

Hétérosis et héritabilité de paramètres du système racinaire du maïs en bonne condition hydrique

D. HÉMA*
S. K. KIM**
F. MONDEIL***
B. TIO-TOURÉ***

Résumé

La capacité d'extraction de l'eau par les racines est un important phénomène d'adaptation au stress hydrique. Cependant, peu d'information sont disponibles sur cette partie souterraine de la plante. Les variations des caractères racinaires et aériens à partir des différentes générations (parents, F_1 , F_2 , BC_1 , BC_2) sont expliquées par des effets génétiques de type soit additif pour le ratio masse sèche aérienne / masse sèche racinaire (MSA/MSR), soit dominant pour la masse sèche aérienne (MSA), le nombre de racines primaires (NRP).

L'héritabilité au sens strict (h_{se}) calculée, est élevée ($h_{se} > 0,75$) pour MSA, MSA/MSR et faible ($h_{se} < 0,50$) pour MSR, NRP et le volume (VR). Le contrôle génétique racinaire est de type soit monogénique soit polygénique. Des progrès génétiques sont réalisables ; cependant, pour la plupart des caractères racinaires, l'utilisation de méthodes de la sélection récurrente reste nécessaire.

Mots-clés : racine, maïs, héritabilité, hétérosis, effet génétique, régime hydrique.

Heterosis and heritability of some maize root systems traits under water regime

Abstract

Water extraction capacity by root is an important phenomenon in relation to drought. Very few information is available for this underground part of plant. Significant differences were revealed for root system development. Genotypic variation for the ratio between shoot dry weight and root dry weight (SDW/RDW) from the generation (parents, F_1 , F_2 , BC_1 , BC_2) is under additive genetic control. Individual genetic effect for shoot dry weight (SDW), number of primary roots (NPR) are controlled by dominance.

Narrow sense heritability (H_{ns}) estimate is high ($H_{ns} > 0,75$) for SDW and SDW/RDW and low ($H_{ns} < 0,50$) for RDW, NPR and the root volume (RV). Root genetic control is monogenic or polygenic with the high heritable traits, some progress for drought tolerance can be done. The use of a recurrent selection approach would be an appropriate method.

Key words: root, maize, heritability, heterosis, genetic effect, water regime.

* Institut de l'environnement et de recherches agricoles (INERA) 01 B.P. 476 Ouagadougou 01, Burkina Faso

** Institut international d'agriculture tropicale (IITA) PMB 5320 - Ibadan, Nigéria

*** Université nationale de Côte d'Ivoire (UNCI) Laboratoire de génétique 22 B.P. 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire



Introduction

Le transfert de l'eau du sol vers la partie aérienne des plantes se fait grâce aux racines. Plusieurs auteurs (EKANAYAKE *et al.*, 1985 ; ROBERTSON *et al.*, 1985 ; JENISON *et al.*, 1981), ont relevé l'importance du système racinaire dans le maintien de la balance hydrique interne au niveau des plantes, lors des poches de sécheresse fréquente dans plusieurs pays semi-arides à travers le monde. A partir de leurs travaux, QUINZENBERRY (1982), SULLIVAN (1983) montrent qu'une corrélation significative existe entre le rendement et le développement racinaire des espèces végétales en condition de sécheresse.

Peu d'informations sont disponibles sur le système racinaire des plantes comparées au nombre important de travaux existants sur la partie aérienne ; cette disproportion est due en partie aux nombreuses difficultés que l'on rencontre lors de l'étude de cette partie souterraine de la plante.

Avec l'intérêt de plus en plus croissant de l'étude sur les racines, plusieurs chercheurs (HURD, 1971 ; FISHER *et al.*, 1981) ont réussi à améliorer la productivité du maïs après avoir étudié et mis en évidence la variabilité génétique de leur système racinaire en condition de déficit hydrique. RAPER et BARDERS (1970) ont trouvé des différences significatives lors de l'étude du système racinaire en même temps qu'ils ont fait ressortir une corrélation positive entre le rendement et la densité de colonisation du sol. D'autres auteurs ont plutôt mis l'accent sur le volume, la longueur, le poids sec, le ratio masse sèche aérienne sur masse sèche racinaire, la distribution, l'épaisseur des racines primaires.

L'héritabilité de certaines caractéristiques racinaires a aussi été étudiée montrant que l'action génétique est soit de type additif soit de type dominant. Ceci permet de faire des progrès génétiques. Le but de notre étude est de calculer l'hétérosis et l'héritabilité des caractères étudiés et ci-dessus cités.

Matériels et Méthodes

Matériels

L'étude porte sur deux lignées contrastantes. Il s'agit de la lignée KU 1414 qui a un développement racinaire puissant et de la lignée Tzi 12 avec un système racinaire faible. Les caractéristiques agronomiques de ces deux lignées sont celles décrites par KIM *et al.* (1987) au tableau I.

Après hybridation, six groupes de matériels contenant les parents P₁ (KU 1414), P₂ (TZi 12) et les générations (F₁, F₂, BC₁, BC₂) ont été créés.

Tableau I. Caractéristiques agronomiques des deux lignées (KU 1414 et TZi 12) dans l'étude de l'héritabilité du système racinaire

Lignées	Origine	Grain		Hauteur plante (cm)
		Texture	Couleur	
1. KU 1414	KU 1414	C	Jaune	148
2. TZi 12	N 28 x TZSR	d/C	Blanc	162

avec C : corné

d : denté

Méthodes

La culture est faite dans des pots plastiques (25 cm x 22 cm) remplis d'un substrat composé de terre et de sable dans la même proportion. Le mélange du substrat facilite l'extraction des racines. Une analyse de la répartition de la taille des particules du substrat dans les pots est faite selon la méthode densimétrique décrite par DAY (1965). Après le semis, les pots sont régulièrement arrosés à la capacité au champ pendant 7 jours. Ceci permet une bonne levée et un bon développement des plantules.

Protocole expérimental

Le semis est effectué à raison de deux graines par pot ; après le démariage une seule plante reste par pot. L'essai est semé à raison de 28 plantes pour chacune des générations homogènes (P_1 , P_2 , F_1), de 248 plantes pour la génération F_2 et de 124 plantes pour chacun des rétrocroisements BC_1 et BC_2 . Toutes les plantes sont suivies individuellement dans les pots. Chaque pot reçoit pendant l'expérimentation, l'équivalent de 80 g de N, 80 g de P_2O_5 , 80 g de K20, et de très faibles quantités de Calcium Ammonium Nitrate (CAN).

Mesures

Au 49^e jour, la plante récoltée est soigneusement lavée au détartrant et mise à sécher entre deux papiers buvard ; les paramètres mesurés sont : le volume racinaire (VR), la masse sèche racinaire (MSR), le nombre de racines primaires (NRP), la masse sèche racinaire (MSR), et le ratio masse sèche aérienne sur masse sèche racinaire (MSA / MSR). Les masses sèches sont obtenues après un passage à l'étude pendant 48 heures à une température de 60°C.

Analyses statistiques

L'étude statistique des données a fait appel à la méthode d'analyse de variance (ANOVA) pour l'essai sur les lignées. Les différentes moyennes individuelles pour la mesure de l'héritabilité sont utilisées dans l'estimation du mode d'action des gènes.

Les valeurs d'hétérosis A et B sont calculées à l'aide des méthodes décrites par DESSAI *et al.* (1985) à partir de la déviation de F_1 , par rapport soit à la moyenne des parents (MP), soit au parent supérieur (PS).

Le pourcentage de la dépression de F_1 par rapport à F_2 a été obtenu par la formule de UPADHYAYA *et al.*, (1967). Enfin la formule de WRIGHT (1968) modifiée par LANDE (1981) nous a permis de calculer le nombre minimum de gènes entrant dans le contrôle des paramètres étudiés.

Résultats

Les différentes moyennes observées et les écart-types des deux lignées KU 1414 et TZi 12 sont dans le tableau II. Une différence significative ($p = 0,05$) suivant le test T, existe entre ces deux lignées pour le paramètre de la masse sèche racinaire (MSR).

Cette différence est hautement significative ($p = 0,01$) pour le nombre de racines primaires (NRP), le ratio masse sèche aérienne sur masse sèche racinaire (MSA / MSR) est très hautement significative ($p = 0,001$) pour la masse sèche aérienne (MSA). Il n'y a aucune différence significative entre les deux lignées pour le volume racinaire (VR).

Tableau II. Hétérosis et héritabilité des caractères du développement racinaire de jeunes plantules de maïs (7 SAS) en bonne condition hydrique

Génération	Effectifs	Moyennes	Ecart-type	Variance	Test T	CV %
Volume Racinaire (en cm ³)	P ₁	28	25,6	±5,4	ns	20,3
	P ₂	28	25,7	±9,8		
	F ₁	28	54,2	±17,3		
	F ₂	248	35,2	±10,9		
	BC ₁	124	33,1	±7,8		
	BC ₂	124	31,4	±10,8		
Masse sèche aérienne (en g)	P ₁	28	14,4	±3,2	***	22,0
	P ₂	28	12,3	±3,2		
	F ₁	28	28,6	±7,4		
	F ₂	248	27,1	±8,9		
	BC ₁	124	26,9	±6,9		
	BC ₂	124	25,8	±8,9		
Masse sèche racinaire (en g)	P ₁	28	5,9	±1,8	*	31,3
	P ₂	28	6,9	±1,8		
	F ₁	28	10,8	±3,4		
	F ₂	248	7,6	±2,9		
	BC ₁	124	7,3	±1,9		
	BC ₂	124	6,8	±2,8		
MSA/MSR	P ₁	28	2,6	±0,7	**	26,5
	P ₂	28	2,1	±0,6		
	F ₁	28	2,7	±0,6		
	F ₂	248	3,9	±1,4		
	BC ₁	124	3,9	±1,2		
	BC ₂	124	4,0	±0,9		
Nombre racines primaires	P ₁	28	15,2	±2,4	**	16,0
	P ₂	28	11,3	±2,6		
	F ₁	28	13,1	±2,2		
	F ₂	248	15,3	±3,1		
	BC ₁	124	15,2	±2,9		
	BC ₂	124	18,5	±3,3		

*, **, ***, significatif à 0,05 ; 0,01 ; 0,001 respectivement ns = non significatif
 avec P₁ = KU 1414 P₂ = TZi 12, F₁ = P₁ x P₂
 F₂ = F₁ autofécondé BC₁ = F₁ x P₁, BC₂ = F₁ x P₂.

Les moyennes des générations F₁ sont supérieures à celles des deux parents pour tous les paramètres étudiés (VR, MSA, MSA/MSR) à l'exception de NRP (figure 1). Les valeurs obtenues en F₂ sont inférieures à celles de F₁ pour MSA/MSR et NRP (tableau II). Les valeurs de rétrocroisements BC₁ et BC₂ sont inférieures ou égales à celles de F₂ à l'exception de BC₂ dans NRP. Enfin, les moyennes de BC₂ sont supérieures ou égales à celles de BC₁, pour NRP, MSA/MSR et sont inférieures pour VR, MSA, MSR. L'estimation de l'effet hétérosis montre que par rapport au parent moyen, l'hétérosis (A %) a des valeurs positives de 110,89 % pour VR 113,43 % pour MSA, 68,75 % pour MSR, 12,50 % pour MSA/MSR et négatives -1,50 % pour NRP. Quant à l'hétérosis par rapport au parent supérieur (B %), les valeurs sont positives et vont de 3,85 à 110,90 % pour MSA/MSR, MSR, MSA, VR et négatives pour NRP (-13,82 %).

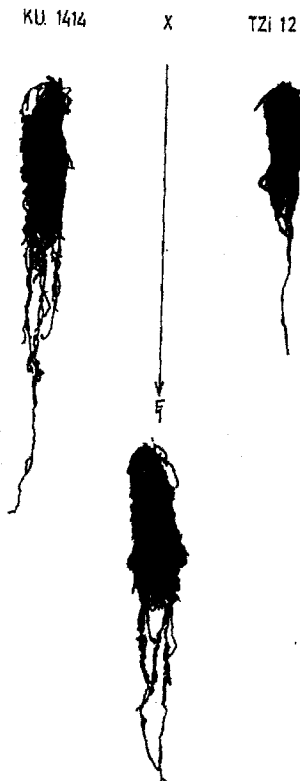


Figure 1. Système racinaire de deux lignées de maïs (KU 1414 et TZi 12) et de l'hybride F₁

Les valeurs de dépression sont soit positives, soit négatives comme le montre le tableau III. Le calcul de l'héritabilité au sens étroit (h_{se}) donne le tableau suivant : les fortes valeurs d'héritabilité ($h_{se} = 0,75$) sont avec les paramètres MSA ($h_{se} = 0,77$) et MSA/MRS ($h_{se} = 0,80$) et les faibles valeurs d'héritabilité ($h_{se} < 0,50$) sont avec les paramètres MSR ($h_{se} = 0,41$), NRP ($h_{se} = 0,41$) et VR ($h_{se} = 0,22$).

Enfin plusieurs gènes sont impliqués dans le contrôle de MSA, NRP et très peu pour VR, MSR (tableau III).

Tableau III. Valeurs et expressions génétiques du système racinaire

Expressions	Volume racinaire (cm ³)	Masse sèche aérienne (g)	Masse sèche racinaire (g)	MSA/MSR	Nombre racines primaires
MP (Parent moyen)	25,70	13,40	6,40	2,40	13,30
PS (parent supérieur)	25,70	14,40	6,90	2,60	15,20
F ₁ - MP	28,50	15,20	4,40	0,30	- 0,20
F ₁ - PS	28,50	14,20	3,90	0,10	- 2,10
Hétérosis A %	110,89	113,43	68,75	12,50	- 1,50
Hétérosis B %	110,90	98,61	56,52	3,85	- 13,82
Dépression %	35,60	5,24	29,63	- 44,44	- 16,80
Héritabilité %	22,00	77,40	41,20	80,20	40,90
Paires de gènes	< 1	12	< 1	-	6

$$\text{avec Hétérosis A} = \frac{F_1 - MP}{MP} \times 100$$

$$\text{Hétérosis B} = \frac{F_1 - PS}{PS} \times 100$$

Les différentes corrélations présentées dans le tableau IV donnent des valeurs positives et significatives comprises entre (0,30 et 0,82) pour plusieurs paramètres étudiés.

Tableau IV. Estimation des coefficients de corrélation phénotypique de lignées de maïs en bonne condition hydrique

	VR	MSR	NRP	MSA	MSA/MSR
VR	-				
MSR	0,82***	-			
NRP	0,39***	0,30***	-		
MSA	0,68***	0,51***	0,40***	-	
MSA/MSR	- 0,12ns	0,43***	0,08ns	0,45***	-

avec ns = non significatif, *** = significatif à 0,001
 VR = Volume racinaire MSR = masse sèche racinaire
 NRP = Nombre de racines primaires MSA = masse sèche aérienne.

L'estimation des effets génétiques (tableau V) montre que les effets dominants sont plus importants pour MSA et NRP ; les valeurs de [d] sont comprises respectivement entre 26,34 et 30,90.

Pour le ratio MSA / MSR, les effets génétiques sont de type additif alors que VR est plutôt contrôlé par des effets épistatiques de type (dd) et dont la valeur est de $40,4 \pm 8,8$.



Tableau V. Composantes génétiques de certains caractères du développement racinaire de jeunes plantules de maïs 7 semaines après semis

Paramètres	Effets Génétiques et leurs estimations					
	m	a	d	aa	ad	dd
Volume racinaire	37,90 ± 3,8**	0,43 ± 1,12ns	-27,20 ± 10,2ns	-11,80 ± 3,7*	2,50 ± 3,2 ns	43,40 ± 8,8*
Masse sèche aérienne	16,20 ± 3,0*	1,07 ± 0,4*	30,90 ± 7,6*	-2,90 ± 0,9 ns	-0,04 ± 2,1 ns	-18,50 ± 5,3*
Masse sèche racinaire	8,70 ± 0,9*	-0,50 ± 0,3ns	-6,50 ± 2,5ns	-2,30 ± 0,9 ns	1,90 ± 0,8 ns	8,60 ± 1,9*
MSA/MSR	2,14 ± 0,5*	0,26 ± 0,1ns	0,71 ± 1,1ns	0,20 ± 0,5 ns	-0,61 ± 0,3 ns	-6,20 ± 0,7**
Nombre racines primaires	7,30 ± 1,2**	1,95 ± 0,3*	26,34 ± 3,1**	5,90 ± 1,1*	-10,50 ± 1,0**	-20,50 ± 2,1**

avcc **, * = significatif à 0,05 et 0,01 respectivement
 m = moyenne aa = additivité x additivité
 a = additivité ad = additivité x dominance
 d = dominance dd = dominance x dominance.

Discussion

La meilleure lignée pour MSA, NRP, MSA / MSR est KU 1414 qui présente de nombreux autres atouts parmi lesquels, la prolifération importante de racines primaires et secondaires donnant une certaine agressivité pour la colonisation du sol. La lignée TZi 12 a un système racinaire faible ; il est possible que cette faiblesse soit liée à sa précocité ; en effet TZi 12 est de trois jours plus précoce que KU 1414.

Sur le plan agronomique, KU 1414 est plus tolérante à la sécheresse que TZi 12 ; ceci est lié au développement efficace du système racinaire de KU 1414 par rapport à TZi 12. Les corrélations présentées dans le tableau IV indiquent que les lignées possédant un nombre important de racines primaires produisent beaucoup de matière sèche aérienne ($r = 0,40^{**}$) et ont un volume racinaire élevé ($r = 0,39^{**}$), une masse sèche racinaire importante ($r = 0,39^{**}$). Cependant, il faut noter que parfois un système racinaire trop développé peut utiliser plus les éléments nutritifs au détriment de la partie aérienne donc des organes reproducteurs. L'intérêt dans notre étude est l'identification de génotypes ayant un système racinaire équilibré entre un bon développement racinaire par rapport à celui de la tige d'où le rôle important du ratio MSA / MSR.

Les lignées KU 1414 et TZi 12 sont toutes très homogènes après 6 cycles d'autofécondation. Leur union en F_1 donne le phénomène d'hétérosis d'où ces valeurs positives et élevées pour MSA, VR, MSR ; les valeurs sont négatives et faibles pour NRP. Les hybrides F_1 ont un meilleur système racinaire à cause du processus cumulatif dû à la manifestation de la vigueur hybride. Les racines principales sont plus grosses et plus longues avec un nombre important de racines primaires et secondaires (NRP). Les racines F_1 sont plus agressives et colonisent mieux le sol que les lignées parentales d'où la notion d'hétérosis de type global. Le volume racinaire dans ce cas devient très important à cause du grand diamètre des vaisseaux et du nombre impressionnant de poils absorbants dans l'amélioration du rendement grain.

En reprenant tous les caractères quantitatifs étudiés, on remarque que dans les croisements entre les lignées KU 1414 et TZi 12, les expressions de VR, MSA, NRP sont sous le contrôle génétique de type dominant [dd] ; seul le ratio MSA / MSR est génétiquement contrôlé par des effets de type additif [a].

Enfin de façon générale, il est ressorti que le système racinaire est largement contrôlé par des gènes de type additif (CHANG *et al.* 1982) et dominant (EKANAYAKE *et al.*, 1985).

Le contrôle du système d'enracinement est de type polygénique avec un nombre minimum de 12 paires de gènes conditionnant le caractère MSA et de 6 paires pour NRP. Pour VR et MSR, le contrôle est monogénique.

Les résultats obtenus sont conformes à ceux de chercheurs dans leurs travaux. FAWOLE *et al.*, (1982) trouvent que la variation en F_2 et dans les rétrocroisements est contrôlée par relativement peu de gènes pour MSR alors que WHITTINGTON (1970) est arrivé à la conclusion que les caractéristiques racinaires sont influencées par des gènes monogéniques.

Les valeurs de l'hétérosis obtenus en F_1 , sont significatives, positives et élevées pour MSA, VR, MSR. Ces valeurs sont significatives, négatives et faibles pour NRP, MSA / MSR. Le pourcentage d'hétérosis calculé montre que les générations F_1 ont un meilleur système racinaire. Les valeurs calculées de la dépression sont positives pour tous les caractères à l'exception de NRP et MSA / MSR.

Il ressort que tous les paramètres racinaires sont transmissibles des parents vers les descendances. Les différentes valeurs d'héritabilité varient entre 0,22 et 0,80. Les valeurs obtenues ne sont pas statistiquement différentes de celles obtenues par TROUGHTON *et al.* (1969), FAWOLE *et al.* (1982), EKANAYAKE *et al.* (1985).

En effet, TROUGHTON *et al.* (1969) trouvent une héritabilité de 0,28 pour VR et 0,25 pour NRP alors que CHANG *et al.* (1982) cités par O'TOOLE *et al.* (1987) donnent des valeurs de 0,49 pour NRP, 0,43 pour MSR et 0,53 pour MSA/MSR. FAWOLE *et al.* (1982) donnent des valeurs d'héritabilité comprises entre 0,69 et 0,90 pour les paramètres MSR. Selon EKANAYAKE *et al.* (1985), l'héritabilité calculée est de 0,55 pour VR 0,53 pour NRP et de 0,92 pour MSR.

Pour les caractères présentant une forte héritabilité, le choix des parents avant hybridation est important. Par contre, si cette héritabilité est faible alors l'additivité ne constitue pas un phénomène génétique majeur ; le choix des géniteurs avant hybridation n'est pas primordial. Plusieurs sélectionneurs dans ce cas préconisent de commencer toute forme de sélection à partir de la F3 après une bonne recombinaison des gènes épistatiques ; les techniques recommandées sont alors celles de la sélection récurrente.

Conclusion

Au terme de notre étude, il ressort bien que la lignée KU 1414 présente un système racinaire efficace, agressif, colonisant bien le sol. La lignée TZi 12 a plutôt un système racinaire faible. Le croisement en F₁ de KU 1414 et de TZi 12 fait apparaître le phénomène d'hétérosis où le système racinaire lourd et volumineux domine sur le système racinaire faible. L'héritabilité calculée est forte dans certains cas et faible dans d'autres. Ceci permet de faire des progrès dans le domaine de la tolérance à la sécheresse dans le cas des fortes héritabilités. Des chercheurs ont montré l'existence de relation entre la tolérance à la sécheresse et le système racinaire (KHALDOUN *et al.*, 1990 ; GREGORY, 1989) ; ceci donne l'avantage à KU 1414 en zone sèche.

L'utilisation des pots de volume réduit a eu des conséquences sur le développement des paramètres du système racinaire ; les valeurs sont restées affectées à cause de la non expression totale des génotypes. Cet handicap devrait être levé avec l'utilisation des techniques de culture en aéroponie (TRUONG *et al.*, 1978) ou de tubes de phytotron.

Il faut reconnaître que les mesures racinaires sont pénibles dans l'ensemble et c'est pourquoi il est difficilement utilisé dans les programmes de sélection. Le travail doit permettre d'aboutir à l'utilisation de méthodes simples et rapides lors du criblage de matériel végétal d'où l'utilisation future de diamètre au collet pour traduire l'expression racinaire.

Remerciements

A P. WALKER, pour les calculs statistiques et au Dr J. D. ZONGO pour les critiques et les suggestions.

Références bibliographiques

- CHANG T.T., LORESTO G.C., O'TOOLE J.C. et ARMENTA-SOTO J.L., 1982.** Drought resistance in crops with emphasis on rice *Int. Rice Res. Los Baños, Philippines* : 217-244.
- DAUDET F.A., 1970.** Modèles et techniques d'étude de l'état de liaison et de la teneur en eau dans le sol et la plante. In « techniques d'études des facteurs physiques de la biosphère » *INERA* : 283-311 cité par Aboussouan (1982).
- DAY P.R., 1965.** Particle fractionation and particle size analysis in methods of soil analysis. I : physical and mineralogical analysis. *Agro. Jour* 9 : 547-567.
- DESAI M.S., DESSAI K.B. et KUDADIA M.U., 1985.** Heterosis and combining ability in grain sorghum. *Ind ; J. Agric. Sc.* 55 (5) : 303-305.
- EKANAYAKE I.J., O'TOOLE J.C., GARRITY D.P. et MASAJO T.M., 1985.** Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. *Crop Sci* 25 (6) : 927-933.
- FAWOLE I., GABELMAN W.H. et GERLOFF G.C., 1982.** In *J. Am. Soc. Hortic. Sc.* 107 : 98-100.
- FISCHER K.S., JOHNSON E.C. et EDMEADES G.O., 1981.** Breeding and selection for drought resistance in tropical maize. *IRRI May 4-8 Los Baños.* 19 p.
- GREGORY P.J., 1989.** The role of root characteristics in moderating the effects of drought in : *Drought Resistance in Cereals* ed by Bakcr F.W. G. : 141-150 *BPCC Wheatons Ltd. Exeter.*
- HURD E.A., 1974.** Can we breed for drought resistance ? In *drought Injury and resistance in crops* *CSSA Spec. Pub n°2 Wisconsin* : 77-88.
- JENISON J.R., SHANK D.B. et PENNY L.H., 1981.** Root characteristics of 44 maize inbreds evaluated in four environments. *Crop Sci* 21 (2) : 233-237.
- KIM S.K., EFRON Y. KHADER F., FAJEMISIN J., et LEE M. H., 1987.** Registration of 16 maize streak virus resistant tropical maize parental inbred lines. *Crop Sci* 27 (4) : 824-825.
- KHALDOUN A., CHERY J. et MONNEVEUX P., 1990.** Étude des caractères d'enracinement et de leur rôle dans l'adaptation au déficit hydrique chez l'orge (*Hordeum Vulgare L.*) *Agronomie* 10 : 369-379.
- LANDE R., 1981.** The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within population genetics 99 : 541-553.
- O'TOOLE J.C., et BLAND W.L., 1987.** Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. In Agro* 41 : 91-145.
- QUINZENBERRY F.R., 1982.** Breeding for drought resistance and plant Water use efficiency. In *Breeding plants for less favourable environments.* *Wiley intersc. N.Y.* : 383-399.
- RAPER C.D. et BARDERS S.A., 1970.** Rooting systems of soybeans. I. Differences in root morphology among varieties. *Agro J.* 62 : 581-584.
- ROBERTSON B.M., HALL A.E. et FOSTER K. W., 1985.** A field technique for screening for genotypic differences in root growth. *Crop Sci* 25 (6) 1084-1090.
- SULLIVAN Y.C., 1983.** Genetics variability in physiological mechanism of drought resistance. *IOWA State J. Res* 57 : 423-439.
- TROUGHTON A. et WHITTINGTON W. J., 1969.** The significance of genetic variation in root systems in Whittington (ed) *Easter school in Agric. Sc. Univ. of Nottingham (London)* : 296-314.
- UPADHYAYA B.R. et RASMUSSEN R.C., 1967.** Heterosis and combining ability in Barley. *Crop Sc* 7 (6) : 644-647.
- WHITTINGTON W.J., 1970.** Root growth. *Proc. 15th Easter school in Agric. Sc. Univ. of Nottingham, Butterworths London.*
- WRIGHT S., 1968.** Évolution and the genetics of population. *Genetic and biometric foundations.* *Uni Chicago Press* 469 p.