

**République Algérienne Démocratique et Populaire**  
الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية  
**Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique**  
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي  
**Ecole Nationale Supérieure Agronomique El-Harrach - Alger**  
المدرسة الوطنية العليا للفلاحة - الحراش - الجزائر

## **Thèse :**

En vue de l'obtention du diplôme de Doctorat LMD en Sciences Agronomiques  
Département : Productions Végétales  
Spécialité : Amélioration des Productions Végétales et Agriculture Durable

# **Analyse génétique de l'efficacité d'utilisation de l'azote chez quelques populations algériennes de maïs (*Zea mays* L.) sous stress hydrique**

**Présenté par : M<sup>lle</sup> RIACHE Meriem**

**Soutenu le : 08/06/2023**

**Devant le jury :**

**Président :** M. Khelifi L. Professeur (ENSA, El-Harrach, Alger)

**Directeur de thèse :** M. Mefti M. Professeur (ENSA, El-Harrach, Alger)

**Co-directeur de thèse :** M. Djemel A. Professeur (ENSA, El-Harrach, Alger)

**Examineurs :**

M. Mekliche A. Professeur (ENSA, El-Harrach, Alger)

M. Bahlouli F. Professeur (Université de Bordj Bou Arreridj)

**Invité :** M. Revilla P. HDR (Misión Biológica de Galicia, Espagne)

Année universitaire : 2022/2023

# Dédicace

A mes très chers parents, la lumière de mes yeux et le secret de ma force :

Chaque ligne de cette thèse, chaque mot et chaque lettre vous exprime l'amour, la reconnaissance, le respect, et le merci d'être mes parents.

A ma raison de vivre, celle qui a consacré sa vie pour moi, l'étincelle qui illumine mes jours et nuits et à celle qui m'épaule et me soutient en tout ce que j'entreprends, ma chère maman.

A mon exemple de courage et de persévérance, mon soutien moral, ma source de joie et de bonheur, celui qui s'est toujours sacrifié pour me voir réussir, que dieu lui procure longue vie,  
mon cher papa.

J'aimerais bien que tu trouves dans ce travail l'expression de mes sentiments d'amour et de reconnaissance les plus sincères ; c'est grâce à ta patience, ton soutien et ta compréhension que cette thèse a pu voir le jour.

A ma très chère et unique grand-mère, tes prières, tes bénédictions et tes encouragements m'ont été d'un grand secours pour mener à bien mes études. Que le bon DIEU t'accorde une bonne santé, te garde et te protège pour nous.

A la mémoire de mes grands-pères, ma grand-mère et mon oncle Saleh, qu'ALLAH le miséricordieux les accueille dans son vaste paradis.

A mes chers frères : Mohamed et Omar.

A ma chère et unique sœur : Ryma.

A mes belles sœurs, mes neveux et mes nièces.

A ma grande mère : Akila.

A la mémoire de ma nièce : Aicha.

A mes tantes et mes oncles.

A mon petit cousin : Khoubeibe, et mes petites cousines Chaima et Romaïssa.

A mes chères et aimables amies : Oula, Soumeïya, Manissa, Iman, Imene, Nour, Zineb, Nesma, Asma et Boushra, Assia, Nawel et Nessrine.

A toute la famille RIACHE et CHAREF.

A toute personne que j'aime et qui m'aime.

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Dieu le Tout Puissant pour m'avoir donné le courage, la force et la volonté pour réaliser ce travail. Je me remercie pour le courage que j'avais et la conviction que je trouverais mon chemin à travers les complications.

Je suis si reconnaissante pour tout le soutien que j'ai reçu en travaillant sur ma thèse. Ces cinq ans à l'ENSA ont été d'une très grande richesse, tant du point de vue scientifique qu'humain, et plusieurs personnes ont largement contribué à ce succès.

Ensuite, le soutien de ma famille a été sans fin. Mes parents, RIACHE Rabah et CHAREF Fadila, ainsi que mes frères Mohamed et Omar, et ma sœur Ryma, ont toujours été là pour moi avec soutien indéfectible, patience, amour et encouragement au fil des ans. Leur présence dans ma vie a rendu cela possible.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude et mon immense estime s'adresse à M. MEFTI Mohamed, Professeur à l'ENSA, qui a voulu assurer mon encadrement, et me faire bénéficier de son expérience et de sa compétence. Qu'il trouve ici l'expression de ma très sincère reconnaissance pour ses précieuses directives, sa grande disponibilité et son suivi. Je le remercie pour son soutien constant pendant les moments difficiles qu'on a vécu.

Mes vifs remerciements pour M. DJEMEL Abderahmane- Que Dieu l'accueille dans son vaste paradis-, Professeur à l'ENSA, pour tous les efforts fournis pour assurer mon encadrement, malgré sa maladie. Je le remercie pour sa patience à enseigner et à guider. Je le remercie pour la pertinence de ses intuitions, pour sa grande créativité scientifique et pour son soutien indéfectible, ses précieuses idées et sa patience à mon égard.

Je remercie sincèrement Pr. MEFTI et Pr. DJEMEL, qui m'ont aidé à grandir en tant que scientifique et en tant que personne au cours des dernières années. Travailler sous leur supervision a été un grand privilège. Ce fut une énorme expérience d'apprentissage.

Mes remerciements à Monsieur KHELIFI (Professeur à l'ENSA) pour l'honneur qu'il me fait en acceptant de présider le jury de ma soutenance.

Je tiens également à remercier le laboratoire de recherche en Ressources Génétiques et Biotechnologies (LRGB).

Je tiens également à adresser mes vifs remerciements à Pr. MEKLIHE (Professeur à l'ENSA), Pr. BAHLOULI (Professeur à l'Université de Bordj Bou Arreridj) qui ont bien voulu être les examinateurs de cette thèse et d'avoir accepté de faire partie du jury.

J'exprime ma gratitude au Dr. REVILLA Pedro (Misión Biológica de Galicia, Espagne) et Dr. MALVAR Rosa Ana (Misión Biológica de Galicia, CSIC, Espagne) pour leur soutien et

leurs suggestions opportunes et qui ont grandement contribué à la qualité scientifique de mes travaux de thèse, par l'apport de compétences et connaissances très complémentaires. Leur porte ouverte, leur gentillesse et leur confiance m'ont beaucoup aidé à améliorer mon travail. Je remercie Dr. REVILLA d'avoir accepté de faire partie du jury.

Je n'oublierai pas de remercier Mlle MAAFI Oula (MCB à l'Université d'Alger 1) pour toute l'aide qu'elle m'a apporté, pour son soutien et tous les bons moments passés ensemble et qu'elle trouve dans ces quelques lignes le témoignage de ma reconnaissance et ma gratitude. Je tiens à remercier également le doctorant CHEMLAL Azzedine d'avoir pris le temps de m'aider.

Je suis très reconnaissant à tous mes amies pour leur soutien, encouragement, amitié et aide tout au long de ce processus. Des remerciements particuliers doivent être adressés à Souemya, Manissa, Nour et Imène pour leur amour et pour tout ce que les mots peuvent exprimer. De plus, je suis très reconnaissant à Mlle. HABBADJ Imène pour son soutien et son aide régulière sur terrain.

Un remerciement particulier doit être adressé à M. LABADI Redouane (Ingénieur de laboratoire sciences du sol), et Mm. BOUMENIKHRA Karima (Ingénieur agronome au niveau de la station expérimental) pour avoir répondu à de nombreuses questions, apporté un soutien moral et leur professionnalisme continu.

Je dois des remerciements aux étudiants sérieux de master qui ont travaillé avec nous, qui ont tous contribué d'une certaine façon à cette étude ; Seif Eddine, Mohamed, Ryad et Naïla. Je tiens à remercier les gens de la station expérimentale pour leur assistance technique pendant les deux années de terrain. Merci à M. Mohamed et M. Aziz spécialement.

Je tiens également à remercier le centre Misión Biológica de Galicia, Espagne pour son soutien financier à ce travail.

Je tiens à exprimer ma gratitude à tous mes collègues et amis de la promo 2017. Ce fut un plaisir de partager cette expérience avec vous.

Il y a trop d'autres personnes à qui je dois beaucoup, mais je vous remercie tous d'avoir pris le temps de m'aider. Les mots seuls ne peuvent exprimer à quel point je suis reconnaissante envers vous tous. Merci pour tout ce que vous avez fait pour moi.

 Meriem



*A la mémoire de Monsieur*

DJEMEL Abderrahmane

*qui nous a quitté trop tôt,*

*Que Dieu l'accueille dans son vaste paradis*

## Abstract

Drought and low nitrogen are major stresses for maize, this situation requires its improvement to maintain yield and nitrogen use efficiency (NUE) under drought conditions. Maize populations from the Algerian Sahara Desert are potential sources of stress tolerance.

The objectives were to assess the tolerance, varietal and heterosis effects of Algerian populations under no-nitrogen fertilization and water stress. Varietal and heterosis effects of Algerian Saharan populations and their crosses for *stay-green* were also studied to identify the most promising populations as sources of *stay-green* under stress.

A diallel cross among six Algerian maize populations was evaluated under drought (300 mm irrigation) vs. control (600 mm) and no-nitrogen fertilization vs. 120 kg/ha N fertilization.

Variability was significant among populations and their crosses for water and nitrogen stress tolerance. We propose a reciprocal recurrent selection to take advantage of additive and non-additive effects, using AOR and IGS populations, since they showed good performance in optimum and stress conditions, for improving yield heterosis for AOR  $\times$  IGS.

Additive genetic effects could be capitalized using the populations BAH and MST, with high grain nitrogen utilization efficiency (NUE), and the populations IZM or IGS with favorable varietal effects for delayed senescence under nitrogen stress, or dominance effects by using the population AOR with favorable heterotic effects for plant color under water and nitrogen stresses.

This study showed that populations: AOR, IGS and BAH could be sources of inbred lines tolerant to drought and no-nitrogen fertilization. And the most promising crosses were SHH  $\times$  AOR with no-nitrogen supply under both water regimes for NUE; AOR  $\times$  IGS, under water stress for partial factor productivity (PFP), and well-watered conditions with nitrogen supply for protein content; AOR  $\times$  IZM for agronomic nitrogen use efficiency (AE) under water stress; and AOR  $\times$  BAH for grain nitrogen utilization efficiency (NUE) under well-watered conditions with nitrogen. Also, AOR  $\times$  IZM cross for delayed senescence, while IZM  $\times$  BAH (with no-nitrogen supply), and SHH  $\times$  BAH (with nitrogen fertilizer), will allow a longer maintenance of the plant coloration.

These populations and crosses could be used as base material among Algerian populations, for breeding programs focusing on tolerance to water or nitrogen stress to develop drought-tolerant and low nitrogen hybrids.

**Keywords:** Maize, drought, nitrogen deficit, Algerian populations, nitrogen use efficiency, heterosis.

## Résumé

La sécheresse et le manque d'azote sont des stress majeurs pour le maïs, cette situation nécessite son développement pour maintenir un bon niveau de rendement et améliorer son efficacité d'utilisation de l'azote (NUE) dans des conditions de stress hydrique. Les populations de maïs du Sahara algérien sont des sources potentielles de tolérance au stress.

Les objectifs de cette étude étaient d'évaluer la tolérance, les effets variétaux et d'hétérosis des populations algériennes sous manque de fertilisation azotée et un stress hydrique. Les effets variétaux et d'hétérosis des populations sahariennes d'Algérie et de leurs croisements pour le *stay-green* ont également été étudiés afin d'identifier les populations les plus prometteuses comme sources de *stay-green* sous stress.

Un diallele entre six populations algériennes de maïs a été évalué sous conditions de stress hydrique (300 mm d'irrigation) par rapport au contrôle (600 mm) et sous fertilisation sans azote par rapport à une fertilisation azotée de 120 kg/ha.

La variabilité était importante entre les populations et leurs croisements pour la tolérance au stress hydrique et azoté. Nous proposons une sélection récurrente réciproque pour optimiser les effets additifs et non additifs, en utilisant les populations AOR et IGS, dont le croisement a montré de bonnes performances dans des conditions optimales et de stress, dans l'amélioration de l'hétérosis du rendement. Les effets génétiques additifs pourraient être capitalisés en utilisant les populations BAH et MST, avec une efficacité de valorisation de l'azote (NUE) élevée, et les populations IZM ou IGS avec des effets variétaux favorables pour une sénescence retardée sous stress azoté, ou des effets de dominance en utilisant la population AOR avec des effets hétérotiques favorables pour la couleur de la plante sous stress hydrique et azoté.

Cette étude a montré que les populations : AOR, IGS et BAH pourraient être des sources de lignées consanguines tolérantes à la sécheresse et au manque d'azote. Les croisements les plus prometteurs sont SHH  $\times$  AOR sans apport d'azote dans les deux régimes hydriques pour la NUE des grains, AOR  $\times$  IGS, sous stress hydrique pour la productivité partielle des facteurs (PPF), et dans des conditions de bonne irrigation avec un apport d'azote pour la teneur en protéines ; AOR  $\times$  IZM pour l'efficacité agronomique de l'utilisation de l'azote (AE) sous stress hydrique ; et AOR  $\times$  BAH pour l'efficacité de valorisation de l'azote du grain (NUE) dans des conditions de bonne irrigation avec apport d'azote. Le croisement AOR  $\times$  IZM permet également de retarder la sénescence, tandis que IZM  $\times$  BAH (sans apport d'azote), et SHH  $\times$  BAH (avec engrais azoté), se caractérisent par un maintien plus long de la coloration de la plante.

Ces populations et croisements pourraient être utilisés comme matériel de base parmi les populations algériennes, pour des programmes de sélection axés sur la tolérance au stress hydrique ou azoté afin de développer des hybrides tolérants à la sécheresse et aux faibles teneurs en azote.

**Mots clés :** maïs, sécheresse, stress azoté, populations algériennes, efficacité d'utilisation de l'azote, hétérosis.

## ملخص

يشكل الجفاف ونقص النيتروجين إجهاد كبير بالنسبة لنبتة الذرة مما يتطلب تطوير هذه الحالة للحفاظ على الإنتاجية وتحسين كفاءة استخدام النيتروجين في ظروف الجفاف. تعد أصناف الذرة في الصحراء الكبرى الجزائرية مصادر محتملة لتحمل الإجهاد

أهداف هذه الدراسة تقييم التحمل والتأثيرات المتنوعة والتغايرية للأصناف الجزائرية تحت التسميد الخالي من النيتروجين والإجهاد المائي. تمت أيضًا دراسة التأثيرات المتنوعة والتغايرية لأصناف الصحراء الجزائرية وتهجيناتهم الخضراء لتحديد الأصناف الواعدة كمصادر للبقاء خضراء تحت الإجهاد.

تم تقييم دياليل بين ستة أصناف من الذرة الجزائرية تحت الجفاف (300 ملم من الري) مقارنة بالشاهد (600 ملم) وتحت التخصيب بدون نيتروجين مقارنة بالتخصيب بالنيتروجين البالغ 120 كيلو/ هكتار.

كان التباين مرتفعًا بين الأصناف وتهجينها لتحمل الإجهاد المائي والنيتروجين. نقترح الانتقاء المتكرر المتبادل لتحسين التأثيرات المضافة وغير المضافة باستخدام (AOR و IGS) حيث أظهروا أداءً جيدًا في ظل الظروف المثلى والإجهاد في تحسين تغاير المردود لـ  $AOR \times IGS$ .

يمكن الاستفادة من التأثيرات الجينية المضافة باستخدام مجموعات BAH و MST ، بكفاءة عالية في استخدام النيتروجين (NUtE) ، ومجموعات IZM أو IGS مع تأثيرات متنوعة مواتية للذبول المتأخر تحت الإجهاد النيتروجيني ، أو تأثيرات السيادة باستخدام مجموعة AOR مع تأثيرات غير متجانسة مواتية للون النبات تحت الإجهاد المائي و النيتروجيني.

أظهرت هذه الدراسة أن الأصناف AOR ، IGS و BAH يمكن أن تكون مصادر سلالات متقاربة تتحمل الجفاف والتخصيب الخالي من النيتروجين.

كانت أكثر التهجينات الواعدة هي  $SHH \times AOR$  بدون إمداد بالنيتروجين تحت كلا نظامي الري لـ NUtE ، AOR  $\times$  IGS ، تحت الإجهاد المائي لإنتاجية العامل الجزئي (PFP) ، وتحت ظروف الري الجيدة مع إمداد النيتروجين لمحتوى البروتين ؛  $AOR \times IZM$  من أجل الكفاءة الزراعية لاستخدام النيتروجين (AE) تحت ضغط المياه ؛ و  $AOR \times BAH$  لكفاءة استخدام مغذيات الحبوب (NUtE) في ظل ظروف الري الجيد بإمدادات النيتروجين. كما أن تصالب  $AOR \times IZM$  يجعل من الممكن تأخير الذبول، بينما  $IZM \times BAH$  (بدون إمداد النيتروجين)، و  $SHH \times BAH$  (مع الأسمدة النيتروجينية)، سيسمحان بالحفاظ على لون النبات لفترة أطول.

يمكن استخدام هذه الأصناف والهجينات كمواد أساسية بين الأصناف الجزائرية، لبرامج الانتقاء التي تركز على تحمل الماء أو إجهاد النيتروجين من أجل تطوير هجينة تتحمل الجفاف ومستويات منخفضة من النيتروجين.

**الكلمات المفتاحية:** الذرة، الإجهاد المائي، الإجهاد الأزوتي، مجموعات جزائرية، كفاءة استعمال الأزوت، تغاير.

### **Listes des articles qui ont été publiés en utilisant nos résultats**

1. Combining Ability and Heterosis of Algerian Saharan Maize Populations (*Zea mays* L.) for Tolerance to No-Nitrogen Fertilization and Drought.  
Dans : *Agronomy Journal* ; Mars 2021 ; DOI : 10.3390/agronomy11030492.
2. Assessment of Nitrogen Use Efficiency in Algerian Saharan Maize Populations for Tolerance under Drought and No-Nitrogen Stresses.  
Dans: *Agronomy Journal*; May 2022; DOI: 10.3390/agronomy12051123.
3. Genetic analyses of stay green for tolerance to water stress and nitrogen deficiency in Algerian Saharan maize populations.  
Dans: *Euphytica* ; May 2023 ; DOI:10.1007/s10681-023-03193-2.

### **Listes des articles co-auteurs**

1. Genetics of Germination and Seedling Traits under Drought Stress in a MAGIC Population of Maize.  
In : *Plants Journal* ; August 2021 ; DOI : 10.3390/plants10091786 ; 5ème auteur.
2. Combining ability and heterosis of maize (*Zea mays* L.) populations from the Algerian Sahara Desert under Mediterranean drought conditions.  
In : *Maydica electronic publication* ; 2021 ; 3ème auteur.

### **Listes des participations aux séminaires en utilisant nos résultats**

1. Participation orale : Séminaire Agrinov-Maroc : « 1st international conference : sustainable agriculture : Tools and innovations », Béni-Mellal, Maroc, En ligne. 27-30 Octobre 2021.  
Intitulée : *Evaluation de la tolérance au stress hydrique et au déficit en azote des populations Algériennes de maïs (Zea mays L.) du désert du Sahara.*
2. Participation orale : Séminaire National en Biologie Végétale et Environnement « SNBVE 2021 ». En ligne. 24-25 Novembre 2021.  
Intitulée : *Analyse génétique de la tolérance au déficit en azote et au stress hydrique des populations algériennes de maïs (Zea mays L.) du désert du Sahara.*

**3.** Communucation affichée : Séminaire International “Sustainable Agriculture under Climate Change : Challenges and Perspectives”. En ligne. 22 et 23 juin 2022.

Intitulée : *Analyse génétique de l'effcience d'utilisation de l'azote des grains de quelques populations algériennes de maïs saharien pour la tolérance au stress hydrique et azoté*”.

**4.** Communucation affichée : Journée des sciences agronomiques, ENSA, 24 avril 2022.

Intitulée : *Analyse génétique du rendment chez quelques populations algériennes de maïs du Sahara pour la tolérance au stress azoté et hydrique.*

**Table des matières**

Liste des figures .....	14
Liste des tableaux .....	15
Liste des annexes.....	17
Liste des abréviations .....	18
Introduction générale.....	1
Chapitre I : Synthèse bibliographique .....	5
1. Description de la plante.....	5
1.1. Botanique et taxonomie.....	5
1.2. Origine, évolution et domestication du maïs.....	6
1.3. Génome du maïs.....	8
1.4. Ecologie et exigences de croissance .....	9
1.5. Culture du maïs en Algérie .....	11
1.5.1. Distribution et situation de production.....	11
1.5.2. Productions, superficies, rendements et importation .....	11
2. Stress abiotiques chez le maïs .....	12
2.1. Réponse du maïs aux stress.....	13
2.1.1. Définitions.....	13
2.2.3. Conséquences du stress sur le développement du maïs .....	15
3. Amélioration de la tolérance au stress.....	17
3.1. Méthodes de sélection .....	17
3.1.1. La sélection classique.....	18
3.1.2. La sélection assistée par les marqueurs (SAM) .....	19
3.1.3. La transgénèse.....	19
3.2. Critères de sélection dans l'évaluation de la tolérance .....	20
3.2.1. Efficience d'utilisation de l'azote .....	22
4. Déterminisme génétique des caractères adaptatifs associés à la tolérance .....	23
4.1. L'utilisation de la diversité génétique dans l'amélioration du maïs .....	23

4.2. L'effet hétérosis et groupes hétérotiques .....	24
4.3. L'utilisation du test diallèle dans la sélection et l'exploitation de l'hétérosis .....	25
Chapitre II : Aptitude à la combinaison et hétérosis des populations de maïs du Sahara algérien pour la tolérance au stress azoté et hydrique.....	
1. Introduction .....	28
2. Matériel et méthodes .....	29
2.1. Matériel végétal.....	29
2.2. Essais sur le terrain.....	31
2.2.1. Localisation et conditions du site de l'étude .....	31
2.2.2. Dispositif expérimental et conduite de la culture.....	33
2.2.3. Installation de l'essai et conduite de la culture .....	35
2.3. Paramètres agro-morphologiques étudiés .....	36
2.3. Analyses statistiques .....	36
3. Résultats .....	37
3.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes .....	37
3.2. Effets variétaux et d'hétérosis pour les populations algériennes de maïs.....	45
4. Discussion .....	54
Chapitre III : Analyse génétique du caractère <i>stay-green</i> pour la tolérance au stress hydrique et au déficit en azote chez des populations de maïs du Sahara algérien .....	
1. Introduction .....	60
2. Matériel et méthodes .....	61
2.1. Matériel génétique et dispositif expérimental .....	61
2.3. Analyses statistiques .....	63
3. Résultats .....	64
3.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes .....	64
3.2. Effets variétaux et d'hétérosis parmi les populations algériennes de maïs .....	69
3.3. Régression de la sénescence des feuilles et de la couleur de la plante sur le rendement	
73	
4. Discussion .....	75

Chapitre IV : Evaluation de l'efficience d'utilisation de l'azote chez quelques populations algériennes de maïs saharien pour la tolérance au stress hydrique et azoté.....	80
1. Introduction .....	80
2. Matériel et méthodes .....	81
2.1. Matériel génétique et dispositif expérimental .....	81
2.2. Prise de données .....	81
2.3. Analyses statistiques .....	83
3. Résultats .....	83
3.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes .....	83
3.2. Effets variétaux et hétérosis chez les populations algériennes de maïs .....	93
4. Discussion .....	102
Conclusions générales .....	108
Références bibliographiques .....	111
Annexes .....	145

## Liste des figures

Figure 1. Plante de maïs déficiente en azote (à gauche) et Chlorose jaune pâle en forme de V sur une feuille de maïs (à droite) (Kumar, 2013). .....	15
Figure 2. Carte présentant les zones de prospection et de collecte des populations de maïs utilisées.....	30
Figure 3. Localisation de l'essai au niveau de la station expérimentale de l'ENSA (photo prise par drone). .....	32
Figure 4. Diagramme ombrothermique des deux années 2018-2019.....	32
Figure 5. Dispositif expérimental utilisé (à gauche) et détails d'un bloc (à droite). .....	34
Figure 6. Mise en place du dispositif expérimental au niveau de la station de l'ENSA. ....	35
Figure 7. Photo montrant la différence de la coloration entre les différents traitements .....	62
Figure 8. Echelle de mesure pour la sénescence des feuilles de 1 (90-100% de la surface des feuilles mortes) à 9 (0-10% de la surface des feuilles mortes).....	63
Figure 9. Régression linéaire du rendement (Rdt : Rendement) sur la sénescence des feuilles et la couleur de la plante.....	74

## Liste des tableaux

Tableau 1. Situation des importations de maïs durant les 3 années 2019-2020-2021 en Algérie. .....	12
Tableau 2. Importance relative des caractères secondaires dans le choix d'un rendement en grains amélioré sous stress hydrique et sous des conditions de faible teneur en azote.....	21
Tableau 3. Noms et origines des six populations algériennes utilisées dans le plan de croisement diallèle.....	31
Tableau 4. Liste des noms des 15 croisements évalués.....	31
Tableau 5. Analyses de caractérisation du sol de la parcelle expérimentale.....	33
Tableau 6. Carrés moyens de l'analyse combinée de la variance sur deux années pour quatre caractères étudiés sous stress azoté et hydrique.....	38
Tableau 7. Carrés moyens de l'analyse de la variance sur deux années pour quatre caractères étudiés sous stress azoté et hydrique.....	40
Tableau 8. Moyennes <sup>a</sup> de deux caractères (la vigueur précoce et la hauteur de la plante) étudiés sur deux années sous stress azoté et hydrique.....	42
Tableau 9. Moyennes <sup>a</sup> de deux caractères (l'intervalle anthèse-sortie des soies et le rendement en grains) sur deux années sous stress hydrique et azoté.....	44
Tableau 10. Carrés moyens de quatre caractères à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié.....	46
Tableau 11. Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour la vigueur précoce et la hauteur de la plante.....	49
Tableau 12. Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour l'ASI et le rendement en grains.....	52
Tableau 13. Carrés moyens de l'analyse combinée de la variance à travers les années pour la sénescence des feuilles et la coloration des plantes.....	65
Tableau 14. Carrés moyens de l'analyse de la variance de la sénescence des feuilles et de la coloration des plantes.....	66
Tableau 15. Moyennes <sup>c</sup> de la sénescence des feuilles et de la coloration des plantes étudiées sur deux années sous stress hydrique et azoté.....	67
Tableau 16. Carrés moyens de la sénescence des feuilles et de la coloration des plantes à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié.....	71
Tableau 17. Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour la sénescence des feuilles et la coloration des plantes.....	73

---

Tableau 18. Analyse combinée de la variance à travers les deux années des caractères AE et PFP sous stress hydrique et azoté.....	84
Tableau 19. Analyse de la variance des caractères AE et PFP étudiés sur deux années sous stress hydrique et azoté. ....	85
Tableau 20. Analyse combinée de la variance à travers les deux années des caractères PC et NUtE des grains sous stress hydrique et azoté.....	86
Tableau 21. Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères PC et NUtE des grains analysés sur deux années sous stress hydrique et azoté. ....	87
Tableau 22. Moyennes <sup>a</sup> de deux caractères (PC et NUtE) analysés sur deux années sous stress hydrique et azoté. ....	89
Tableau 23. Moyennes <sup>a</sup> de l'efficacité agronomique et de la productivité factorielle partielle analysés sur deux années à Alger sous stress hydrique et azoté. ....	92
Tableau 24. Carrés moyens des deux caractères PC et NUtE à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié. ....	94
Tableau 25. Carrés moyens des deux caractères AE et PFP à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié. ....	95
Tableau 26. Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour l'efficacité agronomique et la productivité partielle des facteurs.....	97
Tableau 27. Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour la teneur en protéines des grains et l'efficacité de valorisation d'azote des grains.....	99

## Liste des annexes

Annexe 1. Tableau présentant l'évolution des rendements, productions et superficies du maïs en Algérie durant la période 2000-2020 (FAOSTAT, 2022) .....	145
Annexe 2. Températures et précipitations pour les deux campagnes agricoles 2018-2019 (Infoclimat, 2021).....	145
Annexe 3. Photos illustrant différents stades de la culture au niveau de la parcelle expérimentale (A : Stade pleine floraison ; B : Stade 6-8 feuilles ; C : Stade 2-3 feuilles ; D : 5 semaines après le semis).....	146
Annexe 4. Photos illustrant une plante sous des conditions normales (A) et une plante avec des feuilles enroulées sous conditions de stress hydrique (B).....	147
Annexe 5. Photos illustrant l'apparition des soies sur les épis (A), l'apparition des étamines sur les panicules (B) et l'apparition de plusieurs épis sur la même plante (C). .....	147
Annexe 6. Installation du système d'irrigation goutte-à-goutte avant le semis. ....	148
Annexe 7. Minéralisateur utilisé pour la réalisation du dosage d'azote (A) et l'obtention du minéralisât (B) pour passer à la distillation.....	148
Annexe 8. Mesure du poids de 5 épis et leurs grains pour calculer le rendement. ....	148
Annexe 9. Maturation physiologique complète de l'essai et dessèchement total des plantes. ....	149
Annexe 10. Photo illustrant la réalisation de la récolte (B) et récupération des épis (A). ....	149

## Liste des abréviations

- °C : Degré Celsius
- µm : micromètre
- ADN : Acide désoxyribonucléique
- AGC : Aptitude générale à la combinaison
- ASC : Aptitude spécifique à la combinaison
- ASI : Anthesis-silking interval ; Intervalle anthèse-sortie des soies
- ENSA : Ecole Nationale Supérieure Agronomique
- FAO: Food and Agriculture Organization
- FAOSTAT: Statistical Database of the Food and Agriculture Organization of the United Nations
- g : gramme
- ha : hectare
- IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change
- IPNI : International Plant Nutrition Institute
- kg : kilogramme
- LRGB : laboratoire de recherche en des Ressources Génétiques et Biotechnologies.
- LS: Leaf senescence; Sénescence foliaire
- LSD : Least significant difference ; plus petite différence significative
- m : mètre
- MADRP : Ministère de l'Agriculture, du Développement Rural et de la Pêche
- MATE : Ministère de l'Aménagement de Territoire et de l'Environnement
- Meq : milliequivalent
- N : Azote
- P : Probabilité
- PC : Protein content
- q : quintaux
- SAU : Surface Agricole Utile
- sp. : espèce
- t : tonne
- WMO: World Meteorological Organization

**"Striving for success without hard work is  
like trying to harvest where you haven't  
planted"**

**- David Bly**

# **Introduction générale**

## Introduction générale

Le maïs est l'une des plus importantes céréales du point de vue utilisation grâce à sa grande diversité phénotypique et génétique (Flint-Garcia *et al.*, 2005). Cette culture est préférée par les agriculteurs pour son potentiel de production en grains le plus élevé parmi les céréales (Chakraborty *et al.*, 2012) ainsi que pour son utilisation fourragère (Sah *et al.*, 2016). Plus récemment, le maïs est utilisé comme source de biocarburants (Kimotho *et al.*, 2019). Le maïs (*Zea mays* subsp. *mays*) est la première culture la plus cultivée dans le monde entier avec un chiffre d'affaires annuel de plusieurs milliards de dollars. Outre sa grande importance agricole, le maïs est une espèce modèle importante pour la biologie et la génétique végétales (Li et Ramakrishna 2014 ; Yang *et al.*, 2017).

Le maïs atteint son intensité de culture la plus élevée dans la ceinture de maïs des États-Unis, mais il est également un produit important dans le Nord-Est de la Chine (Mandchourie), le long de la vallée du Rift en Afrique et en Europe de l'Est (Leff *et al.*, 2004). La production mondiale de maïs a augmenté de 852 millions de tonnes en 2010 à 1,16 milliards de tonnes en 2020 (FAOSTAT, 2022). A cet effet, les États-Unis avaient produit un volume supérieur à 360 millions de tonnes en maïs en 2020 (FAOSTAT, 2022). En 2021, les États-Unis ont exporté pour environ 19,1 milliards de dollars américains de maïs, ce qui représente près d'un tiers des exportations totales de maïs dans le monde (Statista, 2022).

Le monde devrait toucher une population de 8,6 milliards d'habitants d'ici 2030 et, par conséquent, être en mesure de cultiver suffisamment de cultures joue un rôle crucial dans la gestion de la sécurité alimentaire et sanitaire (Li *et al.*, 2020). Cependant, l'exposition aux stress abiotiques est devenue un facteur menaçant majeur qui entrave la croissance durable de l'agriculture pour répondre à la demande alimentaire croissante dans le monde entier (Marothia *et al.*, 2021) en réduisant les rendements moyens attendus des principales cultures de plus de 50 % (Prasad *et al.*, 2011). Les aspects les plus importants du changement climatique en ce qui concerne ces effets sont liés à la disponibilité de l'eau et au stress thermique (Ferguson, 2019). Acquah (2012) a indiqué que la croissance et le développement des plantes sont le produit de l'interaction entre le génotype (potentiel génétique) et l'environnement dans lequel la plante pousse. Tout stress dans l'environnement aura un impact négatif sur eux.

En conditions méditerranéennes, la sécheresse est l'une des causes de pertes importantes en rendement des plantes (Monneveux, 1991). La région méditerranéenne, en particulier le Moyen-Orient et l'Afrique du Nord, a manqué d'eau douce renouvelable il y a des décennies.

La région est caractérisée par un climat extrêmement variable et elle est considérée comme l'une des régions agricoles les plus arides de la planète, ne contenant que 1 % des ressources mondiales en eau douce (Ceccarelli *et al.*, 2007).

En Algérie, la céréaliculture est encore tributaire des conditions et des aléas climatiques (Siroco, sécheresse, gelée). La pluviométrie reste insuffisante, aléatoire et irrégulièrement répartie dans le temps et l'espace et rarement adéquate avec les stades critiques de la plante (Boukhobza et Ghalem-Djender, 2004). Cela mène à un déficit hydrique pouvant être un facteur principal d'une perte partielle ou totale de production (Radhouane *et al.*, 2014) et se traduit d'une année à l'autre par des variations importantes de la SAU, de la production et du rendement (Djermoun, 2009). Les études réalisées au niveau de la région méditerranéenne montrent que l'eau est un facteur limitant du développement de la production agricole pour la majorité des pays (Radhouane *et al.*, 2014). Donc, les faibles précipitations et leur répartition inégale en Algérie, ainsi que l'augmentation rapide de la population et de l'activité agricole et, en particulier, les sécheresses récentes ont fait de la disponibilité de l'eau l'un des défis les plus urgents du pays (Achite *et al.*, 2022).

Sous prétexte que c'est une espèce exigeante en eau, le maïs n'occupe qu'une place marginale dans l'agriculture algérienne malgré les besoins croissants en cette céréale. Ces besoins sont comblés par le recours à l'importation qui a atteint des proportions démesurées (soit 2 à 4 Mt entre 2019 et 2020) (MADRP, 2021).

Les principaux facteurs limitant la productivité du maïs sont les apports insuffisants en eau et en azote (N). Le rendement des céréales augmente avec l'apport de l'azote dans des conditions bien irriguées (Wang *et al.*, 2020). D'Andrea *et al.* (2008) a rapporté que l'approvisionnement en azote dans la culture de maïs est un facteur environnemental important qui influe sur la tolérance à la sécheresse chez les végétaux.

En supposant que les taux d'azote augmenteront au cours des 10 prochaines années, il faut veiller à ce que les nouvelles variétés aient une bonne efficacité de récupération de l'azote, ce qui permettra de maintenir un niveau de protéines relativement élevé dans le grain (Arisede *et al.*, 2020). En effet, l'azote joue un rôle clé dans le métabolisme, notamment dans la synthèse des protéines, et influe donc fortement à la fois sur la production de céréales et sur leur teneur en protéines (Machado et Fernandes, 2001).

Ainsi, l'augmentation de la tolérance à la sécheresse a été un objectif majeur de la sélection du maïs (Liu et Qin, 2021). Ensuite, pour assurer des gains continus dans l'amélioration

génétique, de nouvelles sources de populations tolérantes au stress hydrique sont nécessaires (Cairns *et al.*, 2013 ; Tofa *et al.*, 2021). Le développement de variétés de cultures tolérantes au stress sera bénéfique dans les zones sujettes à différents stress (Bhusal *et al.*, 2021).

La diversité génétique permet aux plantes de s'adapter à des environnements changeants et elle est fondamentalement importante pour l'amélioration des cultures (Dao *et al.*, 2014). De plus, la diversité génétique des variétés de maïs est énorme, mais inexploitée, en tant que produit de milliers d'années d'évolution sous l'effet de la domestication et de l'hybridation (Böhm *et al.*, 2014).

Les variétés indigènes sont une source potentielle de caractères originaux et de nouvelle variabilité (Gouesnard *et al.*, 2016) désirables pour les programmes de sélection végétale, comme la résistance aux stress biotiques et abiotiques et aux traits de qualité (Katna et Sood, 2015) et ont une meilleure capacité à absorber et à utiliser l'azote dans des conditions de fertilisation à faible teneur en azote (Hirel *et al.*, 2007).

La connaissance et la compréhension de la génétique de la performance hybride en période de sécheresse et les mécanismes génétiques qui conditionnent la tolérance, sont primordiales dans la conception de stratégies de sélection pour améliorer le rendement du maïs (Oyekunle et Badu-Apraku 2013 ; Amegbor *et al.*, 2020 ; Habiba *et al.*, 2022). Dans ce contexte, les croisements diallèles sont importants pour prédire les meilleures combinaisons, ce qui permet une gestion efficace des ressources financières et humaines afin de générer un gain génétique constant d'hybrides d'élite (Valério *et al.*, 2009).

Les variétés locales de maïs peuvent être utilisées pour accroître la base génétique étroite des variétés et lignées consanguines existantes (Taller et Bernardo, 2004). Le Centre international pour l'amélioration du maïs et du blé (CIMMYT) a collecté et conservé diverses accessions de maïs provenant de plusieurs pays et de nombreuses études sur le maïs d'Afrique subsaharienne ont été réalisées. Cependant, peu de travaux sont aujourd'hui disponibles sur la diversité génétique du maïs en Afrique du Nord, à l'exception de quelques rapports sur les populations algériennes de maïs du Sahara (Djemel *et al.*, 2012 ; Aci *et al.*, 2013). Le maïs du désert du Sahara pourrait constituer une source potentielle de tolérance au stress en raison de son adaptation au stress biotique ou abiotique. En conséquence, Hawtin *et al.*, (1996) ont déclaré que des allèles favorables au stress abiotique peuvent être trouvés dans des environnements extrêmes. Beyene *et al.* (2006) ont également indiqué que la variabilité du maïs disponible dans les pays africains est importante et pourrait être utilisée dans les programmes

de sélection du maïs. En 2009, certaines populations de maïs ont été collectées dans une zone subtropicale du Sahara algérien. Des études phénotypiques (Djemel *et al.*, 2012, 2018, 2019 ; Maafi *et al.*, 2021) et génétiques (Aci *et al.*, 2013, 2018 ; Belalia *et al.*, 2019) ont révélé que le maïs algérien présentait une grande diversité et pouvait fournir de nouveaux allèles pour les conditions de sécheresse. De plus, une forte diversité génétique a été constatée dans l'étude des modèles hétérotiques de Cherchali *et al.*, (2018) parmi le germoplasme algérien, qui ont suggéré l'incorporation de ce matériel dans les programmes de sélection en tant que donneur d'allèles favorables à l'amélioration de la croissance précoce (AOR et IGS), à la réduction du temps de floraison (AOR, MST et BAH) et à l'augmentation de la production de rendement (IGS), surtout dans des conditions de sécheresse. Cependant, on sait peu de choses sur les effets du stress hydrique et du faible apport azoté sur les populations algériennes de maïs.

D'autre part, l'ampleur des effets additifs et non additifs sur le contrôle des caractères n'est pas encore bien comprise. Pour toutes ces raisons, une analyse diallèle est un outil potentiel pour l'identification des parents souhaitables avec des informations sur la nature et l'ampleur des effets génétiques qui contrôlent les caractères (Cañas *et al.*, 2012 ; Silva *et al.*, 2013).

Compte tenu de ce qui précède, notre travail a pour objectif d'étudier le déterminisme génétique des différents caractères adaptatifs associés à la tolérance sous stress hydrique et azoté en utilisant un croisement diallèle (sans les réciproques) de 6 populations algériennes de maïs (15 croisements). Donc, les objectifs de cette étude étaient de déterminer les effets généraux et spécifiques des aptitudes à la combinaison, d'identifier les croisements supérieurs pour améliorer le rendement dans les programmes de sélection, d'identifier la variabilité génétique et la nature de l'action génétique responsables de l'héritabilité des caractéristiques ; y compris le rendement, le *stay-green*, l'efficacité de la valorisation de l'azote et d'autres paramètres importants.

Ces résultats vont nous permettre, du point de vue scientifique, de comprendre les bases génétiques contrôlant la tolérance aux stress. En outre, du point de vue socio-économique, ces résultats vont permettre la production d'hybrides plus efficaces sous stress hydrique et azoté.

# **Chapitre I : Synthèse bibliographique**

---

## Chapitre I : Synthèse bibliographique

### 1. Description de la plante

#### 1.1. Botanique et taxonomie

Botaniquement, le maïs est une herbe annuelle qui appartient au royaume Plantae, division Magnoliophyta, classe Liliopsida, ordre Poales, famille Poaceae (Gramineae), sous-famille Panicoideae, tribu Maydeae, genre *Zea* et espèces *Zea mays* L. (Paterniani et Campos, 1999). Cette espèce diploïde possède un nombre de chromosomes de  $2n=2x=20$  (Flint-Garcia *et al.*, 2005).

*Zea mays* L. est une graminée annuelle monocotylédone monoïque ; elle est pollinisée par le vent et largement plantée au Mexique et dans plusieurs autres pays, étant adaptée à la culture dans différentes conditions climatiques et pédologiques (Ruiz-Corral *et al.*, 2001 ; Hufford *et al.*, 2012b). Elle possède un métabolisme photosynthétique de type C4, comme la majorité des plantes tropicales, ce qui confère à la plante une efficacité de conversion de l'énergie lumineuse supérieure à celle des poacées tempérées (Gallais 1984 ; Gay 1984) et dont la hauteur peut dépasser 4 m (Cai 2006 ; Escalante-Ten Hoopen et Maïga 2012) avec des feuilles larges (5 à 10 cm) et longues (50 à 100 cm) et un système racinaire fibreux étendu. Chaque épi de maïs forme habituellement un seul épi et chaque épi contient environ 300 à 1 000 grains (Li et Ramakrishna, 2014). Il possède deux types d'inflorescence : les fleurs mâles, qui sont regroupées sur une panicule ramifiée, et les fleurs femelles, qui sont associées à un ou plusieurs épis insérés à l'aisselle de la feuille. Bien que le maïs soit autofertile, l'allogamie prédomine et atteint 95% (Hallauer et Miranda, 1981).

Le genre *Zea* comprend les taxons sauvages, connus collectivement sous le nom de téosinte et le maïs domestiqué (*Zea mays* L. ssp. *mays*) (Buckler et Stevens, 2006).

Le genre *Zea*, qui comprend cinq espèces, a été divisé en deux sections basées sur la morphologie des glumes des épillets mâles : LUXURIANTE et ZEA (Buckler et Stevens 2006 ; Aguirre-Liguori *et al.* 2016) ; proposé par (Iltis et Doebley, 1980).

La section Luxuriantes est caractérisée par des espèces rudérales adaptées aux environnements perturbés qui comprennent : *Zea diploperennis*, *Zea perennis*, *Zea luxurians* (Galinat, 1985) et très récemment (Iltis et Benz, 2000) ont signalé la présence de téosinte sur la côte pacifique du Nicaragua, et ils lui ont attribué un nouveau nom d'espèce, *Zea nicaraguensis* (Eubanks, 2010).

D'autre part, selon Aguirre-Liguori *et al.* (2016), la section *Zea* est composée exclusivement de taxons diploïdes, et comprend :

- Le maïs cultivé (*Z. mays* ssp. *mays*),
- Les deux teosintes (*Z. mays* ssp. *mexicana* et *Z. mays* ssp. *parviglumis*),
- La sous-espèce *Z. mays* ssp. *huehuetenangensis*, téosinte présente dans quelques populations de l'Est du Guatemala

*Zea mays* ssp. *mays* est la seule espèce cultivable de ce genre et qui, par ailleurs détient une place importante dans l'économie mondiale (Iltis et Doebley, 1980).

## 1.2. Origine, évolution et domestication du maïs

En prenant en considération l'importance du maïs ainsi que la grande diversité des variétés locales, de nombreux efforts ont été déployés pour identifier l'origine du maïs (Aguirre-Liguori *et al.*, 2016). Le maïs est connu depuis la préhistoire, il a été développé et cultivé pendant des millions d'années (Maiti et Rajkumar, 2021). Le Mexique est le principal centre de domestication et de diversité du maïs et son écologie est étudiée depuis plusieurs décennies (Maiti et Rajkumar, 2021), où la culture du maïs a connu une évolution rapide (Harris et Hillman, 2014). Confirmé par, la plus récente découverte archéologique de maïs (Piperno *et al.*, 2009 ; Ranere *et al.*, 2009); qui atteste de sa présence dans la vallée de la région des Balsas au Mexique, 8700 ans cal. BP (années calibrées avant le présent) (Tenailon et Charcosset, 2011).

L'origine du maïs a été un sujet d'intérêt pour les biologistes et les archéologues. Au cours du XXe siècle, le point de vue selon lequel le maïs est a été domestiqué de téosinte a reçu un soutien convaincant des données biologiques et il est maintenant largement accepté par les biologistes (Bennetzen *et al.*, 2001). Fondamentalement, il existe trois hypothèses concurrentielles majeures pour expliquer l'origine du maïs et du téosinte, bien que différentes interprétations individuelles de chacun existent (Galinat, 1988).

Le premier point de vue, le plus fréquemment cité, est que le maïs cultivé est né d'une forme éteinte de maïs de gousse sauvage est l'hypothèse "tripartite" (Mangelsdorf et Reeves, 1939), qui postule le téosinte comme produit secondaire de l'hybridation maïs-tripsacum (*Tripsacum* spp.), n'ayant rien à voir directement avec l'origine du maïs.

L'hypothèse d'origine commune de Weatherwax 1935, 1955 et Randolph 1959, 1976 qui suggèrent que le maïs, le téosinte et le tripsacum ont tous divergé d'un ancêtre commun. Weatherwax a affirmé que d'un point de vue morphologique, les trois plantes présentent de

nombreuses structures rudimentaires qui sont des organes vestigiaux perdus au cours de l'évolution (Grobman et Bonavia, 2013). Si ces rudiments pouvaient être remplacés par des structures entièrement développées, les trois plantes auraient convergé sur une forme commune, de sorte que les trois ont un seul ancêtre (Grobman et Bonavia, 2013).

L'hypothèse de "Descente de Téosinte" est la plus ancienne et toujours persistante est que le maïs primitif a été dérivé directement (et seulement) de téosinte par sélection humaine, c.-à-d., que la divergence a été causée par la domestication (Harrison, 1953). Il date de la fin du XIXe siècle, quand il a été suggéré par (Ascherson, 1875). Ensuite, Il a été reformulé par (Vavilov, 1931) où il a attaché une importance considérable au fait que le téosinte était entièrement fertile avec du maïs et que des hybrides présents naturellement entre les deux pouvaient être trouvés au Mexique. Puis plusieurs études ont été menées par d'autres scientifiques. Beadle a brièvement abandonné l'hypothèse téosinte jusqu'en 1968, année où il a repris le débat avec de nouvelles données pour étayer son hypothèse (Beadle, 1972, 1977, 1978, 1980).

Avec l'aide de techniques moléculaires modernes, il est maintenant clair que les téosintes sont les plus proches parents sauvages du maïs dans le genre *Zea*. *Zea mays* ssp. *parviglumis*, une forme de téosintes, est l'ancêtre direct du maïs cultivé (Hufford *et al.*, 2012). En particulier, l'étude phylogénétique de Matsuoka *et al.* (2002) entre le maïs et le téosinte utilisant des microsattellites, a confirmé l'hypothèse du téosinte et elle est rapidement devenue une référence pour la recherche sur l'origine.

Après la domestication, le maïs s'est répandu dans les Amériques depuis son centre d'origine, atteignant le Sud-Ouest et le Nord-Est des États-Unis et le Sud-Est du Canada juste avant la colonisation européenne (Mangelsdorf, 1974), puis au Canada et d'autre part vers le Sud, du Mexique à la Colombie (Tenaillon et Charcosset, 2011). Son introduction en Europe, à partir du quinzième siècle, s'est faite par deux voies principales : la voie des Caraïbes au Sud de l'Espagne et après l'Amérique centrale, sud de l'Amérique du Nord et nord de l'Amérique du sud, et celle du Nord-Est de l'Amérique vers le Nord de l'Europe (Rebourg *et al.*, 2003 ; Dubreuil *et al.*, 2006). Cependant, Christophe Colomb a introduit le maïs en Europe à son retour en Espagne après son premier voyage au printemps 1493 et fut la première introduction effective du maïs dans l'Ancien Monde (Galinat, 1988). Au moment de la colonisation européenne du Nouveau Monde, le maïs était cultivé du Sud du Canada au centre du Chili, mais peu dans les plaines herbeuses ou les savanes du centre des États-Unis et du nord de l'Argentine (Galinat, 1988).

Bien que le maïs ait probablement été introduit en Afrique tropicale à plus d'un point et à différents moments. Les Portugais ont été les premiers à introduire le maïs sur le continent africain (Miracle, 1965). Portères (1955) affirme que le maïs a été introduit, à travers le Sahara, par les commerçants arabes, ainsi que le long des côtes par les Portugais. Grigg (1974) affirme que le maïs a été introduit par les Turcs en Egypte peu après l'invasion en 1517, et selon Huffnagel (1961), le maïs a été introduit aussi via l'Ethiopie au XVII<sup>ème</sup> siècle par les portugais. Grâce au commerce trans-saharien, les Arabes ont introduit les variétés Flint qui avaient été amenées en Afrique du Nord à travers l'Afrique subsaharienne (Brink et Belay, 2006). Vers la même époque, au début du XVI<sup>ème</sup> siècle, cette céréale pénétra l'Asie : l'Inde, Japon, Corée, Chine (Gay, 1984). Une diversification extrême était le résultat de cette propagation, et aussi l'adaptation aux longues journées et aux basses températures des climats tempérés, ce qui a représentait une étape clé dans l'évolution du maïs (Tenailon et Charcosset, 2011).

Actuellement, aucune information précise sur l'origine de la culture du maïs en Algérie n'est connue. Seul Laumont (1950), note que cette culture y aurait été introduite de l'Espagne par les pèlerins Arabes en traversant l'Afrique du Nord pour se rendre à la Mecque et les Maures. Sa culture existait principalement en Kabylie, dans le tell, mais également dans les territoires du Sud jusqu'au Soudan (Laumont, 1950 ; Miège, 1951). En effet, connue pour être exigeante en eau, cette culture s'est paradoxalement adaptée aux conditions extrêmes qui caractérisent le climat saharien après sa culture dans les Oasis sahariennes pendant des siècles (Rahal-Bouziane 2006 ; Rahel-Bouziane et Feliachi 2006).

### 1.3. Génome du maïs

Le maïs est cultivé à grande échelle dans le monde et des milliers de variétés de maïs et de variétés locales existent (Harjes *et al.*, 2008). Le maïs est un organisme unique pour la recherche cytogénétique végétale. Bien que son génome se comporte génétiquement comme un simple diploïde, son organisation est assez complexe (Wei *et al.*, 2007). Il possède dix chromosomes ( $2n = 20$ ) avec une longueur moyenne de 11,2  $\mu\text{m}$  identifiés par Barbara McClintock à l'aide de la coloration au carmin (McClintock, 1929).

Le génome du maïs a été publié pour la première fois en 2009 (Schnable *et al.*, 2009 ; Vielle-Calzada *et al.*, 2009). Il présente une extension de près de 2,3 gigabases, comprenant 32590 gènes regroupés dans 11892 familles (Aguirre-Liguori *et al.*, 2016). La taille du génome du genre *Zea* varie d'une espèce à l'autre (Munoz-Diez *et al.*, 2012), et est corrélée à un large éventail de phénotypes.

Les principaux mécanismes du changement structurel génomique, à savoir la rupture/réparation de l'ADN, la recombinaison et la transposition, ont été identifiés. Tous ces processus se sont avérés exceptionnellement actifs pour le réarrangement du génome du maïs, comparativement à d'autres angiospermes (Bennetzen, 2009).

#### **1.4. Ecologie et exigences de croissance**

La céréale dont la zone de culture est la plus vaste est le maïs (Marchand *et al.*, 1997). Le centre d'origine du maïs est en Mésoamérique, mais la culture s'est maintenant répandue dans plus de 100 pays, et aucune culture n'a reçu une attention génétique et cytogénétique plus intense que le maïs, ce qui explique les grandes variations de rendement (Verheye, 2006).

La distribution du maïs est extrêmement large. Elle pousse à partir de 58°N au Canada et en Russie, dans les tropiques, jusqu'à 42°S en Nouvelle-Zélande et en Amérique du Sud, et dans des zones situées sous le niveau de la mer dans la plaine caspienne jusqu'à des zones pouvant atteindre 3800 m au-dessus du niveau moyen de la mer en Bolivie et au Pérou. Il est cultivé dans tous les pays d'Afrique, de la côte aux régions de savane en passant par les régions semi-arides d'Afrique de l'Ouest, et du niveau de la mer aux altitudes moyennes et élevées de l'Afrique de l'Est et centrale (Brink et Belay, 2006).

Le maïs est une culture polyvalente qui peut s'adapter à différentes conditions agro-climatiques (Pandit *et al.*, 2016). Le maïs, avec son grand nombre de cultivars à différentes périodes de maturité, a une grande tolérance aux conditions environnementales. C'est essentiellement une culture de pays chauds avec une humidité adéquate. La majeure partie de la culture est cultivée dans les régions les plus chaudes des régions tempérées et dans les régions subtropicales humides et elle exige une période de croissance sans gel (Purseglove 1972 ; Verheye 2006).

Des cultivars tolérants à la sécheresse qui s'adaptent aux conditions semi-arides sont maintenant disponibles malgré que le maïs soit en général moins adapté aux climats équatoriaux ou semi-arides (Brink et Belay, 2006). Il est cultivé en plus grande quantité dans les régions avec des isothermes à la sortie des panicules de 21 à 30 °C. Les besoins en eau du maïs varient selon le stade de développement (Solaimalai *et al.*, 2021). Les précipitations pendant la période de croissance ne devraient pas tomber en dessous de 200 mm et 450 à 600 mm est préférable, avec des périodes de temps chaud et clair entre les tempêtes de pluie. Dans les tropiques, le maïs se développe mieux avec 600-900 mm de pluie pendant la saison de croissance. Lorsque les précipitations annuelles sont de 350 à 400 mm, un apport d'eau supplémentaire est

nécessaire pour éviter la diminution du rendement (Purseglove, 1972 ; Verheye, 2006 ; Nafziger, 2010). Le maïs atteint son pic d'utilisation de l'eau pendant la pollinisation, lorsque les soies commencent à sortir (Solaimalai *et al.*, 2021).

La température optimale pour la germination est de 18 à 20 °C ; et la température minimale est de 10 °C (Purseglove 1972 ; Nafziger 2010). La culture exige une température quotidienne moyenne d'au moins 20 °C pour une croissance et un développement adéquats, tandis que la température optimale est de 25 à 30 °C. Le gel n'est pas toléré. Le maïs nécessite une lumière abondante pour des rendements optimaux (Brink et Belay, 2006). En fait, des températures allant jusqu'à 40 °C causent habituellement peu ou pas de dégâts si l'humidité du sol est adéquate. Des périodes prolongées de vents chauds et secs peuvent causer la dessiccation des panicules et la perte de viabilité du pollen (Nafziger, 2010). Le maïs n'est pas très tolérant au froid (Nafziger, 2010) mais il peut survivre lorsqu'il est exposé à des températures aussi basses que 0 °C. La croissance commence à ralentir lorsque la température descend en dessous de 4,9 °C (Solaimalai *et al.*, 2021).

Le maïs prospère bien dans la plupart des sols, dans la mesure où il est profond (plus d'un mètre) et fertile, et a une bonne capacité de rétention d'eau. Le maïs pousse mieux sur les sols argileux sableux, argileux et limoneux ; il est moins adapté aux argiles compactes et aux sables (Nafziger, 2010) ; mais les meilleurs résultats sont obtenus sur des sols bien drainés, bien irrigués et profonds, contenant une quantité adéquate de matière organique et bien alimentés en éléments nutritifs (Brink et Belay 2006 ; Solaimalai *et al.*, 2021). Sur des sols dont le pH est de 5 à 8, le maïs peut être cultivé avec succès, mais 6 à 7 est optimal (Purseglove, 1972).

Le maïs est une culture relativement exigeante en termes de nutriments végétaux. Les quantités exactes d'engrais à ajouter au sol doivent être déterminées sur la base de l'analyse du sol (Nafziger, 2010). Les rendements élevés du maïs drainent lourdement les éléments nutritifs du sol et ont des besoins élevés en azote (Purseglove, 1972).

Le maïs a une forte demande d'azote, qui est souvent le nutriment limitant. Des niveaux élevés d'azote doivent être appliqués en 2 doses ; la première dose à la plantation ou 2-3 semaines après la levée et la seconde environ 2 semaines avant la floraison. Le phosphate n'est pas facilement absorbé par le maïs et, de plus, de nombreux sols tropicaux sont déficients en phosphate disponible (Solaimalai *et al.*, 2021).

## **1.5. Culture du maïs en Algérie**

### **1.5.1. Distribution et situation de production**

La grande diversité climatique qui divise le pays en plusieurs zones agro-climatiques fait que la culture du maïs se retrouve cantonnée dans les périmètres irrigués ainsi que dans certaines plaines du littoral à bonne pluviométrie. D'après Allal (2013), la culture du maïs, en 1975, était répartie, d'Est en Ouest, sur les régions suivantes : Annaba, Guelma Skikda, Jijel Alger, Blida (la Mitidja), Médéa, El Asnam (périmètre du Chélif) et Tlemcen. Le reste était réparti entre les autres wilayas du pays et ne représentait, souvent, que les surfaces utilisées pour la réalisation de brise vent dans les parcelles de maraîchage.

Allal (2013) a mentionné le premier projet pilote de culture de maïs en grain et fourrage dans la wilaya de Ghardaa a été mené sur une surface agricole de 100 hectares en 2011. En effet, en 2012, la wilaya de Ghardaïa avait enregistré une production globale de 60 000 quintaux de maïs sur une superficie emblavée de 566 ha (Belaid, 2016).

Dans les Oasis de la wilaya d'Adrar, le maïs fait partie des céréales et des ressources fourragères cultivées qui font partie du patrimoine génétique du Sahara (Rahal Bouziane, 2006). Ces espèces sont considérées comme propres à la région et sont, de ce fait, adaptées à son climat difficile (Rahal Bouziane, 2006). La culture du maïs-grain en climat aride sous pivot est récente en Algérie. En 2013, des rendements de 75 q/ha ont été enregistrés à Adrar. Les besoins nutritifs de la culture peuvent être assurés par la fertilisation minérale mais aussi par des mesures agronomiques concourant à l'amélioration de la fertilité des sols (Belaid, 2013).

En réalité, l'avantage des cultures de maïs locales sahariennes est accordé à leur cycle court qui permet une économie d'eau étant donné que la plante n'occupe pas le sol pour longtemps (Rahal-Bouziane *et al.*, 2003).

APS (2021) a rapporté que la surface consacrée pour la production du maïs ensilage, a dépassé 500 ha à Oran durant la campagne agricole 2020-2021 sous irrigation au niveau de la plaine de Mlata, à Hassiane Toulal, Sidi Chahmi et El Kerma.

### **1.5.2. Productions, superficies, rendements et importation**

L'évolution de rendements (q/ha), productions (t) et de superficies cultivées (ha) durant la période entre 2000 et 2020 a été présentée dans l'annexe 1.

Une augmentation des rendements a été enregistrée durant les années 2006 et 2007 avec un maximum de 85,63 q/ha en 2007 (192 ha). Tandis que, la production a connu une diminution

en 2002 (837 t) puis elle a eu une sensible augmentation en 2006 (2456 t), suivie d'une baisse encore une fois progressivement jusqu'à 359 tonnes en 2010 pour une superficie cultivée de 139 ha (FAOSTAT, 2022).

A partir de l'année 2012, la production n'a fait qu'augmenter d'année en année avec une production maximale de 6368 tonnes pour une superficie récoltée de 1533 ha et un rendement de 41,54 q/ha en 2019. Une baisse a été enregistrée entre ces deux intervalles d'années en 2013 (1245 t) et en 2017 (2634 t). En 2020, la production et la superficie récoltée ont baissé plus que la moitié avec 3221 tonnes et 530 ha, respectivement.

Comme indiqué dans le tableau 1, l'Algérie est un pays dépendant du marché extérieur du maïs avec un chiffre d'affaires de 236 à 710 millions de dollars entre 2019-2021. La faible production nationale du maïs, 6368 t (2019) et 3221 t (2020) enregistrée contre 2 à environ 4 millions de tonnes entre 2019 et 2020, est due essentiellement aux faibles superficies consacrées à cette culture (1533 ha) et (530 ha), respectivement, et au manque de maîtrise des techniques de production (MADRP, 2021). En plus, 920 122,78 millions de tonnes de maïs ont été importées en 2021.

**Tableau 1.** Situation des importations de maïs durant les 3 années 2019-2020-2021 en Algérie.

Année 2019		Année 2020		Année 2021	
Quantité (t)	Valeur (\$)	Quantité (t)	Valeur (\$)	Quantité (t)	Valeur (\$)
2 354 787,33	418 529 971,83	3 802 426,27	710 282 690,90	920 122,78	236 513 067,43

Source : (MADRP, 2021)

Selon le MADRP (2018), les wilayas productrices de maïs en 2018 sont les suivantes : Adrar, Jijel, Skikda, Tebessa, Biskra, Oum el bouaghi, Ouargla et El bayadh.

## 2. Stress abiotiques chez le maïs

La population croissante augmentera la demande alimentaire et il faudra plus d'eau pour irriguer les cultures (Beddington, 2010). Par conséquent, les changements environnementaux deviendront une menace explicite pour la sécurité alimentaire mondiale, en particulier en Afrique (Pandey *et al.*, 2001 ; IPCC 2014 ; Abdoulaye *et al.*, 2019 ; WMO 2019). Les pays touchés par cet impact sont ceux de l'Afrique subsaharienne (Abdoulaye *et al.*, 2019).

Le changement climatique prévu menace la sécurité alimentaire dans les années à venir en Algérie (Kourat *et al.*, 2022). Il est projeté en Algérie à l'horizon 2030 : (i) une augmentation des températures de +0,9 à +1,3 °C et leur variabilité ; (ii) une intensification de la fréquence

des vagues de chaleur, et (iii) une accentuation de la variabilité des précipitations, qui se traduira par une augmentation des épisodes secs et humides de +10% et s'accompagnera d'une diminution des précipitations de -9 à -14% (MATE, 2015).

En évaluant les impacts du changement climatique sur les cultures, le maïs s'avère être le plus touché (Tebaldi et Lobell, 2018), en particulier par la sécheresse, les températures extrêmes, la salinité et la déficience en éléments nutritifs sont des perturbations environnementales majeures connues qui affectent négativement la production mondiale de maïs. Donc, Xu *et al.* (2016) ont montré que les deux variables climatiques les plus importantes sont la température et les précipitations d'après des études récentes. En fait, les sécheresses intenses récentes, les températures élevées ou basses et l'engorgement des sols ont gravement affecté la croissance et le rendement du maïs (Ahuja *et al.*, 2010 ; Li *et al.*, 2015 ; Kimotho *et al.*, 2019). Ribeiro *et al.* (2018) ont signalé également que la faible teneur en azote du sol est l'un des plus importants facteurs de stress abiotiques.

Les plantes sont confrontées à des changements quotidiens de l'intensité de la lumière naturelle de la levée au coucher du soleil, qui peuvent être intermittents avec un temps nuageux, venteux, plus chaud ou plus humide en même temps (Porter et Semenov, 2005). De telles situations deviennent plus drastiques dans les tropiques où les températures estivales peuvent devenir excessives et dommageables ou dans des climats plus froids avec des températures basses ou glaciales (Porter et Semenov, 2005).

## **2.1. Réponse du maïs aux stress**

### **2.1.1. Définitions**

#### **2.1.1.1. Sécheresse**

La sécheresse est un phénomène naturel temporaire récurrent qui résulte généralement d'une diminution des précipitations par rapport à sa moyenne à long terme et qui peut survenir dans n'importe quel climat (Tsakiris *et al.*, 2007). Cependant, une définition exacte de la sécheresse n'est pas simple, car il existe différents types de sécheresse, qui peuvent être définis en fonction de plusieurs variables hydrométéorologiques liées à la sécheresse. Par exemple, pour distinguer la sécheresse météorologique, la variable des précipitations est utilisée, alors que pour distinguer la sécheresse agricole, la variable de l'humidité du sol est utilisée (Tsakiris et Vangelis 2005 ; Mishra et Singh 2010).

La sécheresse est un terme météorologique généralement défini comme une période sans précipitations importantes (Jaleel *et al.*, 2009). En agriculture, le terme « sécheresse » désigne une condition dans laquelle la quantité d'eau disponible par les précipitations et/ou l'irrigation est insuffisante pour répondre aux besoins de transpiration de la culture (Tuberosa, 2012). Pour Grieu *et al.*, (2008), la sécheresse pour un agronome se définit par tout manque d'eau qui se traduit par la diminution de rendement des plantes cultivées par rapport aux conditions favorables. Du point de vue écophysiological, une sécheresse est définie comme étant le taux de réduction de la réserve utile des sols qui affecte le bon fonctionnement des plantes (Landmann *et al.*, 2003).

#### **2.1.1.2. Déficit hydrique**

On parle de déficit hydrique lorsque l'eau disponible pour la plante ne lui permet pas de répondre à la demande climatique. Dans ce cas, la transpiration de la plante sera inférieure à l'évapotranspiration maximale (Lecœur, 2007). Le déficit hydrique est une contrainte permanente de la production agricole. Il est à l'origine des pertes de production agricole dans de nombreuses régions. Passioura (2006) définit le déficit hydrique comme étant les circonstances dans lesquelles les plantes accusent une réduction de croissance et de production suite à une alimentation hydrique insuffisante dite stress hydrique.

#### **2.1.1.3. Stress hydrique**

Le stress hydrique s'installe lorsque la disponibilité en eau est faible et les tissus de la plante enregistrent une baisse de leur teneur relative en eau (Lecœur, 2007).

C'est le stress perçu par une plante en raison d'un déficit en eau (Acquaah, 2012). On dit que les plantes subissent un stress causé par la sécheresse lorsque l'approvisionnement en eau des racines devient difficile ou lorsque le taux de transpiration devient très élevé (Sevik *et al.*, 2013). Autrement dit, en général, le stress causé par la sécheresse survient lorsque l'eau disponible dans le sol est réduite et que les conditions atmosphériques entraînent une perte continue d'eau par transpiration ou évaporation (Jaleel *et al.*, 2007).

#### **2.1.1.4. Déficit azoté**

Un déficit se développe lorsqu'une plante ne trouve pas dans le sol l'intégralité des nutriments indispensables à sa bonne croissance et qui cause l'inhibition de la croissance et des dommages aux cultures (Acquaah, 2012). Selon Low Insider (2022), « *un stress lié à la faible disponibilité de l'azote signifie une condition de croissance de la plante qui ne contient pas*

*suffisamment d'éléments nutritifs azotés pour maintenir une croissance saine de la plante et/ou pour qu'une plante atteigne son rendement typique dans des conditions de croissance azotées suffisantes ».*

La déficience en azote (N) cause des plants de maïs pâles, vert jaunâtre avec des tiges grêles. Puisque l'azote est un nutriment mobile dans la plante, les symptômes commencent sur les feuilles plus anciennes et plus basses et progressent vers le haut de la plante si la carence persiste. Les symptômes apparaissent sur les feuilles comme un jaunissement en forme de V, commençant à l'extrémité et descendant le long de la nervure médiane vers la base des feuilles (Figure 1) (Sawyer, 2004).



**Figure 1.** Plante de maïs déficiente en azote (à gauche) et Chlorose jaune pâle en forme de V sur une feuille de maïs (à droite) (Kumar, 2013).

### 2.2.3. Conséquences du stress sur le développement du maïs

Une diminution significative de la production des principales cultures ainsi qu'une réduction globale du rendement en grains, y compris le maïs, est prévue dans un proche avenir en raison de l'effet combiné des stress abiotiques (SA) et des changements climatiques qui entraveront la sécurité alimentaire mondiale (Marothia *et al.*, 2021 ; Mueller *et al.*, 2012).

La variabilité des conditions climatiques dans la plupart des régions des plaines indo-gangétiques et de l'Afrique subsaharienne représente environ 50 % des modifications globales des rendements du maïs (Ray *et al.*, 2015). Environ 40 % de la zone de culture du maïs en Afrique est confrontée à un stress occasionnel dû à la sécheresse qui entraîne des pertes de rendement de l'ordre de 10 à 25 % (Fisher *et al.*, 2015). Les pays d'Afrique du Nord ont une forte tendance au réchauffement climatique, en particulier le Maroc, le Soudan et l'Algérie (Shi et Tao, 2014) où le rendement du maïs diminue d'environ 10 % lorsque la température augmente

de 1 °C (Fisher *et al.*, 2015). Les températures intenses peuvent causer un stress hydrique aux plantes en raison de la diminution de la teneur en humidité du sol (Challinor *et al.*, 2010). En plus, le stress hydrique affecte de nombreux aspects de la physiologie des plantes, en particulier la capacité photosynthétique (Osakabe *et al.*, 2014).

Le stress dû à la sécheresse pendant les stades de croissance végétative, en particulier pendant V1-V5, réduit le taux de croissance, prolonge le stade de croissance végétative et, inversement, la durée du stade de croissance reproductive est réduite (Pannar, 2012).

Le temps de floraison est influencé par la photopériode et la température. Le maïs est particulièrement sensible à la sécheresse et aux températures élevées lorsqu'il coïncide avec les périodes de floraison et de remplissage des grains où les dommages les plus graves se produisent. Les effets du stress causé par la sécheresse comprennent la sortie retardé des soies et la stérilité féminine causée par l'avortement (Moss et Downey, 1971;1971 ; Solaimalai *et al.*, 2021).

La déficience en azote peut avoir plusieurs effets néfastes sur la croissance, le développement et le rendement final du maïs (Garoma *et al.*, 2021) en augmentant l'avortement des grains, ce qui entraîne environ 85 % de l'avortement au cours des 20 premiers jours après la floraison, ce qui réduit le nombre final de grains (Monneveux *et al.*, 2005 ; Amegbor *et al.*, 2017).

La réduction du rendement sous stress dû à un faible taux d'azote est attribuable à une augmentation de l'avortement des grains et à une diminution du nombre de grains par épi (Below, 2002), ce qui suggère que le développement de l'épi et du grain est fortement affecté par la déficience en azote.

La déficience en azote influe sur certains caractères visibles des plantes, comme la surface, la couleur, le nombre de feuilles et la hauteur des plantes, etc. (Azimi *et al.*, 2021). Le premier symptôme visuel d'un déficit en azote se manifeste par une croissance réduite de l'appareil végétatif, suivi d'un jaunissement et parfois sénescence des feuilles les plus basses (Lafitte, 2000). Si la fourniture totale d'azote au grain descend en-dessous d'un certain niveau, le flux d'hydrates de carbone est également affecté (Below, 1997).

Le déficit azoté entraîne une réduction du nombre d'épis par unité de surface et aussi du nombre de grains par épi. Bien que les grains restent petits, la concentration en protéines reste

relativement plus élevée. Cela est attribué à la diminution de l'importation de glucides dans les grains qui a lieu aux dernières étapes du remplissage des grains (Mengel *et al.*, 2001).

Cai *et al.* (2012) ont signalé que la déficience en azote peut entraîner un retard de croissance des plantes, une réduction de la superficie des feuilles, une augmentation de l'ASI et une diminution de la teneur en chlorophylle et d'autres activités physiologiques. Les pertes annuelles de rendement en grains sont estimées entre 10 et 50 % en raison du stress causé par une faible teneur en N dans les sols tropicaux (Noëlle *et al.*, 2017).

### **3. Amélioration de la tolérance au stress**

Soltner (2007) note que les objectifs généraux de l'amélioration des céréales sont :

- ❖ L'augmentation de la productivité qui passe par l'augmentation des rendements.
- ❖ La diminution des frais culturaux.
- ❖ L'amélioration qualitative des productions.

Les pertes de rendement dérivées du stress abiotique augmentent en régularité (Zhao *et al.*, 2017). Cela exige clairement le développement de variétés de cultures résistantes aux perturbations environnementales (Ferguson, 2019). Dans des conditions de stress abiotique, la tolérance est la capacité de la plante de maintenir une production en grains pendant une période prolongée sous ce stress (Schafer 1971 ; Miti *et al.* 2010).

Les variétés de maïs tolérantes minimisent les pertes de rendement dues à la sécheresse, au gel, à la chaleur et à la grêle dans les régions où les perturbations environnementales sont fréquentes (Bassu *et al.*, 2014). Elles offrent la possibilité la plus économique et durable de stabiliser les rendements de maïs sous sécheresse (Amegbor *et al.*, 2020). L'intensité et la prévalence de l'adaptation des plantes sont proportionnelles à leur constitution génétique. Ainsi, le climat régional grâce à la disponibilité de l'eau, aux conditions de température, aux propriétés du sol et au système de production utilisé peut dicter dans une large mesure la croissance et le rendement d'une plante cultivée (Porter et Semenov, 2005).

De temps à autre, les chercheurs ont entrepris diverses stratégies pour améliorer la tolérance au stress abiotique des plantes cultivées (Ahmar *et al.*, 2020).

#### **3.1. Méthodes de sélection**

Les populations amérindiennes et, plus tard, les agriculteurs et les éleveurs ont sélectionné avec succès des variétés adaptées à la culture jusqu'à 50° Nord, à partir d'un pool original de variétés tropicales non adaptées à la culture sous les longues journées et les basses températures

des climats tempérés. Cela s'est accompagné d'une sélection intense des gènes cibles et d'une réorganisation complète de la diversité génétique par sélection, consanguinité et hybridation. (Tenaillon et Charcosset, 2011).

Au niveau cultural, une des voies possibles pour économiser l'eau d'irrigation consiste à utiliser des génotypes qui tolèrent mieux les périodes de manque d'eau et nécessitent ainsi moins d'irrigation, ou qui valorisent mieux l'eau en produisant plus de biomasse par unité d'eau apportée (Virouvet, 2011). La sélection peut être effectuée directement sous stress, indirectement dans des conditions optimales, ou dans des conditions optimales et de stress (Byrne *et al.*, 1995 ; Weber *et al.*, 2012).

Pour accroître l'efficacité des méthodes de sélection, une combinaison d'approches classiques, moléculaires et transgéniques sera nécessaire (Gazal *et al.*, 2018). Les sélectionneurs utilisent actuellement ces trois stratégies pour l'amélioration génétique du maïs pour faire face au stress (Virouvet, 2011).

La sélection conventionnelle a beaucoup progressé dans la construction de génotypes tolérants, mais la tolérance au stress abiotique est limitée par la nature complexe de l'intensité du stress abiotique, de la fréquence, de la durée et de l'effet de liaison entre les caractères/gènes indésirables et les caractères souhaitables; et le transfert de gènes/allèles favorables provenant de diverses ressources phytogénétiques limitées par des barrières de pool génétique donnant à la sélection moléculaire une bonne option pour la sélection de génotypes de plantes qui peuvent prospérer dans des environnements stressants (Gazal *et al.*, 2018).

### **3.1.1. La sélection classique**

La sélection conventionnelle (sélection classique ou sélection traditionnelle) est le développement de nouvelles variétés (cultivars) de plantes en utilisant des outils plus anciens et des processus naturels, par opposition aux outils plus récents, plus sophistiqués de la sélection moléculaire de plantes (Jain et Kharkwal 2004 ; Acquah 2012). La sélection classique est la stratégie la plus utilisée pour la plupart des espèces végétales cultivées. La sélection classique, étant basée uniquement sur des caractères phénotypiques, permet d'utiliser la variation naturelle existant au sein de l'espèce et nécessite un accès à des ressources génétiques aussi vaste que possible (Hoisington *et al.*, 1999).

Les sélectionneurs moléculaires peuvent introduire dans le nouveau cultivar des gènes désirables qui sont étrangers à son espèce. Dans le cas de la sélection conventionnelle, les

sélectionneurs rassemblent les caractères souhaités de plantes différentes, mais habituellement étroitement apparentées, dans le nouveau cultivar à l'aide des techniques de croisement (hybridation) (Acquaah, 2012).

### **3.1.2. La sélection assistée par les marqueurs (SAM)**

La méthode SAM augmente l'efficacité des programmes conventionnels d'amélioration des cultures. Elle permet de sélectionner un gène d'intérêt étroitement lié à un marqueur. La SAM peut être utilisée pour la sélection d'un génotype approprié dans les premières générations de ségrégation (Hausmann *et al.*, 2004).

La SAM ajoute une évaluation génétique à l'évaluation phénotypique à la base du processus de sélection classique des plantes. Elle s'appuie sur la variabilité naturelle de l'espèce ciblée et les travaux de détection de QTL, pour accélérer le processus de sélection en orientant de façon raisonnée le choix des génotypes qui combinent le maximum de caractères favorables (Virouvet, 2011). A chaque étape, les individus ayant hérité de l'allèle favorable sont identifiés et sélectionnés grâce aux marqueurs moléculaires qui lui sont associés. Cette approche permet de réduire le nombre de croisements (Virouvet, 2011). De plus, les marqueurs moléculaires sont des outils importants pour les généticiens et les sélectionneurs afin de comprendre la diversité génétique d'une espèce et les facteurs génétiques complexes qui contrôlent les réponses aux stress abiotiques (Xu *et al.*, 2017).

### **3.1.3. La transgénèse**

La transgénèse peut être définie de façon assez large comme l'introduction d'un gène dans le génome d'un organisme par des procédés artificiels, c'est à dire en dehors de la voie sexuée. On parle aussi de transformation génétique (Gallais, 2013).

La transgénèse est un outil du génie génétique, qui complète les méthodes traditionnelles d'amélioration des plantes. Il s'agit en fait du transfert, au-delà des frontières biologiques naturelles, par transformation génétique d'une version « construite » d'un gène (Acquaah 2012 ; Gallais 2013). Pour le sélectionneur, il s'agit d'un moyen de créer un caractère qui n'existe pas dans l'espèce considérée ni dans ses apparentées. Ce gène peut être construit à partir d'une séquence présente dans la même espèce ou dans une espèce très différente (plantes, champignon, bactérie) (Gaufichon *et al.*, 2010 ; Gallais 2013). Elle peut être utilisée pour aider les sélectionneurs à créer une variabilité utile pour la sélection (Acquaah, 2012).

### 3.2. Critères de sélection dans l'évaluation de la tolérance

Un besoin urgent de caractères utiles qui contribuent à la tolérance aux stress abiotiques est crucial pour l'amélioration de nouvelles cultures afin de parvenir à la sécurité alimentaire (Kamal *et al.*, 2019).

La sélection du maïs concerne principalement l'amélioration du rendement dans l'environnement cible. Le rendement en grains est un trait complexe contrôlé par des polygènes (Akaogu *et al.*, 2017) et la sélection pour ce caractère seul sans autres caractères secondaires appropriés en période de sécheresse ou de faible teneur en azote peut être inefficace, car l'héritabilité du rendement en grains est habituellement faible sous conditions de stress (Talabi *et al.*, 2017).

En conséquence, plusieurs auteurs Bänziger *et al.* (2000) et Badu-Apraku *et al.* (2012) ont proposé l'utilisation de caractères secondaires pour la sélection, comme l'ASI, le nombre d'épis par plante, l'aspect de l'épi et la caractéristique *stay-green*, qui présentent une héritabilité élevée et une corrélation élevée avec le rendement en grains et qui sont facilement mesurées pour la sélection en vue d'un haut rendement sous stress hydrique.

A cet effet, Tadesse Ertiro *et al.* (2020) ont mentionné aussi que d'autres caractéristiques pertinentes sur le plan agronomique (autres que le rendement), telles que la hauteur de la plante, la sénescence des feuilles, sont souvent utilisées par les sélectionneurs pour trouver une architecture végétale souhaitable et pour la sélection indirecte de variétés de maïs à rendement élevé. D'autres caractères ajoutés par Gaufichon *et al.* (2010) comme l'enroulement des feuilles, la taille des feuilles et les composantes du rendement (nombre d'épis par plante et nombre de grains par épi).

À ce jour, la reproduction dans des conditions de stress dûe à une faible teneur en azote s'est concentrée sur la sélection directe pour le rendement en grains et la sélection indirecte pour les caractères secondaires corrélés dans des conditions de stress azoté (Tadesse Ertiro *et al.*, 2020).

Plusieurs auteurs ont étudié l'importance relative des caractères secondaires (Tableau 2) dans le choix d'un rendement en grains amélioré sous stress hydrique et dans des conditions à faible teneur en azote, mais ont obtenu des résultats variables, avec chevauchement des caractères identifiés sous les différents stress, qui peuvent augmenter l'efficacité de la sélection, probablement en raison des facteurs de stress et du type de matériel génétique utilisé (Bolaños

et Edmeades 1996 ; Bänziger et Lafitte 1997 ; Bänziger *et al.*, 2000 ; Alabi *et al.*, 2001 ; Badu-Apraku *et al.*, 2004, 2011, 2012 ; Badu-Apraku 2006).

**Tableau 2.** Importance relative des caractères secondaires dans le choix d'un rendement en grains amélioré sous stress hydrique et sous des conditions de faible teneur en azote.

Caractéristiques	Conditions	Travaux
EPP, ASI, SGR	Stress hydrique et faible teneur en azote	(Bänziger <i>et al.</i> , 2000)
EASP, PASP, ASI, EPP	Stress hydrique	(Badu-Apraku <i>et al.</i> , 2011)
DA, DS, SGR, ASI, PHT, EPP, EASP, PASP	Faible teneur en azote	
ASI, EPP, EASP, PASP	Sous les deux stress (stress hydrique et faible teneur en N)	
EASP, PHT, ASI	Stress hydrique	(Badu-Apraku <i>et al.</i> , 2012)
EHT, PASP, EASP, SGR	Faible teneur en azote	
EPP, ASI, EASP	Stress hydrique	(Amegbor <i>et al.</i> , 2020)

ASI : intervalle anthèse-sortie des soies ; DA : jours à 50% d'anthèse ; DS : jours à 50% de la sortie des soies ; EASP : aspect de l'épi ; EHT : hauteur de l'épi ; EPP : nombre d'épis par plante ; PASP : aspect de la plante ; PHT : hauteur de la plante ; SGR : caractéristique *stay-green*

La performance de toute lignée de maïs dépend de sa constitution génétique et de la réponse du caractère désirable dans des conditions de stress et de non-stress (Sah *et al.*, 2020). Des lignées tolérantes au stress hydrique ont été élaborées, et les caractères affectés ont été considérés comme des critères de sélection parentale (Sah *et al.*, 2020).

En plus, la période de floraison est considérée comme l'un des caractères agronomiques les plus importants du maïs (Jian *et al.*, 2017). Le maïs est particulièrement sensible au stress à la floraison. Une sécheresse qui aurait peu d'effet sur le rendement si elle avait lieu pendant la phase végétative ou le remplissage des grains, peut être catastrophique au moment de la floraison (Paliwal, 2002). Le stress hydrique a pour conséquence d'augmenter le délai entre la floraison mâle et femelle ce qui limite le nombre d'événements de fécondation, et donc la production de grains (Gaufichon *et al.*, 2010). L'élongation des soies est très sensible à l'état hydrique de la plante et à la fourniture d'éléments nutritifs. Une sortie tardive des soies peut entraîner l'échec de la fécondation en raison de l'absence de pollen (Paliwal, 2002).

Les sélectionneurs de maïs utilisent le caractère phénologique appelé l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies (ASI) comme critère génétique extrêmement important pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse du maïs, notamment en ce qui concerne les espèces tropicales soumises à des déficits hydriques souvent forts au moment de la floraison (Gaufichon

*et al.*, 2010). Un ASI court est souhaitable, tandis qu'un ASI plus long entraîne une mauvaise pollinisation (Acquaah, 2012). Les hybrides avec un ASI faible et stable en période de sécheresse auraient toujours moins de jours entre l'anthèse et la sortie des soies en période de sécheresse pour permettre une pollinisation, une fertilisation et un ensemencement efficaces (Obeng-Bio *et al.*, 2020).

En outre, l'hérédité d'une bonne hauteur de plante (plantes relativement plus hautes) chez les hybrides indique un avantage de produire suffisamment d'assimilat pour le remplissage des grains, ce qui pourrait contribuer à un rendement en grains élevé (Obeng-Bio *et al.*, 2020).

Le maintien prolongé de la coloration verte dans les feuilles (*stay-green*) et les racines profondes contribue à l'augmentation du rendement sous stress azoté (Garoma *et al.*, 2021). En plus, le caractère de sénescence tardive des feuilles et des tiges a été aussi qualifié de *stay-green* dans plusieurs espèces de cultures, y compris le maïs (Thomas et Howarth, 2000) et il est lié à la maturité physiologique permettant la sélection du germoplasme avec une période de remplissage du grain prolongée (Trachsel *et al.*, 2017).

### **3.2.1. Efficience d'utilisation de l'azote**

A titre d'illustration, une fertilisation azotée sera qualifiée d'efficace si elle permet d'atteindre un rendement objectif (quelle que soit la quantité d'azote apportée) alors qu'une fertilisation azotée sera qualifiée d'efficente si elle permet de maximiser le rendement par unité de fertilisant appliquée, ou de minimiser la quantité d'azote à utiliser par unité de rendement (Godinot, 2014).

L'amélioration de l'efficience de l'utilisation de l'azote (appelé en anglais Nitrogen Use Efficiency) (NUE) est un objectif de sélection important (Acquaah, 2012) qui contribuerait de manière significative à sécuriser la production alimentaire mondiale pour répondre aux besoins de la population croissante tout en réduisant ses impacts environnementaux et en augmentant les revenus agricoles (Geiger, 2009). L'identification des solutions les plus adaptées pour atteindre cet objectif nécessite l'utilisation d'indicateurs pour évaluer l'efficience (Godinot, 2014). De nombreux indicateurs d'efficience d'utilisation de l'azote existent et qui sont utilisés en agriculture (Good *et al.*, 2004).

Ainsi, le développement de variétés végétales qui utilisent plus efficacement l'azote disponible dans le sol est un défi majeur de la sélection moderne (Geiger, 2009). Cependant, l'objectif de sélection pour une NUE élevé est de maintenir ou d'augmenter la productivité avec moins d'azote appliqué (Good *et al.*, 2004). Donc, une efficience élevée d'utilisation de l'azote

est considérée comme avantageuse dans des conditions de faible fertilité du sol, car elle entraîne une production élevée de biomasse par unité d'absorption d'azote (Aerts et Chapin, 1999).

En outre, selon Mi *et al.* (2005), un cultivar efficient en azote peut produire un rendement plus élevé sous conditions de faible teneur en N et/ou à des applications à forte teneur en N. En général, Mi *et al.* (2005), ont ajouté qu'un cultivar qui atteint des rendements plus élevés à des apports d'azote relativement faibles est appelé génotype efficient à l'azote.

Il existe différentes façons de définir l'efficacité de l'utilisation de l'azote (NUE) (Good *et al.*, 2004 ; Congreves *et al.*, 2021). Au niveau de la culture, la NUE est définie comme le rapport entre le rendement en grains et l'engrais azoté fourni (Moll *et al.* 1982 ; Dobermann 2007) et dépend de l'absorption de l'azote par le sol, de l'utilisation interne, et de la répartition et de la remobilisation subséquentes de l'azote dans le grain (Masclaux-Daubresse *et al.*, 2008, 2010). Foulkes *et al.* (2009) l'ont définie aussi comme étant la masse de grains produits par unité d'azote disponible dans le sol, ce qui permet de caractériser et de comparer les variétés.

L'efficacité d'utilisation de l'azote peut être déclinée en (1) l'efficacité de la plante à prélever l'azote du sol et (2) l'efficacité de l'azote pour produire des grains (Moll *et al.*, 1982). L'efficacité d'utilisation de l'azote est donc conditionnée par l'efficacité de valorisation de l'azote (NUtE ; Nitrogen Utilization Efficiency en Anglais) et l'efficacité de l'absorption de l'azote (NUpE ; Nitrogen Uptake Efficiency) (Moll *et al.*, 1982). De plus, parmi les nombreuses définitions de NUE figure l'efficacité agronomique de l'utilisation de l'azote (AE ; Agronomic Efficiency), qui est l'augmentation relative du rendement par unité d'azote appliquée (Dobermann, 2005). Elle donne une indication de l'amélioration de la productivité obtenue grâce à l'utilisation d'engrais azotés (IPNI, 2012).

#### **4. Déterminisme génétique des caractères adaptatifs associés à la tolérance**

##### **4.1. L'utilisation de la diversité génétique dans l'amélioration du maïs**

La diversité génétique des plantes cultivées est le fondement du développement durable de nouvelles variétés pour répondre aux défis actuels et futurs (Gazal *et al.*, 2018). La forte allogamie du maïs entraîne la présence d'un lourd fardeau génétique dans les populations non sélectionnées, ce qui entraîne une dépression significative de consanguinité et une vigueur hybride corrélative (Hallauer et Miranda, 1981). Ainsi, en la surveillant dans le matériel de base permet aux sélectionneurs à formuler des stratégies en choisissant des combinaisons parentales pour la sélection préalable (Barrett et Kidwell, 1998) afin de pouvoir réaliser les programmes de croisement (Salgotra et Gupta, 2016).

Un programme de sélection efficace dépend de la disponibilité d'une variabilité génétique suffisante pour les caractères cibles. À cet effet, les accessions sauvages et les variétés locales offrent des possibilités précieuses pour améliorer la variabilité des caractéristiques d'adaptation à la sécheresse et, finalement, le rendement (Moncada *et al.*, 2001 ; Talamè *et al.*, 2007). Les principales contributions des espèces locales à la sélection des plantes sont innombrables et ont permis d'acquérir des caractéristiques pour une absorption et une utilisation plus efficace des nutriments, ainsi que des gènes utiles pour l'adaptation à des environnements stressants tels que le stress hydrique, la salinité et les températures élevées (Dwivedi *et al.*, 2016). A ce titre, une évaluation systématique des cultures locales pourrait définir des modèles de diversité, ce qui facilitera l'identification des allèles pour améliorer le rendement et l'adaptation au stress abiotique, augmentant ainsi la productivité et la stabilité des cultures de base dans des environnements vulnérables (Dwivedi *et al.*, 2016).

#### **4.2. L'effet hétérosis et groupes hétérotiques**

Le terme « hétérosis » ou vigueur hybride, introduit pour la première fois par Shull en 1909, a été utilisé pour décrire le phénomène lorsque la moyenne d'un ou de plusieurs caractères dans un hybride dépasse la moyenne de ses parents obtenue par tout système de consanguinité rapprochée (Akinwale, 2021) . L'hétérosis est une mesure quantitative de la supériorité d'un hybride par rapport à ses composantes parentales et elle a été largement utilisée dans les programmes de sélection du maïs (Hallauer *et al.*, 2010). Il est considéré comme le concept clé dans la culture moderne du maïs et qui est le phénomène causé par l'interaction de matériaux génétiques favorables manipulés par les sélectionneurs professionnels de maïs pour produire des hybrides (Dowswell *et al.*, 1996). Les hybrides sont le résultat du croisement, une fois ou plus souvent deux fois, de deux lignées génétiques inbred (autofécondées) pour produire de l'hétérosis, afin d'augmenter le rendement ou de produire d'autres caractères désirés (Dowswell *et al.*, 1996).

Afin d'exploiter efficacement l'effet de l'hétérosis, le concept de groupes et de patrons hétérotiques a été suggéré (Vančetović *et al.*, 2015). Melchinger et Gumber (1998) ont défini le groupe hétérotique comme un ensemble de génotypes apparentés ou non apparentés provenant de populations identiques ou différentes, qui présentent une aptitude à la combinaison similaire et une réponse hétérotique lorsqu'ils sont croisés avec des génotypes d'autres groupes de germoplasmes génétiquement distincts. Autrement défini par Lee (1995), un groupe hétérotique est un ensemble de matériel génétique qui, lorsqu'il est croisé avec du

matériel génétique provenant d'un groupe externe, tend à présenter un degré d'hétérosis plus élevé (en moyenne) que lorsqu'il est croisé avec un membre de son propre groupe. De plus, le patron hétérotique implique la subdivision du matériel génétique existant à au moins deux populations génétiquement divergentes et l'amélioration de leur interpopulation (Vančetović *et al.*, 2015). Le patron hétérotique désigne une paire spécifique de deux groupes hétérotiques, qui expriment un hétérosis élevé et, par conséquent, une performance hybride élevée dans leur croisement (Melchinger et Gumber, 1998).

L'identification de groupes hétérotiques contrastés est d'une importance cruciale pour la planification des croisements et la détermination du potentiel des lignées pour le développement d'hybrides à haut rendement (Barata et Carena 2006 ; Akaogu *et al.*, 2017). Cela pourrait aider les sélectionneurs à utiliser leur matériel génétique de façon plus efficace et cohérente en exploitant des lignées complémentaires pour maximiser les résultats d'un programme de sélection hybride (Acquaah, 2012).

#### **4.3. L'utilisation du test diallèle dans la sélection et l'exploitation de l'hétérosis**

Les stratégies adoptées dans les programmes de sélection dépendent de l'analyse génétique des caractères d'intérêt qui conduit à une meilleure compréhension de la relation génétique entre les lignées croisées (Valério *et al.*, 2009). Donc, les croisements diallèles sont utiles pour prédire les meilleures combinaisons entre les parents et les populations ségréguées (Da Cruz Baldissera *et al.*, 2012).

Pour identifier les lignées parentales ayant un grand potentiel dans la fabrication d'hybrides, l'aptitude à la combinaison (AC) a été estimée et utilisée pour sélectionner les parents désirables et donc leurs hybrides (Yu *et al.*, 2020). La procédure implique l'évaluation d'un ensemble de croisements entre des parents sélectionnés (Acquaah, 2012). Selon Demarly (1977) Pour un caractère donné, on estime l'aptitude générale à la combinaison (general combining ability) d'une structure parentale (individu, lignée, etc..) à partir de la valeur moyenne des descendances lorsque ce parent est croisé avec un certain nombre de partenaires.

L'hétérosis et l'aptitude à la combinaison sont souvent estimés par des populations dérivées de modèles génétiques spéciaux, comme le diallèle (Griffing, 1956) et la NCD II (North Carolina design II) (Comstock et Robinson, 1948), qui sont les deux conceptions génétiques les plus puissantes et qui ont été largement appliquées (Yu *et al.*, 2020). A ce titre, Sprague et Tatum, (1942), Hayman (1954) et Griffing (1956) ont proposé le concept du croisement diallèle

comme recombinaison de la variabilité génétique disponible dans le programme, en effectuant des croisements entre toutes les variétés.

Comme l'ont déclaré Cruz *et al.* (1994) et Vencovsky (1987) ; la méthode d'analyse diallèle permet d'estimer les paramètres génétiques utiles pour sélectionner les lignées parentales et vérifier les effets de l'aptitude à la combinaison, qui sont décrites comme générales ou spécifiques, ce qui accroît l'information pour le sélectionneur et contribue à la prise de décisions. De plus, l'analyse de diallèle a été utilisée dans des études sur l'hérédité et le contrôle génétique de caractères importants (Santos *et al.*, 2019). L'aptitude générale à la combinaison est caractérisée par la prédominance des allèles d'effet additif, et l'aptitude spécifique à la combinaison met en évidence les effets des allèles non additifs (Nardino *et al.*, 2016).

L'aptitude générale à la combinaison (AGC) pour une lignée consanguine est mesurée comme la performance moyenne pour tous les hybrides produits avec cette lignée comme parent commun, et l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) pour un croisement ou un hybride spécifique est mesuré par la déviation de la performance de l'hybride par rapport à ce qui peut être prédit par l'AGC des géniteurs (Sprague et Tatum 1942 ; Vencovsky 1987).

Ainsi, plusieurs méthodes ont été conçues pour analyser les données du demi-diallèle afin d'estimer les composantes génétiques dans les populations végétales. Parmi celles-ci, la méthode Griffing a utilisé l'analyse du demi-diallèle pour l'aptitude à la combinaison (Griffing, 1956), tandis que Gardner et Eberhart (1966) a utilisé l'approche de régression multiple, partitionnant l'hétérosis en termes d'effets moyens, généraux et spécifiques de l'hétérosis (EL-Satar, 2016).

Les excellentes variétés hybrides ne proviennent pas nécessairement de parents d'élite. Par conséquent, les sélectionneurs devraient juger une lignée parentale en fonction de son potentiel à produire des hybrides supérieurs, pas seulement de son rendement en soi (Riedelsheimer *et al.*, 2012).

La méthode de sélection réciproque récurrente (RRS) est une solution alternative pour l'amélioration du rendement du maïs en cas de stress hydrique, qui simultanément améliore deux populations (Valadares *et al.*, 2022), en sélectionnant pour la performance dans le croisement d'interpopulation (Schnicker et Lamkey, 1993). La sélection est fondée sur la performance du croisement d'interpopulation, dans lequel presque tout type d'effet génétique est exprimé (Keeratinijakal et Lamkey, 1993). Cette méthode favorise la réalisation de gains en raison des effets additifs, par la concentration des allèles favorables dans les deux populations,

ainsi que par les déviations de dominance (non-additives), puisque la distance génétique entre les populations est maintenue, qui permet d'exploiter l'hétérosis dans les croisements entre les populations et/ou les lignées qui en dérivent (Santos *et al.*, 2007 ; Souza et Pinto, 2000 ; Vieira *et al.*, 2021). De plus, l'objectif du SRR est d'améliorer le rendement moyen du croisement d'interpopulation tout en maintenant la variabilité au sein des populations pour une sélection continue (Hinze *et al.*, 2005). Grâce au SRR, les populations améliorées sont utilisées comme source de lignées parentales pour la production d'hybrides performants ou supérieurs (Reis *et al.*, 2013).

# **Chapitre II :**

**Aptitude à la combinaison et hétérosis des  
populations de maïs du Sahara algérien  
pour la tolérance au stress azoté et hydrique**

---

## Chapitre II : Aptitude à la combinaison et hétérosis des populations de maïs du Sahara algérien pour la tolérance au stress azoté et hydrique

### 1. Introduction

Le maïs est l'une des cultures les plus importantes en raison de sa forte demande pour l'alimentation humaine et animale et de sa très large adaptabilité (Heinz *et al.* 2019 ; Jaidka *et al.* 2020). Le maïs est cultivé dans un vaste éventail de conditions climatiques, allant des zones tropicales aux zones tempérées (Li et Ramakrishna, 2014). La demande alimentaire devrait doubler d'ici à 2050 (Tilman *et al.*, 2011) ; cependant, les systèmes de production alimentaire sont fortement menacés par la disponibilité de l'eau et la dégradation des sols, et ces problèmes risquent de s'aggraver avec le changement climatique (Rabara *et al.* 2018 ; IPCC 2014). Par conséquent, les stress abiotiques constituent la principale menace pour la production agricole dans le monde (Abdul Mannan et Akter Shashi, 2020), et une superficie de près de 20 millions d'hectares est estimée à une pénurie d'eau d'ici 2025 (Bouman *et al.*, 2007). En outre, les modèles de changement climatique prévoient que le stress dû à la sécheresse deviendra la principale limitation de l'agriculture (Salgotra et Gupta 2016 ; Rao *et al.*, 2016).

La faible disponibilité de l'azote dans le sol est responsable de pertes de rendement importantes chez le maïs (Bender *et al.*, 2013; Ribeiro *et al.*, 2018; Al-Naggar *et al.*, 2020). La sélection pour une tolérance faible en azote est l'approche la plus efficace et la plus durable pour atténuer ce problème dans les pays en développement (Masuka *et al.*, 2012 ; Ribeiro *et al.*, 2018). L'azote et l'eau, séparément ou en combinaison, sont deux des facteurs les plus critiques pour la production de maïs dans le monde entier (Mugo *et al.*, 2005 ; Dodig *et al.*, 2019 ; Malik et Dechmi 2020). Afin d'établir un programme de sélection efficace pour améliorer la tolérance à l'azote et/ou à la sécheresse, le matériel génétique de maïs disponible doit être examiné pour ses performances agronomiques et physiologiques dans des conditions de stress afin d'identifier les génotypes tolérants qui pourraient être utilisés directement ou indirectement comme sources appropriées pour développer des hybrides tolérants (Al-Naggar *et al.*, 2020). Des rapports antérieurs suggèrent que les variétés de maïs sélectionnées pour la tolérance à la sécheresse peuvent posséder une tolérance aux conditions de faible teneur en azote puisque les mécanismes physiologiques de la tolérance peuvent être similaires dans les deux cas (Kamara *et al.*, 2019).

La diversité génétique est cruciale pour l'amélioration des plantes (Buchanan-Wollaston *et al.*, 2017 ; Quamrul Islam Matin *et al.*, 2017), et le maïs a une plus grande diversité génétique que toute autre herbe domestiquée (Gore *et al.*, 2007 ; Staller 2010 ; Aslam *et al.*, 2015).

Cependant, seuls 5 à 10 % de cette diversité est utilisée dans les programmes de sélection du maïs (Hallauer *et al.*, 2010). Cette limitation pose de sérieux problèmes pour maintenir la production de rendement, en particulier dans les zones défavorables des pays en développement (Nelimor *et al.*, 2020). Par conséquent, l'utilisation d'autres sources d'allèles est d'une importance capitale et, selon (Al-Naggar *et al.*, 2020), un programme de sélection de maïs contre tous les stress nécessite une grande diversité génétique. En général, les variétés traditionnelles de maïs sont considérées comme les principaux donneurs de gènes de résistance (Hawtin *et al.*, 1996 ; Grobman et Bonavia 2013; Katna et Sood 2015), ce qui permet aux améliorateurs de sélectionner des variétés améliorées et des lignées consanguines (autofécondées) en améliorant les caractéristiques qui contrôlent la productivité agricole et la performance (Yamasaki *et al.*, 2007).

Les objectifs de ce travail sont les suivants : (i) estimer l'effet variétal et l'effet d'hétérosis des populations sahariennes algériennes et de leurs croisements pour le rendement en grains et d'autres caractères agronomiques dans des conditions de stress hydrique et azoté, et (ii) sélectionner les populations et les croisements les plus prometteurs pour la sélection en vue de la tolérance au stress.

## **2. Matériel et méthodes**

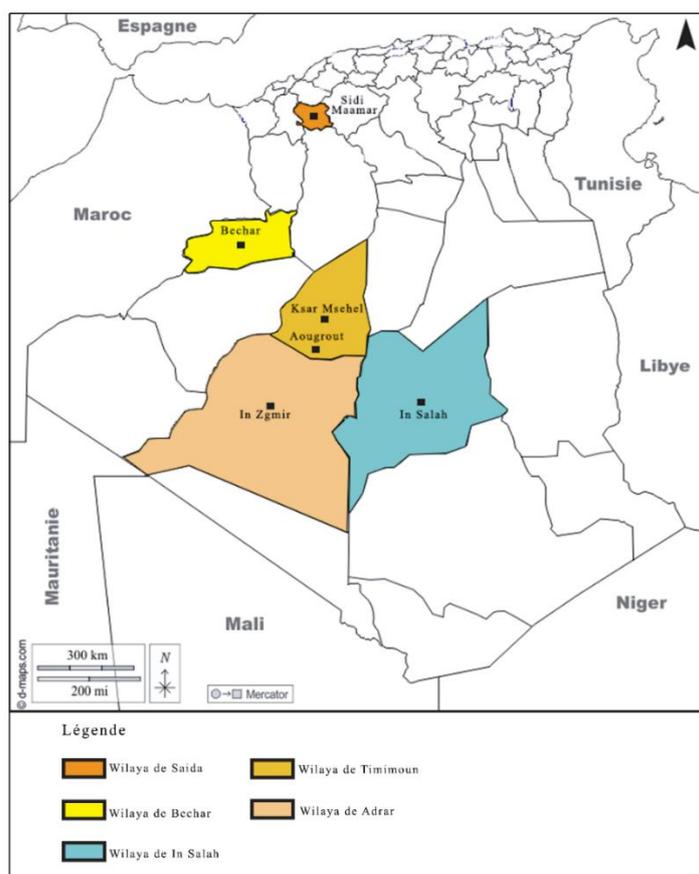
### **2.1. Matériel végétal**

Les missions de prospection, réalisées par une équipe du laboratoire LRGB (Khelifi et Morsli), qui visaient à collecter le maximum de diversité en 2009 et 2010 en couvrant les différentes régions du grand Sud notamment les wilayas d'Adrar, Tamanrasset, Bechar, Ghardaïa, El-Oued et Saïda Djemel *et al.*, 2012 ; Belalia, 2019).

Sur la base des distances génétiques et de l'origine géographique définies précédemment par (Aci *et al.*, 2013), six populations algériennes représentatives de cette collection (Tableau 3) ont été croisées dans le cadre d'un programme de croisement diallèle sans réciproques en 2013 pour produire 15 hybrides (Cherchali *et al.*, 2018). Cherchali *et al.* (2018) ont fait une classification de ces populations avec marqueurs moléculaires et ont trouvé qu'elles appartiennent à trois pools génétiques : Cluster I (IGS : de la zone la plus méridionale (wilaya de Tamanrasset) ; Cluster II (accessions provenant du centre de la zone prospectée, Adrar (AOR, IZM et MST), avec la population SHH du nord de l'Algérie comme petit groupe ; et Cluster III de la wilaya de Bechar (BAH) (Cherchali *et al.*, 2018). En outre, la distance entre leurs sites de collecte était supérieure à 50 km (Aci *et al.*, 2013). Le système de croisement

diallèle a été réalisé comme décrit par (Cherchali *et al.*, 2018). En bref, pour chaque couple de populations, 60 couples de plantes ont été utilisés pour produire 60 croisements, et tous les grains produits ont été regroupés pour chaque hybride.

Les différentes accessions ont été, dans un premier temps, codifiées. Chaque code est constitué de trois lettres (selon le nom d'origine de l'accession) et commence par deux lettres communes à tous les codes : DZ pour désigner l'origine algérienne du matériel végétal. La figure 2 représente les zones de prospection et de collecte des populations de maïs utilisées faisant l'objet de ce travail (Aci *et al.*, 2012).



**Figure 2.** Carte présentant les zones de prospection et de collecte des populations de maïs utilisées.

**Tableau 3.** Noms et origines des six populations algériennes utilisées dans le plan de croisement diallèle.

Population	Origine	Cluster <sup>a</sup> et zone algérienne
DZ-AOR	Aougrou, Adrar	Cluster II, Centre
DZ-BAH	Bechar	Cluster III, Ouest
DZ-IGS	In Salah, Tamanrasset	Cluster I, Sud
DZ-IZM	Inzmir, Adrar	Cluster II, Centre
DZ-MST	K'sar M'sehel, Timimoune, Adrar	Cluster II, Centre
DZ-SHH	Sidi Maamar, Saida	Autre Cluster, Nord

<sup>a</sup> Basé sur la classification fait avec des marqueurs moléculaires par Cherchali *et al.* (2018).

Les génotypes évalués au cours des deux années sont les six parents et leurs quinze croisements (Tableau 4), ainsi que les deux variétés synthétiques EPS20 (provenant de huit lignées consanguines Reid), EPS21 (provenant de huit lignées consanguines non-Reid) et leur croisement EPS20 × EPS21, comme un témoin du modèle

hétérotique Reid × non-Reid. Enfin, nous avons utilisé EP17 × EP42, comme témoin du matériel génétique Corné Européen, dans des conditions de stress hydrique et azoté.

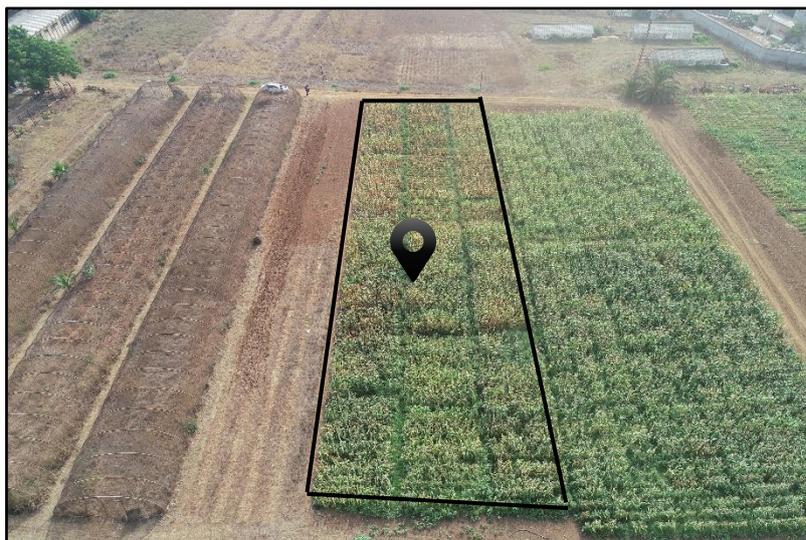
## 2.2. Essais sur le terrain

### 2.2.1. Localisation et conditions du site de l'étude

Les quinze croisements et leurs parents, plus quatre témoins ont été évaluées dans des conditions de stress hydrique et azoté à Alger, Algérie (36°43016" N, 3°09003" E, 36 m d'altitude, avec 600 mm de précipitations annuelles) au niveau de la station expérimentale de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique d'El-Harrach en 2018 et 2019 (Figure 3).

**Tableau 4.** Liste des noms des 15 croisements évalués.

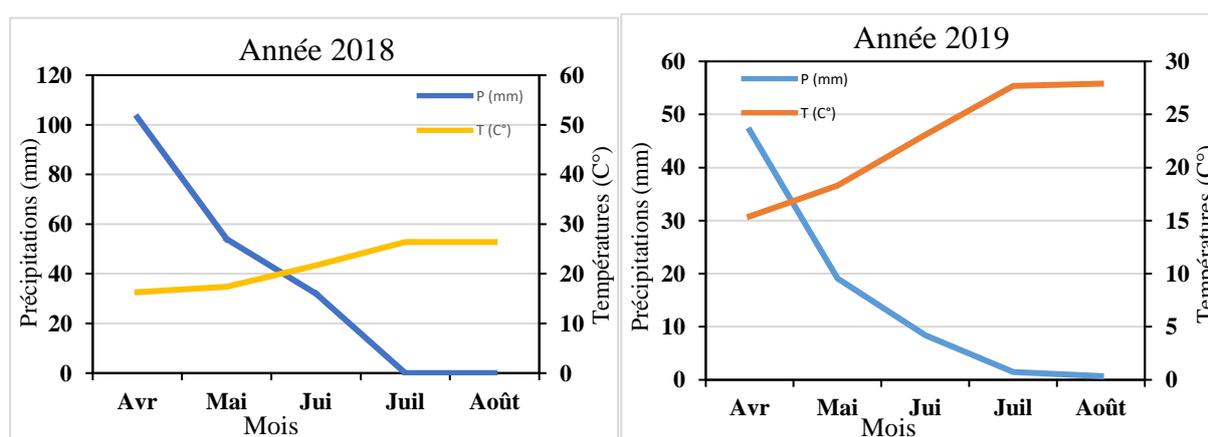
Croisements Diallèles		
AOR×BAH	IGS×MST	SHH×AOR
AOR×IGS	IZM×BAH	SHH×BAH
AOR×IZM	IZM×IGS	SHH×IGS
AOR×MST	IZM×MST	SHH×IZM
IGS×BAH	MST×BAH	SHH×MST



**Figure 3.** Localisation de l'essai au niveau de la station expérimentale de l'ENSA (photo prise par drone).

Les conditions de températures et des précipitations prévalant durant les périodes des essais sont données dans l'annexe 2.

En utilisant les données de l'annexe 2, une courbe ombrothermique a été réalisée pour les 2 années (Figure 4). Le cumul annuel pluviométrique est de 189 mm (en 2018) et 76,7 mm (en 2019) pour la période allant du mois d'avril au mois d'août. La pluviométrie la plus élevée a été enregistrée pendant le mois d'avril avec 103 mm (2018) et 47 mm (2019). Les températures moyennes varient de 21,9 °C à 32,8 °C en 2018 et de 15,4°C à 27,9°C en 2019, pour la même période.



**Figure 4.** Diagramme ombrothermique des deux années 2018-2019.

Des analyses de caractérisation du sol de la parcelle expérimentale ont été effectuées avant la mise en place de l'essai. Cinq échantillons de sol, suivant une diagonale (4 de chaque angle et une au milieu) à 30 cm de profondeur, ont été prélevés. Une série d'analyses a été effectuée

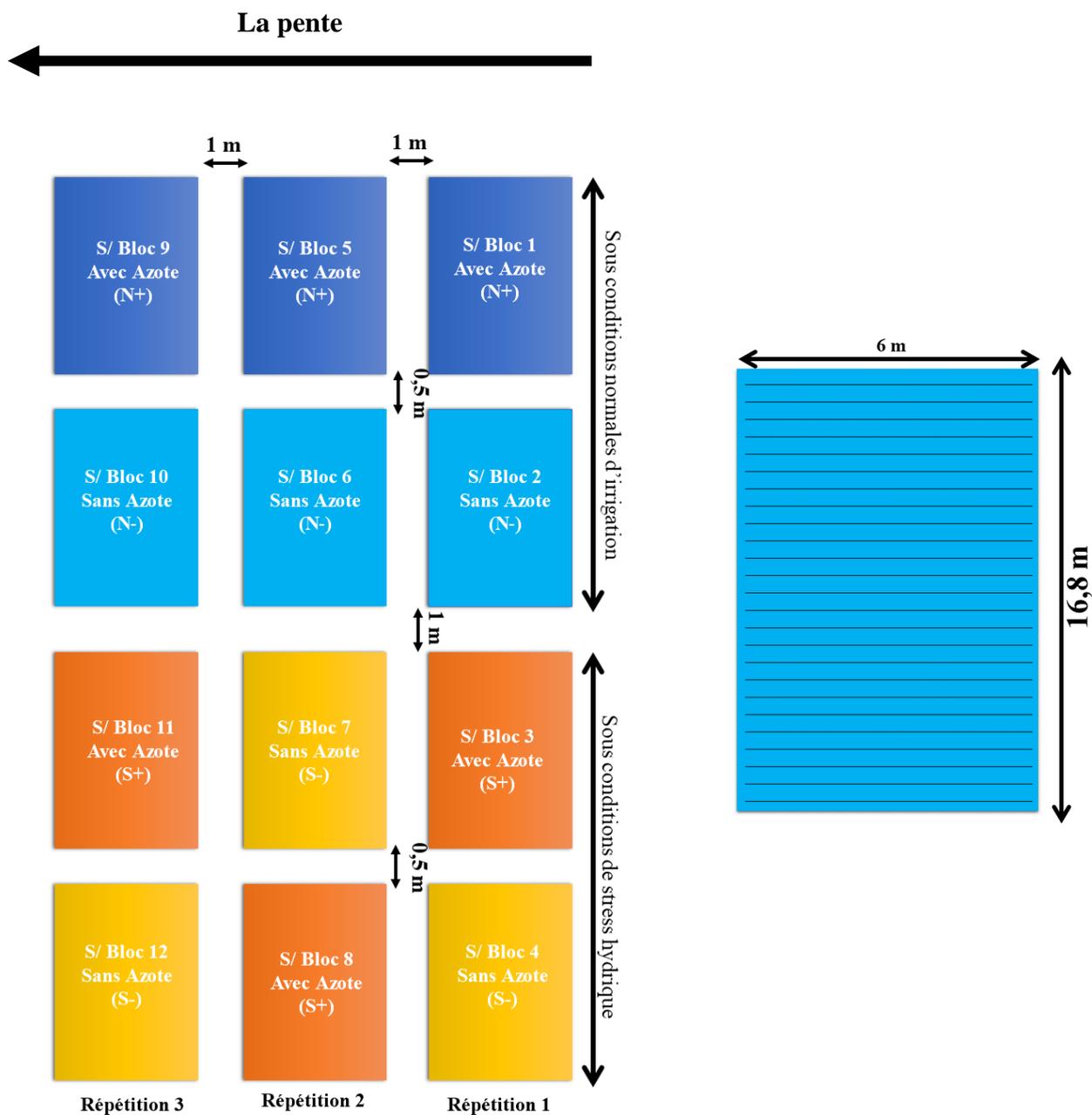
par la suite sur le mélange et ont révélé que le sol avait une texture limoneuse et présentait une teneur en azote total de 0,11 %, qu'il était modérément pauvre en azote assimilable (20 ppm environ pour les deux années) et qu'il avait une faible teneur en matière organique (1,53 %). Les résultats sont rapportés dans le tableau 5.

**Tableau 5.** Analyses de caractérisation du sol de la parcelle expérimentale.

Analyses du sol	Caractéristiques		Résultats	
Analyses physiques	Fractions granulométriques	Argile (%)		23,37
		Limon (%)	Fin	18,30
			Grossier	14,73
		Sable (%)	Fin	14,27
			Grossier	29,33
Analyses chimiques	Carbone (%)		0,89	
	Matière organique (%)		1,53	
	Rapport C/N		8,09	
	Conductivité électrique (meq/100g)		11,54	
	Azote total (%)		0,11	
	Azote assimilable (ppm)		2018	
			2019	
		25		

### 2.2.2. Dispositif expérimental et conduite de la culture

Le dispositif expérimental adopté pour cette expérimentation est un split-split plot avec trois répétitions sur une superficie de 1404 m<sup>2</sup> (70,2 m × 20 m). Chaque répétition a été divisée en deux parcelles principales qui contiennent les deux régimes hydriques (bien irrigué et sous stress hydrique). Le traitement d'azote (aucun apport d'azote et 120 kg d'azote) a été disposé dans les sous-parcelles, et les génotypes répartis aléatoirement dans les sous-sous-parcelles. Chaque unité expérimentale était une parcelle à un seul rang, de 6 m de long avec un espacement de 0,7 m entre les rangs, et les pieds étaient espacés de 0,2 m, pour atteindre une densité finale de plantation d'environ 70 000 plantes/ha (Figures 5 et 6).



**S+** : Stress hydrique avec azote ; **S-** : Stress hydrique sans azote ;  
**N+** : Bonne irrigation avec azote ; **N-** : Bonne irrigation sans azote

**Figure 5.** Dispositif expérimental utilisé (à gauche) et détails d'un bloc (à droite).



**Figure 6.** Mise en place du dispositif expérimental au niveau de la station de l'ENSA.

### 2.2.3. Installation de l'essai et conduite de la culture

Le semis a été réalisé manuellement le 18 mai 2018 et le 3 mai 2019, en mettant 30 graines par rang, semées à une profondeur de 3 cm. Le précédent cultural était une culture du sorgho. Afin de procurer à la culture tous ses besoins en éléments fertilisants majeurs à savoir P et K, un fertilisant binaire PK (0-20-25) à raison de 100 u/ha a été apporté comme fumure de fond pour favoriser aussi l'enracinement au début du cycle.

Sur la base des résultats de l'analyse du sol, l'engrais azoté a été appliqué sous forme d'urée (46 %) en deux fractions : 40 kg/ha (1/3) au stade de croissance à trois feuilles (Annexe 3-C) et 80 kg/ha (2/3) au stade de croissance à six feuilles (Annexe 3-B), sauf dans les sous-parcelles sans traitement azoté.

Les parcelles ont été récoltées manuellement le 2 septembre 2018 et le 7 septembre 2019 (Annexes 9 et 10).

Un contrôle vigoureux des mauvaises herbes a été effectué manuellement tout au long du cycle de la culture, afin de garder la parcelle expérimentale propre. Le maïs en conditions de bonne irrigation a reçu 600 mm d'eau du semis à la post-floraison, alors que seules 300 mm ont été appliqués en condition de stress hydrique. Les essais ont été irrigués par un système d'irrigation goutte-à-goutte chaque 5 jours (Annexe 6), et lorsqu'il pleuvait, la quantité de pluviométrie était soustraite. En plus, le stress a été appliqué à partir du stade 3 feuilles. Pour les traitements phytosanitaires ; un traitement contre les fourmis et les pucerons a été appliqué

par l'utilisation de « Pychlorex » dont la matière active est la Chlorpyriphos à une dose de 1,77 l/ha.

### 2.3. Paramètres agro-morphologiques étudiés

Afin d'évaluer la diversité des génotypes algériens de maïs (Annexe 4), en se basant sur les caractères agro-morphologiques et phénotypiques, quatre caractères ont été retenus au cours des deux années :

- La vigueur précoce a été notée cinq (5) semaines après le semis (Annexe 3-D), où les données ont été collectées en observant les plantes de l'unité expérimentale à l'aide d'une échelle de 1 à 9 (1 = plante faible à 9 = plante forte) ;
- L'intervalle anthèse-sortie des soies (ASI) a été calculé pour chaque unité expérimentale, comme étant la différence en jours entre l'anthèse (Nombre de jours à partir du semis jusqu'au stade où 50 % des plantes émettent du pollen) et l'apparition des soies (Nombre de jours à partir du semis jusqu'au stade où 50 % des plantes présentent des soies (Annexe 5) ;
- La hauteur de la plante (HP) représentant la distance (en cm) entre le sol et la première branche de panicule. Les données ont été collectées sur dix (10) plantes par génotype choisies aléatoirement au stade pleine floraison (Annexe 3-A) ;
- Le rendement en grains en t/ha (poids des grains par hectare ajusté à 14% d'humidité), calculé comme suit :

Le rendement = poids des épis (t) x FC x la surface (ha) x le coefficient des grains de l'épi ; où :

- FC (facteur de correction) = poids sec des grains (après passage à l'étuve de 100 g de grains frais) / 86 (pour ajuster à 14% d'humidité) (Ifie, 2013 ; Tandzi *et al.*, 2015 ; Tandzi et Mutengwa, 2020).
- Le coefficient des grains = poids des grains de cinq épis / le poids total des cinq épis (Annexe 8).

### 2.3. Analyses statistiques

Des analyses combinées de la variance sur les années et les conditions de stress ainsi que des analyses individuelles par chaque traitement sur les années ont été effectuées en utilisant la procédure PROC MIXED du logiciel SAS 9.4 (SAS Institute, 2015) pour évaluer la performance des génotypes de maïs sous stress hydrique et déficit azoté. Les années, les répétitions et leurs interactions ont été considérées comme des facteurs aléatoires, tandis que

les géotypes (populations parentales et croisements) et les traitements ont été considérés comme des facteurs fixes. Les moyennes entre les traitements ont été comparées à l'aide du test de la plus petite différence significative (LSD) à  $p = 0,05$  (test de Fisher). Sans tenir compte des témoins, pour chaque combinaison traitement hydrique  $\times$  traitement azoté, les effets variétaux et les effets d'hétérosis (hétérosis moyen, hétérosis variétal et hétérosis spécifique) ont été estimés dans les croisements diallèles, en suivant la méthode II (Gardner et Eberhart, 1966). Les résultats ont été calculés par le modèle linéaire suivant :

$$Y_{ij} = E + b(e) + \mu v + \frac{1}{2}(v_i + v_j) + \frac{1}{2}(e v_i + e v_j) + k(h_{ij} + e h_{ij}) + \text{Erreur}$$

où  $Y_{ij}$  est la valeur moyenne obtenue pour chaque variété ( $i = j$ ) ou pour un croisement ( $i \neq j$ ) ;  $E$  est l'effet de l'année ;  $\mu v$  est la moyenne des  $n$  géotypes parentaux ;  $b(e)$  est l'effet de la répétition dans l'année ;  $v_i$  et  $v_j$  sont les effets variétaux pour  $i$  et  $j$ , respectivement ;  $k = 0$  lorsque  $i = j$  et  $k = 1$  lorsque  $i \neq j$  ;  $h_{ij}$  est l'effet d'hétérosis global ;  $e v_i$  est l'effet d'interaction de l'année et de la population  $i$  ; et  $e h_{ij}$  est l'interaction de l'année et de l'hétérosis des populations  $i$  et  $j$ . *Erreur* est l'erreur expérimentale.

L'effet variétal a été calculé comme la différence entre la performance moyenne de chaque parent et la moyenne de tous les parents, tandis que l'effet d'hétérosis a été calculé comme la différence entre la moyenne de deux populations parentales et leur croisement. De plus,  $h_{ij}$  est la déviation de l'hétérosis moyenne observée dans le croisement des populations  $i$  et  $j$  ; divisés en :

$$h_{ij} = h + h_i + h_j + s_{ij}$$

où  $h$  est l'hétérosis moyen de tous les croisements, calculé comme la différence entre la moyenne de tous les croisements et la moyenne de tous les parents ;  $h_i$  et  $h_j$  sont l'hétérosis parental contribué par la variété  $i$  et  $j$  dans leurs croisements, mesuré comme une déviation de l'hétérosis moyen ; et  $s_{ij}$  est l'effet spécifique de la capacité de combinaison du croisement entre les  $i^{\text{ème}}$  et  $j^{\text{ème}}$  parents. Toutes les données ont été analysées avec le programme DIALLEL-SAS05 de (Zhang *et al.*, 2005).

### 3. Résultats

#### 3.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes

L'analyse combinée de la variance a révélé des différences non significatives entre les années, ainsi que la plupart des interactions entre l'année et les autres facteurs. (Tableau 6). Les

effets des géotypes, des traitements hydriques et des traitements azotés sont plus importants que ceux de l'année et de la plupart des interactions impliquant les années. Les différences entre les géotypes, l'irrigation et l'azote sont significatives pour tous les traits, sauf pour la hauteur des plantes sous traitements d'azote. Les interactions sont significatives pour l'interaction Irrigation × Azote concernant la hauteur des plantes et le rendement en grains, Azote × Géotypes pour l'ASI et Irrigation × Géotypes pour tous les traits sauf la vigueur précoce.

**Tableau 6.** Carrés moyens de l'analyse combinée de la variance sur deux années pour quatre caractères étudiés sous stress azoté et hydrique.

Sources de variation	ddl	Vigueur précoce (Echelle 1–9) <sup>a</sup>	Hauteur de la plante (cm)	ASI <sup>b</sup> (Jours)	Rendement en grain (t/h)
Années	1	64,37 <sup>ns</sup>	849,27 <sup>ns</sup>	287,36 <sup>ns</sup>	1,81 <sup>ns</sup>
Rep(Y)	4	2,54 <sup>ns</sup>	16293,00*	37,65 <sup>ns</sup>	10,58**
Irrigation	1	353,00*	833360,00 *	2009,92*	799,27*
Y×Irrigation	1	2,18 <sup>ns</sup>	2990,20 <sup>ns</sup>	29,15 <sup>ns</sup>	3,96 <sup>ns</sup>
Azote	1	193,72*	65473 <sup>ns</sup>	322,89***	44,83*
Y×Azote	1	2,64 <sup>ns</sup>	4975,85 <sup>ns</sup>	28,32 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>
Irrigation×Azote	1	16,60 <sup>ns</sup>	19051,00*	15,15 <sup>ns</sup>	25,80**
Rep(Y×Irrigation×Azote)	12	5,57***	4473,72***	21,27***	1,59***
Géotypes	24	4,20***	87355***	58,81***	5,84***
Y×Géotypes	23	0,49 <sup>ns</sup>	388,83 <sup>ns</sup>	6,84 <sup>ns</sup>	0,30 <sup>ns</sup>
Azote ×Géotypes	24	0,42 <sup>ns</sup>	259,35 <sup>ns</sup>	13,08**	0,51 <sup>ns</sup>
Irrigation×Géotypes	24	0,35 <sup>ns</sup>	866,84***	17,15***	1,90***
Irrigation×Azote×Géotypes	24	0,69*	247,12 <sup>ns</sup>	6,70 <sup>ns</sup>	0,77 <sup>ns</sup>
Y×Azote×Géotypes	23	0,78**	162,39 <sup>ns</sup>	4,26 <sup>ns</sup>	0,44 <sup>ns</sup>
Y×Irrigation×Géotypes	23	0,78**	179,76 <sup>ns</sup>	3,92 <sup>ns</sup>	0,20 <sup>ns</sup>
Y×Irrigation×Azote×Géotypes	22	0,28 <sup>ns</sup>	147,04 <sup>ns</sup>	3,67 <sup>ns</sup>	0,67*
Erreur					
Degrés de liberté		367	375	345	361
Carrés moyens		0,52	231,94	4,25	0,44

<sup>a</sup> Echelle de 1 à 9: 1 = plante faible, 9 = plante forte. <sup>b</sup> ASI : Intervalle Anthèse-Sortie des soies. <sup>ns</sup>, \*, \*\*, \*\*\* : Non significatif et significatif aux niveaux de probabilité de 0,05 ; 0,01 et 0,001 respectivement. Rep : Répétition. Y : Années.

Sous les deux régimes d'irrigation, les différences entre les géotypes sont significatives pour tous les caractères étudiés sous les deux niveaux d'azote. De plus, l'interaction année × géotypes n'est généralement pas significative (Tableau 7).

L'effet des années est significatif dans les conditions de bonne irrigation avec azote pour la vigueur précoce et la hauteur des plantes, et sans azote pour l'ASI. Dans des conditions de stress hydrique, il est significatif seulement pour la vigueur précoce (Tableau 7).

**Tableau 7.** Carrés moyens de l'analyse de la variance sur deux années pour quatre caractères étudiés sous stress azoté et hydrique.

		Bonne irrigation							
		Avec Azote				Sans Azote			
Sources de variation	ddl	Vigueur précoce <sup>a</sup>	Hauteur de la plante (cm)	ASI <sup>b</sup> (Jours)	Rendemet en grains (t/ha)	Vigueur précoce	Hauteur de la plante (cm)	ASI (Jours)	Rendement en grains (t/ha)
Années	1	28,00**	2475,68*	14,06 <sup>ns</sup>	4,56 <sup>ns</sup>	17,39 <sup>ns</sup>	1505,52 <sup>ns</sup>	91,77*	1,64 <sup>ns</sup>
Rep (Années)	4	1,62*	190,5 <sup>ns</sup>	11,35***	0,99 <sup>ns</sup>	11,16***	4833,45***	15,12***	8,07***
Génotypes	24	1,66*	1356,52**	4,69*	6,52***	1,22*	1109,46***	13,56*	3,38***
Années × Génotypes	23	0,83*	355,96 <sup>ns</sup>	2,09 <sup>ns</sup>	0,59 <sup>ns</sup>	0,58 <sup>ns</sup>	109,69 <sup>ns</sup>	5,39***	0,70 <sup>ns</sup>
Erreur									
Degrés de liberté		91	94	94	94	91	93	92	92
Carrés moyens		0,48	343,88	1,99	0,70	0,50	183,28	2,00	0,60
		Stress hydrique							
		Avec Azote				Sans Azote			
Sources de variation	ddl	Vigueur précoce	Hauteur de la plante (cm)	ASI (Jours)	Rendemet en grains (t/ha)	Vigueur précoce	Hauteur de la plante (cm)	ASI (Jours)	Rendement en grains (t/ha)
Années	1	1,18 <sup>ns</sup>	637,76 <sup>ns</sup>	67,52 <sup>ns</sup>	0,05 <sup>ns</sup>	30,22*	1922,68 <sup>ns</sup>	108,03 <sup>ns</sup>	0,14 <sup>ns</sup>
Rep (Années)	4	3,79***	3420,70***	43,84***	4,31***	2,75***	13799,50***	31,42**	2,09***
Génotypes	24	1,49***	566,46*	21,15***	0,83**	1,28*	1061,88***	52,85***	0,42***
Années × Génotypes	23	0,38 <sup>ns</sup>	228,63 <sup>ns</sup>	4,49 <sup>ns</sup>	0,26 <sup>ns</sup>	0,54 <sup>ns</sup>	229,66 <sup>ns</sup>	6,02 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Erreur									
Degrés de liberté		92	94	83	89	93	94	76	86
Carrés moyens		0,65	223,25	6,29	0,27	0,49	176,82	7,55	0,16

<sup>a</sup> Echelle de 1 à 9: 1 = plante faible, 9 = plante forte. <sup>b</sup> ASI : Intervalle Anthèse-Sortie des soies. <sup>ns</sup>, \*, \*\*, \*\*\* : Non significatif et significatif aux niveaux de probabilité de 0,05 ; 0,01 et 0,001 respectivement. Rep : Répétition.

Comme prévu, les moyennes de tous les caractères, à l'exception de l'ASI, sont affectées sous des conditions de stress hydrique, et cet effet négatif est accru par l'absence d'azote (Tableau 8). La réduction moyenne la plus élevée causée par le stress est constatée dans le rendement.

Sous des conditions de stress hydrique, la vigueur précoce varie de 4,17 à 5,00 pour les populations parentales et de 4,33 à 5,67 pour leurs croisements sous stress azoté (Tableau 8). La vigueur précoce du MST (4,17) n'est pas significativement différente de la valeur la plus faible, trouvée chez le témoin Reid (EPS20), tandis que la vigueur du BAH (5,00) n'est pas significativement différente de la vigueur la plus élevée signalée pour plusieurs croisements de populations. Les croisements impliquant IZM [IZM × IGS et SHH × IZM, (5,67)] sont les plus vigoureux, bien que les différences ne soient pas significatives parmi la plupart des croisements. Cependant, tous les croisements impliquant la population IGS sont les plus vigoureux sous conditions d'apport d'azote. Sous conditions bien irriguées sans apport azoté, tous les croisements impliquant AOR, les croisements entre IZM et SHH, IGS ou MST et ceux entre SHH et IGS ou MST, ainsi que IGS × BAH sont les plus vigoureux, et leurs performances sont similaires à celle du témoin Corné Européen EP17 × EP42. En outre, BAH et toutes les populations algériennes croisées ont présenté la même performance avec l'approvisionnement en azote et cette performance était similaire à celle obtenue par les populations synthétiques Reid (EPS20) et non-Reid (EPS21) et leur croisement.

Sous des conditions optimales, EPS20 × EPS21 (245,29 cm) a obtenu les plantes les plus hautes, ainsi que le témoin EP17 × EP42 (239,62 cm), même si les populations IGS et IZM et les croisements de nombreuses populations ne sont pas significativement différents d'EP17 × EP42 (Tableau 8). Cependant, sans apport azoté, IZM × IGS présente les plantes les plus hautes (210,46 cm) après le témoin EP17 × EP42 (227,42 cm). Sous des conditions de stress hydrique sans apport azoté, EPS20 × EPS21 a les plantes les plus hautes, mais IZM × MST et cinq autres croisements de populations ne sont pas significativement différents.

**Tableau 8.** Moyennes <sup>a</sup> de deux caractères (la vigueur précoce et la hauteur de la plante) étudiés sur deux années sous stress azoté et hydrique.

	Vigueur précoce (Echelle de 1–9) <sup>b</sup>				Hauteur de la plante (cm)			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N <sup>c</sup>	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N
<i>Populations algériennes</i>								
AOR	4,33 cd <sup>a</sup>	5,17 efg	5,67 bcde	7,17 cde	122,53 def	130,12 de	171,81 ijk	204,57 fghi
BAH	5,00 abcd	5,67 bcdef	6,00 abcd	7,67 abcd	136,56 bcde	136,41 cde	184,20 defghi	210,77 defgh
IGS	4,83 abcd	5,00 fgh	5,83 abcd	7,17 cde	119,82 efg	131,14 de	193,11 cde	220,22 cdef
IZM	4,33 cd	5,17 efg	5,50 cde	7,00 def	120,63 efg	134,94 cde	184,48 defghi	218,68 cdef
MST	4,17 de	4,67 gh	5,33 de	6,40 ef	103,20 gh	118,43 e	161,45 k	182,76 j
SHH	4,67 bcd	5,33 defg	5,83 abcd	7,17 cde	117,66 fg	130,84 de	173,90 hijk	195,52 ij
<i>Croisements des populations</i>								
AOR×BAH	4,83 abcd	6,17 abc	6,40 abc	7,83 abcd	135,55 bcdef	141,36 bcd	179,27 fghij	202,62 ghi
AOR×IGS	5,50 ab	6,33 ab	6,50 ab	8,17 abc	143,94 abc	163,58 a	193,06 cde	226,38 bc
AOR×IZM	4,83 abcd	5,83 abcde	6,67 a	7,67 abcd	132,50 bcdef	149,68 abc	190,82 def	221,43 cd
AOR×MST	4,67 bcd	5,50 cdef	6,67 a	7,83 abcd	135,85 bcdef	135,41 cde	182,79 efg	206,78 efg
IGS×BAH	4,83 abcd	6,00 abcd	6,33 abc	7,33 bcde	132,43 bcdef	147,38 abcd	195,19 cde	221,36 cd
IGS×MST	5,17 abc	5,83 abcde	5,67 bcde	7,83 abcd	132,53 bcdef	145,06 bcd	187,34 defg	220,51 cde
IZM×BAH	5,50 ab	5,50 cdef	5,67 bcde	8,17 abc	139,67 abcd	140,64 cd	184,84 defgh	222,06 cd
IZM×IGS	5,67 a	6,33 ab	6,67 a	8,33 ab	144,57 abc	142,99 bcd	210,46 b	224,87 bcd
IZM×MST	5,33 ab	5,50 cdef	6,50 ab	7,50 abcde	145,22 ab	143,94 bcd	188,42 defg	223,55 cd
MST×BAH	4,33 cd	5,83 abcde	6,33 abc	7,50 abcde	120,90 efg	129,40 de	167,96 jk	200,53 hi
SHH×AOR	4,83 abcd	5,33 defg	6,17 abcd	7,67 abcd	137,78 bcde	130,65 de	177,73 ghij	210,94 defgh
SHH×BAH	4,83 abcd	5,67 bcdef	5,50 cde	8,17 abc	126,66 cdef	140,32 cd	169,40 jk	212,61 cdefgh
SHH×IGS	5,00 abcd	6,50 a	6,33 abc	7,67 abcd	144,11 abc	144,45 bcd	193,89 cde	212,01 defgh
SHH×IZM	5,67 a	6,33 ab	6,33 abc	8,00 abcd	142,24 abc	144,21 bcd	187,15 defg	215,16 defg
SHH×MST	5,00 abcd	5,83 abcde	5,83 abcd	8,00 abcd	129,17 bcdef	143,11 bcd	175,84 ghij	205,05 fghi
<i>Témoins</i>								
EPS20	3,4 e	4,25 h	4,75 e	6,00 f	95,01 h	130,38 de	188,04 defg	209,76 defghi
EPS20×EPS21	5,7 abc	6,17 abc	6,50 ab	8,50 a	156,30 a	159,71 ab	205,42 bc	245,29 a
EPS21	4,67 bcd	6,00 abcd	6,67 a	8,00 abcd	132,23 bcdef	137,38 cd	195,88 cd	217,86 cdef
EP17 × EP42	4,83 abcd	5,67 bcdef	6,17 abcd	7,00 def	134,51 bcdef	137,60 cd	227,42 a	239,62 ab
Moyennes	4,84	5,67	6,08	7,60	130,99	139,49	186,36	215,86
LSD <sub>(0,05)</sub>	0,89	0,76	0,94	1,13	18,46	18,42	12,81	22,98

<sup>a</sup> Pour chaque caractère, les moyennes suivies de la même lettre dans la rangée ne sont pas significativement différentes à la valeur *P* de 0,05. <sup>b</sup> Echelle de 1 à 9 : 1 = plante faible, 9 = plante forte. <sup>c</sup> Azote. LSD= différence la moins significative.

Pour le stress hydrique, l'ASI moyen varie de 4,99 jours à 6,59 jours sous un apport d'azote de 120 kg/ha et sans apport d'azote, respectivement, et de 1,59 jour (avec apport d'azote) à 2,83 jours (sans apport azoté) sous des conditions bien irriguées. MST et MST  $\times$  BAH présentent un ASI court (3,5 jours) par rapport au croisement EPS20  $\times$  EPS21 (19 jours) sous des conditions de stress hydrique sans apport d'azote (Tableau 9) et également sous l'approvisionnement d'azote. En conditions bien irriguées, MST (1,67 et 0,67 jour sous 0 et 120 kg N/ha respectivement), SHH et IGS (1,33 jour sous les deux taux d'azote), IZM  $\times$  IGS (0,33 jour avec approvisionnement en azote), MST  $\times$  BAH (1,83 et 0,67 jour sous 0 et 120 kg N/ha respectivement), SHH  $\times$  BAH (1,67 et 0,67 jour sous 0 et 120 kg N/ha respectivement) et SHH  $\times$  MST (1,17 et 0,33 jour sous 0 et 120 kg N/ha respectivement) présentent les intervalles ASI les plus courts.

Le rendement en grains de SHH  $\times$  IGS (5,09 t/ha) n'est pas significativement différent de celui du témoin Corné Européen EP17  $\times$  EP42 sous des conditions optimales. Il est supérieur également à celui des autres témoins (Tableau 9). IZM  $\times$  IGS (4,92 t/ha) et AOR  $\times$  IGS (4,89 t/ha) et quatre autres croisements ne sont pas significativement différents de SHH  $\times$  IGS. Sous un régime sans azote, outre EP17  $\times$  EP42 (3,80 t/ha) et AOR  $\times$  IGS (3,81 t/ha), la population IGS (3,10 t/ha) et la plupart des croisements impliquant IGS, sont parmi les géotypes les plus productifs.

Inversement, sous conditions de stress hydrique AOR  $\times$  IGS (1,69 t/ha) a eu le rendement le plus élevé avec azote, suivi du croisement IGS  $\times$  BAH (1,47 t/ha) et des croisements impliquant SHH avec BAH (1,14 t/ha), IGS (1,23 t/ha), IZM (1,24 t/ha) ou MST (1,24 t/ha) ; tandis qu'EP17  $\times$  EP42 a donné le rendement le plus faible. Enfin, sous stress hydrique et sans azote EP17  $\times$  EP42 (1,35 t/ha), SHH  $\times$  AOR (1,31 t/ha), et trois autres croisements ont le rendement le plus élevé (Tableau 9).

**Tableau 9.** Moyennes <sup>a</sup> de deux caractères (l'intervalle anthèse-sortie des soies et le rendement en grains) sur deux années sous stress hydrique et azoté.

	ASI <sup>b</sup> (jours)				Rendement en grains (t/ha)			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N <sup>c</sup>	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N
<i>Populations</i>								
AOR	7,17 efgh	3,83 efgh	2,83 bc	1,83 bcde	0,52 ghi	1,04 bcdef	1,98 fgh	3,16 ghij
BAH	6,00 fghij	8,50 bcd	2,67 bc	2,33 bcd	0,79 cdefgh	1,04 bcdef	2,55 cdefg	3,54 efghi
IGS	9,83 cde	5,83 defg	2,83 bc	1,33 cde	0,67 defgh	0,63 defghi	3,10 abcd	3,51 efghi
IZM	10,75 cd	9,5 ab	3,67 bc	2,33 bcd	0,49 hi	0,52 efghi	1,70 ghi	2,81 ij
MST	3,50 j	4,20 efgh	1,67 c	0,67 de	0,47 hi	0,48 fghi	2,06 efgh	2,24 j
SHH	4,67 ghij	3,33 fgh	1,33 c	1,33 cde	0,59 fgh	0,64 defghi	2,62 cdefg	2,70 ij
<i>Croisements des populations</i>								
AOR × BAH	7,17 efgh	5,17 efgh	2,00 bc	1,33 cde	1,04 abcd	1,12 abcde	2,80 abcdef	3,75 defgh
AOR × IGS	9,17 cdef	4,33 efgh	2,50 bc	2,00 bcde	0,95 bcdef	1,69 a	3,81 a	4,89 bc
AOR × IZM	11,17 c	6,00 cdef	3,00 bc	2,33 bcd	0,71 defgh	1,38 abc	3,38 abc	3,80 defgh
AOR × MST	6,50 efghij	3,67 efgh	2,33 bc	0,83 cde	0,65 efgh	0,64 defghi	3,09 abcde	3,81 defgh
IGS × BAH	4,00 hi	3,17 gh	2,17 bc	1,17 cde	0,83 cdefgh	1,47 ab	2,70 bcdefg	4,23 bcdef
IGS × MST	5,83 fghij	4,67 efgh	2,67 bc	1,33 cde	0,75 cdefgh	1,00 bcdefg	3,09 abcd	4,06 cdefg
IZM × BAH	7,67 defg	4,50 efgh	3,50 bc	1,17 cde	1,00 abcde	0,77 cdefghi	2,83 abcdef	4,62 bcd
IZM × IGS	7,00 efghi	6,33 cde	3,00 bc	0,33 e	0,78 cdefgh	0,67 defghi	3,70 ab	4,92 bc
IZM × MST	7,00 efghi	5,00 efgh	2,50 bc	1,50 cde	0,82 cdefgh	0,95 bcdefghi	3,16 abcd	3,44 fghi
MST × BAH	3,50 j	2,50 h	1,83 c	0,67 de	0,66 defgh	0,97 bcdefgh	2,50 cdefg	3,09 hij
SHH × AOR	3,67 ij	5,17 efgh	2,17 bc	1,17 cde	1,31 ab	0,73 defghi	3,10 abcd	4,01 cdefgh
SHH × BAH	3,83 hij	3,33 fgh	1,67 c	0,67 de	0,93 bcdef	1,14 abcde	3,06 abcde	4,42 bcde
SHH × IGS	6,17 fghij	5,00 efgh	2,83 bc	1,00 cde	0,87 cdefg	1,23 abcd	3,74 a	5,09 ab
SHH × IZM	4,50 ghij	3,83 efgh	2,00 bc	1,67 bcde	1,12 abc	1,24 abcd	3,18 abcd	4,30 bcdef
SHH × MST	3,67 ij	2,83 h	1,17 c	0,33 e	0,71 defgh	1,24 abcd	2,89 abcdef	4,14 cdef
<i>Témoins</i>								
EPS20	.	5,00 efgh	1,67 c	3,33 ab	0,06 j	0,36 hi	0,73 i	0,70 k
EPS20 × EPS21	19,00 a	11,50 a	7,17 a	1,83 bcde	0,51 ghi	0,65 defghi	2,32 defg	3,92 defgh
EPS21	15,50 b	8,67 bc	7,17 a	2,50 abc	0,17 ij	0,40 ghi	1,09 hi	2,70 ij
EP17 × EP42	.	4,67 efgh	4,80 ab	4,17 a	1,35 a	0,32 i	3,80 a	5,94 a
Moyennes	6,59	4,99	2,83	1,59	0,77	0,91	2,73	3,73
LSD <sup>(0,05)</sup>	3,37	2,75	2,85	1,76	0,38	0,63	1,03	0,93

<sup>a</sup> Les moyennes suivies de la même lettre dans la ligne ne sont pas significativement différentes à une valeur  $p$  de 0,05 ; <sup>b</sup> Intervalle anthèse-sortie des soies; <sup>c</sup> azote. LSD : la plus petite différence significative.

### 3.2. Effets variétaux et d'hétérosis pour les populations algériennes de maïs

L'analyse des croisements diallèles a été faite séparément pour chaque traitement. Des analyses combinées sur plusieurs années ont révélé des différences significatives entre les années sous conditions de bonne irrigation et avec les deux niveaux de fertilisation d'azote (Tableau 10). Les géotypes sont significativement différents pour tous les traitements, sauf pour le rendement sous stress hydrique et sans apport d'azote. En conditions de bonne irrigation, l'effet variétal est significatif pour la hauteur des plantes (avec les deux taux d'azote) et le rendement en grains (avec apport d'azote) (Tableau 10).

Sous bonne irrigation, l'hétérosis est significative pour la vigueur précoce et le rendement (avec apport d'azote) et pour tous les caractères sauf l'ASI (sans apport d'azote). L'hétérosis moyen est significatif pour la vigueur précoce et le rendement en grains sous bonne irrigation avec apport d'azote. L'hétérosis variétal est significatif sous stress hydrique pour l'ASI (sous apport d'azote), la vigueur précoce (sous apport d'azote), et pour le rendement en grains sous bonne irrigation sans apport d'azote.

L'hétérosis moyen est significatif et positif pour tous les caractères sous tous les traitements, à l'exception de l'ASI seulement sous stress azoté, indiquant l'existence de l'hétérosis dans cet ensemble de croisements diallèles (Tableaux 11 et 12).

**Tableau 10.** Carrés moyens de quatre caractères à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié.

Bonne irrigation									
		Avec azote				Sans azote			
Sources de variation	ddl	Vigueur précoce <sup>a</sup>	Hauteur de la plante (cm)	ASI <sup>b</sup> (Jours)	Rendement en grains (t/ha)	Vigueur précoce	Hauteur de la plante (cm)	ASI (Jours)	Rendement en grains (t/ha)
Années	1	27,63***	1893,29*	4,57*	2,51*	14,58***	1112,25*	26,53***	1,96 <sup>ns</sup>
Rep (Années)	4	1,68*	61,19 <sup>ns</sup>	4,92**	0,73 <sup>ns</sup>	10,20***	4258,12***	11,76***	7,04***
Génotypes	20	1,24**	1156,72***	2,28*	3,49***	1,11**	753,55***	2,69*	1,85***
Variété	5	0,56 <sup>ns</sup>	2571,84*	3,66 <sup>ns</sup>	3,96**	0,48 <sup>ns</sup>	2104,49***	7,94 <sup>ns</sup>	2,05 <sup>ns</sup>
Hétérosis	15	1,49*	685,01 <sup>ns</sup>	1,81 <sup>ns</sup>	3,33***	1,31*	309,46*	0,84 <sup>ns</sup>	1,77*
Hétérosis moyen	1	14,13***	3481,39 <sup>ns</sup>	5,73 <sup>ns</sup>	35,67**	7,56 <sup>ns</sup>	1422,91 <sup>ns</sup>	0,53 <sup>ns</sup>	16,38 <sup>ns</sup>
Hétérosis variétal	5	0,44 <sup>ns</sup>	162,31 <sup>ns</sup>	1,23 <sup>ns</sup>	1,47 <sup>ns</sup>	1,07 <sup>ns</sup>	473,27 <sup>ns</sup>	0,28 <sup>ns</sup>	1,51*
Hétérosis spécifique	9	0,69 <sup>ns</sup>	664,69 <sup>ns</sup>	1,70 <sup>ns</sup>	0,77 <sup>ns</sup>	0,75 <sup>ns</sup>	90,85 <sup>ns</sup>	1,20 <sup>ns</sup>	0,28 <sup>ns</sup>
Années × Génotypes	20	0,65 <sup>ns</sup>	387,57 <sup>ns</sup>	1,19 <sup>ns</sup>	0,40 <sup>ns</sup>	0,57 <sup>ns</sup>	105,57 <sup>ns</sup>	1,82 <sup>ns</sup>	0,58 <sup>ns</sup>
Variété × Années	5	0,37 <sup>ns</sup>	384,77 <sup>ns</sup>	0,96 <sup>ns</sup>	0,34 <sup>ns</sup>	0,59 <sup>ns</sup>	38,96 <sup>ns</sup>	2,10 <sup>ns</sup>	0,56 <sup>ns</sup>
Hétérosis × Années	15	0,66 <sup>ns</sup>	388,51 <sup>ns</sup>	1,26 <sup>ns</sup>	0,41 <sup>ns</sup>	0,54 <sup>ns</sup>	118,92 <sup>ns</sup>	1,57 <sup>ns</sup>	0,63 <sup>ns</sup>
Hétérosis moyen × Années	1	0,14 <sup>ns</sup>	332,75 <sup>ns</sup>	2,40 <sup>ns</sup>	0,00 <sup>ns</sup>	0,38 <sup>ns</sup>	249,40 <sup>ns</sup>	1,02 <sup>ns</sup>	0,74 <sup>ns</sup>
Hétérosis variétal × Années	5	0,70 <sup>ns</sup>	314,22 <sup>ns</sup>	0,81 <sup>ns</sup>	0,50 <sup>ns</sup>	0,31 <sup>ns</sup>	198,28 <sup>ns</sup>	2,74 <sup>ns</sup>	0,26 <sup>ns</sup>
Hétérosis spécifique × Années	9	0,78 <sup>ns</sup>	435,97 <sup>ns</sup>	1,39 <sup>ns</sup>	0,41 <sup>ns</sup>	0,70 <sup>ns</sup>	61,84 <sup>ns</sup>	1,05 <sup>ns</sup>	0,82 <sup>ns</sup>
Erreur									
Degrés de liberté		79	80	80	80	79	79	79	79
Carrés moyens		0,48	339,28	1,16	0,59	0,50	225,3865	1,46	0,601

Suite Tableau 10									
Stress hydrique									
		Avec azote				Sans azote			
Sources de variation	ddl	Vigueur précoce	Hauteur de la plante (cm)	ASI (Jours)	Rendement en grains (t/ha)	Vigueur précoce	Hauteur de la plante (cm)	ASI (Jours)	Rendement en grains (t/ha)
Années	1	1,34 <sup>ns</sup>	110,17 <sup>ns</sup>	42,00*	0,19 <sup>ns</sup>	18,29***	672,30 <sup>ns</sup>	95,98***	0,27 <sup>ns</sup>
Rep (Années)	4	3,71***	2372,50***	27,80**	4,66***	2,75***	9290,42***	35,27**	2,07***
Génotypes	20	1,42**	532,79**	13,91**	0,66**	1,14**	728,04***	31,81***	0,27 <sup>ns</sup>
Variété	5	0,93*	459,97*	25,96**	0,41*	1,10 <sup>ns</sup>	545,40 <sup>ns</sup>	92,28*	0,25 <sup>ns</sup>
Hétérosis	15	1,59**	557,07*	12,71*	0,71*	1,16*	788,91***	12,79*	0,28**
Hétérosis moyen	1	13,83 <sup>ns</sup>	4015,50 <sup>ns</sup>	53,41**	3,17 <sup>ns</sup>	6,72 <sup>ns</sup>	6700,13*	20,38**	2,11 <sup>ns</sup>
Hétérosis variétal	5	0,79 <sup>ns</sup>	263,50 <sup>ns</sup>	20,73*	0,21 <sup>ns</sup>	1,23*	677,46 <sup>ns</sup>	13,77 <sup>ns</sup>	0,16 <sup>ns</sup>
Hétérosis spécifique	9	0,67 <sup>ns</sup>	335,89 <sup>ns</sup>	4,14 <sup>ns</sup>	0,71 <sup>ns</sup>	0,50 <sup>ns</sup>	194,03 <sup>ns</sup>	11,97 <sup>ns</sup>	0,14 <sup>ns</sup>
Années × Génotypes	20	0,32 <sup>ns</sup>	141,87 <sup>ns</sup>	4,11 <sup>ns</sup>	0,23 <sup>ns</sup>	0,40 <sup>ns</sup>	180,46 <sup>ns</sup>	6,20 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Variété × Années	5	0,21 <sup>ns</sup>	55,69 <sup>ns</sup>	2,11 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>	0,38 <sup>ns</sup>	321,39 <sup>ns</sup>	11,88 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Hétérosis × Années	15	0,36 <sup>ns</sup>	170,60 <sup>ns</sup>	4,38 <sup>ns</sup>	0,29 <sup>ns</sup>	0,41 <sup>ns</sup>	133,48 <sup>ns</sup>	5,63 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Hétérosis moyen × Années	1	0,20 <sup>ns</sup>	423,84 <sup>ns</sup>	2,06 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>	0,54 <sup>ns</sup>	14,07 <sup>ns</sup>	5,26 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>
Hétérosis variétal × Années	5	0,28 <sup>ns</sup>	130,02 <sup>ns</sup>	3,22 <sup>ns</sup>	0,13 <sup>ns</sup>	0,26 <sup>ns</sup>	170,79 <sup>ns</sup>	3,45 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Hétérosis spécifique × Années	9	0,42 <sup>ns</sup>	165,00 <sup>ns</sup>	5,23 <sup>ns</sup>	0,39 <sup>ns</sup>	0,48 <sup>ns</sup>	126,02 <sup>ns</sup>	7,58 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Erreur									
Degrés de liberté		80	80	77	78	80	80	75	80
Carrés moyens		0,65	206,34	6,16	0,29	0,46	243,01	7,36	0,17

<sup>a</sup> Echelle de 1 à 9: 1 = plante faible, 9 = plante forte. <sup>b</sup> ASI : Intervalle Anthèse-Sortie des soies. <sup>ns</sup>, \*, \*\*, \*\*\* Non significatif et significatif aux niveaux de probabilité de 0,05 ; 0,01 et 0,001 respectivement. Rep : Répétition.

Pour la vigueur précoce, les populations les plus favorables sous conditions de stress hydrique sont IZM (sans apport d'azote) et IGS (avec apport d'azote). Toutefois, BAH présente un hétérosis variétal (-0,47) significatif et négatif, surtout sous l'absence d'azote. En outre, MST montre un effet variétal (-0,69) significatif et négatif qui a conduit à fournir des plantes faibles sous conditions favorables de bonnes irrigation et approvisionnement en azote. En outre, le croisement SHH × AOR (-0,53) et le MST × IGS (-0,60) ont tous les deux montré un effet d'hétérosis spécifique significatif et négatif sous conditions de stress hydrique avec apport d'azote et sous conditions bien irriguées sans apport d'azote, respectivement.

Pour la hauteur de la plante, un hétérosis spécifique significatif négatif (-10,99 cm) a été enregistré pour le croisement SHH × AOR (comme pour la vigueur précoce) et pour AOR × IGS (11,76 cm), ce qui a permis d'obtenir des plants plus hauts sous conditions de stress hydrique et d'apport d'azote (Tableau 11). En conditions de bonne irrigation et apport d'azote, un hétérosis spécifique significatif élevé et positif est enregistré chez le croisement IGS × BAH (15,87 cm) et un hétérosis spécifique significatif et négatif chez AOR × BAH (-11,12 cm). Sous stress hydrique sans apport d'azote, un effet variétal significatif et positif a été trouvé pour BAH (16,5 cm). L'hétérosis moyen pour ce caractère est significatif et positif dans tous les traitements. En absence d'apport azoté, un hétérosis variétal significatif et négatif a été observé chez le génotype BAH (-14,70 cm) sous conditions de stress hydrique et (-10,87 cm) sous conditions bien irriguées. MST présente un effet variétal significatif et négatif dans tous les traitements, ce qui a conduit à une réduction de la hauteur des plantes. Cependant, un effet variétal significatif et positif sous conditions bien irriguées a été constaté chez IGS (14,95 cm sans apport d'azote et 14,8 cm avec apport d'azote) et pour IZM (13,26 cm sous des conditions bien irriguées avec apport d'azote). L'hétérosis moyen pour ce caractère est significatif et positif dans tous les traitements.

**Tableau 11.** Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour la vigueur précoce et la hauteur de la plante.

	Vigueur précoce <sup>a</sup>				Hauteur de la plante (cm)			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N <sup>b</sup>	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N
<i>Effet variétal</i>								
AOR	-0,22	0,00	-0,03	0,07	2,46	-0,19	-6,35	-0,85
BAH	0,44	0,50	0,31	0,57	16,50 *	6,10	6,05	5,35
IGS	0,28	-0,17	0,14	0,07	-0,24	0,83	14,9 5*	14,80 *
IZM	-0,22	0,00	-0,19	-0,09	0,56	4,62	6,32	13,26 *
MST	-0,39	-0,50	-0,36	-0,69 *	-16,87 *	-11,88 *	-16,71 *	-22,66 **
SHH	0,11	0,17	0,14	0,07	-2,41	0,53	-4,26	-9,90
<i>Hétérosis variétal</i>								
AOR	-0,06	-0,08	0,32	-0,05	-0,09	1,75	2,08	-3,86
BAH	-0,47*	-0,33	-0,39	-0,34	-14,70 *	-6,79	-10,87 *	-1,70
IGS	0,07	0,46*	0,01	-0,01	4,26	6,94	5,50	5,06
IZM	0,53*	0,00	0,26	0,16	5,51	-0,46	5,25	-1,18
MST	-0,01	0,00	0,13	0,21	4,09	1,66	1,93	4,11
SHH	-0,06	-0,04	-0,33	0,03	0,93	-3,09	-3,88	-2,43
<i>Hétérosis spécifique</i>								
AOR×BAH	0,18	0,43	0,10	0,06	4,65	0,63	2,60	-11,12 *
AOR×IGS	0,39	0,14	-0,12	0,31	2,45	11,76 *	-4,42	1,14
AOR×IZM	-0,48	0,02	-0,04	-0,28	-10,64	3,36	-2,11	3,21
AOR×MST	-0,03	-0,07	0,17	0,14	2,84	-4,77	4,70	1,22
IGS×BAH	-0,19	-0,19	0,26	-0,48	-1,45	0,96	4,45	15,87 **
IGS×MST	0,10	-0,19	-0,60 *	0,10	-3,47	-0,82	-4,82	-1,79
IZM×BAH	-0,27	0,32	0,49	-0,27	-4,13	0,28	1,33	1,42
IZM×IGS	-0,03	0,06	0,19	0,35	-1,57	-9,02	3,47	-10,09
IZM×MST	0,06	-0,15	0,15	-0,32	7,56	3,56	0,83	8,26
MST×BAH	-0,28	0,27	0,38	-0,15	-4,51	-5,39	-3,38	-10,28
SHH×AOR	-0,07	-0,53 *	-0,12	-0,23	0,70	-10,99 *	-0,77	5,54
SHH×BAH	0,02	-0,19	-0,24	0,31	-2,82	4,08	-2,35	1,96

Suite du tableau :								
SHH×IGS	-0,28	0,18	0,27	-0,28	4,04	-2,89	1,32	-10,13
SHH×IZM	0,18	0,39	0,19	-0,03	0,51	2,38	-0,86	0,03
SHH×MST	0,14	0,14	-0,10	0,23	-2,43	7,41	2,67	2,59
<i>Hétérosis moyen</i>	0,51 **	0,73 ***	0,54 **	0,75 ***	16,14 **	12,50 ***	7,45*	11,64 **

<sup>a</sup> Echelle de 1 à 9: 1 = plante faible, 9 = plante forte. <sup>b</sup> Azote. \*, \*\*, \*\*\* Non significatif et significatif aux niveaux de probabilité de 0,05 ; 0,01 et 0,001 respectivement.

Pour l'ASI, un hétérosis spécifique significatif et négatif a été trouvé chez le croisement SHH × AOR (-2,13 jours) sous stress hydrique sans apport d'azote et IZM × IGS (-1,13 jours) sous bonne irrigation avec apport d'azote. BAH montre un hétérosis variétal significatif et négatif (-2,11 jours) en présence d'engrais azoté sous des conditions de stress hydrique (Tableau 12). Sous stress hydrique avec apport d'azote, AOR et SHH avec un ASI de -2,03 et -2,53 jours, respectivement, ont un effet variétal significatif négatif ; par contre, dans le cas où aucun apport azoté n'a été appliqué, un effet variétal négatif significatif est trouvé pour MST (-3,49 jours) et pour SHH (-2,32 jours). De plus, sous irrigation et avec apport d'azote, des valeurs négatives significatives pour MST (-0,97 jour) et pour SHH (-1,17 jour) sans apport azoté, ont été observées. Toutes les valeurs négatives indiquent que ces populations ont donné des plants tolérants au stress avec un faible intervalle entre floraison mâle et femelle (ASI). L'hétérosis moyen pour ce caractère est négatif dans tous les traitements et significatif seulement sous les conditions sans apport d'azote. Les valeurs significatives et positives ont été enregistrées pour l'effet variétal chez IZM sous tous les traitements sauf sous conditions bien irriguées et avec azote ; et sous stress hydrique chez IGS (sans azote) et BAH (avec azote). Ainsi que pour l'hétérosis variétal chez AOR sous conditions de stress hydrique et avec les deux niveaux d'azote.

En ce qui concerne le rendement, AOR × IGS a présenté un hétérosis spécifique positif et significatif (0,41 t/ha) sous conditions de stress hydrique avec apport d'azote (Tableau 12). En revanche, IZM × IGS (-0,47 t/ha) et SHH × AOR (-0,43 t/ha) présentent un hétérosis spécifique significatif et négatif. Sous conditions bien irriguées avec apport d'azote, IZM × BAH montre un hétérosis spécifique négatif (-0,58 t/ha). Les génotypes IZM et SHH montrent un hétérosis variétal positif et significatif (0,46 t/ha sans apport d'azote) et (0,42 t/ha avec apport d'azote), respectivement. En revanche, sous le même régime hydrique, BAH présente les valeurs d'hétérosis variétal les plus faibles soit -0,46 t/ha en apportant de l'azote et -0,56 t/ha sans apport d'azote. Sous bonne irrigation, l'effet variétal est significatif et positif pour BAH (0,55 t/ha avec apport d'azote) et IGS (0,77 t/ha sans apport d'azote), tandis que l'effet variétal est significatif et négatif pour IZM (-0,64 t/ha) sans apport d'azote et pour MST (-0,75 t/ha) avec apport d'azote. L'hétérosis moyen pour ce caractère est très significatif et positif pour tous les traitements.

**Tableau 12.** Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour l'ASI et le rendement en grains.

	ASI <sup>b</sup> (Jours)				Rendement en grains (t/ha)			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N <sup>c</sup>	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N
<i>Effet variétal</i>								
AOR	0,18	-2,03 *	0,33	0,19	-0,07	0,32	-0,35	0,16
BAH	-0,99	2,63 **	0,17	0,69	0,21	0,32	0,22	0,55 *
IGS	2,85 *	-0,03	0,33	-0,31	0,08	-0,10	0,77 *	0,51
IZM	3,76 **	3,63 **	1,17 *	0,69	-0,10	-0,20	-0,64 *	-0,18
MST	-3,49 **	-1,67	-0,83	-0,97 *	-0,12	-0,24	-0,27	-0,75 **
SHH	-2,32 *	-2,53 *	-1,17 *	-0,31	0,00	-0,09	0,28	-0,29
<i>Hétérosis variétal</i>								
AOR	1,76 *	1,64 *	-0,11	0,36	0,10	-0,12	0,30	-0,23
BAH	-0,53	-2,11 **	-0,24	-0,56	-0,08	-0,14	-0,56 *	-0,46 *
IGS	-0,95	0,43	0,18	0,15	-0,09	0,21	-0,04	0,33
IZM	-0,12	-0,86	-0,03	-0,06	0,06	0,00	0,46 *	0,15
MST	0,80	0,04	0,10	0,19	-0,14	-0,03	-0,10	-0,20
SHH	-0,95	0,85	0,10	-0,10	0,14	0,09	-0,07	0,42 *
<i>Hétérosis spécifique</i>								
AOR × BAH	0,29	0,97	-0,26	-0,08	0,07	-0,01	-0,02	-0,08
AOR × IGS	0,79	-1,08	-0,26	0,38	0,05	0,41 *	0,21	0,29
AOR × IZM	1,50	0,05	0,03	0,42	-0,25	0,37	-0,02	-0,28
AOR × MST	-0,46	-0,53	0,24	-0,50	-0,10	-0,33	0,06	0,37
IGS × BAH	-1,50	-0,83	-0,38	0,21	-0,02	0,21	-0,33	-0,34
IGS × MST	0,25	0,68	0,28	0,46	0,12	-0,09	-0,15	-0,12
IZM × BAH	-0,88	0,03	-0,74	0,08	-0,09	0,23	0,00	-0,58 *
IZM × IGS	-1,29	0,59	-0,26	-1,13 **	-0,06	-0,47 *	0,08	0,11
IZM × MST	0,13	0,47	-0,09	0,33	0,13	0,12	0,12	-0,20

Suite du tableau :								
MST × BAH	-0,58	-0,28	-0,05	0,00	-0,04	0,03	0,05	-0,32
SHH × AOR	-2,13 *	0,59	0,24	-0,21	0,22	-0,43 *	-0,24	-0,29
SHH × BAH	0,92	0,18	-0,05	-0,04	-0,11	0,00	0,30	0,16
SHH × IGS	1,75	0,63	0,62	0,08	-0,09	-0,06	0,19	0,06
SHH × IZM	-1,21	-1,08	-0,43	0,46	0,09	0,22	-0,17	-0,21
SHH × MST	0,67	-0,33	-0,38	-0,29	-0,11	0,27	-0,08	0,27
<i>Hétérosis moyen</i>	-0,93	-1,50 **	-0,14	-0,47 *	0,29 **	0,36 **	0,80 ***	1,18 ***

<sup>b</sup> ASI : Intervalle Anthèse-Sortie des soies . <sup>c</sup> : Azote ; \*, \*\*, \*\*\* Non significatif, ou significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01, et 0,001 respectivement.

## 4. Discussion

Une grande variabilité au sein des populations algériennes de maïs a été notée, ainsi que parmi les croisements de populations, que ce soit sous conditions hydriques et azotées favorables ou de stress (Tableau 6). Parmi les populations parentales, la variation du rendement était minimale sous conditions de contrôle, variant de 2,24 t/ha pour le génotype MST à 3,54 pour BAH, alors qu'elle était maximale dans les conditions de stress hydrique avec fertilisation azotée, où le rendement en grains d'AOR et BAH doublait celui de MST et IZM.

La variabilité a augmenté au sein des croisements de populations sous stress hydrique, où le rendement de SHH × AOR a doublé celui de AOR × MST et MST × BAH sous stress combinés ; bien que les variations pour le rendement aient diminué sous irrigation pour tous les croisements (Tableau 9). De plus, les gammes de variation sont encore plus grandes pour l'ASI sous stress hydrique, soit 3,50 jours pour MST et 10,75 pour IZM ; tandis que, parmi les hybrides, MST × BAH enregistre 3,50 jours et AOR × IZM a eu 11,17 jours sous stress combinés. De plus, la variation pour l'ASI est plus étroite sous conditions de bonne irrigation. Cette variation génétique rend possible la sélection pour l'obtention d'hybrides performants (Zelege *et al.*, 2020). Nos résultats sont en accord avec ceux de Cherchali *et al.* (2018), qui ont rapporté une grande variabilité entre les populations algériennes et leurs croisements. De plus, une variabilité génétique significative sous conditions de stress est de grande pour progresser dans la sélection en vue d'améliorer le rendement en grains sous conditions de stress hydrique et de faible teneur en azote (Badu-Apraku *et al.* 2012 ; Mogesse *et al.* 2020). Cette variabilité pourrait également être utile pour les programmes de sélection dans les environnements tempérés, car le maïs algérien présente un haut degré de diversité génétique et une grande adaptabilité aux régions tempérées (Djemel *et al.*, 2012; Aci *et al.*, 2013 ; Akrouf *et al.*, 2021 ; Riache *et al.*, 2021 ; Riache *et al.*, 2022).

Chiuta et Mutengwa (2020) ont signalé que le matériel génétique utilisé dans les programmes de sélection pour l'amélioration des cultures doit être soumis à un processus de sélection rigoureux pour déterminer son potentiel inhérent, car leur succès dépend de la capacité du matériel génétique à transmettre les caractéristiques souhaitées à sa descendance. Nos données agronomiques ont montré que la vigueur précoce, la hauteur des plantes et le rendement en grains étaient supérieurs dans les croisements que dans les populations parentales. Néanmoins, les différences entre les populations et leurs croisements pour l'ASI n'étaient pas aussi élevées que pour les caractères précédents.

L'absence d'interaction significative génotype  $\times$  années pour tous les caractères étudiés dans l'ensemble des traitements est une preuve de la stabilité des génotypes au fil des années (Tableau 6). Ce résultat est conforme à celui d' Oyekale *et al.* (2020) qui ont constaté que les modèles de réponse des génotypes étaient similaires pour les caractères mesurés dans les divers environnements. Une interaction significative génotype  $\times$  années réduirait les progrès de la sélection dans les programmes d'amélioration génétique et rendrait difficile la sélection de génotypes stables et performants à divers environnements (Yan et Hunt, 2010).

Selon la performance des populations parentales, la population BAH est tolérante au stress azoté, sur la base de la vigueur précoce et de l'ASI, et la population IGS sur la base de la vigueur précoce et du rendement, car tous les deux ont amélioré leur performance relative sous stress azoté, par rapport à la fertilisation azotée standard (Tableaux 8 et 9). La population BAH appartient au groupe génétique III, tandis qu'IGS appartient au groupe génétique I, défini par Cherchali *et al.*, (2018), et ces populations proviennent de régions différentes. En ce qui concerne les croisements de populations, ceux qui ont un meilleur classement en termes de rendement et de la hauteur des plantes sous déficit azoté et stress hydrique par rapport aux conditions de contrôle étaient  $IZM \times BAH$  et  $SHH \times IZM$ , car les deux croisements ne sont pas significativement différents du croisement le plus productif ( $SHH \times AOR$ ) pour le rendement sous conditions de stress combinés, alors qu'ils sont significativement différents du croisement le plus productif ( $SHH \times IGS$ ) pour le rendement sous conditions de contrôle (Tableau 9). De plus,  $IZM \times BAH$  et  $SHH \times IZM$  ont également une meilleure hauteur relative des plantes sous stress hydrique que sous des conditions de contrôle. De plus,  $AOR \times BAH$  et  $SHH \times AOR$  ont eu un meilleur rendement relatif sous conditions de déficit azoté et de stress hydrique que sous conditions de contrôle. Cependant, aucun des témoins n'a eu une meilleure performance en conditions de stress azoté ou de stress combiné que sous conditions de contrôle. Par conséquent, nous pourrions choisir les parents les plus performants et surtout les croisements les plus prometteurs comme base des programmes de sélection futurs.

Pour la vigueur précoce, la contribution des variances d'hétérosis est plus élevée sous tous les traitements (Tableau 10). Les carrés moyens de l'hétérosis sont supérieurs aux carrés moyens de l'effet variétal, ce qui signifie que pour la plupart des caractères, le rôle des gènes non additifs est plus important que celui des gènes additifs, et que l'hétérosis est la principale composante qui explique les différences entre les données ; l'effet variétal n'étant important que sous stress hydrique.

Pour la hauteur des plantes, l'hétérosis variétal et l'hétérosis spécifique présentent des carrés moyens non significatifs dans tous les traitements. De plus, les effets variétaux expliquent la plus grande proportion de la somme des carrés dans le cas d'une culture irriguée avec apport d'azote, ce qui indique que ce caractère est principalement contrôlé par des effets additifs. Ces résultats sont conformes à ceux de Zeleke *et al.* (2020), qui ont signalé que l'action génique additive était plus importante que l'action génique non additive dans l'hérédité de la hauteur des plantes. Contrairement à nos résultats, sous une faible teneur en azote, Noëlle *et al.* (2017) ont signalé que la hauteur des plantes était principalement influencée par des effets géniques additifs. Ribeiro *et al.* (2020) ont rapporté un hétérosis spécifique non significatif pour la hauteur des plantes, ce qui indique que les effets géniques non additifs n'étaient pas importants dans l'hérédité de ce caractère sous une faible teneur d'azote.

Pour l'ASI, les effets variétaux et l'hétérosis ne sont significatifs que sous stress hydrique, ce qui suggère que l'action génique additive et non additive sont importantes pour l'hérédité de ce caractère sous stress (Tableau 10). En conséquence, Amegbor *et al.* (2020) ont rapporté la prépondérance de l'AGC sur l'ASC pour l'ASI dans le cas d'un stress hydrique contrôlé. Ils ont suggéré qu'une amélioration génétique substantielle pourrait être obtenue en utilisant des programmes de sélection qui capitalisent sur les effets des gènes non additifs, comme l'hybridation. Cependant, sous un stress hydrique sans apport d'azote, l'effet variétal présente une proportion plus élevée de la somme des carrés (45%) que l'effet d'hétérosis (19%), ce qui indique que les effets génétiques additifs contrôlent l'ASI. Alphonse *et al.* (2011) ont rapporté qu'en conditions de stress hydrique et de faible teneur en azote, des caractères secondaires tels que l'ASI pourraient apporter des gains génétiques prometteurs. Ces caractères secondaires peuvent être utilisés pour sélectionner des génotypes tolérants au stress, car leur héritabilité sous stress reste élevée et leur corrélation génétique avec le rendement en grains augmente.

Pour ce qui est du rendement, l'effet d'hétérosis est significatif dans tous les traitements (Tableau 10). La somme des carrés des génotypes explique la plus grande partie de la variabilité, tandis que les années ou l'interaction génotype  $\times$  année n'ont que des contributions mineures. Au sein de la variation génotypique, la contribution de l'hétérosis à la variation totale est de 50% plus importante que l'hétérosis moyen, et plusieurs fois plus importante que l'effet variétal sous conditions de contrôle, bien que les différences dans la proportion de la variance expliquée parmi les sources de variation soient plus faibles sous déficit azoté. De même, sous conditions de stress hydrique, Umar *et al.* (2014) et Njeri *et al.* (2017) ont rapporté une action génique non additive pour ce caractère plutôt que des effets géniques additifs. Meseke *et al.*

(2006) et Noëlle *et al.* (2017) ont également rapporté la prédominance d'effets géniques non additifs pour le rendement en grains, suggérant que le développement d'hybrides pourrait être intéressant sous conditions d'absence d'apport azoté afin d'exploiter les effets génétiques non additifs. Contrairement à nos résultats, Alphonse *et al.* (2011) ont proposé que dans la plupart des environnements, l'effet des gènes additifs est le facteur le plus important dans la variation génétique contrôlant le rendement en grains. De même, Beck *et al.* (1990) ont rapporté la prédominance de l'AGC sur l'ASC, indiquant l'importance relative de l'action des gènes additifs par rapport à l'action des gènes non additifs pour ce caractère. De plus, dans tous les environnements testés dans l'étude de Badu-Apraku *et al.* (2020), plus de 60% des effets génétiques totaux ont été attribués à l'AGC pour le rendement en grains. En outre, Makumbi (2005) ; Chiuta et Mutengwa (2020) et Ribeiro *et al.*, (2020) ont signalé le rôle majeur des effets additifs sous conditions optimales. Ribeiro *et al.* (2020) et Oyekale *et al.* (2020) ont rapporté aussi ce résultat sous des conditions de faible teneur en azote, tandis que Amegbor *et al.* (2020) et Oyetunde *et al.* (2020) l'ont rapporté sous conditions de stress hydrique parmi les populations de maïs. L'effet variétal pour le rendement est significatif sous conditions d'apport d'azote et une bonne irrigation ainsi que dans le cas de stress hydrique, alors qu'il n'est pas significatif sous déficit azoté, ce qui indique qu'il existe une diversité génétique pour le rendement et, en particulier, sous conditions de stress hydrique (Tableau 10). L'hétérosis est significatif pour le rendement dans tous les traitements, mais l'hétérosis variétal pour le rendement n'est significatif que sous conditions de bonne irrigation sans apport d'azote, ce qui signifie que la capitalisation de l'hétérosis dans les programmes de sélection n'est pas très prometteuse sous conditions de stress hydrique ou lorsque l'azote est disponible à des taux normaux. En outre, cela indique que le rendement est contrôlé par les deux types d'action génétique. Le rôle important des deux actions génétiques pour conférer la tolérance à la sécheresse est souligné par Oyetunde *et al.* (2020), qui ont trouvé que les effets géniques additifs et non additifs étaient importants dans l'héritabilité du rendement en grains avec une fertilisation azotée élevée. De plus, Ribeiro *et al.* (2020) ont confirmé que la présence des deux types d'action génétique sous une faible teneur d'azote pouvait augmenter le rendement par sélection.

L'hétérosis moyen est significatif et positif dans la plupart des traitements, indiquant que les croisements sont, en moyenne, plus importants que les populations parentales pour tous les caractères (Tableau 11 et 12). Pour la vigueur précoce, sous conditions de stress hydrique, un effet d'hétérosis variétal significatif et positif est trouvé pour IZM dans le cas d'absence

d'apport azoté et IGS sous un apport d'azote (Tableau 11). Pour la hauteur des plantes, des effets variétaux positifs et significatifs sont détectés chez BAH en conditions de stress hydrique et azoté et chez IGS sous conditions de bonne irrigation avec ou sans apport d'azote, ainsi que chez IZM sous conditions témoins.

Pour l'ASI, des effets variétaux significatifs et négatifs sont identifiés chez AOR sous stress hydrique, MST sous stress combinés et également sous conditions de contrôle, et chez SHH sous toutes les conditions de stress mais pas sous conditions de contrôle. L'hétérosis variétal n'est significatif que chez la population BAH sous stress hydrique (Tableau 12).

Pour le rendement, il y a des effets variétaux positifs et significatifs chez la population BAH sous conditions de contrôle, et IGS sous stress azoté, tandis qu' MST et IZM ont des effets variétaux négatifs sous conditions de contrôle et de stress azoté, respectivement. L'hétérosis variétal est significatif et positif pour IZM sous stress azoté et SHH sous conditions de contrôle, alors qu'il est négatif et significatif chez la population BAH dans les deux traitements azotés avec bonne irrigation. Cependant, aucune des populations ne présente d'effets variétaux ou d'hétérosis variétaux significatifs pour le rendement en grains sous stress hydrique, quel que soit le traitement azoté. Ces géotypes IGS et IZM ont une forte probabilité de transmettre à leur descendance des allèles de tolérance au stress azoté, comme l'ont rapporté Amegbor *et al.*, (2020).

Aucun des croisements ne présente d'hétérosis spécifique positif significatif pour la vigueur précoce (Tableau 11). Pour la hauteur des plantes, sous conditions de stress hydrique avec apport d'azote, les croisements les plus prometteurs sont AOR  $\times$  IGS, avec un hétérosis spécifique positif et significatif, et IGS  $\times$  BAH sous conditions contrôlées, ce qui signifie qu'ils pourraient être prometteurs pour le développement d'hybrides tolérants à la sécheresse par sélection récurrente réciproque pour améliorer la hauteur des plantes.

Concernant l'ASI, les croisements les plus prometteurs identifiés comme excellents combineurs spécifiques sont SHH  $\times$  AOR sous conditions de stress hydrique sans apport d'azote et IZM  $\times$  IGS sous conditions optimales (Tableau 12). Pour le rendement, sous stress hydrique avec apport d'azote, le croisement le plus prometteur, basé sur l'hétérosis spécifique, est AOR  $\times$  IGS. D'un autre côté, avec la fertilisation azotée, IZM  $\times$  IGS et SHH  $\times$  AOR présentent un hétérosis spécifique négatif pour le rendement sous stress hydrique et IZM  $\times$  BAH sous bonne irrigation. Inversement, l'hétérosis spécifique pour le rendement n'est pas significatif sans fertilisation azotée. Par conséquent, aucun des croisements ne donne une

population de base prometteuse pour l'amélioration du rendement sous stress combiné ou sous stress azoté, mais AOR × IGS pourrait être utilisé dans un programme de sélection pour améliorer la tolérance à la sécheresse, conformément à Cherchali *et al.* (2018), qui ont conclu qu'AOR × IGS est le croisement le plus prometteur sous bonne irrigation et ont suggéré que l'augmentation du rendement est due au fait que les deux populations proviennent de deux groupes différents, sur la base des clusters génétiques (Aci *et al.*, 2013). Selon la classification de ces populations, faite avec des marqueurs moléculaires (Cherchali *et al.*, 2018), la population BAH, de l'ouest algérien, forme un groupe à part des autres populations ; de même, IGS, du Sud, forme un autre groupe à part ; tout comme la population SHH du Nord. Par contre, les populations du Centre, c'est-à-dire AOR, IZM et MST, sont regroupées en un seul groupe. Par conséquent, les relations hétérotiques détectées ici sont en accord partiel avec les clusters génétiques identifiés par Cherchali *et al.* (2018). Néanmoins, une variabilité génétique adéquate est essentielle au progrès de la sélection des programmes de sélection pour augmenter le rendement en grains (Mogesse *et al.*, 2020). Zeleke *et al.* (2020) ont déclaré que les croisements avec une valeur plus élevée des effets ASC, qui ont également montré des valeurs plus élevées de rendement moyen en grains, pourraient être exploités efficacement dans un programme de sélection hybride.

Toutefois, les parents d'AOR × IGS présentent un hétérosis variétal faible et non significatif, ce qui démontre l'importance des effets non additifs des gènes sur le potentiel de rendement en exploitant l'hétérosis maximum. Mogesse *et al.* (2020) ont confirmé que les bons combineurs spécifiques n'étaient pas nécessairement trouvés à partir des deux croisements de bons combineurs généraux.

# **Chapitre III :**

**Analyse génétique du caractère *stay-green* pour la tolérance au stress hydrique et au déficit en azote chez des populations de maïs du Sahara algérien**

---

## Chapitre III : Analyse génétique du caractère *stay-green* pour la tolérance au stress hydrique et au déficit en azote chez des populations de maïs du Sahara algérien

### 1. Introduction

Les principaux facteurs limitant la productivité du maïs sont les apports insuffisants en eau et en azote (Wang *et al.*, 2020). La sécheresse constitue une grave menace pour la production agricole dans le monde entier ; c'est un facteur environnemental abiotique critique qui entraîne une augmentation significative des pertes de rendement du maïs (Fischer *et al.*, 2020), ce qui menace les moyens de subsistance de nombreuses personnes dans le monde (Liedtke *et al.*, 2020). Donc, l'amélioration de la tolérance à la sécheresse a toujours été un objectif majeur de la sélection du maïs (Liu et Qin, 2021). Le stress hydrique affecte fortement la croissance et le métabolisme de l'azote, tandis que l'apport d'azote peut contribuer à la tolérance à la sécheresse dans une certaine mesure chez de nombreuses plantes (Wang *et al.*, 2016). L'azote aide les plants de maïs à augmenter leur surface foliaire et constitue un composant vital nécessaire à la synthèse de la chlorophylle, ce qui améliore la photosynthèse et par conséquent le rendement en grains et la biomasse totale (Kaur *et al.*, 2015). Par conséquent, le développement et la commercialisation de génotypes qui tolèrent une faible teneur en azote, peuvent contribuer à améliorer la sécurité alimentaire dans les pays en développement (Ribeiro *et al.*, 2018).

La sélection pour de faibles teneurs en azote et en eau présente des caractéristiques communes, ce qui suggère que la tolérance à l'un ou l'autre de ces stress implique un mécanisme adaptatif commun (Banziger *et al.* ; 1999 ; Garoma *et al.* ; 2021). En particulier, le retardement de la sénescence des feuilles (LS) contribue au rendement dans les deux (Banziger *et al.*, 1999). Par conséquent, le phénotype *stay-green* est associé à une plus grande résistance à la sécheresse et à une meilleure performance sous conditions de faible teneur en azote chez plusieurs cultures (Gregersen *et al.*, 2013).

La perte de chlorophylle est le symptôme visible de la sénescence des feuilles et, par définition, le caractère *stay-green* reflète un catabolisme chlorophyllien altéré ou retardé (Thomas et Ougham, 2014). Le caractère fonctionnel *stay-green* (SG) est un phénotype d'adaptation à la sécheresse qui s'exprime par un début de sénescence retardé, un taux de sénescence plus lent ou le maintien de la coloration des feuilles des génotypes SG plus longtemps après l'anthèse que ceux des sénescents, ce qui permet de maintenir la photosynthèse plus longtemps pendant la période de remplissage du grain (Thomas et Howarth, 2000), en

particulier sous conditions de sécheresse et de stress thermique (Kamal *et al.*, 2019). Ainsi, les plantes SG ont une période de remplissage des grains plus longue et ainsi un rendement plus élevé que les non-SG (Kamal *et al.*, 2019). Liedtke *et al.* (2020) ont signalé que les plantes exprimant ce phénotype présentent moins de sénescence induite par la sécheresse et conservent des feuilles vertes fonctionnelles plus longtemps lorsqu'une limitation hydrique se produit pendant le remplissage du grain, ce qui leur confère des avantages à la fois en termes de rendement et de récolte. Donc, le *stay-green* peut être fonctionnel ou cosmétique (Thomas et Howarth, 2000). Les génotypes SG fonctionnels sont importants sur le plan agronomique, car ils sont capables de maintenir leur capacité photosynthétique par rapport aux génotypes non-SG. Les génotypes SG fonctionnels retardent le début de la sénescence (type A) ou bien le taux de sénescence est initié mais le jaunissement des feuilles et la diminution du taux de photosynthèse sont plus lents (type B) (Thomas et Ougham, 2014).

La sécheresse et la faible teneur en azote font partie des conditions environnementales qui montrent les effets bénéfiques du retard de la sénescence des feuilles sur le rendement (Gregersen *et al.*, 2013). La sélection pour un SG fonctionnel a contribué à améliorer les rendements des cultures, en particulier lorsqu'elle est associée à d'autres caractéristiques utiles (Kamal *et al.* 2019; Zhang *et al.* 2019). De la même manière, Antonietta *et al.* (2016) ont signalé que la sélection a permis de développer des hybrides de maïs à meilleur rendement pour les environnements à faible teneur en azote, qui présentent également une sénescence foliaire retardée.

C'est dans cette optique que s'inscrit cette étude dont l'objectif est (i) d'estimer les effets variétaux et d'hétérosis des populations sahariennes algériennes et de leurs croisements pour les caractéristiques du *stay-green* sous conditions de stress hydrique et de déficit azoté et par la suite (ii) de connaître la relation avec le rendement sous conditions de stress, et (iii) d'identifier les populations et les croisements les plus prometteurs à utiliser dans la sélection pour la tolérance au stress hydrique et azoté.

## **2. Matériel et méthodes**

### **2.1. Matériel génétique et dispositif expérimental**

Les détails sur le matériel utilisé et la mise en place du dispositif expérimental sont mentionnés dans la partie matériel et méthodes du chapitre II.

Le dispositif expérimental utilisé pour l'évaluation des caractéristiques du *stay-green* était le même que celui mentionné dans le chapitre II. La figure 7 représente une photo prise par un drone illustrant bien la différence de coloration entre les différents traitements.



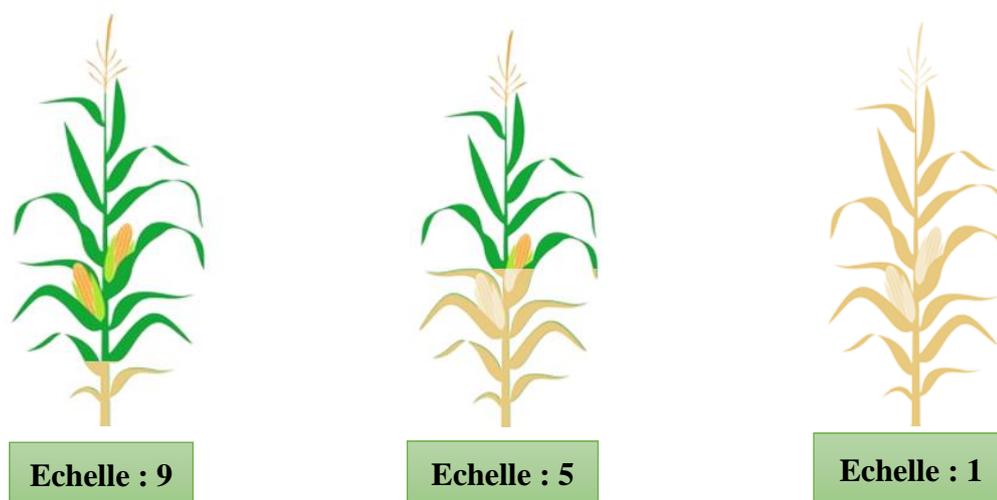
S+ : Stress hydrique avec azote ; S- : Stress hydrique sans azote ;  
N+ : Bonne irrigation avec azote ; N- : Bonne irrigation sans azote

**Figure 7.** Photo montrant la différence de la coloration entre les différents traitements (Aouissi et Djeddi, 2019).

## 2.2. Paramètres évalués

Le paramètre *stay-green* a été visuellement noté à travers la sénescence des feuilles et la coloration des plantes. Les plantes de chaque unité expérimentale ont été évaluées tous les 10 jours, à partir de 70 jours après le semis (environ 7 jours après la pleine floraison), avec :

- Pour la sénescence des feuilles (autrement appelée mort des feuilles), une échelle de 1-9 où 9 correspond à 0-10% de la surface des feuilles mortes prise du bas vers le haut de la plante ; alors que 1 correspond à 90-100% de la surface des feuilles mortes (Figure 8).
- Pour la coloration des plantes, une échelle de coloration verte de 1 à 9 a été utilisée, où 9 correspond à 90-100% de la plante à une coloration verte normale des feuilles, et 1 correspond à 0-10% des feuilles de la plante restent vertes.



**Figure 8.** Echelle de mesure pour la sénescence des feuilles de 1 (90-100% de la surface des feuilles mortes) à 9 (0-10% de la surface des feuilles mortes).

Enfin, le rendement en grain a été mesuré en t/ha, le détail est donné dans le Chapitre II. Ce caractère a été utilisé pour expliquer toute corrélation avec les caractéristiques du *stay-green*. Cinq épis récoltés dans chaque parcelle à rang unique ont été décortiqués pour déterminer le pourcentage d'humidité et le poids du grain par hectare ajusté à 14 % d'humidité en enregistrant le poids du grain frais et sec.

### 2.3. Analyses statistiques

Les données sur la sénescence des plantes et la coloration des feuilles pour chaque génotype dans tous les traitements des régimes hydriques et des taux d'azote ont été régressées par rapport aux jours de mesure (régression linéaire) pour estimer la pente, qui a été utilisée dans toutes les analyses de variance, y compris le diallèle. L'analyse de régression effectuée à l'aide du logiciel SAS 9.4 permet d'utiliser la pente comme indicateur de la variation du *stay-green*.

Dans les analyses combinées de la variance, les années et les répétitions ont été considérées comme des effets aléatoires tandis que les génotypes (populations parentales et croisements) et les traitements (azote et régime hydrique) ont été considérés comme des effets fixes. Les analyses combinées de la variance sur les années et les traitements, ainsi que les analyses individuelles pour chaque traitement sur les années ont été effectuées en utilisant la procédure PROC MIXED du logiciel SAS 9.4. Les valeurs moyennes des génotypes de maïs sous stress hydrique et sous déficit azoté ont été comparées en utilisant la méthode de la plus petite différence significative (LSD protégé Fisher) avec des tests LSD à  $P = 0,05$ .

La méthode II de Gardner et Eberhart (1966) a été utilisée pour estimer les effets variétaux et les effets d'hétérosis (hétérosis moyen, hétérosis variétal et hétérosis spécifique) dans les croisements diallèles pour chaque combinaison de traitement eau  $\times$  azote, à l'exception des témoins. Les résultats ont été calculés selon le modèle statistique présenté dans la partie matériel et méthodes du chapitre II. Le programme DIALLEL-SAS05 de Zhang *et al.*, (2005) a été utilisé pour analyser toutes les données.

Enfin, la régression linéaire du rendement en grains sur la sénescence des feuilles et la couleur des plantes a été calculée pour la moyenne de six populations algériennes de maïs et leurs croisements diallèles au niveau de chaque combinaison de stress hydrique et azoté, à savoir stress hydrique sans azote et stress hydrique avec azote, bonne irrigation sans azote, et bonne irrigation avec azote.

### 3. Résultats

#### 3.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes

L'analyse combinée de la variance a révélé des différences non significatives entre les années, et la plupart des interactions entre l'année et les autres facteurs étudiés (Tableau 13). Les effets des génotypes sont plus importants que l'irrigation, l'azote, les années et la plupart des interactions impliquant le facteur années. Cependant, les effets de l'irrigation et de l'azote ne sont pas significatifs pour les caractères d *stay-green*. Des différences significatives entre les populations parentales de maïs et les croisements sous conditions de contrôle et de stress ont été révélées (Tableau 13).

Une telle variabilité élevée montre aussi que le germoplasme était adapté à un large éventail de conditions environnementales (Naggar *et al.*, 2020), et pourrait fournir des allèles précieux pour l'amélioration du maïs dans les environnements tempérés puisque le maïs algérien a une grande adaptabilité aux régions tempérées et un haut degré de diversité génétique (Djemel *et al.*, 2012; Aci *et al.*, 2013), et peut être identifié comme source potentielle de diversité génétique pour le développement de variétés tolérantes aux stress abiotiques (Twumasi *et al.*, 2017 ; Nelimor *et al.*, 2020). En outre, les variétés locales de maïs africain constituent une classe importante de génotypes qui se distinguent par une grande diversité dans la phénologie, la croissance des plantes, le rendement en grains et la photosynthèse foliaire, dont la majorité indique une diversité recherchée par agriculteurs et des caractéristiques d'adaptation à des environnements variés dans lesquels ils ont évolué (Stephen *et al.*, 2016).

Les interactions années  $\times$  irrigation et irrigation  $\times$  génotypes sont significatives pour l'ensemble des caractères ; par contre, pour les interactions irrigation  $\times$  apport d'azote et années et irrigation  $\times$  génotypes ; des effets significatifs ont été obtenus pour la coloration des plantes uniquement.

**Tableau 13.** Carrés moyens de l'analyse combinée de la variance à travers les années pour la sénescence des feuilles et la coloration des plantes.

Sources de variation	ddl	Sénescence des feuilles <sup>a</sup>	Coloration des plantes <sup>b</sup>
Années	1	1,32 <sup>ns</sup>	50,48 <sup>ns</sup>
Rep (Y)	4	2,54 <sup>**</sup>	1,90 <sup>*</sup>
Irrigation	1	6,89 <sup>ns</sup>	8,57 <sup>ns</sup>
Y $\times$ Irrigation	1	7,15 <sup>**</sup>	23,58 <sup>***</sup>
Azote	1	1,22 <sup>ns</sup>	16,80 <sup>ns</sup>
Y $\times$ Azote	1	0,11 <sup>ns</sup>	0,00 <sup>ns</sup>
Irrigation $\times$ Azote	1	0,41 <sup>ns</sup>	5,66 <sup>**</sup>
Rep (Y $\times$ Irrigation $\times$ Azote)	12	0,35 <sup>***</sup>	0,41 <sup>***</sup>
Génotypes	24	1,07 <sup>***</sup>	1,12 <sup>***</sup>
Y $\times$ Génotypes	23	0,09 <sup>ns</sup>	0,18 <sup>ns</sup>
Azote $\times$ Génotypes	24	0,11 <sup>ns</sup>	0,13 <sup>*</sup>
Irrigation $\times$ Génotypes	24	0,45 <sup>**</sup>	0,42 <sup>**</sup>
Irrigation $\times$ Azote $\times$ Génotypes	24	0,11 <sup>ns</sup>	0,10 <sup>ns</sup>
Y $\times$ Azote $\times$ Génotypes	23	0,10 <sup>ns</sup>	0,06 <sup>ns</sup>
Y $\times$ Irrigation $\times$ Génotypes	23	0,13 <sup>ns</sup>	0,11 <sup>*</sup>
Y $\times$ Irrigation $\times$ Azote $\times$ Génotypes	23	0,10 <sup>ns</sup>	0,05 <sup>ns</sup>
Erreur			
Degrés de liberté		374	372
Carrés moyens		0,11	0,08

<sup>ns</sup>, \*, \*\*, \*\*\* Non significatif, Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement. <sup>a</sup> : Echelle de 1 à 9. <sup>b</sup> : Echelle de 1 à 9. Rep : Répétition. Y : Années.

Les différences entre les génotypes sont significatives pour tous les caractères dans la plupart des traitements. En outre, les interactions années  $\times$  génotypes ne sont pas significatives (Tableau 14). Les interactions non significatives entre le génotype et l'années pour les caractères de *stay-green* dans tous les traitements sont une preuve de la stabilité des génotypes et indiquent que les modèles de réponse étaient cohérents dans tous les environnements (Oyekale *et al.*, 2020). L'exploitation de la vigueur hybride et la sélection de parents adéquats nécessitent de connaître l'ampleur des variances génétiques utiles présentes dans les génotypes en termes de

capacité de combinaison et d'association des composants. Les informations sur le type d'action des gènes régissant l'hérédité des caractères dans une population guident le sélectionneur sur les objectifs à concevoir pour élaborer des programmes de sélection optimisés pour cette population (Talabi *et al.*, 2017).

**Tableau 14.** Carrés moyens de l'analyse de la variance de la sénescence des feuilles et de la coloration des plantes.

Bonne irrigation					
		Avec azote		Sans azote	
Sources de variation	ddl	Sénescence des feuilles <sup>a</sup>	Coloration des plantes <sup>b</sup>	Sénescence des feuilles	Coloration des plantes
Années	1	3,58 <sup>ns</sup>	29,25 **	3,72 <sup>ns</sup>	43,32 **
Rep (Y)	4	0,88 **	0,52 ***	0,91 ***	1,64 ***
Génotypes	24	0,66 *	0,60 ***	0,89 ***	0,90 ***
Y × Génotypes	23	0,27 <sup>ns</sup>	0,07 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>	0,17 <sup>ns</sup>
Erreur					
Degrés de liberté		94	94	93	93
Carrés moyens		0,24	0,07	0,08	0,13
Stress hydrique					
		Avec azote		Sans azote	
Sources de variation	ddl	Sénescence des feuilles	Coloration des plantes	Sénescence des feuilles	Coloration des plantes
Année	1	0,17 <sup>ns</sup>	2,93 *	1,23 <sup>ns</sup>	0,29 <sup>ns</sup>
Rep (Y)	4	1,08 ***	0,27 **	0,70 ***	0,70 ***
Génotypes	24	0,07 <sup>ns</sup>	0,16 *	0,12 **	0,12 <sup>ns</sup>
Y × Génotypes	23	0,05 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Erreur					
Degrés de liberté		94	93	93	92
Carrés moyens		0,06	0,07	0,06	0,07

<sup>ns</sup>, \*, \*\*, \*\*\* Non significatif, Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement.

<sup>a</sup> : Echelle de 1 à 9. <sup>b</sup> : Echelle de 1 à 9. Rep: Répétition. Y : Années.

Pour la sénescence des feuilles et la couleur des plantes, le coefficient de régression sur les jours de développement est toujours négatif. De petites valeurs absolues de b signifient que les plantes restent vertes plus longtemps (Tableau 15). Sous conditions de bonne irrigation, pour les populations parentales ; IZM a la valeur de sénescence foliaire la plus retardée, soit -1,63 et -1,9 sous aucun apport d'azote et avec apport d'azote respectivement, bien que les autres populations ne soient pas significativement différentes. Sous conditions de stress hydrique sans engrais azoté, IGS présente la sénescence foliaire la plus retardée (-1,73) tandis qu'AOR présente la sénescence la plus rapide (-1,95), bien qu'elles ne soient pas significativement différentes.

**Tableau 15.** Moyennes <sup>c</sup> de la sénescence des feuilles et de la coloration des plantes étudiées sur deux années sous stress hydrique et azoté.

	Sénescence des feuilles <sup>a</sup>				Coloration des plantes <sup>b</sup>			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N <sup>c</sup>	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	With N
<i>Populations algériennes</i>								
AOR	-1,95 g <sup>a</sup>	-1,83	-2,13 fghij	-2,28 c	-1,38	-1,43 bcd	-1,62 efg	-1,90 cdefg
BAH	-1,85 defg	-1,90	-2,08 efghi	-2,07 bc	-1,45	-1,57 bcd	-1,53 defg	-1,83 cdef
IGS	-1,73 bcdefg	-1,87	-1,72 bcd	-2,13 bc	-1,17	-1,32 bc	-1,00 bc	-2,02 cdefg
IZM	-1,90 fg	-1,77	-1,63 bc	-1,90 bc	-1,40	-1,45 bcd	-1,08 bcd	-1,73 c
MST	-1,87 efg	-1,88	-2,45 j	-2,48 c	-1,33	-1,30 bc	-2,00 g	-2,40 h
SHH	-1,77 cdefg	-1,72	-1,88 cdefg	-2,08 bc	-1,12	-1,43 bcd	-1,33 cdef	-1,85 cdef
<i>Croisements des populations</i>								
AOR×BAH	-1,65 bcde	-1,70	-2,02 defghi	-2,37 c	-1,18	-1,55 bcd	-1,56 defg	-2,17 gh
AOR×IGS	-1,73 bcdefg	-1,82	-1,65 bc	-2,08 bc	-1,23	-1,60 cd	-0,80 b	-1,95 cdefg
AOR×IZM	-1,53 ab	-1,68	-1,68 bcd	-2,12 bc	-1,05	-1,52 bcd	-1,08 bcd	-1,78 cde
AOR×MST	-1,78 cdefg	-1,78	-1,95 cdefgh	-2,13 bc	-1,38	-1,42 bcd	-1,53 defg	-2,00 cdefg
IGS×BAH	-1,72 bcdef	-1,83	-1,87 cdefg	-2,05 bc	-1,30	-1,68 d	-1,27 bcde	-1,83 cdef
IGS×MST	-1,77 cdefg	-1,78	-1,97 cdefgh	-1,95 bc	-1,45	-1,50 bcd	-1,08 bcd	-1,83 cdef
IZM×BAH	-1,77 cdefg	-1,90	-1,90 cdefg	-2,10 bc	-1,53	-1,60 cd	-1,33 cdef	-1,93 cdefg
IZM×IGS	-1,83 defg	-1,80	-1,80 bcdef	-1,87 bc	-1,27	-1,27 bc	-0,93 bc	-1,33 b
IZM×MST	-1,80 cdefg	-1,77	-1,85 bcdefg	-2,08 bc	-1,35	-1,52 bcd	-1,28 bcde	-2,05 defg
MST×BAH	-1,95 g	-1,85	-2,28 hij	-2,18 c	-1,47	-1,67 d	-1,72 efg	-1,95 cdefg
SHH×AOR	-1,88 fg	-1,73	-2,12 fghij	-2,32 c	-1,40	-1,47 bcd	-1,58 efg	-2,18 gh
SHH×BAH	-1,63 bcd	-1,65	-2,00 defghi	-2,18 c	-1,32	-1,23 ab	-1,55 defg	-1,97 cdefg
SHH×IGS	-1,65 bcde	-1,72	-1,77 bcde	-1,93 bc	-1,35	-1,42 bcd	-1,28 bcde	-1,75 cd
SHH×IZM	-1,63 bcd	-1,72	-2,02 defghi	-2,17 bc	-1,38	-1,43 bcd	-1,38 cdef	-2,07 efg
SHH×MST	-1,58 bc	-1,87	-2,32 ij	-2,22 c	-1,42	-1,68 d	-1,88 g	-2,13 fgh
<i>Témoins</i>								
EPS20	-1,92 fg	-2,00	-2,33 ij	-1,55 b	-1,25	-1,46 bcd	-1,80 fg	-2,03 cdefg
EPS20×EPS21	-1,77 cdefg	-1,85	-1,52 b	-2,12 bc	-1,38	-1,40 bcd	-1,02 bc	-1,88 cdefg
EPS21	-1,75 bcdefg	-1,78	-2,18 ghij	-2,15 bc	-1,28	-1,47 bcd	-1,53 defg	-1,85 cdef
EP17 × EP42	-1,32 a	-1,43	-0,45 a	-0,70 a	-0,88	-0,90 a	-0,15 a	-0,58 a

Suite du tableau :								
Moyennes	-1,75	-1,79	-1,90	-2,05	-1,31	-1,45	-1,34	-1,90
LSD <sub>(0,05)</sub>	0,23	0,27	0,35	0,63	0,35	0,34	0,50	0,31

c : Pour chaque caractère, les moyennes suivies de la même lettre dans la ligne ne sont pas significativement différentes, selon le LSD de Fisher à  $P = 0,05$ . <sup>a</sup> : Echelle de 1 à 9. <sup>b</sup> : Echelle de 1 à 9.

Le témoin Reid (EPS20) a en moyenne la valeur la plus rapide de la sénescence foliaire alors que le témoin Corné Européen EP17 × EP42 s'est caractérisé par la sénescence foliaire la plus lente dans tous les traitements. En condition de stress hydrique, la sénescence moyenne générale des feuilles varie de -1,79 sans apport d'azote à -1,75 avec apport d'azote respectivement, et de -1,90 sans apport d'azote à -2,05 avec apport d'azote sous conditions de bonne irrigation. Sous stress hydrique sans apport d'engrais azoté, les populations AOR et MST×BAH ne sont pas significativement différentes du témoin EPS20 pour la sénescence des feuilles. Tandis que, sous stress hydrique avec engrais azoté, IZM ×BAH est le croisement qui a enregistré la plus faible valeur (-1,9), suivi par les croisements impliquant MST avec SHH (-1,87) et BAH (-1,85), et la plupart des croisements ne sont pas significativement différents.

Le caractère coloration de la plante du croisement EP17 × EP42 s'est distingué par la meilleure valeur sous tout les traitements par rapports aux autres génotypes, alors que la mauvaise valeur est enregistrée chez EPS20 sous conditions de bonne irrigation avec les deux niveaux d'azote. La plupart des populations ne présentent pas de différences significatives. Sous conditions de stress hydrique et d'absence d'azote, EP17 × EP42 (-0,88), AOR × IZM (-1,05), SHH (-1,12) et IGS (-1,17) sont parmi les génotypes présentant des valeurs élevées de coloration des plantes pendant une plus grande période de temps ; tandis que, sous conditions de stress hydrique seulement, EP17 × EP42 (-0,9), SHH × BAH (-1,23) et IZM × IGS (-1,27) donnent les meilleures valeurs. Sous conditions de bonne irrigation sans apport d'azote, les génotypes présentant les valeurs les plus élevées de coloration des plantes pendant une plus grande période de temps sont EP17 × EP42 (-0,15), AOR × IGS (-0,8), IZM × IGS (-0,93) et le parent IGS. Enfin, sous conditions optimales, EP17 × EP42 (-0,58), IZM × IGS (-1,33) et SHH × IGS (-1,75) enregistrent les meilleures valeurs de coloration des plantes.

### **3.2. Effets variétaux et d'hétérosis parmi les populations algériennes de maïs**

L'analyse des croisements diallèles a été faite séparément pour chaque traitement (Tableau 16). Les analyses combinées sur les années ont révélé des différences significatives entre les années sous les deux régimes d'irrigation et les deux niveaux d'azote. Les génotypes sont significativement différents pour tous les traitements, à l'exception du stress hydrique, pour la sénescence des feuilles avec apport d'azote, et pour la coloration des plantes sans apport d'azote.

Sous conditions de bonne irrigation, les effets variétaux sont significatifs pour les deux caractères, sauf pour la sénescence des feuilles avec apport d'azote. L'hétérosis n'est significatif que pour la sénescence des feuilles avec apport d'azote. L'interaction variété × années est

significative pour la sénescence foliaire dans les deux niveaux d'azote. L'interaction années  $\times$  génotypes est significative pour la coloration des plantes dans le cas d'apport d'azote.

L'interaction hétérosis  $\times$  années est significative pour la coloration des plantes dans les deux niveaux d'azote. L'interaction hétérosis variétal  $\times$  années est aussi significative pour la coloration des plantes avec azote. L'interaction hétérosis spécifique  $\times$  années est significative pour la coloration des plantes dans le traitement sans azote.

Sous stress hydrique, l'hétérosis est significatif pour la sénescence des feuilles lorsque aucun apport d'azote n'a été appliqué. Dans ces mêmes conditions, l'hétérosis spécifique est significatif pour la sénescence des feuilles. L'interaction hétérosis moyen  $\times$  années est significative pour la sénescence des feuilles dans le cas d'apport d'azote.

**Tableau 16.** Carrés moyens de la sénescence des feuilles et de la coloration des plantes à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié.

		Bonne irrigation				Stress hydrique			
		Avec azote		Sans azote		Avec azote		Sans azote	
Sources de variation	ddl	Sénescence des feuilles <sup>a</sup>	Coloration des plantes <sup>b</sup>	Sénescence des feuilles	Coloration des plantes	Sénescence des feuilles	Coloration des plantes	Sénescence des feuilles	Coloration des plantes
Années	1	4,35***	24,71***	2,70***	37,32***	0,15*	2,72***	1,45***	0,31*
Rep (Y)	4	0,34***	0,60***	0,87***	1,41***	1,11***	0,27**	0,52***	0,72***
Génotypes	20	0,14***	0,27***	0,30***	0,59***	0,03 <sup>ns</sup>	0,10*	0,08*	0,09 <sup>ns</sup>
Variété	5	0,31 <sup>ns</sup>	0,47*	0,85*	1,79**	0,05 <sup>ns</sup>	0,06 <sup>ns</sup>	0,05 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>
Hétérosis	15	0,08*	0,21 <sup>ns</sup>	0,11 <sup>ns</sup>	0,17 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>	0,12 <sup>ns</sup>	0,09**	0,09 <sup>ns</sup>
Hétérosis moyen	1	0,04 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	0,04 <sup>ns</sup>	0,15 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>	0,19 <sup>ns</sup>	0,35 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>
Hétérosis variétal	5	0,20 <sup>ns</sup>	0,36 <sup>ns</sup>	0,15 <sup>ns</sup>	0,34 <sup>ns</sup>	0,01 <sup>ns</sup>	0,07 <sup>ns</sup>	0,04 <sup>ns</sup>	0,14 <sup>ns</sup>
Hétérosis spécifique	9	0,02 <sup>ns</sup>	0,14 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>	0,14 <sup>ns</sup>	0,10*	0,07 <sup>ns</sup>
Y × Génotypes	20	0,06 <sup>ns</sup>	0,13*	0,09 <sup>ns</sup>	0,23 <sup>ns</sup>	0,05 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Variété × Y	5	0,14**	0,10 <sup>ns</sup>	0,17*	0,06 <sup>ns</sup>	0,04 <sup>ns</sup>	0,04 <sup>ns</sup>	0,05 <sup>ns</sup>	0,06 <sup>ns</sup>
Hétérosis × Y	15	0,03 <sup>ns</sup>	0,13*	0,07 <sup>ns</sup>	0,30*	0,05 <sup>ns</sup>	0,10 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	0,09 <sup>ns</sup>
Hétérosis moyen × Y	1	0,01 <sup>ns</sup>	0,16 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>	0,00 <sup>ns</sup>	0,15*	0,09 <sup>ns</sup>	0,00 <sup>ns</sup>	0,11 <sup>ns</sup>
Hétérosis variétal × Y	5	0,06 <sup>ns</sup>	0,20*	0,08 <sup>ns</sup>	0,28 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>	0,10 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	0,11 <sup>ns</sup>
Hétérosis spécifique × Y	9	0,02 <sup>ns</sup>	0,10 <sup>ns</sup>	0,07 <sup>ns</sup>	0,34*	0,04 <sup>ns</sup>	0,10 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>
Erreur									
Degrés de liberté		80	80	79	79	80	80	80	80
Carrés moyens		0,04	0,06	0,07	0,14	0,15	0,06	0,05	0,06

<sup>ns</sup>, \*, \*\*, \*\*\* Non significatif, Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001 respectivement. <sup>a</sup> : Echelle de 1 à 9. <sup>b</sup> : Echelle de 1 à 9. Rep : Répétition. Y : Années.

L'hétérosis moyen n'est significatif et positif que pour la sénescence des feuilles sous stress hydrique sans azote, ce qui indique l'existence d'un hétérosis dans cette série de croisements diallèles (Tableau 17).

Pour la sénescence des feuilles, sous stress hydrique, un hétérosis spécifique significatif et négatif est trouvé chez le croisement SHH  $\times$  AOR et positif chez AOR  $\times$  IZM sans apport d'azote. Sous conditions de bonne irrigation, MST a un effet variétal significatif et négatif (-0,47) et (-0,33) en cas d'absence d'un apport azoté et avec azote, respectivement. Cependant, IZM présente un effet variétal significatif et positif (0,35) et (0,26) sans engrais azoté et avec azote, respectivement. De plus, IGS a une valeur significative et positive (0,27) sans engrais azoté. Avec l'apport d'azote, nous avons observé un hétérosis variétal significatif et positif pour IGS (0,16) et MST (0,17), tandis que pour IZM, la valeur était négative (-0,07).

Quant à la coloration des plantes, sous stress hydrique et sans apport d'azote, AOR présente un hétérosis variétal significatif et positif (0,15). IZM  $\times$  BAH présente un hétérosis spécifique significatif et positif (0,20) sans apport d'azote. Sous le même régime hydrique, avec un apport d'azote, SHH  $\times$  BAH enregistre une valeur significative et positive (0,25), tandis qu'elle est significative et négative chez SHH  $\times$  MST (-0,18). Sous conditions de bonne irrigation, MST montre un effet variétal significatif et négatif, (-0,57) et (-0,44) dans les traitements sans engrais azoté et avec azote, respectivement.

Une comparaison entre les caractères *stay-green* et le rendement calculé par Riache *et al.* (2021) a été faite en utilisant les estimations des paramètres génétiques, celle-ci a révélé la présence de modèles similaires d'effets significatifs entre la sénescence des feuilles et le rendement. Sous conditions de bonne irrigation, un effet variétal significatif et positif est enregistré chez IGS dans le traitement sans apport d'azote ; alors que l'effet est négatif pour MST dans le cas d'apport d'azote. De plus, sous conditions de stress hydrique, un hétérosis spécifique significatif négatif est trouvé pour SHH  $\times$  AOR mais diffère pour le taux d'azote. Cependant, IZM enregistre un effet variétal significatif et positif sous conditions de bonne irrigation sans apport d'azote, alors que pour le rendement, l'effet variétal est négatif.

**Tableau 17.** Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour la sénescence des feuilles et la coloration des plantes.

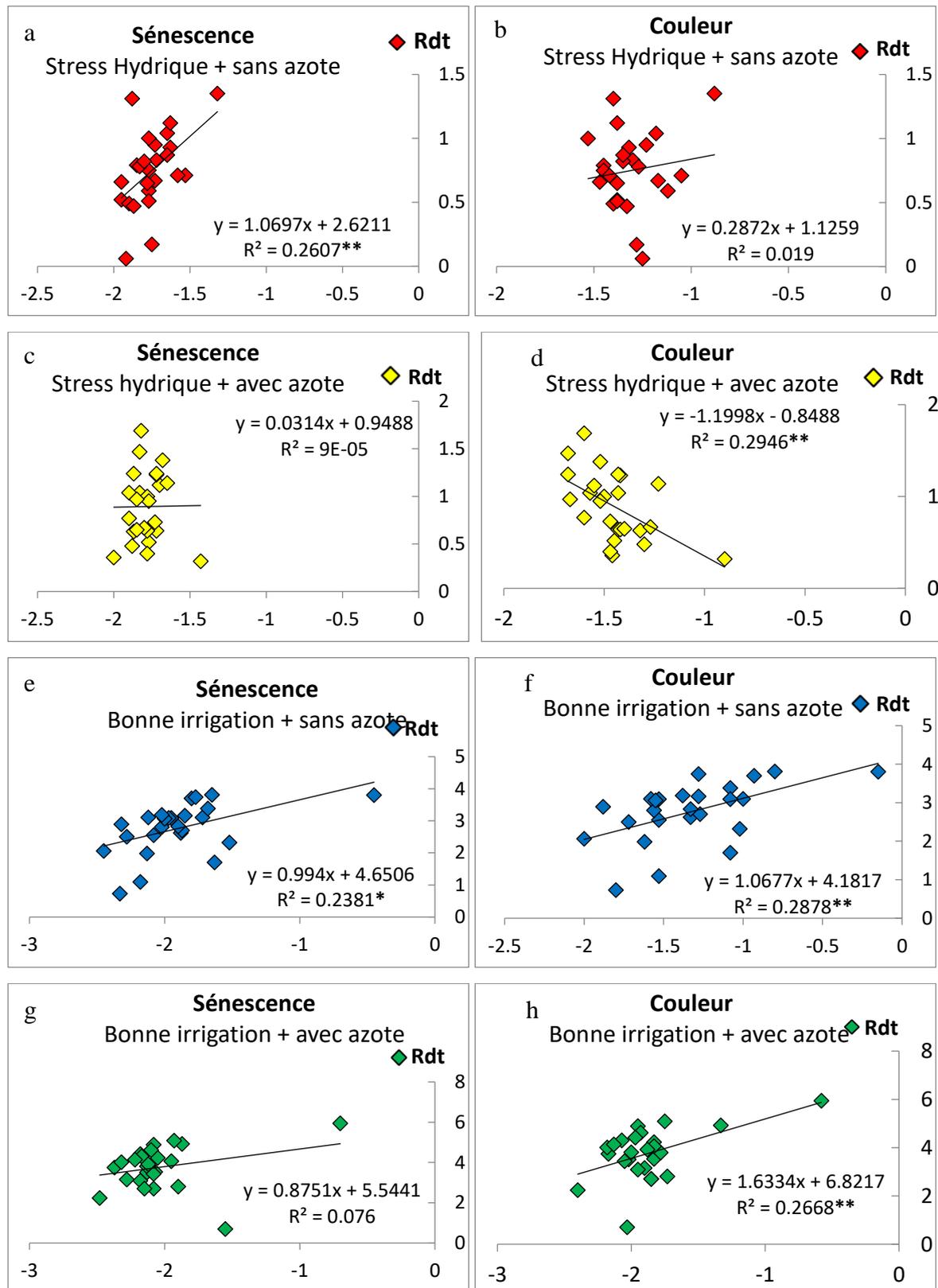
	Sénescence des feuilles <sup>a</sup>				Coloration des plantes <sup>b</sup>			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N <sup>c</sup>	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N
<i>Effet variétal</i>								
AOR	-0,11	-0,01	-0,15	-0,13	-0,08	0,00	-0,19	0,06
BAH	-0,01	-0,07	-0,10	0,09	-0,14	0,02	-0,11	0,12
IGS	0,11	-0,04	0,27 *	0,03	0,14	-0,04	0,43	-0,06
IZM	-0,06	0,06	0,35 *	0,26 *	-0,09	0,06	0,34	0,22
MST	-0,02	-0,06	-0,47 ***	-0,33 **	-0,03	-0,13	-0,57 *	-0,44 *
SHH	0,08	0,11	0,10	0,08	0,19	0,08	0,09	0,11
<i>Hétérosis variétal</i>								
AOR	0,07	0,04	0,15	-0,05	0,15 *	-0,02	0,14	-0,14
BAH	-0,02	0,02	-0,04	-0,12	0,04	-0,15	-0,11	-0,11
IGS	-0,07	0,00	0,04	0,16 *	-0,05	0,10	0,13	0,27
IZM	0,05	-0,03	-0,06	-0,07	0,07	-0,03	0,01	0,01
MST	-0,05	-0,02	0,07	0,17 *	-0,08	0,12	0,10	0,14
SHH	0,03	-0,01	-0,17	-0,10	-0,14	-0,02	-0,28	-0,17
<i>Hétérosis spécifique</i>								
AOR×BAH	0,08	0,05	-0,07	-0,07	0,07	0,02	-0,09	-0,08
AOR×IGS	0,00	-0,06	0,05	-0,03	-0,03	-0,10	0,15	-0,15
AOR×IZM	0,16 *	0,05	0,07	0,05	0,15	-0,05	0,03	0,14
AOR×MST	-0,01	0,00	0,08	0,09	-0,06	0,16	-0,05	0,12
IGS×BAH	0,05	-0,02	-0,01	-0,03	0,04	-0,14	-0,10	-0,09
IGS×MST	0,04	0,06	-0,03	-0,01	-0,04	0,06	0,11	-0,06
IZM×BAH	0,04	0,11	-0,01	-0,03	0,20 *	0,09	0,00	0,07
IZM×IGS	-0,11	-0,01	-0,14	0,01	0,02	0,18	-0,12	0,24
IZM×MST	-0,03	0,05	0,14	-0,03	0,05	0,01	0,07	-0,16
MST×BAH	-0,14	-0,01	-0,09	0,00	-0,01	-0,04	-0,01	0,11
SHH×AOR	-0,23 **	-0,04	-0,13	-0,03	-0,13	-0,03	-0,05	-0,03
SHH×BAH	0,05	0,09	0,15	0,07	0,09	0,25 *	0,20	0,13
SHH×IGS	0,03	0,03	0,13	0,07	0,01	0,00	-0,05	0,06
SHH×IZM	0,01	0,01	-0,07	-0,05	-0,03	-0,05	0,01	-0,14
SHH×MST	0,14	-0,09	-0,09	-0,05	0,06	-0,18 *	-0,12	-0,01
<i>Hétérosis moyen</i>	0,12 *	0,05	0,04	0,04	-0,03	-0,09	0,08	0,03

\*, \*\*, \*\*\* significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01, et 0,001 respectivement. <sup>a</sup> : Echelle de 1 à 9. <sup>b</sup> : Echelle de 1 à 9. <sup>c</sup> : Azote

### 3.3. Régression de la sénescence des feuilles et de la couleur de la plante sur le rendement

Sous stress hydrique et sans apport azoté, la sénescence a un effet positif significatif sur le rendement ( $R^2 = 0,2607^{**}$ ), et non significatif pour la couleur de la plante (Figure 9). Inversement, sous stress hydrique et fertilisation azotée, la couleur des plantes a un effet significatif négatif sur le rendement ( $R^2 = 0,2946^{**}$ ) et la sénescence n'a pas d'effet significatif. Sous conditions de bonne irrigation et sans azote, la sénescence ( $R^2 = 0,2381^*$ ) et la couleur ( $R^2 = 0,2878^{**}$ ) ont des effets significatifs positifs sur le rendement, l'effet de la couleur étant

plus important. Enfin, sous conditions de bonne irrigation et avec une fertilisation azotée, seule la couleur a des effets positifs significatifs sur le rendement ( $R^2 = 0,2668^{**}$ ).



**Figure 9.** Régression linéaire du rendement (Rdt : Rendement) sur la sénescence des feuilles et la couleur de la plante.

#### 4. Discussion

La compréhension de l'architecture génétique contrôlant les caractères de *stay-green* et le rendement aidera à sélectionner les futurs génotypes de maïs tolérants à la sécheresse et au déficit azoté. Pour la sénescence des feuilles, sous conditions de bonne irrigation avec un apport d'azote, l'action génétique non additive est importante dans l'hérédité de ce caractère (Tableau 16). Cependant, sans apport d'azote, les carrés moyens des effets variétaux sont significatifs, indiquant l'importance de l'action génétique additive pour ce caractère. Sous conditions de stress hydrique sans azote, des effets génétiques non additifs contrôlent ce caractère. Pour la coloration des plantes, les effets variétaux sont significatifs sous conditions de bonne irrigation, ce qui suggère que des effets génétiques additifs contrôlent ce caractère (Tableau 16). A ce titre, Badu-Apraku *et al.* (2016) ont trouvé une plus grande contribution de la somme des carrés de l'aptitude générale à la combinaison (AGC) que de l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) dans le caractère de *stay-green* sous conditions de faible teneur en azote et à travers des environnements caractérisés par un stress hydrique et une faible teneur en azote. Bien que l'analyse de 55 lignées consanguines de maïs ait révélé des effets additifs et non additifs sur la gouvernance du *stay-green*, une prédominance des effets additifs a été trouvée (Costa *et al.*, 2008). Annor *et al.* (2019) ont rapporté que les effets génétiques non additifs régulaient l'hérédité du caractère et que l'ASC était le principal constituant, à l'origine des variations observées au sein des hybrides, à la fois sous conditions de faible teneur en azote et de stress hydrique.

L'hétérosis moyen est significatif et positif pour la sénescence foliaire sous des conditions de stress hydrique sans azote, ce qui indique que les croisements ont, en moyenne, une durée de vie plus longue que les populations parentales pour tous les caractères (Tableau 17). Pour la sénescence des feuilles, sous conditions de bonne irrigation, des effets variétaux significatifs et positifs sont trouvés pour IZM (sous les deux niveaux d'azote) et pour IGS (sans azote). L'hétérosis variétal est significatif et positif sous conditions de bonne irrigation avec apport d'azote pour IGS et MST. Pour la coloration, AOR présente un hétérosis variétal significatif et positif sous conditions de stress hydrique sans apport d'azote (Tableau 17). Ces résultats indiquent que ces populations seraient utiles dans les programmes de sélection pour la sénescence retardée des feuilles en transmettant leurs caractéristiques à la descendance. Par conséquent, des progrès appréciables pourraient être réalisés grâce à la sélection récurrente.

Pour la sénescence des feuilles, sous conditions de stress hydrique sans apport d'azote, le croisement AOR × IZM semble le plus prometteur, avec un hétérosis spécifique significatif et positif. Quant à la coloration des plantes, sous conditions de stress hydrique, sur la base de l'hétérosis spécifique, les croisements les plus prometteurs sont IZM × BAH (sans apport d'azote) et SHH × BAH (avec engrais azoté). Cela indique que les parents de ces hybrides sont de bons combineurs spécifiques pour le développement d'hybrides à haut rendement, ce qui signifie qu'ils pourraient être prometteurs pour le développement d'hybrides tolérants à la sécheresse et/ou à de faible teneur en azote par sélection récurrente réciproque afin d'améliorer les caractéristiques du *stay-green*. De plus, aucun des croisements ne présente d'hétérosis spécifique significatif sous conditions de bonne irrigation pour les caractéristiques du *stay-green* et sous conditions de stress hydrique avec apport d'azote pour la sénescence des feuilles (Tableau 17).

A cet effet, le phénotype visuel « *stay-green* » est défini comme un retard dans le début de la sénescence des feuilles et il est visuellement caractérisé par le maintien de la surface verte des feuilles pendant la période de remplissage du grain (Thomas et Howarth, 2000). La sélection pour ce caractère est généralement considérée comme importante aussi bien pour augmenter la durée de remplissage du grain, et pour maintenir l'efficacité d'utilisation de l'eau et la santé des racines ; bien que la relation entre les scores de *stay-green* et le rendement en grain sous stress hydrique soient souvent faibles (Chapman et Edmeades, 1999). L'assimilation des hydrates de carbone et leur remobilisation vers les organes en développement ou les sections de stockage sont la responsabilité des feuilles vertes ayant une activité photosynthétique. Afin d'obtenir un rendement plus élevé, il est essentiel que les plantes conservent une surface de feuilles vertes adéquate au stade final du processus de développement de la plante (Borrell *et al.*, 2000a ; Borrell *et al.*, 2000b).

Sous conditions de stress hydrique sans apport d'engrais azotés, SHH × AOR présente un hétérosis spécifique significatif et négatif pour la sénescence foliaire alors que c'est le croisement qui a donné le rendement le plus élevé (1,31 t/ha, bien que les autres croisements ne soient pas significativement différents) (Riache *et al.*, 2021). Ce résultat peut être expliqué par la mobilisation de l'azote des feuilles vers les grains pendant la période de remplissage des grains. En outre, Pommel *et al.* (2006) ont signalé que la sénescence n'est pas simplement un processus dégénératif car l'azote libéré par les feuilles sénescentes est recyclé dans la plante vers les organes de stockage ou les graines en développement. Il est possible que la demande accrue en azote par l'épi plus large, due à la sélection, soit satisfaite par la mobilisation de N à

partir des feuilles, associée à la mobilisation vers le grain et résultant de la sénescence (Muchow, 1994). L'absorption de N par le sol pendant le remplissage du grain et la mobilisation de N à partir des tissus végétatifs contribuent ensemble à l'apport de N aux grains sous faible apport d'azote (Muchow, 1994).

La comparaison des estimations des paramètres génétiques a révélé des tendances similaires entre le rendement en grains et la sénescence des plantes (Tableau 17). Sous conditions de bonne irrigation et de fertilisation azotée, un effet variétal significatif et négatif est enregistré pour MST à la fois pour la sénescence des plantes et le rendement. Comme l'ont signalé (Yang *et al.* (2017), le processus de sénescence implique une dégradation rapide de la chlorophylle et une diminution de la capacité photosynthétique. Par conséquent, Gregersen *et al.* (2013) ont montré que la sénescence précoce se traduit par une réduction de la surface foliaire verte et de la photosynthèse et par une baisse significative du rendement en grains.

Sous conditions de bonne irrigation mais sans apport d'azote, IGS enregistre un effet variétal significatif et positif pour la sénescence des feuilles et le rendement, ce qui indique que ce génotype est tolérant au stress azoté avec une sénescence foliaire tardive, et une longue durée de photosynthèse active, ce qui permet d'avoir un bon rendement comme le montrent les résultats de cette expérimentation. En accord avec nos résultats, Riache *et al.* (2021) ont rapporté que, sur la base de la vigueur précoce et du rendement, IGS s'est montrée tolérante au stress azoté car sa performance relative était améliorée en conditions d'absence de fertilisation azotée, par rapport à la fertilisation azotée standard. En outre, ce résultat indique que la fonction *stay-green* prolonge la période de photosynthèse pour améliorer le taux de remplissage du grain, ce qui permet d'augmenter le rendement de la culture plutôt que d'augmenter la taille du grain (Hörtensteiner 2009; Yang *et al.* 2017). Par conséquent, il est essentiel que la plante conserve une surface foliaire verte suffisante jusqu'au stade final de son processus de développement pour obtenir un rendement plus élevé (Yang *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2019). La sénescence retardée des feuilles dans le phénotype *stay-green* peut améliorer le rendement des cultures en remobilisant les nutriments de la source vers le grain sous divers stress et conditions limitées en nutriments (Munaiz *et al.*, 2020). Chibane *et al.* (2021) ont rapporté que les génotypes *stay-green* avaient une teneur en chlorophylle et des valeurs photosynthétiques supérieures aux valeurs correspondantes chez les non-*stay-green*, pendant toute la période de remplissage du grain.

Cependant, IZM enregistre un effet variétal significatif et positif pour la sénescence des feuilles sous conditions de bonne irrigation et sans apport d'azote, alors que l'effet variétal du rendement est négatif. La présence du *stay-green* non fonctionnel peut expliquer cette opposition (Chibane *et al.*, 2021).

Comme l'a rapporté Hörtensteiner (2009), le taux de photosynthèse de certains géotypes *stay-green* diminue à un rythme normal, bien que la teneur en chlorophylle diminue beaucoup plus lentement ou plus tard que les hybrides traditionnels, et la production de grains diminue. Ce type de géotypes *stay-green* est connu sous le nom de " géotype *stay-green* non fonctionnel ", ou cosmétique, où la lésion primaire se limite au catabolisme des pigments, tandis que les géotypes présentant une perte retardée des pigments et une diminution du taux de photosynthèse sont appelés " géotypes *stay-green* fonctionnels ", car l'ensemble du syndrome de sénescence, dont le catabolisme de la chlorophylle fait partie, est retardé et/ou ralenti (Thomas et Howarth, 2000 ; Hörtensteiner, 2009).

L'apparition et le rythme de la sénescence peuvent être accélérés par des stress tels que la sécheresse ou la déficience en azote (Wolfe *et al.*, 1988). Une exposition à un stress hydrique au stade de la floraison et du remplissage des grains a eu des effets négatifs graves sur les caractéristiques phénologiques et de rendement des lignées de maïs (Sah *et al.*, 2020). Le stress hydrique entraîne un déclin dramatique du taux de photosynthèse en réduisant la teneur en chlorophylle dans la feuille de l'épi, qui contribue grandement à la source du développement de l'épi et du grain en tant qu'usine de photosynthèse dans les plantes de maïs, et a conduit à une perte de rendement final par rapport aux conditions normales (Song *et al.*, 2019). Aussi le stress hydrique provoque la fermeture des stomates, réduisant ainsi la conductance et la transpiration. Comme l'a noté auparavant Edmeades (2008), sous irrigation, les gains du poids par grain et le *stay-green* sont importants mais pas sous stress terminal, ce qui implique que les grains ne parviennent pas à se remplir complètement sous stress hydrique en raison d'un manque d'assimilats. Cependant, chez les géotypes étudiés, une accélération de la sénescence n'a pas été détectée lorsqu'elles ont été évaluées sous conditions de stress, indiquant qu'il s'agit d'un matériel idéal comme source d'allèles favorables pour le caractère *stay-green*.

En ce qui concerne les effets du *stay-green* sur le rendement sous stress hydrique et de faible stress azoté, nos résultats indiquent qu'il y a des effets significatifs, bien que faibles ; en effet, le ralentissement de la sénescence améliore le rendement sous conditions de sécheresse et de stress azoté. Inversement, l'amélioration de la capacité à maintenir la couleur a des effets

négatifs sur le rendement sous stress hydrique avec fertilisation azotée, et les effets sur le rendement sont positifs sous des conditions bien irriguées avec fertilisation azotée. Enfin, la capacité à maintenir la sénescence et la couleur a augmenté le rendement sous conditions de bonne irrigation et sans fertilisation azotée. Ces résultats concordent avec des publications antérieures montrant que le *stay-green* apporte une tolérance à la sécheresse (Kamal *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2019). De manière intéressante, nos résultats suggèrent que le *stay-green* pourrait être particulièrement bénéfique pour améliorer la tolérance à un faible niveau d'azote seul ou en combinaison avec un stress hydrique.

# **Chapitre IV :**

**Evaluation de l'efficience d'utilisation de l'azote  
chez quelques populations algériennes de maïs  
saharien pour la tolérance au stress hydrique et  
azoté**

---

## Chapitre IV : Evaluation de l'efficacité d'utilisation de l'azote chez quelques populations algériennes de maïs saharien pour la tolérance au stress hydrique et azoté

### 1. Introduction

La mise en œuvre de nouvelles approches en matière de découverte de gènes et de sélection de plantes qui augmenteraient considérablement la production par unité de surface de terre et l'efficacité de l'utilisation des ressources, dans le but d'accroître les rendements dans des environnements stressants est plus que nécessaire (Parry et Hawkesford 2010 ; Tanger *et al.*, 2017).

La sécheresse affecte la fertilisation, en particulier l'absorption de l'azote (N) par la plante, qui est un macro nutriment primordial pour la croissance, le développement et la production des plantes. La production du maïs consomme plus d'un cinquième de tout l'azote produit (Santos *et al.*, 2019), ce qui se traduit par une augmentation marquée du rendement (Heinz *et al.*, 2019). L'épandage excessif d'engrais azotés est non seulement coûteux, mais également dommageable pour l'environnement, provoquant l'acidification des sols et la pollution de l'air et de l'eau (Rothstein 2007 ; Guo *et al.*, 2010 ; Liu *et al.*, 2013 ; Kaur *et al.*, 2015). Étant donné que les plantes ne peuvent absorber que 30 à 40% de l'azote appliqué, plus de 60% de l'azote ajouté au sol est perdu par une combinaison de lessivage, de ruissellement en surface, de dénitrification, de volatilisation et de consommation microbienne (Garnett *et al.*, 2009 ; Kant *et al.*, 2011 ; Santos *et al.*, 2019). En outre, la production et l'application d'engrais azotés consomment d'énormes quantités d'énergie (Xu *et al.*, 2012).

Dans ce contexte, après la sécheresse, un défi majeur pour les petits agriculteurs en Afrique subsaharienne est la faible fertilité des sols et l'incapacité d'appliquer des engrais azotés à l'extérieur en raison du coût élevé (Das *et al.*, 2019 ; Tadesse Ertiro *et al.*, 2020 ; Ertiro *et al.*, 2020). Ribeiro *et al.*, (2018) ont également rapporté que cela se produit en raison du faible pouvoir d'achat des agriculteurs pour les engrais azotés dans les pays en développement, ce qui se traduit par la conduite de la plupart des cultures de maïs sous conditions de déficience en azote. Ainsi, une stratégie visant à maximiser le rendement économique tout en minimisant l'impact environnemental s'impose ; elle consiste à améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote (NUE) (Liu *et al.*, 2008 ; Masclaux-Daubresse *et al.*, 2008 ; Jansen et Lübberstedt 2012 ; Santos *et al.*, 2019). On estime qu'une augmentation de 1% de l'utilisation de l'azote pourrait permettre d'économiser 1,1 milliard de dollars par année (Kant *et al.*, 2011). Pour relever ce

défi, nous avons besoin de cultures capables d'absorber, d'utiliser et de remobiliser efficacement l'azote dont elles disposent (Zeigler et Mohanty, 2010).

L'alternative pour augmenter le rendement sans augmenter le coût de production et minimiser la dépendance vis-à-vis des intrants agricoles est le développement de génotypes de maïs présentant une NUE élevée sous conditions de faible niveau d'azote, permettant le développement d'une agriculture durable (Ertiro *et al.*, 2020 ; Heinz *et al.*, 2019 ; Kant *et al.*, 2011 ; Wu *et al.*, 2011 ; Xu *et al.*, 2012).

La sélection pour une NUE élevée et une tolérance au stress dû à une faible teneur en azote nécessite la disponibilité d'une variabilité génétique adéquate pour les caractères cibles (Wu *et al.*, 2011), que l'on peut trouver dans le germoplasme de maïs qui n'a pas été évalué pour la NUE (Kant *et al.*, 2011). Les variétés adaptées aux conditions de croissance locales pourraient jouer un rôle important dans ce processus (Popović *et al.*, 2020) et même la plus petite participation de matériel génétique local peut avoir un grand impact sur le résultat final (Mikić *et al.*, 2017).

De plus, l'analyse diallèle est un outil largement utilisé dans les programmes de sélection pour obtenir des informations génétiques. Ce système de croisement contrôlé permet d'estimer l'aptitude à la combinaison générale et spécifique (Cruz *et al.*, 2012). Dans ce travail, la méthodologie diallèle est utilisée pour quantifier l'aptitude combinatoire et faciliter l'identification de génotypes supérieurs pour les indicateurs de la NUE et la dose d'azote.

Les objectifs de la présente étude sont les suivants : (i) estimer l'effet variétal et l'hétérosis des populations algériennes de maïs saharien et leurs croisements pour les caractéristiques d'efficacité d'utilisation de l'azote sous conditions de stress azoté et hydrique et (ii) sélectionner les populations et les croisements les plus prometteurs pour une sélection orientée vers la tolérance aux stress hydrique et azoté.

## **2. Matériel et méthodes**

### **2.1. Matériel génétique et dispositif expérimental**

Les données sur le matériel utilisé et la mise en place du dispositif expérimental sont bien détaillées dans la partie matériel et méthodes du chapitre II.

### **2.2. Prise de données**

À maturité, cinq plants de chaque parcelle à rangée unique ont été échantillonnés. Après battage manuel des épis, les grains de de chaque génotype sont mélangés pour préparer les

échantillons par traitement. Ces grains frais ont été séchés au four à 60 °C pendant 4 jours jusqu'à obtention d'une masse constante, et les poids secs ont été enregistrés et utilisés pour le calcul du rendement en matière sèche. Le rendement des grains de maïs a été ajusté à une teneur en humidité de 14%, telle que mesurée dans le chapitre 2. Les grains ont été broyés et tamisés à travers un grillage de 1 mm. La teneur totale en N des échantillons a été déterminée suivant la méthode du micro-Kjeldahl (Annexe 7), conformément aux procédures prescrites par Kirk (1950).

Les équations pour le calcul des paramètres liés à l'utilisation de l'azote (indicateur de la NUE) sont les suivantes :

$$AE = \frac{Y_f - Y_0}{F} \quad (1)$$

où AE est l'efficacité agronomique du nutriment appliqué (augmentation de rendement en kg par kg de nutriment appliqué) et signifie la contribution de l'engrais N au rendement, par rapport à une conduite sans fertilisation. F est la quantité d'éléments nutritifs (engrais) appliquée (kg/ha).  $Y_f$  est le rendement des cultures avec les éléments nutritifs appliqués (kg/ha).  $Y_0$  est le rendement des cultures (kg/ha) dans un traitement sans azote (Dobermann, 2007).

$$PFP = \frac{Y_f}{F} \quad (2)$$

où le PFP est la productivité partielle des facteurs (kg de produit récolté par kg de nutriment appliqué) et signifie l'expression du rendement par unité d'engrais N appliqué. F est la quantité d'éléments nutritifs (engrais) appliquée (kg/ha).  $Y_f$  est le rendement des cultures avec les éléments nutritifs appliqués (kg/ha) (Dobermann, 2007).

$$NUE = \frac{Y}{GN_{Upt}} \quad (3)$$

L'efficacité de valorisation de l'azote des grains a été calculée à l'aide de la formule proposée par Fiez *et al.* (1995) et adaptée aux grains seulement, où NUE représente l'efficacité de valorisation de l'azote des grains en kg/kg, Y représente le rendement des cultures dans la parcelle à rangée unique, et  $GN_{Upt}$  est l'absorption totale de l'azote des grains, calculé comme suit :

$$GN_{Upt} = Y \times \frac{GN}{100}$$

où Y représente le rendement de la culture dans la parcelle à rangée unique en kg/ha, et GN est la concentration d'azote dans les grains de maïs.

$$PC = GN \times 6.25 \quad (4)$$

où PC représente la teneur en protéines dans le grain en %, et GN est la concentration totale en N dans le grain de maïs; 6,25 est le facteur de conversion pour le maïs pour estimer la teneur en protéines (Mosse, 1990).

### 2.3. Analyses statistiques

Les données sur les années et les traitements ainsi que l'analyse individuelle de chaque traitement sur les années ont été soumises à des analyses combinées de variance à l'aide du logiciel SPSS V25 afin d'évaluer les performances des génotypes de maïs sous stress azoté et hydrique.

Des analyses combinées de la variance pour chaque caractère ont été effectuées suivant un dispositif expérimental de type split-split plot, en tenant compte des effets des génotypes (populations parentales et croisements) et des traitements (régime hydrique et azote) considérés comme facteurs fixes et des effets des années et des répétitions considérés comme facteurs aléatoires.

La comparaison entre les valeurs moyennes des génotypes de maïs sous stress azoté et hydrique a été effectuée en utilisant la plus petite différence significative (LSD) à un niveau de probabilité de 5%.

Une analyse génétique a été aussi effectuée pour estimer les effets variétaux et les effets d'hétérosis (hétérosis moyen, hétérosis variétal et hétérosis spécifique) et leur interaction avec l'année, à l'aide de la méthode II de Gardner et Eberhart (1966), adaptée pour un diallèle partiel, dans les croisements diallèles pour chaque combinaison de traitement « azote × irrigation », à l'exclusion des témoins. Le programme DIALLEL-SAS05 de Zhang *et al.* (2005) a été utilisé.

## 3. Résultats

### 3.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes

L'analyse combinée de la variance des AE et des PFP n'a révélé aucune différence significative entre les années, ni pour la plupart des interactions entre l'année et les autres facteurs étudiés (Tableau 18). Les différences entre les génotypes et l'interaction génotypes ×

irrigation ne sont significatives que pour la PFP. Toutefois, les effets de l'irrigation sont significatifs pour les deux caractères.

**Tableau 18.** Analyse combinée de la variance à travers les deux années des caractères AE et PFP sous stress hydrique et azoté.

Sources de variation	ddl	AE (kg de grains / kg de N) <sup>α</sup>	PFP (kg de grains / kg de N) <sup>β</sup>
Années	1	0	155,63 <sup>ns</sup>
Rep (Y)	4	207,20 <sup>ns</sup>	281,85 <sup>ns</sup>
Irrigation	1	3504,95 *	40995,91 *
Irrigation × Y	1	27,35 <sup>ns</sup>	251,07 <sup>ns</sup>
Rep (Irrigation × Y)	4	360,71 ***	94,99 *
Génotypes	24	67,97 <sup>ns</sup>	306,074 ***
Génotypes × Y	24	50,53 <sup>ns</sup>	29,415 <sup>ns</sup>
Génotypes × Irrigation	24	102,58 <sup>ns</sup>	165,52 ***
Génotypes × Irrigation × Y	23	85,84 <sup>ns</sup>	30,10 <sup>ns</sup>
Erreur			
Degrés de liberté		179	187
Carrés moyens		56,52	33,34

<sup>α</sup> : Efficience agronomique; <sup>β</sup> : Productivité factorielle partielle. \*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement ; <sup>ns</sup> : non significatif. Rep : Répétition. Y : Années.

Pour les paramètres AE et PFP, les différences entre les génotypes sont significatives dans les deux régimes hydriques, sauf pour AE sous conditions bien irriguées (Tableau 19). Par conséquent, les différences entre les génotypes pour utiliser efficacement l'azote et produire des protéines, sont significatives sous conditions de stress hydrique.

**Tableau 19.** Analyse de la variance des caractères AE et PFP étudiés sur deux années sous stress hydrique et azoté.

		Bonne irrigation		Stress hydrique	
Sources of variation	ddl	AE (kg de grains / kg de N) <sup>α</sup>	PFP (kg de grains / kg de N) <sup>β</sup>	AE (kg de grains / kg de N) <sup>α</sup>	PFP (kg de grains / kg de N) <sup>β</sup>
Années	1	65,29 <sup>ns</sup>	411,76 <sup>ns</sup>	0,27 <sup>ns</sup>	5,54 <sup>ns</sup>
Rep (Y)	4	287,098 **	68,77 <sup>ns</sup>	285,26 ***	303,79 ***
Génotypes	24	136,68 <sup>ns</sup>	448,25 ***	52,96 *	57,67 **
Y × Génotypes	24	122,06 <sup>ns</sup>	43,57 <sup>ns</sup>	23,07 <sup>ns</sup>	17,52 <sup>ns</sup>
Erreur					
Degrés de liberté		94	96	85	91
Carrés moyens		79,622	47,40	30,98	18,51

<sup>α</sup> : Efficience agronomique; <sup>β</sup> : Productivité factorielle partielle. \*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement ; <sup>ns</sup> : non significatif. Rep : Répétition. Y: Années.

L'analyse combinée de la variance de la teneur en protéines des grains (PC) et de l'efficacité de valorisation de l'azote des grains (NUtE) ont révélé des différences significatives seulement entre les génotypes pour NUtE des grains (Tableau 20). Sous conditions de bonne irrigation, des différences significatives entre les génotypes sont enregistrées seulement dans le cas d'absence d'apport d'azote. L'interaction génotypes × années n'est pas significative. Sous conditions de stress hydrique, les différences entre les génotypes n'ont montré aucune différence significative alors que l'interaction génotypes × années n'a révélé aucune différence significative pour les deux caractères dans les deux niveaux d'azote (Tableau 21).

**Tableau 20.** Analyse combinée de la variance à travers les deux années des caractères PC et NUtE des grains sous stress hydrique et azoté.

Sources de variation	ddl	PC (%) <sup>β</sup>	NUtE (kg/kg) <sup>α</sup>
Années	1	53,21 <sup>ns</sup>	2429,37 <sup>ns</sup>
Rep (Y)	1	5,24 <sup>ns</sup>	219,92 <sup>ns</sup>
Irrigation	1	84,06 <sup>ns</sup>	3652,69 <sup>ns</sup>
Irrigation × Y	1	15,55 <sup>ns</sup>	885,54 <sup>ns</sup>
Azote	1	18,41 <sup>ns</sup>	612,60 <sup>ns</sup>
Azote × Y	1	18,31 <sup>ns</sup>	569,83 <sup>ns</sup>
Irrigation × Azote	1	12,24 <sup>ns</sup>	713,32 <sup>ns</sup>
Rep (Irrigation × Azote × Y)	6	12,99 <sup>***</sup>	636,41 <sup>***</sup>
Génotypes	24	2,33 <sup>ns</sup>	85,14 <sup>*</sup>
Génotypes × Y	24	1,37 <sup>ns</sup>	39,78 <sup>ns</sup>
Génotypes × Azote	24	2,25 <sup>ns</sup>	111,59 <sup>ns</sup>
Génotypes × Irrigation	24	2,09 <sup>ns</sup>	87,28 <sup>ns</sup>
Génotypes × Irrigation × Azote	24	1,14 <sup>ns</sup>	46,81 <sup>ns</sup>
Génotypes × Azote × Y	24	1,54 <sup>ns</sup>	62,20 <sup>ns</sup>
Génotypes × Irrigation × Y	24	1,46 <sup>ns</sup>	67,14 <sup>ns</sup>
Génotypes × Irrigation × Azote × Y	22	1,27 <sup>ns</sup>	50,80 <sup>ns</sup>
Erreur			
Degrés de liberté		180	179
Carrées moyens		1,36	54,19

<sup>β</sup>: Teneur en protéines des grains ; <sup>α</sup> : Efficacité de valorisation de l'azote des grains. \*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement ; <sup>ns</sup> : non significatif. Rep : Répétition. Y : Années.

**Tableau 21.** Carrés moyens de l'analyse de la variance des caractères PC et NUtE des grains analysés sur deux années sous stress hydrique et azoté.

Bonne irrigation					
		Avec azote		Sans azote	
Sources de variation	ddl	PC (%) $\beta$	NUtE (kg/kg) $\alpha$	PC (%)	NUtE (kg/kg)
Années	1	34,305 <sup>ns</sup>	1430,84 <sup>ns</sup>	34,02 <sup>ns</sup>	1998,19 <sup>ns</sup>
Rep (Y)	4	5,62 <sup>ns</sup>	166,09 <sup>ns</sup>	6,21 <sup>**</sup>	444,90 <sup>***</sup>
Génotypes	24	2,43 <sup>ns</sup>	83,29 <sup>ns</sup>	1,78 <sup>*</sup>	109,31 <sup>*</sup>
Y $\times$ Génotypes	23	1,487 <sup>ns</sup>	53,61 <sup>ns</sup>	0,74 <sup>ns</sup>	45,27 <sup>ns</sup>
Erreur					
Degrés de liberté		48	48	47	47
Carrés moyens		2,06	74,33	0,78	45,64
Stress hydrique					
		Avec azote		Sans azote	
Sources de variation	ddl	PC (%)	NUtE (kg/kg)	PC (%)	NUtE (kg/kg)
Années	1	34,59 <sup>ns</sup>	1303,46 <sup>ns</sup>	5,43 <sup>ns</sup>	243,84 <sup>ns</sup>
Rep (Y)	4	23,50 <sup>***</sup>	1175,21 <sup>***</sup>	8,30 <sup>**</sup>	317,18 <sup>**</sup>
Génotypes	24	2,61 <sup>ns</sup>	101,63 <sup>ns</sup>	1,082 <sup>ns</sup>	38,48 <sup>ns</sup>
Y $\times$ Génotypes	23	1,80 <sup>ns</sup>	59,13 <sup>ns</sup>	1,57 <sup>ns</sup>	58,61 <sup>ns</sup>
Erreur					
Degrés de liberté		43	42	42	42
Carrés moyens		1,36	54,39	1,19	40,55

$\beta$  : Teneur en protéines des grains ;  $\alpha$  : Efficacité de valorisation de l'azote des grains. \*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement ; <sup>ns</sup> : non significatif. Rep : Répétition. Y : Années.

Sous conditions de stress hydrique sans apport d'azote, la teneur en protéines des grains varie de 9,13 % à 11,21 % (Tableau 22). AOR × IZM est le croisement ayant la teneur en protéines des grains la plus élevée (11,21 %), suivi par IZM × BAH (11,15 %) et les croisements impliquant IGS avec BAH (11,12 %), SHH (11,09 %) et IZM (10,81 %) ainsi que AOR × MST (10,76), donc, ils ne sont pas significativement différents. Sous conditions de stress hydrique avec fertilisation azotée, la population MST donne la plus forte teneur en protéines des grains (12,38 %) et n'est pas significativement différente du croisement MST × BAH, tandis que BAH donne la plus faible valeur (9,08 %). Sous conditions bien irriguées, avec les deux niveaux d'azote, AOR et EPS20 × EPS21 ont la plus forte teneur en protéines des grains parmi les populations et les témoins, respectivement. D'autre part, le témoin Européen Corné EP17 × EP42 s'est caractérisé par la plus faible teneur en protéines des grains entre les témoins dans les deux niveaux d'azote. Les valeurs moyennes de la teneur en protéines des grains varient de 9,1 % (IGS × MST) à 12,09 % (AOR × IGS) avec l'apport d'azote et de 7,89 % (SHH × AOR) à 10,22 % (SHH × IZM) sans engrais azoté.

Pour la NUtE des grains, sous stress hydrique, BAH a eu les valeurs les plus élevées dans les deux niveaux de N ; tandis que, les croisements SHH × IZM (avec engrais azoté) et SHH × AOR (sans engrais azoté) se caractérisent par les valeurs les plus élevées (70,60 kg/kg et 69,03 kg/kg, respectivement). Plus de huit croisements après SHH × AOR ne sont pas significativement différents (Tableau 22). Quant au caractère NUtE des grains sous conditions de bonne irrigation et d'absence d'engrais azoté, SHH × AOR (80,87 kg/kg), suivi du MST (79,15 kg/kg) et de EP17 × EP42 (79,15 kg/kg) donnent les meilleures performances. Les quatre croisements suivant SHH × AOR ne sont pas significativement différents. AOR × BAH (70,20 kg/kg) est le meilleur croisement avec l'apport d'un engrais azoté, suivi par SHH × IZM (69,39 kg/kg) et IGS × MST (68,94 kg/kg), et quatre autres croisements qui ne sont pas significativement différents. En outre, BAH a la valeur de NUtE des grains la plus élevée pour les populations parentales. L'hybride Reid × non-Reid EPS20 × EPS21 est le plus mauvais parmi les témoins dans les deux niveaux d'azote ; tandis que, le croisement EP17 × EP42 est le meilleur. En moyenne, l'efficacité de valorisation de l'azote augmente avec l'irrigation, en particulier sans fertilisation azotée, alors que la teneur en protéines des grains augmente avec le stress hydrique et à moindre effet avec la fertilisation azotée ; cependant, il existe une diversité génotypique pour ces réponses.

**Tableau 22.** Moyennes <sup>a</sup> de deux caractères (PC et NUtE) analysés sur deux années sous stress hydrique et azoté.

	NUtE (kg/kg)				PC (%)			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N <sup>c</sup>	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N
<i>Populations algériennes</i>								
AOR	60,41	53,86	63,45 gh	59,65	10,53	11,98	10,04 ab	10,79
BAH	64,56	69,51	75,3 abcde	65,86	9,71	9,08	8,42 efgh	9,61
IGS	57,12	66,09	65,89 efgh	65,34	10,96	10,06	9,54 abcde	9,74
IZM	59,99	56,68	64,86 fgh	64,28	10,53	10,93	9,84 abc	9,73
MST	61,81	51,26	79,15 ab	60,30	10,62	12,38	8,15 fgh	10,52
SHH	59,63	62,26	73,62 abcdef	61,77	10,51	10,31	8,58 defgh	10,23
<i>Croisements des populations</i>								
AOR×BAH	63,73	59,26	69,74 bcdefgh	70,20	9,87	10,6	9,04 abcdefgh	8,96
AOR×IGS	61,11	64,41	68,07 defgh	52,57	10,25	9,88	9,51 abcde	12,09
AOR×IZM	55,9	58,71	66,09 efgh	64,42	11,21	10,76	9,47 abcde	9,92
AOR×MST	58,28	60,9	63,94 gh	62,81	10,76	10,52	9,96 ab	10,15
IGS×BAH	58,51	64,36	66,78 efgh	59,83	11,12	10,12	9,44 abcde	10,61
IGS×MST	62,46	60,05	70,39 bcdefgh	68,94	10,08	10,44	8,97 bcdefgh	9,1
IZM×BAH	56,71	55,18	70,23 bcdefgh	67,78	11,15	11,36	8,99 abcdefgh	9,53
IZM×IGS	58,41	56,2	68,51 cdefgh	66,43	10,81	11,15	9,17 abcdefg	9,45
IZM×MST	62,8	63,57	64,21 fgh	67,41	10,28	10,16	9,98 ab	9,39
MST×BAH	63,72	56,28	68,08 defgh	63,29	9,89	11,57	9,19 abcdefg	10,19
SHH×AOR	69,03	56,98	80,87 a	63,17	9,13	11,05	7,89 h	9,99
SHH×BAH	60,03	55,99	71,60 abcdefgh	60,04	10,59	11,05	8,86 bcdefgh	10,55
SHH×IGS	56,69	68,5	68,31 cdefgh	68,76	11,09	9,5	9,16 abcdefg	9,2
SHH×IZM	63,98	70,6	61,99 h	69,39	9,81	9,11	10,22 a	9,23
SHH×MST	60,32	67,63	64,47 fgh	61,89	10,38	9,56	9,74 abcd	10,32
<i>Témoins</i>								
EPS20	.	60,06	72,81 abcdefg	64,06	.	10,36	8,62 cdefgh	9,95
EPS20×EPS21	65,08	59,65	67,29 efgh	57,34	9,79	10,56	9,39 abcdef	11,38
EPS21	.	61,69	77,51 abcd	69,48	.	10,31	8,07 gh	9,18

Suite du tableau :								
EP17 × EP42	61,57	.	79,06 abc	72,20	10,19	.	7,93 gh	8,72
Moyennes	60,70	60,82	69,69	64,29	10,41	10,53	9,13	9,94
LSD <sub>(0.05)</sub>	10,82	15,31	12,78	13,23	1,79	2,36	1,64	2,18

<sup>a</sup> Pour chaque caractère, les moyennes suivies de la même lettre dans la rangée ne sont pas significativement différentes; <sup>c</sup> : azote. PC : Teneur en protéines des grains. NUtE : Efficacité de valorisation d'azote des grains.

Les moyennes générales de la productivité partielle des facteurs (PFP) varient de 7,35 kg/kg sous conditions de stress hydrique à 31,04 kg/kg sous conditions bien irriguées (Tableau 23). La réduction de la PFP causée par le stress hydrique est variable selon les génotypes, étant plus drastique pour l'hybride Corné EP17 × EP42 et plus légère pour AOR × IZM, suivi par IGS × BAH, AOR × IGS, et le témoin Reid EPS20. Sous conditions de stress hydrique, les valeurs de la PFP les plus élevées sont relevées chez AOR × IGS (14,11 kg/kg), suivi d'AOR × IZM (11,53 kg/kg). La population AOR (8,68 kg/kg), quant à lui, a la valeur PFP la plus élevée ; tandis que, IZM avec 3,61 kg/kg enregistre la valeur la plus faible, mais qui n'est pas significativement différente des valeurs des témoins. Sous conditions bien irriguées, EP17 × EP42 (49,52 kg/kg), suivi par SHH × IGS (42,41 kg/kg) et AOR × IGS (40,77 kg/kg) donnent les valeurs PFP les plus élevées, tandis que, la valeur PFP la plus faible caractérise la population EP2S0. Les populations BAH (29,53 kg/kg) et IGS (29,23 kg/kg) ont les valeur PFP les plus élevées, et elles ne sont pas significativement différentes.

Pour le caractère efficacité agronomique (AE), les moyennes générales ont diminué sous l'effet du stress hydrique (Tableau 23). La réduction de l'AE causée par le stress hydrique a suivi des tendances similaires à celles de la PFP, étant plus drastique pour EP17 × EP42. De l'autre côté, l'AE est négative pour AOR × IZM car le rendement était plus faible dans le traitement avec fertilisation azotée que celui sans apport d'azote. Les autres génotypes, montrant un effet modéré du stress hydrique sur les AE, sont AOR × IGS, MST × BAH, IZM × MST, SHH × MST et IGS × BAH. AOR est la population ayant les valeurs d'AE les plus élevées sous les deux régimes hydriques. Sous conditions de stress hydrique, les croisements AOR × IGS (6,18 kg/kg), suivi par AOR × IZM (5,64 kg/kg) et IGS × BAH (5,34 kg/kg) se sont caractérisés par les AE les plus élevés. Le croisement EP17 × EP42 présente la plus mauvaise performance parmi les témoins étudiés sous stress hydrique (-10,92 kg/kg) mais la meilleure performance sous conditions bien irriguées (20,95 kg/kg). Les valeurs négatives sont dues au fait que les rendements avec engrais azoté sont inférieurs à ceux sans engrais azoté. Les valeurs AE les plus élevées pour les croisements sous conditions bien irriguées ont été obtenus par IZM × BAH suivi par IGS × BAH. Par conséquent, les effets de la fertilisation sur la productivité varient selon les génotypes et sont fortement affectés par l'irrigation, certaines populations algériennes se révèlent particulièrement prometteuses comme source d'amélioration.

**Tableau 23.** Moyennes <sup>a</sup> de l'efficacité agronomique et de la productivité factorielle partielle analysés sur deux années à Alger sous stress hydrique et azoté.

	AE (kg de grains / kg de N) <sup>c</sup>		PFP (kg de grains / kg de N) <sup>β</sup>	
	Stress hydrique	Bonne irrigation	Stress hydrique	Bonne irrigation
<i>Populations algériennes</i>				
AOR	4,36 abc	9,81	8,68 bcdef	26,32 ghijk
BAH	2,05 abc	8,25	8,67 bcdef	29,53 efghij
IGS	-0,37 bcd	3,38	5,22 efg	29,23 efghij
IZM	-0,62 bcd	9,25	3,61 fg	23,42 ijk
MST	-0,14 abcd	1,49	3,9 fg	18,68 k
SHH	0,38 abcd	0,74	5,29 defg	22,54 jk
<i>Croisements des populations</i>				
AOR×BAH	0,68 abcd	8,36	9,33 abcde	31,28 defghi
AOR×IGS	6,18 a	8,98	14,11 a	40,77 bc
AOR×IZM	5,64 ab	3,48	11,53 ab	31,67 defgh
AOR×MST	-0,06 abcd	6,03	5,33 defg	31,75 defgh
IGS×BAH	5,34 ab	12,78	12,26 ab	35,24 bcdef
IGS×MST	2,07 abc	8,02	8,34 bcdef	33,8 cdefg
IZM×BAH	-1,95 cd	14,94	6,39 cdefg	38,51 bcd
IZM×IGS	-0,02 abcd	8,92	6,60 cdefg	35,2 bcdef
IZM×MST	1,09 abcd	2,36	7,88 bcdef	28,7 fghij
MST×BAH	2,58 abc	4,87	8,09 bcdef	25,73 hijk
SHH×AOR	-4,8 de	7,6	6,08 cdefg	33,42 cdefgh
SHH×BAH	1,76 abc	11,36	9,50 abcde	36,85 bcde
SHH×IGS	2,94 abc	11,25	10,23 abcd	42,41 ab
SHH×IZM	1,07 abcd	9,31	10,37 abc	35,81 bcdef
SHH×MST	4,43 abc	10,35	10,34 abc	34,47 cdef
<i>Témoins</i>				
EPS20	.	-0,24	2,08 g	5,85 l
EPS20×EPS21	1,2 abcd	13,34	5,45 cdefg	32,69 defgh
EPS21	1,9 abcd	13,43	2,35 g	22,52 jk
EP17 × EP42	-10,92 e	20,95	2,00 g	49,52 a
Moyennes	1,03	8,36	7,35	31,04
LSD (0.05)	7,06	11,06	6,01	8,10

<sup>a</sup> Pour chaque caractère, les moyennes suivies de la même lettre dans la ligne ne sont pas significativement différentes. <sup>c</sup> : Efficacité agronomique; <sup>β</sup> : Productivité factorielle partielle.

### 3.2. Effets variétaux et hétérosis chez les populations algériennes de maïs

L'analyse des croisements diallèles a été effectuée séparément pour chaque traitement (Tableaux 24 et 25). Des analyses combinées sur les années pour la teneur en protéines des grains (PC) et la NUtE des grains ont révélé des différences significatives entre les années dans tous les traitements pour les deux caractères (Tableau 24). Les géotypes sont significativement différents pour les deux caractères sous stress hydrique avec apport d'azote et sous conditions bien irriguées sans apport d'azote. Sous des conditions bien irriguées, l'hétérosis spécifique est significatif pour la PC et la NUtE des grains avec l'approvisionnement en azote. Sous conditions d'absence d'engrais azoté, l'hétérosis variétal est significatif pour la PC seulement, alors que l'hétérosis moyen est significatif pour la NUtE des grains. Sous stress hydrique, l'interaction hétérosis variétal  $\times$  années est significative pour les deux caractères dans le cas d'apport d'azote. En l'absence d'approvisionnement en azote, l'hétérosis spécifique est significatif pour la PC ; tandis que, l'interaction variété  $\times$  années est significative pour NUtE des grains.

**Tableau 24.** Carrés moyens des deux caractères PC et NUtE à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié.

Bonne irrigation					
		Avec azote		Sans azote	
Sources of variation	ddl	PC (%) <sup>α</sup>	NUtE (kg/kg) <sup>β</sup>	PC (%)	NUtE (kg/kg)
Année	1	35,95 ***	1456,00 ***	33,54 ***	1952,49 ***
Rep (Y)	2	3,2	96,28	6,5**	464,66 ***
Génotypes	20	2,09	72,05	1,60 *	101,33 *
Variété	5	1,70	53,26	1,84	99,47
Hétérosis	15	2,22	78,32	1,52	101,95
Hétérosis moyen	1	0,63	43,60	0,77	79,92 *
Hétérosis variétal	5	0,77	34,06	1,83*	134,06
Hétérosis spécifique	9	3,21**	106,76 *	1,43	86,56
Y × Génotypes	20	1,34	48,18	0,75	46,41
Variété × Y	5	0,78	24,76	0,54	33,32
Hétérosis × Y	15	1,52	55,99	0,83	50,77
Hétérosis moyen × Y	1	2,92	108,16	0,15	0,26
Hétérosis variétal × Y	5	3,01	109,81	0,31	45,37
Hétérosis spécifique × Y	9	0,54	20,29	1,18	59,38
Erreur					
ddl		40	40	40	40
Carrés moyens		1,81	64,75	0,82	47,03
Stress hydrique					
		Avec azote		Sans azote	
Sources of variation	ddl	PC (%)	NUtE (kg/kg)	PC (%)	NUtE (kg/kg)
Années	1	36,13 ***	1343,12 ***	5,36 *	231,70 *
Rep (Y)	2	24,03 ***	1222,67 ***	7,99 **	304,38 **
Génotypes	20	3,08 *	118,78 *	1,2	41,69
Variété	5	3,68	136,09	0,93	35,49
Hétérosis	15	2,82	107,29	1,29	43,76
Hétérosis moyen	1	2,54	43,97	0,04	0,62
Hétérosis variétal	5	4,56	155,09	0,87	19,51
Hétérosis spécifique	9	1,89	89,00	1,67 *	62,03
Y × Génotypes	20	1,89	61,26	1,67	61,08
Variété × Y	5	1,07	40,50	2,75	94,54 *
Hétérosis × Y	15	2,4	84,25	1,31	49,92
Hétérosis moyen × Y	1	1,36	29,66	3,56	90,14
Hétérosis variétal × Y	5	5,44 **	181,88 *	2,27	88,85
Hétérosis spécifique × Y	9	0,82	37,09	0,52	23,83
Erreur					
ddl		38	37	40	40
Carrés moyens		1,37	55,10	1,24	42,15

\*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement ; ns : non significatif. <sup>α</sup> : Teneur en protéines des grains. <sup>β</sup> : Efficacité de valorisation d'azote des grains. Rep : Répétition. Y : Années.

Les analyses combinées sur les années pour les AE et les PFP ont révélé des différences significatives entre les années seulement pour PFP sous conditions de bonne irrigation (Tableau 25). Les effets des génotypes, de la variété et de l'hétérosis ne sont significativement différents que pour la PFP dans les deux régimes hydriques. Enfin, l'hétérosis moyen est significatif pour la PFP sous conditions bien irriguées.

**Tableau 25.** Carrés moyens des deux caractères AE et PFP à partir de l'analyse II de Gardner et Eberhart (1966) du diallèle étudié.

Sources de variation	ddl	Stress hydrique		Bonne irrigation	
		AE (kg de grains / kg de N) <sup>α</sup>	PFP (kg de grains / kg de N) <sup>β</sup>	AE (kg de grains / kg de N)	PFP (kg de grains / kg de N)
Années	1	0	17,13	8,18	268,14 *
Rep (Y)	4	276,35 ***	330,11 ***	322,74 **	54,68
Génotypes	20	42,64	44,25 **	86,14	219,86 ***
Y × Génotypes	20	22,34	16,18	83,28	33,13
Variété	5	14,82	27,47 *	89,32	234,96 *
Hétérosis	15	50,88	47,73 *	85,09	214,83 ***
Hétérosis moyen	1	11,99	229,58	232,24	2281,66 *
Hétérosis variétal	5	28,82	17,06	130,78	80,96
Hétérosis spécifique	9	67,51	44,4	43,18	59,55
Variété × Y	5	8,22	4,66	90,79	29,09
Hétérosis × Y	15	27,17	21,13	85,35	34,48
Hétérosis moyen × Y	1	7,75	20,84	103,47	2,03
Hétérosis variétal × Y	5	10,67	11,43	73,82	30,21
Hétérosis spécifique × Y	9	38,44	26,45	89,64	40,45
Erreur					
ddl		78	78	79	80
Carrés moyens		33,29	19,92	76,62	40,36

\*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement ; ns : non significatif. N : Azote. <sup>α</sup> : Efficience agronomique. <sup>β</sup> : Productivité factorielle partielle. Rep : Répétition. Y : Années.

L'hétérosis moyen n'est significatif et positif que pour la PFP dans les deux régimes hydriques, ce qui indique l'existence d'hétérosis dans cet ensemble de croisements diallèles (Tableau 26). En outre, le stress hydrique a réduit l'hétérosis pour la PFP, représentant un tiers de l'hétérosis trouvé sous conditions bien irriguées. De même, pour les AE, l'hétérosis moyen sous conditions de stress hydrique est d'environ un tiers de celui sous conditions bien irriguées. Cependant, les autres paramètres génétiques, à savoir l'effet variétal et l'hétérosis variétal et spécifique, n'ont pas suivi une tendance constante, car les valeurs sous conditions de stress

hydrique sont inférieures ou supérieures à celles sous conditions bien irriguées, selon le génotype. Par conséquent, l'hétérosis et ses composantes sont plus importants que les effets de la variété et l'année, ce qui indique que la dominance est plus importante que les effets génétiques additifs.

Pour l'efficacité agronomique (AE), sous stress hydrique, un hétérosis spécifique significatif et positif (4,97 kg/kg) est trouvé chez le croisement AOR × IZM, et négatif (-5,36 kg/kg) chez SHH × AOR. Aucune des populations n'a d'effets variétaux ou d'hétérosis variétaux significatifs pour l'efficacité agronomique.

Pour la productivité factorielle partielle (PFP), sous stress hydrique, l'hétérosis spécifique est significatif et positif chez AOR × IGS (3,27 kg/kg) et négatif chez IZM × IGS (-3,34 kg/kg) et chez SHH × AOR (-3,51 kg/kg). L'hétérosis variétal est, par contre, significatif et négatif (-1,09 kg/kg) chez AOR. Sous conditions de bonne irrigation, un effet variétal significatif et positif (4,58 kg/kg) est trouvé chez BAH et négatif (-6,27 kg/kg) chez MST. De plus, l'hétérosis variétal est significatif et positif (3,98 kg/kg) chez SHH et négatif (-3,35 kg/kg) chez BAH. En fin, l'hétérosis spécifique est significatif et négatif (-5,70 kg/kg) chez le croisement IZM × BAH.

**Tableau 26.** Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour l'efficacité agronomique et la productivité partielle des facteurs.

	AE (kg de grains / kg de N) <sup>α</sup>		PFP (kg de grains / kg de N) <sup>β</sup>	
	Stress hydrique	Bonne irrigation	Stress hydrique	Bonne irrigation
<i>Effet variétal</i>				
AOR	3,26	4,32	2,65	1,37
BAH	0,95	2,77	2,63	4,58 *
IGS	-1,47	-2,11	-0,81	4,28
IZM	-1,02	3,76	-1,71	-1,54
MST	-1,01	-4,00	-2,01	-6,27 *
SHH	-0,72	-4,75	-0,74	-2,42
<i>Hétérosis variétal</i>				
AOR	-1,96	-4,45	-1,09 **	-1,43
BAH	-0,62	0,79	-1,28	-3,35 *
IGS	2,62	2,92	1,92	1,75
IZM	-0,28	-2,75	0,19	0,28
MST	0,79	-0,71	-0,37	-1,22
SHH	-0,54	4,22	0,64	3,98 *
<i>Hétérosis spécifique</i>				
AOR×BAH	-0,64	-1,15	-0,02	-1,29
AOR×IGS	2,84	0,91	3,27 *	3,25
AOR×IZM	4,97*	-1,86	2,88	-1,47
AOR×MST	-1,80	2,54	-2,63	2,48
IGS×BAH	1,80	0,25	1,62	-1,95
IGS×MST	-1,89	0,37	-0,9	-0,11
IZM×BAH	2,81	-5,14	2,06	-5,70 **
IZM×IGS	-2,91	-0,57	-3,34 *	-2,56
IZM×MST	-0,20	-2,55	0,83	-0,82
MST×BAH	0,65	-3,08	0,34	-3,22
SHH×AOR	-5,36 **	-0,45	-3,51 *	-2,98
SHH×BAH	1,00	-1,16	0,12	0,76
SHH×IGS	0,16	-0,96	-0,65	1,38
SHH×IZM	0,96	-0,16	1,68	-0,84
SHH×MST	3,25	2,73	2,36	1,68
<i>Hétérosis moyen</i>	0,70	3,01	3,06 **	9,42 ***

\*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement.

<sup>α</sup>: Efficacité agronomique. <sup>β</sup>: Productivité factorielle partielle.

L'hétérosis moyen n'est pas significatif pour la teneur en protéines des grains et la NUtE des grains (Tableau 27). Pour ce qui est de la teneur en protéines des grains, sous stress hydrique, la population BAH montre un effet variétal significatif et négatif (-1,75 %) ; tandis que, MST a une valeur positive (1,55 %) avec de l'engrais azoté. La population BAH enregistre un hétérosis variétal significatif et positif (1,44%). Sous conditions bien irriguées, sans engrais azoté, l'hétérosis variétal est significatif et positif (0,80 %) chez MST et l'hétérosis spécifique est significatif et négatif (-1,09 %) chez SHH  $\times$  AOR. Sous un régime bien irrigué avec de l'engrais azoté, nous avons observé un hétérosis spécifique significatif et positif chez AOR  $\times$  IGS (1,57 %) ; tandis que, le croisement AOR  $\times$  BAH a donné une valeur négative (-1,41 %).

**Tableau 27.** Paramètres génétiques du diallèle étudié, à partir des analyses de Gardner et Eberhart (1966), pour la teneur en protéines des grains et l'efficacité de valorisation d'azote des grains.

	PC (%) <sup>α</sup>				NUE (kg/kg) <sup>β</sup>			
	Stress hydrique		Bonne irrigation		Stress hydrique		Bonne irrigation	
	Sans N <sup>c</sup>	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N	Sans N	Avec N
<i>Effet variétal</i>								
AOR	0,05	1,15	0,94	0,68	-0,18	-5,88	-6,93	-3,22
BAH	-0,77	-1,75 *	-0,67	-0,49	3,98	9,78 *	4,92	2,99
IGS	0,49	-0,53	0,45	-0,36	-3,46	4,77	-4,49	2,47
IZM	0,05	0,10	0,75	-0,37	-0,60	-2,72	-5,52	1,42
MST	0,14	1,55 *	-0,94	0,42	1,22	-8,48	8,77 *	-2,56
SHH	0,03	-0,52	-0,52	0,12	-0,96	2,53	3,24	-1,10
<i>Hétérosis variétal</i>								
AOR	-0,25	-0,42	-0,64	0,05	1,13	1,25	5,37	-0,68
BAH	0,50	1,44 *	0,09	0,32	-2,29	-8,27 *	-1,13	-1,79
IGS	0,06	-0,01	-0,29	0,40	0,05	-0,76	2,48	-2,68
IZM	0,25	0,04	-0,05	-0,32	-1,23	0,67	0,24	2,57
MST	-0,26	-0,76	0,80 *	-0,31	0,31	4,59	-6,89 *	1,79
SHH	-0,30	-0,29	0,09	-0,13	2,02	2,51	-0,08	0,79
<i>Hétérosis spécifique</i>								
AOR×BAH	-0,45	-0,55	0,15	-1,41 *	2,21	2,92	-1,71	8,31 *
AOR×IGS	-0,25	-0,44	0,44	1,57 **	0,97	3,07	-2,3	-8,16 *
AOR×IZM	0,73	0,08	0,01	0,13	-4,4	-0,31	-1,52	-1,04
AOR×MST	0,75	-0,09	0,49	-0,05	-4,46	0,83	-3,68	0,13
IGS×BAH	0,27	-0,6	0,46	0,40	-0,29	4,71	-3,02	-2,89
IGS×MST	-0,46	0,26	-0,6	-0,93	2,44	-3,33	4,43	5,41
IZM×BAH	-0,32	-0,27	0,39	-0,06	2,25	2,16	-3,19	-0,33
IZM×IGS	-0,20	0,90	-0,39	-0,17	0,83	-6,14	2,56	0,13
IZM×MST	-0,24	-0,38	0,02	0,09	2,62	2,50	1,01	-0,84
MST×BAH	-0,47	0,56	-0,19	0,31	2,32	-2,09	1,03	-1,39
SHH×AOR	-0,78	1,01	-1,09 *	-0,24	5,67 *	-6,51	9,21 *	0,76
SHH×BAH	0,33	0,32	-0,03	0,64	-1,99	-3,38	0,51	-4,36

Suite du tableau :								
SHH×IGS	0,65	-0,12	0,09	-0,87	-3,95	1,69	-1,68	5,51
SHH×IZM	-0,61	-0,87	0,75	-0,11	3,19	6,11	-5,25	1,41
SHH×MST	0,42	-0,34	0,27	0,58	-2,92	2,09	-2,79	-3,32
<i>Hétérosis moyen</i>	-0,05	-0,39	0,21	-0,19	0,19	1,67	-2,16	1,59

\*, \*\*, \*\*\* Significatif aux niveaux de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement. <sup>α</sup> : Teneur en protéines des grains. <sup>β</sup>: Efficience de valorisation d'azote des grains. <sup>c</sup>: Azote.

Pour NUtE des grains, sous conditions de stress hydrique, SHH  $\times$  AOR présente un hétérosis spécifique significatif et positif (5,67 kg/kg) sans engrais azoté. Avec l'apport azoté, BAH a montré un effet variétal significatif et positif (9,78 kg/kg) et un hétérosis variétal significatif et négatif (-8,27 kg/kg). Sous conditions bien irriguées, sans apport azoté, nous avons observé une valeur significative et positive de l'effet variétal (8,77 kg/kg) chez MST et de l'hétérosis spécifique (9,21 kg/kg) chez SHH  $\times$  AOR ; tandis que, MST présente un hétérosis variétal significatif et négatif (-6,89 kg/kg). Sous le même régime hydrique, avec apport azoté, un hétérosis spécifique significatif est observé avec une valeur négative (-8,16 kg/kg) chez AOR  $\times$  IGS et une valeur positive (8,31 kg/kg) chez AOR  $\times$  BAH. Par conséquent, certaines populations algériennes ont des effets variétaux et d'hétérosis prometteurs pour la teneur en protéines des grains et l'efficacité de valorisation de l'azote, et certains croisements ont été utiles pour leurs effets d'hétérosis spécifiques, principalement avec la fertilisation, mais avec des variations selon le régime d'irrigation.

#### 4. Discussion

La variation significative observée entre les génotypes pour la plupart des caractères a révélé l'existence d'une variabilité génétique adéquate pour l'efficacité d'utilisation de l'azote (NUE) et la teneur en protéines parmi les populations parentales algériennes de maïs et leurs croisements sous conditions de stress hydrique et azoté. Le potentiel d'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'azote dépend de l'ampleur et de la nature des différences entre les populations, comme l'ont indiqué plusieurs chercheurs (Edmeades *et al.*, 1997). L'identification des sources de la tolérance au stress est la tâche fondamentale pour l'obtention de lignées tolérantes au stress, et leur utilisation dans le développement d'hybrides productifs est un moyen durable de développement de variétés de maïs résilientes au climat, comme indiqué précédemment par Osuman *et al.*, (2020). Conformément à nos résultats, les populations algériennes de maïs et leurs croisements présentent une grande variabilité dans les études de Cherchali *et al.* (2018) et de Riache *et al.* (2021). Naggar *et al.* (2020) ont rapporté qu'une variabilité aussi élevée suggérait que le germoplasme était adapté à un large éventail de conditions environnementales. A ce même titre, Abu *et al.* (2021) ont signalé que la grande variabilité génétique observée suggère que les lignées autofécondées pourraient être d'importantes sources d'allèles bénéfiques pour les programmes de sélection sous faible teneur en azote dans l'Afrique subsaharienne. Toutefois, pour libérer des lignées autofécondées, il faut identifier les sources de tolérance parmi les populations adaptées, et le maïs algérien a une grande adaptabilité aux régions tempérées et un haut degré de diversité génétique et pourrait fournir des allèles précieux pour l'amélioration du maïs dans les environnements tempérés (Djemel *et al.*, 2012 ; Aci *et al.* 2013). En outre, l'ampleur et le type de variabilité génétique sont d'une importance primordiale pour les sélectionneurs lorsqu'ils déterminent s'il faut ou non améliorer une population sélectionnée et la méthode la plus efficace (Badu-Apraku, 2007). Le degré de variabilité génétique détermine les limites de sélection pour l'amélioration ; tandis que, le type de variabilité aide le sélectionneur à déterminer la méthode de sélection la plus appropriée à utiliser pour l'amélioration génétique d'une population (Badu-Apraku, 2007). Cependant, l'exploitation de la diversité dans la sélection des hybrides de maïs permet aux sélectionneurs de développer des cultivars présentant un hétérosis élevé, une adaptation spécifique et/ou générale aux conditions biotiques et abiotiques dominantes (Kondwakwenda *et al.*, 2020).

Les effets de l'irrigation et de la fertilisation sur la teneur en protéines ne sont pas uniformes d'un génotype à l'autre, tant que la proportion de protéines soumises à un stress hydrique ou

azoté, étant comparée avec des conditions de contrôle, est plus ou moins élevée selon les génotypes. La teneur en protéines des grains était plus élevée sous conditions de stress hydrique avec fertilisation azotée que sans azote pour la moitié des génotypes et plus faible pour l'autre moitié. Néanmoins, certaines tendances générales ont été observées, car la teneur en protéines a diminué en mode de conduite sans azote par rapport à la fertilisation azotée sous conditions de bonne irrigation. En outre, sans fertilisation azotée, la teneur en protéines était plus élevée pour tous les génotypes en période de sécheresse que sous des conditions bien irriguées. De même, avec la fertilisation azotée, la teneur en protéines était plus élevée pour la plupart des génotypes sous conditions de stress hydrique que sous conditions bien irriguées.

Les gammes de variabilité ont augmenté parmi les populations soumises au stress hydrique, car les valeurs de productivité partielle des facteurs (PPF) des populations AOR et BAH dépassaient celles d'IZM sous stress hydrique et étaient encore plus grandes pour les croisements (Tableau 22). Toutefois, les valeurs de PFP ont diminué sous l'effet du stress hydrique. Comme l'ont rapporté Wang *et al.* (2020), la PFP d'azote et l'AE d'azote ont diminué lorsque les génotypes étaient soumis à un stress hydrique. De la même façon, dans l'étude de Qiu *et al.* (2015), les trois sites de chaque taux d'azote présentaient une PFP plus faible en un an qu'au cours des deux autres en raison de la sécheresse. Comme indiqué également par Wang *et al.* (2020), le stress dû à la sécheresse a inhibé, chez le maïs, l'absorption de N dans les plantes, tout en réduisant la PFP sous les mêmes conditions de N. En raison de la baisse de l'efficacité d'utilisation de l'azote, l'azote supplémentaire est en partie retenu dans le sol ; par conséquent, les niveaux d'engrais azotés pourraient probablement être réduits pour la prochaine campagne agricole.

Les valeurs négatives de l'efficacité agronomique de l'azote pourraient s'expliquer par le fait qu'en moyenne, les rendements sous stress hydrique et sans engrais azoté avaient des valeurs plus élevées que ceux avec un engrais azoté. Comme indiqué par Wang *et al.*, (2019), les plantes de maïs dans le traitement sous stress hydrique modéré et de faible teneur en azote ont montré une distribution optimale des racines, caractérisée par une échelle de pénétration plus large et plus profonde avec une densité de longueur de racines plus élevée dans toutes les couches de sol, et a donc montré moins de réponses de sécheresse et a obtenu une NUE plus élevée.

Les grains de maïs des variétés commerciales actuelles contiennent de 70 à 75 % d'amidon, de 8 à 10 % de protéines et de 4 à 5 % de lipides (Boyer et Hannah, 2001). La performance

moyenne générale de la teneur en protéines des grains a augmenté sous l'effet du stress hydrique et de l'apport d'azote. Das *et al.* (2019) ont signalé que la teneur en protéines était également considérablement réduite de 25 % sous un faible taux de N. Toutefois, la teneur en protéines de l'endosperme du grain a augmenté de façon marquée à mesure que le N disponible dans le sol augmentait (Worku 2005 ; Oktem *et al.*, 2010 ; Ochieng' *et al.*, 2021). Ceci est dû au fait que l'azote joue un rôle clé dans le métabolisme, notamment dans la synthèse des protéines, et influe donc fortement à la fois sur la production des grains et sur leur teneur en protéines (Machado et Fernandes, 2001). Worku *et al.* (2012) ont rapporté l'effet favorable de l'engrais azoté dans la synthèse et le stockage des composés chimiques des grains comme les concentrations de protéines, de lipides et de glucides au cours de la vie du maïs. En outre, la sécheresse accélère la sénescence des feuilles et réduit la surface et la période photosynthétiques, limitant souvent la quantité d'assimilat, ce qui se traduit par des rendements en grains plus faibles, mais une teneur en protéines des grains plus élevée (Oikeh *et al.*, 1998 ; Ozturk et Aydin 2004 ; Balla *et al.*, 2011).

La variabilité génétique observée dans l'efficacité de valorisation de l'azote des grains (NUtE) augmentent en absence d'un engrais azoté et ont diminué sous conditions de stress hydrique. Les NUtE suivent des tendances opposées à celles de la teneur en protéines des grains. En effet, sous conditions de stress hydrique, la NUtE est plus faible sans fertilisation azotée qu'avec apport azoté pour les génotypes présentant la tendance inverse pour la PC ; sous conditions bien irriguées, la NUtE est plus faible avec fertilisation azotée pour la plupart des génotypes.

Di Paolo et Rinaldi (2008) ont rapporté qu'une quantité suffisante d'eau dans le sol permettait une meilleure absorption et utilisation de l'azote dans les processus métaboliques cellulaires et augmentait la biomasse et le rendement des cultures. Omoigui *et al.* (2007) ont observé une NUtE et une NUE plus élevés avec un faible taux d'azote et ont suggéré que la bonne adaptation à ces conditions était attribuée à une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote. Moll *et al.* (1982) ont également constaté que l'efficacité de l'utilisation de l'azote jouait un rôle prépondérant dans la détermination du rendement en grains à faible teneur en azote. Dhugga et Waines (1989) ont conclu que la diminution de la NUE à des niveaux élevés de N à des pertes de volatilisation plus élevées était attribuable au fait que la plante était incapable d'assimiler tout l'azote absorbé. Ciampitti et Vyn (2011) ont ajouté qu'il est bien connu que la NUE est élevée à de faibles taux de N et diminue avec l'augmentation des taux d'azote.

L'efficacité de l'utilisation de l'azote (NUE) est généralement définie comme la capacité d'un génotype à produire un rendement en grains supérieur sous conditions de faible taux d'azote dans le sol par rapport à d'autres génotypes (Grohan, 1984). La compréhension des mécanismes régulant les processus NUE est cruciale pour l'amélioration de la NUE dans les plantes cultivées (Kant *et al.*, 2011). Cependant, l'amélioration de la NUE dans les cultivars de maïs est un grand défi en raison de la complexité génétique et de la forte interaction avec l'environnement. Ainsi, les informations sur le contrôle génétique régissant l'héritabilité des caractères seraient utiles pour choisir la méthode de sélection permettant d'obtenir des cultivars efficaces en termes de NUE (Santos *et al.*, 2019) et pour développer des stratégies de programmes de sélection pour les caractères liés à la tolérance à la sécheresse (Barbosa *et al.*, 2021). Par conséquent, l'évaluation de l'aptitude à la combinaison et de l'hétérosis est d'une haute importance pour la sélection du maïs hybride (Yu *et al.*, 2020), de sorte que les génotypes puissent être utilisés avec succès pour développer des hybrides avec une NUE supérieure dans diverses conditions environnementales.

L'augmentation de l'hétérosis est le choix préféré pour maximiser les gains dans les plantes cultivées et dépend largement du niveau de diversité génétique de la base du germoplasme (Badu-Apraku *et al.*, 2021). Pour la teneur en protéines des grains, l'action génétique non additive est importante dans l'hérédité sous conditions bien irriguées avec de l'azote et sous conditions de stress hydrique sans engrais azoté (Tableau 24). Cependant, sous conditions de bonne irrigation et sans apport azoté, les carrés moyens de l'hétérosis variétal sont significatifs, ce qui suggère que nous pouvons exploiter des populations prometteuses dans des combinaisons hybrides avec une performance améliorée pour ce caractère. La régulation génétique de la teneur en protéines dépend des variétés étudiées, par exemple, Machida *et al.* (2010) ont signalé qu'il y avait une prépondérance des effets de l'AGC sur la teneur en protéines sous conditions bien irriguées avec apport d'azote. Des rapports antérieurs ont montré que le partage de la somme des carrés pour l'aptitude générale à la combinaison (AGC) et spécifique (ASC) indiquait que les effets additifs et non additifs ont été impliqués dans le contrôle génétique (Werle *et al.*, 2014), et que la variance de l'AGC (additive) était supérieure à la variance de l'ASC (non additive) pour la teneur en protéines des grains sous stress hydrique (Al-Naggar *et al.*, 2016).

Quant à la NUtE des grains, l'hétérosis spécifique est significatif sous conditions bien irriguées avec de l'azote, ce qui suggère que l'action non additif d'un gène contrôle ce caractère (Tableau 24). Pour la PFP, dans les deux régimes hydriques, les effets des variétés et de

l'hétérosis sont significatifs, ce qui suggère l'importance des effets génétiques additifs et non additifs (Tableau 24). L'hétérosis moyen est significatif et positif pour la PFP, ce qui indique que les croisements avaient, en moyenne, une PFP plus élevée que les populations parentales pour tous les caractères (Tableau 25). Pour l'AE, il n'y a pas de résultats significatifs sur le type d'hérédité dans cette étude.

L'absence d'estimations significatives des effets variétaux ou de l'hétérosis variétal pour l'AE indique l'absence de parents potentiels pour augmenter la fréquence des allèles favorables pour l'AE dans les deux régimes hydriques. Les populations BAH et MST montrent des effets additifs positifs significatifs pour la PFP, la PC et/ou la NUtE des grains (Tableau 26), indiquant que ces populations sont des parents souhaitables pour le développement d'hybrides de maïs et l'implication dans le programme de sélection du maïs, car ils pourraient être des sources potentielles d'allèles favorables pour les programmes de sélection. L'identification des parents supérieurs pourrait être utilisée par les sélectionneurs pour réaliser et sélectionner de meilleurs croisements pour une utilisation directe ou pour une sélection ultérieure. Un programme de sélection récurrente réussi devrait permettre d'augmenter la performance moyenne des individus et de maintenir la variabilité génétique au sein de la population afin de faciliter l'amélioration continue dans les cycles de sélection avancés (Talabi *et al.*, 2017).

Les croisements AOR  $\times$  IZM, AOR  $\times$  IGS, SHH  $\times$  AOR et AOR  $\times$  BAH sont de bons combineurs spécifiques pour développer des hybrides avec des valeurs élevées d'AE, de PFP, de NUtE des grains et/ou de teneur en protéines des grains, ce qui implique qu'ils pourraient être prometteurs pour développer des hybrides tolérants à la sécheresse et/ou à faible teneur en azote par sélection récurrente réciproque pour améliorer les caractères indiqués.

Comme nous l'avons supposé, les différences entre les populations algériennes sont significatives pour la tolérance au stress, et cette diversité génétique a affecté l'utilisation efficiente de l'azote et la production de protéines, en particulier sous conditions de stress hydrique. En outre, la diversité génétique du rendement par unité d'engrais appliquée a une interaction génotypique importante avec l'année et est affectée par l'irrigation. Même s'il existe une diversité génotypique pour l'utilisation de l'azote et la teneur en protéines, l'efficience augmente avec l'irrigation, en particulier sans fertilisation N, alors que la teneur en protéines augmente avec le stress hydrique et la fertilisation azotée comme un effet faible. Les effets de la fertilisation sur la productivité, qui sont fortement affectés par l'irrigation, présentent des différences significatives entre les populations ; en outre, certaines populations algériennes sont

particulièrement prometteuses en tant que sources de tolérance au stress. Enfin, ces résultats montrent également que l'hétérosis et ses composantes étaient plus importantes que les effets de la variété et de l'année, ce qui indique que la dominance était plus importante que les effets génétiques additifs. Certaines populations algériennes ont des effets prometteurs sur les effets variétaux et l'hétérosis pour la teneur en protéines des grains et l'efficacité de la valorisation de l'azote, et certains croisements ont été utiles pour leurs effets d'hétérosis spécifiques, principalement avec la fertilisation, ainsi qu'avec l'irrigation.

# **Conclusions générales**

## **Conclusions générales**

Les résultats des chapitres II, III et IV ont révélé l'existence d'une variabilité génétique significative dans le matériel étudié sous stress. Ces connaissances ont indiqué l'importance des populations algériennes de maïs dans les futurs programmes de sélection visant à développer des croisements tolérants aux stress hydrique et azoté.

Compte tenu de tous les résultats du deuxième chapitre et en se concentrant sur le rendement, nous proposons un programme de sélection récurrente réciproque, pour tirer profit des effets additifs et non additifs, en utilisant les variétés AOR et IGS comme matériel de base, puisqu'elles ont montré globalement une bonne performance aussi bien sous conditions optimales que de stress, et ce dans le but d'améliorer l'hétérosis du rendement pour le croisement AOR × IGS. On ne s'attend pas à ce qu'elles aient des effets négatifs sur la hauteur des plantes, l'ASI ou la vigueur précoce. En outre, ces populations, ainsi que BAH, devraient constituer un matériel approprié pour obtenir des lignées consanguines tolérantes au stress hydrique et azoté.

Il n'y avait pas de modèle clair de relation entre l'origine, le groupe génétique et la performance des parents, la contribution parentale ou la performance hybride sous conditions de stress. Dans l'ensemble, ces populations et ces croisements pourraient être utilisés comme groupes hétérotiques parmi les populations algériennes pour les programmes de sélection axés sur la tolérance au stress hydrique ou azoté.

Nos résultats du chapitre III ont révélé l'importance de l'action génétique additive et non additive basée sur les estimations des paramètres génétiques et l'héritabilité des caractères. Les programmes de sélection pourraient capitaliser les effets génétiques additifs en utilisant les populations IZM ou IGS avec des effets variétaux significatifs favorables pour la sénescence des feuilles sous stress azoté, ou les effets génétiques dominants en utilisant la population AOR avec des effets hétérotiques significatifs favorables pour la couleur des plantes sous stress hydrique et azoté. Sous conditions de stress hydrique sans apport d'azote, le croisement le plus prometteur AOR × IZM, basé sur l'hétérosis spécifique, sera utile pour retarder la sénescence des feuilles. Cependant, sous conditions de stress hydrique, les croisements les plus prometteurs IZM × BAH sans apport d'azote, et SHH × BAH avec engrais azoté, permettront un maintien plus long de la chlorophylle et, par conséquent, l'activité photosynthétique de la plante.

Ces parents pourraient être prometteurs pour le développement d'hybrides tolérants au stress hydrique et/ou stress azoté par sélection récurrente réciproque afin d'améliorer les composantes

du caractère *stay-green* et pourraient donner lieu à un progrès génétique significatif pour des caractères tels que le rendement élevé. Enfin, ces populations et croisements pourraient être sélectionnés et classés dans des groupes hétérotiques utiles, l'hétérosis maximale pouvant ainsi être exploité.

De même pour le chapitre IV, la sélection réciproque récurrente pourrait être utilisée pour valoriser des effets additifs et non additifs des gènes trouvés sur la base des estimations des paramètres génétiques. Les effets génétiques additifs pourraient être capitalisés à l'aide de la population BAH (sous stress hydrique avec approvisionnement en azote) pour l'efficacité de valorisation de l'azote des grains, et sous conditions bien irriguées pour la productivité factorielle partielle des engrais. Ainsi que la population MST sous conditions bien irriguées sans apport d'azote pour la NUtE des grains, et sous stress hydrique avec engrais azoté pour la teneur en protéines. Ces deux populations ont montré de bonnes performances par rapport à toutes les populations étudiées. Les effets génétiques de dominance pourraient être exploités pour la teneur en protéines à l'aide de BAH avec des effets hétérotiques significatifs sous stress hydrique avec apport d'azote, MST sous conditions bien irriguées sans apport d'azote, et SHH sous conditions bien irriguées pour PFP. Les croisements les plus prometteurs ont été SHH × AOR sans apport azoté dans les deux régimes hydriques pour la NUtE des grains ; AOR × IGS (sous stress hydrique pour la PFP et en bonne irrigation avec fertilisation azotée pour la teneur en protéines) ; AOR × IZM pour l'AE sous stress hydrique, et AOR × BAH pour la NUtE des grains sous conditions bien irriguées avec apport d'azote. Ces parents pourraient être prometteurs pour développer des hybrides tolérants à la sécheresse et/ou la faible teneur en azote pour améliorer ces caractères.

Les effets génétiques de ces génotypes permettront aux programmes de sélection d'obtenir des valeurs élevées des indices d'efficacité de l'azote (AE, PFP et NUtE des grains) et du rendement des grains ayant une plus grande teneur en protéines. Pour conclure l'hétérosis maximale pourrait être exploité en utilisant ces populations et croisements après la sélection et la classification en groupes hétérotiques utiles.

Finalement, nous proposons d'autres perspectives utiles comme suit :

- Ces populations peuvent également être utilisées pour obtenir directement des lignées consanguines pour les croiser avec des lignées élites afin d'obtenir des populations améliorées.
- Faire des essais multilocaux avec répétitions, pour tester ainsi la rusticité et l'adaptabilité des génotypes selon des dispositifs statistiques permettant l'analyse de la variance d'interaction

génotype × localités, et donc, l'évaluation de d'autres caractères pour les populations étudiées pendant plusieurs saisons successives dans le but de sélectionner les meilleures génotypes adaptées présentant une stabilité de production dans les différentes régions agricoles et zones agro-écologiques.

- Approfondir l'étude par une évaluation moléculaire afin d'améliorer l'efficacité et la rapidité du développement des variétés ; et par conséquent ; fournir des informations complémentaires sur la diversité génétique et délimiter des groupes hétérotiques, dans un programme d'amélioration.

# **Références bibliographies**

## Références bibliographiques

- Abdoulaye, A. O., Lu, H., Zhu, Y., Hamoud, Y. A., et Sheteiwy, M. (2019). The global trend of the net irrigation water requirement of maize from 1960 to 2050. *Climate*, 7(10). <https://doi.org/10.3390/cli7100124>
- Abdul Mannan, Md., et Akter Shashi, M. (2020). Amelioration of drought tolerance in maize using rice husk biochar. In Hossain, A. (Éd.), *Maize - Production and Use*. IntechOpen, London, UK, (p. 1-19). <https://doi.org/10.5772/intechopen.88824>
- Abu, P., Badu-Apraku, B., Ifie, B. E., Tongoona, P., Melomey, L. D., et Offei, S. K. (2021). Genetic diversity and inter-trait relationship of tropical extra-early maturing quality protein maize inbred lines under low soil nitrogen stress. *PLOS ONE*, 16(6), e0252506. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252506>
- Achite, M., Bazrafshan, O., Azhdari, Z., Wałęga, A., Krakauer, N., et Caloiero, T. (2022). Forecasting of SPI and SRI Using Multiplicative ARIMA under Climate Variability in a Mediterranean Region: Wadi Ouahrane Basin, Algeria. *Climate*, 10(3), 36. <https://doi.org/10.3390/cli10030036>
- Aci, M. M. (2012). Utilisation des marqueurs SSRs pour l'étude de la diversité génétique de quelques populations algériennes de maïs (*Zea mays* L.). Thèse de magister, Ecole Nationale Supérieure Agronomique El-Harrach, Alger, 109p.
- Aci, M. M., Revilla, P., Morsli, A., Djemel, A., Belalia, N., Kadri, Y., Khelifi-Saloui, M., Ordás, B., et Khelifi, L. (2013). Genetic diversity in Algerian maize (*Zea mays* L.) landraces using SSR markers. *Maydica*, 58(3-4), 304-310.
- Aci, M. M., Lupini, A., Mauceri, A., Morsli, A., Khelifi, L., et Sunseri, F. (2018). Genetic variation and structure of maize populations from Saoura and Gourara oasis in Algerian Sahara. *BMC Genetics*, 19(1), 51. <https://doi.org/10.1186/s12863-018-0655-2>
- Acquaah, G. (2012). *Principles of Plant Genetics and Breeding*. John Wiley et Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118313718>
- Aerts, R., et Chapin, F. S. (1999). The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60016-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60016-1)
- Aguirre-Liguori, J. A., Aguirre-Planter, E., et Eguiarte, L. E. (2016). *Genetics and Ecology of Wild and Cultivated Maize: Domestication and Introgression*. *Ethnobotany of Mexico: interactions of people and plants in Mesoamerica*. (p. 403-416). [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6669-7\\_16](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6669-7_16)

- Ahmar, S., Gill, R. A., Jung, K. H., Faheem, A., Qasim, M. U., Mubeen, M., et Zhou, W. (2020). Conventional and molecular techniques from simple breeding to speed breeding in crop plants: Recent advances and future outlook. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(7), 1-24. <https://doi.org/10.3390/ijms21072590>
- Ahuja, I., de Vos, R. C. H., Bones, A. M., et Hall, R. D. (2010). Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*, 15 (12), 664-674. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.002>
- Akaogu, I. C., Badu-Apraku, B., et Adetimirin, V. O. (2017). Combining ability and performance of extra-early maturing yellow maize inbreds in hybrid combinations under drought and rain-fed conditions. *Journal of Agricultural Science*, 155(10), 1520-1540. <https://doi.org/10.1017/S0021859617000636>
- Akinwale, R. O. (2021). Heterosis and Heterotic Grouping among Tropical Maize Germplasm. In Kumar Goyal, A. (Ed.). *Cereal Grains - Volume 2*. IntechOpen, London, UK, 13p. <https://doi.org/10.5772/intechopen.98742>
- Akrour, A., Revilla, P., Riache, M., Maafi, O., Cherchali, F. Z., Malvar, R. A., et Djemel, A. (2021). Combining ability and heterosis of maize (*Zea mays* L.) populations from the Algerian Sahara Desert under Mediterranean drought conditions. *Maydica*, 66(2), 11.
- Alabi, S. O., Kling, J. G., Ado, S. G., Uyovbisere, E. O., Ajala, S. O., Showemimo, F. A., Badu-Apraku, B., Fakorede, M. A. B., Ouedraogo, M., et Carsky, R. J. (2001). Progress in breeding for low nitrogen stress in maize in the northern Guinea savanna. *Proceeding of a Regional Maize Workshop on Maize Revolution in West and Central Africa*, 14-18.
- Allal, M. (2013). *L'Algérie se lance dans la production du maïs. L'Eco news, l'info économique et financière en continu*. 27 Février 2013.
- Al-Naggar, A., Atta, M., Ahmed, M., et Younis, A. (2016). Heterosis and Combining Ability of Maize (*Zea mays* L.) Grain Protein, Oil and Starch Content and Yield as Affected by Water Stress. *Archives of Current Research International*, 4(4), 1-15. <https://doi.org/10.9734/acri/2016/27508>
- Al-Naggar, A. M. M., Shafik, M. M., et Musa, R. Y. M. (2020). Multivariate Analysis of Genetic Diversity among Maize Genotypes and Trait Interrelationships under Drought and Low N Stress. In Dr. A. M. M. Al-Naggar (Éd.), *New Perspectives in Agriculture and Crop Science*. Book Publisher International, (p. 70-92). <https://doi.org/10.9734/bpi/npacs/v2>

- Alphonse, N., Edema, R., Asea, G., et Gibson, P. (2011). Combining Ability and Genotype by Environment Interaction of Selected Maize Inbred Lines for Performance Under Low Nitrogen and Drought Stress. *African Crop Science Conference Proceedings*, 10, 1-4.
- Amegbor, I. K., Badu-Apraku, B., Adu, G. B., Adjebeng-Danquah, J., et Toyinbo, J. (2020). Combining Ability of Extra-Early Maize Inbreds Derived from a Cross between Maize and *Zea diploperennis* and Hybrid Performance under Contrasting Environments. *Agronomy*, 10(8), 1069. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081069>
- Amegbor, I. K., Badu-Apraku, B., et Annor, B. (2017). Combining ability and heterotic patterns of extra-early maturing white maize inbreds with genes from *Zea diploperennis* under multiple environments. *Euphytica*, 213(1), 24. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1823-y>
- Annor, B., Badu-Apraku, B., Nyadanu, D., Akromah, R., et Fakorede, M. A. B. (2019). Testcross performance and combining ability of early maturing maize inbreds under multiple-stress environments. *Scientific Reports*, 9(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50345-3>
- Antonietta, M., Acciaresi, H. A., et Guiamet, J. J. (2016). Responses to N Deficiency in Stay Green and Non-Stay Green Argentinean Hybrids of Maize. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 202(3), 231-242. <https://doi.org/10.1111/jac.12136>
- Aouissi, S., et Djeddi, M. (2019). *Comparaison de deux techniques d'étude du stress hydrique chez le Maïs : méthode conventionnelle et traitement d'images aériennes prises par drone*. Mémoire de master, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, El-Harrach, Alger 71p.
- APS. (2021). *Oran : 1e expérience de production de grains de maïs destinés au fourrage concentré*. <https://www.aps.dz/regions/133219-oran-1e-experience-de-production-de-grains-de-mais-destines-au-fourrage-concentre>
- Arisede, C., Mainassara, Z.-A., Jill, C., Amsal, T., Cosmos, M., Bish, D., Benhildah, M., Mike, O., et Maruthi, P. B. (2020). Low-N stress tolerant maize hybrids have higher fertilizer N recovery efficiency and reduced N-dilution in the grain compared to susceptible hybrids under low N conditions. *Plant Production Science*, 23(4), 417-426. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2020.1746188>
- Ascherson, P. (1875). Ueber *Euchlaena mexicana* Schrad. *Bot. Vereins Prov. Brandenburg, Verhandl.*, 17, 76-80.
- Aslam, M., Maqbool, M. A., et Cengiz, R. (2015). *Drought Stress in Maize (Zea mays L.). Effects, Resistance Mechanisms, Global Achievements and Biological Strategies for*

- Improvement*. Springer International Publishing, 74p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-25442-5>
- Azimi, S., Kaur, T., et Gandhi, T. K. (2021). A deep learning approach to measure stress level in plants due to Nitrogen deficiency. *Measurement: Journal of the International Measurement Confederation*, 173, 108650. <https://doi.org/10.1016/j.measurement.2020.108650>
- Badu-Apraku, B. (2006). Estimates of Genetic Variances in Striga Resistant Extra-Early-Maturing Maize Populations. *Journal of New Seeds*, 8(2), 23-43. [https://doi.org/10.1300/J153v08n02\\_02](https://doi.org/10.1300/J153v08n02_02)
- Badu-Apraku, B. (2007). Genetic variances and correlations in an early tropical white maize population after three cycles of recurrent selection for Striga resistance. *Maydica*, 52(2), 205-217.
- Badu-Apraku, B., Akinwale, R. O., Ajala, S. O., Menkir, A., Fakorede, M. A. B., et Oyekunle, M. (2011). Relationships among traits of tropical early maize cultivars in contrasting environments. *Agronomy Journal*, 103(3), 717-729. <https://doi.org/10.2134/agronj2010.0484>
- Badu-Apraku, B., Akinwale, R. O., Franco, J., et Oyekunle, M. (2012). Assessment of reliability of secondary traits in selecting for improved grain yield in drought and low-nitrogen environments. *Crop Science*, 52(5), 2050-2062. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.12.0629>
- Badu-Apraku, B., Fakorede, M. A. B., Menkir, A., Kamara, A. Y., et Adam, A. (2004). Effects of drought screening methodology on genetic variances and covariances in Pool 16 DT maize population. *Journal of Agricultural Science*, 142(4), 445-452. <https://doi.org/10.1017/S0021859604004538>
- Badu-Apraku, B., Fakorede, M. A. B., Talabi, A. O., Oyekunle, M., Aderounmu, M., Lum, A. F., Ribeiro, P. F., Adu, G. B., et Toyinbo, J. O. (2020). Genetic studies of extra-early provitamin-A maize inbred lines and their hybrids in multiple environments. *Crop Science*, 60(3), 1325-1345. <https://doi.org/10.1002/csc2.20071>
- Badu-Apraku, B., Fakorede, M. A. B., Talabi, A. O., Oyekunle, M., Akaogu, I. C., Akinwale, R. O., Annor, B., Melaku, G., Fasanmade, Y., et Aderounmu, M. (2016). Gene action and heterotic groups of early white quality protein maize inbreds under multiple stress environments. *Crop Science*, 56(1), 183-199. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.05.0276>

- Badu-Apraku, B., Garcia-Oliveira, A. L., Petroli, C. D., Hearne, S., Adewale, S. A., et Gedil, M. (2021). Genetic diversity and population structure of early and extra-early maturing maize germplasm adapted to sub-Saharan Africa. *BMC Plant Biology*, 21(1), 96. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02829-6>
- Balla, K., Rakszegi, M., Li, Z., Békés, F., Bencze, S., et Veisz, O. (2011). Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis. *Czech Journal of Food Sciences*, 29(No. 2), 117-128. <https://doi.org/10.17221/227/2010-CJFS>
- Bänziger, M., Edmeades, G. O., Beck, D., et Bellon, M. (2000). *Breeding for Drought and Nitrogen Stress Tolerance in Maize: From Theory to Practice*. Mexico, CIMMYT, 68p. <https://doi.org/633.1553>
- Banziger, M., Edmeades, G. O., et Lafitte, H. R. (1999). Selection for Drought Tolerance Increases Maize Yields across a Range of Nitrogen Levels. *Crop Science*, 39(1999), 1035-1040. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183x003900040012x#>
- Bänziger, M., et Lafitte, H. R. (1997). Efficiency of secondary traits for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Science*, 37(4), 1110-1117.
- Barata, C., et Carena, M. J. (2006). Classification of North Dakota maize inbred lines into heterotic groups based on molecular and testcross data. *Euphytica*, 151(3), 339-349.
- Barbosa, P. A. M., Fritsche-Neto, R., Andrade, M. C., Petroli, C. D., Burgueño, J., Galli, G., Willcox, M. C., Sonder, K., Vidal-Martínez, V. A., Sifuentes-Ibarra, E., et Molnar, T. L. (2021). Introgression of Maize Diversity for Drought Tolerance: Subtropical Maize Landraces as Source of New Positive Variants. *Frontiers in Plant Science*, 12, 1-19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.691211>
- Barrett, B. A., et Kidwell, K. K. (1998). AFLP-Based Genetic Diversity Assessment among Wheat Cultivars from the Pacific Northwest. *Crop Science*, 38(5), 1261-1271. <https://doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183X003800050025x>
- Bassu, S., Brisson, N., Durand, J.-L., Boote, K., Lizaso, J., Jones, J. W., Rosenzweig, C., Ruane, A. C., Adam, M., Baron, C., Basso, B., Biernath, C., Boogaard, H., Conijn, S., Corbeels, M., Deryng, D., de Sanctis, G., Gayler, S., Grassini, P., Waha, K. (2014). How do various maize crop models vary in their responses to climate change factors? *Global Change Biology*, 20(7), 2301-2320. <https://doi.org/10.1111/gcb.12520>
- Beadle, G. W. (1972). The mystery of maize. *Field Museum of Natural History Bulletin*, 43(10), 2-11.
- Beadle, G. W. (1977). The origin of *Zea mays*. In C. E. Reed (Éd.), *Origins of Agriculture*. The Hague, Mouton, (p.615–635).

- Beadle, G. W. (1978). Teosinte and the origin of maize. In D. B. Waiden (Éd.), *Maize breeding and genetics*. Wiley & Sons, New York, 113p.
- Beadle, G. W. (1980). The ancestry of corn. *Scientific American*, 242(1), 112-119.
- Beck, D. L., Vasal, S. K., et Crossa, J. (1990). Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical early and intermediate maturity maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Maydica*, 35, 279-285.
- Beddington, J. (2010). Food security: Contributions from science to a new and greener revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1537), 61-71. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0201>
- Belaid, D. (2013). Fertilisation du maïs-grain cultivé sous pivot en conditions arides. *Communication SudAgral. 18-20 Décembre 2013, Ghardaïa*, 5p.
- Belaid, D. (2016). La culture du maïs en Algérie. *Collection Dossier Agronomique*, 34p.
- Belalia, N., Lupini, A., Djemel, A., Morsli, A., Mauceri, A., Lotti, C., Khelifi-Slaoui, M., Khelifi, L., et Sunseri, F. (2019). Analysis of genetic diversity and population structure in Saharan maize (*Zea mays* L.) populations using phenotypic traits and SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66(1), 243-257. <https://doi.org/10.1007/s10722-018-0709-3>
- Below, F. E. (1997). Growth and productivity of maize under nitrogen stress. In G. O. Edmeades, M. Banziger, H. R. Mickelson, et C. B. Pena-Valdivia (Éds.), *Proceedings of a Symposium, El Batan, Mex. (Mexico), 25-29 Mar 1996*, CIMMYT, (p. 235-240).
- Below, F. E. (2002). Nitrogen Metabolism and Crop Productivity. In M. Pessarakli (Éd.), *Handbook of Plant and Crop Physiology, Second Edition* (Marcel Dek). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203908426>
- Bender, R. R., Haegerle, J. W., Ruffo, M. L., et Below, F. E. (2013). Nutrient Uptake, Partitioning, and Remobilization in Modern, Transgenic Insect-Protected Maize Hybrids. *Agronomy Journal*, 105(1), 161-170. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0352>
- Bennetzen, J., Buckler, E., Chandler, V., Doebley, J., Dorweiler, J., Gaut, B., Freeling, M., Hake, S., Kellogg, E., Poethig, R. S., Walbot, V., et Wessler, S. (2001). Genetic Evidence and the Origin of Maize. *Latin American Antiquity*, 12(1), 84-86. <https://doi.org/10.2307/971759>
- Bennetzen, J. L. (2009). Maize Genome Structure and Evolution. In J. L. Bennetzen et S. Hake (Éds.), *Handbook of Maize*. Springer, New York, (p. 179-199). [https://doi.org/10.1007/978-0-387-77863-1\\_9](https://doi.org/10.1007/978-0-387-77863-1_9)

- Beyene, Y., Botha, A.-M., et Myburg, A. A. (2006). Genetic Diversity Among Traditional Ethiopian Highland Maize Accessions Assessed by Simple Sequence Repeat (SSR) Markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53(8), 1579-1588. <https://doi.org/10.1007/s10722-005-8509-y>
- Bhusal, B., Ram Poudel, M., Pandit, R., Regmi, R., Neupane, P., Bhattarai, K., Maharjan, B., et Acharya, S. (2021). A Review on Abiotic Stress Resistance in Maize (*Zea mays* L.): Effects, Resistance Mechanisms and Management. *Journal of Biology and Today's World*, 10(2), 1-3.
- Böhm, J., Schipprack, W., Mirdita, V., Utz, H. F., et Melchinger, A. E. (2014). Breeding Potential of European Flint Maize Landraces Evaluated by their Testcross Performance. *Crop Science*, 54(4), 1665-1672. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.12.0837>
- Bolaños, J., et Edmeades, G. O. (1996). The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research*, 48(1), 65-80. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00036-6](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00036-6)
- Borrell, A. K., Hammer, G. L., et Douglas, A. C. L. (2000a). Does Maintaining Green Leaf Area in Sorghum Improve Yield under Drought? I. Leaf Growth and Senescence. *Crop Science*, 40(4), 1026-1037. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4041026x>
- Borrell, A. K., Hammer, G. L., et Henzell, R. G. (2000b). Does maintaining green leaf area in sorghum improve yield under drought? II. Dry matter production and yield. *Crop Science*, 40(4), 1037-1048. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4041037x>
- Boukhobza, N., et Ghalem-Djender, Z. (2004). Identification des contraintes de la variabilité et de la faiblesse des rendements des céréales. *Céréaliculture*, 46, 59-63.
- Bouman, B. a. M., Lampayan, R. M., et Tuong, T. P. (2007). *Water Management in Irrigated Rice: Coping with Water Scarcity*. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, 54p.
- Boyer, C. D., et Hannah, L. (2001). Kernel mutants of corn. *Specialty Corns*, 1-31.
- Brink, M., et Belay, G. (2006). *Plant resources of tropical Africa 1: Cereals and pulses*. PROTA Foundation- CTA- Backhuys Publishers, Wageningen, Netherlands, 297p.
- Buchanan-Wollaston, V., Wilson, Z., Tardieu, F., Beynon, J., et Denby, K. (2017). Harnessing diversity from ecosystems to crops to genes. *Food and Energy Security*, 6(1), 19-25. <https://doi.org/10.1002/fes3.106>
- Buckler, E. S., et Stevens, N. M. (2006). 4. Maize Origins, Domestication, and Selection. In *Darwin's Harvest*. Columbia University Press, (p. 67-90). <https://doi.org/10.7312/motl13316-005>

- Byrne, P. F., Bolanos, J., Edmeades, G. O., et Eaton, D. L. (1995). Gains from selection under drought versus multilocation testing in related tropical maize populations. *Crop Science*, 35(1), 63-69. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500010011x>
- Cai, H. (2006). Maize. In C. Kole (Éd.), *Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants: Cereals and Millets*. Springer, Germany, Vol. 1, (p. 135-153). [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-34389-9\\_2](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-34389-9_2)
- Cai, H., Chu, Q., Yuan, L., Liu, J., Chen, X., Chen, F., Mi, G., et Zhang, F. (2012). Identification of quantitative trait loci for leaf area and chlorophyll content in maize (*Zea mays* L.) under low nitrogen and low phosphorus supply. *Molecular breeding*, 30(1), 251-266.
- Cairns, J. E., Crossa, J., Zaidi, P. H., Grudloyma, P., Sanchez, C., Luis Araus, J., Thaitad, S., Makumbi, D., Magorokosho, C., Bänziger, M., Menkir, A., Hearne, S., et Atlin, G. N. (2013). Identification of drought, heat, and combined drought and heat tolerant donors in maize. *Crop Science*, 53(4), 1335-1346. <https://doi.org/10.2135/cropsci2012.09.0545>
- Cañas, R. A., Quilleré, I., Gallais, A., et Hirel, B. (2012). Can genetic variability for nitrogen metabolism in the developing ear of maize be exploited to improve yield? *New Phytologist*, 194(2), 440-452. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04067.x>
- Ceccarelli, S., Grando, S., et Baum, M. (2007). PARTICIPATORY PLANT BREEDING IN WATER-LIMITED ENVIRONMENTS. *Experimental Agriculture*, 43(4), 411-435. <https://doi.org/10.1017/S0014479707005327>
- Chakraborty, M., Ghosh, Y., et Sah, R. P. (2012). Combining ability studies for yield and other traits in maize (*Zea Mays* L.). *Plant Archives*, 12(1), 235-238.
- Challinor, A. J., Simelton, E. S., Fraser, E. D. G., Hemming, D., et Collins, M. (2010). Increased crop failure due to climate change: Assessing adaptation options using models and socio-economic data for wheat in China. *Environmental Research Letters*, 5(3). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/5/3/034012>
- Chapman, S. C., et Edmeades, G. O. (1999). Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Science*, 39(5), 1315-1324. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3951315x>
- Cherchali, F. Z., Ordás, B., Revilla, P., Pedrol, N., et Djemel, A. (2018). Heterotic Patterns among Algerian, US Corn Belt, and European Flint Maize Populations under the Mediterranean Conditions of North Africa. *Crop Science*, 58(6), 2422-2432. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.03.0191>
- Chibane, N., Caicedo, M., Martinez, S., Marcet, P., Revilla, P., et Ordás, B. (2021). Relationship between Delayed Leaf Senescence (*Stay-green*) and Agronomic and

- Physiological Characters in Maize (*Zea mays* L.). *Agronomy*, 11(2), 276.  
<https://doi.org/10.3390/agronomy11020276>
- Chiuta, N. E., et Mutengwa, C. S. (2020). Combining ability of quality protein maize inbred lines for yield and morpho-agronomic traits under optimum as well as combined drought and heat-stressed conditions. *Agronomy*, 10(2), 184.  
<https://doi.org/10.3390/agronomy10020184>
- Ciampitti, I. A., et Vyn, T. J. (2011). A comprehensive study of plant density consequences on nitrogen uptake dynamics of maize plants from vegetative to reproductive stages. *Field Crops Research*, 121(1), 2-18. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.10.009>
- Comstock, R. E., et Robinson, H. F. (1948). The Components of Genetic Variance in Populations of Biparental Progenies and Their Use in Estimating the Average Degree of Dominance. *Biometrics*, 4(4), 254. <https://doi.org/10.2307/3001412>
- Congreves, K. A., Otchere, O., Ferland, D., Farzadfar, S., Williams, S., et Arcand, M. M. (2021). Nitrogen Use Efficiency Definitions of Today and Tomorrow. *Frontiers in Plant Science*, 12, 1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.637108>
- Costa, E. F. N., Santos, M. F., Moro, G. V., Alves, G. F., et de Souza, C. L. (2008). Herança da senescência retardada em milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43(2), 207-213.  
<https://doi.org/10.1590/S0100-204X2008000200008>
- Cruz, C. D., Regazzi, A. J., et Carneiro, P. C. S. (1994). *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa, MG : UFV, 380p.
- Cruz, C. D., Regazzi, A. J., et Carneiro, P. C. S. (2012). *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa, MG: UFV, 514p.
- da Cruz Baldissera, J. N., Valentini, G., Coan, M. M. D., de Almeida, C. B., Guidolin, A. F., et Coimbra, J. L. M. (2012). Capacidade combinatória e efeito recíproco em características agronômicas do feijão. *Semina: Ciências Agrárias*, 33(2), 471-480.  
<https://doi.org/10.5433/1679-0359.2012v33n2p471>
- D'Andrea, K. E., Otegui, M. E., et Cirilo, A. G. (2008). Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Research*, 105(3), 228-239.  
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.007>
- Dao, A., Sanou, J., Mitchell, S. E., Gracen, V., et Danquah, E. Y. (2014). Genetic diversity among INERA maize inbred lines with single nucleotide polymorphism (SNP) markers and their relationship with CIMMYT, IITA, and temperate lines. *BMC Genetics*, 15(1), 1-14. <https://doi.org/10.1186/s12863-014-0127-2>

- Das, B., Atlin, G. N., Olsen, M., Burgueño, J., Tarekegne, A., Babu, R., Ndou, E. N., Mashingaidze, K., Moremoholo, L., Ligeyo, D., Matemba-Mutasa, R., Zaman-Allah, M., San Vicente, F., Prasanna, B. M., et Cairns, J. E. (2019). Identification of donors for low-nitrogen stress with maize lethal necrosis (MLN) tolerance for maize breeding in sub-Saharan Africa. *Euphytica*, 215(4), 80. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2406-5>
- Demarly, Y. (1977). *Génétique et amélioration des plantes*. Masson Paris.
- Dhugga, K. S., et Waines, J. G. (1989). Analysis of Nitrogen Accumulation and Use in Bread and Durum Wheat. *Crop Science*, 29(5), 1232-1239. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900050029x>
- Di Paolo, E., et Rinaldi, M. (2008). Yield response of corn to irrigation and nitrogen fertilization in a Mediterranean environment. *Field Crops Research*, 105(3), 202-210. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.004>
- Djemel, A., Revilla, P., Hanifi-Mekliche, L., Malvar, R. A., Álvarez, A., et Khelifi, L. (2012). Maize (*Zea mays* L.) from the Saharan oasis: adaptation to temperate areas and agronomic performance. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(7), 1493-1504. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9778-2>
- Djemel, A., Cherchali, F. Z., Benchikh-Le-Hocine, M., Malvar, R. A., et Revilla, P. (2018). Assessment of drought tolerance among Algerian maize populations from oases of the Saharan. *Euphytica*, 214(8). <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2225-0>
- Djemel, A., Álvarez-Iglesias, L., Santiago, R., Malvar, R. A., Pedrol, N., et Revilla, P. (2019). Algerian maize populations from the Sahara Desert as potential sources of drought tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(1), 12. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2806-0>
- Djermoun, A. (2009). La production céréalière en Algérie : les principales caractéristiques. *Pages*, 45, 53.
- Dobermann, A. (2007). “Nutrient use efficiency—measurement and management, *the International Fertilizer Industry Association (IFA) Workshop on Fertilizer Best Management Practices 7-9 March*”, 1-28.
- Dobermann, A. R. (2005). Nitrogen Use Efficiency – State of the Art, IFA International Workshop on Enhanced-Efficiency Fertilizers. *Agronomy & Horticulture -Faculty Publications*, 1-16. <https://digitalcommons.unl.edu/agronomyfacpub/316>
- Dodig, D., Božinović, S., Nikolić, A., Zorić, M., Vančetović, J., Ignjatović-Micić, D., Deliće, N., Weigelt-Fischer, K., Junker, A., et Altmann, T. (2019). Image-derived traits related to

- mid-season growth performance of maize under nitrogen and water stress. *Frontiers in Plant Science*, 10, 814. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00814>
- Dowswell, C. R., Paliwal, R. L., et Cantrell, R. P. (1996). *Maize in the Third World*. Westview Press. <https://doi.org/10.1201/9780429042171>
- Dubreuil, P., Warburton, M. L., Chastanet, M., Hoisington, D., et Charcosset, A. (2006). The origin of maize (*Zea mays* L.) in Europe as evidenced by microsatellite diversity. *Maydica*, 51, 281-291.
- Dwivedi, S. L., Ceccarelli, S., Blair, M. W., Upadhyaya, H. D., Are, A. K., et Ortiz, R. (2016). Landrace Germplasm for Improving Yield and Abiotic Stress Adaptation. *Trends in Plant Science*, 21(1), 31-42. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.012>
- Edmeades, G. O. (2008). *Drought tolerance in maize: an emerging reality*. The International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications (ISAAA), Metro Manila, Philippines, 11p.
- Edmeades, G. O., Bänziger, M., Mickelson, H. R., et Peña-Valdivia, C. B. (1997). Developing Drought- and Low N-Tolerant Maize. In *Proceedings of a Symposium* (p. 485-489). <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=QY1998000234>
- EL-Satar, M. A. A. (2016). Gene Action and Comparison Between Half Diallel Analyses Methods Under Saline Soil Stress Conditions in Sunflower. *J. Plant Breed. Genet.*, 04(03), 77-92.
- Ertiro, B. T., Labuschagne, M., Olsen, M., Das, B., Prasanna, B. M., et Gowda, M. (2020). Genetic Dissection of Nitrogen Use Efficiency in Tropical Maize Through Genome-Wide Association and Genomic Prediction. *Frontiers in Plant Science*, 11, 474. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00474>
- Escalante-Ten Hoopen, M., et Maïga, A. (2012). *Maize production and processing*. CTA, Wageningen, Netherland, 32p.
- Eubanks, M. W. (2010). the Mysterious Origin of Maize. *New York*, 55(4), 492-514.
- FAOSTAT. (2022). Statistical Database of the Food and Agriculture Organization of the United Nations. <https://www.fao.org/faostat/fr/#data/QCL>.
- Ferguson, J. N. (2019). Climate change and abiotic stress mechanisms in plants. *Emerging Topics in Life Sciences*, 3(2), 165-181. <https://doi.org/10.1042/ETLS20180105>
- Fiez, T. E., Pan, W. L., et Miller, B. C. (1995). Nitrogen Use Efficiency of Winter Wheat among Landscape Positions. *Soil Science Society of America Journal*, 59(6), 1666-1671. <https://doi.org/10.2136/sssaj1995.03615995005900060023x>

- Fischer, J., Nemali, K., Raychaudhuri, A., Corbin, J., Shirrell, T., O'Connor, D., Barberis, L., Klug, K., Li, X., Singh, D., Zapata, F., et Rogan, G. J. (2020). Yield component responses of biotechnology-derived drought tolerant maize under controlled environment conditions. *Agricultural and Environmental Letters*, 5(1), 1-5. <https://doi.org/10.1002/ael2.20007>
- Fisher, M., Abate, T., Lunduka, R. W., Asnake, W., Alemayehu, Y., et Madulu, R. B. (2015). Drought tolerant maize for farmer adaptation to drought in sub-Saharan Africa: Determinants of adoption in eastern and southern Africa. *Climatic Change*, 133(2), 283-299.
- Flint-Garcia, S. A., Thuillet, A. C., Yu, J., Pressoir, G., Romero, S. M., Mitchell, S. E., Doebley, J., Kresovich, S., Goodman, M. M., et Buckler, E. S. (2005). Maize association population: A high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *Plant Journal*, 44(6), 1054-1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02591.x>
- Foulkes, M. J., Hawkesford, M. J., Barraclough, P. B., Holdsworth, M. J., Kerr, S., Kightley, S., et Shewry, P. R. (2009). Identifying traits to improve the nitrogen economy of wheat: Recent advances and future prospects. *Field Crops Research*, 114(3), 329-342.
- Galinat, W. C. (1985). Domestication and diffusion of maize. In R. I. Ford (Éd.), *Prehistoric Food Production in North America. Anthropological Papers, N° 75* (Museum of, Vol. 75, p. 245–278). Museum of Anthropology, University of Michigan Ann Arbor.
- Galinat, W. C. (1988). The history and evolution of maize. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 7(3), 197-220. <https://doi.org/10.1080/07352688809382264>
- Gallais, A. (1984). *Physiologie du maïs. Communications au Colloque, 15-17 Mar 1983*. INRA.
- Gallais, A. (2013). *De la domestication à la transgénèse: Évolution des outils pour l'amélioration des plantes*. Quæ, France, 184p.
- Gardner, C., et Eberhart, S. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22(3), 439-452. <http://www.jstor.org/stable/2528181>
- Garnett, T., Conn, V., et Kaiser, B. N. (2009). Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants. *Plant, Cell et Environment*, 32(9), 1272-1283. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02011.x>
- Garoma, B., Alamirew, S., et Chibsa, T. (2021). Review on Genetic and Breeding for Low -N tolerance in Maize. *Journal of Natural Sciences Research*, 12(1), 26-31. <https://doi.org/10.7176/JNSR/12-1-04>
- Gaufichon, L., Prioul, J., et Bachelier, B. (2010). *Quelles sont les perspectives d'amélioration génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse ?*. Fondation FARM, Paris, France, 60p.

- Gay, J.-P. (1984). *Fabuleux maïs : histoire et avenir d'une plante*. Association Generale des Producteurs de Maïs (AGPM), Pau, France, 295p.
- Gazal, A., Dar, Z. A., et Lone, A. A. (2018). Molecular Breeding for Abiotic Stresses in Maize (*Zea mays* L.). In *Maize Germplasm - Characterization and Genetic Approaches for Crop Improvement*. InTech, London, UK, (p. 25-38). <https://doi.org/10.5772/intechopen.71081>
- Geiger, H. H. (2009). Agronomic traits and maize modifications: nitrogen use efficiency. In J. L. Bennetzen et S. C. Hake (Éds.), *Handbook of maize: Its biology*. Springer, (p. 405-417).
- Godinot, O. (2014). *Proposition de nouveaux indicateurs d'efficacité d'utilisation de l'azote à l'échelle du système de production agricole et du territoire*. Thèse doctorale, Agrocampus Ouest, France, 134p.
- Good, A. G., Shrawat, A. K., et Muench, D. G. (2004). Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? *Trends in Plant Science*, 9(12), 597-605. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.10.008>
- Gore, M., Bradbury, P., Hogers, R., Matias Kirst, E. V., Jan van Oeveren, J. P., Peleman, E. B., et Eijk, M. van. (2007). Evaluation of target preparation methods for single-feature polymorphism detection in large complex plant genomes. *Crop Science*, 47(2), 135-148. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.02.0085tpg>
- Gouesnard, B., Zanetto, A., et Welcker, C. (2016). Identification of adaptation traits to drought in collections of maize landraces from southern Europe and temperate regions. *Euphytica*, 209(3), 565-584. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1624-8>
- Gregersen, P. L., Culetic, A., Boschian, L., et Krupinska, K. (2013). Plant senescence and crop productivity. *Plant Molecular Biology*, 82(6), 603-622. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0013-8>
- Grieu, P., Maury, P., Debaeke, P. P., Sarrafi, A., Grieu, P., Maury, P., Debaeke, P. P., et Sarrafi, A. (2008). Améliorer la tolérance à la sécheresse du tournesol : apports de l'écophysiologie et de la génétique. *Innovations Agronomiques*, 37-51. <https://hal.inrae.fr/hal-02664532>
- Griffing, B. (1956). Concept of General and Specific Combining Ability in Relation to Diallel Crossing Systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9(4), 463. <https://doi.org/10.1071/bi9560463>
- Grigg, D. B. (1974). *The agricultural systems of the world: an evolutionary approach* (Numéro 5). Cambridge University Press.
- Grobman, A., et Bonavia, D. (2013). Origin, domestication, and evolution of maize. In D. Bonavia (Éd.), *Origin, domestication, and its role in the development of culture*.

- Cambridge University Press, Cambridge, (p. 329-486).  
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139149433.011>
- Grohan, R. D. (1984). Breeding for nutritional characteristics in cereals. In A. Lauchli et P. B. Tinker (Éds.), *Advances in Plant Nutrition*. New York, USA, (p. 57-102).
- Guo, J. H., Liu, X. J., Zhang, Y., Shen, J. L., Han, W. X., Zhang, W. F., Christie, P., Goulding, K. W. T., Vitousek, P. M., et Zhang, F. S. (2010). Significant acidification in major chinese croplands. *Science*, 327(5968), 1008-1010. <https://doi.org/10.1126/science.1182570>
- Habiba, R. M. M., El-Diasty, M. Z., et Aly, R. S. H. (2022). Combining abilities and genetic parameters for grain yield and some agronomic traits in maize (*Zea mays* L.). *Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences*, 11(1), 108. <https://doi.org/10.1186/s43088-022-00289-x>
- Hallauer, A. R., Carena, M. J., et Miranda Filho, J. B. (2010). *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer, New York, 663p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0766-0>
- Hallauer, A. R., et Darrah, L. L. (1985). Compendium of recurrent selection methods and their application. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 3(1), 1-33. <https://doi.org/10.1080/07352688509382202>
- Hallauer, A. R., et Miranda, J. B. (1981). Fo. 1988. *Quantitative genetics in maize breeding*. Iowa State Univ Press, Ames.
- Harjes, C. E., Rocheford, T. R., Bai, L., Brutnell, T. P., Kandianis, C. B., Sowinski, S. G., Stapleton, A. E., Vallabhaneni, R., Williams, M., et Wurtzel, E. T. (2008). Natural genetic variation in lycopene epsilon cyclase tapped for maize biofortification. *Science*, 319(5861), 330-333.
- Harris, D. R., et Hillman, G. C. (2014). *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. Routledge, London, 766p.
- Harrison, E. L. (1953). The Origin of maize. *The Classical Review*, 3(3-4), 138-140. <https://doi.org/10.1017/S0009840X00995799>
- Hausmann, B. I. G., Parzies, H. K., Presterl, T., Susic, Z., et Miedaner, T. (2004). Plant genetic resources in crop improvement. *Plant Genetic Resources: characterization and utilization*, 2(1), 3-21. <https://doi.org/10.1079/PGR200430>
- Hawtin, G., Iwanaga, M., et Hodgkin, T. (1996). Genetic resources in breeding for adaptation. *Euphytica*, 92, 255-266. <https://doi.org/10.1007/BF00022853>
- Hayman, B. I. (1954). The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39, 789-809. <https://doi.org/10.1093/genetics/45.2.155>

- Heinz, R., Ribeiro, L. P., Gonçalves, M. C., Bhering, L. L., et Teodoro, P. E. (2019). Selection of maize top-crosses for different nitrogen levels through specific combining ability. *Bragantia*, 78(2), 208-214. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.20180196>
- Hinze, L. L., Kresovich, S., Nason, J. D., et Lamkey, K. R. (2005). Population genetic diversity in a maize reciprocal recurrent selection program. *Crop Science*, 45(6), 2435-2442. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.0662>
- Hirel, B., le Gouis, J., Ney, B., et Gallais, A. (2007). The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: Towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *Journal of Experimental Botany*, 58(9), 2369-2387. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm097>
- Hoisington, D., Khairallah, M., Reeves, T., Ribaut, J.-M., Skovmand, B., Taba, S., et Warburton, M. (1999). Plant genetic resources: what can they contribute toward increased crop productivity? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(11), 5937-5943.
- Hörtensteiner, S. (2009). Stay-green regulates chlorophyll and chlorophyll-binding protein degradation during senescence. *Trends in Plant Science*, 14(3), 155-162. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.01.002>
- Huffnagel, H. (1961). *Agriculture in Ethiopia*. FAO, Rome, 484.
- Hufford, M. B., Bilinski, P., Pyhäjärvi, T., et Ross-Ibarra, J. (2012). Teosinte as a model system for population and ecological genomics. *Trends in Genetics*, 28(12), 606-615. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.08.004>
- Hufford, M. B., Martínez-Meyer, E., Gaut, B. S., Eguiarte, L. E., et Tenaillon, M. I. (2012). Inferences from the historical distribution of wild and domesticated maize provide ecological and evolutionary insight. *PLoS One*, 7(11), e47659.
- Ifie, B. E. (2013). Genetic Analysis of Striga Resistance and Low Soil Nitrogen Tolerance in Early Maturing Maize (*Zea mays* L.) Inbred lines [Thèse doctorat]. University of Ghana, Ghana, Accra, 177p.
- Iltis, H. H., et Benz, B. F. (2000). *Zea nicaraguensis* (Poaceae), a new teosinte from Pacific Coastal Nicaragua. *Novon*, 10(4), 382-390. <https://doi.org/10.2307/3392992>
- Iltis, H. H., et Doebley, J. F. (1980). Taxonomy of *Zea* (Gramineae). II. Subspecific categories in the *Zea mays* L. complex and a generic synopsis. *American Journal of Botany*, 67(6), 994-1004.
- Infoclimat. (2021). *Climate Data*. <https://www.infoclimat.fr/climatologie-mensuelle/60390/avril/2019/dar-el-beida.html>

- IPCC. (2014a). Africa. In *Climate Change 2014 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Part B: Regional Aspects: Working Group II Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report: Volume 2: Regional Aspects*. Cambridge University Press, Cambridge, Vol. 2, (p. 1199–1265). <https://doi.org/DOI: 10.1017/CBO9781107415386>
- IPCC. (2014b). Part A: Global and Sectoral Aspects. (Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change). In C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea, et and L.L. White (Éds.), *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press. [https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg2/WGIIAR5-FrontMatterA\\_FINAL.pdf](https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg2/WGIIAR5-FrontMatterA_FINAL.pdf)
- IPNI. (2012). *Nitrogen Loss Pathways*. International Plant Nutrition Institute, Norcross, Georgia.
- Jaidka, M., Bathla, S., et Kaur, R. (2020). Improved Technologies for Higher Maize Production. In Hossain, A. (Éd.), *Maize - Production and Use*. IntechOpen, London, UK, (p.82-103). <https://doi.org/10.5772/intechopen.88997>
- Jain, H. K., et Kharkwal, M. C. (2004). Application of Biotechnology to Maize and Wheat Improvement. *Plant Breeding: Mendelian to Molecular Approaches*, 317.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., et Panneerselvam, R. (2007). Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*: Effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation. *Colloids and surfaces B: Biointerfaces*, 60(1), 110-116.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H. J., Somasundaram, R., et Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11(1), 100-105.
- Jansen, C., et Lübberstedt, T. (2012). Turning Maize Cobs into a Valuable Feedstock. *Bioenergy Research*, 5(1), 20-31. <https://doi.org/10.1007/s12155-011-9158-y>
- Jian, Y., Xu, C., Guo, Z., Wang, S., Xu, Y., et Zou, C. (2017). Maize (*Zea mays* L.) genome size indicated by 180-bp knob abundance is associated with flowering time. *Scientific Reports*, 7(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06153-8>
- Kamal, N. M., Gorafi, A., Abdelrahman, M., Abdellatef, E., et Tsujimoto, H. (2019). Stay-Green Trait: A Prospective Approach for Yield Potential, and Drought and Heat Stress

- Adaptation in Globally Important Cereals. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(23), 5837. <https://doi.org/10.3390/ijms20235837>
- Kamara, A. Y., Ewansiha, S. U., et Tofa, A. I. (2019). Yield, N uptake and N utilization of early maturing, drought and striga-tolerant maize varieties under low N conditions. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 50(4), 373-387. <https://doi.org/10.1080/00103624.2018.1563095>
- Kant, S., Bi, Y.-M., et Rothstein, S. J. (2011). Understanding plant response to nitrogen limitation for the improvement of crop nitrogen use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62(4), 1499-1509. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq297>
- Katna, G., et Sood, V. K. (2015). Plant genetic resources, traditional knowledge and their use in crop improvement. In R. K. Salgotra et B. B. Gupta (Éds.), *Plant Genetic Resources and Traditional Knowledge for Food Security*. Springer, Singapore, (p. 23-38). [https://doi.org/10.1007/978-981-10-0060-7\\_1](https://doi.org/10.1007/978-981-10-0060-7_1)
- Kaur, G., Asthir, B., Bains, N. S., et Farooq, M. (2015). Nitrogen Nutrition, its Assimilation and Remobilization in Diverse Wheat Genotypes. *International Journal of Agriculture and Biology*, 17(3), 531-538. <https://doi.org/10.17957/IJAB/17.3.14.539>
- Keeratinijakal, V., et Lamkey, K. R. (1993). Genetic Effects Associated with Reciprocal Recurrent Selection in BSSS and BSCB1 Maize Populations. *Crop Sci.*, 33, 78-82.
- Kimotho, R. N., Baillo, E. H., et Zhang, Z. (2019). Transcription factors involved in abiotic stress responses in Maize (*Zea mays* L.) and their roles in enhanced productivity in the post genomics era. *PeerJ*, 2019(7), 1-46. <https://doi.org/10.7717/peerj.7211>
- Kirk, P. L. (1950). Kjeldahl Method for Total Nitrogen. *Analytical Chemistry*, 22(2), 354-358. <https://doi.org/10.1021/ac60038a038>
- Kondwakwenda, A., Sibiyi, J., Amelework, A. B., et Zengeni, R. (2020). Diversity analysis of provitamin A maize inbred lines using single nucleotide polymorphism markers. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science*, 70(4), 265-271. <https://doi.org/10.1080/09064710.2020.1718198>
- Kourat, T., Smadhi, D., et Madani, A. (2022). Modeling the Impact of Future Climate Change Impacts on Rainfed Durum Wheat Production in Algeria. *Climate*, 10(4), 50. <https://doi.org/10.3390/cli10040050>
- Kumar, P. (2013). *Nutrient Deficiencies of Field Crops: guide to diagnosis and management*. Cabi, 387p.
- Lafitte, H. R. (2000). Abiotic stress affecting maize. In R. L. Paliwal (Éd.), *Tropical maize improvement and production*. FAO plant, Rome, Italy, (p. 93-103).

- Landmann, G., Bréda, N., Houllier, F., Dreyer, E., et Flot, J.-L. (2003). Sécheresse et canicule de l'été 2003 : quelles conséquences pour les forêts françaises ? *Revue Forestière Française*, 55(4), 299. <https://doi.org/10.4267/2042/5195>
- Laumont, P. (1950). Le maïs et sa culture en Algérie. Séries économiques. *Agriculture*, 75, 6p.
- Lecœur, J. (2007). *Influence d'un déficit hydrique sur le fonctionnement d'un couvert végétal cultivé*. Montpellier, SupAgro, 12p.
- Lee, M. (1995). DNA Markers and Plant Breeding Programs. *Advances in agronomy*, 55, 265-344. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60542-8](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60542-8)
- Leff, B., Ramankutty, N., et Foley, J. A. (2004). Geographic distribution of major crops across the world. *Global Biogeochemical Cycles*, 18(1), 1-27. <https://doi.org/10.1029/2003GB002108>
- Li, K., et Ramakrishna, W. (2014). Basic Information. In R. Wusirika, M. Bohn, J. Lai, et C. Kole (Éds.), *Genetics, Genomics and Breeding of Maize*. CRC Press, Boca Raton, (p. 1-13). <https://doi.org/10.1201/b17274>
- Li, N., Lin, H., Wang, T., Li, Y., Liu, Y., Chen, X., et Hu, X. (2020). Impact of climate change on cotton growth and yields in Xinjiang, China. *Field Crops Research*, 247, 107590. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107590>
- Li, R., Zeng, Y., Xu, J., Wang, Q., Wu, F., Cao, M., Lan, H., Liu, Y., et Lu, Y. (2015). Genetic variation for maize root architecture in response to drought stress at the seedling stage. *Breeding Science*, 65(4), 298-307. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.298>
- Liedtke, J. D., Hunt, C. H., George-Jaeggli, B., Laws, K., Watson, J., Potgieter, A. B., Cruickshank, A., et Jordan, D. R. (2020). High-Throughput Phenotyping of Dynamic Canopy Traits Associated with Stay-Green in Grain Sorghum. *Plant Phenomics*, 2020, 1-10. <https://doi.org/10.34133/2020/4635153>
- Liu, J., Li, J., Chen, F., Zhang, F., Ren, T., Zhuang, Z., et Mi, G. (2008). Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.). *Plant and Soil*, 305(1-2), 253-265. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9562-z>
- Liu, S., et Qin, F. (2021). Genetic dissection of maize drought tolerance for trait improvement. *Molecular Breeding*, 41(2), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s11032-020-01194-w>
- Liu, X., Zhang, Y., Han, W., Tang, A., Shen, J., Cui, Z., Vitousek, P., Erisman, J. W., Goulding, K., Christie, P., Fangmeier, A., et Zhang, F. (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494(7438), 459-462. <https://doi.org/10.1038/nature11917>
- Low Insider. (2022). <https://www.lawinsider.com/dictionary/low-nitrogen-availability-stress>.

- Maafi, O., Revilla, P., Álvarez-Iglesias, L., Malvar, R. A., et Djemel, A. (2021). Adaptation assessment of drought tolerance in maize populations from the Sahara in both shores of the Mediterranean Sea. *Euphytica*, 217(8), 172. <https://doi.org/10.1007/s10681-021-02902-z>
- Machado, A., et Fernandes, M. S. (2001). Participatory maize breeding for low nitrogen tolerance. *Euphytica*, 122, 567-573. <https://doi.org/10.1023/A:1017543426136>
- Machida, L., Derera, J., Tongoona, P., et MacRobert, J. (2010). Combining ability and reciprocal cross effects of elite quality protein maize inbred lines in subtropical environments. *Crop Science*, 50(5), 1708-1717. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.09.0538>
- MADRP. (2018). *Données fournies par le Ministère de l'Agriculture, du Développement Rural et de la Pêche.*
- MADRP. (2021). *Données fournies par le Ministère de l'Agriculture, du Développement Rural et de la Pêche.*
- Maiti, R., et Rajkumar, H. G. R. Ch. A. K. S. B. D. (2021). *ADVANCES IN MAIZE SCIENCE: Botany, Production, and Crop Improvement* (Taylor & F). Apple Academic Press, Inc.
- Makumbi, D. (2005). *Phenotypic and genotypic characterization of white maize inbreds, hybrids and synthetics under stress and non-stress environments.* Thèse doctorale, Texas A&M University, College Station, TX, USA.
- Malik, W., et Dechmi, F. (2020). Modelling agricultural nitrogen losses to enhance the environmental sustainability under Mediterranean conditions. *Agricultural Water Management*, 230, 105966. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.105966>
- Mangelsdorf, P. C. (1974). *Corn. Its origin, evolution and improvement.* (Numéro 2. ed.). Belknap Press of Harvard University Press, 273.
- Mangelsdorf, P. C., et Reeves, R. G. (1939). The origin of Indian corn and its relatives. In *Texas Agricultural Experiment Station* (Vol. 574). Texas Agricultural Experiment Station.
- Marchand, J.-L., Berthaud, J., Clerget, B., Dintinger, J., Reynaud, B., et Dzido, J.-L. (1997). Le maïs. In *L'amélioration des plantes tropicales*. Quae, (p.401-427)
- Marothia, D., Kaur, N., et Kumar Pati, P. (2021). Abiotic Stress Responses in Plants: Current Knowledge and Future Prospects. In S. Fahad, S. Saud, Y. Chen, C. Wu, D. Wang (Éds.), *Abiotic Stress in Plants*. IntechOpen, London, UK, (p. 73-91). <https://doi.org/10.5772/intechopen.93824>
- Masclaux-Daubresse, C., Daniel-Vedele, F., Dechorgnat, J., Chardon, F., Gaufichon, L., et Suzuki, A. (2010). Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges

- for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, 105(7), 1141-1157.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq028>
- Masclaux-Daubresse, C., Reisdorf-Cren, M., et Orsel, M. (2008). Leaf nitrogen remobilisation for plant development and grain filling. *Plant Biology*, 10, 23-36.  
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00097.x>
- Masuka, B., Araus, J. L., Das, B., Sonder, K., et Cairns, J. E. (2012). Phenotyping for Abiotic Stress Tolerance in Maize. *Journal of Integrative Plant Biology*, 54(4), 238-249.  
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2012.01118.x>
- MATE. (2015). *Ex Ministère de l'Aménagement de Territoire et de l'Environnement. Etude Diagnostique sur la Biodiversité et les Changements Climatiques en Algérie ; Cooperatioproject between the Algerian Ministry of Land Planning and the Environment (MATE), United Nation.*
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M. M., Sanchez, J. G., Buckler, E., et Doebley, J. (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(9), 6080-6084. <https://doi.org/10.1073/pnas.052125199>
- McClintock, B. (1929). Chromosome Morphology in *Zea mays* L. *Science*, 69(1798), 629.  
<https://doi.org/10.1126/science.69.1798.629>
- Melchinger, A. E., et Gumber, R. K. (1998). Overview of Heterosis and Heterotic Groups in Agronomic Crops. In K.R. Larnkey et J.E. Staub (Éds.), *Concepts and Breeding of Heterosis in Crop Plants*. Crop Science Society of America, Madison, USA, Vol 25, (p. 29-44). <https://doi.org/10.2135/cssaspecpub25.c3>
- Mengel, K., Kirkby, E. A., Kosegarten, H., et Appel, T. (2001). *Principles of Plant Nutrition*. Springer, Netherlands, 849p. <https://doi.org/10.1007/978-94-010-1009-2>
- Meseka, S. K., Menkir, A., Ibrahim, A. E. S., et Ajala, S. O. (2006). Genetic analysis of performance of maize inbred lines selected for tolerance to drought under low nitrogen. *Maydica*, 51(3), 487-495.
- Mi, G., Chen, F., et Zhang, F. (2005). Physiological and Genetic Mechanisms for Nitrogen-Use Efficiency in Maize. *J. Crop Sci. Biotech.*, 10(2), 57-63.
- Miège, É. (1951). Les Céréales en Afrique du Nord. Le Maïs et le Sorgho. *Revue internationale de botanique appliquée et d'agriculture tropicale*, 31(341), 137-158.  
<https://doi.org/10.3406/jatba.1951.6393>
- Mikić, S., Kondić-Špika, A., Brbaklić, L., Stanisavljević, D., Čeran, M., Trkulja, D., et Mitrović, B. (2017). Molecular and phenotypic characterisation of diverse temperate

- maize inbred lines in Southeast Europe. *Zemdirbyste-Agriculture*, 104(1), 31-40.  
<https://doi.org/10.13080/z-a.2017.104.005>
- Miracle, M. P. (1965). The introduction and spread of maize in Africa. *The Journal of African History*, 6(1), 39-55. <https://doi.org/10.1017/S0021853700005326>
- Mishra, A. K., et Singh, V. P. (2010). A review of drought concepts. *Journal of Hydrology*, 391(1-2), 202-216. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.07.012>
- Miti, F., Pangirayi, T., et Derera, J. (2010). S1 selection of local maize landraces for low soil nitrogen tolerance in Zambia. *African Journal of Plant Science*, 4(3), 67-81.  
[http://www.academicjournals.org/article/article1380108743\\_Miti et al.pdf](http://www.academicjournals.org/article/article1380108743_Miti%20et%20al.pdf)
- Mogesse, W., Zelleke, H., et Nigussie, M. (2020). General and specific combining ability of maize (*Zea mays* L.) inbred line for grain yield and yield related traits using 8 × 8 diallel crosses. *American Journal of BioScience*, 8(3), 45-56.  
<https://doi.org/10.11648/j.ajbio.20200803.11>
- Moll, R. H., Kamprath, E. J., et Jackson, W. A. (1982). Analysis and Interpretation of Factors Which Contribute to Efficiency of Nitrogen Utilization. *Agronomy Journal*, 74(3), 562-564. <https://doi.org/10.2134/agronj1982.00021962007400030037x>
- Moncada, P., Martínez, C. P., Borrero, J., Chatel, M., Gauch Jr, H., Guimaraes, E., Tohme, J., et McCouch, S. R. (2001). Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC2F2 population evaluated in an upland environment. *Theoretical and Applied Genetics*, 102(1), 41-52. <https://doi.org/10.1007/s001220051616>
- Monneveux, P. (1991). Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d'hiver ?. In Y. Demarly et N. Chalbi (Éds.), *Amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. AUPELF-URE, John Libbey Eurotext, Paris, France, (p. 165-186).
- Monneveux, P., Zaidi, P. H., et Sanchez, C. (2005). Population Density and Low Nitrogen Affects Yield-Associated Traits in Tropical Maize. *Crop Science*, 45(2), 535-545.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0535>
- Moss, G., et Downey, L. (1971). Influence of drought stress on female gametophyte development in corn (*Zea mays* L.) and subsequent grain yield. *Crop Science*, 11(3), 368-372. <https://doi.org/10.2135/cropsci1971.0011183X001100030017x>
- Mosse, J. (1990). Nitrogen-to-protein conversion factor for ten cereals and six legumes or oilseeds. A reappraisal of its definition and determination. Variation according to species and to seed protein content. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 38(1), 18-24.  
<https://doi.org/10.1021/jf00091a004>

- Muchow, R. C. (1994). Effect of nitrogen on yield determination in irrigated maize in tropical and subtropical environments. *Field Crops Research*, 38(1), 1-13. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)90027-2](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)90027-2)
- Mueller, N. D., Gerber, J. S., Johnston, M., Ray, D. K., Ramankutty, N., et Foley, J. A. (2012). Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature*, 490(7419), 254-257. <https://doi.org/10.1038/nature11420>
- Mugo, S., de Groote, H., Bergvinson, D., Mulaa, M., Songa, J., et Gichuki, S. (2005). Developing Bt maize for resource-poor farmers - Recent advances in the IRMA project. *African Journal of Biotechnology*, 4(13), 1490-1504. <https://doi.org/10.4314/ajfand.v4i13.71814>
- Munaiz, E. D., Martínez, S., Kumar, A., Caicedo, M., et Ordás, B. (2020). The Senescence (*Stay-green*)—An Important Trait to Exploit Crop Residuals for Bioenergy. *Energies*, 13(4), 790. <https://doi.org/10.3390/en13040790>
- Munoz-Diez, C., Vitte, C., Ross-Ibarra, J., Gaut, B. S., et Tenaillon, M. I. (2012). Using nextgen sequencing to investigate genome size variation and transposable element content. In M. A. Grandbastien, J. M. Casacuberta (Éds.), *Plant transposable elements: impact on genome structure and function*. Springer, Vol 24, (p. 41-58).
- Murray, L. W., Ray, I. M., Dong, H., et Segovia-Lerma, A. (2003). Clarification and Reevaluation of Population-Based Diallel Analyses: Gardner and Eberhart Analyses II and III Revisited. *Crop Science*, 43(6), 1930-1937. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1930>
- Nafziger, E. (2010). Growth and production of maize: mechanized cultivation. *Soils, plant growth and crop production*, 1, 331.
- Naggar, A. M. M. A.-, Shafik, M. M., Musa, R. Y. M., Younis, A. S. M., et Anany, A. H. (2020). Genetic Variability of Maize Hybrids and Populations and Interrelationships among Grain Yield and Its Related Traits under Drought and Low N Using Multivariate Analysis. *Asian Journal of Biochemistry, Genetics and Molecular Biology*, June, 26-44. <https://doi.org/10.9734/ajbgmb/2020/v4i230102>
- Nardino, M., Carvalho, I. R., Barros, W. S., Souza, V. Q. de, Corazza, T., Koch, F., Aisenberg, G., Aumonde, T. Z., Pedó, T., Szareski, V. J., et Demari, G. H. (2016). Diallel Cross Analysis in Maize. *International Journal of Current Research*, 8(08), 35686-35692.
- Nelimor, C., Badu-Apraku, B., Nguetta, S. P. A., Tetteh, A. Y., et Garcia-Oliveira, A. L. (2020). Phenotypic characterization of maize landraces from Sahel and Coastal West Africa reveals marked diversity and potential for genetic improvement. *Journal of Crop Improvement*, 34(1), 122-138. <https://doi.org/10.1080/15427528.2019.1674760>

- Njeri, S. G., Makumbi, D., Warburton, M. L., Diallo, A., Jumbo, M. D. B., et Chemining'wa, G. (2017). Genetic analysis of tropical quality protein maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Euphytica*, 213(11), 261. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-2048-4>
- Noëlle, M. A. H., Richard, K., Vernon, G., Martin, Y. A., Laouali, M. N., Liliane, T. N., et Godswill, N.-N. (2017). Combining ability and gene action of tropical maize (*Zea mays* L.) inbred lines under low and high nitrogen conditions. *Journal of Agricultural Science*, 9(4), 222-235. <https://doi.org/10.5539/jas.v9n4p222>
- Obeng-Bio, E., Badu-Apraku, B., Ifie, B. E., Danquah, A., Blay, E. T., et Dadzie, M. A. (2020). Assessing inbred-hybrid relationships for developing drought-tolerant provitamin A-quality protein maize hybrids. *Agronomy Journal*, 112(5), 3549-3566. <https://doi.org/10.1002/agj2.20344>
- Ochieng', I. O., Gitari, H. I., Mochoge, B., Rezaei-Chiyaneh, E., et Gweyi-Onyango, J. P. (2021). Optimizing Maize Yield, Nitrogen Efficacy and Grain Protein Content under Different N Forms and Rates. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21(3), 1867-1880. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00486-0>
- Oikeh, S. O., Kling, J. G., et Okoruwa, A. E. (1998). Nitrogen Fertilizer Management Effects on Maize Grain Quality in the West African Moist Savanna. *Crop Science*, 38(4), 1056-1161. <https://doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183X003800040029x>
- Oktem, A., Oktem, A. G., et Emeklier, H. Y. (2010). Effect of Nitrogen on Yield and Some Quality Parameters of Sweet Corn. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 41(7), 832-847. <https://doi.org/10.1080/00103621003592358>
- Omoigui, L. O., Alabi, S. O., et Kamara, A. Y. (2007). Response of low-N pool maize population to nitrogen uptake and use efficiency after three cycles of full-sib recurrent selection. *The Journal of Agricultural Science*, 145(5), 481-490. <https://doi.org/10.1017/S0021859607007198>
- Osakabe, Y., Osakabe, K., et Shinozaki, K. (2014). *Response of plants to water stress*. 5, 1-8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Osuman, A. S., Badu-Apraku, B., Ifie, B. E., Tongoona, P., Obeng-Bio, E., et Garcia-Oliveira, A. L. (2020). Genetic Diversity, Population Structure and Inter-Trait Relationships of Combined Heat and Drought Tolerant Early-Maturing Maize Inbred Lines from West and Central Africa. *Agronomy*, 10(9), 1324. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091324>
- Oyekale, S. A., Badu-Apraku, B., et Adetimirin, V. O. (2020). Combining ability of extra-early biofortified maize inbreds under *Striga* infestation and low soil nitrogen. *Crop Science*, 60(4), 1925-1945. <https://doi.org/10.1002/csc2.20195>

- Oyekunle, M., et Badu-Apraku, B. (2013). Genetic Analysis of Grain Yield and Other Traits of Early-Maturing Maize Inbreds under Drought and Well-Watered Conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200. <https://doi.org/10.1111/jac.12049>
- Oyetunde, O. A., Badu-Apraku, B., Ariyo, O. J., et Alake, C. O. (2020). Efficiencies of heterotic grouping maturing maize inbred lines. *Agronomy*, 10(8), 1198. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081198>
- Ozturk, A., et Aydin, F. (2004). Effect of water stress at various growth stages on some quality characteristics of winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190(2), 93-99. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037X.2003.00080.x>
- Paliwal, R. L. (2002). *Le maïs en zones tropicales : amélioration et production* (Numéro 28). Food & Agriculture Org., Rome, Italy, 382p.
- Pandey, R. K., Maranville, J. W., et Admou, A. (2001). Tropical wheat response to irrigation and nitrogen in a Sahelian environment. I. Grain yield, yield components and water use efficiency. *European Journal of Agronomy*, 15(2), 93-105. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(01\)00098-3](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00098-3)
- Pandit, M., Chakraborty, M., Haider, Z. A., Pande, A., Prasad, R., et Sourav, K. (2016). *Genetic diversity assay of maize (Zea mays L.) inbreds based on morphometric traits and SSR markers*. 11(24), 2118-2128. <https://doi.org/10.5897/AJAR2015.10404>
- Pannar. (2012). *Quality seed, know the maize plant*. Pannar Seeds, South Africa, 40p. [https://www.pannar.com/technical\\_information#&gid=1&pid=4](https://www.pannar.com/technical_information#&gid=1&pid=4)
- Parry, M. A. J., et Hawkesford, M. J. (2010). Food security: Increasing yield and improving resource use efficiency. *Proceedings of the Nutrition Society*, 69(4), 592-600. <https://doi.org/10.1017/S0029665110003836>
- Passioura, J. (2006). Increasing crop productivity when water is scarce—from breeding to field management. *Agricultural Water Management*, 80(1-3), 176-196. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2005.07.012>
- Paterniani, E., et Campos, M. S. (1999). Melhoramento do milho. *Melhoramento de espécies cultivadas*. Viçosa: UFV, 429-485.
- Piperno, D. R., Ranere, A. J., Holst, I., Iriarte, J., et Dickau, R. (2009). Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(13), 5019-5024. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812525106>
- Pommel, B., Gallais, A., Coque, M., Quilleré, I., Hirel, B., Prioul, J. L., Andrieu, B., et Floriot, M. (2006). Carbon and nitrogen allocation and grain filling in three maize hybrids differing

- in leaf senescence. *European Journal of Agronomy*, 24(3), 203-211. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2005.10.001>
- Popović, A., Kravić, N., Babić, M., Prodanović, S., Sečanski, M., et Babić, V. (2020). Breeding potential of maize landraces evaluated by their testcross performance. *Zemdirbyste-Agriculture*, 107(2), 153-160. <https://doi.org/10.13080/z-a.2020.107.020>
- Porter, J. R., et Semenov, M. A. (2005). Crop responses to climatic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1463), 2021-2035. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1752>
- Portères, R. (1955). L'introduction du maïs en Afrique. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 2(5), 221-231.
- Prasad, P. V. V., Pisipati, S. R., Momčilović, I., et Ristic, Z. (2011). Independent and Combined Effects of High Temperature and Drought Stress During Grain Filling on Plant Yield and Chloroplast EF-Tu Expression in Spring Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(6), 430-441. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00477.x>
- Purseglove, J. W. (1972). *Tropical crops. Monocotyledons. Vol. 1 et 2*. Cambridge University Press, Longman, London, 607.
- Qiu, S. J., He, P., Zhao, S. C., Li, W. J., Xie, J. G., Hou, Y. P., Grant, C. A., Zhou, W., et Jin, J. Y. (2015). Impact of Nitrogen Rate on Maize Yield and Nitrogen Use Efficiencies in Northeast China. *Agronomy Journal*, 107(1), 305-313. <https://doi.org/10.2134/agronj13.0567>
- Quamrul Islam Matin, M., Rasul, Md. G., Islam, A. K. M. A., Mian, M. A. K., Ivy, N. A., et Ahmed, J. U. (2017). Study of Genetic Diversity in Maize (*Zea mays* L.) Inbreds. *Plant*, 5(2), 31-35. <https://doi.org/10.11648/j.plant.20170502.11>
- Rabara, R. C., Ferrer, M. C., Jara-Rabara, J., et Sotto, R. C. (2018). Securing Diversity for Food Security: The Case of Conservation and Use of Rice Genetic Resources. In Ö. Çelik (Éd.), *New Visions in Plant Science*. InTech, London, UK, (p. 81-96). <https://doi.org/10.5772/intechopen.77216>
- Radhouane, L., Aissa, N., et Romdhane, L. (2014). Effets d'un stress hydrique appliqué à différents stades de développement sur l'aspect quantitatif et qualitatif des semences chez un écotype autochtone de sorgho grain (*Sorghum bicolor*). *Journal of Applied Biosciences*, 74(1), 6149. <https://doi.org/10.4314/jab.v74i1.6>
- Rahal Bouziane, H. (2006). *Fourrages cultivés des oasis du Touat, Gourara et Tidikelt: caractéristiques ethnobotaniques, morphologiques et valeur alimentaire* (INRAA).

- Rahal-Bouziane, H. (2006). *Fourrages cultivés des oasis du Touat, Gourara et Tidikelt : caractéristiques ethnobotaniques, morphologiques et valeur alimentaire*. Edition INRAA, Algérie, 42p.
- Rahal-Bouziane, H., Mossab, K., Hamdi, S. K. M., et Kharsi, M. (2003). Situation des fourrages cultivés dans la région d'Adrar. *Recherche agronomique, INRAA, 12*, 37-49.
- Rahel-Bouziane, H., et Feliachi, K. (2006). Le maïs (*Zea mays* L.) « Kbal ». *INRAA, 4*, 26-27.
- Ramya, P., Gyanendra, P. S., Neelu, J., Pradeep, K. S., Manoj, K. P., Kavita, S., Arun, K., et Kumble, V. P. (2016). Effect of recurrent selection on drought tolerance and related morpho-physiological traits in bread wheat. *PLoS ONE, 11*(6), 1-17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156869>
- Randolph, L. F. (1959). The origin of maize. *Ind. J. Genet. Pl. Breed., 19*, 1-12.
- Randolph, L. F. (1976). Contributions of wild relatives of maize to the evolutionary history of domesticated maize: a synthesis of divergent hypotheses I. *Economic botany, 30*(4), 321-345.
- Ranere, A. J., Piperno, D. R., Holst, I., Dickau, R., et Iriarte, J. (2009). The cultural and chronological context of early Holocene maize and squash domestication in the central balsas river Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106*(13), 5014-5018. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812590106>
- Rao, G. J. N., Reddy, J. N., Variar, M., et Mahender, A. (2016). Molecular Breeding to Improve Plant Resistance to Abiotic Stresses. In *Advances in Plant Breeding Strategies: Agronomic, Abiotic and Biotic Stress Traits*. Springer International Publishing, Vol. 2, (p. 283-326). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-22518-0\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-22518-0_8)
- Ray, D. K., Gerber, J. S., MacDonald, G. K., et West, P. C. (2015). Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nature Communications, 6*(1), 5989. <https://doi.org/10.1038/ncomms6989>
- Rebourg, C., Chastanet, M., Gouesnard, B., Welcker, C., Dubreuil, P., et Charcosset, A. (2003). Maize introduction into Europe: The history reviewed in the light of molecular data. *Theoretical and Applied Genetics, 106*(5), 895-903. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1140-9>
- Reis, M. C. Dos, Guedes, F. L., Abreu, G. B., et de Souza, J. C. (2013). Reciprocal recurrent selection in maize enhances heterosis and ears yield. *Euphytica, 191*(2), 217-222. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0762-5>
- Riache, M., Revilla, P., Maafi, O., Malvar, R. A., et Djemel, A. (2021). Combining Ability and Heterosis of Algerian Saharan Maize Populations (*Zea mays* L.) for Tolerance to No-

- Nitrogen Fertilization and Drought. *Agronomy*, 11(3), 492.  
<https://doi.org/10.3390/agronomy11030492>
- Riache, M., Revilla, P., Malvar, R. A., Djemel, A., Chemlal, A., et Mefti, M. (2022). Assessment of Nitrogen Use Efficiency in Algerian Saharan Maize Populations for Tolerance under Drought and No-Nitrogen Stresses. *Agronomy*, 12(5), 1123.  
<https://doi.org/10.3390/agronomy12051123>
- Ribeiro, P. F., Badu Apraku, B., Gracen, V., Danquah, E. Y., Afriyie-Debrah, C., Obeng-Dankwa, K., et Toyinbo, J. O. (2020). Combining ability and testcross performance of low N tolerant intermediate maize inbred lines under low soil nitrogen and optimal environments. *The Journal of Agricultural Science*, 158(5) 351-370.  
<https://doi.org/10.1017/S0021859620000702>
- Ribeiro, P. F., Badu-Apraku, B., Gracen, V. E., Danquah, E. Y., Garcia-Oliveira, A. L., Asante, M. D., Afriyie-Debrah, C., et Gedil, M. (2018). Identification of Quantitative Trait Loci for Grain Yield and Other Traits in Tropical Maize Under High and Low Soil-Nitrogen Environments. *Crop Science*, 58(1), 321-331.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci2017.02.0117>
- Riedelsheimer, C., Czedik-Eysenberg, A., Grieder, C., Lisec, J., Technow, F., Sulpice, R., Altmann, T., Stitt, M., Willmitzer, L., et Melchinger, A. E. (2012). Genomic and metabolic prediction of complex heterotic traits in hybrid maize. *Nature Genetics*, 44(2), 217-220.  
<https://doi.org/10.1038/ng.1033>
- Rothstein, S. J. (2007). Returning to Our Roots: Making Plant Biology Research Relevant to Future Challenges in Agriculture. *The Plant Cell*, 19(9), 2695-2699.  
<https://doi.org/10.1105/tpc.107.053074>
- Ruiz-Corral, J., SanchezJ, D., et Aguilar, M. (2001). Potential geographical distribution of teosinte in Mexico: A GIS approach. *Maydica*, 46(2), 105-110.
- Sah, R. P., Ahmed, S., Malaviya, D. R., et Saxena, P. (2016). Identification of consistence performing dual purpose maize (*Zea mays* L.) genotypes under semi-arid condition. *Range Manag. Agrofor*, 37(2), 162-166.
- Sah, R. P., Chakraborty, M., Prasad, K., Pandit, M., Tudu, V. K., Chakravarty, M. K., Narayan, S. C., Rana, M., et Moharana, D. (2020). Impact of water deficit stress in maize: Phenology and yield components. *Scientific Reports*, 10(1), 1-15. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59689-7>
- Salgotra, R. K., et Gupta, B. B. (2016). Plant genetic resources, traditional knowledge and their use in crop improvement. In Salgotra, R. K. et Gupta, B.B., *Plant Genetic Resources and*

- Traditional Knowledge for Food Security*. Springer, Berlin, 23-38.  
<https://doi.org/10.1007/978-981-10-0060-7>
- Santos, A. dos, Amaral Júnior, A. T. do, Fritsche-Neto, R., Kamphorst, S. H., Ferreira, F. R. A., Amaral, J. F. T. do, Vivas, J. M. S., Santos, P. H. A. D., Lima, V. J. de, Khan, S., Schmitt, K. F. M., Leite, J. T., Junior, D. R. dos S., Bispo, R. B., Santos, T. de O., Oliveira, U. A. de, Guimarães, L. J. M., et Rodriguez, O. (2019). Relative importance of gene effects for nitrogen-use efficiency in popcorn. *PLOS ONE*, 14(9), 1-13.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222726>
- Santos, M. F., Câmara, T. M. M., Moro, G. V., Costa, E. F. N., et De Souza, C. L. (2007). Responses to selection and changes in combining ability after three cycles of a modified reciprocal recurrent selection in maize. *Euphytica*, 157(1-2), 185-194.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-007-9410-x>
- SAS Institute. (2015). *The SAS system for Windows*. (Release 9.4.). SAS Inst., Cary, NC.
- Sawyer, J. (2004). *Nutrient Deficiencies and Application Injuries in Field Crops*. IOWA State university (University Extension), IPM. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00031-9>
- Schafer, J. F. (1971). Tolerance to Plant Disease. *Annual Review of Phytopathology*, 9(1), 235-252. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.09.090171.001315>
- Schnable, P. S., Ware, D., Fulton, R. S., Stein, J. C., Wei, F., Pasternak, S., Liang, C., Zhang, J., Fulton, L., Graves, T. A., Minx, P., Reily, A. D., Courtney, L., Kruchowski, S. S., Tomlinson, C., Strong, C., Delehaunty, K., Fronick, C., Courtney, B., ... Wilson, R. K. (2009). The B73 Maize Genome: Complexity, Diversity, and Dynamics. *Science*, 326(5956), 1112-1115. <https://doi.org/10.1126/science.1178534>
- Schnicker, B. J., et Lamkey, K. R. (1993). Interpopulation Genetic Variance after Reciprocal Recurrent Selection in BSSS and BSCB1 Maize Populations. *Crop Science*, 33(1), 90-95.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci1993.0011183X003300010016x>
- Sevik, H., Karakas, H., et Senoz, E. (2013). Evaluation of air quality in terms of the amount of carbon dioxide in black sea region. *International Journal of Engineering Science Research Technology*, 2(2), 805.
- Shi, W., et Tao, F. (2014). Vulnerability of African maize yield to climate change and variability during 1961-2010. *Food Security*, 6(4), 471-481.  
<https://doi.org/10.1007/s12571-014-0370-4>
- Silva, V. M. P. e, Carneiro, P. C. S., Menezes Júnior, J. Â. N. de, Carneiro, V. Q., Carneiro, J. E. de S., Cruz, C. D., et Borém, A. (2013). Genetic potential of common bean parents for

- plant architecture improvement. *Scientia Agricola*, 70(3), 167-175.  
<https://doi.org/10.1590/S0103-90162013000300005>
- Solaimalai, A., Anantharaju, P., Irulandi, S., et Theradimani, M. (2021). *Maize Crop: Improvement, Production, Protection and npost Harvest Technology*. CRC Press, London, UK, 694p.
- Soltner, D. (2007). *Les bases de la production végétale : le sol-le climat-la plante. La plante et son amélioration*. Collection Sciences Techniques Agricoles , France, 304p.
- Song, L., Jin, J., et He, J. (2019). Effects of severe water stress on maize growth processes in the field. *Sustainability (Switzerland)*, 11(18). <https://doi.org/10.3390/su11185086>
- Souza Jr, C. L., et Pinto, R. M. C. (2000). Responses to a short-term reciprocal recurrent selection procedure in maize. *Maydica*, 45(1), 21-28.
- Sprague, G. F., et Tatum, L. A. (1942). General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy*, 34(10), 923-932.
- Staller, J. E. (2010). *Maize obs and cultures: History of Zea mays L.* (Media, Spr, p. 262). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Statista. (2022). <https://www.statista.com/statistics/1167209/leading-global-corn-exporters/>
- Stephen, A., Antonia, Y. T., Patrick, T., Kingsley, B. A., et Richard, A. A. (2016). Genetic diversity in lowland, midaltitude and highland African maize landraces by morphological trait evaluation. *African Journal of Plant Science*, 10(11), 246-257.  
<https://doi.org/10.5897/ajps2016.1448>
- Tadesse Ertiro, B., Olsen, M., Das, B., Gowda, M., et Labuschagne, M. (2020). Genetic dissection of grain yield and agronomic traits in maize under optimum and low-Nitrogen stressed environments. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(2), 543.  
<https://doi.org/10.3390/ijms21020543>
- Talabi, A. O., Badu-Apraku, B., et Fakorede, M. A. B. (2017). Genetic variances and relationship among traits of an early maturing maize population under drought-stress and low nitrogen environments. *Crop Science*, 57(2), 681-692.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci2016.03.0177>
- Talamè, V., Ozturk, N. Z., Bohnert, H. J., et Tuberosa, R. (2007). Barley transcript profiles under dehydration shock and drought stress treatments: a comparative analysis. *Journal of experimental botany*, 58(2), 229-240.
- Taller, J. M., et Bernardo, R. (2004). Diverse adapted populations for improving northern maize inbreds. *Crop Science*, 44(4), 1444-1449. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.1444>

- Tandzi, L. N., et Mutengwa, C. S. (2020). Estimation of Maize (*Zea mays* L.) Yield Per Harvest Area: Appropriate methods. *Agronomy*, 10(1), 1-18. <https://doi.org/10.3390/agronomy10010029>
- Tandzi, L. N., Ngonkeu, E. M., Youmbi, E., Nartey, E., Gracen, V., Ngeve, J., et Mafouasson, H. A. (2015). Agronomic performance of maize hybrids under acid and control soil conditions. *International Journal of Agricultural Research*, 6(4), 275-291.
- Tanger, P., Klassen, S., Mojica, J. P., Lovell, J. T., Moyers, B. T., Baraoidan, M., Naredo, M. E. B., McNally, K. L., Poland, J., Bush, D. R., Leung, H., Leach, J. E., et McKay, J. K. (2017). Field-based high throughput phenotyping rapidly identifies genomic regions controlling yield components in rice. *Scientific Reports*, 7, 1-8. <https://doi.org/10.1038/srep42839>
- Tebaldi, C., et Lobell, D. (2018). Differences, or lack thereof, in wheat and maize yields under three low-warming scenarios. *Environmental Research Letters*, 13(6), 1-9. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaba48>
- Tenaillon, M. I., et Charcosset, A. (2011). A European perspective on maize history. *Comptes Rendus - Biologies*, 334(3), 221-228. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.015>
- Thomas, H., et Howarth, C. J. (2000). Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany*, 51(SPEC. ISS.), 329-337. [https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl\\_1.329](https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl_1.329)
- Thomas, H., et Ougham, H. (2014). The stay-green trait. *Journal of Experimental Botany*, 65(14), 3889-3900. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru037>
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., et Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(50), 20260-20264. <https://doi.org/10.1073/pnas.1116437108>
- Tofa, A. I., Kamara, A. Y., Babaji, B. A., et Akinseye, F. M. (2021). Assessing the use of a drought - tolerant variety as adaptation strategy for maize production under climate change in the savannas of Nigeria. *Scientific Reports*, 1-16. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88277-6>
- Trachsel, S., Burgueno, J., Suarez, E. A., San Vicente, F. M., Rodriguez, C. S., et Dhliwayo, T. (2017). Interrelations among early vigor, flowering time, physiological maturity, and grain yield in tropical maize (*Zea mays* L.) under multiple abiotic stresses. *Crop Science*, 57(1), 229-242. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.06.0562>

- Tsakiris, G., Pangalou, D., et Vangelis, H. (2007). Regional drought assessment based on the Reconnaissance Drought Index (RDI). *Water Resources Management*, 21(5), 821-833. <https://doi.org/10.1007/s11269-006-9105-4>
- Tsakiris, G., et Vangelis, H. (2005). Establishing a drought index incorporating evapotranspiration. *European Water*, 9(10), 3-11.
- Tuberosa, R. (2012). Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Frontiers in Physiology*, 3, 347. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00347>
- Twumasi, P., Tetteh, A. Y., Adade, K. B., Asare, S., et Akromah, R. A. (2017). Morphological diversity and relationships among the ipgri maize (*Zea mays* L.) landraces held in IITA. *Maydica*, 62(3), 1-9.
- Umar, U. U., Ado, S. G., Aba, D. A., et Bugaje, S. M. (2014). Estimates of combining ability and gene action in maize (*Zea mays* L.) under water stress and non-stress conditions. *Journal of Biology, Agriculture and Helthcare*, 4(25), 247-253. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.36468.37766>
- Valadares, F. V., Almeida, R. N. de, Silva, L. R. E., Santos, G. R., Pirovani, R. O. L., Souza Neto, J. D. de, Berilli, A. P. C. G., Moulin, M. M., Vivas, M., Berilli, S. da S., et Pereira, M. G. (2022). Reciprocal recurrent selection for obtaining water-deficit tolerant maize progeny. *Ciência Rural*, 52(5). <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20210162>
- Valdés, M. P., Ortiz, S., et Vallejo, F. A. (2017). Heterosis for ether extract production and its components in seed of cucurbita argyrosperma. *Agronomia Colombiana*, 35(3), 293-300. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v35n3.64253>
- Valério, I. P., Carvalho, F. I. F. de, Oliveira, A. C. de, Lorencetti, C., Souza, V. Q. de, Silva, J. A. G. da, Harwig, I., Schmidt, D. A. M., Bertan, I., et Ribeiro, G. (2009). Estabilidade da produção e da capacidade de combinação de diferentes populações de aveia. *Semina: Ciências Agrárias*, 30(2), 331. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2009v30n2p331>
- Vančetović, J., Ignjatović-Micić, D., Božinović, S., et Delić, N. (2015). Maize core collection for increased grain quality. *Maydica*, 60(4).
- Vavilov, N. I. (1931). Mexico and Central America as the Principal Centre of Origin of Cultivated Plants of New World. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*, 26(3), 135-199.
- Vencovsky, R. (1987). Herança quantitativa. In G. P. Viegas (Éd.), *Melhoramento e produção de milho*. Fundacao Cargill, (p. 137-209).
- Verheye, W. (2006). *Soils, plant growth and crop production*. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), UNESCO-EOLSS Publishers, Oxford, UK, 454p.

- Vieira, P. M. H., Báez, O. E. O., Almeida, B. K. da S., Mendes, M. H. S., et de Souza, J. C. (2021). Number of progenies and repetitions for reciprocal full-sib recurrent selection programs in maize. *Ciencia e Agrotecnologia*, 45. <https://doi.org/10.1590/1413-7054202145030420>
- Virlovet, L. (2011). *Identification et caractérisation de gènes impliqués dans la variation de caractères quantitatifs affectés par la sécheresse chez le maïs*. Thèse doctorale, Université Paris-Sud 11. [http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00738024%5Cnhttp://tel.archives-ouvertes.fr/docs/00/73/80/24/PDF/VD\\_VIRLOUVET\\_LAETITIA\\_21042011.pdf](http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00738024%5Cnhttp://tel.archives-ouvertes.fr/docs/00/73/80/24/PDF/VD_VIRLOUVET_LAETITIA_21042011.pdf)
- Wang, Q., Li, K., Hu, X., Shi, H., Liu, Z., Wu, Y., Wang, H., et Huang, C. (2020). Genetic analysis and QTL mapping of stalk cell wall components and digestibility in maize recombinant inbred lines from B73 × By804. *Crop Journal*, 8(1), 132-139. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2019.06.009>
- Wang, X., Wang, L., et Shangguan, Z. (2016). Leaf gas exchange and fluorescence of two winter wheat varieties in response to drought stress and nitrogen supply. *PLoS ONE*, 11(11), 1-15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165733>
- Wang, Y., Huang, Y., Fu, W., Guo, W., Ren, N., Zhao, Y., et Ye, Y. (2020). Efficient Physiological and Nutrient Use Efficiency Responses of Maize Leaves to Drought Stress under Different Field Nitrogen Conditions. *Agronomy*, 10(4), 523. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040523>
- Wang, Y., Zhang, X., Chen, J., Chen, A., Wang, L., Guo, X., Niu, Y., Liu, S., Mi, G., et Gao, Q. (2019). Reducing basal nitrogen rate to improve maize seedling growth, water and nitrogen use efficiencies under drought stress by optimizing root morphology and distribution. *Agricultural Water Management*, 212, 328-337. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.09.010>
- Weatherwax, P. (1935). The phylogeny of (*Zea mays* L.). *American Midland Naturalist*, 16(1), 1-71.
- Weatherwax, P. (1955). History and origin of corn. I. Early history of corn and theories as to its origin. *Corn and corn improvement*, 1-16.
- Weber, V. S., Melchinger, A. E., Magorokosho, C., Makumbi, D., Bänziger, M., et Atlin, G. N. (2012). Efficiency of Managed-Stress Screening of Elite Maize Hybrids under Drought and Low Nitrogen for Yield under Rainfed Conditions in Southern Africa. *Crop Science*, 52(3), 1011-1020. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.09.0486>
- Wei, F., Coe, E., Nelson, W., Bharti, A. K., Engler, F., Butler, E., Kim, H. R., Goicoechea, J. L., Chen, M., Lee, S., Fuks, G., Sanchez-Villeda, H., Schroeder, S., Fang, Z., McMullen,

- M., Davis, G., Bowers, J. E., Paterson, A. H., Schaeffer, M., ... Wing, R. A. (2007). Physical and genetic structure of the maize genome reflects its complex evolutionary history. *PLoS Genetics*, 3(7), 1254-1263. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0030123>
- Werle, A. J. K., Ferreira, F. R. A., Pinto, R. J. B., Mangolin, C. A., Scapim, C. A., et Gonçalves, L. S. A. (2014). Diallel analysis of maize inbred lines for grain yield, oil and protein content. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 14(1), 23-28. <https://doi.org/10.1590/S1984-70332014000100004>
- WMO. (2019). *The global climate 2015-2019*.
- Wolfe, D. W., Henderson, D. W., Hsiao, T. C., et Alvino, A. (1988). Interactive Water and Nitrogen Effects on Senescence of Maize. I. Leaf Area Duration, Nitrogen Distribution, and Yield. *Agronomy Journal*, 80(6), 859-864. <https://doi.org/10.2134/agronj1988.00021962008000060004x>
- Worku, M. (2005). *Genetic and Crop-Physiological Basis of Nitrogen Efficiency in Tropical Maize: Field Studies*. Thèse doctorale, Universität Hannover, 111p.
- Worku, M., Bänziger, M., Schulte auf'm Erley, G., Friesen, D., Diallo, A., et Horst, W. (2012). Nitrogen efficiency as related to dry matter partitioning and root system size in tropical mid-altitude maize hybrids under different levels of nitrogen stress. *Field Crops Research*, 130, 57–67. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.02.015>
- Wu, Y., Liu, W., Li, X., Li, M., Zhang, D., Hao, Z., Weng, J., Xu, Y., Bai, L., Zhang, S., et Xie, C. (2011). Low-nitrogen stress tolerance and nitrogen agronomic efficiency among maize inbreds: comparison of multiple indices and evaluation of genetic variation. *Euphytica*, 180(2), 281-290. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0409-y>
- Xu, G., Fan, X., et Miller, A. J. (2012). Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 153-182. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105532>
- Xu, H., Twine, T. E., et Girvetz, E. (2016). Climate Change and Maize Yield in Iowa. *PLoS ONE*, 11(5), e0156083. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156083>
- Xu, Y., Li, P., Zou, C., Lu, Y., Xie, C., Zhang, X., Prasanna, B. M., et Olsen, M. S. (2017). Enhancing genetic gain in the era of molecular breeding. *Journal of Experimental Botany*, 68(11), 2641-2666. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx135>
- Yamasaki, M., Wright, S. I., et McMullen, M. D. (2007). Genomic screening for artificial selection during domestication and improvement in maize. *Annals of Botany*, 100(5), 967-973. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm173>

- Yan, W., et Hunt, L. A. (2010). Genotype by Environment Interaction and Crop Yield. In J. Janick (Éd.), *Plant Breeding Reviews*. John Wiley et Sons, Inc., Vol. 16, (p. 135-178). <https://doi.org/10.1002/9780470650110.ch4>
- Yang, Q., Balint-Kurti, P., et Xu, M. (2017). Quantitative Disease Resistance: Dissection and Adoption in Maize. *Molecular Plant*, 10(3), 402-413. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.02.004>
- Yang, Z., Li, X., Zhang, N., Wang, X., Zhang, Y., Ding, Y., Kuai, B., et Huang, X. (2017). Mapping and validation of the quantitative trait loci for leaf stay-green-associated parameters in maize. *Plant Breeding*, 136(2), 188-196. <https://doi.org/10.1111/pbr.12451>
- Yu, K., Wang, H., Liu, X., Xu, C., Li, Z., Xu, X., Liu, J., Wang, Z., et Xu, Y. (2020). Large-Scale Analysis of Combining Ability and Heterosis for Development of Hybrid Maize Breeding Strategies Using Diverse Germplasm Resources. *Frontiers in Plant Science*, 11(June), 1-16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00660>
- Zeigler, R. S., et Mohanty, S. (2010). Support for international agricultural research: current status and future challenges. *New Biotechnology*, 27(5), 565-572. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2010.08.003>
- Zelege, K., Demissew, A., et Wosene, G. (2020). Heterosis and combining ability of highland adapted maize (*Zea mays*. L) DH lines for desirable agronomic traits. *African Journal of Plant Science*, 14(3), 121-133. <https://doi.org/10.5897/AJPS2019.1880>
- Zhang, J., Fengler, K. A., van Hemert, J. L., Gupta, R., Mongar, N., Sun, J., Allen, W. B., Wang, Y., Weers, B., Mo, H., Lafitte, R., Hou, Z., Bryant, A., Ibraheem, F., Arp, J., Swaminathan, K., Moose, S. P., Li, B., et Shen, B. (2019). Identification and characterization of a novel stay-green QTL that increases yield in maize. *Plant Biotechnology Journal*, 17(12), 2272-2285. <https://doi.org/10.1111/pbi.13139>
- Zhang, Y., Kang, M. S., et Lamkey, K. R. (2005). DIALLEL-SAS05: A comprehensive program for Griffing's and Gardner-Eberhart analyses. *Agronomy Journal*, 97(4), 1097-1106. <https://doi.org/10.2134/agronj2004.0260>
- Zhao, C., Liu, B., Piao, S., Wang, X., Lobell, D. B., Huang, Y., Huang, M., Yao, Y., Bassu, S., Ciais, P., Durand, J. L., Elliott, J., Ewert, F., Janssens, I. A., Li, T., Lin, E., Liu, Q., Martre, P., Müller, C. et Asseng, S. (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(35), 9326-9331. <https://doi.org/10.1073/pnas.1701762114>

# Annexes

## Annexes

**Annexe 1.** Tableau présentant l'évolution des rendements, productions et superficies du maïs en Algérie durant la période 2000-2020 (FAOSTAT, 2022)

Année	Rendement (q/ha)	Production (t)	Superficies récoltées (ha)	Année	Rendement (q/ha)	Production (t)	Superficies récoltées (ha)
2000	36,19	1556	430	2011	23,37	575	246
2001	27,18	1087	400	2012	25,58	1755	686
2002	33,48	837	250	2013	33,65	1245	370
2003	28,85	981	340	2014	26,17	2572	983
2004	31,73	679	214	2015	39,24	2794	712
2005	33,86	1148	339	2016	45,13	3687	817
2006	65,67	2456	374	2017	13,01	2634	2025
2007	85,63	1644	192	2018	44,42	5512	1241
2008	44,71	1015	227	2019	41,54	6368	1533
2009	30,91	575	186	2020	60,77	3221	530
2010	25,83	359	139				

**Annexe 2.** Températures et précipitations pour les deux campagnes agricoles 2018-2019 (Infoclimat, 2021).

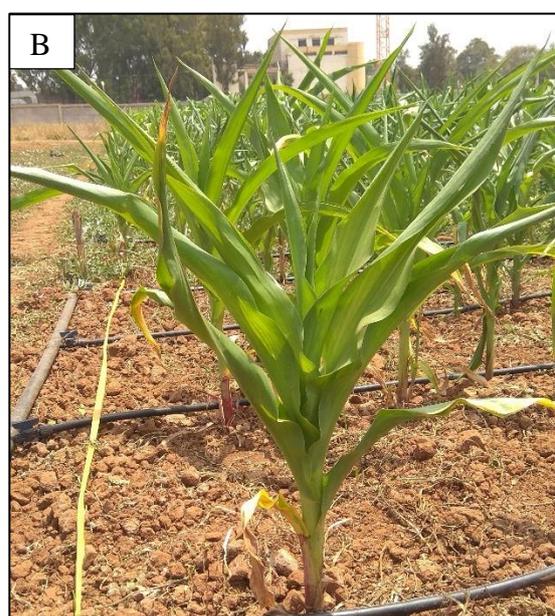
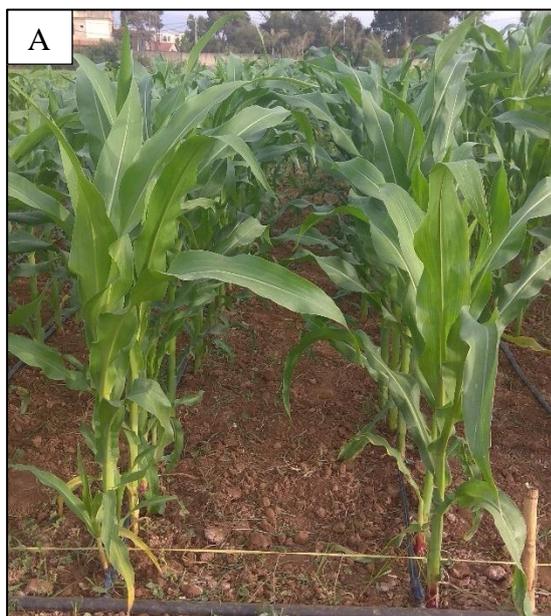
Mois	2018				2019			
	P (mm)	Min. (°c)	Max. (°c)	Moy. (°c)	P (mm)	Min. (°c)	Max. (°c)	Moy. (°c)
<b>Avril</b>	103	10,6	21,9	16,3	47	9,6	21,2	15,4
<b>Mai</b>	54	12,1	22,7	17,4	19,1	11,4	25,2	18,3
<b>Juin</b>	32	15,1	28,2	21,7	8,4	16,7	29,4	23,1
<b>Juillet</b>	0	20,3	32,4	26,4	1,5	21,2	34,1	27,7
<b>Août</b>	0	19,8	32,8	26,4	0,7	22,2	33,7	27,9
Total	189	77,9	138	108,2	76,7	81,1	143,6	112,4

P=Précipitations ; Min. = Température minimale ; Max. = Température maximale ; Moy. = Température

**Annexe 3.** Photos illustrant différents stades de la culture au niveau de la parcelle expérimentale (A : Stade pleine floraison ; B : Stade 6-8 feuilles ; C : Stade 2-3 feuilles ; D : 5 semaines après le semis).

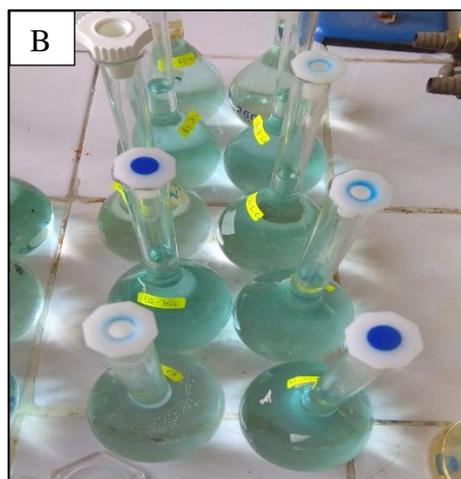


**Annexe 4.** Photos illustrant une plante sous des conditions normales (A) et une plante avec des feuilles enroulées sous conditions de stress hydrique (B).



**Annexe 5.** Photos illustrant l'apparition des soies sur les épis (A), l'apparition des étamines sur les panicules (B) et l'apparition de plusieurs épis sur la même plante (C).



**Annexe 6.** Installation du système d'irrigation goutte-à-goutte avant le semis.**Annexe 7.** Minéralisateur utilisé pour la réalisation du dosage d'azote (A) et l'obtention du minéralisât (B) pour passer à la distillation.**Annexe 8.** Mesure du poids de 5 épis et leurs grains pour calculer le rendement.

**Annexe 9.** Maturation physiologique complète de l'essai et dessèchement total des plantes.



**Annexe 10.** Photo illustrant la réalisation de la récolte (B) et récupération des épis (A).



