

Comparaison de deux méthodes de sélection classique avec l'haplodiploïdisation pour la résistance à la mouche de Hesse chez le blé tendre (*Triticum aestivum*)

Comparison of two conventional breeding methods with doubled haploid method for resistance to Hessian fly in bread wheat (*Triticum aestivum*)

A. Baidani, N. Nsarellah, A. Amri and S. Lhaloui

Volume 83, Number 3, 2002

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/706236ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/706236ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

Société de protection des plantes du Québec (SPPQ)

ISSN

0031-9511 (print)

1710-1603 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Baidani, A., Nsarellah, N., Amri, A. & Lhaloui, S. (2002). Comparaison de deux méthodes de sélection classique avec l'haplodiploïdisation pour la résistance à la mouche de Hesse chez le blé tendre (*Triticum aestivum*). *Phytoprotection*, 83(3), 131–138. <https://doi.org/10.7202/706236ar>

Article abstract

The relative usefulness of conventional and alternative breeding methods relies on the evolution of genetic variability in segregating populations undergoing selection. The objective of this study was to compare the frequencies of genetic resistance to Hessian fly (*Mayetiola destructor*) in populations generated by two conventional breeding methods in comparison with lines advanced through doubled haploid method. Distribution and proportions of Hessian fly resistance were evaluated in four populations of bread wheat lines advanced through 'Single Seed Descent' (SSD), 'Bulk', and doubled-haploid (DH) methods. These populations were all derived from crosses involving resistant parents and susceptible lines adapted to Moroccan conditions. The results of this study have shown a clear effect of the breeding method. The Bulk and SSD (F6) derived lines have shown a substantial residual heterozygosity while DH method has produced completely homozygous material. The observed proportions of resistance did not deviate from expected in the populations of lines derived through SSD and DH methods while evidence of natural selection for resistance was significant in the lines derived through the Bulk method.

Comparaison de deux méthodes de sélection classique avec l'haplodiploïdisation pour la résistance à la mouche de Hesse chez le blé tendre (*Triticum aestivum*)

Aziz Baidani¹, Nasserlehaq Nsarellah², Ahmed Amri³ et Saâdia Lhaloui⁴

Reçu 2002-09-13; accepté 2003-02-25

PHYTOPROTECTION 83 : 131-138

L'efficacité des méthodes classiques et alternatives d'amélioration génétique repose sur l'évolution de la variabilité génétique des populations ségréguatives sous sélection. L'objectif de cette étude est de comparer l'évolution de la fréquence des gènes de résistance à la mouche de Hesse (*Mayetiola destructor*) sous deux méthodes classiques de sélection en comparaison avec la méthode de l'haplodiploïdisation. Les distributions et les proportions observées du caractère "résistance à la mouche de Hesse" ont été évaluées pour des lignées produites par la méthode de filiation unipare (FUP), la méthode « bulk » et l'haplodiploïdisation (DH) de quatre populations hybrides de blé tendre (*Triticum aestivum*). Ces populations sont issues des croisements entre des parents résistants à la mouche de Hesse marocaine et des parents sensibles mais adaptés aux conditions marocaines. Les résultats ont montré un effet marqué de la méthode d'amélioration génétique. En effet, malgré leur avancement à la génération F6, les lignées produites par les méthodes FUP et « bulk » présentent toujours un taux non négligeable d'hétérozygotie pour ce caractère alors que la méthode DH a abouti à une homozygotie parfaite. Les proportions de résistance observées chez les lignées FUP et haploïdes doublées sont approximativement les mêmes que celles théoriquement attendues. Cependant, la méthode « bulk » a permis une sélection naturelle au champ qui a favorisé le caractère résistant de manière significative.

[Comparison of two conventional breeding methods with doubled haploid method for resistance to Hessian fly in bread wheat (*Triticum aestivum*)]

The relative usefulness of conventional and alternative breeding methods relies on the evolution of genetic variability in segregating populations undergoing selection. The objective of this study was to compare the frequencies of genetic resistance to Hessian fly (*Mayetiola destructor*) in populations generated by two conventional breeding methods in comparison with lines advanced through doubled haploid method. Distribution

1. Département de Biologie, Université Hassan 1^{er}, Faculté des Sciences et Techniques, B.P. 577, Settat, Maroc; courriel : abaidani@hotmail.com

2. Laboratoire d'amélioration génétique des céréales, INRA CRRA, B.P. 589, Settat, Maroc

3. Programme national des céréales, INRA, Centre Guich, Rabat, Maroc

4. Laboratoire d'entomologie, INRA CRRA, B.P. 589, Settat, Maroc

and proportions of Hessian fly resistance were evaluated in four populations of bread wheat lines advanced through 'Single Seed Descent' (SSD), 'Bulk', and doubled-haploid (DH) methods. These populations were all derived from crosses involving resistant parents and susceptible lines adapted to Moroccan conditions. The results of this study have shown a clear effect of the breeding method. The Bulk and SSD (F6) derived lines have shown a substantial residual heterozygosity while DH method has produced completely homozygous material. The observed proportions of resistance did not deviate from expected in the populations of lines derived through SSD and DH methods while evidence of natural selection for resistance was significant in the lines derived through the Bulk method.

INTRODUCTION

La mouche de Hesse (*Mayetiola destructor* (Say)) [Diptera : Cecidomyiidae] cause de sérieux dégâts dans les pays méditerranéens, principalement en Afrique du Nord. Le Maroc est l'un des pays les plus affectés par ce ravageur. De nombreuses épidémies ont été rapportées depuis 1930 (Anonyme 1934). L'insecte a été signalé dans toutes les zones céréalières marocaines. Les pertes en rendement du blé tendre, estimées par comparaison avec des variétés traitées ou non par le Furadan (5G) (Lhaloui *et al.* 1992), ou par comparaison avec des lignées isogéniques (Amri *et al.* 1992) sont respectivement de 42 et 36 %. L'utilisation des insecticides a permis de minimiser les dégâts. Cependant, le coût élevé de ces produits les rend inaccessibles aux agriculteurs. La méthode de lutte la plus adéquate est la résistance variétale. Au niveau mondial, 29 gènes de résistance à cette mouche ont été identifiés chez certaines espèces de céréales : *Triticum aestivum* L., *Aegilops squarrosa* L. et *Secale cereale* L. Tous les gènes identifiés sont dominants à l'exception du gène *h4* (Hatchett *et al.* 1994).

Au Maroc, les travaux sur la résistance génétique à la mouche de Hesse ont été entamés en 1984 à l'Institut National de Recherche Agronomique (INRA). Ces travaux ont commencé par l'identification de gènes de résistance aux biotypes marocains. Les gènes *H5*, *H7H8*, *H11*, *H13*, *H21* et *H25* sont connus au Maroc (El Bouhssini *et al.* 1988, 1992 et 1997; Lhaloui *et al.* 1998). Mais l'obtention de gènes additionnels de

résistance à cette mouche de Hesse est encore nécessaire.

Pour l'incorporation de ce caractère dans des variétés productives et adaptées, plusieurs programmes d'amélioration génétique basés sur des méthodes classiques d'avancement (généalogique, méthode « bulk » et FUP) ont été entamés. Cependant, la fixation génétique de ce caractère reste un problème parce que les gènes de résistance sont dominants.

Les techniques d'haplodiploïdisation, récemment utilisées par plusieurs programmes, permettent de diminuer la durée d'obtention des lignées pures en fixant ces lignées en une seule génération. Cependant, plusieurs facteurs environnementaux et génétiques limitent l'utilité de cette technique dans les programmes d'amélioration génétique des céréales.

Ces travaux avaient pour objectif d'étudier l'évolution des fréquences du caractère monogénique de résistance dominante sous deux méthodes classiques de développement en comparaison avec l'haplodiploïdisation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Les populations utilisées dans cette étude ont été constituées à partir de croisements entre des parents résistants au biotype marocain et des parents sensibles mais adaptés aux conditions marocaines. Ce matériel génétique est constitué de lignées produites par haplodiploïdisation, par FUP et par la méthode « bulk » issues des croise-

ments : 1) Tillila/1764 ; 2) PI321644/Tillila ; 3) Saïs/L254 ; et 4) Mehdiâ/L222.

Les parents 1764, PI321644, L254 et L222 ont été choisis pour leur résistance à la mouche de Hesse. Les parents Saïs, Tillila et Mehdiâ ont été utilisés comme parents et comme témoins sur la base de leur adaptation agronomique aux conditions marocaines. La variété Tillila a été choisie principalement pour son aptitude génétique à l'androgénèse.

Méthode de production des plantes haploïdes doublées (DH)

La production des plantes haploïdes doublées a été effectuée à partir des populations de génération F2 issues des quatre croisements étudiés. Deux méthodes ont été utilisées, il s'agit de l'androgénèse et des croisements intergénériques par deux variétés de maïs (*Zea mays* L.) (G5 et G15). Cette opération a été effectuée pendant les deux premières années afin d'obtenir un grand nombre d'haploïdes doublées pour chaque croisement. La troisième année a été consacrée à la multiplication en serre des lignées obtenues.

Méthode d'avancement « bulk »

La méthode d'avancement « bulk » a été conduite à la station expérimentale de Sidi El Aydi (INRA, Maroc) à raison d'une génération par an. À partir des générations F2 des croisements 1 et 4, un échantillon aléatoire de semences issues de chaque population a été semé dans des parcelles de 10 m² et conduit jusqu'à la récolte. Ceci a été appliqué pour les trois générations d'autofécondation (F3, F4 et F5). Des irrigations ont été effectuées au besoin. À partir de la génération F5, des choix ont été effectués au hasard sur des plantes individuelles au stade maturation des plantes. Les graines des plantes choisies ont été récoltées séparément et multipliées pendant une saison pour permettre leur évaluation.

Méthode d'avancement par filiation unipare (FUP)

L'avancement par la méthode FUP a été mené en serre (Centre Régional de la Recherche Agronomique à Settat de l'INRA) à raison d'une génération par

an. Une graine de chaque plante (environ une centaine de plantes par population) de la génération F2 a été semée individuellement dans un pot et l'ensemble a été conduit jusqu'au stade de récolte. Cette opération a été répétée (propagation par une seule semence par plante) pour les trois générations d'autofécondation (F3, F4 et F5). Comme pour l'avancement par la méthode « bulk », les graines des plantes F5 ont été mises en multiplication pour pouvoir évaluer les lignées produites par cette méthode.

Test de résistance à la mouche de Hesse en serre

Pour l'évaluation de la résistance à la mouche de Hesse des différentes lignées issues des différentes méthodes, un échantillon d'environ 50 plantes a été soumis au test d'infestation par l'insecte sous conditions contrôlées dans la serre du laboratoire d'entomologie de l'INRA de Settat. Le semis des lignées avancées a été fait dans des bacs en plastique. Chaque lignée a été semée dans une rangée et le nombre de graines représentant chaque lignée variait suivant la disponibilité des semences (avec un maximum de 50 graines). Les quatre rangées du centre du bac de semis ont été utilisées pour les témoins Nesma et Saâda, qui sont les témoins sensibles et résistants, respectivement. Les bacs placés en serre ont été maintenus sous une température de 22°C environ.

Au stade trois feuilles, les bacs ont été recouverts par une tente en tissu afin d'éviter l'évasion des mouches, et l'infestation a été faite durant 5 j par des mouches femelles fécondées. Après 20 j, les plantes sensibles devenaient rabougries et prenaient une couleur vert foncé, alors que les plantes résistantes gardaient leur croissance normale. Des observations à la loupe binoculaire ont été faites pour s'assurer de la résistance caractérisée par la présence des larves mortes au niveau des nœuds.

Analyses statistiques

L'étude d'un caractère monogénique dominant est basée sur la proportion des plantes résistantes au sein de chaque lignée. La distribution de

fréquence de la résistance des différentes lignées doit être comparée aux proportions théoriques. Le test χ^2 avec un risque d'erreur de 5 % a été utilisé pour comparer les proportions calculées avec les proportions attendues.

RÉSULTATS

Le tableau 1 présente le nombre final des lignées produites par chacune des méthodes d'amélioration génétique (FUP, méthode « bulk » et DH) à partir des différents croisements et soumises à l'infestation par la mouche de Hesse.

Distribution de fréquence de plantes résistantes par lignée

Les distributions de fréquence de la résistance à la mouche de Hesse chez les lignées produites par les méthodes FUP, « bulk » et DH, et par population, sont présentées dans les figures 1 à 9.

Les distributions sont discontinues ou bimodales du fait que les valeurs intermédiaires des pourcentages de résis-

tance sont absentes. De même, pour tous les croisements étudiés, ces distributions sont assez similaires pour toutes les populations améliorées par la même méthode. Par contre, l'effet de la méthode d'amélioration génétique est bien visible du fait que les trois méthodes utilisées (FUP, méthode « bulk » et DH) présentent chacune des distribu-

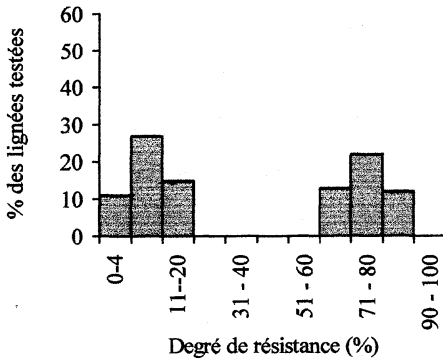


Figure 1. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 1 et développées par la méthode FUP.

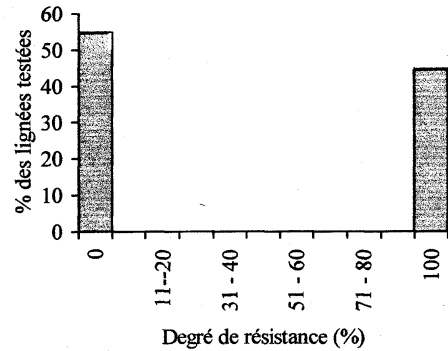


Figure 2. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 1 et développées par la méthode DH.

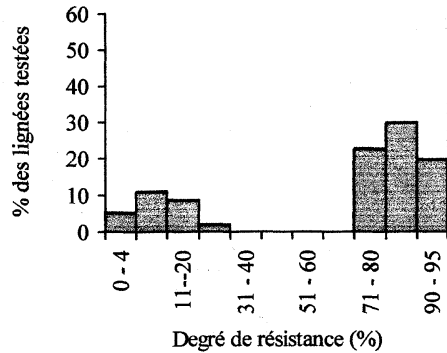


Figure 3. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 2 et développées par la méthode « bulk ».

Tableau 1. Nombre de lignées produites par méthode d'avancement et par croisement

Méthodes	Populations			
	Croisement 1	Croisement 2	Croisement 3	Croisement 4
FUP	113	-	-	105
Méthode « bulk »	-	94	86	60
DH	34	38	33	29
Total	147	132	119	194

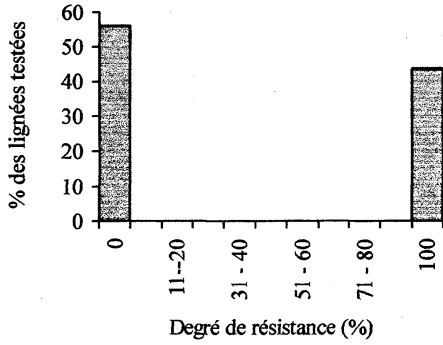


Figure 4. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 2 et développées par la méthode DH.

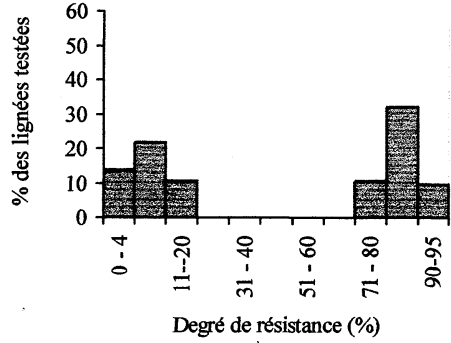


Figure 7. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 4 et développées par la méthode FUP.

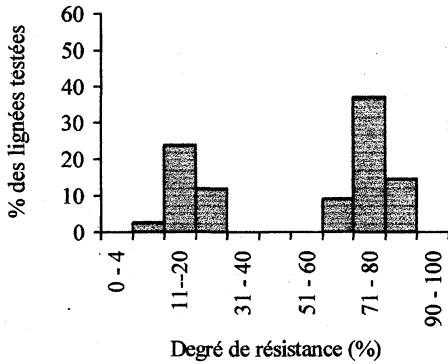


Figure 5. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 3 et développées par la méthode « bulk ».

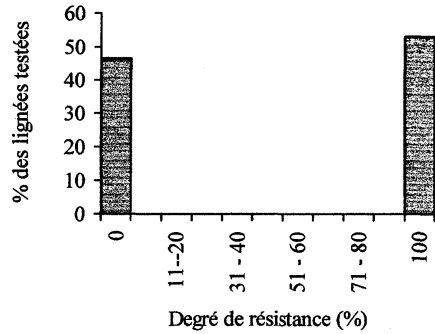


Figure 8. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 4 et développées par la méthode DH.

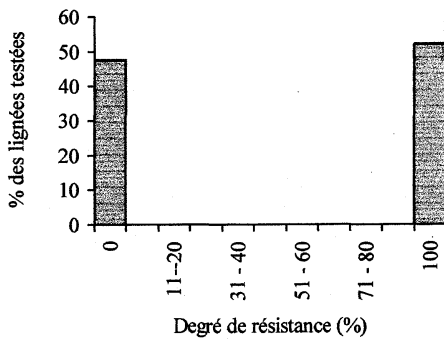


Figure 6. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 3 et développées par la méthode DH.

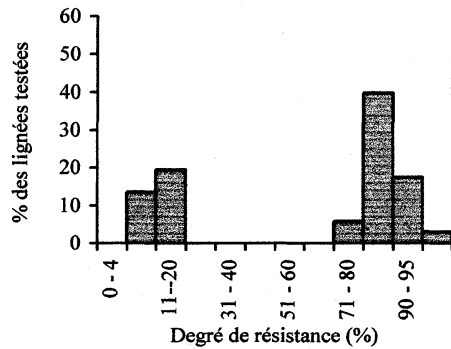


Figure 9. Distribution de fréquence de la résistance chez les lignées issues du croisement 4 et développées par la méthode « bulk ».

tions bien spécifiques. En effet, les lignées développées par la méthode DH sont ou bien 100 % résistantes ou 100 % sensibles (figs. 2, 4, 6 et 8), ce qui indique une homozygotie absolue pour ce caractère au niveau des lignées fixées par cette méthode. Inversement, les lignées développées par FUP ou par la méthode « bulk » ne présentent pas cette homozygotie complète puisque leurs proportions de plantes résistantes varient de 60 à 95 % pour les lignées FUP et de 60 à 98 % pour les lignées de la méthode « bulk ». Aucune résistance ou sensibilité de 100 % n'a été observée dans ces deux types de populations (figs. 1 et 7 pour la méthode FUP et figs. 3, 5 et 9 pour la méthode « bulk »). Cette différence est attendue vu le stade d'avancement de ce matériel à la génération (F6).

Étude des proportions observées

Les populations développées par FUP ou par la méthode « bulk » doivent être considérées comme des populations F6. Théoriquement les résultats attendus pour ces deux types de populations sont comme suit : 48,44 % des lignées doivent être homozygotes pour la résistance, 48,44 % homozygotes pour la sensibilité alors que 3,12 % doivent être encore ségrégatives pour la résistance et la sensibilité. Étant donné que les hétérozygotes sont aussi résistants que les homozygotes résistants, une proportion de 51,56 % des plantes devraient être résistantes et 48,44 % des plantes devraient être sensibles. En ce qui concerne la méthode HD, 50 % des lignées devraient être résistantes et 50 % sensibles.

Les proportions des lignées résistantes calculées pour ces différentes populations FUP, méthode « bulk » et DH à partir des 4 croisements sont présentées au tableau 2. Pour les méthodes FUP et DH, les proportions de résistance calculées sont proches de celles attendues pour tous les croisements étudiés selon les tests χ^2 . Par contre, pour les populations développées par la méthode « bulk », on note des différences entre les proportions observées et les proportions attendues pour tous les croisements testés. En effet, toutes les populations développées par la métho-

de « bulk » présentent un pourcentage de résistance significativement plus élevé que prévu selon le test χ^2 . Les méthodes d'amélioration génétique ont donc un effet sur les proportions finales de résistance et de sensibilité.

DISCUSSION

Dans cette étude, la discontinuité des distributions observées chez toutes les lignées étudiées pour le caractère 'résistance à la mouche de Hesse' n'est pas inattendue. Comme ce caractère est contrôlé par un seul gène dominant (El Bouhssini *et al.* 1996), l'augmentation de l'homozygotie par amélioration des générations devrait amener la distribution de 3 : 1 (R : S) en F2 à 33 : 31 en F6 tel que confirmé par les études où un seul gène contrôle la résistance aux maladies (Paward *et al.* 1989; Picard 1984).

Pour les méthodes FUP et « bulk », l'hétérogénéité résiduelle demeure un problème pour les caractères quantitatifs aussi bien que qualitatifs (Baidani 2001). Par contre, pour les lignées fixées par DH, l'homozygotie est fixée à 100 % pour tous les gènes dès le dédoublement chromosomique, ce qui présente plusieurs avantages dans le but d'une évaluation globale de toute la lignée (Baidani 2001; Courtois 1994).

Les proportions de résistants/sensibles observées pour les lignées FUP et DH sont conformes à celles prévues théoriquement (tableau 2), puisque aucune sélection n'a été faite lors de l'amélioration de ces lignées. Pour ces deux méthodes et malgré le faible effectif des lignées DH, on a obtenu les ségrégations et les évolutions d'effectifs attendues pour ce caractère. Plusieurs chercheurs arrivent à une conclusion semblable, tant avec la sélection par FUP (Snape et Simpson 1981) qu'avec la méthode DH (Powell *et al.* 1986; Senghor 1990). Cependant, des résultats contradictoires ont été observés, notant que les lignées DH ne transgressent pas théoriquement certains caractères qualitatifs. Ceci est expliqué soit par l'existence d'une liaison entre ces caractères et les gènes responsables du phénomène de l'haplodiploïdi-

Tableau. 2. Proportions observées et attendues des lignées résistantes dans les différentes populations issues par les méthodes d'avancement FUP, méthode « bulk » et DH

Méthodes	Proportions	Populations			
		Croisement 1	Croisement 2	Croisement 3	Croisement 4
FUP	Observée	47,0	—	—	53,2
	Théorique	51,56	—	—	51,56
Méthode « bulk »	Observée	—	72,8*	61,3*	63,5*
	Théorique	—	51,56	51,56	51,56
DH	Observée	45,0	43,7	52,3	53,3
	Théorique	50	50	50	50

* Différence significative calculée par le test χ^2 .

sation, ou par la présence d'une sélection gamétique (Arcia *et al.* 1978; Picard 1984).

Par contre, pour tous les croisements étudiés, les proportions de résistance observées chez les lignées développées par la méthode « bulk » présentent une déviation significative vers la résistance par rapport aux proportions attendues (33 :31). Ceci peut être expliqué par le fait que l'avancement par la méthode « bulk » a été fait dans le site de Sidi El Aydi en présence de la mouche de Hesse. Il y aurait eu une sélection naturelle pendant les cycles d'amélioration génétique en faveur des plantes résistantes. Plusieurs travaux ont été effectués pour étudier le phénomène de sélection naturelle dans les générations de la méthode « bulk ». La corrélation entre les gènes recherchés et les gènes sélectionnés est variable et dépend des croisements et des caractères eux-mêmes (Harlan et Martini 1938; Khalifa et Qualset 1974). Il est donc essentiel d'évaluer dans quelle mesure les caractères associés à la pression de sélection observée ont un impact positif ou négatif sur la valeur agronomique des lignées développées.

En conclusion, en plus du gain de temps escompté, la méthode DH est la plus efficace pour la fixation complète du caractère de résistance à la mouche de Hesse. Cette fixation reste un problème majeur par les deux autres méthodes (FUP et méthode « bulk »). Il serait donc pertinent d'envisager l'insertion de cette méthode dans des programmes marocains de blé tendre,

d'autant plus que plusieurs études fondamentales d'haplodiploïdisation ont été faites sur ce matériel génétique.

RÉFÉRENCES

- Amri, A., M. El Bouhssini, S. Lhaloui, T.S. Cox et J.H. Hatchett. 1992. Estimates of yield loss due to Hessian fly (Diptera : Cecidomyiidae) on bread wheat using near-isogenic lines. *Al Awamia* 77 : 109-118.
- Anonyme. 1934. La cécidomyie des céréales (*M. destructor* Say) (Diptera Cecidomyiidae). Service de la défense des végétaux. Memento (8). Rabat, Maroc. 7 pp.
- Arcia, M.A., E.A. Wernsman et L.C. Burkn. 1978. Performance of anther derived dihaploids and their conventionally inbred parents as lines in F1 hybrids and F2 generations. *Crop Sci.* 18 : 413-418.
- Baidani, A. 2001. Étude de l'efficacité de l'haplodiploïdisation en comparaison avec deux méthodes de sélection classique (SSD et Bulk) sur 4 populations marocaines de blé tendre (*Triticum aestivum*). Thèse de Docteur ès Sciences, Université Mohamed V, Rabat, Maroc.
- Courtois, B. 1994. Comparison of single seed descent and anther culture-derived lines of three single crosses of rice. *Theor. Appl. Genet.* 85 : 625-631.
- El Bouhssini, M., A. Amri et J.H. Hatchett. 1988. Wheat genes conditioning resistance to the Hessian fly (Diptera : Cecidomyiidae) in Morocco. *J. Econ. Entomol.* 8 : 709-712.
- El Bouhssini, M., A. Amri, J.H. Hatchett et S. Lhaloui. 1992. New sources of resistance in wheat to Hessian fly, *Mayetiola destructor* (Say) (Diptera : Cecidomyiidae) in Morocco. *Al Awamia* 77 : 89-108.
- El Bouhssini, M., S. Lhaloui, A. Amri, J.H. Jlibene, N. Nsarellah et M. Nachitt. 1996.

- Wheat genetic control of Hessian fly (Diptera : Cecidomyiidae) in Morocco. *Field Crops Res.* 45 : 111-114.
- El Bouhssini, M., J.H. Hatchett et N. Naber. 1997.** Nouveaux gènes de résistance efficaces contre la mouche de Hesse (Diptère : Cecidomyiidae) au Maroc. *Al Awamia* 96 : 55-63.
- Harlan, H.V. et M.L. Martini. 1938.** The effect of natural selection in a mixture of barley varieties. *J. Agric. Res.* 57 : 189-199.
- Hatchett, J.H., R.G. Sear et T.S. Cox. 1994.** Inheritance of resistance to Hessian fly in rye and wheat-rye translocation lines. *Crop Sci.* 33 : 730-734.
- Khalifa, M.A. et C.O. Qualset. 1974.** Intergenic competition between tall and dwarf wheats. I. In mechanical mixtures. *Crop Sci.* 14 : 795-799.
- Lhaloui, S., L. Bushman, M. El Bouhssini, A. Amri, J.H. Hatchett, D. Keith, K. Starks et K. El Houssaini. 1992.** Infestation of *Mayetiola* species (Diptera: Cecidomyiidae) in bread wheat, durum wheat and barley. Result of five annual surveys in the major cereal growing regions of Morocco. *Al Awamia* 77 : 21-54.
- Lhaloui, S., M. El Bouhssini, M. Nachit, N. Nsarellah et A. Amri. 1998.** New sources of resistance to Hessian fly in wheat in Morocco. Pages 287-289 in *Proceedings of the 9th International wheat genetics symposium, Saskatoon (Saskatchewan), Canada.*
- Pawar, D., C. Paroda et S. Singh. 1989.** A comparison of pedigree selection, single seed descent and 'bulk' method in two wheat crosses. *Crop Improv.* 13 : 34-37.
- Picard, E. 1984.** Contribution à l'étude de l'hérédité et de l'utilisation en sélection de l'haplodiploïdisation par androgénèse *in vitro* chez une céréale autogame (*Triticum aestivum*). Thèse de docteur d'État, Université de Paris Sud Centre d'Orsay, Paris, France.
- Powell, A., E. Galligari et D. Thomas. 1986.** Comparison of spring barley lines produced by single seed descent, pedigree inbreeding and doubled haploidy. *Plant Breed.* 97 : 138-146.
- Senghor, P.T. 1990.** Étude des méthodes d'obtention de lignées homozygotes. I. Androgénèses *in vitro* sur le riz: amélioration du rendement par traitement au gamétocide. II. Analyse de la variabilité génétique de deux populations de blé tendre dérivées par haplodiploïdisation *in vitro* et filiation unipare. Thèse de Docteur ès Sciences, Université d'Orsay, Paris, France.
- Snape, J.W. et E. Simpson. 1981.** The genetic expectation of doubled haploid lines derived from different filial generations. *Theor. Appl. Genet.* 60 : 123-128.