# Introduction

## Présentation du blé dur

Le blé dur (*Triticum turgidum*) est une céréale de la famille des poacées. L’alimentation humaine est le seul débouché de cette espèce qui sert principalement à la fabrication de pâtes et de couscous, mais aussi de pain dans certaines régions du monde. Sa culture en France remonte aux années 1950 dans le Sud-Est et représente aujourd’hui 300 000 ha répartis sur 24 000 exploitations, ce qui représente 4% de la surface céréalière. Chaque année, 1.8 Mt sont produites ce qui représente 3% de la production céréalière française, faisant du blé dur la quatrième céréale de France. Les principaux bassins de production sont le Sud-Est où il représente 80% des surfaces de céréales, le Sud-Ouest, l’Ouest et le Centre. A l’échelle mondiale, la production Française représente 5% de la production totale, les principaux producteurs étant le Canada et l’Italie. Le blé dur est une céréale de printemps adaptée à des climats plutôt chauds et secs. Il se sème principalement à l’automne, a des graines peu dormantes, des besoins de vernalisations quasiment nuls, et supporte mal le froid hivernal (GIE Blé dur, 2017).

Le blé dur serait le résultat de la sélection à partir de *Triticum dicoccum*, lui-même issu de la domestication de *Triticum dicoccoides*, une espèce apparue suite à un événement d’allopolyploïdisation entre *Triticum uratu* et une espèce inconnue probablement proche de *Aegilops speltoides*. Cet événement d’allopolyploïdisation entre deux espèces diploïdes se serait produit entre -500 000 et -150 000 ans. Le génome du blé dur est donc tétraploïde et comporte 7 tétrades, soit 28 chromosomes en tout. La forme non sélectionnée du blé dur (*T. dicoccum*) aurait donné naissance au blé tendre par un deuxième événement d’allopolyploïdisation avec *T. tauschii* il y a à peu près 10 000 ans. Le blé serait une des premières céréales cultivée dans le croissant fertile au moment de la révolution néolithique (Charmet, 2011).

## Les impacts du changement climatique

Le changement climatique impacte déjà l’agriculture, et ses effets vont s’accentuer dans le futur. Pour le blé, certaines simulations prédisent une baisse de rendement de 3 à 10% par degré d’augmentation de la température (Asseng et al., 2015; Wang et al., 2018). Il se peut qu’au cours du siècle, les rendement en France baissent de 14 à 17% (Wang et al., 2018), et les rendements en zone non irriguée pourraient baisser de 9 à 30% (Ishaque et al., 2023). D’autres prédisent des diminutions ou des augmentations du rendement en fonction de la zone de production en insistant sur le caractère incertain et variable des rendements futurs (Wilcox and Makowski, 2014). Des simulations sur l’impact des maladies du le blé montrent aussi des effets bénéfiques ou néfastes du changement climatique selon le pathogène et la zone géographique (Juroszek and von Tiedemann, 2013), et il semble également que la qualité des grains et leur valeur nutritionnelle puissent être détériorée (Wang et al., 2018; Zahra et al., 2023). En couplant tout cela à la croissance de la population, il se peut que le blé devienne une denrée de plus en plus chère et rare menaçant en priorité la sécurité et la sureté alimentaire des plus pauvres (Wang et al., 2018).

De plus, pour s’assurer un revenu dans des conditions de productions qui se dégradent à cause du changement climatique, les agriculteurs sont souvent contraints de recourir à des pratiques qui les sauvent à court terme, mais qui empirent le phénomène. Par exemple des événements de forte pluies fréquents qui lessivent l’azote du sol peuvent contraindre les agriculteurs à utiliser plus d’engrais pour s’assurer un revenu dans un marché compétitif qui force à prioriser de forts rendements (Houser and Stuart, 2020). Cela va en contradiction avec les attentes sociétales d’une partie de la population, souhaitant une agriculture plus respectueuse de l’environnement et de la santé (Andrée et al., 2019).

## La diversité et la sélection massale comme réponse

Face à ce constat, il est nécessaire d’adapter l’agriculture et de trouver des moyens pour continuer à produire dans un climat difficile et incertain, tout en réduisant l’impact de nos productions sur l’environnement et en rémunérant les agriculteurs. Un des leviers mobilisables pour cela est la diversité génétique, à laquelle on accède à travers la sélection variétale.

Aujourd’hui, la sélection variétale est encore dominée par le paradigme qui s’est imposé durant la révolution verte dans les années 1960. Il s’agit de créer des variétés très performantes dans des conditions de cultures très artificialisées (utilisation d’engrais et de pesticides), et vouées à être utilisées en monoculture pure. Les objectifs de sélection sont souvent orientés vers le rendement et la résistance aux maladies. Ce paradigme est de plus en plus remis en question, en lien avec des réflexions plus globales sur les changements de pratiques nécessaires en agriculture (Dawson and Goldringer, 2012; Pingali, 2012). Notamment, la monoculture est critiquée, et les avantages de l’utilisation de la biodiversité intra et inter spécifique est plébiscitée par certains chercheurs (Dawson and Goldringer, 2012).

La biodiversité végétale peut être mobilisée de différentes façon par les agriculteurs : mélanges variétaux, cultures associées, variétés populations, ou plantes compagnes par exemple. Son utilisation offre de nombreux avantages : prolongation de l’efficacité de gènes de résistance, effet tampon contre les stress biotiques et abiotiques, et maintien de la diversité dans l’écosystème et des services écosystémiques associés. L’utilisation de variétés populations permet également la facilitation de l’accès aux ressources génétique, leur conservation in situ, et leur évolution en fonction de l’environnement. De plus, au-delà des considérations écologiques, ce type de matériel végétal est aussi adapté à une sélection participative, plus locale et maîtrisée par les agriculteurs, qui prend en compte la notion de terroir, des aspects sociaux économiques locaux, l’utilisation finale des grains, et s’inscrit dans un changement plus global des modèles agricoles (Dawson and Goldringer, 2012; Desclaux et al., 2012). Néanmoins, l’utilisation de la diversité n’est pas encore une solution viable pour les agriculteurs car des blocages techniques, économiques et réglementaires existent. Parmi les blocages techniques, la méthodologie et les critères de sélection pour l’utilisation de la biodiversité sont encore à étudier.

La sélection massale est une technique de sélection qui s’inscrit dans la démarche de diversification au niveau intra spécifique. Elle peut permettre de maintenir et gérer une population, et est adaptée à un mode de sélection participatif ou décentralisé. Néanmoins, le progrès que l’on peut en obtenir par unité de temps est plus faible que le progrès réalisable en sélection conventionnelle. Il est donc important de bien cibler les traits à sélectionner et de savoir comment les sélectionner. L’objectif du stage est d’étudier plusieurs aspects de la sélection massale dans une population de blé dur.

## La sélection sur la morphologie et le taux de protéines du grain

La taille des grains individuels et le poids de mille grains (PMG) sont des traits importants de la qualité. En effet, il sont liés au rendement semoulier, à la texture et la couleur de la semoule et des pâtes (Wang and Fu, 2020). La masse individuelle des grains a aussi une importance sur l’établissement du rendement en conditions de stress thermique post floraison (Sharma et al., 2008), et sur la vigueur germinative, ce qui peut impacter indirectement le rendement (Finch-Savage and Bassel, 2016). C’est donc un trait intéressant à sélectionner dans un contexte d’agriculture à bas intrants et de sélection massale car c’est une sélection sur le rendement, la résistance à un stress et sur l’utilisation finale des grains. Il serait donc intéressant de pouvoir sélectionner des populations avec des grains de grande taille, et qui soient plutôt homogènes. De même le taux de protéines des grains est un trait important de la qualité pour la transformation en pâtes (Troccoli et al., 2000).

Aucune étude sur la sélection massale pour le taux de protéines chez le blé n’existe à ma connaissance. La littérature sur la sélection massale sur la taille des grains n’est pas très étendue. Ci-dessous un tableau récapitulant les résultats d’études menées sur le sujet. On y voit l’effet de la sélection sur le PMG et sur d’autres caractéristiques du blé :

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Population | Type de sélection | Nombre de cycles | PMG | Rdt | Prot | Précocité | Talles/m² | Grains/epi | Taille | Référence |
| 3 pop biparentales | Tamisage grain | 2 | +2.4% | +30%/cycle |  |  |  |  |  | (Derera and Bhatt, 1972) |
| 90 pop biparentales | Visuelle sur épi | 3 | + |  | - | - |  | + | + | (Rivière et al., 2015) |
| 3 pop biparentales | Visuelle sur épi | 2 | + | + |  |  |  |  |  | (Nass, 1987) |
| 3 pop biparentales | Tamisage grain | 2 | + | + |  |  |  |  |  | (Nass, 1987) |
|  | Tamisage grain | 2 | + | + |  |  |  |  |  | (Lang et al., 1989) |
| 6 pop composites | Tamisage grain | 3 | 0 |  |  |  |  |  |  | (Blum et al., 1991) |
| 1 pop à 10 parents | Récurrente sur poids du grain | 8 | +4.5%/cycle | 0 |  | +0.5 jour/cycle | +8.4 /cycle | -0.5/cycle | 0 | (Wiersma et al., 2001) |
| 1 pop à 10 parents |  | 4 | +7% / cycle | 0 | +1% / cycle | +2% /cycle |  | 0 | 0 | (Busch and Kofoid, 1982) |
| 1 pop à 10 parents issue de 5 pop biparentales sélectionnées puis intercroisées | Tamisage grain | 3 | + | + |  |  |  | 0 | + | (Sharma et al., 1995) |

Tableau : Résultats d'études sur la sélection massale pour le PMG dans des populations de blé

Rdt = rendement, Prot = taux de protéines. Un "+" indique une augmentation de la valeur du trait après sélection sur le PMG, et un "-" indique une diminution. Pour la précocité "+" = plus précoce et "-" = plus tardif. Lorsque les changements étaient quantifiés en pourcentage, les chiffres apparaissent après le "+" ou le "-". Une case grisée indique l’absence d’information.

On constate que dans la majorité des études, la sélection sur grain a eu un effet positif sur le PMG et le rendement en quelques cycles de sélection. Il semble que la taille des plants soit peu affectée, et les effets ne sont pas clairs sur la précocité, le nombre de grains par épi ou le taux de protéines. De plus, les études menées par Wiersma et al. (2001) et Busch and Kofoid (1982) semblent montrer que la sélection est plus efficace pendant les premiers cycles de sélection. Wiersma et al. (2001) précisent également que la variance génétique pour le PMG a été fortement réduite par la sélection. Ils ont aussi remarqué que les réponses des traits étaient globalement linéaires au cours des cycles de sélection alors que leurs héritabilités variaient énormément à chaque cycle, ce qui implique que l’héritabilité a eu un mauvais pouvoir prédictif dans leur population. L’étude menée par Nass (1987) a comparé la sélection sur grain et la sélection sur épi. Leur conclusion a été que la sélection sur grain est plus efficace dans de grandes populations, mais que la sélection sur épi peut être avantageuse dans des populations réduites. Il semble donc que sélectionner sur la taille individuelle du grain permet de faire varier le PMG, et a tendance à aussi faire varier le rendement. Cependant l’effet de cette sélection sur la morphologie des grains individuels, et sur les autres caractéristiques du blé est peu étudié en sélection massale.

## Le potentiel de la sélection phénomique

La sélection sur les caractéristiques du grain semble réaliste car il est possible de traiter des grains à haut débit et avec peu de moyens, par exemple avec des tamis pour la morphologie ou un trieur optique pour le taux de protéines. Cependant, la sélection sur grain ne permet pas de maîtriser la sélection sur le reste de la plante. Cela implique par exemple que des traits peu corrélés aux caractéristiques du grain pourraient évoluer par dérive. Il y a donc un intérêt à pouvoir prédire les caractéristiques d’une plante à partir de sa graine.

Cela est peut-être possible grâce à la sélection phénomique, un progrès récent en génétique quantitative. Cela consiste à utiliser des modèles de prédiction génomique en remplaçant la matrice de génotypage par une matrice de spectres infrarouges d’une partie de la plante. De premiers résultats encourageants montrent que la sélection phénomique a une efficacité souvent comparable à l’efficacité de la prédiction génomique, et parfois même meilleure pour le rendement chez le blé (Rincent et al., 2018). C’est une méthode non destructive, peu coûteuse et qui pourrait permettre de traiter les grains à haut débit. Des trieurs optiques sont déjà utilisés de façon routinière dans certaines entreprises semencières, qui possèdent donc déjà au moins une partie des outils nécessaires à l’implémentation de cette méthode. Pour ces raisons, la sélection phénomique semble être pertinente dans un cadre de sélection massale.

## Différentes échelles de sélection possible

Comme expliqué plus haut, la sélection sur grain semble être la méthode la plus appropriée pour faire de la sélection massale. Mais la sélection sur épi pourrait aussi être une méthode envisageable. Observer ou mesurer les grains à l’échelle de l’épi est plus long et plus complexe, et il n’existe pas à notre connaissance de moyens d’automatiser cela pour traiter les épis à haut débit. Cette méthode fait donc perdre la possibilité d’observer un très grand nombre de grains et limite l’intensité de sélection que l’on peut appliquer. En revanche, mesurer les grains à l’échelle d’un épi donne une estimation plus précise de la valeur des grains de l’épi grâce à la répétition de l’observation d’un même génotype (le blé se reproduit principalement en auto fécondation donc les grains d’un épi sont très probablement de même génotypes). Il y a donc peut-être certaines conditions pour lesquelles la sélection sur épi donne de meilleurs résultats que la sélection sur grain.

## Résumé des questions posées

A partir des connaissances résumées plus haut, on cherchera à répondre aux questions suivantes :

* Peut-on faire du progrès en sélectionnant sur la taille du grain ?
* Comment la sélection sur la taille du grain impacte la précocité, le rendement et la qualité ?
* Peut-on faire du progrès en sélectionnant sur le taux de protéines du grain ?
* Comment la sélection sur le taux de protéines du grain impacte la précocité, le rendement et la qualité ?
* Peut-on prédire la précocité, le rendement et la qualité des grains d’une plante grâce à la prédiction phénomique utilisant le spectre infrarouge du grain ? Si oui, peut-on sélectionner grâce à cette prédiction ?
* La sélection massale sur grain est-elle toujours meilleure que la sélection massale sur épi et dans quelles conditions ?

# Matériel et méthodes

## Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé durant ce stage est la population de blé dur EPO. Cette population a été constituée en 1997 en croisant des accessions de *T. turgidum* contemporaines avec des accessions sauvages et primitives de sorte à avoir une base génétique large. Un gène de stérilité mâle ségrège dans la population pour assurer des allofécondations. Chaque année la population est ressemée pour être maintenue. En 2009, 180 lignées ont été extraites de la population alors à sa 17ième génération et ont été fixées par la méthode single seed descent pendant 2 générations. La population ainsi que les lignées qui en sont extraites sont le matériel végétal de ce stage.

## Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est en deux partie, une au bâtiment ARCAD (10 rue Arthur Young, 34000, Montpellier, France), et l’autre à Mauguio. A ARCAD, 6 bacs de 1 mètre carré ont été semés avec les 180 lignées EPO. Dans chaque bac, 208 grains ont été semées (13 lignes et 16 colonnes) en répartissant au hasard les génotypes. Pour chaque grain semé, le génotype est connu et un spectre infra rouge (NIRS) du grain a été acquis par un spectromètre ASD, ainsi que des mesures de morphologie par Optomachine. On connait donc le génotype de chaque plante grâce à sa position dans le bac. Le semis a été fait le 6 janvier 2023. Certains grains n’ont pas germé ou se sont fait manger par des oiseaux. Un deuxième semis a donc eu lieu le 17 février pour combler les trous (toujours en sachant quel génotype a été planté à quel endroit et en ayant un spectre du grain).

Parmi les 6 bacs, 4 ont aussi reçu de la luzerne en plus du blé : 2 bacs avec la variété Catera, et 2 bacs avec la variété Aria.

Enfin, chaque bac a reçu 30 unités d’azote, ce qui place le blé dur dans une situation de stress azoté.

A Mauguio, le blé planté est directement issu de la population EPO et non des 180 lignées extraites. Le semis s’est fait en plein champ dans des micro parcelles de 1.5 m² et une. Avant le semis, les grains ont été tamisés avec des mailles de 34 et 35 mm. Ils ont été séparés entre les "gros" (>35 mm), les "moyens" (34< <35), et les "petits" (< 34 mm). Une partie des grains n’a pas été tamisée et constitue le groupe témoin. Il y a au total 12 micro parcelles dans lesquelles 3 répétitions de chaque traitement ont été placées au hasard.

## Phénotypage

Pour chaque plante dans les bacs et pour 30 plantes prises au hasard dans les micro parcelles, les mesures suivantes ont été réalisées :

* Longueur du brin maître entre la base de la tige et la pointe de l’épi
* Nombre d’épi par plante
* Nombre de grains par épi
* PMG
* Taux de protéines moyen dans les grains de l’épi (par NIRS des grains)

De plus, les mesures suivantes ont été réalisées dans les bacs seulement :

* Date d’épiaison
* Taux de protéines dans la feuille drapeau à la floraison

Les spectres des grains ont été acquis avec un spectromètre Perkin-Elmer et les spectres des feuilles par ASD.

De plus, les grains des épis récoltés dans les micro parcelles témoin ont été mesurés par Optomachine pour avoir des données sur les grains individuels.

## Analyses

### Effet de la sélection sur la taille et le taux de protéines du grain

Avec les données des bacs, l’effet de la sélection sur ces caractères a été simulée comme suit. Différents seuils de troncation sur la taille du grain ou sur le taux de protéine ont été fixés. Pour chaque seuil, les données pour lesquels le grain planté était sous le seuil de troncation ont été retirées. Il restait alors pour chaque seuil un jeu de données constitué uniquement des plantes qui auraient été sélectionnées si la sélection avait vraiment eu lieu. Ces données ont été considérées comme des approximation de ce qu’auraient été les populations sélectionnées. Nous avons fait l’hypothèses que les plantes se comportent de la même façon dans la population complète et dans une population sélectionnée.

Les progrès simulés ont été calculés en comparant la moyenne de la population complète mesurée dans les bacs, et les moyennes des populations sélectionnées *in silico*. Les moyennes, variances et variances génétiques pour les différents traits mesurés ont aussi été comparées entre la population non sélectionnée et les populations sélectionnées *in silico*. Enfin, l’héritabilité de chaque trait a été calculée en estimant les variances génétiques et environnementales avec le modèle mixte suivant, implémenté sous R avec la fonction lmer du package lme4 (Bates et al., 2015). Les BLUPs pour chaque génotype ont aussi été extraits de ce modèle :

Avec :

le phénotype de la plante k de génotype j dans le bac i à la date de semis k

l’effet fixe du bac i, effet qualitatif à 6 niveaux

l’effet aléatoire du génotype j tel que où σg est la variance génétique

l’effet fixe de la date de semis k, effet qualitatif à deux niveaux

la résiduelle tel que où σe est la variance environnementale

Avec les données du champ, les caractéristiques des différentes populations sélectionnées ont été mesurées directement et ont été comparées avec la population non sélectionnée. Le progrès a donc directement été estimé par le modèle suivant :

Avec :

le phénotype de la plante k dans le groupe sélectionné i dans la micro parcelle j

l’effet de la sélection, effet qualitatif prenant 4 valeurs : "gros", "moyen", "petit", "témoin"

l’effet de la micro parcelle j

la résiduelle tel que

Dans ce modèle, on estime le progrès grâce aux valeurs des en choisissant la modalité "témoin" comme référence. Les moyennes et variances de tous les autres traits mesurés ont aussi été comparées. L’héritabilité réalisée a été calculée pour ce dispositif en divisant le progrès mesuré par le différentiel de sélection. Le différentiel de sélection a été calculé grâce aux formules suivantes qui permettent de calculer la moyenne d’une distribution normale tronquée (“Truncated normal distribution,” 2023) :

Avec :

µ : moyenne de la distribution tronquée

 : moyenne de la distribution normale de la population non sélectionnée

 : écart-type de la distribution normale de la population non sélectionnée

a : seuil de troncation inférieur et

b : seuil de troncation supérieur et

ϕ(0,1 ; x) : distribution de la loi normale centrée réduite en x

φ(0,1 ; x) : fonction de répartition de la loi normale centrée réduite en x

Pour chaque modalité de sélection le différentiel vaut . Pour calculer ces différentiels de sélection, l’hypothèse que les traits morphologiques du grain suivent des lois normales a été faite.

### Efficacité de la sélection phénomique

Grâce aux spectres acquis sur les grains semés, des modèles prédictifs ont été testés pour prédire toutes les variables mesurées. Deux modèles ont été testés et implémentés sous R avec la fonction mixed.solve du package rrBLUP (Endelman, 2011) :

Premier modèle :

Avec :

la matrice des BLUPs estimés à partir des données phénotypiques

la valeur phénotypique moyenne

la matrice des spectres infrarouge moyen de chaque génotype où une ligne contient l’absorbance à toutes les longueurs d’ondes pour un génotype et chaque colonne contient les valeurs d’absorbance à une longueur d’onde pour tous les génotypes

la matrice des effets de chaque longueur d’onde

la résiduelle telle que où est la matrice identité de dimension NxN et est la variance résiduelle

Deuxième modèle :

Avec :

la matrice des BLUPs estimés à partir des données phénotypiques

la moyenne des valeurs phénotypiques

la résiduelle telle que où est la matrice identité de dimension NxN et est la variance résiduelle

la matrice des effets aléatoires des breeding values estimées telle que où est la variance génétique et est la matrice de similarité spectrale entre les individus calculés à partir de la matrice des spectres infrarouge comme suit :

Avec :

la matrice des spectres infrarouge centrée réduite

la transposée de la matrice

le nombre d’individu

La performance des modèles a été mesurée en utilisant le carré du coefficient de corrélation de Pearson entre les valeurs prédites et les valeurs mesurées.

Pour les modèles performants (ayant un R² au moins supérieur à la moitié de l’héritabilité du caractère), une simulation de sélection a été faite. Les caractéristiques de chaque plante ont été prédites en faisant 10 validations croisées sur le jeu de données. Puis les simulations de sélections ont été réalisées comme expliqué précédemment en appliquant les seuils de troncation sur les prédictions au lieu des données phénotypiques.

### Comparaison de la sélection sur grain et de la sélection sur épi

Une approche mathématique a été utilisée pour répondre à cette question. Le modèle utilisé simule la situation suivante :

On considère une parcelle où la sélection sur grain est appliquée et une parcelle où la sélection sur épi est appliquée pour un même trait mesurable sur le grain. Le nombre de grains observés en sélection sur grain, et le nombre d’épi observés en sélection sur épi sont deux paramètres du modèle. On fixe un nombre de grains à sélectionner pour planter la génération suivante, le même pour la sélection sur épi et la sélection sur grain. Le modèle prend aussi en compte le nombre de grains par épi, la variance génétique du trait ainsi que la variance environnementale liée à l’hétérogénéité de la parcelle, la variance inter épi au sein d’une même plante, et la variance intra épi. Pour comparer l’effet des différentes sélections, on calcule le rapport entre le progrès effectué avec la sélection sur épi et le progrès effectué avec la sélection sur grain avec la formule suivante (détail des calculs en annexe) :

Avec :

Repi : le progrès effectué avec la sélection sur épi

Rgrain : le progrès effectué avec la sélection sur grain

NGE : Nombre de grains par épi

NEO : Nombre d’épis observés

NGO : Nombre de grains observés

nsel : Nombre de grains sélectionnés

Vg : variance génétique du trait

Vgxe : variance environnementale liée à l’hétérogénéité de la parcelle

Vinter : variance inter épi au sein d’une plante liée aux différences physiologiques entre les thalles

Vintra : variance intra épi

φ-1(0,1 ; x) : complémentaire de la fonction de répartition de la loi normale centrée réduite en x. C’est en fait la fonction de quantile qui associe un seuil de troncation à la proportion d’individus sélectionnés. Cette fonction est disponible sous R et il n’existe pas de forme analytique simple.

Ci-dessous un schéma récapitulant la simulation :

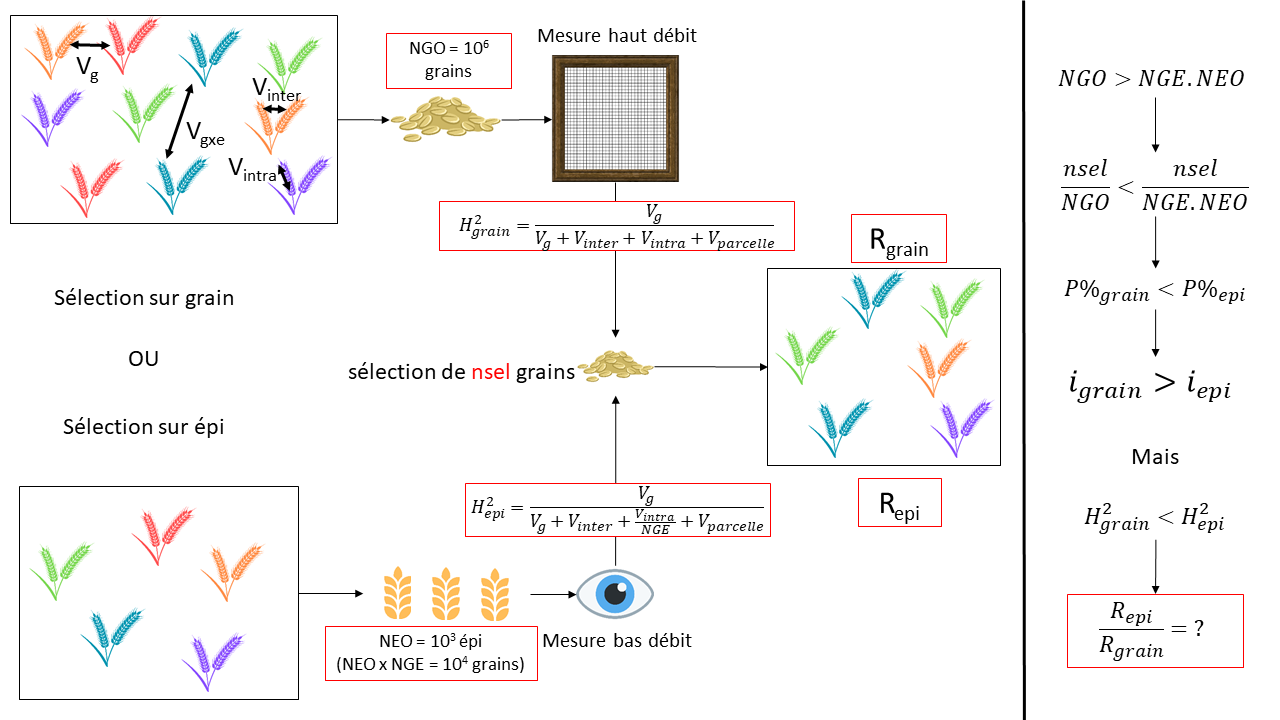


Figure  : Schéma représentant la situation décrite par l’équation 5 : Sélection sur grain ou sur épi à nombre égal de grains sélectionnés. NGO = nombre de grains observés, NEO = nombre d’épis observés, nsel = nombre de grains sélectionnés, NGE = nombre de grains par épi, Rgrain (respectivement Repi) = progrès effectué avec la sélection sur grain (respectivement sur épi), P%grain (respectivement P%epi) = intensité de sélection en pourcentage de grains sélectionnés avec la sélection sur grain (respectivement sur épi), igrain (respectivement iepi) = intensité de sélection en unité d’écart-type pour la sélection sur grain (respectivement sur épi), (respectivement) = héritabilité au sens large pour la sélection sur grain (respectivement sur épi).

# Références

Andrée, P., Clark, J.K., Levkoe, C.Z., Lowitt, K. (Eds.), 2019. Civil Society and Social Movements in Food System Governance. Taylor & Francis.

Asseng, S., Ewert, F., Martre, P., Rötter, R.P., Lobell, D.B., Cammarano, D., Kimball, B.A., Ottman, M.J., Wall, G.W., White, J.W., Reynolds, M.P., Alderman, P.D., Prasad, P.V.V., Aggarwal, P.K., Anothai, J., Basso, B., Biernath, C., Challinor, A.J., De Sanctis, G., Doltra, J., Fereres, E., Garcia-Vila, M., Gayler, S., Hoogenboom, G., Hunt, L.A., Izaurralde, R.C., Jabloun, M., Jones, C.D., Kersebaum, K.C., Koehler, A.-K., Müller, C., Naresh Kumar, S., Nendel, C., O’Leary, G., Olesen, J.E., Palosuo, T., Priesack, E., Eyshi Rezaei, E., Ruane, A.C., Semenov, M.A., Shcherbak, I., Stöckle, C., Stratonovitch, P., Streck, T., Supit, I., Tao, F., Thorburn, P.J., Waha, K., Wang, E., Wallach, D., Wolf, J., Zhao, Z., Zhu, Y., 2015. Rising temperatures reduce global wheat production. Nat. Clim. Change 5, 143–147. https://doi.org/10.1038/nclimate2470

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. J. Stat. Softw. 67, 1–48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01

Beral, A., 2020. Déterminisme génétique et écophysiologique de la variabilité des masses de grains individuels chez le blé tendre (Triticum aestivum). (phdthesis). Université Clermont Auvergne [2017-2020].

Biesiekierski, J.R., 2017. What is gluten? J. Gastroenterol. Hepatol. 32, 78–81. https://doi.org/10.1111/jgh.13703

Blanco, 1996. Quantitative trait loci influencing grain protein content in tetraploid wheats - Blanco [WWW Document]. URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1439-0523.1996.tb00925.x (accessed 6.7.23).

Blanco, A., Simeone, R., Gadaleta, A., 2006. Detection of QTLs for grain protein content in durum wheat. TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet. 112, 1195–1204. https://doi.org/10.1007/s00122-006-0221-6

Blum, A., Shpiler, L., Golan, G., Mayer, J., Sinmena, B., 1991. Mass selection of wheat for grain filling without transient photosynthesis. Euphytica 54, 111–116. https://doi.org/10.1007/BF00145637

Busch, R.H., Kofoid, K., 1982. Recurrent Selection for Kernel Weight in Spring Wheat. Crop Sci. 22. https://doi.org/10.2135/cropsci1982.0011183X002200030032x

Charmet, G., 2011. Wheat domestication: Lessons for the future. C. R. Biol., On the trail of domestications, migrations and invasions in agriculture 334, 212–220. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.12.013

Dawson, J.C., Goldringer, I., 2012. Breeding for Genetically Diverse Populations: Variety Mixtures and Evolutionary Populations, in: Organic Crop Breeding. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 77–98. https://doi.org/10.1002/9781119945932.ch5

Derera, N.F., Bhatt, G.M., 1972. Effectiveness of mechanical mass selection in wheat (Triticum aestivum L.). Aust. J. Agric. Res. 23, 761–768. https://doi.org/10.1071/ar9720761

Endelman, J.B., 2011. Ridge Regression and Other Kernels for Genomic Selection with R Package rrBLUP. Plant Genome 4. https://doi.org/10.3835/plantgenome2011.08.0024

Finch-Savage, W.E., Bassel, G.W., 2016. Seed vigour and crop establishment: extending performance beyond adaptation. J. Exp. Bot. 67, 567–591. https://doi.org/10.1093/jxb/erv490

GIE Blé dur, 2017. Description et spécificités - GIE Blé dur Description, spécificités du blé dur. GIE Blé Dur. URL https://www.gie-bledur.fr/la-filiere-ble-dur/description-du-ble-dur/ (accessed 6.7.23).

Goel, S., Singh, K., Singh, B., Grewal, S., Dwivedi, N., Alqarawi, A.A., Abd\_Allah, E.F., Ahmad, P., Singh, N.K., 2019. Analysis of genetic control and QTL mapping of essential wheat grain quality traits in a recombinant inbred population. PLOS ONE 14, e0200669. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200669

Gonzalez-Hernandez, J.L., Elias, E.M., Kianian, S.F., 2004. Mapping genes for grain protein concentration and grain yield on chromosome 5B of Triticum turgidum (L.) var. dicoccoides. Euphytica 139, 217–225. https://doi.org/10.1007/s10681-004-3157-4

Houser, M., Stuart, D., 2020. An accelerating treadmill and an overlooked contradiction in industrial agriculture: Climate change and nitrogen fertilizer. J. Agrar. Change 20, 215–237. https://doi.org/10.1111/joac.12341

Ishaque, W., Osman, R., Hafiza, B.S., Malghani, S., Zhao, B., Xu, M., Ata-Ul-Karim, S.T., 2023. Quantifying the impacts of climate change on wheat phenology, yield, and evapotranspiration under irrigated and rainfed conditions. Agric. Water Manag. 275, 108017. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2022.108017

Juroszek, P., von Tiedemann, A., 2013. Climate change and potential future risks through wheat diseases: a review. Eur. J. Plant Pathol. 136, 21–33. https://doi.org/10.1007/s10658-012-0144-9

Krishnappa, G., Khan, H., Krishna, H., Devate, N.B., Kumar, Satish, Mishra, C.N., Parkash, O., Kumar, Sachin, Kumar, M., Mamrutha, H.M., Singh, G.P., Singh, G., 2023. Genome-Wide Association Study for Grain Protein, Thousand Kernel Weight, and Normalized Difference Vegetation Index in Bread Wheat (Triticum aestivum L.). Genes 14, 637. https://doi.org/10.3390/genes14030637

Lang, L., Balla, L., Bedo, Z., 1989. Machine mass selection of winter wheat hybrid populations. Novenytermeles Hung.

Nass, H.G., 1987. Selection for grain yield of spring wheat utilizing seed size and other selection criteria. Can. J. Plant Sci. 67, 605–610. https://doi.org/10.4141/cjps87-086

Pingali, P.L., 2012. Green Revolution: Impacts, limits, and the path ahead. Proc. Natl. Acad. Sci. 109, 12302–12308. https://doi.org/10.1073/pnas.0912953109

Rincent, R., Charpentier, J.-P., Faivre-Rampant, P., Paux, E., Le Gouis, J., Bastien, C., Segura, V., 2018. Phenomic Selection Is a Low-Cost and High-Throughput Method Based on Indirect Predictions: Proof of Concept on Wheat and Poplar. G3 GenesGenomesGenetics 8, 3961–3972. https://doi.org/10.1534/g3.118.200760

Rivière, P., Goldringer, I., Berthellot, J.-F., Galic, N., Pin, S., Kochko, P.D., Dawson, J.C., 2015. Response to farmer mass selection in early generation progeny of bread wheat landrace crosses. Renew. Agric. Food Syst. 30, 190–201. https://doi.org/10.1017/S1742170513000343

Sadras, V.O., 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. Field Crops Res. 100, 125–138. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.07.004

Sharma, R.C., Tiwary, A.K., Ortiz-Ferrara, G., 2008. Reduction in kernel weight as a potential indirect selection criterion for wheat grain yield under terminal heat stress. Plant Breed. 127, 241–248. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01460.x

Sharma, S.K., Singh, K.P., Singh, I., 1995. SELECTION RESPONSES FOR GRAIN WEIGHT IN SOME MASS SELECTED AND INTERMATED POPULATIONS OF WHEAT (TRITICUM AESTIVUM L.). INDIAN J. Genet. PLANT Breed. 55, 365–373.

Slafer, G.A., García, G.A., Serrago, R.A., Miralles, D.J., 2022. Physiological drivers of responses of grains per m2 to environmental and genetic factors in wheat. Field Crops Res. 285, 108593. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108593

Troccoli, A., Borrelli, G.M., De Vita, P., Fares, C., Di Fonzo, N., 2000. Mini Review: Durum Wheat Quality: A Multidisciplinary Concept. J. Cereal Sci. 32, 99–113. https://doi.org/10.1006/jcrs.2000.0322

Truncated normal distribution [WWW Document], 2023. . Wikipedia. URL https://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Truncated\_normal\_distribution&oldid=1152823526#cite\_note-5 (accessed 6.9.23).

Wang, J., Vanga, S.K., Saxena, R., Orsat, V., Raghavan, V., 2018. Effect of Climate Change on the Yield of Cereal Crops: A Review. Climate 6, 41. https://doi.org/10.3390/cli6020041

Wang, K., Fu, B.X., 2020. Inter-Relationships between Test Weight, Thousand Kernel Weight, Kernel Size Distribution and Their Effects on Durum Wheat Milling, Semolina Composition and Pasta Processing Quality. Foods 9, 1308. https://doi.org/10.3390/foods9091308

Wiersma, J.J., Busch, R.H., Fulcher, G.G., Hareland, G.A., 2001. Recurrent Selection for Kernel Weight in Spring Wheat. Crop Sci. 41, 999–1005. https://doi.org/10.2135/cropsci2001.414999x

Wilcox, J., Makowski, D., 2014. A meta-analysis of the predicted effects of climate change on wheat yields using simulation studies. Field Crops Res. 156, 180–190. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.11.008

Zahra, N., Hafeez, M.B., Wahid, A., Al Masruri, M.H., Ullah, A., Siddique, K.H.M., Farooq, M., 2023. Impact of climate change on wheat grain composition and quality. J. Sci. Food Agric. 103, 2745–2751. https://doi.org/10.1002/jsfa.12289