

# SELECTION POUR LE RENDEMENT EN FONCTION DU CLIMAT CHEZ LE BLE

par P. AURIAU

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes · I.N.R.A. · Versailles (France)

## I. INTRODUCTION.

La contribution de la sélection variétale à l'obtention de rendements plus élevés chez le Blé dépend d'une meilleure adaptation des plantes à une série de facteurs, que l'on peut classer en deux groupes.

Dans le premier on peut réunir les caractéristiques du milieu naturel propres à chaque station, nature du sol, photopériodes, intensités lumineuses, températures et précipitations moyennes. L'interaction de ces propriétés du milieu avec certains caractères physiologiques variétaux détermine la productivité d'une variété, c'est-à-dire le rendement maximum qu'elle est capable de fournir.

Les second groupe de facteurs du milieu réunit tout ce qui varie avec les années et risque de diminuer le rendement par rapport au maximum précédemment défini. Ce sont les écarts marqués aux normales climatiques (gel, sécheresse, excès d'eau, coups de chaleur), les accidents tels que la grêle ou les orages, causes de verse. Contre ces adversités, on lutte par des techniques culturales appropriées, mais aussi par la sélection de variétés résistantes.

Cette classification des éléments du milieu en facteurs constants et en facteurs variables est certainement discutable, ne serait-ce que parce qu'il n'existe pas d'année normale. Mais elle simplifie l'analyse des caractères internes du rendement; la productivité est liée aux éléments constants du milieu et la résistance aux adversités et aux variations du milieu (on utilise aussi le terme d'adversité pour désigner les attaques parasitaires, ce n'est pas le cas ici).

Un autre problème pourrait être de définir les techniques culturales pour lesquelles on désire créer des variétés améliorées. Mais, en partant du fait que l'objectif d'avenir est d'obtenir les meilleurs rendements possibles dans des conditions économiques satisfaisantes, on peut se limiter aux seuls cas où les meilleures techniques sont employées. Ce n'est guère du reste que dans de tels cas qu'il est possible de dégager de nouvelles voies à l'amélioration variétale.

## II. PHYSIOLOGIE DE LA PRODUCTIVITE.

L'analyse de la productivité a depuis longtemps dépassé le stade où elle était limitée à la décomposition du rendement en tallage-épi, nombre d'épillets par épi, fertilité des épillets et poids de mille grains. En effet ces caractères ont eu-mêmes un déterminisme complexe, en outre, ils ne sont pas indépendants les uns des autres. Ils restent cependant utiles en expérimentation pour comparer les comportements variétaux.

Une série de travaux plus ou moins récents permettent par contre une analyse plus poussée de la productivité; on peut les regrouper sous trois rubriques:

- *croissance et développement reproductif;*
- *photosynthèse;*
- *effets de compétition.*

Les connaissances acquises en ces domaines permettent de définir certaines des conditions à réunir dans un génotype pour obtenir la productivité la plus grande.

- *croissance et développement reproductif.*

Du semis jusqu'à la maturité des graines, les plantes traversent une série de phases de croissance homogène séparées par les stades du développement reproductif correspondant à un changement du métabolisme.

JONARD, KOLLER et VINCENT (1952) ont désigné les stades du développement du blé par des lettres majuscules (S, A, B, C, D, E, F). Durant la phase qui suit le semis, désignée par S-A, l'embryon se développe et les ébauches des différentes feuilles se forment. Le stade A correspond à la fin de la formation des ébauches de feuilles et à la différenciation des premières ébauches d'épillets. La différenciation des premières ébauches d'entre-noeuds se produit en général à ce moment.

Durant la phase suivante, désignée par A-B, se forment les ébauches des différents épillets qui prend fin au stade B, caractérisé par l'apparition de la première ébauche de glumé sur un épillet du milieu de l'épi. Durant cette phase se forment les ébauches d'entre-noeuds de la tige; à l'aisselle des feuilles de base des talles apparaissent et se développent: c'est la phase du tallage.

La phase suivante désignée par B-F, est caractérisée par la différenciation des épillets, qui commence par les glumes, continue par les fleurs avec les glumelles, puis par l'apparition des organes sexuels et par la formation des gamètes, pour se terminer à la floraison (stade F). Durant cette phase, les entre-noeuds de la tige s'allongent les uns après les autres en partant de la base, provoquant le phénomène de montaison.

L'épiaison ou apparition de l'épi précède la floraison de quelques jours; on l'utilise souvent comme repère plus facile à observer que la floraison. A la floraison les gamètes fusionnent et la croissance du grain commence. GESLIN et JONARD (1946) ont distingué trois phases dans l'évolution des grains, une phase de formation où le grain s'allonge et qui se termine au stade grain laiteux, une phase d'accumulation des réserves qui se termine au stade grain pâteux et une phase de dessiccation ou maturation. La phase d'accumulation des réserves se caractérise par un palier de la courbe du poids d'eau dans mille grains en fonction des sommes d'énergie reçues (températures et rayonnements).

Croissance et développement reproductif dépendent tous les deux des facteurs climatiques mais les lois d'action sont souvent différentes dans les deux cas.

C'est ainsi que la loi d'action instantanée de la température sur la vitesse de croissance est de forme linéaire alors qu'elle semble être de forme exponentielle sur la vitesse des réactions qui régissent la durée des phases de croissance. Des températures élevées accélèrent le développement et diminuent le bilan de la croissance (tiges plus courtes, épis et grains plus petits).

Mais la réalisation du cycle de développement reproductif ne dépend pas que de la température. La réalisation du stade B par exemple est impossible sur les blés de type hiver tant qu'ils n'ont pas été soumis au froid pendant une durée suffisante.

Durant la phase B-F, la croissance et le développement sont plus ou moins soumis à la photopériode; c'est à ce moment que se distinguent les variétés de jours longs et de jours courts.

La productivité variétale dépend d'un équilibre entre les durées et les taux de croissance pendant le cycle complet de vie des plantes. Or, c'est l'interaction du génotype et du milieu qui détermine cet équilibre. En particulier la précocité de floraison dépend à la fois des températures, des possibilités de vernalisation, et de la photopériode. Or la photopériode est le seul élément constant en une station, les températures au contraire sont variables d'une année à l'autre. La souplesse d'adaptation d'une variété aux variations annuelles dépend donc surtout d'une faible réaction aux variations de température.

## PHOTOSYNTHESE.

D'après THORNE (1966), les hydrates de carbone du grain sont issus de l'activité photosynthétique des parties supérieures de la plante au moment même de la formation du grain. La photosynthèse durant les phases antérieures n'aura donc servi qu'à former le système racinaire, la tige et les organes

terminaux. La feuille culmaire, le col de l'épi et l'épi lui-même fournissent la presque totalité des hydrates de carbone des grains; le rôle de l'avant-dernière feuille, sans être nul, est généralement faible. Il existe des possibilités de compensation entre organes, comme l'ont montré des expériences d'ablation. WARDLAW et al. (1965), ont cependant insisté sur le rôle du col, de l'épi et des barbes dans la finition du grain. EVANS et al. (1970), ont montré l'importance des grains eux-mêmes comme organes photosynthétiques. PLANCHON (1973), a montré que l'assimilation nette potentielle de la dernière feuille dépend:

- a) de la surface foliaire;
- b) du nombre de stomates;
- c) de la teneur en chlorophylle *a*;
- d) de la température;
- e) de l'âge de la feuille.

La courbe d'action de la température sur l'indice d'assimilation nette de la chlorophylle comporte une branche montante et une branche descendante séparées par un palier. Lorsque ce dernier est long la variété manifeste une bonne tolérance aux variations de température, ce qui est souhaitable.

A température égale, l'assimilation nette potentielle des feuilles croît d'abord lorsque la feuille se développe, passe par un maximum et diminue ensuite plus ou moins vite. Cette diminution progressive de l'activité photosynthétique chez la dernière feuille commence à la floraison; il est donc important que cette réduction d'activité soit aussi lente que possible c'est pourquoi il faut préférer les génotypes où la dernière feuille reste verte longtemps.

Toutefois, d'après MOYSE (1967), une accumulation des métabolites dans les organes verts bloque la photosynthèse jusqu'à ce que ces métabolites soient évacués. C'est pourquoi BINGHAM (1971) insiste sur le rôle joué dans la productivité par l'aptitude des grains à accumuler les réserves. Dans la plupart des cas, cette aptitude est trop faible pour utiliser toutes les capacités photosynthétiques des plantes.

Il faut donc tenter d'améliorer cette capacité qui paraît dépendre de la grosseur et du nombre des ovules fécondés. Il semble que ce soit pendant la phase A-B qu'est déterminé ce caractère, ce qui explique l'effet antagoniste du tallage herbacé sur la productivité. Des blés à tallage réduit seraient donc plus productifs; et si le tallage est encore considéré comme avantageux, c'est surtout pour palier aux aléas susceptibles de provoquer des trous dans la culture.

## EFFETS DE COMPETITION.

Le Blé est semé à une densité de 100 à 400 grains par mètre carré selon les climats, chacune des 80 à 300 plantes obtenues peut donner plusieurs tiges, en sorte qu'au moment de la formation des grains, le nombre d'épis peut varier de 100 à 800 par mètre carré.

Il y a donc souvent concurrence pour l'eau, les aliments minéraux et la lumière, d'abord entre les plantes puis lorsque les talles se sont individualisées entre les tiges.

Beaucoup de connaissances nouvelles acquises sur ce sujet se trouvent résumées dans les thèses de DONALD (1967) et de BALDY (1973).

Les fortes densités de semis entraînent la disparition des plantes les moins vigoureuses gênées par leurs voisines. Puis les talles tardives disparaissent plus ou moins tôt pendant la montaison. Enfin, à partir de la floraison une densité d'épis excessive peut entraîner la coulure d'une partie des fleurs et l'échaudage des grains.

Les organes qui disparaissent prématurément ne restituent pas aux tiges qui leur survivent, l'eau, les substances minérales et l'énergie lumineuse qu'elles ont utilisées. Mais la croissance des survivants reste diminuée par cette concurrence. En outre, les organes en voie de disparition constituent un terrain favorable au développement de nombreuses maladies, les septorioses en particulier; une forte densité est donc favorable aux épidémies.

Un fort tallage a les mêmes conséquences qu'une forte densité de semis. Mais les différences entre les âges physiologiques des différentes tiges sont plus importantes dans le premier cas, et l'effet de compétition est plus accentué.

A partir de la montaison, le port et la surface des feuilles jouent un rôle important dans la compétition pour la lumière entre les tiges. Une grande surface foliaire et un port étalé entraînent une forte compétition. Or, ce sont des caractères que l'on observe souvent chez les vieux blés de pays, dotés en outre d'une haute tige et d'une forte capacité de tallage. La réunion de ces caractères permettait à ces cultivars de se défendre contre l'envahissement par les mauvaises herbes. Du reste, en l'absence de fumure minérale, la taille des organes était inférieure à ce qu'elle est actuellement. C'est donc le changement des conditions de culture qui permet d'orienter la sélection vers une productivité plus élevée.

DONALD a décrit le blé idéal ou idéotype dans un milieu où ni l'eau ni les éléments minéraux ne constituent des facteurs limitants; il devrait réunir les caractères suivants:

- enracinement profond;
- tallage faible ou nul;

- tige courte, résistante à la verse;
- feuilles petites et dressées;
- épi gros, long, lâche et barbu.

Ces caractères de faible compétition pour la lumière entre les tiges assureraient la productivité la plus élevée.

On peut cependant compléter cette description par les deux caractères suivants:

- col de l'épi long (la moitié de la longueur de la tige chez les blés nains);
- forte teneur en chlorophylle des organes photosynthétiques.

De nombreux résultats ont, en effet, montré que dans de certaines limites, il y a une corrélation positive entre la longueur du col et le rendement. C'est peut-être dû à l'activité photosynthétique de cet organe qui se prolonge après celle de la dernière feuille.

Mais WARDLAW pense que le col de l'épi pourrait jouer le rôle d'un organe de réserve provisoire dans la translocation des assimilats de la photosynthèse vers l'épi. Enfin, un col long constitue une protection contre la contamination de l'épi par les spores de *Septoria* à partir des dernières feuilles.

Quant à la forte teneur en chlorophylle, elle permettrait de réduire la surface foliaire sans diminution de l'activité photosynthétique, de qui autoriserait une plus forte densité d'épis par unité de surface.

### III. TOLERANCE AUX ADVERSITES CLIMATIQUES.

#### FROID.

Il y a plusieurs degrés dans la résistance au froid. Au stade plantule, certains cultivars d'hiver ou de printemps montrent une tolérance suffisante à des froids modérés. La résistance aux grands froids ne se trouve que chez les blés d'hiver; il existe une relation entre le besoin de vernalisation et la capacité d'endurcissement d'une variété. Cette résistance cesse à partir du stade B (début de montaison). A partir de l'épiaison la tolérance au froid est faible; une récolte peut être détruite en une nuit par le gel des épis. D'autre part des températures fraîches (minimas de 5°C sous abri) entre la méiose et la floraison risquent de causer de la coulure en induisant de la stérilité mâle.

On doit donc éviter une trop grande précocité, en particulier le risque de gel des épis doit absolument être évité.

## CHALEUR.

Au dessus des températures sous abri d'environ 30°C le bilan de la photosynthèse s'annule par excès de photorespiration. Il existe cependant des différences variétales pour la température de seuil.

Aux températures plus élevées, le métabolisme est gravement perturbé, la température des plantes s'élève et la mort peut survenir si de telles conditions se maintiennent trop longtemps.

C'est cependant la diminution de la photosynthèse nette pendant la formation des grains qui est le plus à craindre. GESLIN et JONARD (1948) ont montré que c'est pendant la phase du palier d'eau que les coups de chaleur sont le plus dangereux.

Une plus grande précocité d'épiaison peut diminuer ce risque; mais on est limité par le risque de froid encore plus dangereux.

## SECHERESSE.

Le risque de sécheresse ne dépend pas seulement du volume des précipitations ni de leur répartition, il dépend aussi de la profondeur du sol, de sa capacité de rétention et de sa capacité d'échange. En outre la température extérieure, le degré d'humidité relative de l'air et l'importance des vents modifient les besoins en eau des plantes.

Un déséquilibre entre les besoins en eau des plantes et leurs possibilités d'approvisionnement entraîne une diminution de l'assimilation des éléments minéraux et de l'activité photosynthétique; il en résulte une diminution de la croissance. Le cas extrême correspond au point de flétrissement où les plantes commencent à se faner, et à partir duquel elles meurent rapidement si elles ne sont pas arrosées.

Les techniques culturales peuvent réduire le risque de sécheresse en favorisant l'accumulation dans le sol des précipitations tombées avant les semailles, et en limitant les pertes par évaporation. L'irrigation est évidemment plus efficace encore, mais elle n'est pas possible partout.

Mais il est également possible de sélectionner des variétés de blé présentant une certaine résistance à la sécheresse. MILHET (1967) a montré qu'il y a chez le blé des différences variétales dans l'utilisation de l'eau pour fabriquer de la matière sèche. On observe aussi des différences variétales dans la part de la matière sèche totale produite par unité de surface qui est constituée de grain.

Mais l'aptitude à développer un système racinaire profond constitue sans doute une caractéristique variétale encore plus importante.

Enfin certaines variétés dont les feuilles s'enroulent rapidement, ce qui limite l'évaporation, semblent avoir la capacité de supporter une sécheresse

momentanée et de repartir sans que le rendement en souffre beaucoup pourvu que la sécheresse soit de courte durée.

Dans les régions où la sécheresse est fréquente il faut combiner méthodes culturales et choix variétés adaptées pour limiter les risques.

#### EXCES D'EAU.

##### *Asphyxie des racines.*

Le Blé supporte très mal un engorgement du sol surtout en période de croissance active. Les différences variétales sur ce point sont faibles.

C'est donc sur les techniques culturales (nivellement, culture en planches, drainage) qu'il faut concentrer ses efforts.

##### *Orages.*

De gros orages survenant après l'épiaison provoquent la verse des variétés sensibles, le rendement est d'autant plus affecté que cet accident se produit plus tôt.

Une tige courte (70-80 cm) à col long, une paille résistante et un bon enracinement permettent d'obtenir de très hauts niveaux de résistance. Mais la résistance aux maladies du collet (piétins) est également nécessaire.

#### IV. CONCLUSIONS.

##### METHODES DE SELECTION.

Cette analyse des facteurs de la productivité et de la tolérance aux adversités climatiques met en relief certains caractères auxquels les sélectionneurs doivent s'intéresser. La nécessité d'une bonne adaptation des variétés aux milieux auxquels elles sont destinées apparaît clairement.

Le type de blé auquel cette analyse conduit peut-être discuté, il faut au moins, le retenir comme hypothèse de travail. En soumettant cette dernière à l'expérience, il faudra respecter les conditions préliminaires et user des meilleures techniques culturales. En particulier, il faut se souvenir que des géotypes peu compétitifs seront beaucoup plus sensibles aux mauvaises herbes que les autres.

Certaines régions comme les Hauts Plateaux Algériens, avec leur climat contrasté, ne permettent pas de trouver aisément un équilibre satisfaisant entre la productivité et la tolérance aux variations climatiques. Des progrès paraissent cependant possibles en diminuant la sensibilité aux variations de température et en améliorant la résistance à la verse, au froid et à la sécheresse.

Le recours dans les programmes de croisement à des géniteurs aussi différents que des blés des steppes et des blés demi-nains peut être intéressant à condition d'effectuer la sélection sur les Hauts-Plateaux mêmes, de façon à conserver les génotypes présentant l'équilibre le plus favorable entre leurs caractères physiologiques.

A partir de croisements complexes fournissant en  $F_2$  suffisamment de variabilité, le schéma de sélection doit donner la priorité à l'obtention de génotypes présentant une grande souplesse d'adaptation aux variations climatiques.

Le choix des plantes  $F_2$  ne peut s'effectuer que sur la base de caractères hautement héréditaires: taille, précocité, résistance aux maladies. La pépinière devrait permettre une bonne expression de ces caractères, en climat aride cela suppose la possibilité d'irriguer. Les familles  $F_3$  issues de ces plantes  $F_2$ , peuvent être semées en deux stations aux climats contrastés; la confrontation des observations permettent déjà, en choisissant celles qui paraîtraient les meilleures dans les deux stations, une première sélection pour la souplesse.

Pour chaque famille, il faut semer assez de plantes pour disposer l'année suivante d'une quantité de semences suffisante pour effectuer des essais en plusieurs stations. On peut ensuite poursuivre ces essais en réutilisant comme semences la récolte des essais de l'année précédente. La comparaison des moyennes de familles doit être faite en utilisant la variance variétés X milieux, de façon à retenir les familles les plus régulières en rendement.

Une reprise de sélection permet ensuite d'aboutir rapidement à des lignées fixées, car l'homozygotie progresse durant ces essais. Cette méthode de sélection est simple et doit permettre d'obtenir des variétés productives adaptées aux conditions climatiques difficiles des Hauts Plateaux Algériens. Si au contraire comme c'est le cas en France mais aussi sur la côte algérienne on doit accorder une grande importance à la résistance aux maladies, on peut avoir avantage à poursuivre la sélection généalogique avec choix de plantes durant toute la période où les lignées seront soumises aux essais.

## BIBLIOGRAPHIE

- BALDY C., 1973 - *Etude de peuplement de Blé tendre*. Thèse de Dr. Ing. Orsay, 160 p., figures.
- BALDY C., 1974 - *Sur le comportement de cultivars de Blé tendre cultivés seuls ou en association binaires en lignes alternées*. Ann. Agron., 25, 61-91.
- BINGHAM J., 1971 - *Physiological objectives in breeding for grain yield in wheat*. Proc. 6th Congr. Eucarpia. Cambridge, 29 June-2 July, 15-29, 1971.
- DONALD C. M., 1968 - *The design of a wheat ideotype*. Intern. Wheat Genet. Symp. Canberra, 377-387.
- EVANS L. T., DUNSTONE R. L., RAWSON H. M., WILLIAM R. F., 1970 - *The phloem of the wheat stem in relation to requirement for assimilate by the ear*. Aust. J. biol. Sci., 23, 743-752.
- GESLIN H., JONARD P., 1946 - *Maturation du Blé et climat. Courbes caractéristiques du développement du grain de blé au point de vue physique*. C. R. Acad. Agric. (Fr.), 32, 165-169.
- JONARD P., KOLLER J., VINCENT A., 1952 - *Evolution de la tige et de l'épi chez la variété de blé Vilmorin 27 au cours de la période de reproduction*. Ann. Am. Pl., I, 1-24.
- MILHET Y., 1967 - *Contribution expérimentale à l'étude du mitaginage de Triticum durum Desf.* Mémoire Cons. Nat. Arts Métiers ronéo, 37 p.
- MOYSE A., 1967 - *Les chloroplastes, activité photosynthétique et métabolisme des glucides*. Biochemistry of chloroplasts. Godwin T. A., ed., Academic Press, London, II, 91-129.
- PLANCHON C., 1973 - *Productivité, hétérosis et photosynthèse chez le blé tendre (Triticum aestivum)*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 130 p.
- THORNE G. N., 1966 - *Physiological aspects of grain yield in cereals*. The growth of Cereals and Grasses. Ed. F. L. Milthorpe & J. O. Ivins, London, Butterworths, 85-105.
- WARDLAW I. F., CARR D. J., ANDERSON M. J., 1965 - *The relative supply of carbohydrate and nitrogen to wheat grains, and an assessment of the shading and defoliation techniques used for these determinations*. Austr. J. Agric. Res., 16, 893-901.
- WARDLAW I. F., PORTER H. K., 1967 - *The redistribution of stem sugars in wheat during grain development*. Austral. J. biol. Sci., 20, 309-318.