed that, plant growth (through dry matter) reduced in all genotypes when they subjected to drought, heat stress and combined HS x D stresses (Fig. 2). However, biomass accumulation (dry matter) was less affected in V6 genotype than Ain abid and Hidhab varieties. This result suggesting that V6 genotype has ability to maintain quite satisfactorily its biomass in harsh environment, this proves well stability in photosynthetic activity under stresses environment, which might have resulted in maintaining dry matter of this genotype compared to others tested in this study.

The significant reduction of total soluble protein was observed in response to combined heat stress and drought as well as under individual heat stress which was more drastic (fig. 3). This change in protein expression have been reported for many species as results of plant subjected to drought, salinity, heat stress and other abiotic stress [2, 25, 29, 32]. The reduction in total protein content in plants under drought was due to protein synthesis inhibition,

increase of proteolysis process or decrease in amino acid content [19]. On the other hand, heat stress and combination of HS x D reduced more the soluble protein this could be due to protein synthesis inhibition and proteolysis which occurs in same time, moreover, nitrate reductase involved in protein synthesis is the most altered enzyme under abiotic stress [49].

Heat stress, drought and their combined effect led to oxidative stress as result of this stress lipid peroxidation [13]. Malondialdehyde (MDA) is ultimate product of membrane peroxidation, and its content is linked to damage extent of reactive oxygen species [10, 48, 51]. The MDA is regarded as marker for assessing lipid peroxidation or damage to cytoplasmic and organelles membranes [17]. Our study showed that MDA content in leaves increased under drought, heat stress and more when stresses are combined. Indeed, Lipid peroxidation (MDA) in leaves of three genotypes was correlated with growth inhibition (dry matter) under heat stress, drought and their combination.

Our results showed that, MDA content was substantially higher in Hidhab and Ain Abid varieties under combined stress (Fig. 10). Whereas the level of lipid peroxidation (MDA) was lower in V6 genotype in response to combined stress (HS x D), this probably due to the higher up-regulation of APX activity that participated in H₂O₂ detoxification. Moreover, MDA content did not change significantly by heat stress and drought alone, this indicating V6 genotype is better protected against oxidative damage under combination of heat stress and drought.

Otherwise, enzymatic antioxidant systems such as catalase (CAT) and Ascorbate peroxidase (APX) have an influential role in plant defenses against ROS [36]. From our finding, oxidative damage estimated by MDA accumulation was also lower in leaves of V6 genotype in response to individual drought and heat stress which is directly linked with higher expression level of catalase activity under drought and APX activity under heat stress (Fig. 6, 8), suggesting that, the ability of CAT to scavenge H₂O₂ in cytosol and peroxisome [26, 41] and APX dismutase H₂O₂ in chloroplast, mitochondrion, apoplast, peroxisome and cytosol [9, 46] using ascorbate as the electron donor [22]. On the other hand, in response to single drought (D), Ain Abid variety had inefficient up-regulation of CAT and the overproduction of hydrogen peroxide and the loss in APX activity (-8.5%) have lead to membrane dysfunction[6], for that, we have recorded higher level of MDA content.

However, the increased of CAT and APX activities of V6 genotype in both single stresses could be related to an active and efficient antioxidant response that might be involved in maintaining a lower MDA concentration [24] especially under the combination of drought and heat, and therefore helping wheat plants to cope with the combined stresses.

In conclusion, our study results showed a varied response in bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) to combination of heat and drought. This variation

was revealed by the assessment of the impact of heat stress, drought and their combined action on growth, biomass, MDA concentration and antioxidant enzymes of three wheat genotypes indicating that, V6 genotype was more adapted under stress. The tolerance of V6 genotype to heat stress (HS) and drought (D) is firmly linked to higher capacity of CAT activity, therefore a less MDA content under drought (Fig. 6) and efficient activation of APX under heat stress (HS), as well as under combination of HS x D (Fig. 8). In contrast, Hidhab variety in response to HS x D and individual drought (D) showed low CAT activity (Fig. 6) and a lack of APX activity increase (Fig. 8), this could be partially responsible of its increased oxidative damage under combination of HS x D and single drought. The severe effect of combined HS x D stress on growth which is followed by significant increase of APX activity might be explained by synergistic effect of both stresses. Heat stress showed no effect on MDA concentration while drought caused significant effect. Thus, in this case combined effect of HS x D was the additive type. On the other hand, for CAT activity, it seems that there was antagonist effect in response to combined stress. Thus, drought and heat stresses might have synergistic, additive or antagonist effects according to studied parameters.

REFERENCES

- [1] Ahuja, I., de Vos, R.C.H., Bones, A.M., Hall, R.D., (2010): Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plants Science*, 15: 664-674.
- [2] Akhzari, D., Pessaraki, M., (2015): Effect of drought stress on total Protein, essential oil content, and physiological traits of *Levisticum officinale* Koch. *Journal of Plant Nutrition*, 39(10): 1365-1371.
- [3] Al-Dos, A.A., Sleh, M., Moustafa, K.A., Elshafei, A.A., Barakat, M.N., (2010): Grain yield stability and molecular characterization of durum wheat genotypes under heat stress conditions. *African Journal of Agriculture Research*, 5(22): 3065-3074.
- [4] Ami, K., Djebbar, R., Khelifi-Slaoui, M., Abrous-Belbachir, O., (2018): Effect of exogenous proline on durum wheat (*Triticum durum* Desf.) under NaCl stress. *Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie*, 2: 97-104.
- [5] Anderson, D., Prasad, K., Stewart, R., (1995): Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. *Plant Physiology*, 109: 1247-1257.
- [6] Anderson, J.A., (2002): Catalase activity, hydrogen peroxide content and thermotolerance of pepper leaves. *Scientia Horticulturae*, 95: 277-284.
- [7] Aprile, A., Mastrangelo, A.M., De Leonardi, A.M., Galiba, G., Roncaglia, E., Ferrari, F., De Bellis, L., Turchi, L., Giuliano, G., Cattivelli, L., (2009): Transcriptional profiling in response to terminal drought stress reveals differential responses along the wheat genome. *BMC Genomics*, 10: 279.
- [8] Arbona, V., Hossain, Z., López-Climent, M.F., Pérez-Clemente, R.M., Gómez-Cadenas, A., (2008): Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiologia Plantarum*, 132: 452-466.
- [9] Asada, K., (2006): Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, 141(2): 391-396.
- [10] Asada, K., Endo, T., Mano, J., Miyake, C., (1998): Molecular mechanisms for relaxation of and protection from light stress. pp. 37-52. In: Satoh, K., Murata, N., (eds.): *Stress Responses of Photosynthetic Organisms*. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- [11] Bachiri, H., Djebbar, R., Djenadi, C., (2014): Gamma irradiation effects on some physiological traits of wheat (*Triticum aestivum* L.) under control and water stress conditions. *American Journal of Plant Physiology*, 9: 103-109.
- [12] Bachiri, H., Djebbar, R., Mekliche, A., Djenadi, C., Ghanim, A.M.A., (2018): Carbon isotope discrimination as physiological marker to select tolerant wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under water limited conditions. *American Journal of Plant Physiology*, 13: 1-7.
- [13] Bajji, M., Kinet, J.M., Lutts, S., (2002) : The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation*, 36(1): 61-70.
- [14] Baxter, A., Mittler, R., Suzuki, N., (2014): ROS as key players in plant stress signalling. *Journal of Experimental Botany*, 65: 1229-1240.
- [15] Bradford, M.M., (1976): A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of the protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248-254.
- [16] Choudhury, F.K., Rivero, R.M., Blumwald, E., Mittler, R., (2017): Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *The Plant Journal*, 90(5): 856-867.
- [17] Das, T., Meena, M., Mandavia, M., Sapre, S.S., (2015): Influence of NaCl salt stress on physiological, biochemical changes and isoenzyme pattern in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Research in Environment and Life Sciences*, 8(4): 825-828.
- [18] Dias, A.S., Semedo, J., Ramalho, J.C., Lidon, F.C., (2011): Bread and durum wheat under heat stress: a comparative study on the photosynthetic performance. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(1): 50-56.
- [19] Dubey, R., Rani, M., (1990): Influence of NaCl salinity on the behavior of protease. Amino peptidase and carboxypeptidase's in the seedlings in relation to salt. *Australian Journal of Plant Physiology*, 17: 215-221.
- [20] Dugasa, M.T., Cao, F., Ibrahim, W., Wu, F., (2019): Differences in physiological and biochemical characteristics in response to single and combined drought and salinity stresses between wheat genotypes differing in salt tolerance. *Physiologia Plantarum*, 165: 134-143.
- [21] 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.
- [22] Foyer, C.H., Noctor, G., (2011): Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiology*, 155: 2-18.
- [23] Foyer, C.H., Noctor, G., (2005): Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell*, 17: 1866-1875.
- [24] Gill, S.S., Tuteja, N., (2010): Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 909-930.

- [25] Gulen, H., Eris, A., (2004): Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants. *Plant Science*, 166(3): 739-744.
- [26] Halliwell, B., (2006): Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. *Plant Physiology*, 141: 312-322.
- [27] Hernandez, J.A., Jimenez, A., Mullineaux, P., Sevilla, F., (2000): Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. *Plant Cell and Environment*, 23: 853-862.
- [28] Hu, Y., Burucs, Z., Schmidhalter, U., (2006): Short-term effect of drought and salinity on growth and mineral elements in wheat seedlings. *Journal of Plant Nutrition*, 29: 2227-2243.
- [29] Katia, A., Djebbar, R., Khelifi-Slaoui, M., Arous-Belbachir, O., (2018): Effect of exogenous proline on durum wheat (*Triticum durum* Desf.) under NaCl stress. *Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie*, 2: 97-104.
- [30] Kotchoni, S.O., Kuhns, C., Ditzer, A., Kirch, H.H., Bartels, D., (2006): Over-expression of different aldehyde dehydrogenase genes in *Arabidopsis thaliana* confers tolerance to abiotic stress and protects plants against lipid peroxidation and oxidative stress. *Plant cell and environment*, 29: 1033-1048.
- [31] Kramer, P.J., Boyer, J.S., (1995): *Water Relations of Plants and Soils*. 1st Edition. Academic Press, San Diego, CA, pp. 84-114.
- [32] Li, P., Zhang, Y., Wu, X., Liu, Y., (2018): Drought stress impact on leaf proteome variations of faba bean (*Vicia faba* L.) in the Qinghai-Tibet Plateau of China. *3 Biotech*, 8(110): 1-12.
- [33] Lin, K.H.R., Weng, C.C., Lo, H.F., Chen, J.T., (2004): Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions. *Plant Science*, 167: 355-365.
- [34] Maccaferri, M., Sanguineti, M.C., Demontis, A., El-Ahmed, A., del Moral, L.G., Maalouf, F., Nachit, M., Nserallah, N., Ouabbou, H., Rhouma, S., Villegas, C.R.D., Tuberosa, R., (2011): Association mapping in durum wheat grown across a broad range of water regimes. *Journal of Experimental Botany*, 62: 409-438.
- [35] Martinez, V., Mestre, T.C., Rubio, F., Girones-Vilaplana, A., Moreno, D.A., Mittler, R., Rivero, R.M., (2016): Accumulation of flavonols over hydroxycinnamic acids favors oxidative damage protection under abiotic stress. *Frontier in Plant Science*, 7: 838.
- [36] Mittler, R., (2002): Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 7: 405-410.
- [37] Mittler, R., (2006): Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Science*, 11: 15-19.
- [38] Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., Van Breusegem, F., (2004): Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 9: 490-498.
- [39] Munns, R., Tester, R.M., (2008): Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 651-681.
- [40] Nakano, Y., Asada, K., (1981): Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22: 867-880.
- [41] Pitzschke, A., Fornazi, C., Hirt, H., (2006): Reactive oxygen species signalling in plants. *Antioxidants and Redox Signaling*, 8: 1757-1764.
- [42] Qin, D., Wu, H., Peng, H., Yao, Y., Ni, Z., Li, Z., Zhou, C., Sun, Q., (2008): Heat stress responsive transcriptome analysis in heat susceptible and tolerant wheat (*Triticum aestivum* L.) by using Wheat Genome Array. *BMC Genomics*, 9: 432.
- [43] Rampino, P., Mita, G., Pataleo, S., De Pascali, M., Di Fonzo, N., Perrotta, C., (2009): Acquisition of thermotolerance and HSP gene expression in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 66: 257-264.
- [44] Rampino, P., Pataleo, S., Gerardi, C., Mita, G., Perrotta, C., (2006): Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. *Plant Cell and Environment*, 29: 2143-2152.
- [45] Rao, K.M., Sresty, T.V.S., (2000): Antioxidative parameters in the seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh) in response to Zn and Ni stresses. *Plant Science*, 157: 113-128.
- [46] Raven, E.L., Lad, L., Sharp, K.H., Mewies, M., Moody, P.C., (2004): Defining substrate specificity and catalytic mechanism in ascorbate peroxidase. *Biochemical Society Symposia*, 71: 27-38.
- [47] Richards, R., (1992): Increasing salinity tolerance of grain crops: is it worthwhile? *Plant and Soil*, 146: 89-98.
- [48] Salin, M.L., (1988): Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast. *Physiologia Plantarum*, 72: 681-689.
- [49] Sepehr, M.F., Ghorbanli, M., Amini, F., (2012): The effect of water stress on nitrate reductase activity, and nitrogen and phosphorus contents in *Cuminum cyminum* L.. *Pakistan Journal of Botany*, 44(3): 899-903.
- [50] Suzuki, N., Koussevitzky, S., Mittler, R., Miller, G., (2012): ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant Cell and Environment*, 35: 259-270.
- [51] Wang, L.J., Huang, W.D., Li, J.Y., Liu, Y.F., Shi, Y.L., (2004): Peroxidation of membrane lipid and Ca²⁺ homeostasis in grape mesophyll cells during the process of cross-adaptation to temperature stresses. *Plant Science*, 167: 71-7.
- [52] Zandalinas, S.I., Balfagón, D., Arbona, V., Gómez-Cadenas, A., (2017): Modulation of antioxidant defense system is associated with combined drought and heat Stress tolerance in citrus. *Frontiers in Plant Science*, 8: 953.
- [53] Zhang, J.H., Huang, W.D., Liu, Y.P., Pan, Q.H., (2005): Effects of temperature acclimation pretreatment on the ultrastructure of mesophyll cells in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jingxiu) under cross-temperature stresses. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47: 959-970.

Received: 21 July 2019

Accepted: 13 April 2020

Published online: 15 April 2020

Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie

<http://www.bioresearch.ro/revistaen.html>

Print-ISSN: 1224-5119

e-ISSN: 1844-7589

CD-ISSN: 1842-6433

University of Oradea Publishing House



American Journal of
Plant Physiology

ISSN 1557-4539



Academic
Journals Inc.

www.academicjournals.com



Research Article

Carbon Isotope Discrimination as Physiological Marker to Select Tolerant Wheat Genotypes (*Triticum aestivum* L.) Under Water Limited Conditions

^{1,2}H. Bachiri, ³R. Djebbar, ²A. Mekliche, ¹C. Djenadi and ⁴A.M.A. Ghanim

¹Laboratory of Plant Physiology, Biotechnology and Plant Breeding Division, National Institute of Agronomic Research of Algeria (INRAA), Baraki, Algeria

²Ecole Nationale Supérieure Agronomique (ENSA), El Harrach, Algiers, Algeria

³Faculty of Biological Sciences, University of Sciences and Technology of Houari Boumediene (USTHB), Bab Ezzouar, Algeria

⁴Plant Breeding and Genetics Laboratory, Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture, Seibersdorf, Austria

Abstract

Background and Objective: Wheat crop always considered as strategic crop in Algeria and most Algerian land used for wheat production is subjected to water stress. Improvement of drought tolerance in wheat is among objectives for breeder in this region. This experiment was aimed to use carbon isotope discrimination (CID or Δ) as physiological marker to compare the response of ten wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under different water regimes and to evaluate the relationship between Δ and other traits.

Materials and Methods: Ten bread wheat genotypes were grown in pots in the absence of stress until 3 weeks of germination, 3 treatments of water regimes were imposed progressively. Treatments resulted from the combination of three irrigation levels (well-watered at 100%, medium-watered at 50% and low-watered at 25% of container capacity). Water stress was imposed after three weeks of germination, the experiment was continued up to 8th week of germination. The data were recorded in terms of dry matter (DM), relative water content (RWC) and carbon isotope ratio (δ) analyzed from shoot dry matter. **Results:** Carbon isotope discrimination varied significantly ($p < 0.01$) among genotypes under well-watered and water-stressed conditions (medium-watered and low-watered treatments). Water regimes produced a linear and significant ($r = 0.99$, $p < 0.001$) decrease in Δ with DM of all genotypes, the correlation between Δ and dry matter (DM) was positive ($r = 0.71$, $p < 0.05$) in case of medium-watered treatment, while Δ wasn't correlated with DM for well-watered and low-watered treatments. The genotypes V9, Hidhab and V6 exhibited the best performance under water stress (medium-watered treatment), with minimum decrease in DM and high carbon isotope discrimination (CID) values were observed in these genotypes as well as close relationship between DM and Δ . **Conclusion:** Data indicated that measurement of carbon isotope discrimination maybe useful tool for selection of drought tolerant wheat genotypes to enhance wheat productivity in drought prone areas.

Key words: Carbon isotope discrimination, water regimes, wheat genotype, drought tolerance, *Triticum aestivum*

Citation: H. Bachiri, R. Djebbar, A. Mekliche, C. Djenadi and A.M.A. Ghanim, 2018. Carbon isotope discrimination as physiological marker to select tolerant wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under water limited conditions. Am. J. Plant Physiol., 13: 1-7.

Corresponding Author: Hamid Bachiri, Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie (INRAA), Mehdi Boualem, Baraki BP 37 El HARRACH, Algiers, Algeria Tel: +213 669 640 677

Copyright: © 2018 H. Bachiri *et al.* This is an open access article distributed under the terms of the creative commons attribution License, which permits unrestricted use, distribution and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Competing Interest: The authors have declared that no competing interest exists.

Data Availability: All relevant data are within the paper and its supporting information files.

INTRODUCTION

Wheat production in Algeria is mainly practiced in semi-arid areas, as a consequence, grain yield remains very low with annual production of bread wheat 9.52 million quintals and average yield 16.3 q ha⁻¹ according to Bachiri *et al.*¹. Algeria has a Mediterranean type climate and receives an average around 250-500 mm rainfall with about 70% occurring during the cold season from October to February. However, cereal crops suffer additional abiotic stresses such as winter-spring cold (due to altitude) and terminal drought (because of close proximity to the Sahara desert). The low rainfall and high temperatures are the serious threat to its low yield in arid and semi-arid areas. It is reported that the productivity of wheat genotypes under terminal drought is related to their capacity to maintain their photosynthetic activity².

The use of carbon isotopes discrimination is an important nuclear technique to screen suitable genotypes for drought prone areas and is less time consuming. Stable isotope ratios have emerged as an approach that integrates physiological processes overtime. Carbon isotope discrimination (Δ) of C₃ plant leaves is related to photosynthetic gas exchange, because Δ is in part determined by C_i/C_a, the ratio of CO₂ concentration in the leaf intercellular spaces (C_i) to that in the atmosphere (C_a)³. The ratio C_i/C_a differ among plants because of variation in stomatal opening (affecting the supply rate of CO₂) and because of variation in the chloroplast demand for CO₂ of the model linking C₃ photosynthesis and ¹³C/¹²C composition, the one developed by Farquhar *et al.*⁴ has been most extensively used. In its simplest form, their expression for discrimination in leaves of C₃ plants is:

$$\Delta = a + (b - a) C_i / C_a$$

where, a is the fractionation occurring due to diffusion of air through stomata (4.4%) and b is the net fractionation caused

by carboxylation [mainly by RuBP carboxylase, approximately (27%)]. Foliar Δ values have been used as an integrated measure of the response of photosynthetic gas exchange to environmental variables such as water availability⁵⁻⁷, light⁸, humidity⁹ and salinity¹⁰⁻¹³. Low Δ has been proposed as an indicator of high water use efficiency (WUE) in C₃ plants, negative association between Δ and WUE has been reported by numerous researchers, Gonzalez *et al.*¹⁴, Khazaei *et al.*¹⁵ and Xue *et al.*¹⁶.

The objective of this study was (1) To compare the response of some wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under different water regimes using carbon isotope discrimination technique and (2) To evaluate the relationship between Δ , dry matter (DM) and relative water content (RWC).

MATERIALS AND METHODS

Plant material and growth conditions: Pot experiment was conducted at Plant Breeding and Genetic Laboratory of the International Atomic Energy Agency (IAEA) Laboratories in Seibersdorf, Austria, using ten wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.), eight of them were obtained from International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) and two others were from National Institute of Agronomic Research of Algeria (Table 1). The experiment was done during March-May, 2016, wheat seed were hand sown on pots on 21th March and collected samples to record different measurements was carried out after 8 weeks on 17th May, 2016.

The pots containing 4 kg of Seibersdorf soil Typic Eutrocrepts¹⁷, with a clay loam texture plus sand mixed in 1:1 ratio. Five seeds were sown in each pot and three seedlings were maintained one week after germination till sampling. Each pot received an application of 0.22 g kg⁻¹ N as urea and 0.25 g kg⁻¹ P as super phosphate, the fertilizer were thoroughly mixed with soil using electric mixture.

Table 1: Description of ten wheat genotypes used in this study

Code	Origin	Varieties/pedigree
V1	Algeria	Hidhab
V2	Algeria	Ain Abid
V3	CIMMYT	KINGBIRD#1//INQALAB91*2/TUKURU
V4	CIMMYT	ROLFO*2/KACHU#1
V5	CIMMYT	HEILO//SUNCO/2*PASTOR
V6	CIMMYT	ROLFO7*2/5/FCT/3/GOV/AZ//MUS/4/DOVE/BUC
V7	CIMMYT	VORB/SOKOLL
V8	CIMMYT	MEX94.27.1.20/3/SOKOLL//ATTILA/3*BCN
V9	CIMMYT	PRL/2*PASTOR*2//FH6-1-7
V10	CIMMYT	BAV92//IRENA/KAUS/3/HUITES/4/GONDO/TNMU/5/BAV92//IRENA

The experiment was performed in split-plot design with 3 replications, treatments have been as whole-plot and genotypes were sub-plots. Three water regimes were imposed (1) Well-watered (WW), water applied at 100% of field capacity throughout the experiment, (2) Medium-watered (MW), water applied at 50% of field capacity and (3) Low watered (LW), water applied at 25% of field capacity, soil moisture in each pot was monitored by weight basis, all pots were watered every third day to maintain, control (well-watered), 50 and 25% plant available water. The three treatments were imposed after 3 weeks of germination and plants were subjected to different water regimes up to eighth week of germination according to the field capacity for each treatment.

Measurements

Carbon isotope discrimination (CID or Δ): The shoot dry parts were ground to a fine powder and about 100 mg was prepared for $\delta^{13}\text{C}$ analysis. Carbon isotope composition was determined on 5-10 mg sub-samples with an isotope ratio mass spectrometer (Optima, VG Instruments, UK) at the FAO/IAEA soil and water management and Crop Nutrition Laboratory, Seibersdorf, Austria. Results were expressed as:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left(\frac{R_{\text{samples}}}{R_{\text{reference}}} \right) - 1 \times 100$$

where, R is the isotope ratio of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

A secondary standard, calibrated against the primary standard, Pee Dee Belemnite (PDB) fossil carbonate, was used as the reference.

The $\Delta^{13}\text{C}$ in the plant samples was calculated using the following equation according to Farquhar *et al.*¹⁸:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left(\frac{\delta\text{a} - \delta\text{p}}{1 + \delta\text{p}} \right) \times 100$$

Where:

δp = $\delta^{13}\text{C}$ of the plant sample

δa = $\delta^{13}\text{C}$ of atmospheric (8.0‰)

Dry matter (DM): Shoot parts of the plants for each pot were sampling, then dried in hot air oven for 48 h, dry weight was recorded for each sample.

Relative water content (RWC): Three leaves at the same phenology stage were detached randomly and placed in a sealed container and the fresh weight (FW) was determined.

The full turgid weight (TW) was obtained after the re-hydration of the leaves by placing them in a test tube containing distilled water for 24 h at ambient temperature then leaves were placed in hot air oven for 24 h to get the dry weight (DW). The RWC was calculated according to Clarke and McCaig¹⁹:

$$\text{RWC}(\%) = \frac{\text{FW} - \text{DW}}{\text{TW} - \text{DW}} \times 100$$

Statistical analysis: Data were subjected to factorial analyses of variance (ANOVA) with two factors (genotypes and water regimes) using the GenStat Discovery software package. Then, the differences between the means were compared by Fisher's Least-significant Difference Test (LSD) at a probability level of 95%. Significance levels were expressed as $p = 0.05$ and data were significant when $p = 0.05$.

RESULTS

Genotype differences: Shoot samples analyzed for carbon isotope discrimination (CID) showed that the wheat genotypes discriminate effectively between $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ under water limited condition. However, the Δ values decreased under deficit water compared to well-watered treatment (Table 2).

Variance analysis (ANOVA) describe a significant ($p < 0.05$) difference between genotypes on carbon isotope discrimination values (Table 2). Under well-watered conditions, the Δ had a range of 1.63% (22.3-20.67%) whereas, underwater-stressed conditions (MW and LW), the span of variation for Δ increased to 1.93% (19.72-17.79). Hidhab cultivar had the maximum Δ value (22.3%) followed by V6 (21.84%) under WW, the CID value was also observed maximum (19.72%) in Hidhab under (MW) but in case of the LW, the cultivar Ain abid record the maximum Δ value (19%). In addition, CID was the only trait which shows a significant genotype treatments interaction (Table 3).

The relative decrease in Δ value (Fig. 1) showed that genotypes V8 and V5 had more reduction (15.55 and 14.81%) under MW. On the other hand, it was observed that through V9 had less Δ value in well watered conditions but had maintained quite satisfactorily under LW treatment with only 13.93% of reduction. The higher relative decrease in CID value in case of Hidhab (19.06%) and V5 (16.75%) were recorded under LW treatment, but in contrast, these same genotypes showed acceptable dry matter compared to other genotypes, this indicate the performance of these genotypes were affected by degree of water stress but theirs response

Table 2: Mean values of carbon isotope discrimination (Δ), dry matter (DM) and relative water content (RWC) under three water regimes

Genotypes	$\Delta^{13}\text{C}$ (%)			DM (g)			RWC (%)		
	WW	MW	LW	WW	MW	LW	WW	MW	LW
Hidhab	22.30 ^{ab}	19.72 ^a	18.05 ^b	2.50	1.30	0.73	90.69	63.07	36.06
V10	21.74 ^{ab}	19.27 ^{ab}	18.19 ^{ab}	2.95	1.25	0.56	89.94	60.12	32.47
Ain abid	21.31 ^{bc}	18.68 ^{bc}	19.00 ^a	2.69	0.89	0.74	90.15	53.76	38.87
V3	21.42 ^{abc}	18.45 ^{bc}	17.88 ^b	2.85	0.92	0.64	86.96	66.38	48.20
V4	21.36 ^{bc}	19.22 ^{ab}	18.12 ^{ab}	2.60	1.00	0.66	90.53	64.68	40.07
V5	21.67 ^{ab}	18.30 ^c	18.04 ^b	3.21	0.87	0.73	93.86	67.51	45.26
V6	21.84 ^{ab}	19.12 ^{abc}	18.25 ^{ab}	3.04	1.29	0.80	93.96	61.01	40.37
V7	21.10 ^{bc}	18.65 ^{bc}	18.49 ^{ab}	3.26	1.11	0.67	88.90	60.29	29.52
V8	21.67 ^{ab}	18.46 ^{bc}	18.55 ^{ab}	2.79	0.94	0.58	91.83	56.99	27.81
V9	20.67 ^c	18.72 ^{bc}	17.79 ^b	2.94	1.28	0.62	89.29	66.27	41.20
LSD _(GxT)	0.924*			0.772 ^{ns}			16.258 ^{ns}		

*Significant at $p < 0.05$, ns: Non-significant. For each genotype values shown are the means of three replications. The means followed by different letters were significantly different at $p < 0.05$ by Fisher's test (LSD). WW: Well watered, plants irrigated at 100% of field capacity, MW: Medium watered, water applied at 50% of field capacity and LW: Low watered, water applied at 25% of field capacity

Table 3: Effect of different levels of water regimes on carbon isotope discrimination (Δ), dry matter (DM) and relative water content (RWC) in wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.)

	Δ (%)	Dry matter (g)	RWC (%)
Genotype (G)			
Hidhab	20.03 ^a	1.512	63.27
V10	19.73 ^{ab}	1.592	60.84
Ain abid	19.66 ^{ab}	1.447	60.93
V3	19.25 ^{bc}	1.472	67.18
V4	19.57 ^{ab}	1.424	65.09
V5	19.34 ^{bc}	1.608	68.88
V6	19.74 ^{ab}	1.714	65.11
V7	19.41 ^{bc}	1.686	59.57
V8	19.56 ^{ab}	1.438	58.88
V9	19.06 ^c	1.613	65.59
Water regime (T)			
WW	21.51 ^a	2.887 ^a	90.61 ^a
MW	18.86 ^b	1.087 ^b	62.01 ^b
LW	18.24 ^c	0.678 ^c	37.98 ^c
ANOVA			
G	0.7009**	0.1011ns	102.47ns
T	90.4185***	41.4389***	20826.18***
G×T	0.4476*	0.0998ns	49.78ns
CV (%)	1.3	14.6	6.6

*Significant at $p < 0.05$, **Significant at $p < 0.01$, ***Significant at $p < 0.001$, ns: Not significant. Mean within a column followed by the same letter do not significantly different to LSD at $p < 0.05$

to water stress change according to mechanism developed by each of them. For that, CID wasn't related with dry matter in this case. Moreover, present study results showed no significant differences between genotypes was found regarding to DM and RWC (Table 3).

Water regime effects: Significant variation in mean Δ values ($p < 0.001$) due to the treatments were observed for all genotypes ranging from 21.51% for well watered to 18.24% for the LW treatment (Table 3). Water stress during LW treatment had a more severe penalty on DM and RWC than

MW treatment. The highest values in DM (1.30 and 0.80 g) were found in Hidhab cultivar and V6 genotype, respectively at MW and LW treatments, which are 48 and 68% less than the lowest DM (2.50 g) produced by Hidhab under well-watered conditions (Table 2).

Variation in RWC were highly significant ($p < 0.001$ ***) through all treatment levels (WW, MW and LW). At MW treatment, the maximum decrease in RWC was recorded in Ain abid and V8 genotype with a rate of reduction 36.39 and 34.84%, whereas, V3 genotype exhibited the lowest reduction in RWC only 20.58% at MW and 44.57% at the LW treatment, it means V3 genotype kept slightly better water status than other genotypes under harsh conditions. But as showed in data (Table 2), there was no significant difference between genotypes in RWC regarding to all treatment levels.

Relationship between Δ and adaptive traits: The results showed that there was more variation on CID in shoots of plants grown under limited water conditions (MW and LW treatments) in comparison to control plants grown under well-watered environment, where Δ had a range of 1.63% for plants under control treatment whereas, under water stress the range of Δ increased to 1.93%. However, Δ exhibited a significant and positive linear correlation ($r = 0.99$) with dry matter averaged across water regime (Fig. 2).

This experiment indicated no relationship between Δ and DM under well watered conditions (Fig. 2) whereas, a significant and positive association ($r = 0.711$, $p < 0.05$) was observed between Δ and DM under MW treatment, but there was no correlation ($r = 0.184$) under LW treatment for these two variables, indicating that the level of severity of water stress has varying effects on the performance of genotypes.

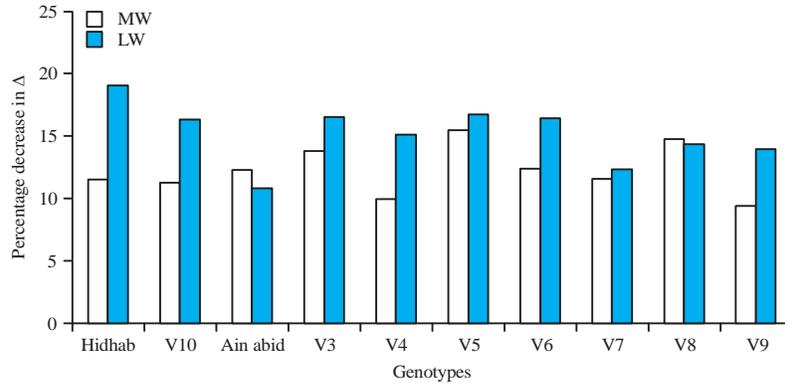


Fig. 1: Relative decrease in Δ values as affected by medium watered (MW) and low watered (LW)

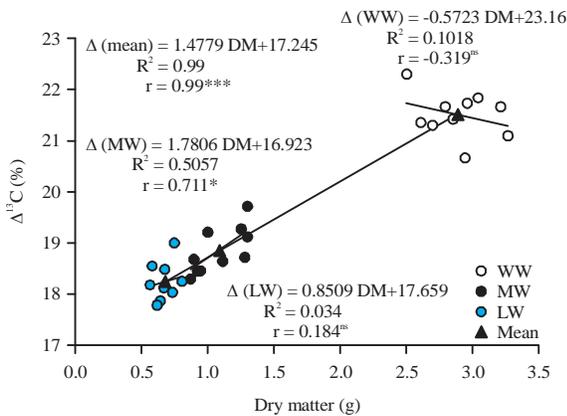


Fig. 2: Relationship between CID (Δ) and dry matter of ten wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under each of three and mean of three water regimes

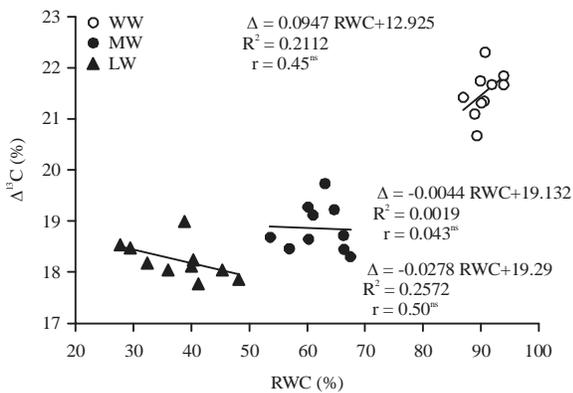


Fig. 3: Relationship between CID (Δ) and RWC of ten wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under each of three water regimes

The RWC values were significantly lower in water stress than in control conditions, data showed no association between Δ and RWC across all treatments (Fig. 3).

DISCUSSION

Drought stress caused an obvious decrease in CID across the 10 genotypes. The means Δ value under medium watered MW and low watered LW regimes were decreased by 12.31 and 15.20%, respectively as compared to the control (WW) treatment (Table 3). Misra *et al.*²⁰ have reported a decrease in Δ under limited irrigation (3.44 and 6.25% in two consecutive seasons, respectively). Under MW regime, the higher reduction in dry matter of these genotypes (V5, V8 and V3) was probably due to more decrease in photosynthetic activity. On the other hand, less reduction in dry matter in this group of genotypes (V9, Hidhab and V6) proves well stability in photosynthetic activity under water stress, which might have resulted in maintaining dry matter of these genotypes. In addition, less decrease in dry matter in V9 and Hidhab is also supported by less reduction in CID by only 9.43 and 11.57%, respectively. In contrast, the dry matter in V5 and V3 could not be maintained successfully under water deficit (MW treatment) and showed 72.83 and 67.75% decrease, respectively, indicating their more sensitivity to drought. The sensitivity of these genotypes is well supported by high reduction in CID values, 15.55 and 13.87%, respectively. Similarly, low value of dry matter and high reduction in CID value in V8 (14.81%) also indicate sensitivity to drought by this genotype.

These findings demonstrate significant close relationship ($r = 0.711$) between shoot dry matter (DM) and CID was observed at moderate water stress (MW treatment), but were non-significant under (WW) optimal conditions and (LW treatment) severe stress (Fig. 2). The decrease in Δ values under drought environment showed a general trend of less discrimination under stress conditions compared to well-watered conditions.

According to Farquhar *et al.*²¹, a shift in the carbon isotope discrimination of the leaf tissues due to stress gives information about the plant succeeded in maintaining water

use efficiency (WUE) and confirms the stress induced changes in the C_i/C_a ratio. The variation between the values under well watered and drought condition indicates that the wheat genotypes significantly discriminate between heavier and lighter carbon during photosynthesis. It is also reported that the variation in CID in cereals is known to arise from variation in photosynthetic capacity as well as stomatal conductance²²⁻²⁴. Greater photosynthetic capacity, lower stomatal conductance or both, may result in lower values of C_i/C_a . This means that greater photosynthetic capacity should be reflected in lower values of Δ unless stomatal conductance also increases to balance the change in photosynthetic capacity and maintain C_i constant.

Many authors have suggested that Δ could also be related to grain yield (GY) and water use efficiency (WUE)²⁵, the dry matter production to water consumption ratio²⁶. Under Mediterranean conditions, a significant positive correlation was repeatedly found between grain yield and flag leaf Δ under severe stress^{27,28}.

CONCLUSION

Genetic variation in the response of carbon isotope discrimination to different water regimes was found through this study. A positive correlation between dry matter and Δ was observed during this study. High dry matter (DM) was associated with high Δ under water stress (MW treatment), suggesting that carbon isotope discrimination technique provides an integrated measure as an indirect selection criterion for drought tolerant wheat genotypes. Therefore, carbon isotope discrimination technique can be useful tool integrated in wheat breeding programs.

SIGNIFICANCE STATEMENT

This study discovers possibility to enhance genetic variability of wheat to drought tolerance by using related nuclear technique such as carbon isotope discrimination that can be beneficial for wheat breeding programs. Further, this study will help researchers to uncover critical area of physiological breeding in wheat. However, the tested genotypes have shown possibilities to explore genetic pool of wheat to select adapted genotypes under harsh conditions. Thus, its varieties or advanced lines assessed in green house which have better ability to grown under water stress had lowest reduction values in carbon isotope discrimination and highest in dry matter.

ACKNOWLEDGMENTS

Special thanks to Dr. Ivan Ingelbrecht head of the Plant Breeding and Genetics Laboratory, Nafa for hosting the first author for 3-months internship under TC project ALG5026 and to Dr. Gerd Dercon head of the Soil and Water Management and Nutrition Laboratory, Joint FAO/IAEA Division of Nuclear techniques for Food and Agriculture, Seibersdorf, for the carbon isotope analysis of leaf samples. Authors are grateful to Professor R. Djebbar from University of Sciences and Technology of Houari Boumediene in Algeria for his large contribution in this study and constant support and thanks for all anonymous reviewers to improve the manuscript.

REFERENCES

1. Bachiri, H., R. Djebbar and C. Djenadi, 2014. Gamma irradiation effects on some physiological traits of wheat (*Triticum aestivum* L.) under control and water stress conditions. Am. J. Plant Physiol., 9: 103-109.
2. Monneveux, P., D. Pekika, E. Acevedo and O. Merah, 2006. Effect of drought on leaf gas exchange, carbon isotope discrimination, transpiration efficiency and productivity in field grown durum wheat genotypes. Plant Sci., 170: 867-872.
3. Farquhar, G.D. and R.A. Richards, 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Aust. J. Plant Physiol., 11: 539-552.
4. Farquhar, G.D., M.H. O'Leary and J.A. Berry, 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Aust. J. Plant Physiol., 9: 121-137.
5. Ehleringer, J.R. and T.A. Cooper, 1988. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. Oecologia, 76: 562-566.
6. Meinzer, F.C., N.Z. Saliendra and C. Crisosto, 1992. Carbon isotope discrimination and gas exchange in *Coffea arabica* during adjustment to different soil moisture regimes. Funct. Plant Biol., 19: 171-184.
7. Condon, A.G., R.A. Richards, G.J. Rebetzke and G.D. Farquhar, 2002. Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. Crop Sci., 42: 122-131.
8. Zimmerman, J.K. and J.R. Ehleringer, 1990. Carbon isotope ratios are correlated with irradiance levels in the Panamanian orchid *Catasetum viridiflavum*. Oecologia, 83: 247-249.
9. Winter, K., J.A. Holtum, G.E. Edwards and M.H. O'Leary, 1982. Effect of low relative humidity on $\delta^{13}C$ value in two C3 grasses and in *Panicum milioides*, a C3-C4 intermediate species. J. Exp. Bot., 33: 88-91.
10. Guy, R.D., D.M. Reid and H.R. Krouse, 1986. Factors affecting $^{13}C/^{12}C$ ratios of inland halophytes. I. Controlled studies on growth and isotopic composition of *Puccinellia nuttalliana*. Can. J. Bot., 64: 2693-2699.

11. Arslan, A., F. Zapata and K.S. Kumarasinghe, 1999. Carbon isotope discrimination as indicator of water-use efficiency of spring wheat as affected by salinity and gypsum addition. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 30: 2681-2693.
12. Rivelli, A.R., R.A. James, R. Munns and A.G. Condon, 2002. Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrasting sodium uptake. *Funct. Plant Biol.*, 29: 1065-1074.
13. Rasmuson, K.E. and J.E. Anderson, 2002. Salinity affects development, growth and photosynthesis in cheatgrass. *J. Range Manage.*, 55: 80-87.
14. Gonzalez, J.A., M. Bruno, M. Valoy and F.E. Prado, 2011. Genotypic variation of gas exchange parameters and leaf stable carbon and nitrogen isotopes in ten quinoa cultivars grown under drought. *J. Agron. Crop Sci.*, 197: 81-93.
15. Khazaei, H., S.D. Mohammady, M. Zaharieva and P. Monneveux, 2009. Carbon isotope discrimination and water use efficiency in Iranian diploid, tetraploid and hexaploid wheats grown under well-watered conditions. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 56: 105-114.
16. Xue, Q., M. Soundararajan, A. Weiss, T.J. Arkebauer and P.S. Baenziger, 2002. Genotypic variation of gas exchange parameters and carbon isotope discrimination in winter wheat. *J. Plant Physiol.*, 159: 891-898.
17. Kirda, C., A.R.A.G. Mohamed, K.S. Kumarasinghe, A. Montenegro and F. Zapata, 1992. Carbon isotope discrimination at vegetative stage as an indicator of yield and water use efficiency of spring wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Plant Soil*, 147: 217-223.
18. Farquhar, G.D., J.R. Ehleringer and K.T. Hubick, 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 40: 503-537.
19. Clarke, J.M. and T.N. McCaig, 1982. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Sci.*, 22: 503-506.
20. Misra, S.C., S. Shinde, S. Geerts, V.S. Rao and P. Monneveux, 2010. Can carbon isotope discrimination and ash content predict grain yield and water use efficiency in wheat? *Agric. Water Manage.*, 97: 57-65.
21. Farquhar, G.D., K.T. Hubick, A.G. Condon and R.A. Richards, 1988. Carbon Isotope Discrimination and Water use Efficiency. In: *Stable Isotope in Ecological Research*, Rundel, P.W., J.R. Ehleringer and K.A. Nagy (Eds.), Springer-Verlag, New York, pp: 21-46.
22. Condon, A.G., G.D. Farquhar and R.A. Richards, 1990. Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. Leaf gas exchange and whole plant studies. *Aust. J. Plant Physiol.*, 17: 9-22.
23. Morgan, J.A. and D.R. LeCain, 1991. Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes. *Crop Sci.*, 31: 443-448.
24. Condon, A.G., R.A. Richards, G.J. Rebetzke and G.D. Farquhar, 2002. The effect of variation in soil water availability, vapour pressure deficit and nitrogen nutrition on carbon discrimination in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 43: 935-947.
25. Clay, D.E., S.A. Clay, Z. Liu and C. Reese, 2001. Spatial variability of ^{13}C isotopic discrimination in corn. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 32: 1813-1827.
26. Monneveux, P., M.P. Reynolds, R. Trethowan, H. Gonzalez-Santoyo, R.J. Pena and F. Zapata, 2005. Relationship between grain yield and carbon isotope discrimination in bread wheat under four water regimes. *Eur. J. Agron.*, 22: 231-242.
27. Merah, O., E. Deleens and P. Monneveux, 1999. Grain yield, carbon isotope discrimination, mineral and silicon content in durum wheat under different precipitation regimes. *Physiol. Plant.*, 107: 387-394.
28. Merah, O., E. Deleens, B. Teulat and P. Monneveux, 2001. Productivity and carbon isotope discrimination in durum wheat organs under a Mediterranean climate. *Comptes Rend. Acad. Sci. - Ser. III - Sci. Vie*, 324: 51-57.