ROYAUME DU MAROC
Université Mohammed V - RABAT -
جامعة محمد الخامس - الرباط -
Faculté des sciences
كلية العلوم

CENTRE D'ETUDES DOCTORALES - SCIENCES ET TECHNOLOGIES

N° d'ordre 3593

THESE

En vue de l'obtention du : ***DOCTORAT***

Centre de recherche : *Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement.*
Structure de Recherche : *Laboratoire de Botanique et Valorisation des Ressources Végétale et Fongique.*
Discipline : *Biologie.*
Spécialité : *Ecologie et Biotechnologie Végétales*

Présentée et soutenue le 28/02/ 2022 par :

Siham OUMOUSS

Distribution géographique et structuration génétique de populations marocaines des betteraves sauvages et développement d'une stratégie de croisements interspécifiques " betterave sauvage x betterave à sucre " avec évaluation des premiers hybrides dans le contexte marocain

JURY

Rachida HASSIKOU	**PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.**	**Président**
Zine El Abidine TRIQUI	**PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.**	**Rapporteur /Examinateur**
Souad CHERKAOUI	**PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.**	**Rapporteur /Examinateur**
Loubna BELQADI	**PES, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan-II de Rabat**	**Rapporteur /Examinateur**
Mohammed BOUKSAIM	**Directeur de recherche, Institut National de la Recherche Agronomique, Rabat.**	**Invité**
Yasmina EL BAHLOUL	**Directeur de recherche, Institut National de la Recherche Agronomique, Rabat.**	**Co-directeur de Thèse**
Hikmat TAHIRI	**PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.**	**Directeur de Thèse**

Année Universitaire : 2021-2022

Productions scientifiques

Publications

1. **OUMOUSS, S**., EL BAHLOUL, Y., TOBI, G., RAHMOUNI, I., TAHIRI H., EL BAHLOUL, Y. **(2021)** An encouraging step towards genetic improvement of Beta vulgaris (L.): Assessment of interspecific hybridization between wild beet *B. vulgaris* subsp. *maritima* and cultivated sugar beet under Moroccan conditions. Journal of Central European Agriculture, 22 (2), pp. 376–389. ID: 3059.

2. **OUMOUSS, S.,** TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2021)** Phenotypic and cytogenetic diversity of local beet hybrids from *Beta macrocarpa* and *B. vulgaris* subsp. *vulgari*s crosses. Flora Mediterranea, 31, pp. 207–222. FL1921.

3. TOBI, G., **OUMOUSS, S**., RAHMOUNI, I., BIROUK, A., BENLHABIB, O., EL BAHLOUL, Y. **(2021)** Productivity, heritability and stability analysis of a Moroccan sugar beet germplasm. Agronomy Research, 19 (2), pp. 612–628 ID: AR-2021-25/R1.

4. TOBI, G., **OUMOUSS, S**., RAHMOUNI, I., DOUAIK, A., BIROUK, A., BENLHABIB, O., EL BAHLOUL, Y. **(2021)** Seed production potential evolution for sugar beet half-sib families in Morocco. Journal of Agricultural Science. ID: AGS-2020-00337.R1. pp. 1–13.

5. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S.,** TOBI, G., DOUAIK, A., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2021)** Phenological and pomological characterization of *Argania spinosa* (L.) to select promising trees for breeding. Journal of Agriculture and Environment for International Development - JAEID 2020, 114 (2), pp. 7–20.

6. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S.,** TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y**. (2020)** Phenotypic plasticity of leaf shape in selected and semi-domesticated genotypes as new tool of *Argania spinosa* L. Skeels breeding. Acta Fytotechnica et Zootechnica, 23 (3), pp. 125–138.

Communications

1. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2019)** L'arganeraie de Rabat-Vers une meilleurs innovation et valorisation pour une gestion durable. 5éme édition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 10-11Décembre 2019.

2. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2019)** Etude des interactions adaptatives de génotypes sélectionnés d'arganier 5ème Edition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 10 -11 Décembre 2019.

3. ABOUYOUB S., RAHMOUNI I., **OUMOUSS S**., TOBI G., EL BAHLOUL Y **(2019)** Qualité phytochimique des génotypes sélectionnés d'arganier. 5éme édition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 10-11 Décembre 2019.

4. BOUSTANI, F., RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., EL BAHLOUL, Y. **(2019)** Rôle de l'agro-morphologie dans l'évaluation de la diversité de l'arganier « *Arganiaspinosa* L. Skeels ». 5éme édition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 10-11 Décembre 2019.

5. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2019)** Etude de la composition en acides gras de génotypes sélectionnés d'arganier**,** Doctoriales 2019 de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II - 17 et 18 avril 2019 SIAM, Meknès.

6. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2019)** Evaluation génétique d'une collection marocaine d'hybrides issus de croisements interspécifiques de betterave. 1ére édition, Doctoriales en marge du salon de l'agriculture (SIAM). Meknès, 18-19 Avril 2019.

7. TOBI, G., **OUMOUSS, S**., RAHMOUNI, I., BENLHABIB, O., EL BAHLOUL, Y. **(2019)** Nouveaux challenges pour la production de semences de betterave à sucre au Maroc. Doctoriales 2019 de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II - 17 et 18 avril 2019 SIAM, Meknès.

8. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2018)** Comparison of the fatty acid content of selected genotypes of argan tree. 1st International Congress of Green Biotechnology « Biotechnology for Sustainable Agriculture » Faculté Polydisciplinaires de Taroudant. Université IBN ZOHR.

9. **OUMOUSS, S.,** TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2018)** Diversité génétique des hybrides interspecifiques de betterave. 1^{ére} édition, International Congress of green biotechlogy. Taroudannt, 1-3 November 2018.

10. TOBI, G., **OUMOUSS, S**., RAHMOUNI, I., BENLHABIB, O., EL BAHLOUL, Y. **(2018)** Productivity evaluation of sugar beet selected half-sib families executing the national breeding program.1st International Congress on Green Biotechnoloy (ICGB) November 01-03, 2018 Taroudant (Morocco).

11. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2017)** Plasticité et adaptation des génotypes sélectionnés d'*Argania spinosa* dans différents environnements. 4 éme Edition Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 20 -22 Novembre 2017.

12. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2017)** Relation entre le poids, la forme et la germination des graines d'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels). 4 éme Edition Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 20 -22 Novembre 2017.

13. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2017).** Interférence de l'origine géographique sur la structuration qualitative et biochimique de l'arganier. 4^{éme} édition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 20-22 November 2017.

14. TOBI, G., RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S.**, EL BAHLOUL, Y. **(2017)** Research of genotypic efficiency of the technological quality in argan tree: selection enhanced by agro-morphological study. 4th Edition of the International Argan Congress. November 20-22, 2017 Agadir (Morocco).

15. **OUMOUSS, S.,** TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., ELBAHLOUL, Y. **(2017)** Evaluation of seed Production of interspecific wild and cultivated crosses of beets. Proceeding of the Third International American Conference III, Decembre 13-16, 2016, Ouarzazate, Morocco. Atlas Journal of Biology 2017, pp. 313–354. DOI: 10.5147/ajb.2017.0148Aa. Publié: 1Février 2017.

16. RAHMOUNI, I., MASOUDY, M., **OUMOUSS,** S., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2017)** Genetic Identification of Adaptation and Impact of Genotype by Environment Interactions on Argan Tree Ecotypes "Atlas Journal of Biology 2017, pp. 313–354 doi: 10.5147/ajb.2017.0148.

17. TOBI, G., **OUMOUSS, S**., RAHMOUNI, I., BENLHABIB, O., EL BAHLOUL, Y. **(2017)** Biennial seed production tendency evaluating sugar beet genotypes performances through selection cycle. Atlas Journal of Biology 2017, pp. 313–354 doi: 10.5147/ajb.2017.0148.

18. **OUMOUSS, S.**, TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2016)** Evaluation seed production of interspecific wild and cultivated crosses of beets. 3 éme Edition Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Ouarzazat, 14-16 Décembre 2016.

19. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2016)** Genetic diversity based on morphological traits in argan tree (*Arganias spinosa* (L,) SKEELS). 3 ^{ème} Edition Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Ouarzazat, 14-16 Décembre 2016.

20. RAHMOUNI I., **OUMOUSS S**., TOBI G., BENDAOU N., BOUKSAIM M., EL BAHLOUL Y. (**2016).** Knowledge and protection of phytogenetic resources in Morocco for sustainable development: Argan tree. Workshop National Sur Biotechnologie, la Biotechnologie au Service d'une Agriculture Durable. 26-27 Décembre 2016.

21. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2016).** Caractérisation et germination des graines d'*Argania spinosa* à différents prétraitements. 5éme Edition des Doctoriales FSR 2016. Rabat,9-11Mars 2016.

22. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., KABBOUR, M., EL BAHLOUL, Y. **(2016).** Phytochemical characterization of *Argania spinosa* fruit. 1er Edition Congrès International des Sciences Pharmaceutiques. Béni Mellal, 25-26 Février 2016.

23. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2016)** Genetic identification of adaptation and impact of genotype-environment interactions on argan tree ecotypes. 5éme Edition des Doctoriales FSR 2016. Rabat, 19-21 Février 2015.

24. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2016)** Value and conservation species of genus in Morocco. 3^{éme} Edition, Doctoriales à la Faculté des Sciences de Rabat. Rabat, 09-11 Mars 2016.

25. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2016)** Genetic structuring of Moroccan phytogenetic ressources, an effective tool for sustainable development of cultivated crops. 1^{ére} édition, Workshop National sur la Biotechnologie au service d'une agriculture durable à la Faculté des Sciences et Techniques de Béni Mellal. Beni Mellal, 26 et 27 Décembre 2016.

26. **OUMOUSS, S.,** TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., ELBAHLOUL, Y. **(2016)** Evaluation seed production of interspecific wild and cultivated crosses of beets.3^{éme} Edition, Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Ouarzazat, 14-16 Décembre 2016.

27. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., ELBAHLOUL, Y. **(2016)** Valorisation des produits à usage pharmaceutique chez les espèces du genre *Beta* au Maroc.1^{ére} Edition, Congrès International des Sciences Pharmaceutiques. Beni Mellal, 25-26 Février 2016.

28. TOBI, G., **OUMOUSS, S**., RAHMOUNI, I., BENLHABIB, O., EL BAHLOUL, Y. **(2016)** Biennial seed production tendency evaluating sugar beet genotypes performances through selection cycle. Third International American Moroccan Agricultural Sciences Conference. 14-16 Décembre 2016 Ouarzazate (Morocco).

29. TOBI, G., **OUMOUSS, S**., RAHMOUNI, I., BENLHABIB, O., EL BAHLOUL, Y. **(2016)** Exploitation de la betterave à sucre (*Beta vulgaris* L.) dans le développement des produits biosourcés. International Congress of Pharmaceutical Sciences (CISPHARM 2016). February 25-26, 2016, Beni Mellal (Morocco).

30. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BENDAOU, N., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2015)** Contribution à la caractérisation de la microstructure des produits de l'arganier. 4ème Edition de journées internationales jeunes chercheuses (JIJC4). El Jadida 19-20 Novembre 2015.

31. RAHMOUNI I., **OUMOUSS S**., TOBI G., BOUKSAIM M., EL BAHLOUL Y. **(2015)** Identification génétique de l'adaptation et impact de l'environnement chez l'arganier. 3éme Edition Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 17 -19 Décembre 2015.

32. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., EL BAHLOUL, Y. **(2015)** Genetic structure of wild beet and interspecifc crosses evaluation. 2^{éme} Edition, Doctoriales à la Faculté des Sciences de Rabat. Rabat, 19-21 Février 2015.

33. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2015)** L'arganier marocain : étude et évaluation de la germination des graines de quelques génotypes. 3éme Edition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 17-19 Décembre 2015.

34. TOBI, G., **OUMOUSS**, S., RAHMOUNI, I., EL MASSOUDY, M., EL BAHLOUL, Y. **(2014)** Selection of Moroccan sugar beet varieties. Second International American Moroccan Agricultural Sciences Conference (AMAS-II). October 20-22, 2014, Marrakech (Morocco).

35. **OUMOUSS, S**., TOBI, G., RAHMOUNI, I., BOUKSAIM, M., TAHIRI, H., ELBAHLOUL, Y. **(2014)** Morphological and molecular characterization of wild beet and interspecifc crosses evaluation. 2éme Edition, Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Marrakech, 21-23 Octobre 2014.

36. RAHMOUNI, I., **OUMOUSS, S**., TOBI, G., BOUKSAIM, M., EL BAHLOUL, Y. **(2014)** Genetic identification of adaptation and impact of genotype-environment interactions on argan tree ecotypes. 2 éme Edition Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Marrakech, 21-23 Octobre 2014.

Remercièment

Durant toutes mes années de thèse, j'ai eu la chance de rencontrer de nombreuses personnes qui ont permis à ce travail de voir le jour. Il serait difficile de les remercier en quelques en mots d'appréciation et de reconnaissance.

Je tiens à remercier vivement ma Directrice de thèse, Dr. Hikmat TAHIRI, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour m'avoir fait confiance en acceptant ma proposition de thèse sous sa direction, pour sa bienveillance, sa patience, sa disponibilité et son aide à l'élaboration et le suivie de ce travail. Je vous remercie Professeur pour votre gentillesse et votre soutien continu durant mes études et recherches doctorales.

J'exprime ma sincère gratitude à mon encadrante, Dr. Yasmina EL BAHLOUL, pour m'avoir accueillie au sein de l'Unité de Recherche d'Amélioration des Plantes, Valorisation et Conservation des Ressources Phytogénétiques à l'INRA-Rabat, pour la confiance qu'elle m'a accordée depuis mon entrée dans son laboratoire, le suivi de ma formation et l'encadrement de ma thèse. Je vous remercie pour votre disponibilité, votre précieuse contribution et soutien moral. Les connaissances acquises de ce précieux patrimoine génétique qu'est la betterave sauvage n'auraient jamais été acquises sans cette occasion que vous m'avez donnée. Vos conseils et vos encouragements m'ont été toujours précieux. Aucun remerciement ne saurait exprimer ma profonde reconnaissance et ma grande estime.

Madame la Professeure Dr Rachida HASSIKOU, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat (FSR), je vous adresse mes remerciements pour avoir accepté de juger ce travail et d'en être la présidente de jury. Je vous remercie pour votre présence lors de la soutenance de cette thèse.

J'exprime toute ma considération et mes remerciements sincères à Monsieur Zine El Abidine TRIQUI, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, d'avoir aimablement accepté d'être rapporteur de ma thèse en dépit de ses tâches multiples. Ses remarques et suggestions m'ont permis d'apporter des améliorations à la qualité de mon rapport.

Ma reconnaissance est adressée aussi à Madame Soaud CHERKAOUI, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour avoir accepté d'évaluer ce travail et d'en être le rapporteur. C'est un honneur pour moi de le voir siéger parmi les membres de jury de cette thèse.

Je tiens également à remercier la Professeure Loubna BELQADI, Professeur à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, pour avoir accepté de faire partie du jury et avoir pris connaissance de ce travail, malgré toutes ses occupations administratives et pédagogiques.

Mes remerciements s'adressent aussi au Dr. Mohammed BOUKSAIM, ex chercheur à l'INRA, pour son aide précieuse, ses encouragements et ses conseils lors des discussions et des présentations lors d'avancement de ce travail.

Un grand merci à tous les membres de l'Unité de Recherche d'Amélioration des Plantes, Valorisation et Conservation des Ressources Phytogénétiques (URAPVCRP), présents et anciens pour leur présence quotidienne et leur participation directe ou indirecte à l'avancement de ce travail. Je tiens à remercier spécialement mes collègues, Mlle. Ilham RAHMOUNI, Mlle. Ghizlane TOBI, Mlle. Khadija ABCHIHI, Mr. Mohamed BAKHA, Mr. Hamid BENARDI, Mr. Ahmed ERRAGAG, Mr. Moustapha MANSSOUM, Mr. M'Barek ZIANE, Mr. Abdel Karim NAJI et El Kader SDIR pour leur patience, leur présence, leurs encouragements et leur attention bienveillante et leur contribution à l'aboutissement de ce travail.

Mes remerciements les plus chaleureux vont à tous mes amis (es) et collègues pour leur soutien humain et/ou scientifique, leur présence dans les moments difficiles et les excellents moments que j'ai passés avec eux tout au long de ces années.

Je garde le mot de fin pour ma chère famille : ma mère, mes sœurs et mes frères. Je leur témoigne ma reconnaissance pour leur soutien permanent, leur patience et leur compréhension. Je les remercie d'avoir toujours su être là et d'avoir été d'un très grand appui moral et affectif. Un immense merci pour le bonheur que leur amour m'apporte.

Ce travail est évidemment dédié à toutes les personnes qui me sont chères.

Résumé

Les ressources génétiques de betteraves sauvages du Maroc forment un réservoir de gènes de résistance et de diversité génétique. L'étude de la variabilité génétique et de l'interaction avec les conditions de l'habitat naturel des populations locales de betterave a permis d'approfondir les connaissances sur leur statut, leur impact et leur exploitation génétique. Les trois taxons sauvages de betterave évalués dans cette thèse, *Beta vulgaris* subsp. *maritima*, *Beta macrocarpa* et *Patellifolia patellaris*, sont adaptés à une très large gamme de milieux naturels à caractéristiques côtières et continentales différentes, allant de l'humidité à l'aridité. Ces taxons sauvages ont développé des tolérances et des résistances aux stress, et peuvent se comporter différemment face aux différents stimuli environnementaux, donnant naissance à une variabilité génétique qui se traduit par des caractéristiques agro-morphologiques et génétiques diverses. Une large diversité phénotypique a été constatée chez les populations étudiées, liée à leur distribution géographique. Les taxons sauvages évalués constituent une source principale de la variation génétique et de gène adaptatifs bénéfiques à utiliser dans les programmes de sélection et d'amélioration génétique *via* les croisements interspécifiques. Les résultats ont montré l'efficacité de notre démarche dans le succès des hybridations interspécifiques de la betterave et ont souligné la richesse en diversité des hybrides. La majorité des hybrides se sont comportés comme des plantes annuelles, sans besoin de vernalisation (82,15%) et avec des stades de développement intermédiaires des deux parents génétiquement différents. L'estimation de l'héritabilité des caractères de la plante mère sauvage et/ou cultivée, à sa descendance montre un taux d'héritabilité élevé pour la plupart des caractères étudiés. Chez les croisements interspécifiques issus de *B. vulgaris.* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*, l'héritabilité obtenue des parents maternels sauvages (H^2_{WP}=3-98%) était relativement plus élevée que celle des parents maternels cultivés (H^2_{CP}=2-91%),chez les hybrides WH et chez une grande proportion des hybrides CH, ce qui suggère l'influence génétique relative des parents sauvages sur la descendance. Pour les croisements interspécifiques entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*, les hybrides ont montré des propriétés intermédiaires entre les deux parents sauvages (H^2_{WP}=1-88%) et cultivés(H^2_{CP}=2-89%). Des cytotypes diploïdes et tétraploïdes ont été identifiés chez des hybrides interspécifiques et chez leurs parents testés. Des plantes tétraploïdes de *B. macrocarpa* ont été détectées pour la première fois au Maroc dans cette étude. La collection de germoplasme de betterave sauvage marocaine disponible dans la banque de gènes nationale de l'INRA, offre de nouvelles perspectives sur la diversité génétique et cytogénétique, importantes pour les programmes de sélection et d'amélioration de la betterave à sucre à l'échelle internationale et nationale dans le but de la création variétale.

Mots clés : Betteraves sauvages, *Beta vulgaris* subsp. *maritima*, *Beta macrocarpa*, *Patellifolia patellaris*, betterave sucrière, vernalisation, hybridation interspécifique, héritabilité.

Abstract

Beet wild relatives are an important reservoir of resistance genes and genetic diversity. The study of genetic variability and the interaction between natural habitat conditions and local populations of beets has provided a deeper understanding of their genetic status, impact and use. Three evaluated wild beet taxa, *Beta vulgaris* subsp. *maritima, Beta macrocarpa* and *Patellifolia patellaris*, showed an adaptation to a very wide range of natural environments with different coastal and continental characteristics, from wet to dry conditions. These wild taxa have probably developed tolerance and resistance to stress and behave differently in different environmental stimuli, generating high variability in agro-morphological and genetic characteristics. Wide phenotypic diversity was found in the studied populations, which is related to their geographical distribution. Evaluated wild taxa constitute a major source of genetic variation and beneficial adaptive genes that should be used in breeding programs through interspecific crosses. These results showed the effectiveness of our approach in the success of interspecific hybridizations within beet subspecies and highlighted the high diversity of hybrids. The majority of hybrids behaved as annuals, without a vernalization requirement (82,15%) and with an intermediate developmental stage between two genetically different parents. Estimated heritability from wild and/or cultivated maternal plant to its descendants showed a high level for the most studied characters. For interspecific crosses from *B. vulgaris*. subsp. *vulgaris* and *B. vulgaris* subsp. *maritima*, the heritability from wild maternal parents (H^2_{WP}=3-98%) was relatively higher than from the cultivated parents (H^2_{CP}=2-91%) in WH hybrids and in a large proportion of CH hybrids, suggesting the relative genetic influence of the wild parents on the progeny. For interspecific hybridizations between *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* and *B. macrocarpa*, the hybrids showed mainly intermediate properties between wild (H^2_{WP}=1-88%) and cultivated (H^2_{CP}=2-89%) parents. Diploid and tetraploid cytotypes were found in interspecific hybrids and their parents. Tetraploid plants of *B. macrocarpa* were reported for the first time in Morocco by the current study. The collection of Moroccan wild beet germplasm available in the national gene bank of INRA, offers new perspectives on genetic and cytogenetic diversity, important for sugar beet breeding and improvement programs.

Keywords: Wild beets, *Beta vulgaris* subsp. *maritima*, *Beta macrocarpa*, *Patellifolia patellaris*, sugar beet, vernalization, interspecific hybridization, heritability.

Liste des tableaux

Chapitre I : Revue bibliographique

Tableau I - 1 : Classifications de la sous-famille des Betoideae (Amaranthaceae) selon la nouvelle révision taxonomique (Romeiras et *al*., 2016). 10

Tableau I - 2 : Répartition géographique et caractéristiques écologies des taxons sauvages de la sous-famille des Betoideae (Amaranthaceae). (Romeiras et *al*., 2016 ; Monteiro et *al*., 2018). 14

Tableau I - 3 : Source de résistance biotique et abiotique chez les taxons sauvages du genre *Beta* et *Patellifolia* (Frese, 2011). 41

Chapitre II : Origine éco - géographique des taxons sauvages de betterave, collectés au Maroc

Tableau II - 1 : Nombre de populations des trois taxons sauvages de betterave collectés au Maroc et les caractéristiques de leurs sites de collecte. 46

Tableau II - 2 : Caractéristiques des sites de collecte de trois taxons sauvages de betterave du Maroc. 48

Chapitre III : Caractérisation phénotypique des taxons sauvages apparentés à la betterave

Tableau III - 1 : Descripteurs quantitatifs de la betterave *Beta vulgaris*. 59

Tableau III - 2 : Descripteurs qualitatifs de betterave *Beta vulgaris*. 60

Tableau III - 3 : Moyennes de l'indice de Shannon (H') et celles de l'indice de l'équitabilité de Pielou (J') mesurées pour les différents caractères qualitatifs étudiés chez les trois taxons de betteraves sauvages collectés au Maroc. 63

Tableau III - 4 : Coefficients des facteurs des descripteurs qualitatifs de 42 populations de trois taxons sauvages de betterave. 72

Tableau III - 5 : Descripteurs morphologiques quantitatifs évalués : moyenne, minimum, maximum, coefficient de variabilité (CV%) et signification statistique. 92

Tableau III - 6 : Vecteurs propres des 16 descripteurs quantitatifs et les trois composantes principales. 93

Chapitre IV : Évaluation et caractérisation phénotypique des hybrides interspécifiques de betterave

Tableau IV - 1 : Caractéristiques agro-morphologiques et écologiques de 19 génotypes parents sauvages et 19 cultivés impliqués dans l'hybridation interspécifique du germoplasme de la betterave marocaine (*Beta vulgaris*). 108

Tableau IV - 2 : Comparaison des moyennes des différents caractères agro-morphologiques mesurés chez les hybrides interspécifiques et les parents sauvages et cultivés de *Beta vulgaris*. 125

Tableau IV - 3 : Matrice des composantes et valeurs propres de l'analyse des composantes principales pour les paramètres quantitatifs évalués chez les génotypes hybrides de *Beta vulgaris.* 129

Tableau IV - 4 : Estimations du niveau de ploïdie par cytomètre en flux chez les génotypes hybrides de betteraves, et les génotypes parentaux de *B. macrocarpa*, *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* impliqués dans l'hybridation interspécifique. 142

Liste des figures

Chapitre I : Revue bibliographique

Figure I - 1 : Carte de la distribution des sections de *Beta* similaire à l'aire de répartition délimitée par Becker-Dillingen (1928) et Ulbrich (1934) (cité et complété par Biancardi et *al*., 2020). 8

Figure I - 2 : L'aire de répartition des espèces et sous espèces sauvages du genre *Beta* de la sous famille de Betoideae (GBIF, 2019). 13

Figure I - 3: L'aire de répartition des espèces sauvages du genre Patellifolia de la sous famille de Betoideae. A = *P. procumbens*; B = *P. patellaris*; C = *P. webbiana* (GBIF, 2019)..... 13

Figure I - 4 : Sites visités pour la collecte des espèces sauvages liées à la betterave cultivée en 1990 (B, Frese, 1992), 2010 et 2012 au Maroc (A, Hellier et *al*., 2011 ; Hellier et *al*., 2013). 16

Figure I - 5 : Port de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A) et les dimensions moyennes de feuille (B), fruit (C), glomérule (D), fleur (E) et pétale (F) (Poiret, 1827 ; Maire, 1962)..... 16

Figure I - 6: Dessin de *B. macrocarpa*. A = Port, B = Glomérule, C = Portion de coupe longitudinale de glomérule (A gauche ; Maire, 1952). Photo d'un spécimen de *B. macrocarpa*, déposé à l'Herbier de San Diego Natural History Museum et Collecté par Detlef Bartsch en 1998 à Calexico en Californie. Code : 142789 (GBIF, 2019). 19

Figure I - 7 : Photo (A droite) et dessin (A gauche) de *P. patellaris*. A = port, B = Graine (Maire, 1962 ; GBIF, 2019). 20

Figure I - 8 : Dessin de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*. Fragment de périanthe (A) ; Racine (B) ; Feuille (C) ; Fleur au stade floraison (D) ; Fleur en coupe longitudinale (E) ; Fleur au stage fécondation (F) ; Graine (G) ; Graine en coupe longitudinale (H), (Masclef, 1891 ; Maire, 1962)..... 22

Figure I - 9 : Etapes du programme de recherche d'amélioration génétique des plantes (Doney, 1998)..... 31

Chapitre II : Origine éco - géographique des taxons sauvages de betterave, collectés au Maroc

Figure II - 1 : Répartition géographique des trois taxons sauvages de betterave collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (points en vert), *B. macrocarpa* (points en rouge) et *P. patellaris* (points en bleu). La représentation graphique est générée par le logiciel ArcGIS 10.1. 47

Figure II - 2 : Sites d'origine de 22 populations sauvages de *B. vulgaris* subsp. *maritima* collectées dans différentes régions du Maroc. 50

Figure II - 3 : Sites d'origine de 10 populations sauvages de *B. macrocarpa* collectées dans différentes régions du Maroc. 52

Figure II - 4 : Sites d'origine de 10 populations sauvages de *P. patellaris* collectées dans la région du Souss au Maroc. 53

Chapitre III : Caractérisation phénotypique des taxons sauvages apparentés à la betterave

Figure III - 1 : Graines de betteraves sauvages mises en germination sous serre vitrée à l'INRA-Rabat. 57

Figure III - 2 : Transplantation des plantules sauvages de betterave cultivées sous serre vitrée à l'INRA-Rabat. 58

Figure III - 3 : Schéma explicatif des mesures des paramètres foliaires en centimètre. P = longueur du pétiole, p = diamètre du pétiole, L = longueur du limbe, l = largeur du limbe. 59

Figure III - 4 : Différents phénotypes liés à la description morphologique des pétioles chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris.* 64

Figure III - 5 : Différents phénotypes liés à la description morphologique des tiges chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*. 64

Figure III - 6 : Différents phénotypes liés à la description morphologique de la pigmentation du feuillage chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*. 65

Figure III - 7 : Caractéristiques phénotypiques des génotypes de betterave sauvage cultivés sous serre à l'INRA-Rabat. A = *B. vulgaris* subsp. *maritima*, B = *B. macrocarpa*, C = *P. patellaris* (nobis, 2015, 2016, 2017). 66

Figure III - 8 : Différents modes de croissance observés chez les plantes du genre *Beta* et *Patellifolia* (IPGRI, 1991). 67

Figure III - 9 : Différents phénotypes liés à la description morphologique de mode de croissance chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*. 68

Figure III - 10 : Différentes catégories de germie observées chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, (A) graines monogermes de *P. patellaris*, (B) graine bigerme de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et graines multigermes de *B. macrocarpa (nobis*, 2016, 2017*)*..……..…68

Figure III - 11 : Différents phénotypes liés à la description morphologique de la germie chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*……..69

Figure III - 12 : Feuilles de B. vulgaris subsp. maritima attaquées par : la pegomyie (A) causée par les larves d'insecte *Pegomyia betae* (B), la cercosporiose (C), mildiou (D) et l'oïdium (E) (nobis, 2015, 2016, 2017). 70

Figure III - 13 : Taux d'infection par des agents pathogènes observé chez les trois taxons sauvages de betterave, *B. vulgari*s subsp. *maritima* (A), *B. macrocarpa* (B) et *P. patellaris* (C). 70

Figure III - 14 : Description de l'état phytosanitaire chez les trois espèces collectées au Maroc, MAR = *B. vulgaris* subsp. *maritima*, MAC = *B. macrocarpa* et PAT = *P. patellaris*..... 71

Figure III - 15 : Projection des 5 descripteurs quantitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC expliquant 75,80% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. Les descripteurs discriminants sont marqués en rouge. 73

Figure III - 16 : Projection de 5 descripteurs qualitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC expliquant 75,80% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. Les codes utilisés pour chaque caractère dans l'analyse sont indiqués dans le tableau III-2. 74

Figure III - 17 : Projection de 313 génotypes sur les deux axes de l'AFC, expliquant 75,80% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. 75

Figure III - 18 : Projection de 4 descripteurs qualitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC, expliquant 92,90% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*. Les codes utilisés pour chaque caractère dans l'analyse sont indiqués dans le tableau III-2. 76

Figure III - 19 : Projection de 4 caractères quantitatifs sur les deux axes de l'AFC, expliquant 92,90% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*. 77

Figure III - 20 : Projection des 4 descripteurs quantitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC, expliquant 92,90% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*. Les descripteurs discriminants sont marqués en rouge. 78

Un rapprochement phénotypique a été confirmé entre les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarpa* qui appartiennent au groupe *B. vulgaris* du genre *Beta*. Cependant, une distinction phénotypique très claire est observée chez *P. patellaris*. Les différents aspects phénotypiques des plantes sauvages des trois taxons de betterave collectés au Maroc sont montrés dans la figure III-21. 81

Figure III - 21 : Aspect phénotypique des plantes des trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A) = plante en phase de productivité, (B) = début floraison, (C) = montaison, (D) = plante adulte à croissance érigée, *B. macrocarpa* (E) = plante en productivité, (F) = plante à port érigé/semi-allongé arrive à la montaison, (G) = plantes en phase rosette et *P. patellaris* (H) = plante à croissance rampante, (I) = graines monogermes produites, (K) = montaison et début floraison. 82

Figure III - 22 : Projection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* collectées au Maroc sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 76,77% de la variabilité totale. Groupes identifiés (I : en rouge, II : en en bleu, III : en vert). 84

Figure III - 23 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 76,77% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgari*s subsp. *maritima*..... 84

Figure III - 24 : Plantes de *B. vulgaris* subsp. *maritima* cultivées sous serre à l'INRA-Rabat. A = Plantule de 3 jours, B = Plantule de 10 jours, C = plantule de 3 semaines, D = Transplantation, E = Feuilles vertes, F = Plante en phase rosette, G = Pétioles verts et longs, H = Mode de croissance érigé/semi-allongé, I = Stade avancé de montaison, J = Stade de floraison, K = Croissance érigée avec des tiges rouges, L = stade de formation de fruits, M = Fleurs jaunes ouvertes ; N = Graines matures brunes, O = Senescence de la plante..... 85

Figure III - 25 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 81,09% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*..... 86

Figure III - 26 : Projection de 10 populations de *B. macrocarpa* collectées au Maroc sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 81,09% de la variabilité totale. Groupes identifiés (I : en bleu, II : en rouge, III : en jaune). 87

Figure III - 27 : Plantes de *B. macrocarpa* cultivées sous serre à l'INRA-Rabat. A = Plantule de 2 jours, B = Plantules de 7 jours, C = Plante verte à croissance érigée/semi-allongée, D = Plantes transplantées sur des pots noirs, E = Stade floraison, F = Stade rosette, G = Stade montaison, H = Stade de production, I = Graines multigermes..... 88

Figure III - 28 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant le 76,45% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *P. pattelaris.*..... 89

Figure III - 29 : Projection de 10 populations de *P. patellaris* collectées au Maroc sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant le 76,45% de la variabilité totale. Groupes identifiés (I : en jaune, II : en vert, III : en rouge). 90

Figure III - 30 : Plantes de *P. patellaris* cultivées sous serre à l'INRA-Rabat. Plantule de trois jours après semis. A = Plantules de trois jours après semis, B = Plantule de dix jours, C = Mode de croissance érigé/rampant, D :

plante en phase début de montaison, E = feuilles vertes, F = Tige avec des fruits matures bruns, G = Tige rouge, H = Tige verte, I : Plante développée et ramifiée avec un port rampant. 91

Figure III - 31 : Dendrogramme réalisé à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, chez 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. 94

Figure III - 32 : Dendrogramme réalisé à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, chez 10 populations de *B. macrocarpa*. 95

Figure III - 33 : Dendrogramme réalisé à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, chez 10 populations de *P. patellaris*. 96

Figure III - 34 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 62,77% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 42 populations des taxons sauvages de betterave collectés au Maroc *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. pattelaris.* 97

Figure III - 35 : Affectation de 42 populations des taxons sauvages de betterave collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (en jaune), *B. macrocarpa* (en bleu) et *P. pattelaris* (en rouge), sur la base des moyennes de 16 caractères quantitatifs sur les deux premiers axes de l'ACP expliquant 62,77% de la variabilité totale. 98

Figure III - 36 : Distribution des clusters réalisés à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, à l'aide du logiciel SPSS, chez les trois taxons sauvages de betterave collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A), *B. macrocarpa* (B) et *P. pattelaris* (C). Localisation géographique des 42 populations est réalisée à l'aide du logiciel ArcGIS 10.6 (D). 100

Chapitre IV : Évaluation et caractérisation phénotypique des hybrides interspécifiques de betterave

Figure IV - 1 : Suivi et caractérisation agro-morphologique de betterave à sucre cultivée à la station expérimentale de Merchouch (INRA-Rabat)..... 109

Figure IV – 02 : Dispositif expérimental des essais d'installation et d'évaluation des génotypes de betterave à sucre cultivés à la station expérimentale de Merchouch (INRA-Rabat).

Figure IV - 3 : Essai d'hybridation interspécifique entre la betterave cultivée « *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* » et « *B. vulgaris* subsp. *maritima* » ou « *B. macrocarpa* » à la station expérimentale de Merchouch (INRA-Maroc). A gauche : Essai au champ avec des parcelles séparées de betteraves cultivées. A droit : Hybridation avec une plante de betterave sucrière en plein champ et une plante sauvage dans les pots noirs en plastique. 112

Figure IV - 4 : Schéma de croisement pour la production d'hybrides interspécifiques entre 19 génotypes de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* (CP = Cultivated Parent), 17 génotypes sauvages *B. vulgaris* subsp. *maritima* (WP = Wild Parent) et 2 génotypes de *B. macrocarpa* (WP = Wild Parent). WH = hybrides de la branche maternelle sauvage. CH = hybrides de la branche maternelle cultivée..... 112

Figure IV - 5 : Analyse de ploïdie testée chez les hybrides et leurs parents de betterave « *B. vulgaris*». (A) Fragmentation des feuilles à l'aide de la solution tampon ; (B) Suspension cellulaire filtrée par le filtre Celltrics de 50 µm ; (C) Lecture des résultats via le cytomètre en flux. 114

Figure IV - 6 : Etapes de préparation, d'installation des essais et de croisements interspécifiques au domaine expérimental de Merchouch (INRA). (A) : Préparation de la parcelle ; (B) : Plantules de betterave à sucre de 6 semaines prêtes à la transplantation ; (C) : Transplantation de betterave sucrière ; (D) : Plante de betterave en phase « montée à graines » ; (E) : Plante de betterave en phase « début floraison » ; (F) : Deux tiges parentales emballées dans un sachet sulfurisé ; (G) : Croisements interspécifiques réalisés entre une plante cultivée et une plante sauvage de B. vulgaris. 116

Figure IV - 7 : Taux de germination (%) de 283 hybrides interspécifiques de betterave (*Beta vulgaris*) testés en conditions de serre. Les histogrammes représentent les hybrides capables de fleurir et produire des graines. Le nombre de génotypes étudiés (n) est indiqué. 117

Figure IV - 8 : Graines multigermes produites par les hybrides interspécifiques locaux de *B. vulgaris* dans les conditions non vernalisantes de la serre (INRA-Rabat). Photo prise sous la loupe Motic ® MICROSCOPES. 119

Figure IV - 9 : Descripteurs qualitatifs liés à la couleur du pétiole (A), la couleur des tiges (B), la pigmentation du feuillage (C) et au mode de croissance (D), utilisés pour la caractérisation phénotypique des hybrides "WH : Wild Hybrid = hybride de tige sauvage/CH : Cultivated Hybrid = Hybride de tige cultivé" issus de croisements entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*, ainsi que de leurs parents sauvages "WP = Wild Parent" et cultivés "CP = Cultivated Parent". 122

Figure IV - 10 : Histogrammes de H^2 basés sur les valeurs R-carrées de la régression parent-descendance pour quatorze traits qualitatifs chez les hybrides interspécifiques de betterave issus de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima* : Longueur du limbe (A), Largeur du limbe (B), Longueur du pétiole (C), Largeur du pétiole (D), Nombre de tiges (E), Hauteur de la plante (F), Diamètre du feuillage (G), Nombre de jours à la germination (H), Nombre de jours à la montaison (I), Nombre de jours à la floraison (J), Durée de floraison (K), Nombre de jours à la formation des graines (L), Durée du cycle (M) et le poids de 1 000 graines (N). WP = parent maternel sauvage et CP = parent maternel cultivé. 128

Figure IV - 11 : L'ACP de quatorze caractères phénotypiques évalués chez des hybrides interspécifiques, B. vulgaris subsp. vulgaris et B. vulgaris subsp. maritima, et des parents sur les trois premiers axes, expliquant 70,18% de la variation totale. Les caractères indiqués par des cercles rouges, bleus et jaunes forment respectivement les composantes 1, 2 et 3. 130

Figure IV - 12 : L'ACP de 21 hybrides interspécifiques et 2 parents réalisé à partir de quatorze caractères phénotypiques sur les deux premiers axes, expliquant 58,24% de la variation totale. (WP = parent sauvage de *B. vulgaris* subsp. *maritima*, CP = parent cultivé de B. vulgaris subsp. vulgaris, WH = hybride de la branche maternelle sauvage, CH = hybride de la branche cultivée. 131

Figure IV - 13 : Descripteurs qualitatifs liés à la couleur des feuilles (A), la couleur des tiges (B), la pigmentation du feuillage (C) et au mode de croissance (D), utilisés pour la caractérisation phénotypique des parents et les hybrides issus de croisements entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*. WH : Wild Hybrid = hybride récolté de la plante mère sauvage ; CH : Cultivated Hybrid = hybride récolté de la plante mère cultivée ; WP : Wild Parent = parent maternel sauvage et CP : Cultivated Parent = parent maternel cultivé. 133

Figure IV - 14 : Histogrammes de H^2 basés sur les valeurs R-carrées (Rs) de la régression parent-descendance pour quatorze traits qualitatifs chez les hybrides interspécifiques de betterave issus de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* : Longueur/Largeur du limbe (A), Longueur/Largeur du pétiole (B), Hauteur de la plante/Diamètre du feuillage (C), Nombre de tiges/Nombre de jours à la germination (D), Durée de floraison/Nombre de jours à la floraison (E), Nombre de jours à la montaison/Durée du cycle (F), Nombre de jours à la formation des graines/Poids de 1 000 graines (G). WP : Wild Parents = parent maternel sauvage et CP : Cultivated Parent = parent maternel cultivé. 137

Figure IV - 15 : L'ACP de quatorze caractères phénotypiques évalués chez des hybrides interspécifiques, *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*, et leurs parents sur les trois premiers axes, expliquant 94,51% de la variation totale. Les caractères indiqués par des cercles rouges, bleus et jaunes forment respectivement les composantes 1, 2 et 3. 139

Figure IV - 16 : L'ACP de 4 hybrides interspécifiques et 2 parents réalisé à partir de quatorze caractères phénotypiques sur les deux premiers axes, expliquant 87,30% de la variation totale. (WP = parent sauvage de *B. macrocarpa*, CP = parent cultivé de *B. vulgaris* subsp. v*ulgaris*, WH = hybride de la branche maternelle sauvage, CH = hybride de la branche cultivée. 140

Figure IV - 17 : Hybrides issus des croisements interspécifiques entre la betterave sauvage et la betterave sucrière. A : Plantules d'hybrides âgées d'un mois ; B : Hybrides issus des plante sauvages de B. vulgaris subsp. vulgaris et *B. macrocarpa* ; C : Hybrides issus des plantes maternelles cultivées *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*; D : Hybrides issus des plantes maternelles cultivées de B. vulgaris subsp. vulgaris et B. vulgaris subsp. maritima; E : Feuilles vertes des hybrides ; F : Graines multigermes des hybrides. 141

Figure IV - 18 : Analyse de cytométrie en flux des noyaux cellulaires, colorés par DAPI (4', 6-diamidino-2-phénylindole), isolés de tissus foliaires frais de plante diploïde *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A), plante tétraploïde *B. macrocarpa* (B), hybride interspécifique diploïde (C) et tétraploïde (D) de B. vulgaris. Analyse simultanée des noyaux isolés de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (2n = 2x = 18) est utilisée comme étalon de référence calibré à 200. L'axe d'ordonnée affiche le nombre de noyaux cellulaires détectés dans un volume de suspension cellulaire ; l'axe des abscisses correspond à l'intensité de la fluorescence. 144

Liste des abréviations

ACP : Analyse en Composantes Principales
ADN : Acide désoxyribonucléique
ANOVA : Analyse de la variance
***B.* :** *Beta*
CHA : Classification Hiérarchique Ascendante
CLS : Cercospora Leaf Spot
cm : Centimètre
CMGP : Compagnie Marocaine Drop by drop and Pumping
CMS : Stérilité Male Cytoplasmique
CH : Hybride cultivé
CP : Parent cultivé
CRNCDB : Cinquième Rapport national sur la Mise en œuvre de la Convention sur la Diversité Biologique
CV: Coefficients de variation
FAO: Food and Agricultural Organization
GBIF : Global Biodiversity Information Facility
ha : Hectare
H': Indices de Shannon Weaver
H^2 : Héritabilité au le sens large
H^2_{CP} : Héritabilité par rapport aux parents cultivés
H^2_{WP} : Héritabilité par rapport aux parents sauvages
INAPG : Institut national agronomique Paris-Grignon
INRA : Institut National de la Recherche Agronomique
IPGRI : Institut International des Ressources Phytogénétiques
ITB : Institut Technique de la Betterave
J' : Indice d'équitabilité de Pielou
j : Jour
m : Mètre
mm : Millimètre
MAC : Population de *Beta macrocarpa*
MAR : Population de *Beta vulgaris* subsp. *maritima*
MAPMDREF : Ministère de l'Agriculture, de la Pèche Maritime, Direction régionale des Eaux et forêts
OCDE: Organization for Economic Co-operation Development
OEPP: European and Mediterranean Plant Protection Organization
ORMVAD : Office Régional de Mise en Valeur Agricole des Doukkala
***P.* :** *Patellifolia*
P : Précipitation
PAT : Population de *Patellifolia patellaris*
Rs: R-Squared = R-carré
SBCN: Sugar Beet Cyst Nematode
subsp.: subspecies = sous-espèce
T : Température
UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature
UPGMA: Unweighted Pair Group Method of Arithmetic Average
WH: Hybride sauvage
WP: Parent sauvage
USDA/ERS: United States Department of Agriculture-Economic Research Service

Sommaire

Productions scientifiques ..... **I**
Remercièment ..... **V**
Résumé ..... **VI**
Abstract ..... **VII**
Liste des tableaux ..... **VIII**
Liste des figures ..... **IX**
Schéma conceptuel ..... **XVIII**

Introduction générale **1**

Chapitre I : Revue bibliographique **4**

A. Ressources et diversité génétique **5**
1. Conservation des ressources génétiques **5**
1.1. Conservation *in situ* 6
1.2. Conservation *ex situ* 6
2. Utilisation des ressources génétiques **6**
B. Espèces apparentées à la betterave cultivée **7**
1. Origine de la betterave **7**
2. Taxonomie de la betterave **9**
3. Aire de répartition naturelle de betterave sauvage **11**
4. Taxons sauvages de betteraves trouvés au Maroc **15**
C. Importance de betterave à sucre **20**
1. Origine et domestication **20**
2. Culture et botanique **21**
3. Analyse génétique **26**
4. Vernalisation **27**
4.1. Définition 27
4.2. Conditions et caractéristiques 27
4.3. Contrôle génétique et hormonal 28
5. Filière de sucre **29**
5.1. Production internationale de betteraves sucrières 29
5.2. Production nationale de betterave sucrière 30
D. Exploitation et importance des espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée **30**
1. Hybridation interspécifique **31**
2. Gènes d'intérêt des espèces sauvages **33**
2.1. Résistance aux stress biotiques 33
2.2. Résistance aux stress abiotiques 38
3. Principales réalisations de la sélection **39**
3.1 Monogermie 39
3.2 Polyploïdie 39
3.3 Stérilité mâle 40

Chapitre II : Origine éco-géographique des taxons sauvages de betterave, collectés au Maroc .. **43**

Introduction **44**
Matériel et méthodes **45**
1. Matériel végétal ***45***
2. Méthode de prospection et collecte ***45***
2.1. Objectif 45
2.2. Détermination des sites de collecte 45
2.3. Caractérisation bioclimatique des sites de collecte 46
Résultats et discussion **47**
1. Distribution des taxons sauvages au Maroc ***47***
2. Diversité des sites d'origine ***48***

2.1 *Beta vulgaris* subsp. *maritima* ... 49
2.2 *Beta macrocarpa* ... 51
2.3 *Patellifolia patellaris* ... 52
Conclusion ... **54**

Chapitre III : Caractérisation phénotypique des taxons sauvages apparentés à la betterave ... **55**

Introduction ... **56**
Matériel et méthodes ... **57**
1. Matériel végétal ... **57**
2. Méthodes ... **57**
3. Analyses statistiques ... **60**
Résultats et discussion ... **62**
Richesse et diversité phénotypique ... **62**
1. Description et variabilité des paramètres qualitatifs ... **62**
1.1. Similitude phénotypique ... **71**
2. Description et variabilité des paramètres quantitatifs ... **78**
2.1. Variabilité phénotypique ... 79
2.2. Description comparative ... 80
2.3. Similitude phénotypique ... 83
2.4. Regroupement par relation de ressemblance ... 93
3. Réparation de la diversité phénotypique ... **98**
4. Effet de la répartition géographique sur la diversité phénotypique ... **100**
Conclusion ... **103**

Chapitre IV : Évaluation et caractérisation phénotypique des hybrides interspécifiques de betterave ... **105**

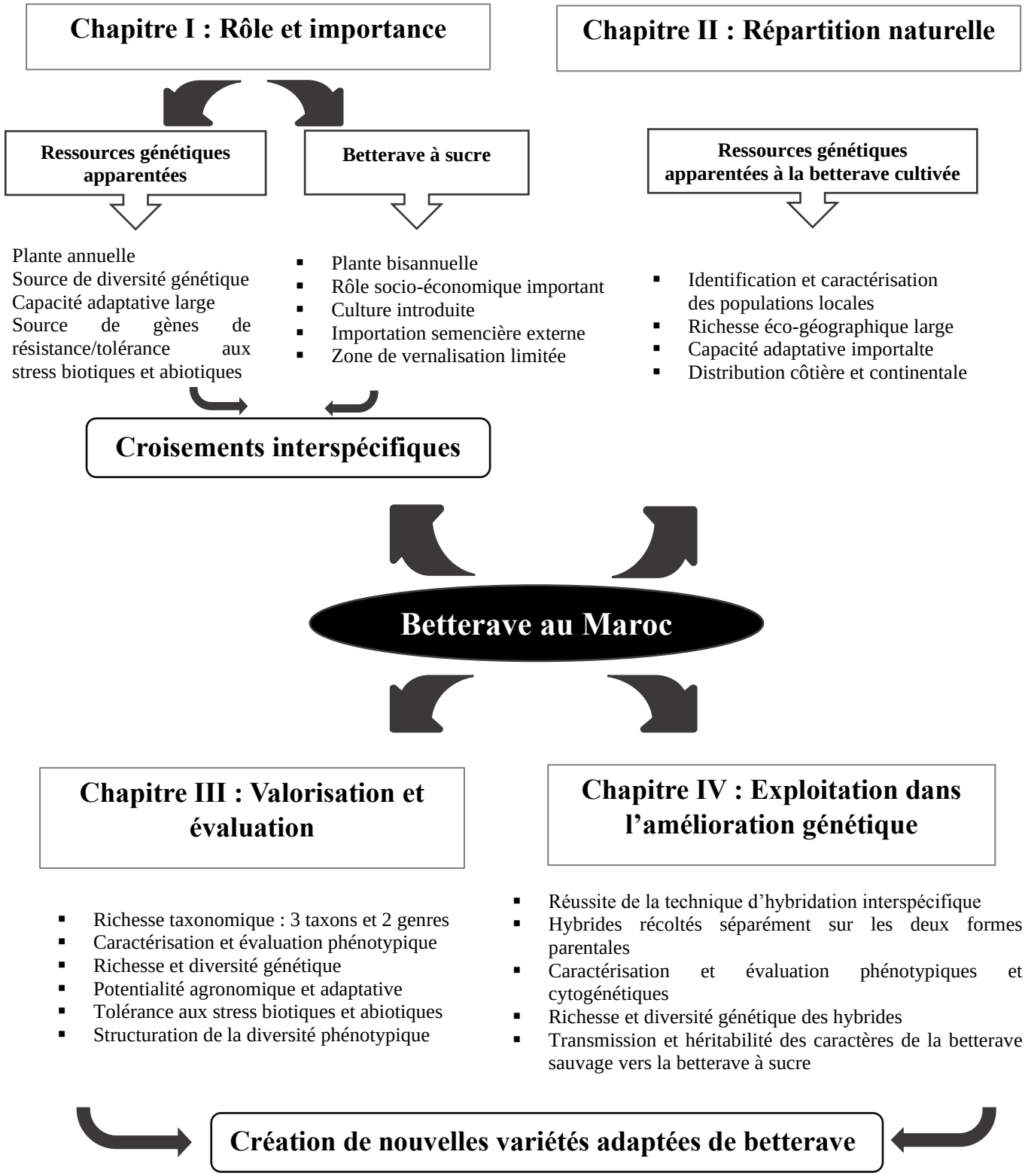
Introduction ... **106**
Matériel et méthodes ... **108**
1. Matériel végétal ... **108**
2. Mise au point des conditions de synchronisation de la floraison ... **109**
3. Méthodes ... **111**
4. Caractérisation agro-morphologique ... **113**
5. Estimations du niveau de ploïdie du génome ... **113**
6. Analyse statistique ... **114**
Résultats et discussion ... **115**
1. Obtention des hybrides interspécifiques locaux de Beta vulgaris (L.) ... **115**
1.1 Exigence de vernalisation chez la betterave cultivée ... 115
1.2 Viabilité et fertilité des hybrides locaux de *Beta vulgaris* ... 116
2. *Diversité phénotypique des hybrides locaux de Beta vulgaris* ... **120**
2.1* Descendance de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris et B. vulgaris* subsp. *maritima ... *120*
2.2* Descendance de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris et B. macrocarpa ... *132*
3. Diversité cytologique de la ploïdie ... **141**
Conclusion ... **148**

Synthèse générale ... **149**

1. Etat de betterave sauvage au Maroc ... **149**
2. Valorisation de la diversité génétique des betteraves sauvages ... **150**
3. Origine et répartition géographique de la diversité génétique ... **151**
4. Valorisation de la diversité cytogénétique du patrimoine génétique sauvage ... **152**
5. Implication du patrimoine génétique sauvage de betterave dans la sélection et l'amélioration génétique de la betterave à sucre ... **153**

Conclusion générale et perspectives ... **156**
Annexes ... **159**
Références ... **190**

Schéma conceptuel



Introduction générale

Les ressources génétiques végétales représentent une source importante de la biodiversité et apportent une contribution indispensable à la sécurité alimentaire mondiale. Une conservation efficace pour une utilisation plus large et rationnelle de ces potentiels phytogénétiques accroît les possibilités de fournir des caractéristiques utiles aux plantes cultivées et destinées à alimenter la planète, et faire face aux besoins futurs. Cela concerne, notamment, l'adaptation des cultures aux évolutions climatiques et aux différents stress biotiques et abiotiques. La raréfaction de ressources phytogénétiques, autrement dit, l'érosion génétique menace la diversité phytogénétique par la perte de gènes. Cette érosion génétique est due principalement à la surexploitation massive de ces ressources génétiques, comme elle est associée à d'autres facteurs anthropiques et environnementaux. Il apparaît crucial de maintenir la diversité existante pour une conservation efficace et une utilisation durable et équitablement partagée.

Le Maroc est doté d'une large variation éco-géographique, induisant une très grande diversité de ressources génétiques végétales spontanées et cultivées (Fennane, 2004 ; Fennane et *al*., 2007 ; Fougrach et *al*., 2007). La betterave sauvage, objet de notre étude est également concernée (Frese, 1992 ; El Bahloul et *al*., 2006 ; El Bahloul, 2007 ; Hellier et *al*., 2011, Hellier et *al*., 2013 ; Leys et *al*., 2014).

Quant à la zone d'origine de la betterave, l'Europe et les régions très voisines étaient depuis longtemps considérées comme le refuge originaire de cette espèce, en raison de la grande quantité d'espèces sauvages du genre *Beta* et *Patellifolia* présentes dans toute la région (De Candolle, 1885 ; cité par Biancardi et *al*., 2012).

Une très grande capacité adaptative est acquise aux espèces sauvages relatives à la betterave avec une aire de répartition éco-géographique et climatique assez large sur une série d'habitats maritimes et terrestres. Ces espèces spontanées peuvent être rencontrées en forte abondance dans la région méditerranéenne (Touzet et *al*., 2018). Mais la zone de leur aire de diffusion spatiale s'étend du Nord sur des côtes de la mer du Nord à l'Ouest de l'Europe, au Sud sur les iles de Cap vert Macaronèsiennes de l'Océan Atlantique. D'Ouest en Asie (Moyen-Orient, Inde, Chine, Japon), à l'Est en Californie et en Amérique du Nord (Binacardi et *al*., 2020). La distribution vaste de ces ressources génétiques sauvages pourrait aboutir à une large plasticité adaptative et une très grande richesse génétique (Monteiro et *al.*, 2013 ; Romeiras et *al*., 2016).

L'analyse de la diversité génétique des espèces de betterave a été souvent privilégiée afin de connaître sa structuration et de comprendre son organisation dans son contexte évolutif. Pour cela, des approches pluridisciplinaires s'appuyant sur des outils d'analyse complémentaire ont été menées, commençant par des inventaires et des identifications taxonomiques des espèces locales existantes. Au Maroc, de nombreuses études sur l'identification des espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée et leur répartition biogéographique ont été réalisées par l'équipe de l'INRA. Ces études ont révélé l'existence de trois taxons différents, dont *Beta vulgaris* subsp. *maritima* et *Beta macrocarpa,* appartenant au genre *Beta,* étaient largement répandues sur le Nord et le centre du Maroc, avec une préférence littorale observée chez *B.*

vulgaris subsp. *maritima* et une distribution principalement continentale de *B. macrocarpa*. Cependant, la troisième espèce *Patellifolia patellaris*, la seule représentante du genre *Patellifolia*, avait une répartition limitée et restreinte au Sud-Ouest de la région centrale du « Souss » au Maroc (El Bahloul et *al*., 2006 ; El Bahloul, 2007 ; Hellier et *al*., 2011 ; Hellier et *al*., 2013).

D'autres enjeux importants basés sur l'évaluation et la valorisation des espèces sauvages du genre *Beta* et *Patellifolia* ont montré une importante variabilité génétique et une richesse en gènes codants pour des caractères agronomiquement intéressants associés aux stress biotiques, tels que, la résistance au virus de la veine jaune nécrotique (Beet necrotic yellow vein virus, BNYVV), agent causal de la rhizomanie), résistance à la tache foliaire de Cercospora (Cercospora leaf spot, CLS), résistance au virus de l'enroulement des feuilles de la betterave (Beet Curly Top Virus, BCTV) et la résistance aux nématodes à kyste (*Heterodera schachtii*). Ils codent également pour des gènes de tolérance/résistance aux stress abiotiques liés à la tolérance, à la salinité et à la sécheresse (Frese et *al*., 2001 ; Panella et Lewellen, 2007 ; McGrath et *al*., 2011 ; McGrath et Panella, 2018).

Ces ressources génétiques prennent de la valeur ajoutée par leur évaluation, leur gestion et leur utilisation en sélection. Leur exploitation pour l'enrichissement de la base génétique de betterave à sucre serait nécessaire, sachant que cette dernière est considérée comme une culture introduite au Maroc, au début des années soixante (Agbani, et Jenane, 2000). Il s'agit d'une plante produite et développée par l'homme jouissant d'une certaine stabilité et homogénéité des caractères. Ce qui peut induire des obstacles dans les capacités adaptatives aux nouveaux environnements. D'ailleurs, il y a à la fois une absence totale de variétés locales de betterave cultivée et des conditions climatiques généralement défavorables pour la production de semences betteravières au Maroc.

L'introgression de caractères d'intérêt agronomique via les croisements interspécifiques entre les espèces cultivées et les formes apparentées sauvages a été réalisée essentiellement pour confronter les contraintes de stress biotiques et abiotiques, augmenter la capacité d'adaptation des betteraves cultivées et récupérer la diversité génétique perdue lors de leur domestication (Monteiro et *al.*, 2018). Ceux-ci contribuent à l'enrichissement génétique de cette espèce et à l'élargissement de sa diversité (Andrello et *al.*, 2017 ; Frese et *al*., 2017). Toutefois, la coïncidence difficile de la période de floraison entre une espèce sauvage annuelle et une espèce cultivée bisannuelle, l'aptitude à la floraison de la betterave sucrière dans les zones de vernalisation limitées au Maroc, sont les principaux obstacles à l'hybridation interspécifique entre les différentes espèces et sous-espèces de betterave.

Pour surmonter tous les obstacles confrontant la culture de betterave cultivée, un programme de recherche a été lancé depuis 2005 par l'INRA-Maroc sur la valorisation des ressources génétiques sauvages apparentées à la betterave et collectées au Maroc et l'évaluation des hybrides interspécifiques entre des parents de betterave cultivée d'une part et sauvages d'autre part. Cette initiative nationale se démarque par son originalité. Les études approfondies de la collection marocaine d'espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée, visent la valorisation et la conservation de ces ressources, ainsi que la structuration génétique de sa

diversité, et son implication dans l'élargissement de la base génétique de betterave à sucre via les hybridations interspécifiques. Ces objectifs sont appliqués sur les trois taxons collectés localement, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *Patellifolia patellaris.* La valorisation de ces taxons ne peut être atteinte que par une étude orientée vers un ensemble de fins à réaliser au cours de cette thèse :

- Identifier et analyser la diversité éco-géographique des espèces sauvages apparentées à la betterave à sucre existantes au Maroc et déterminer les facteurs qui influencent la répartition de leur diversité génétique ;
- Caractériser les différentes populations des espèces collectées localement par des descripteurs agro-morphologiques pour structurer leur diversité génétique ;
- Mettre au point une méthodologie d'hybridation interspécifique dans le contexte agro-climatique national et évaluer les hybrides issus des croisements entre les espèces sauvages et cultivée de betterave ;
- Analyser la ploïdie des hybrides et de leurs parents et identifier l'héritabilité des caractères et leur transmission à la descendance.

Chapitre I : Revue bibliographique

A. Ressources et diversité génétique

Les ressources phyto-génétiques constituent un réservoir de gènes, souvent dotées d'une signification économique et écologique particulière, en raison de leur grande capacité adaptative aux conditions difficiles du milieu. Grâce également à leurs teneurs très élevées en substances bioactives qui sont synthétisées en réponse aux différents stress et perturbations, ayant des propriétés médicinales, alimentaires et un fort potentiel agronomique.

Une ressource génétique est définie par la Convention sur Diversité Biologique (CDB, 1992), comme du '*matériel d'origine végétale, animale, microbienne ou autre, contenant des unités fonctionnelles de l'hérédité*' (Bouchel et *al*., 2020). Les ressources phytogénétiques peuvent être considérées comme des ressources naturelles limitées et périssables. Elles fournissent la matière première ou ce qu'on appelle les gènes qui lorsqu'ils sont utilisés et combinés de la bonne façon, produisent de nouvelles et meilleures variétés végétales, constituant une source irremplaçable de caractéristiques telles que la résistance aux maladies, l'adaptation locale et la productivité.

La diversité de ces ressources est menacée par l'érosion génétique, un terme qui désigne la perte de gènes individuels et de combinaisons de gènes. Parmi les principales causes de l'érosion génétique figurent la surexploitation massive des populations spontanées associée à d'autres facteurs environnementaux, tels que les périodes de sécheresse longues et fréquentes, le surpâturage, l'apparition de nouveaux ravageurs, de plantes adventices et de maladies ou encore la dégradation environnementale. Aussi, les facteurs anthropiques, comme par exemple l'urbanisation, aboutissent certainement à la raréfaction et fragilisation de certaines populations naturelles (El Gazzah et Chalbi, 1995 ; Garnier et Vignot, 2013).

C'est pour l'ensemble de ces raisons, il est jugé nécessaire de conserver toutes les sources potentielles de biodiversité, des populations sauvages aux variétés contemporaines, au niveau de leurs zones pour l'ensemble des pays en vue d'une conservation efficiente et une utilisation durable.

1. Conservation des ressources génétiques

La protection effective et efficace, et la préservation du matériel génétique ainsi que l'accès facile au matériel génétique et les informations qui y sont liées, constituent l'objet principal de tous les programmes de conservation du germoplasme. Pour une conservation efficace et correcte il faut (Charrier et *al.*, 1984) :

- Identifier correctement l'espèce concernée ;
- Déterminer l'aire de répartition géographique actuelle de l'espèce ;
- Définir les limites du pool de gènes de l'espèce concernée ;
- Appliquer la meilleure technique de conservation possible.

Il existe deux stratégies pour conserver la diversité génétique : la conservation *in situ* et la conservation *ex situ* (Brugel et Dehondt, 2007).

1.1. Conservation *in situ*

La conservation *in situ* correspond à la conservation des ressources vivantes par leur maintien au sein des écosystèmes naturels dans lesquels elles se trouvent. Elle est particulièrement appropriée pour des espèces sauvages. Elle a pour objectif soit la protection de l'habitat des espèces, soit la réduction des menaces affectant l'espèce sur l'habitat. Ce type de conservation ne protège pas seulement la diversité génétique, mais elle permet aussi l'évolution génétique avec le climat, par l'apparition des nouveaux allèles et nouvelles combinaisons de gènes avec le temps.

1.2. Conservation *ex situ*

La conservation *ex situ* a pour objectif d'empêcher l'extinction locale, régionale ou mondiale d'une espèce connue et documentée. Elle correspond à une multiplication représentative de la diversité génétique des plantes cultivées et de leurs espèces apparentées sauvages, et leurs maintiens hors de leur milieu naturel, à l'aide des banques de génes.

2. Utilisation des ressources génétiques

L'exploitation des ressources génétiques a une relation étroite avec le savoir et les connaissances scientifiques sur leurs bénéfices et leurs propriétés pour, accroître et développer des produits commerciaux.

Conserver des ressources phytogénétiques est automatiquement nécessaire pour la sécurité alimentaire et l'agro-biodiversité. Pour une utilisation durable et un partage équitable de ces ressources dans l'alimentation et l'agriculture, il faut comporter notamment les mesures suivantes (CGRFA, 2018 ; 2019) :

1. Mise en place et le maintien de la diversification de systèmes agricoles subventionnée par des politiques agricoles loyales ;
2. Evaluation de la variation intra et interspécifique afin de valoriser et conserver la diversité biologique ;
3. Développement des efforts de sélection pour la mise au point de variétés qui répondent spécifiquement aux besoins sociaux, économiques et écologiques ;
4. Élargissement de la base génétique des plantes cultivées et augmentation de la diversité du matériel génétique mis à la disposition des agriculteurs ;
5. Utilisation accrue des espèces spontanées et des plantes cultivées adaptées aux conditions locales ;
6. Utilisation de la diversité génétique pour une gestion raisonnable, conservation efficace et une exploitation durable tout en respectant une sélection végétale et un développement agricole performants ;
7. Surveillance et ajustement des stratégies de sélection et les réglementations en faveur de la distribution des semences et la mise en vente des variétés.

Parmi les ressources phyto-génétiques qui constituent un potentiel génétique important et une source de diversité irremplaçable, figurent les espèces et sous-espèces sauvages apparentées à la betterave.

B. Espèces apparentées à la betterave cultivée

Les espèces sauvages apparentées aux cultures (Crop Wild Relatives) sont des espèces étroitement liées aux cultures, y compris les progéniteurs de cultures, qui représentent un important réservoir de ressources génétiques apportant des caractéristiques potentiellement bénéfiques aux cultures avec des avantages économiques évidents. Ces ressources sauvages présentent ainsi des niveaux beaucoup plus élevés de variation génétique que leurs variétés cultivés, sélectionnés et inventés par l'Homme. Elles sont alors la principale source de la diversité génétique, porteuses de nouveaux caractères de résistance biotique et abiotique, et largement utilisées dans les programmes de sélection des principales cultures (Letschert et Frese, 1993 ; Ribeiro et *al*., 2016).

L'Europe et la région Méditerranéenne constituent les centres les plus importants pour la diversité relative aux espèces sauvages, où il existe encore un patrimoine génétique sauvage intéressant et potentiel apparenté à des cultures importantes telles que la betterave sucrière « *Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* » (Frese et *al.*, 2001; Leys et *al.*, 2014 ; Romeiras et *al.*, 2016 ; Monteiro et *al.*, 2018). Il s'agit d'une espèce cultivée ayant la plus grande valeur économique dans l'ordre des Caryophyllales et considérée comme l'une des dix premières du classement mondial, avec une production d'environ 275 millions de tonnes dans 55 pays, fournissant environ 30% de sucre produit annuellement (USDA/ERS, 2018 ; OCDE/FAO, 2020). A l'échelle nationale, la production de la betterave à sucre est estimée à 3 896 mille en 2019 (MAPMDREF, 2021 ; Harbouze et *al*., 2019).

Les espèces et sous espèces sauvages apparentées à la betterave jouent un rôle important et irremplaçable dans l'élargissement de la base génétique et le maintien des caractéristiques importantes sur le plan écologique de la betterave sucrière. Pour une utilisation efficace et raisonnable, une valorisation des ressources génétiques liées à la betterave serait impérativement nécessaire basée sur des connaissances approfondies au niveau : historique, taxonomique, génétique, capacité adaptative avec l'environnement, pool génétique de reproduction et de croisements.

1. Origine de la betterave

La betterave maritime sauvage (*Beta vulgaris* subsp. *maritima* Arcang) a longtemps été considérée comme l'ancêtre de toutes les variétés cultivées de nos jours (Biancardi et *al*., 2012 ; 2020), c'est que des données moléculaires récentes ont confirmé (Jung et *al*., 1993 ; Letschert et *al*., 1994, Romeira et *al.*, 2016).

Son nom spécifique fait bien entendu référence à son habitat de prédilection, *Beta vulgaris* subsp. *maritima* poussait principalement sur les côtes maritimes, et capable de tolérer à la fois

les situations sévères de sécheresse et les fortes salinités de leurs milieux naturels (Shaw et *al.*, 2002).

Il semble que la betterave maritime ait fait partie de l'alimentation humaine dès l'Antiquité. La première utilisation de cette plante remonte à la préhistoire, lorsque les feuilles ont été récoltées et utilisées comme légume cru ou plante potagère (Von Boguslawski, 1984). Des preuves de récolte et d'utilisation ancienne et répandue de la betterave maritime sont les macro-résidus (graines, feuilles, tiges, fragments de parenchyme racinaire, pollen...), qui ont été trouvés dans des différents sites européens, asiatiques et africains, datant de la fin du mésolithique et de l'époque prédynastique égyptienne (5600-4000 avant J.-C.) jusqu'à l'époque gréco-romaine (395 après J.-C.) (Pals, 1984 ; Fahmy, 1997 ; Kubiak-Martens, 1999 ; Robinson et Harild, 2002 ; Nieuwhof, 2006 ; Voigt et *al*., 2008 ; Bottema, 2010).

Quant à la zone d'origine de la betterave, l'Europe ou les régions très voisines étaient depuis longtemps considérées comme le refuge originaire de cette espèce, ce qui a été rapporté en 1885 par De Candolle, en raison du grand nombre d'espèces sauvages du genre *Beta* présentes dans toute la région. Il a également mentionné que l'espèce classée à l'époque comme *Beta cicla* Linn. était l'origine de la betterave, il s'agit probablement de *B. vulgaris* subsp. *maritima*, puisque l'aire de répartition naturelle de *B. cicla* (De Candolle, 1884) était parfaitement identique avec la distribution de *B. vulgaris* subsp. *maritima* décrit plus tard par plusieurs auteurs comme Becker-Dillingen (1928) et Ulbrich en 1934. Les localisations géographiques des espèces de betteraves mentionnées dans la littérature coïncident avec les aires de répartition décrites par Becker-Dillingen (1928) et Ulbrich (1934), qui sont résumées dans la figure I-1. Selon Coons (1954), l'origine de la betterave marine pourrait être localisée dans les zones délimitées par Ulbrich.

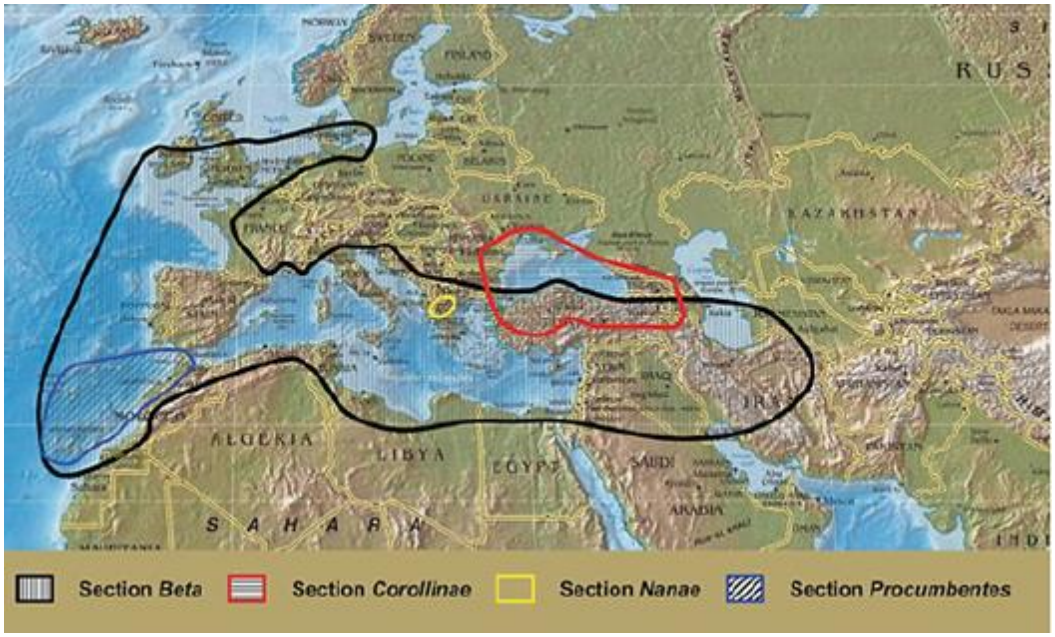


Figure I - 1 : Carte de la distribution des sections de *Beta* similaire à l'aire de répartition délimitée par Becker-Dillingen (1928) et Ulbrich (1934) (cité et complété par Biancardi et *al*., 2020).

Un certain nombre d'auteurs s'accordent à situer l'origine du genre *Beta* en Asie dans les zones comprenant les rivages de mers (Biancardi et *al.*, 2012). D'autre part, les analyses de la diversité cytoplasmique ont confirmé que les pays méditerranéens devraient être la zone d'origine de la betterave maritime, où elle est encore largement répondue (De Bock, 1986 ; Cheng et *al.*, 2011).

2. Taxonomie de la betterave

La betterave est une espèce allogame à pollinisation anémogame et à dissémination barochore appartenant à la famille des Amaranthacées et de sous-famille des *Bétoïdées* (APG, 2003). La nomenclature Angiosperm Phylogeny Group, APG, reflète les nouvelles connaissances sur l'évolution historique et les relations de parenté entre les espèces découvertes grâce aux études moléculaires et phylogénétiques, introduisant des révisions taxonomiques notables de la classification classique.

La taxonomie de la betterave a été toujours sujet de divergence entre les chercheures, en raison de la forte variabilité génétique et la présence de formes sauvages et cultivées conspécifiques et inter-fertiles rendant difficile l'adoption d'une structure systématique stable au sein du genre *Beta*. Une classification précise et une description morphologique correcte sont toujours importantes pour identifier facilement et sans erreurs les espèces inventoriées. La floraison constitue la meilleure période pour l'identification de la betterave (*Beta vulgaris*), lorsque la plante achève sa forme morphologique finale reconnue par son port de croissance particulier, le type de segments du périanthe de la fleur, la position des bractées florales sur les tiges et les caractéristiques du glomérule à la maturation (Biancardi et *al*. 2020).

Historiquement, Transhel en 1927 a subdivisé le genre *Beta* en « sections », un terme qui a été employé pour la première fois dans la classification taxonomique. Depuis, différents auteurs ont modifié ces sections au fil des années (Ulbrich, 1934 ; Buttler, 1977).

Selon Ford-Lloyd et ses collègues (1975), le genre *Beta* a été divisé en quatre sections : *Vulgaris* (*Beta* dans la classification actuelle), *Corollinae, Procumbentes* (anciennement *Patellares*) et *Nanae*. La section *Beta* comprend les espèces sauvages et les betteraves cultivées « *Beta vulgaris* sous-espèce *vulgaris* ». La forme cultivée est divisée en quatre groupes : groupe des betteraves à feuilles, betteraves de jardin, betteraves fourragères et groupe des betteraves sucrières (Lange et *al.*, 1999). Letschert et *al.* (1994) et Ford-Lloyd (2005) ont encore révisé la section *Beta*.

Après plusieurs études plus poussées, basées sur des résultats phylogénétiques moléculaires et des différences morphologiques substantielles entre les espèces de la section *Procumbentes* et d'autres espèces de *Beta*, Kadereit et *al.* en 2006, ont révisé la taxonomie du genre *Beta* en déplaçant la section *Nanae* dans la section *Corollinae*. Ce qui est en accord avec l'étude menée par Hohmann et *al.* (2006) qui ont subdivisé le genre *Beta* en deux sections : *Beta* et *Corollinae* (Tableau I-1).

Romeiras et *al.* (2016), ont montré que *Patellifolia* devrait être un genre séparé de la section *Beta* (*Procumbentes*), soutenant que des difficultés rencontrées dans les programmes de

sélection sont principalement dues à la divergence génétique entre les espèces de *Beta* et *Patellifolia*.

Beta L. (Betoideae Ulbr., Chenopodiaceae Vent.) est un genre comprenant neuf espèces, alors que le nombre de taxons infraspécifiques (sous-espèces et variétés) n'est pas défini à l'heure actuelle, y compris les morphotypes sauvages et cultivés qui sont principalement inclus dans la très variable *Beta vulgaris* L. (Kadereit et *al*., 2006 ; Uotila, 2011 ; Iamonico, 2019).

La classification du genre (et de toute la sous-famille des Betoideae) a été récemment révisée par Iamonico (2019) qui a reconnu deux tribus, à savoir Betae (Moq.) Kadereit et *al*. et Halbitziae Ulbr. ; pour la tribu *Betae*, trois sections et quatre sous-sections ont été acceptées.

Tableau I - 1 : Classifications de la sous-famille des Betoideae (Amaranthaceae) selon la nouvelle révision taxonomique (Romeiras et *al*., 2016).

Genre	Section	Espèce
Beta	Sect. *Beta* (Pool génétique primaire)	*Beta vulgaris* *B. v.ssp. maritima* *B. v. ssp. adanensis* *B. v. ssp. vulgaris* *B. macrocarpa* *B. patula*
	Sect. *Corollinae* (Pool génétique secondaire)	*Beta corolliflora* *Beta macrorhiza* *Beta lomatogona* *Beta intermedia* *Beta trigyna* *Beta nana*
Patellifolia	(Pool génétique tertiaire)	*P. procumbens* *P. webbiana* *P. patellaris*

Comme toutes les espèces sauvages apparentées à une plante cultivée donnée, les espèces et sous espèces de betterave sont divisées en trois pools génétiques (primaire, secondaire ou tertiaire) en fonction de leur facilité à échanger des gènes avec la betterave cultivée pour développer des variétés améliorées (Harlan et de Wet, 1971).

- Le pool génétique primaire (PG1), composé de toutes les espèces qui peuvent être directement croisées avec la plante cultivée pour engendrer une descendance fertile, abondante et normale.
- Le pool génétique secondaire (PG2) est composé d'espèces sauvages qui sont différentes des espèces cultivées, mais encore suffisamment proches pour être croisées afin de produire une progéniture fertile. Les croisements limités peuvent être dues à une divergence écologique adaptative, qui dans le temps et l'espace s'évolue plus ou moins à une divergence génétique.
- Le pool génétique tertiaire (PG3) est composé d'espèces sauvages apparentées à des plantes cultivées encore plus éloignées.

Les difficultés de croisement et la distribution écologique limitée sont responsables de la divergence génétique des espèces de *Patellifolia* classées dans le troisième pool génétique, PG3 (Romeiras et *al.*, 2016 ; Monteiro et *al*., 2018).

3. Aire de répartition naturelle de betterave sauvage

D'innombrables endroits naturels des espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée ont été signalés dans la littérature montrant une large diffusion spatiale et une grande capacité d'adaptation pour les deux genres, *Beta* et *Patellifolia*.

3.1. Genre *Beta*

Les sections du genre présentent des différences importantes dans la répartition géographique (Figure I-2).

a. Section Beta

Les espèces de la section *Beta* sont centrées dans la région méditerranéenne, dans les sites de la côte Nord-africaine (Maroc, Algérie, Tunisie et Égypte). Elles peuvent être rencontrées tout au long du littoral maritime de la mer du Nord, de l'océan atlantique de l'Europe et de la Méditerranée. La zone de répartition s'étend jusqu'à l'Azerbaïdjan et le Nord-Ouest de l'Iran.

Les espèces sauvages de la section *Beta* se trouvent à des altitudes comprises entre -280 et 1300 m, et sont adaptées à une large gamme de conditions environnementales de fraîches et humides (en Irlande par exemple) aux chaudes et sèches comme dans le Sud de Cap vert Macaronèsienne (Toll et Hendriksen, 1981 ; Letschert et Frese, 1993 ; Frese, 2010). La distribution de ces espèces n'est pas limitée aux habitats du littoral maritime, mais ont été également trouvées dans des zones terrestres généralement salines.

La betterave maritime, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, a une capacité de colonisation impressionnante par rapport à toutes les autres espèces du genre *Beta.* Elle se trouve assez facilement sur les bords de la mer, les plages de sable, le long des estuaires, les falaises et les terrains rudéraux. (Doney et *al*., 1990 ; Frese et *al.*, 1990 ; Doney, 1992 ; Viard et *al.*, 2004 ; Fievet et *al.*, 2007). L'abondance des populations de betteraves maritimes est beaucoup plus faible au fur et à mesure qu'on se déplace vers l'intérieur des terres (Zohary, 1966), ce qui démontre les préférences environnementales de l'espèce (Biancardi, 1999).

L'espèce présente une très grande répartition avec une large gamme de latitude, qui varie d'environ 15° N à 58° N : vers l'est de l'Asie et à l'Inde orientale, vers l'Ouest des îles Canaries et du Cap-Vert, et vers le Nord tout au long de la côte atlantique jusqu'à la mer du Nord, y compris la côte des îles britanniques, du Danemark et de la Suède (Frese et *al*., 2012 ; Biancardi et *al*., 2020).

Plus de 10 940 observations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* ont été actuellement rapportées sur la période de 1800 à 2018 par le système mondial d'information sur la biodiversité (Global Biodiversity Information Facility : GBIF, 2018).

La betterave maritime est surtout rencontrée dans les zones côtières de la Méditerranée et l'Europe mais très rarement signalée sur les côtes de la mer du Nord, en Californie, au Moyen-Orient, en Inde, en Chine, et au Japon. En revanche, les autres espèces du genre *Beta* ont une répartition plus restreinte.

Beta adanensis, une espèce sauvage endémique de la Turquie, a été trouvée sur des sols salins des champs situés à l'intérieur des terres. Elle est limitée à la Méditerranée orientale et ne se rencontre pas sur les côtes atlantiques. (Buttler, 1977 ; Andrello et *al*., 2016).

Beta macrocarpa, semble tolérer des conditions extrêmes, capable de pousser sur des barrages en dehors de marais salants. Elle a été trouvée dans le Sud-Ouest de Portugal et d'Espagne, Sud-Est de Grèce et d'Italie, Ouest d'Asie, à la Macaronésie et au Nord d'Afrique (Kadereit et *al*., 2006, El Bahloul, 2007 ; Slama et *al*., 2016).

Beta patula est endémique à Madère, elle s'installe dans une aire de répartition très restreinte sur les deux petits îlots Ilhéu do Desembarcadouro et Ilhéu Chão. C'est la deuxième espèce de betterave sauvage la plus rare, non seulement en termes de fréquence d'occurrences régionales, mais aussi en termes de nombre d'individus composant l'espèce. Dernièrement, *B. patula* a été incluse dans la liste rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) en tant qu'espèce en danger critique d'extinction (UICN, 2011).

b. Section Corollinae

La principale zone de distribution de la Section *Corollinae* s'étend de l'Europe centrale et les Balkans jusqu'à l'Anatolie, le Caucase, le Sud de la Russie et l'Iran (Buttler, 1977). Les espèces sont présentes en Turquie et dans des régions adjacentes jusqu'en Iran. Ces espèces sont adaptées aux hivers froids et aux étés chauds et secs. Les sites de collecte sont exclusivement à l'intérieur des terres sur une altitude fluctuant de 650 à 2350 m.

En Turquie, *B. lomatogona, B. trigyna, B. corolliflora* et *B. intermedia* étaient principalement considérées comme des mauvaises herbes des terres cultivées, poussant notamment en bordure des champs agricoles des grandes cultures telles que le blé et l'orge. *Beta corollifora,* a été également trouvée dans le Sud-Ouest de l'Asie et Caucase. Seulement 10% des sites de collecte faisaient partie de la végétation naturelle (côté cours d'eau, prairies collinaires). *Beta lomatogona,* est spécifiquement adaptée à l'état aride. La compétitivité de l'espèce cesse rapidement avec l'augmentation de l'humidité du climat et du sol. *Beta macrorhiza* a été trouvée sur les bords de route et considérée comme une plante rudérale (Turquie, Iran, Azerbaïdjan et Arménie).

L'ancienne section *Nanae,* nouvellement inclue dans la section *Corollinae,* représentée par la seule espèce endémique de Grèce, *Beta nana,* qui a une aire de répartition très limitée (Buttler, 1977 ; Letschert, 1993 ; Strid, 1995). Une enquête sur les espèces a été menée par Dale (1980, 1981) et répétée par Frese et *al*. (2009) montre que les populations de *B. nana* ont été échantillonnées sur les hautes montagnes à des altitudes comprises entre 1 825 et 2 750 m (Parnassos, Chelmos, Giona, Olympos, Vardoussia et Taiyetos). Le climat à ces altitudes est frais et humide sous l'effet de l'accumulation des nuages autour des montagnes. L'espèce est présente sur les substrats calcaires et sur de courtes pelouses au bord des prairies avec un sol relativement humide.

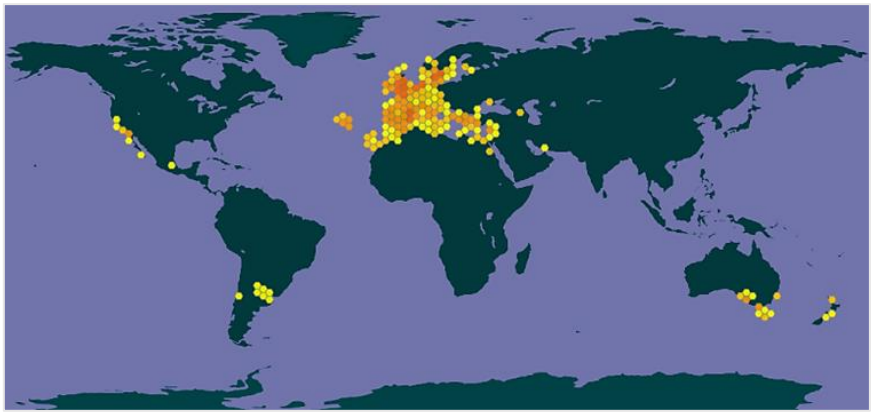


Figure I - 2 : L'aire de répartition des espèces et sous espèces sauvages du genre *Beta* de la sous famille de Betoideae (GBIF, 2019).

3.2. Genre *Patellifolia*

Les espèces du genre *Patellifolia*, *P. patellaris*, *P. procumbens* et *P. webbiana*, sont présentes sur toute une série d'habitats terrestres et maritimes dans une aire de distribution limitée (Bramwell et Bramwell, 1974). Les aires de répartition de ces espèces sont illustrées dans la figure I-3.

Les espèces peuvent être rencontrées en forte abondance dans la région de la Méditerranée occidentale, y compris le Sud-Est et le Sud de la péninsule Ibérique, et est également présentes aux îles Capverdiennes et Canaries, ainsi que dans les zones côtières et intérieures de Madère. (Frese et *al*., 2012). Les trois espèces de *Patellifolia ont* été principalement trouvées sur les bords de routes sèches ou des endroits rudérales dans ou autour des villages, et aussi sont adaptées aux conditions climatiques arides et aux hivers doux sans gel. *Patellifolia patellaris* a été trouvée à une altitude de 200 m dans les zones intérieures, ainsi que dans les zones d'embruns côtières (Frese et *al.*, 2001).

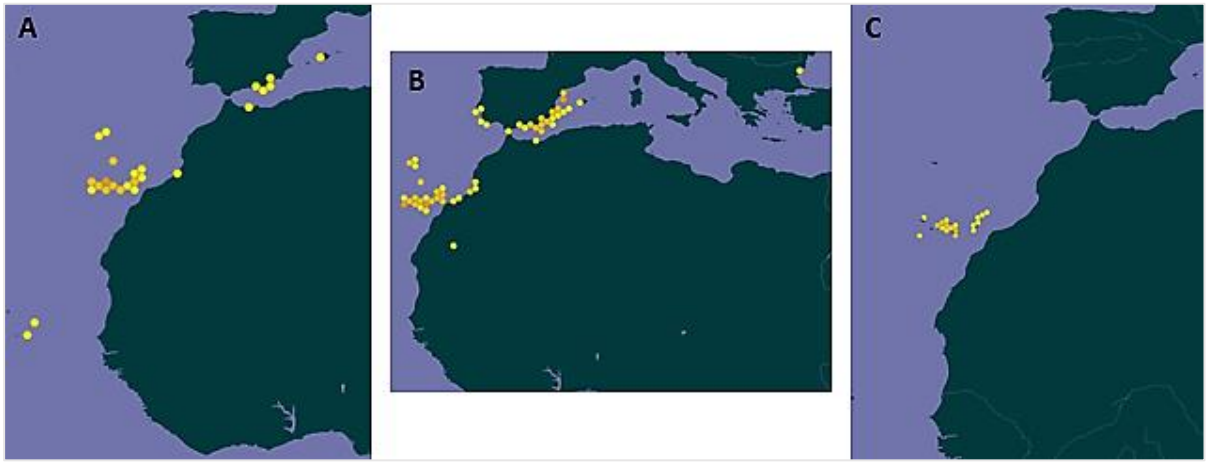


Figure I - 3: L'aire de répartition des espèces sauvages du genre *Patellifolia* de la sous famille de Betoideae. A = *P. procumbens*; B = *P. patellaris*; C = *P. webbiana* (GBIF, 2019).

Collectivement, tous les taxons sauvages apparentés à la betterave cultivée sont adaptés à une très large gamme de milieux naturels. Le tableau I-2 résume la distribution géographique et les caractères écologiques des espèces sauvages de *Beta* et *Patellifolia*.

Tableau I - 2 : Répartition géographique et caractéristiques écologies des taxons sauvages de la sous-famille des Betoideae (Amaranthaceae). (Romeiras et *al*., 2016 ; Monteiro et *al*., 2018).

Taxon	Distribution géographique	Ecologie
***Beta* L.** **Section. *Beta* Syn. *Vulgare*. (Ulbrih)**	Région de la Méditerranée occidentale et archipels macaronésiens	
***B. macrocarpa* Guss.**	Afrique du Nord et Canaries, péninsule ibérique, Asie de l'Ouest, Macaronésie, Europe du Sud-Est (Grèce, Italie)	Sites côtiers secs, marais salants, bords de champs, bords de routes
***B. patula* Aiton**	Madère (endémique)	Sites côtiers secs
***B. vulgaris* subsp. *adanensis* (Pamukç.) Ford-Lloyd & J.T.Williams**	Europe du Sud-Est (Grèce), Asie de l'Ouest (Chypre, Turquie, Syrie)	Habitats perturbés, steppes
***B. vulgaris* ssp. *maritima* (L.) Arcang.**	Côtes méditerranéennes (péninsule ibérique et Afrique du Nord), Macaronésie (Açores, Madère et Canaries), côtes atlantiques (Europe du Nord, Sud-Ouest et du Sud-Est), Asie du Ouest	Falaises côtières, plages de pierre et de sable, marais salants, les explorations salines, prairies côtières, lieux rudimentaires
***B. vulgaris* ssp. *vulgaris* (L.)°**	Largement cultivée	Zones généralement plates et humides
Section *Corollinae* (incl. sect. *Nanae*)	Région de la Méditerranée orientale et Asie du Sud-Ouest	
***B. corolliflora* Zosimovic ex Buttler**	Asie du Sud-Ouest, Caucase	Plus de 1300 m d'altitude dans des endroits rudimentaires, des prairies, des pâturages, des berges de ruisseaux
***B. lomatogona* Fisch. & C.A.Mey.**	Arménie, Azerbaïdjan, Iran, Turquie	Zones de montagne (850-1 500 m d'altitude), zones salines, steppes, semi-déserts, friches sèches désertiques, bords de route, terres agricoles
***B. macrorhiza* Steven**	Arménie, Azerbaïdjan, Daghestan, Turquie	Steppes, terres agricoles, lits de rivières asséchés, friches dans les régions montagneuses
***B. nana* Boiss. & Heldr.**	Europe du Sud-Est (Grèce)	Lieux rudimentaires, dépressions du sol des prairies à plus de 1 800 m d'altitude
B. trigyna Waldst. & Kit.	Asie occidentale, Caucase, Europe de l'Est et du Sud-Est	Lieux rudimentaires, prairies
***B. intermedia* Bunge ex Boiss. (probably a hybrid of *B. lomatogona* × *B. trigyna*)**	Arménie, Turquie	Champs agricoles
***Patellifolia* A.J.Scott, B.V. Ford-Lloyd & J.T.Williams**	Région de la Méditerranée occidentale et dans les archipels macaronésiens	
***P. patellaris* (Moq.) A. J. Scott, B.V. Ford-Lloyd and J. T. Williams**	Afrique du Nord, Madère, Canaries et Cap Vert, Péninsule ibérique, Italie	Sites côtiers secs, zones rocheuses sèches de faible altitude
***P. procumbens* (C.Sm.) A. J. Scott, B.V. Ford-Lloyd & J.T.Williams**	Macaronésie, Madère, Canaries	Sites côtiers secs
***P. webbiana* (Moq.) A. J. Scott, B.V. Ford-Lloyd & J.T.Williams**	Canaries (endémique)	Sites nitrophiles rudimentaires

4. Taxons sauvages de betteraves trouvés au Maroc

4.1. Distribution naturelle

Les espèces sauvages apparentées à la betterave sont des plantes vivaces à courte durée de vie qui poussent généralement sur des endroits sableux ou associés à des substrats rocheux (De Cauwer et *al*., 2010). La région méditerranéenne était considérée depuis toujours comme un refuge, où ces espèces étaient largement répondues (De Candolle, 1884). C'est une zone stratégique qui a été l'objet de plusieurs études de prospection et de collecte des espèces sauvages de betterave, notamment au Maroc. Plusieurs études ont mentionné l'existence d'espèces de betteraves sauvages au Maroc et ont décrit ainsi les zones où elles poussent spontanément.

Dans une exploration entreprise par des scientifiques japonais en 1990, un ensemble de 15 accessions de la section *Beta* a été prospectée dans les zones côtières du Maroc (Figure I-4, B). Une accession était trouvée sur la côte méditerranéenne à une altitude de 60 m et une distance de 20 km de la mer. Cependant, les autres accessions ont toutes été rencontrées sur les côtes atlantiques de Casablanca à Essaouira sur une bande littorale près de la mer de 0,5 m jusqu'à 37 km et une altitude inférieure à 130 m (Frese, 1992).

Vingt ans plus tard, en 2010 et 2012, d'importantes visites de terrain ont été effectuées pour identifier les espèces de betteraves sauvages existantes et leur répartition géographique au Maroc, tout en couvrant l'ensemble du territoire national. Les missions de collecte ont été faites par l'équipe de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA-Maroc) en collaboration avec des chercheurs américains du Service de la Recherche Agricole (ARS) du Département de l'Agriculture des États-Unis (USDA). Dans le cadre de cette exploration, les deux façades côtières marocaines ont été explorées, le long de la côte atlantique de Tanger à Laayoune, la côte méditerranéenne ainsi que les zones intérieures continentales (Figure I-4, A).

Deux taxons sauvages du genre *Beta* ont été trouvés : *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarpa*. *Beta vulgaris* subsp. *maritima* était largement répandue et présente dans la plupart des sites de collecte, avec une préférence pour le littoral, mais elle était aussi rencontrée à l'intérieur. *Beta macrocarpa* se trouvait dans les zones continentales à partir de 30 km de la mer et jusqu'à 1 000 m d'altitude. Une troisième espèce *P. patellaris*, d'un autre genre de *Patellifolia*, a été collectée sur les côtes méridionales du Maroc, avec une distribution approximative à l'écorégion côtière, de Safi à Laayoune. Les espèces sauvages de betterave s'étendait principalement dans la région forestière et arbustive, et les zones de collecte étaient généralement dans des sites perturbés, plages sableuses ou rocheuses, bords des routes, et sur les bordures des champs agricoles (El Bahloul et *al*., 2006 ; El Bahloul, 2007 ; Hellier et *al.*, 2011 ; Hellier et *al.*, 2013).

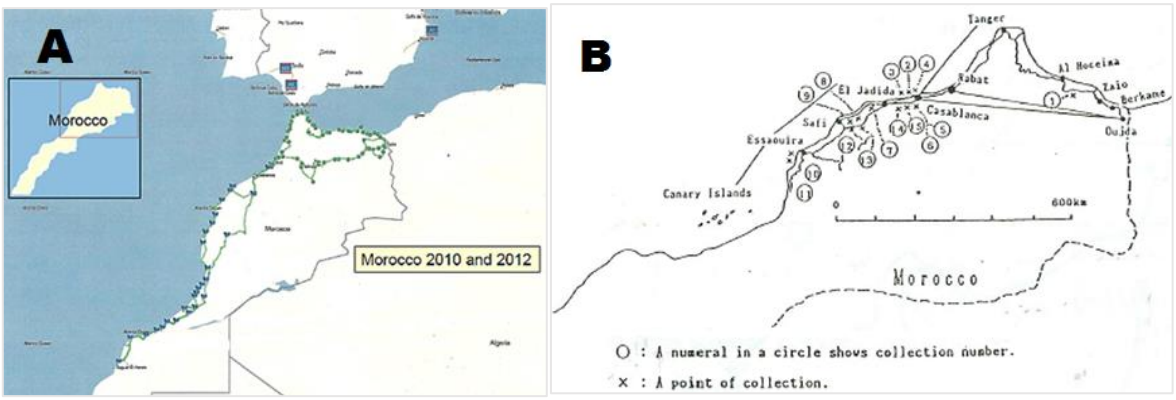


Figure I - 4 : Sites visités pour la collecte des espèces sauvages liées à la betterave cultivée en 1990 (B, Frese, 1992), 2010 et 2012 au Maroc (A, Hellier et *al.*, 2011 ; Hellier et *al*., 2013).

4.2. Description morphologique

a. Beta vulgaris subsp. *maritima* (L.) Arcang.

Plante annuelle ou pérenne, grêle, verte, glabre, caractérisée par ses longues inflorescences dépourvues de feuilles (juste de petites bractées), à tiges robustes étalées.

Des mesures moyennes ont été prises sur plusieurs populations de betteraves maritime : longueur du limbe 6,9 cm, largeur 5,4 cm, épaisseur 0,06 mm, longueur du pétiole 6,4 cm, largeur 3,3 mm, diamètre de la tige 1 cm, et hauteur de la plante entre 30 et 120 cm (Letschert et Frese, 1993). Chaque plante développe de 1 à 4 tiges (Proskowetz, 1896). Cette plante présente une variabilité des couleurs, vert et/ou rouge sur les tiges, nervures, pétiole, limbe, hypocotyles et la racine (De Vries, 1905). La figure I-5 montre un dessin d, une plante de *B. vulgaris* subsp. *maritima.*

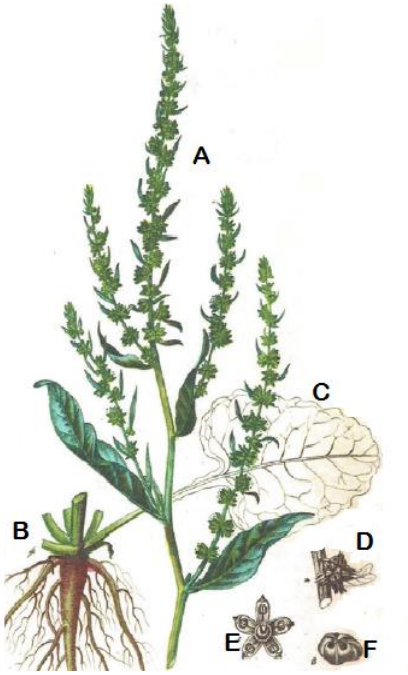


Figure I - 6 : Port de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A) et les dimensions moyennes de feuille (B), fruit (C), glomérule (D), fleur (E) et pétale (F) (Poiret, 1827 ; Maire, 1962).

- **Racine** pivotante, grêle, plus ou moins ligneuse, fibreuse, occasionnellement renflée, non charnue munie de plusieurs crochets ou d'un filet. La racine est normalement blanc-ivoire et rarement rose clair ou jaune (Munerati et *al*., 1913 ; De Vilmorin, 1923).
- **Feuilles** subentières, opposées et presque ovales ou deltoïdes, parfois de forme lancéolée ou rhombique. Les feuilles se développent en spirale serrée, disposées sur la couronne de la racine pivotante (Artschwager, 1926). Les feuilles basales caractérisées par un long pétiole inférieur ou égale au limbe ovale-triangulaire de 2,5 – 15 x 2 – 8 cm. les feuilles supérieures sont plus petites, subsessiles et réduites aux bractées florales.
- **Limbe** souvent asymétrique, est normalement brillant, glabre, et fréquemment cireux, avec un bord plus ou moins ondulé ou frisé. La pubescence (présence de poils) des feuilles est assez rare. Lors de la transition vers la phase de reproduction, les nouvelles feuilles deviennent plus petites (Artschwager, 1927 ; Lexander, 1980).
- **Tige** simple, épaisse sillonnée et très feuillée, ascendante, dressée, ou diffuse, allongée, robuste, ordinairement peu rameuse sous l'inflorescence, pouvant atteindre 1,30 m de long et de 0,92 cm d'épaisseur (Schindler, 1891 ; Von Proskowetz, 1896). La tige ou la tige de la graine commence à s'allonger à partir du centre de la rosette.
- **Inflorescences** denses à feuilles réduites à des bractées (2 – 8 mm de longueur) et absentes à la partie supérieure, à glomérules fructifères petits. La tige primaire et toutes les branches se terminent en inflorescences composées d'épis ramifiés portant les fleurs dans la partie supérieure (Artschwager, 1927).
- **Fleurs** hermaphrodites, petites, 3 – 4 mm de longueur, jaunâtres, sessiles, simples, ou plus fréquemment assemblées en grappes (glomérules) de 2 à 11, qui développent des graines multigermes à l'aisselle d'une feuille ou d'une bractée en glomérules réunis en pseudospicastres denses et en inflorescences spiciformes (Artschwager, 1927 ; Smith, 1987). La fleur se compose d'un calice de cinq sépales (2 – 2,5 mm), verts, étroits, entourés de cinq étamines (Hayward, 1938) incurvés, à marge scariolée et carénés abaxialement en vieillissant. Les sépales se déplacent progressivement vers une position perpendiculaire à l'axe de la fleur. Les bases des sépales et des étamines sont placées au-dessus de l'ovaire. Le nombre de fleurs par inflorescence est variable, même sur une même plante. Normalement, le plus grand nombre de fleurs par inflorescence se trouve à la base de la tige et diminue vers l'apex.
- **Pistil** tricarpellé avec un style court qui se termine par un stigmate à trois lobes ou plus (Smith, 1803 ; Artschwager et Starrett, 1933). L'ovaire renferme l'ovule, qui contient le sac embryonnaire et l'ovule.
- **Etamines** au nombre de 5, insérées sur un disque charnu et s'étendent au-dessus du pistil, portant les anthères constituées de deux loggias, chacune se composée de quatre sacs remplis de pollen (Artschwager, 1927 ; McGrath et *al*., 2007).
- **Périanthes** fructifères indurés à divisions carénées, 3 – 4 mm de diamètre, urcéolés à 5 lobes, concrescents.
- **Ovaire** semi-infère à une loge uniovulée.
- **Style** court, 2 – 5 stigmates.
- **Fruit** pentagonal, pyxide, 3 – 5 mm de diamètre, adhérant au calice persistant et accrescent.

- **Graine** horizontale lenticulaire, brune, lisse, 2 – 2,5 mm de diamètre, aplatie, à face supérieure ordinairement délimitée par un bourrelet périphérique, saillant, n = 9 chromosomes.
- **Glomérules** axillaires, pauciflores, constituant des épis lâches.
- **Floraison** de Juin à Septembre (Proust et Pitard, 1909 ; Maire, 1962 ; Chatelain et *al*., 2018).

b. Beta macrocarpa Guss.

Plante annuelle ou bisannuelle de 20 – 40 cm, verte, glabre.

- **Racine** grêle, pivotante et axomorphique.
- **Tiges** épaisses, vertes ou rougeâtres, fortement sillonnées, dressées ou décombantes, anguleuses, ramifiées, feuillées jusqu'au sommet, et portant fleurs et fruits souvent dès la base.
- **Feuilles** subentières assez épaisses, vite caduques à long pétiole avec un limbe ovale-triangulaire de 2,5 – 10 x 2 – 5cm. Feuilles caulinaires rapidement décroissantes, à marges ondulées, à pétiole de plus en plus court. Feuilles basales en rosette, petites, oblongues-spatulées, les autres rhomboïdales ou lancéolées. Feuilles florales sessiles, lancéolées ou oblongues-cunéiformes, bien développées sur toute l'inflorescence lâche glomérules fructifères concrescents indurés.
- **Fleurs** de couleur verte et/ou rose, hermaphrodites de 2 – 7 mm à l'aisselle d'une feuille ou d'une bracté en glomérules réunis en pseudospicastres lâches, parfois dès la base ou en inflorescence spiciforme au sommet des tiges fertiles. Fleurs glomérulées par 2 – 3, rarement 4 – 5, plus ou moins concrescentes.
- **Périanthe floral** vert, herbacé, et très coriace, à lobes rigides et dressés-étalés, à 5 sépales herbacés de 1,5 – 2,5 mm de diamètre, corolle jaune de 5 – 6 mm de diamètrele, fructifère induré-coriace, à division incurvée au sommet seulement, fortement carénée, concresent avec les voisins et tombant souvent ensemble avec la feuille. Axillaire à la dessication.
- **Stigmates** ordinairement 3, courts.
- **Fruits** gros « pyxide », à disque relevé en coupe évasée.
- **Graine** brune marron, horizontale et orbiculaire de 3 x 1,5 – 2 mm de diamètre, à tégument membraneux, finement réticulé par les cellules épidermiques, n = 9 chromosomes.
- **Floraison** de Février à Juillet (Proust et Pitard, 1909 ; Maire, 1962 ; Chatelain et *al*., 2018).

Un dessin et une photo d'un spécimen de *B. macrocarpa*, sont montrés dans la figure I-6.



Figure I - 7: Dessin de *B. macrocarpa*. A = Port, B = Glomérule, C = Portion de coupe longitudinale de glomérule (A gauche ; Maire, 1952). Photo d'un spécimen de *B. macrocarpa*, déposé à l'Herbier de San Diego Natural History Museum et Collecté par Detlef Bartsch en 1998 à Calexico en Californie. Code : 142789 (GBIF, 2019).

c. Patellifolia patellaris (Moq.) A. J. Scott, B.V. Ford-Lloyd and J. T. Williams

Plante annuelle, verte, glabre, peu charnue et procombante.

- **Racine** non renflée, pivotante, peu ligneuse, émettant ordinairement très nombreuses tiges.
- **Tiges** sillonnées, rampantes ou grimpantes, ordinairement rameuses, pouvant atteindre 1 m de long, feuillées jusqu'au sommet, et plus ou moins anguleuses.
- **Feuilles** ovales-deltoïdes, plus ou moins cordées à la base, entières, étalées, toutes conformes, alternes, pétiolées (0,7 – 3 cm de long). Feuilles florales largement ovales-lancéolées, semblables aux autres mais en taille plus petite.
- **Limbes** ovales-triangulaires ou ovales-rhomboïdals, entiers, pouvant atteindre 7 x 4 cm, peu épais et charnus, tronqués ou brusquement atténués-cordiformes à la base, aigus à obtus à l'apex, 3 – 5 nervures à la base, toutes non saillantes.
- **Fleurs** hermaphrodites ou polygames, vertes, petites, solitaires ou fasciculées par 2 – 3 à l'aisselle des feuilles sur presque toute la longueur des tiges et munies d'une bractée et de 2 bractéoles. Un rameau axillaire plus ou moins allongé, bientôt florifère naît souvent, en même temps que les fleurs dans les aisselles des feuilles inférieures. Fleurs libres dans le glomérule. Chaque fascicule subsessile, entièrement libre. Lobes des sépales très courts appliqués sur le fruit.
- **Périanthe** fructifère herbacé, 3 – 4 mm de longueur, 3,5 – 4 mm de largeur, libre, accrescent ou non, subsistant après le fruit, à 2 – 5 divisions, urcéolé à 5 lobes ovales, obtus, indurés, infléchis et apprimés sur le disque au sommet du fruit qui est plat ou en dôme plus ou moins élevé, plus rarement étalés-dressés, ordinairement plus ou moins distants, à peine carénés sur le dos à la base mais nettement sous le sommet. Segments du périanthe de 1 – 1,5 mm de long, incurvés.
- **Etamines** égalant les lobes du périanthe, à filets subulés et à anthères ovées. 5 étamines insérées sur un disque charnu.
- **Stigmates** très petits, 2 stigmates ovés, obtusiuscules, brièvement connés à la base.

- **Ovaire** uniloculaire et uniovulé formé par 2 (rarement 3 – 5) carpelles, supère, semi-infère.
- **Style** court.
- **Fruit** akénien adhérant au calice persistant, accrescent et ligneux, de 2 – 4 mm de long.
- **Graine** brune-marron, orbiculaire-comprimée, 2,5 – 3 mm de diamètre, 1 – 1,5 mm d'épaisseur, lenticulée, horizontale, à tégument membraneux, finement réticulé par les cellules épidermiques. n = 9 chromosomes.
- **Glomérules** axillaires constituant des épis lâches et à périanthes plus ou moins soudés à la base.
- **Floraison** décembre-juillet (Proust et Pitard, 1909 ; Maire, 1962 ; Chatelain et *al.*, 2018).

Une photo et un dessin de *P. patellaris* sont illustrés dans la figure I-7.

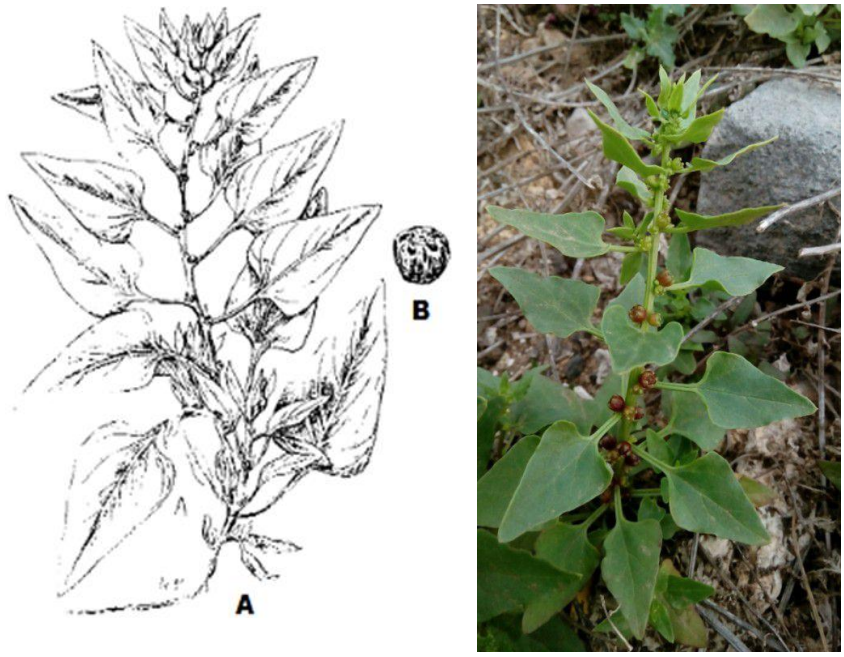


Figure I - 8 : Photo (A droite) et dessin (A gauche) de *P. patellaris.* A = port, B = Graine (Maire, 1962 ; GBIF, 2019).

C. Importance de betterave à sucre

1. Origine et domestication

La betterave sucrière est l'espèce cultivée la plus importante du genre *Beta* (Jung et *al*., 1993 ; Bruun et *al*., 1995 ; Lange et *al*., 1999 ; Kadereit et *al*., 2006). Elle est rapidement devenue la destination agro-culturelle la plus importante de l'espèce *B. vulgaris* depuis sa création en Allemagne au XVIII^{e} siècle.

La betterave à sucre est l'une des cultures les plus récentes par rapport aux autres cultures traditionnelles (Agbani, et Jenane, 2000). L'espèce a d'abord été cultivée principalement pour ses feuilles et comme légumes dans différentes civilisations de la région méditerranéenne, notamment égyptienne (4000 ans), grecque et romaine (Biancardi et *al*., 2012 ; 2020).

Dès le XVIII^{e} siècle, un sirop sucré des racines de betterave a été extrait pour la première fois par le botaniste français Olivier de Serres. En 1747, le chimiste prussien Andreas Sigismund

Marggraf a utilisé de l'alcool pour extraire le sucre des betteraves, en pourcentage très faible de 1,6% du poids frais de la racine (Kauffman et Priebe, 1979). Les variétés de betteraves sucrières cultivées actuellement sont issues de la betterave « blanche de Silésie » sélectionnée à la fin du siècle par le chimiste allemand Achard. Son amélioration progressive lui permet d'accumuler jusqu'à 20% de saccharose dans sa racine (Fasahat et *al*., 2018). Elle représente la deuxième source mondiale de sucre (USDA/ERS, 2018).

2. Culture et botanique

La betterave sucrière est cultivée dans le monde entier, mais principalement dans des climats chauds et tempérés, principalement localisées dans l'hémisphère Nord entre le 30° et le 62° parallèles de latitude Nord mais également en Uruguay et au Chili. Il y a une augmentation de la culture dans les régions subtropicales (Goebel, 2010). Les plus grandes superficies de betteraves sucrières cultivées se trouvent aux États-Unis, en Europe et en Chine (OECD/FAO, 2021).

La betterave sucrière est une plante bisannuelle, bien qu'elle soit généralement cultivée comme des annuelles, à germination épigée et formant une rosette de feuilles vert foncé brillantes avec des longs pétioles et des grosses racines de stockage emmagasinant les réserves de saccharose durant la première année de croissance végétative, ces réserves énergétiques sont utilisées pour produire des fleurs et des graines au cours de la deuxième saison. (Smith, 1987). En général, la betterave est plantée au printemps et récoltée à l'automne de la même année.

Au cours du développement reproducteur durant la deuxième année (stade reproductif), l'aspect phénotypique de la plante se différencie nettement de sa morphologie végétative, après exposition aux conditions de vernalisation, avec une période hivernale de basses températures comprises entre 4 et 7 °C, et des jours longs (Smith, 1987). Les tiges florifères s'allongent, les feuilles deviennent plus petites, les pétioles se raccourcissent et les racines deviennent ligneuses avec une faible teneur en sucre (Biancardi, 2005 ; McGrath et *al.*, 2007).

- **Racine** presque entièrement enfouie dans le sol et mesure entre 15 et 35 cm de long. Elle est robuste, tubérisée, napiforme, oblongue, subsphérique ou déprimée, parfois ostensiblement renflée formant une betterave avec l'hypocotyle, parfois formant une racine pivotante ramifiée, blanche ou jaune, conique, parcourue par deux sillons, et possède un collet plat. Elle peut contenir jusqu'à 20 % de son poids en sucre, stocké principalement dans sa partie la plus renflée. Elle se termine par un pivot, dont le prolongement peut descendre jusqu'à 2 m de profondeur.
- **Tige** décombante, dressée, ascendante ou couchée, souvent très rameuse et sillonnée, florifère anguleuse forme une inflorescence qui peut atteindre environ 1,2 – 1,8 m de haut (voire 200 cm).
- **Feuilles** glabres de forme ovale à cordée, de couleur souvent verte-foncée ou rougeâtre et plutôt brillantes. Feuilles basales en rosette, longuement pétiolées, à limbe souvent ondulé sur les marges, 2 – 40 cm de longueur, mince ou épais, un peu charnu. Feuilles caulinaires oblongues ou lancéolées, brièvement pétiolées, plus au moins aiguées, petites, subsessiles et rapidement décroissantes. À l'aisselle des feuilles, des pousses secondaires à croissance indéterminée forment une série de grappes (Forster et *al*., 1997).
- **Inflorescences** sont généralement grandes et plus ou moins ramifiées.

- **Fleurs** sont hermaphrodites, petites, sessiles, à pétales absents, accompagnées d'une étroite bractée verte et soit isolées, soit réunies en petits glomérules et disposées en petites cymes (Smith, 1987 ; Clapham et *al*., 1962 ; Højland et Pedersen, 1994).
- **Pistil** à trois carpelles entourés de cinq étamines et d'un périanthe à cinq sépales étroits.
- **Ovaire** forme un fruit enfoui dans la base du périanthe, contenant une seule graine de forme ronde à réniforme. Les ovaires des fleurs d'un même glomérule sont réunis dans le réceptacle commun du glomérule (Cooke et Scott, 1993).
- **Glomérules floraux** pauciflores, ordinairement 2 – 4 fleures.
- **Graine** brune-fauve, 2,5 mm de diamètre, à tégument membraneux, n = 9 chromosomes.
- **Floraison** : Avril-juillet (Proust et Pitard, 1908 ; Maire, 1962 ; Chatelain et *al.*, 2018).

Un dessin de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* est montré dans la figure I-8.

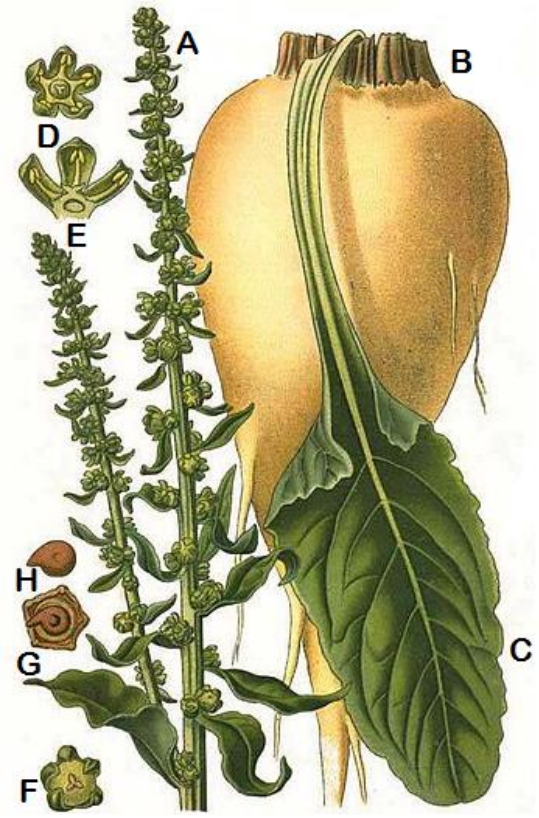


Figure I - 9 : Dessin de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*. Fragment de périanthe (A) ; Racine (B) ; Feuille (C) ; Fleur au stade floraison (D) ; Fleur en coupe longitudinale (E) ; Fleur au stage fécondation (F) ; Graine (G) ; Graine en coupe longitudinale (H), (Masclef, 1891 ; Maire, 1962).

2.1. Aire de culture

La betterave est l'un des légumes les plus populaires cultivés dans les lotissements et les jardins qui pousse rapidement. Elle est cultivée dans toute l'Europe sous divers biotypes (De Bock, 1985, Desplanque et *al*., 2000), aux États-Unis, en Afrique du Nord, en Asie et en Amérique du Nord et du Sud (Højland et Pedersen, 1994 ; Annuaire FAO, 2021).

En Europe centrale, la betterave à sucre est généralement cultivée à des altitudes inférieures à 400 m (OCDE, 2006), Le climat affecte à la fois le rendement de la betterave et sa teneur en

sucre. Pour produire une teneur en sucre élevée, la betterave sucrière a besoin d'au moins 170 jours de croissance et de niveaux élevés d'ensoleillement (Brouwer et *al.*, 1976), mais dans les pays nordiques, cette période de croissance est plus courte (seulement 150 jours). La culture a également besoin de grandes quantités d'humidité. Les champs de betteraves sucrières sont irrigués dans les régions à faibles précipitations.

Au Maroc, la betterave à sucre est une culture d'automne semée en Octobre, Novembre et récoltée en Juin, Juillet. Elle est facile à cultiver et prospère dans un large éventail de conditions climatiques de deux types principaux (CMGP, 2020), au niveau des cinq périmètres betteraviers:

- Subhumide : Loukkos, Gharb.
- Semi-aride : Doukkala, Tadla, Moulouya et Haouz.

2.2. Exigences pédoclimatiques

a. Température

La betterave pousse mieux dans un climat relativement frais et régulier. Les températures les plus favorables à la croissance sont comprises entre 15 °C et 19 °C (ORMVAD, 2012). C'est dans cette plage de températures relativement fraîches que la betterave développe ses couleurs les plus profondes, sa teneur en sucre la plus élevée et la meilleure qualité et forme de racine (INAPG, 2003 ; Nottingham, 2004). Au Maroc, les températures estivales élevées constituent le facteur le plus limitant du rendement de la betterave et imposent les dates limites de la récolte (CMGP, 2020). L'action d'une basse température de 5 °C pendant au moins 30 jours peut induire une montée à graine, au stade 6 feuilles chez la betterave (Nottingham, 2004).

b. Lumière

La betterave sucrière requiert une luminosité dont l'intensité est relativement élevée. Le poids et la quantité du sucre doublent quasiment lorsque la durée du jour passe de 8 à 10 – 14 heures/jour. Aussi, les intensités lumineuses élevées augmentent la surface foliaire et le rendement sucre (CMGP, 2020).

c. Type de sol

Les betteraves cultivées tolèrent un large éventail de conditions de sol, mais elles poussent le mieux dans des sites ouverts et ensoleillés, sur des sols fertiles, légers, et humides bien drainés. Les sols favorables sont des sols à texture fine, homogène et sans cailloux, car des obstacles au niveau du profil entrainent le développement de betteraves fourchues (CMGP, 2020 ; OCDE, 2006 ; ORMVAD, 2012). Les loams sableux profonds sont idéaux pour la betterave, surtout ceux à forte teneur en matières organiques, qui fournissent un engrais naturel et retiennent son humidité. Alors que les sols argileux et limoneux lourds puissent entraîner une mauvaise germination ou une mort au démariage et entraver le développement des racines (Nottingham, 2004 ; Agbani et Jenane, 2000).

d. PH du sol

Les racines de betterave sucrière sont légèrement tolérantes aux conditions acides, bien que les sols ayant un pH de 7 – 8 conviennent (OCDE, 2006).

2.3. *Opérations culturales*

Pour une culture très productive et exempte de parasites et de maladies, les façons culturales essentielles à appliquer sont (Agbani et Jenane, 2000 ; OCDE, 2006 ; ITB, 2015) :

- ✓ Préparation du lit de semences.
- ✓ Semis à plat, sur billons ou sur planches.
- ✓ Désherbage : Sarclage (mécanique, manuel ou à traction animale).
- ✓ Lutte contre les ravageurs, maladies et les mauvaises herbes.
- ✓ Irrigations fertilisations régulières.
- ✓ Arrachage des betteraves.

2.4. Installation de culture

a. Préparation du sol

Les travaux de préparation du sol sont considérés comme une phase primordiale dans l'élaboration du rendement dans la culture de la betterave aboutissant à une bonne structure du sol et à un lit de semences favorable à la germination et l'émergence rapide et régulière des graines. Ceci est réalisé par le labour qui permet un enracinement profond pour un peuplement homogène et suffisant (Nottingham, 2004 ; Taky, 2008 ; ITB, 2015).

b. Date de labour

Dans le cas des périmètres betteraviers du Maroc, les labours précoces, juste après la récolte, sont à conseiller dans la mesure où les sols sont encore humides et faciles à travailler. La racine pivotante de la betterave exige une structure homogène. En conditions normales, le labour profond se fait sur une grande profondeur d'environ 25 à 35 cm afin de faciliter la croissance sans déformation des racines ni l'apparition de racines fourchues (CMGP, 2020). La plupart des agriculteurs au Maroc pratique le labour à la charrue à socs ou à disques (ORMVAD, 2012). Cette opération contribue au nettoyage du sol et à la lutte contre les adventices en les détruisant mécaniquement. Il est pratiqué en été ou au début de l'automne, pour bénéficier de l'action structurante de l'humectation-dessiccation sur les sols argileux, obtenir une terre ameublie et détruire les adventices ou les repousses (INAPG, 2003 ; Nottingham, 2004).

c. Reprises superficielles

Elles viennent après le labour. Elles permettent d'ameublir le sol en surface et sur la profondeur du lit de semences (5 à 6 cm) par un passage croisé de covercrop, de rotavator, de herse ou d'instruments à dent flexibles. L'objectif est d'avoir une profondeur de semis constante et régulière et un contact étroit entre la terre fine et la graine. Ceci permettra une humidification rapide des semences et une germination et levée homogène. La profondeur de semis optimum se situe entre 2 et 3 centimètres (ORMVAD, 2012 ; ITB, 2015).

d. Densité

En ce qui concerne le semis, celui-ci est réalisé soit manuellement ou mécaniquement par des semoirs de précision équipés d'éléments semeurs. La distance entre les lignes de semis ou écartement le plus généralement utilisé est en moyenne de 50 cm. L'espacement recommandé

entre graines sur la ligne de semis se situe autour de 16 à 60 cm selon le mode d'irrigation cm (Nottingham, 2004 ; ITB, 2015). L'écartement entre les rampes de goutteurs est de 1m. Dans des essais menés dans la région de Doukkala au Maroc, la densité des graines appliquée est de 142 000 graines/ha, tout en gardant une densité en pieds ne dépassant pas 120 000 pieds/ha. La quantité de semences utilisée dans le semis est de 4,5 à 5 kg par ha.

e. Mode de semis et germination

Les formes cultivées de *Beta vulgaris* doivent être propagées à partir de graines. Les boules de graines sont semées directement dans le sol, lorsque la température du sol est supérieure à 7 °C (INAPG, 2003 ; ITB, 2015).

f. Semences

Aujourd'hui, les semences monogermes qui sont utilisées. Les graines sont souvent enrobées, utilisant comme base les graines nues avec une préférence de calibre située entre 3,5 et 4,5 mm, et protégées par des substances neutres qui permettent d'avoir des graines de forme sphérique plus régulières et calibrées entre 3,75 et 4,75 mm (ORMVAD, 2012).

Il existe de nombreuses marques commerciales de semences, mais seules quelques-unes sont largement utilisées (INAPG, 2003 ; ITB, 2015), on distingue trois grands types de variétés :

- **Type E** (de l'allemand "Ertragreich", riche en rendement), présente un cycle long, à poids de racines élevé (900 g), mais pauvre en sucre (14 – 15%), sans intérêt pour l'industriel.
- **Type Z** ("Zuckerreich", riche en sucre), à cycle court, rendement en racines faible par rapport aux autres types de variétés, à racines coniques et petites (600 g) avec une teneur en sucre élevée (17 – 18%).
- **Type N** ("Normalreich", normalement riche) ; présente une richesse saccharine moyenne, rendement moyen et un cycle moyen.

g. Irrigation

Les besoins en eau de la betterave à sucre ayant une durée moyenne de cycle de 220 jours, varient entre 550 mm pour le semis précoce et 690 mm pour le semis tardif, en année climatique normale. (taky, 2008 ; ORMVAD, 2012). Dans les Doukkala, en année climatique normale (pluviométrie totale de 330 mm entre octobre et février) les besoins nets d'irrigation de la betterave à sucre sont estimés comme suit :

- Betterave précoce (semis septembre) : 270 mm (2 700 m^3/ha).
- Betterave de saison (semis octobre) : 350 mm (3 500 m^3/ha).
- Betterave tardive (semis décembre) : 490 mm (4 900 m^3/ha).

2.5. Entretien de la culture

a. Fertilisation

L'application d'engrais ou de chaux est parfois nécessaire pour obtenir des rendements optimaux ou rentables. En particulier chez la betterave sucrière qui est l'une des cultures ayant les besoins les plus élevés en éléments nutritifs. Par tonne de racines, une récolte de betterave

à sucre prélève environ 4 à 4,5 kg d'azote (N2O), 1,5 à 2 kg de phosphore (K2O) et 8 à 10 kg de potassium (P2O5) ; en plus des éléments secondaires comme le magnésium (Mg), le soufre (S) et les oligo-éléments tels que le bore (B) et le manganèse (Mn) (INAPG, 2003 ; ORMVAD, 2012 ; Nottingham, 2014 ; ITB, 2015 ; CMGP, 2020).

b. Protection phytosanitaire

L'obtention d'un peuplement homogène de la betterave à sucre est une étape importante pour la réussite de la culture. La culture peut être attaquée par plusieurs ravageurs et maladies durant tout son cycle de développement. Les principaux ennemis de début de cycle de la culture sont les fontes de semis, les taupins, des larves de cléone, et les larves de Prodenia. En pleine végétation, la partie foliaire des plantes peut être attaquée par la casside, la cercosporiose, Prodénia, l'oïdium et la rouille. En fin de cycle, les racines sont soumises aux attaques des agents de pourritures (INAPG, 2003 ; Nottingham, 2014 ; ITB, 2015 ; CMGP, 2020).

La réussite de la protection dépend de la capacité de détection précoce des attaques des ennemis de la culture, de l'appréciation du risque et de l'utilisation adéquate des moyens de lutte préventifs et curatifs. Les principales méthodes culturales préventives chez la betterave sucrière sont :

- La rotation et l'enfouissement des résidus de la betterave à sucre.
- Les semis tardifs (après mi-novembre) réduisent les risques d'infection précoce de la culture par La cercosporiose.
- Utilisation des variétés résistantes qui permettent de maintenir la maladie à des niveaux économiquement acceptables même sous des conditions favorables à l'infection.
- La lutte chimique : le recours à la lutte chimique est souvent nécessaire, lorsque la variété est sensible et les conditions sont favorables à l'infection et à la dissémination de l'agent pathogène (ORMVAD, 2012).

2.6. Récolte

La récolte est réalisée par des machines qui combinent les opérations d'arrachage, d'effeuillage, de décolletage, et de chargement. La récolte mécanique est en cours de développement au Maroc, en dépit de la réticence des agriculteurs qui préfère garder les feuilles et collets qui sont commercialisés ou utilisés comme aliment du bétail (ORMVAD, 2012). L'arrachage mécanique a l'avantage d'accélérer les chantiers des travaux de récolte avec un gain substantiel en main d'œuvre. (ORMVAD, 2012 ; ITB, 2015). Les betteraves sont ensuite déposées en tas en bout de champ, avant d'être reprises par camion et emmenées aux sucreries.

3. Analyse génétique

La betterave sucrière est une véritable espèce diploïde avec un nombre de chromosomes de base de x= 9 (2n=2x= 18) et un génome haploïde de 758 Mb avec un nombre de gènes estimé à 25 000 (Herwig et *al.*, 2002 ; Lange et *al*., 2008). Il s'agit d'une espèce à pollinisation croisée avec un taux élevé d'auto incompatibilité contrôlée par un seul gène "S", et le taux d'auto-incompatibilité est influencé par les facteurs externes, tels que les basses températures (De

Biaggi, 2005). Mais il est possible d'obtenir une petite quantité de graines à partir d'une plante autofécondée.

L'analyse génétique a été initiée chez la betterave sucrière par des isozymes et des marqueurs morphologiques (Letschert, 1993 ; Jung, 2004). Avec le développement des marqueurs moléculaires, RAPD, RFLP, AFLP, SSR, CAPS et SNP, des cartes génétiques ont été élaborées en assignant des groupes de liaison aux chromosomes (Amiri et *al*., 2009 ; Rae et *al*., 2010 ; Taguchi et *al*., 2010 ; Simko et *al*., 2012 ; Moritani, 2013 ; Abassi et *al*., 2014 ; Andrello et *al*., 2017). Ce qui a permet de renforcer l'efficacité et la qualité de l'analyse génétique moléculaire et de progresser l'approche de clonage des gènes chez la betterave sucrière (Cai et *al*., 1997 ; Schulte et *al*., 2006 ; Capistrano, 2010).

L'analyse phylogénétique, par relations entre les gènes ou les protéines basée sur l'ascendance commune, a été réalisée chez les betteraves à des fins diverses telles que la taxonomie, la classification du genre *Beta*, l'ontologie, la morphologie de l'inflorescence et de la formation florale (Biancardi, 2005 ; Kadereit et *al.*, 2006 ; Mglinets, 2008 ; Olvera et *al.*, 2008 ; Jung et *al*., 2009).

La sélection assistée par les marqueurs a été largement appliquée chez la betterave sucrière pour plusieurs caractères agronomiques (Amri et *al*., 2009 ; Taguchi et *al*., 2010,; Abbasi et *al*., 2014 ; Naderi et *al*., 2020), pour les caractères quantitatifs tels que le rendement, la qualité et la tolérance aux stress abiotiques et biotiques (Yu, 2003 ; Hajheidari et *al*., 2005 ;,Choudhary et *al.*, 2008; Xu et Crouch, 2008 ; Amiri et *al*., 2009 ;Jannink et *al*., 2010 ; Taguchi et *al*., 2010), ainsi que pour certains caractères économiquement importants tels que la résistance à la montaison, la tolérance à la sécheresse et la résistance au nématode à galles (Abe et *al*., 1997 ; Yu, 2003; Frisch et Melchinger, 2005 ;Hajheidari et *al*., 2005 ; Mandolino, 2007 ; Naderi et *al*., 2020). Ce qui a permet davantage de contribuer et d'accélérer le développement des variétés de cultures de betterave à sucre.

4. Vernalisation

4.1. Définition

La vernalisation est définie comme l'aptitude à la montaison (production de la tige), à la floraison ou à la reproduction après une période hivernale (Chouard, 1960). Un tel processus de morphogenèse illustrant la notion de plasticité développementale qui correspond aux variations de forme et de croissance en réponse aux changements de l'environnement. C'est un moment critique dans le cycle de vie des plantes déclenché grâce aux informations environnementales telles que la photopériode et la température.

4.2. Conditions et caractéristiques

La vernalisation nécessite, pour être efficace, plusieurs semaines d'exposition au froid à des températures généralement comprises entre 1 et 7 °C (Purvis et Gregory, 1952 ; Lexander, 1980; Thomashow, 1999). Le nombre de jours requis pour fleurir diminue parallèlement à

l'augmentation de la durée d'exposition au froid (Gregory et Purvis, 1938 ; Sheldon et *al.*, 2000).

Les plantes peuvent répondre à la vernalisation à différents stades de développement. *Beta vulgaris* (bisannuelle) ne peut être vernalisée qu'au stade de rosette.

- Phase juvénile, au cours de laquelle la plante ne peut pas être vernalisée.
- Phase de maturité de vernalisation, au cours de laquelle les plantes peuvent être vernalisées.

La vernalisation est un processus réversible suite à un traitement de quelques jours à des températures comprises entre 25 et 35 °C « dévernalisation » (Purvis et Gregory, 1952).

La transition florale chez la betterave est une modification majeure de la morphologie de la plante accompagnée par une utilisation des sucres accumulés dans la racine, ce qui provoque des pertes importantes de production des réserves énergétiques sucrières. La température de 21 °C favorise le développement végétatif, alors que les températures entre 4 et 10 °C favorisent l'initiation de la phase reproductrice (Van Dijk, 2009 ; Tränkner et *al*., 2016). La plante est compétente pour percevoir le signal "froid" dès le stade quatre à cinq feuilles. La plupart des variétés commerciales de betterave nécessite une exposition de 90 à 110 jours à des températures inductrices pour initier le développement reproducteur (Owen et *al.*, 1940),

4.3. Contrôle génétique et hormonal

La base génétique et l'amélioration du contrôle de la montaison chez la betterave à sucre ont été bien étudiées (Dally et *al*., 2014). Il a été démontré que le port annuel chez *B. vulgaris* est contrôlé par un gène dominant majeur, communément appelé gène de montaison *B* 'Bolting', qui favorise l'initiation de la montaison sous des jours longs sans vernalisation préalable (Abegg, 1936 ; Abou-Elwafa et *al*., 2012). Chez certaines betteraves dans les champs, un pourcentage de montaison a été observé dès la première année de végétation. Ce qui a été expliqué par la présence de variétés annuelles de betterave sucrière qui peuvent apparaître lors de la pollinisation de plantes cultivées par des plantes diploïdes sauvages (Boudry et *al*., 1993). Ces variétés annuelles possèdent le gène (*B*), qui induit la montaison et la floraison sans besoin de vernalisation (Boudry et *al*., 1994). Bien que les betteraves annuelles qui sont hétérozygotes au locus *B* (*Bb*) montent facilement en graines sans vernalisation, les hétérozygotes issus de croisements entre des betteraves annuelles et bisannuelles présentent un retard dans la montée en graines par rapport aux betteraves annuelles (*BB*) (Mutasa-Göttgens et *al*., 2010 ; Abou-Elwafa et *al*., 2012).

Il a été démontré ultérieurement que l'exigence de vernalisation était co-ségrégée avec le locus *B* sur le chromosome 2, et que la montaison saisonnière tardive était contrôlée par deux loci de traits quantitatifs (QTL) majeurs situés sur les chromosomes 4 (SBT–4) et 9 (SBT–9) de la betterave à sucre. La combinaison de ces deux allèles avec les allèles bisannuels au niveau de *B*, pourraient fournir aux génotypes de betterave une résistance à la montée en graine (Tränkner et *al*., 2017). Les séquences d'haplotype d'importants gènes de floraison, tels que *BvFT1*, *BvFT2 BTC1* et *BvBBX19*, chez la betterave à sucre, ont également été exploitées pour comprendre leur adaptation et la culture de betteraves bisannuelles dans le contexte de la résistance à la montaison (Höft et *al.*, 2018). L'analyse génétique a utilisé une variété de marqueurs ADN

pour la détection des QTL contrôlant la montaison (Hébrard et *al.*, 2016 ; Tränkner et *al*., 2016 ; Pfeiffer et *al*., 2017 ; Kuroda et *al*., 2019).

Le signal inducteur de la floraison est accompagné de l'expression du gène *Flowering Locus T* (*FT*) au niveau des feuilles. La protéine FT produite circulerait par le phloème jusqu'à l'apex caulinaire (Turck et *al*., 2008 ; Zeevaart, 2008).

Le signal hormonal de type gibbérelline a été également considéré comme un agent causal de la floraison (Lang, 1957 ; Van Roggen et *al*., 1998 ; Mutasa-Gottgens et Hedden, 2009).

5. Filière de sucre

Le sucre est produit principalement à partir de deux plantes différentes : la betterave et la canne. Au niveau mondial, c'est le sucre de canne qui domine représentant environ 86% de la production mondiale de sucre (OCDE/FAO, 2021). Il est surtout produit dans les zones tropicales et subtropicales, principalement en Amérique et en Asie, sur environ 30 millions d'hectares à travers le monde (OCDE/FAO, 2021).

La consommation mondiale de sucre a atteint actuellement 180 millions de tonnes et elle est en croissance d'environ 1,4% par an pour atteindre 196 millions de tonnes en 2030, le niveau mondial moyen de consommation par habitant devrait passer de 22 kg à 23 kg (OCDE/FAO, 2021). Face à cette demande, l'offre mondiale de sucre est également en progression. La production de canne à sucre devrait augmenter de 1% par an et atteindre 1 960 millions de tonnes d'ici 2030, et elle devrait atteindre 302 millions de tonnes pour la betterave sucrière, avec une croissance annuelle de la production de 0,6 % par an (OCDE/FAO, 2021). Les grands pays producteurs de sucre sont généralement les grands consommateurs ou les grands exportateurs. Avec 29,9 millions de tonnes, le Brésil est le leader mondial de la production de sucre et sur le marché devant l'Inde (28,9 millions de tonnes) et la Chine (10,2 millions de tonnes) (OCDE/FAO, 2017 ; 2021).

En ce qui concerne la betterave à sucre, à l'heure actuelle, c'est la principale culture sucrière des régions tempérées du monde.

5.1. Production internationale de betteraves sucrières

Au niveau mondial, la production de betteraves sucrières a atteint 274,9 millions de tonnes en 2018. La betterave sucrière est produite en grande majorité dans l'hémisphère Nord, particulièrement en Europe. Alors que le Chili est le seul pays de l'hémisphère Sud qui produit de la betterave sucrière avec le rendement le plus élevé de 109,6 tonnes par hectare à l'échelle mondiale (OCDE/FAO, 2018).

La France a souvent été parmi les pays ayant les meilleurs rendements, soit 81,6 tonnes par hectare en 2018. Elle était le deuxième producteur mondial de betterave sucrière avec 39,6 millions de tonnes, derrière la Russie (42,1 millions de tonnes) mais devant les Etats-Unis (30,1 millions de tonnes) en 2015–2018 (OCDE/FAO, 2018).

5.2. Production nationale de betterave sucrière

La filière sucre est une filière stratégique qui participe à l'équilibre de la balance commerciale du Maroc, avec une couverture des besoins par une production nationale de 49 % (soit 591 000 tonnes en 2019 (MAPMDREF, 2021). Ces cultures sucrières sont réparties sur une superficie globale de 67 000 hectares, emblavés au niveau des grands périmètres irrigués du royaume (Doukkala, Tadla, Gharb, Loukkos et Moulouya) (MAPMDREF, 2021). Le profil national de la filière sucrière est basé principalement sur la culture de la betterave à sucre avec une production globale de 3 896 mille de tonnes et un rendement de 11 tonnes/ha, contre un rendement de 8,1 tonnes/ha de canne à sucre plantée sur une superficie totale de 12 423 ha (Harbouze et *al*., 2021 ; MAPMDREF, 2021).

Face à la demande croissante du sucre, un produit de consommation de base, le gouvernement marocain accorde une attention particulière, en élaborant et subventionnant plusieurs stratégies et politiques, dans le but d'augmenter la production locale et d'inciter à l'investissement pour une filière sucrière marocaine compétitive, résiliente et durable. La production nationale en sucre couvre actuellement 49% des besoins du pays en la matière. (Harbouze et *al*., 2021 ; MAPMDREF, 2021).

La culture sucrière joue un rôle important dans l'économie agricole grâce à sa contribution à la sécurité alimentaire du pays, à l'amélioration des revenus d'environ 80 000 producteurs et à la génération de près de 9 millions de journées de travail par an (Harbouze et et *al*., 2021).

L'établissement de betteraves sucrières potentiellement résistantes au stress est un objectif de sélection important, car cette culture commerciale est sensible à la sécheresse, à la salinité et aux autres types de stress abiotiques. De nombreux caractères utiles ont disparu dans la culture au cours de la domestication provoquant une diversité génétique stable, et limitée pour répondre aux besoins biotiques et abiotiques. En revanche, les betteraves sauvages apparentées abritent des niveaux beaucoup plus élevés de diversité génétique, et sont alors des ressources génétiques utiles pour les caractères de tolérance (Fénart et *al*., 2008 ; Panella et Lewellen, 2007).

De nombreuses études ont été mises en place pour identifier les génotypes significativement potentiels et les utiliser comme source de réintroduction pour améliorer les performances des betteraves cultivées.

D. Exploitation et importance des espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée

Le potentiel d'adaptation des betteraves sauvages n'a commencé à être utilisé pour améliorer les performances des cultures qu'au début du XX^{e} siècle (1901) par le célèbre scientifique Von Proskowetz (Kajanus, 1910). Alors qu'en 1932, le chercheur Munerati a exploité la résistance aux tâches foliaires des betteraves maritimes, et c'était le point de départ de l'utilisation systématique de la betterave sauvage comme une ressource génétique potentielle. Depuis lors, les ressources génétiques sauvages liées à la betterave cultivée sont de plus en plus utilisées pour élargir et compléter la base génétique des betteraves cultivées.

La plupart des caractères de résistance actuellement connus et intégrés dans les cultivars modernes proviennent des espèces sauvages ou de variétés ancestrales. Les espèces sauvages du genre *Beta* et *Patellifolia* se sont adaptées à des habitats spécifiques, sont précieuses car elles contiennent non seulement plusieurs gènes de résistance importants, mais peuvent être facilement croisées avec la betterave à sucre avec une forte compatibilité génétique. Ces hybridations interspécifiques génèrent également une nouvelle diversité génétique et peuvent augmenter le potentiel d'adaptation (Castro et *al.*, 2017 ; Frese et *al*., 2018).

Un nombre impressionnant d'espèces de *Beta* et *Patellifolia* a été échantillonné dans la nature et conservé dans les banques de gènes internationaux (Frese, 2010 ; GBIF, 2018).

Après la multiplication et l'augmentation des semences, le matériel sera utilisé dans des études sur la diversité et sera soumis à des tests de résistance aux maladies et de tolérance aux stress abiotiques. Les génotypes performants qui présentent un intérêt pour les sélectionneurs seront impliqués dans les programmes de sélection et d'amélioration de la betterave cultivée pour produire des hybrides à caractère souhaitable.

Dans la pyramide de ressources génétiques (Figure I - 9), la diversité génétique totale diminuant au fur et à mesure que le matériel génétique est sélectionné pour devenir un parent hybride (Doney, 1998).

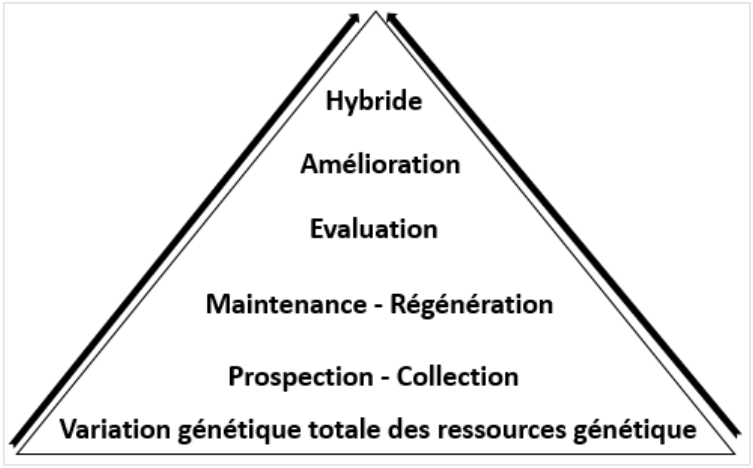


Figure I - 10 : Etapes du programme de recherche d'amélioration génétique des plantes (Doney, 1998).

1. Hybridation interspécifique

C'est le processus génétique de croisement de parents génétiquement différents (de génotypes différents ou d'individus d'espèces différentes) pour produire un individu hybride (Lidder et Sonnino, 2012)

Il existe de nombreuses preuves d'hybridation dans la nature entre les individus de la même espèce (Intraspécifique), entre les différentes espèces (Interspécifique), et d'introgression de la betterave sauvage vers la betterave sucrière cultivée et vice versa (Mc Farlane, 1975 ; Bartsch et *al*., 1999 ; Desplanque et *al*., 1999 ; Sadoch et *al*., 2003 ; Viard et *al*., 2004 ; Fenart et *al*., 2007 ; Kikindonov, 2009 ; Arnaud et *al*., 2010 ; De Cauwer et *al*., 2010 ; Abbasi et *al*., 2014).

1.1. Au niveau du genre *Beta*

Toutes les espèces de la section *Beta* sont compatibles entre elles (Smith, 1980 ; Smart, 1992 ; Bartsch et *al*., 1999). Les hybrides sont vigoureux et fertiles et ne présentent pas d'incompatibilité au niveau chromosomique (Geyt Van et *al*., 1990). Cependant, les hybrides entre la betterave à sucre et *B. macrocarpa* sont rares en raison des périodes de floraison différentes des espèces parentales (Mc Farlane, 1975). L'espèce sauvage de *B. vulgaris* ssp. *maritima*, a été largement utilisée dans la sélection de la betterave (Geyt Van et *al*., 1990). Abe et *al*. (1984) ont observé que l'hybridation entre *B. vulgaris* ssp. *maritima* et *B. atripicifolia*, et entre *B. macrocarpa* et *B. v.* ssp. *vulgaris* entraîne un certain degré de stérilité du pollen et l'avortement des graines de la génération F1. Lange et De Bock (1989) ont produit des hybrides triploïdes et tétraploïdes entre tétraploïde B. macrocarpa et des types diploïdes et tétraploïdes de *B. v.* ssp. *vulgaris*. Les descendants triploïdes étaient stériles bien que les descendants tétraploïdes présentent une meilleure fertilité. La F2 est partiellement fertile.

Il est possible de produire des hybrides artificiels avec les espèces de la section *Corollinae*, mais ces hybrides sont le plus souvent stériles et ne donnent qu'une faible quantité de fruits, lorsqu'ils sont rétrocroisés avec la betterave à sucre (OCDE, 1993). Aucune preuve d'interfertilité n'a été trouvée entre la betterave cultivée et *B. trigyna.* (OCDE, 2006).

Un certain nombre de chercheurs ont rapporté des croisements réussis entre *B. v.* ssp. *vulgaris* et des espèces de la section *Corollinae* (Geyt et *al*., 1990). Alors qu'aucun hybride entre la betterave à sucre et *B. nana* n'est connu (OCDE, 1993 ; 2006), son aire de répartition est très limitée (Buttler, 1977, Letschert, 1993). Les mécanismes de reproduction et de migration de cette espèce n'ont pas été étudiés. En outre, les processus démographiques, le flux et la variation génétique au sein d'une population, entre les populations d'une même région ou entre les régions ne sont pas compris chez *B. nana* (Panella et *al*., 2010 ; Frese et *al*., 2012).

1.2. Au niveau du genre *Patellifolia*

Les hybrides artificiels avec des espèces du genre Patellifolia meurent généralement au stade de plantule. Ils peuvent être sauvés en les greffant sur une betterave sucrière, et ils se développent alors en plantes vigoureuses. Ces hybrides sont également presque complètement stériles et ne produisent que peu de graines lors des rétrocroisements (OCDE, 1993 ; 2006).

La majorité des *Beta vulgaris* ssp. peuvent être croisées avec des espèces sauvages de *Patellifolia* : *P. patellaris, P. procumbens* et *P. webbiana*. Jung et Löptien (1986) ont réalisé des croisements entre la betterave à sucre et les trois espèces sauvages de *Patellifolia.* Les hybrides F1 ont été rétrocroisés avec *B. v.* ssp. *vulgaris* pour établir un ensemble complet de lignées d'addition monosomiques (2n =19) ((Højland et Pedersen, 1994 ; OCDE, 2006).

Les hybridations interspécifiques naturelles entre la betterave marine et les types de cultures *B. vulgaris* sont largement documentées. Tout au long de littoral de la France, un flux de gènes est détecté chez les populations de betteraves sauvages poussant loin du bord de mer, mais à proximité des champs de production de betteraves sucrières (Van Dijk et Boudry, 1992 ; Van Dijk, 1998 ; Desplanque et *al.*, 1999). Les deux formes sauvages et cultivées sont

génétiquement proches et présentent une certaine introgression des caractères. Chez *B. macrocarpa*, de légères preuves de leurs inter-croisements spontanés avec les espèces *vulgaris* ont été signalées à la vallée impériale de Californie (McFarlane, 1975 ; Bartsch et *al*., 1999 ; Bartsch et *al*., 2003).

Le transfert de gènes augmente le risque de contamination des populations de plantes sauvages par les betteraves cultivées génétiquement stables et homogènes (Boudry et *al*., 1993 ; Bartsch et Pohl-Orf, 1996 ; Brand, 1997 ; Bartsch et *al*., 2001 ; Ellstrand, 2003 ; Gepts et Papa, 2003). De plus, il est important de noter que les inter-croisements de betterave à sucre avec le germoplasme sauvage, même en très faibles pourcentages de 0,1%, sont capables de produire de graves dommages dans les variétés commerciales rendant difficile le processus de leur amélioration (Coons, 1975 ; Mita et *al*., 1991).

Les principaux problèmes liés à ces hybridations interspécifiques sont : la tendance vers un cycle de vie annuel qui est un caractère dominant chez les formes sauvages, l'excès de pigmentation rouge (dans la racine, la feuille ou le pétiole), l'allongement des couronnes, la richesse en fibres et la production basse de saccharose au niveau des racines, le mauvais état et rendement des racines, la tendance à monter rapidement en graines, la tige de la graine prostrée et l'éclatement précoce de la graine (Oltmann et *al*., 1984 ; Van Geyt et *al*. 1990).

Par conséquent, pour que les populations soient classées comme "pures", elles doivent être suffisamment à distance des autres sources de pollen supérieure à 10 – 12 Km (Kapteijns, 1993 ; Fénart et *al*., 2007 ; Biancardi et Biaggi, 2020).

Des caractères importants de résistance aux stress biotiques et abiotiques présents dans les variétés cultivées ont été isolés à partir du matériel sauvage, ce qui le rend de valeur irremplaçable.

2. Gènes d'intérêt des espèces sauvages

Les croisements expérimentaux utilisés dans les programmes de sélection avec le germoplasme sauvage de betterave sauvage ont été menées pour deux raisons : (i) améliorer la résistance génétique aux maladies et aux parasites importants (ii) renforcer la tolérance aux stress physiques tels que les températures basses et élevées, la sécheresse, la salinité du sol, pour une production de betteraves sucrières économiquement et écologiquement saines (McGrath et *al*., 2011; Panella, 2005 ; Panella et *al*., 2016). Les hybrides interspécifiques ont joué un rôle clé dans l'amélioration et la stabilité du rendement de la culture de la betterave sucrière.

2.1. Résistance aux stress biotiques

a. *Maladies fongiques*

i. Cercosporiose

La tache foliaire de cercosporiose (Cercospora Leaf Spot : CLS) causée *par Cercospora beticola* Sacc est la principale maladie fongique des zones productrices de betteraves dans les environnements tempérés et humides et affecte environ un quart de la superficie cultivée. C'est

une maladie permanente dans les régions d'Amérique du Nord où les étés sont chauds et humides. Une épidémie grave peut entraîner une perte de sucre brut pouvant aller jusqu'à 42% (Smith et Ruppel, 1973 ; Smith and Martin, 1978 ; Shane et Teng, 1992 ; Smith et Teng, 1992).

Une grande partie du matériel génétique résistant au cercosporiose utilisé aujourd'hui en Amérique du Nord (Lewellen, 1992) et dans le monde entier, provient du programme de Munerati en Italie, dans lequel *B. vulgaris* subsp. *maritima* était la source des gènes de résistance (Munerati et *al*., 1913).

La résistance aux taches foliaires de *Cercospora* pourrait être décrite plus précisément comme une tolérance, puisque la plante présente certains symptômes de la maladie, mais elle est toujours capable de bien se comporter (Fehr, 1987). Un certain nombre de ces accessions ont montré, lors de leur évaluation, une certaine résistance à la tache foliaire au cours du processus de criblage précoce (Panella et Frese, 2000).

En outre, l'élargissement de la base génétique du germoplasme amélioré de la betterave sucrière pourrait conduire à de nouveaux gènes de résistance au CLS transgressifs par rapport à la tolérance à cette maladie actuellement disponible. Les variétés résistantes au CLS actuellement utilisées sont dérivées de croisements avec *B. vulgaris* subsp. *maritima* (De Bock, 1986).

ii. Oïdium

Les dommages de l'oïdium de la betterave causés par *Erysiphe polygoni* DC. sont courants presque partout où la betterave à sucre est cultivée. L'oïdium s'est répandu dans toutes les zones de production Nord-américaines en 1974 (Ruppel et *al*., 1975). Depuis lors, il a nécessité une lutte chimique, en particulier dans les zones de culture plus arides de l'Ouest des États-Unis où la saison de croissance est longue.

La résistance génétique majeure contre l'oïdium n'a pas été trouvée dans le germoplasme de betterave sucrière, cependant, la tolérance quantitative est connue et largement utilisée dans les variétés commerciales (Lewellen, 1995). Dans un premier criblage d'accessions de *B. vulgaris* subsp. *maritima* à Salinas dans des parcelles de terrain à la fin des années 1970 et au début des années 1980, la résistance à l'oïdium a été identifiée basiquement chez deux accessions de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Whitney, 1989 ; Lewellen, 2000, 2004a). La résistance à l'oïdium des deux sources de betterave sauvage a été héritée sous la forme d'un seul gène dominant, appelé *Pm* (Lewellen et Schrandt, 2001 ; Lewellen, 2004b).

iii. Rhizoctonie

La rhizoctonie est la pourriture de la couronne de la betterave sucrière causée par « *Rhizoctonia solani* Kühn ». Elle affecte ou menacen les zones de culture de la betterave à sucre dans le monde entier. Les gènes de résistance à la rhizoctonie sont principalement trouvés chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Doney, 1995).

iv. Pourriture racinaire à Aphanomyces

Aphanomyces cochlioides Drechs. provoque la fonte des semis, ce qui peut entraîner un mauvais établissement des cultures dans les champs (Coons et *al*., 1946). Au niveau de la racine, la pourriture aphanomycète « la racine noire » est souvent apparue avec la jaunisse fusarienne et de la rhizoctonie provoquant une maladie chronique de la racine mature. Les gènes de résistance à *Aphanomyces* ont été trouvés chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Biancardi et *al*., 2012).

Une approche fondamentale pour contrôler la contamination par *Aphanomyces* a été réalisée pour la sélection de résistance (Panella, 2005). La résistance à *Aphanomyces* est un caractère héréditaire et dominant (Bockstahler et *al*., 1950).

De nombreuses accessions de *B. vulgaris* subsp. *maritima* ont fourni une source de résistance à *Aphanomyces*. Ces accessions sont caractérisées comme hautement résistantes et ont été avancées dans les programmes de sélection et d'amélioration (Yu et Lewellen, 2004). Les sélections de résistance à *Aphanomyces* étaient principalement basées sur l'absence de maladie visuelle étendue, la forme conique typique des racines de betterave à sucre et le rendement des racines. A l'exception d'une famille sélectionnée qui a montré des symptômes négligeables de la maladie d'*Aphanomyces*, et avait des racines pivotantes de belle forme. Cette famille peut représenter une source de quasi-immunité contre *Aphanomyces* (Coe, 1966).

v. Rouille

La rouille de la betterave à sucre est une maladie des cultures de betteraves à sucre (*Beta vulgaris*) causée par le champignon « *Uromyces betae* Pers. ». Cette maladie foliaire a été signalée pour la première fois au Canada en 1935 (Newton et Peturson, 1943), puis en Europe en 1988 (O'Sullivan, 1997).

La rouille n'est pas la maladie cryptogamique la plus nuisible. Mais, elle peut tout de même entraîner une réduction de la surface foliaire verte disponible pour la photosynthèse, une diminution de la nutrition de la plante et un dessèchement foliaire engendrant des pertes de 10 à 15% de rendement racine et de 1% de la teneur en sucre (OEPP/EPPO, 1994). Elle peut également, en cas de forte attaque, diminuer la pureté du jus.

La protection de la betterave sucrière contre la rouille a gagné en importance dans les régions où la pression de cette maladie est très élevée. Par ailleurs, les sélectionneurs testent souvent les betteraves sauvages issues de banques de gènes à la recherche des gènes de résistance.

vi. Phoma

Phoma betae Frank (*Pleospora bjoerlingii* Byford) peut provoquer la fonte des semis "jambe noire", la tâche des feuilles, la pourriture des racines avant ou après la récolte de la betterave à sucre. La fonte des semis et la pourriture après la récolte sont les maladies les plus importantes. Ce champignon et les maladies qu'il induit ont été signalés dans la plupart des régions où la betterave à sucre est cultivée, elles se produisent périodiquement sur des plantes individuelles et ne causent pas de grands dommages (Mukhopadhyay, 1987 ; Mariã, 1992 ; Mariã et Stojšin,

2004). Burenin et Timoshenko (1985) ont trouvé une forte résistance à la jambe noire dans les betteraves fourragères et sur les hybrides avec *B. vulgaris* subsp. *maritima*.

b. *Maladies virales*

i. Rhizomanie

La rhizomanie (causée par Beet Necrotic Yellow Vein Virus : BNYVV) a entraîné une réduction importante du rendement des racines de betteraves sucrières, de la concentration en saccharose et de la qualité du jus, partout où elle est apparue. Le BNYVV est transmis par le champignon du sol *Polymyxa betae* Keskin (Biancardi et *al*., 2002).

Un certain nombre d'accessions résistantes à la rhizomanie a été identifié porteur d'un gène de résistance nommés Rz (Rz 1/Rz 2/Rz 3) sur le chromosome III (Lewellen et *al*., 1987 ; Scholten et *al*., 1996, Scholten et *al*., 1999 ; Biancardi et *al*., 2002 ; Gidner et *al*., 2005). Ce gène Rz a été déployé par la suite dans des programmes de rétrocroisement et d'amélioration du matériel génétique dans le monde entier (Lewellen et *al*., 1985 ; Lewellen, 1995, 1997 ; Pelsy et Merdinoglu, 1996 ; Scholten et *al*., 1997 ; Francis et *al*., 1998).

ii. Virus de la jaunisse

Le virus de la jaunisse (Virus Yellow : VY) est l'agent causal d'une maladie importante de la betterave sucrière. Il est le plus sévère et persistant dans les climats maritimes doux tels que les états côtiers pacifiques des Etats-Unis, l'Europe occidentale et le Chili. Ces climats fournissent un réservoir potentiellement continu de sources de virus et favorisent la survie hivernale des espèces de pucerons qui transmettent les virus. La maladie est causée par le virus de la jaunisse de la betterave (Beet Western Yellows Virus : BWYV*)*, le virus de la chlorose de la betterave (Beet Chlorosis Virus : BCV) et le virus de la jaunisse bénigne de la betterave (Beet mild yellows virus : BMYV). Le BMYV, le BCV et le BYV peuvent réduire le rendement en sucre d'au moins 30%, 24% et 49%, respectivement (Watson, 1940).

La sélection conventionnelle pour la résistance au VY a été modérément réussie dans la betterave à sucre, mais la plupart des sources de résistance ont montré une tolérance mais pas une résistance complète au virus de la jaunisse (Lewellen, 2004b).

iii. Virus de l'enroulement apical

L'enroulement apical de la betterave est causé par un mélange d'au moins trois *Curtovirus* étroitement apparentés de la famille des Geminiviridae : Virus de l'enroulement apical de la betterave BCTV (Beet curly top virus), BMCTV (Beet mild curly top virus) et le virus BSCTV (Beet severe curly top virus). Ils sont tous transmis par la cicadelle de la betterave, *Circulifer tenellus* Baker, qui attaque la betterave à sucre et plusieurs d'autres cultures cultivées dans des zones semi-arides (Bennett, 1971). La résistance contre ces virus a été trouvée chez *Beta corolliflora, Beta macrorhiza* et les espèces du genre *Patellifolia* (Frese et *al*., 2011).

c. *Maladies bactériennes*

i. Flétrissement jaune

Le flétrissement jaune est potentiellement l'une des maladies les plus destructrices de la betterave sucrière. Cette maladie a été principalement fréquentée en Amérique du Sud où elle cause des dommages à l'industrie chilienne de la betterave à sucre. Le flétrissement jaune est causé par un organisme bactérien de type *Rickettia* (Hoefert, 1981).

La possibilité d'introduction de cet organisme pathogène et de son insecte vecteur, cicadelle, « *Paratanus exitiosus* Beamer », à d'autres pays, a donné lieu à un programme de sélection coopératif impliquant des scientifiques des États-Unis, du Chili et des Pays-Bas pour développer du matériel génétique résistant (Gaskill et Ehrenfeld, 1976).

Une résistance intermédiaire ou modérée au flétrissement jaune a été trouvée dans des betteraves sauvages et adventices poussant au Chili. Des niveaux de résistance plus élevés, ou encore modérés ont été identifiés dans les accessions de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et la résistance a été introgressée dans la betterave à sucre (McFarlane, 1984).

d. *Ravageurs*

i. Nématode à kyste

Le nématode à kyste de la betterave à sucre, « Sugar Beet Cyst Nematode : SBCN » fait partie des organismes du sol les plus nuisibles connus sur la betterave dans le monde. La résistance génétique majeure n'a pas été trouvée dans le germoplasme de la betterave sucrière. Cependant, une forte résistance est bien connue dans la section *Procumbentes* Ulbrich (Schneider, 1937). Les efforts pour identifier les ressources génétiques de *Beta* et développer des betteraves à sucre résistantes sont en cours depuis au moins 90 ans (Yu, 2005).

Parmi les accessions de *B. vulgaris* subsp. *maritima* assemblées à Salinas par McFarlane, plusieurs ont été signalées comme partiellement résistantes au SBCN ou ont un nombre réduit de kystes. Il s'agit d'une "résistance partielle" ou plutôt une tolérance au SBCN (Heijbroek, 1977).

Une translocation terminale du chromosome IX chez *P. procumbens* portant le gène $Hs1^{pro-1}$ à la betterave sucrière a conféré un niveau élevé de résistance contre le SBCN (Savitsky, 1975 ; Heijbroek et *al.*, 1988 ; Jung et *al.*, 1994 ; Kleine et *al*., 1995). Les hybrides commerciaux contenant $Hs1^{pro-1}$ sur le fragment de chromosome transloqué ont toujours une pénalité de rendement significative en absence de graves infestations de nématodes.

Au cours des évaluations sur le terrain et en serre en Californie, des sources de résistance modérée apparentes chez la section *Beta* ont été identifiées et sélectionnées contre la perte de rendement due au SBCN et présentent des kystes et des larves nettement inférieurs à ceux des hybrides commerciaux actuels (Lewellen et Pakish, 2005).

ii. Nématode à galles

Dans les régions tempérées chaudes, le nématode à galles « Root-Knot Nematodes : RKN », *Meloidogyne* sp., peut causer de graves dommages à la betterave à sucre. Deux sources principales de résistance ont été développées au cours de l'évaluation du matériel génétique de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Yu et *al*., 1999).

iii. Puceron vert du pêcher

Chez *B. vulgaris* subsp. *maritima*, une certaine résistance a été observée à la colonisation des pucerons « *Aphis fabae* Scopoli » (Dale et *al.*, 1985) et au taux de multiplication faible du puceron vert du pêcher « *Myzus persicae* Sulzer » (Lehmann et *al.*, 1983). Lowe et Russell (1969) ont constaté que la résistance aux pucerons est héréditaire, ce qui suggère un caractère sous contrôle polygénique.

2.2. Résistance aux stress abiotiques

Les espèces sauvages sont trouvées dans les conditions extrêmes, ce qui explique leurs tolérances aux stress abiotiques. Le sel et la sécheresse sont les principaux stress abiotiques de la betterave sucrière qui ont fait l'objet de nombreuses études (Mahmoud et *al*., 2018 ; Skorupa et *al*., 2019 ; Rasouli et *al*., 2020).

a. Tolérance à la sécheresse

En raison de la variabilité des précipitations dans le monde, les chercheurs s'intéressent depuis longtemps à la tolérance de la betterave sucrière et du germoplasme de *B. vulgaris* subsp. *maritima* à la sécheresse, ainsi qu'au développement de tests pour déterminer la tolérance à la sécheresse (Van Geyt et *al*., 1990 ; Thomas et *al*., 1993). L'utilisation de *B. vulgaris* subsp. *maritima* comme ressource génétique de la betterave sucrière est toujours primordiale (Doney et *al*., 1990 ; Frese, 2003 ; Stevanato et *al*., 2004). Dans un projet entrepris par GENRES CT95 42 en Europe, 155 accessions de *B. vulgaris* subsp. *maritima* ont été évaluées. Dans ce test, cinq accessions ont été identifiées comme les plus tolérantes à la sécheresse (Frese, 2004).

b. Tolérance à la salinité

Les enquêtes menées sur les variétés commerciales de betteraves sucrières ont montré l'existence d'une variabilité génétique réduite pour la tolérance au stress hydrique. L'habitat où pousse les taxons sauvages du *Beta* et *Patellifolia* nécessite une résistance aux stress abiotiques causés à la fois par la salinité et la sécheresse (Shaw et *al*., 2002). Il y a un intérêt à utiliser ce patrimoine génétique comme système modèle, un donneur potentiel de gènes de tolérance à la salinité, et même comme une culture commerciale halophyte potentielle (Koyro et *al.*, 2006 ; Koyro et Lieth, 2008). Par conséquent, la base génétique de la résistance à la salinité chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* a été largement explorée par les chercheurs (Koyro, 2000 ; Bor et *al.*, 2003).

Pour comprendre la réponse au stress salin, plusieurs recherches ont examiné son effet sur l'accumulation de bétaïne, l'ajustement osmotique et la peroxydation des lipides et des

antioxydants au niveau des feuilles de la betterave maritime et de la betterave sucrière (Hanson et Wyse, 1982 ; Koyro et Huchzermeyer, 1999 ; Koyro, 2000 ; Bor et *al*., 2003 ; Bagatta et *al*., 2008).

En ce qui concerne le germoplasme sauvage de *B. macrocarpa,* il constituait un réservoir précieux de gènes résistants aux stress abiotiques (Peltier et *al*., 2012 ; Fan et *al*., 2015 ; Slama et *al*., 2016), il est également considéré depuis toujours comme une plante halophyte ou semi-halophyte, principalement trouvée dans les terres côtières (à moins de 1 km de la mer), occupant des habitats perturbés (Flowers et *al*., 1977 ; Hessini et *al*., 2005 ; Slama et *al*., 2016).

3. Principales réalisations de la sélection

La sélection a pour objectif d'obtenir des résultats significatifs en améliorant les caractéristiques de rendement et les résistances génétiques contre plusieurs maladies et contre les conditions agressives de l'environnement. Un certain nombre de caractères a été introduit dans le pool génétique de betterave sucrière par les méthodes de sélection, tel que la monogermie, la stérilité mâle et la polyploïdie.

3.1 Monogermie

C'est un caractère maternel, hérité de façon récessive, dans lequel seules des fleurs uniques sont produites, ce qui donne des boules de graines avec un seul embryon ou une seule graine viable (Biancardi et *al*., 2010). Par contre, les glomérules produits par les betteraves sont multigermes, avec plus d'une graine qui peut germer à la fois (Klotz, 2005).

La recherche de semences de betteraves monogermes a commencé vers 1900. Cependant, le développement de cultivars monogermes et leur commercialisation n'ont été pratiquement faits qu'en 1960, lorsque Stavisky a identifié cinq plantes monogermes dans un champ de semences de betteraves sucrières en 1948 (Savitsky, 1950). Dans les cultivars hybrides, le parent maternel porteur de graines doit être monogerme, et pour fournir suffisamment de pollen le parent pollinisateur est généralement multigerme. Pour la transformation mécanique des glomérules multigermes en graines individuelles, la boule de graines est parfois écrasée en morceaux uniformes pour séparer les graines (Knapp, 1958).

Les cultivars modernes de betteraves monogermes sélectionnés présentaient un avantage très précieux pour la culture, car il faut non seulement moins d'éclaircissage au stade du semis nécessitant un travail manuel intensif et couteux, mais aussi pour obtenir un peuplement régulier d'environ 80 000 à 100 000 plantes également espacées par hectare (Savitsky et Murphy, 1954 ; Coe et Stewart, 1977 ; Biancardi et *al*., 2010).

3.2 Polyploïdie

L'ancêtre de toutes les betteraves cultivées, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, est connu pour être une espèce diploïde avec 2n = 18 chromosomes. Les efforts visant à modifier le nombre de chromosomes chez la betterave sucrière ont été couronnés de succès après la découverte des propriétés mutagènes de la colchicine (Schwanitz, 1938).

L'exploitation commerciale de la polyploïdie chez la betterave à sucre a commencé en Europe, dans les années 1940. Les variétés produites étaient des mélanges d'individus diploïdes, triploïdes et tétraploïdes et résultaient d'une inter-pollinisation de parents femelles diploïdes et tétraploïdes (Forster et *al.*, 1997).

Les premières familles tétraploïdes (2n = 4x = 36), ont été caractérisées par des feuilles de plus grande taille et moins nombreuses, à pétioles plus courts, les fleurs et les grappes de graines plus grands et une meilleure forme des racines par rapport aux betteraves diploïdes (Lasa et Romagosa, 1992). La germination des graines et le développement des racines des familles tétraploïdes étaient, en moyenne, plus lents par rapport à leurs homologues 2x, et la résistance à la montaison était légèrement améliorée.

Les familles 2x et 4x sont facilement croisées, produisant des hybrides triploïdes (2n = 3x = 27), qui manifestent des caractéristiques morphologiques intermédiaires. Les hybrides triploïdes (3x) présentent un meilleur rendement en sucre que leurs moyennes parentales (McFarlane, 1971 ; Sneep et *al*., 1979). Un ou les deux parents peuvent être porteurs de caractères morphologiques et agronomiques améliorés et de résistances aux maladies et aux parasites.

Dans la nature, plusieurs niveaux de ploïdie (2x, 4x et 6x) ont été détectés chez les accessions sauvages du genre *Beta* et *Patellifolia* (Castro et *al*., 2013 ; Villain et *al*., 2006 ; Villain, 2007). La présence des degrés différents de ploïdie chez les populations sauvages est un indicateur de l'hybridation entre un pollinisateur diploïde et tétraploïde (Artschwager, 1927 ; McFarlane, 1975 ; Lange et *al*., 1993 ; Villain, 2007).

3.3 Stérilité mâle

La commercialisation des hybrides est devenue possible en 1955 (Sneep et *al*., 1979), après la découverte de la stérilité mâle génétique-cytoplasmique (CMS) par (Owen, 1945).

Deux types de stérilité mâle existaient : (1) la stérilité mâle génétique héritée de façon mendélienne sur les chromosomes nucléaires (Owen, 1952) et (2) la stérilité mâle génétique-cytoplasmique contrôlée par une interaction des génomes nucléaires et mitochondriaux (Owen ,1945).

L'existence d'un cytoplasme stérile (S) a été démontrée, entraînant la stérilité uniquement en présence de deux paires d'allèles, désignés Xx et Zz, dans une condition récessive homozygote. Par conséquent, les lignées CMS doivent posséder le génotype S xxzz, alors que toutes les autres combinaisons produisent une descendance fertile ou partiellement fertile. Le cytoplasme normal (N) produit toujours une descendance fertile. La stérilité mâle nucléaire, également appelée génétique ou mendélienne (NMS) dépend des allèles du locus Aa et s'exprime en condition récessive homozygote (Owen, 1952).

Les principaux objectifs de sélection étaient d'améliorer la concentration et l'extractibilité du saccharose, la vigueur, la production de graines, la résistance contre les maladies, les insectes et les nématodes, et la restauration de la monogermie (McFarlane, 1971).

Les stress biotiques et abiotiques affectent le phénotype et la physiologie des plantes. Les données relatives à la source de résistance aux stress, isolée des ressources phylogénétiques sauvages liées à la betterave cultivée, ont été résumées dans le tableau I - 3.

Tableau I - 3 : Source de résistance biotique et abiotique chez les taxons sauvages du genre *Beta* et *Patellifolia* (Frese, 2011).

	***B. v.* subsp. *maritima* ,**	***B. v.* subsp. *adanensis***	***B. macrocarpa***	***B. patula***	***B. corollifl ora* ,**	***B . macrorhiza* ,**	***B . lomatogona* ,**	***B. intermedia* ,**	***B . trigyna* ,**	***B . nana* ,**	***P. procumbens* ,**	***P . webbiana* ,**	***P . patellaris***
Cycle de vie annuel	X	X	X	X								X	X
Monogermie	X						X			X	X	X	X
Dureté des graines					X	X	X	X	X	X	X	X	X
Eclatement des graines	X	X					X	X	X	X		X	X
Stérilité males cytoplasmique	X												
Stérilité male genetique			X										
Tolérance à la salinité	X		X		X	X	X	X	X				
Tolérance au gel					X	X	X	X	X	X			
Enroulement apical					X	X					X	X	X
Virus de la jaunisse (BYV)	X						X	X	X		X	X	
Beet mild yellowing (BMYV)			X	X									
Virus de la mosaïque de betterave (BMV)	X						X		X				X
Beet necrotic yellow vein virus (BNYVV)	X										X	X	X
Flétrissement jaune	X												
Peronospora farinosa	X	X							X				
Erysiphe betae	X												X
Rhizoctonia solani	X												
Cercospora beticola	X							X	X		X	X	X
Polymyxa betae	X							X	X		X	X	X
Maladie de la jambe noire	X												
***Erwinia* ssp.**											X	X	X
Heterodera schachtii	X										X	X	X
Heterodera trifolii	X										X	X	X
Meloidogyne hapla	X										X	X	X
Meloidogyne incognita	X												
Meloidogyne javanica	X												
Meloidogyne arenaria	X												
Myzus persicae	X				X						X	X	X
***Pegomya* spp.**	X								X				X

Les ressources génétiques liées aux betteraves sauvages constituaient une ressource génétique potentielle pour la résistance aux stress biotiques et abiotiques, qui devrait être impliquée pour élargir la base génétique de la betterave cultivée.

La valorisation du germoplasme sauvage inexploité et sous-estimé de betterave à l'échelle nationale, serait donc nécessaire pour améliorer génétiquement la tolérance aux stress et les

capacités adaptatives de la betterave à sucre nouvellement introduite au Maroc. A cet égard, une évaluation des taxons sauvages de betterave collectés au Maroc et de leurs hybridations interspécifiques avec la betterave cultivée feront l'objet des chapitres suivants.

Chapitre II : Origine éco-géographique des taxons sauvages de betterave, collectés au Maroc

Introduction

Le Maroc est considéré parmi les foyers les plus intéressants de la biodiversité en région méditerranéenne, grâce à sa position géographique assez particulière qui lui confère un éventail très large de bioclimats allant du per-humide à aride, une large richesse en patrimoine végétal avec plus de 4500 taxons et un taux d'endémisme très important (Benabid, 2000 ; Fennane, 2004 ; El Oualidi et *al*., 2012). Cette diversité est inféodée à la forte nuance de la spécificité éco-géographique des espèces végétales existantes, faisant du Maroc le second pays en importance pour sa biodiversité en Méditerranée, après la Turquie (CRNCDB, 2014).

Les espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée du genre *Beta* et *Patellifolia* font partie de la flore marocaine (El Bahloul 2007, Hellier et *al.*, 2011, Hellier et *al.*, 2013). Ces espèces sont très tolérantes et ont un grand potentiel d'adaptation aux conditions environnementales, telles que la salinité élevée et les sols pauvres. Elles sont caractérisées par aire de répartition éco-géographique et climatique assez large sur une série d'habitats maritimes et terrestres différents. Elles sont également caractérisées par une forte adaptation climatique allant de l'humidité à l'aridité (McGrath et *al*., 2011 ; Frese et *al*., 2012).

Ces espèces spontanées peuvent être rencontrées en forte abondance dans la région méditerranéenne (Touzet et *al*., 2018). Mais la zone de leur aire de diffusion spatiale s'étend du Nord sur des côtes de la mer du Nord à l'Ouest de l'Europe, au Sud sur les iles de Cap vert Macaronèsiennes de l'Océan Atlantique. D'Ouest en Asie (Moyen-Orient, Inde, Chine, Japon), à l'Est en Californie et en Amérique du Nord (Binacardi et *al*., 2020).

La distribution vaste de ces ressources génétiques sauvages pourrait aboutir à une large plasticité adaptative et une très grande richesse génétique (Monteiro et *al.*, 2013 ; Romeiras et *al*., 2016). Cette adaptation permet au matériel génétique sauvage, par sélection naturelle, d'accumuler des gènes de tolérance/résistance aux stress biotiques et abiotiques (McGrath et *al.*, 2011 ; Frese et *al.*, 2017). Généralement, les espèces sauvages de betteraves ont été couramment exploitées pour introduire des propriétés utiles pour l'acquisition de résistances et pour l'amélioration des rendements dans les variétés domestiquées (Biancardi et *al*., 2012 ; Monteiro et *al*., 2018).

L'étude des habitats natifs des populations sauvages de betterave permet d'établir une biotypologie synthétique sur leur capacité adaptative et environnementale, expliquant en partie leur structuration génétique et leur interaction avec les conditions du milieu. Pour atteindre cet objectif, un travail de prospection a été effectué d'une part par l'INRA pour identifier les espèces et les sous-espèces de betterave apparentées à la betterave cultivés au Maroc et d'autre part, une projection géographique de 42 populations de trois taxons de betterave sauvage collectés localement, *Beta vulgaris* subsp. *maritima*, *Beta macrocarpa* et *Patellifolia patellaris* a été réalisée afin d'analyser les paramètres climatiques, écologiques et pédologiques qui caractérisent les sites d'origine de chaque population étudiée.

Matériel et méthodes

1. Matériel végétal

L'étude réalisée a été menée sur 42 populations des trois taxons sauvages apparentés à la betterave sucrière de la collection du laboratoire d*'Amélioration Génétique des Plantes, Valorisation et Conservation des Ressources Phytogénétiques*-INRA de Rabat.

Une sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* et une espèce *B. macrocarpa* du genre *Beta*, et une espèce *P. patellaris* appartenant au genre *Patellifolia*, ont été collectées dans différentes régions assurant une large étude de leur distribution à travers le Maroc.

2. Méthode de prospection et collecte

2.1. Objectif

La prospection a pour but d'explorer la plus grande superficie du territoire national et de collecter la plus grande variabilité génétique de betterave. Le planning de prospection et d'échantillonnage réalisés par l'équipe de l'INRA ont été basés sur les données bibliographiques, et sur la description taxonomique des espèces et sous espèces sauvages liées à la betterave.

2.2. Détermination des sites de collecte

Sur le terrain, plusieurs missions de prospections ont été organisées pendant la période de reproduction de betterave sauvage, couvrant des zones biogéographiques étendues. Les caractéristiques pédologiques ont été prises lors des collectes réalisées par l'équipe de l'INRA entre 2005 et 2012. De plus, l'altitude et les coordonnées biogéographiques ont été également prises à l'aide d'un appareil GPS (Système des Coordonnées Géographiques) pour élaborer des cartes géographiques.

Les sites de collecte prospectés ont été choisis afin d'assurer une large étude du territoire comprenant différentes régions vers le Nord et le Sud du Maroc. Les graines matures collectées ont été conservées à -20 °C, pour une conservation prolongée et une utilisation ultérieure.

Un mode d'échantillonnage par génotype, où chaque pied représente un individu, a été adopté. Ainsi, plusieurs individus (génotypes) ont été échantillonnés à partir de chaque population locale (site). Le nombre d'échantillons et de populations étudiés est mentionné sur tableau II-1.

Les missions de collecte ont été effectuées de manière à rassembler un maximum de diversité génétique pour enrichir les banques de gènes nationales et connaitre les habitats naturels des espèces et sous espèces étudiées et leurs adaptations dans les conditions marocaines. Cependant, dans notre étude, un nombre de populations représentatif et diversifié a été étudié et valorisé, regroupant les trois taxons sauvages trouvés au Maroc.

2.3. Caractérisation bioclimatique des sites de collecte

Pour caractériser les sites originaires des populations étudiées de point de vue climatique, les étages bioclimatiques pour la zone géographique de la collection étudiée basées sur la classification d'Emberger (Emberger, 1955 ; Ch, 1963) ont été prises en compte, comme le proposent les auteurs de plusieurs publications (Mokhtari et *al.*, 2014 ; Jihad, 2016 ; Houssa et *al.*, 2017). Les régions de collecte sont subdivisées en trois zones, qui sont l'étage bioclimatique humide avec une forte précipitation (P > 800 mm/an), le subhumide 600 < P < 800 mm/an, et l'étage semi-aride (P = 350 – 450 mm/an). Les étages bioclimatiques des populations étudiées sont retenus dans le tableau II-1.

Tableau II - 1 : Nombre de populations des trois taxons sauvages de betterave collectés au Maroc et les caractéristiques de leurs sites de collecte.

Population	Taxon	Nombre de génotypes	Origine	Altitude (m)	Type de sol	Etage bioclimatique
MAR 1	*B. v.* subsp. *maritima*	6	Temarra-Sidi Abed	13	Sablonneux	Semi-aride
MAR 2	*B. v.* subsp. *maritima*	7	Eljadida	1	Sablonneux	Semi-aride
MAR 3	*B. v.* subsp. *maritima*	34	Essaouira-Sidi Boulaalame	4,7	Sablonneux	Semi-aride
MAR 4	*B. v.* subsp. *maritima*	10	Salé	15	Sablonneux	Semi-aride
MAR 5	*B. v.* subsp. *maritima*	11	Kenitra-Elmeghren	6	Limoneux-Argileux	Semi-aride
MAR 6	*B. v.* subsp. *maritima*	21	Tanger	1	Sablonneux	Humide
MAR 7	*B. v.* subsp. *maritima*	12	Tanger	20	Sablonneux	Humide
MAR 8	*B. v.* subsp. *maritima*	14	Ksser Saghir	2	Limoneux-Argileux	Humide
MAR 9	*B. v.* subsp. *maritima*	6	Hoceima-Plage kouzah	23	Limoneux	Semi-aride
MAR 10	*B. v.* subsp. *maritima*	8	Hoceima vers Nador	1,5	Sablonneux	Semi-aride
MAR 11	*B. v.* subsp. *maritima*	23	Hoceima vers Nador	3	Sablonneux	Semi-aride
MAR 12	*B. v.* subsp. *maritima*	16	Nador-Zaroura	50	Sablonneux-Limoneux	Semi-aride
MAR 13	*B. v.* subsp. *maritima*	17	Nador-Baie	51	Sablonneux-Limoneux	Semi-aride
MAR 14	*B. v.* subsp. *maritima*	8	Nador	7	Sablonneux-Limoneux	Semi-aride
MAR 15	*B. v.* subsp. *maritima*	22	Saidia	15	Sablonneux-Limoneux	Semi-aride
MAR 16	*B. v.* subsp. *maritima*	6	Saidia	137	Sablonneux-Limoneux	Semi-aride
MAR 17	*B. v.* subsp. *maritima*	15	Taourirt-Douar Bensliman	451	Sablonneux-Limoneux	Semi-aride
MAR 18	*B. v.* subsp. *maritima*	15	Taza	486	Sablonneux-Limoneux	Sub-humide
MAR 19	*B. v.* subsp. *maritima*	8	Taza vers Meknes	215	Limoneux-Argileux	Sub-humide
MAR 20	*B. v.* subsp. *maritima*	6	Taza	298	Limoneux-Argileux	Sub-humide
MAR 21	*B. v.* subsp. *maritima*	13	Khouribga-Lakhzazra	2	Equilibré	Semi-aride
MAR 22	*B. v.* subsp. *maritima*	24	Essaouira	50	Sablonneux	Semi-aride
MAC 1	*B. macrocarpa*	12	Nador-Sidi Boussaid	15	Sablonneux	Sub-humide
MAC 2	*B. macrocarpa*	16	Beni Mellal-Tilougguite	820	Limoneux	Sub-humide
MAC 3	*B. macrocarpa*	6	Oulad Teima-Tnin hilala	126	Limoneux	Sub-humide
MAC 4	*B. macrocarpa*	25	Marrakech-Safi Ijoukak	360	Limoneux	Sub-humide
MAC 5	*B. macrocarpa*	23	Chtouka Ait Baha	220	Limoneux	Sub-humide
MAC 6	*B. macrocarpa*	8	Beni Mellal-Khénifra	437	Argileux	Sub-humide
MAC 7	*B. macrocarpa*	9	Khénifra-Oued Zem	723	Limoneux	Sub-humide
MAC 8	*B. macrocarpa*	17	Oujda	463	Limoneux	Sub-humide
MAC 9	*B. macrocarpa*	14	Oujda	639	Equibré	Sub-humide
MAC 10	*B. macrocarpa*	14	Fès	979	Limoneux	Sub-humide
PAT 1	*P. patellaris*	20	Essaouira-Moulay Bouzerktoun	1	Sablonneux	Sub-humide
PAT 2	*P. patellaris*	11	Essaouira	56	Sablonneux-Argileux	Sub-humide
PAT 3	*P. patellaris*	5	Chtouka Ait Baha-Belfaa	13	Sablonneux	Sub-humide
PAT 4	*P. patellaris*	6	Tiznit-Plage d'Aglou	32	Sablonneux	Sub-humide
PAT 5	*P. patellaris*	6	Agadir	13	Sablonneux	Sub-humide
PAT 6	*P. patellaris*	6	Sidi Ifni-Mirleft	5	Sablonneux	Sub-humide
PAT 7	*P. patellaris*	24	Guelmim vers Tantan	150	Sablonneux	Sub-humide
PAT 8	*P. patellaris*	7	Guelmim vers Tantan	13	Sablonneux	Sub-humide
PAT 9	*P. patellaris*	6	Tantan-plage	2	Sablonneux	Sub-humide
PAT 10	*P. patellaris*	6	Sidi Ifni	15	Sablonneux	Sub-humide

Résultats et discussion

1. *Distribution des taxons sauvages au Maroc*

Selon les prospections menées par l'équipe de l'INRA au niveau national sur l'identification des espèces et sous espèces apparentées à la betterave, trois taxons distincts de betteraves sauvages ont été découvertes, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. pattelaris* (El Bahloul et *al*., 2006 ; Hellier et *al.*, 2011 ; Hellier et *al*., 2013). Les données utilisées (sites de collecte et type de sol) dans cette partie ont été prises à partir d'une base des données effectuée lors des collectes dans le cadre d'un programme de recherche entrepris par l'INRA-Maroc. La distribution des populations a été établie à l'aide du logiciel ArcGIS 10.1 (Figure II-1).

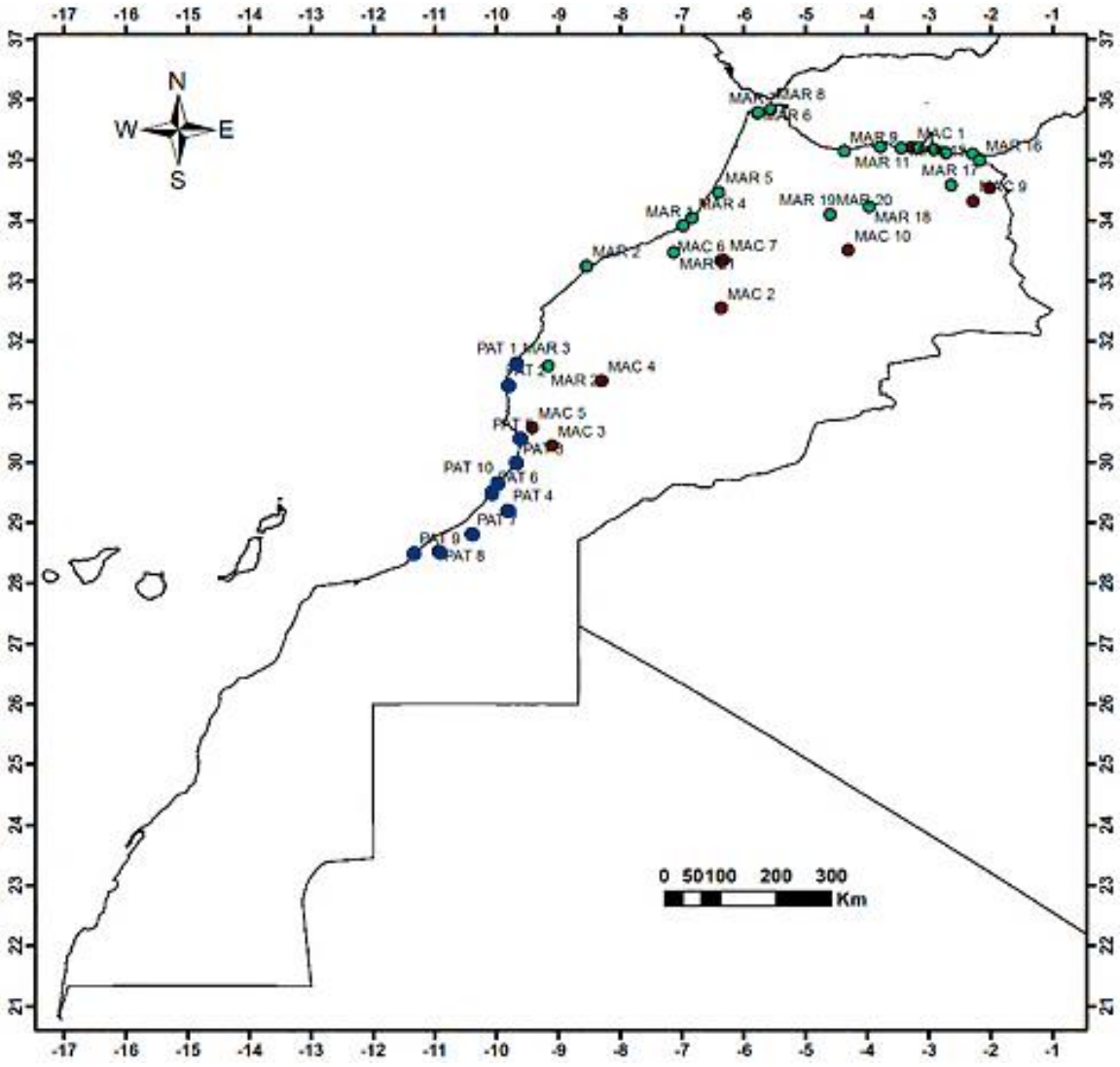


Figure II - 1 : Répartition géographique des trois taxons sauvages de betterave collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (points en vert), *B. macrocarpa* (points en rouge) et *P. patellaris* (points en bleu). La représentation graphique est générée par le logiciel ArcGIS 10.1.

L'étude réalisée dans le cadre de ce travail nous a permis de caractériser les sites d'origine des espèces apparentées aux betteraves sauvages collectées au Maroc, en se basant sur des critères climatiques, pédologiques et écologiques. Cette étude contribue à évaluer dans le chapitre suivant " Chapitre III ", les capacités adaptatives des populations sauvages de betterave étudiées, en complément aux travaux réalisés par l'INRA sur ces ressources génétiques.

Comme le montrent nos résultats, les sites d'origine ont montré une large gamme latitudinale, qui varie entre les côtes Ouest de l'Atlantique et l'Est de la région orientale de 28 ° à 35 ° de latitude pour les trois espèces étudiées (Tableau II-2). Cela coïncide avec les zones délimitées par les environnements maritimes dans les gammes décrites par Becker-Dillingen (1928) (cité par Biancardi et *al*., 2012). Selon Frese et *al*. (2011), des espèces sauvages du genre *Beta (B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarpa*) ont été trouvées en Europe à des latitudes allant de 28 ° à 38 °. Les données sur les populations des trois taxons sauvages trouvés au Maroc sont indiquées dans le tableau II-2.

Tableau II - 2 : Caractéristiques des sites de collecte de trois taxons sauvages de betterave du Maroc.

Taxon	***Beta vulgaris* subsp. *maritima***	***Beta macrocarpa***	***Patellifolia patellaris***
Nombre de génotype	*313*	*144*	*97*
Nombre de population	22	10	10
Altitude (m)	1 – 486	15 – 979	1 – 150
Type de sol (en % des populations)	Sablonneux : 41%. Limoneux : 4,5%. Texture mixte : 54,5%.	Sablonneux : 10%. Limoneux : 60%. Argileux : 10%. Texture mixte : 20%.	Sablonneux : 90%. Texture mixte : 10%.
Etage bioclimatique	Humide : MAR 06, 07, 08. Subhumide : MAR 18, 19, 20. Semi-aride : MAR 01, 02, 03, 04, 05, 09, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 21, 22.	Subhumide : MAC 10. Subhumide : MAC 02, 06, 07. Semi-aride : MAC 01, 03, 04, 05, 08, 09.	Semi-aride à aride : PAT 01, 02, 03, 04, 05, 06, 07, 08, 09, 10.

2. Diversité des sites d'origine

Les zones étudiées incluent toute la région Nord et centrale du Maroc recouvrant une large surface littorale sur les deux façades atlantique et méditerranéenne ainsi que les zones intérieures plaines et montagneuses (le Moyen Atlas et le Haut Atlas). La répartition biogéographique des espèces sauvages apparentées à la betterave a été représentée graphiquement sur des cartes générées par le logiciel ArcGIS 10.1 (Figure II-1). La zone d'étude qui couvre toute la région Nord et centrale du Maroc est comprise entre les longitudes 2° et 11° W, et les latitudes 28° et 35° N. Du point de vue climatique et pédologique, cette zone géographique présente une très grande diversité. La distribution de 42 populations de trois taxons étudiés montre une répartition large et répandue de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (points en vert) et de *B. macrocarpa* (points en rouge) sur la zone d'étude. Alors que, *P. patellaris* (points en violet) présente une distribution limitée et isolée dans la région du Souss (Figure II-1).

Pour caractériser les habitats naturels des populations locales étudiées de point de vue climatique, les étages bioclimatiques de la répartition géographique de la collection étudiée ont

été pris en compte basés sur la classification d'Emberger (Emberger, 1955 ; Ch, 1963, Mokhtari et *al.*, 2014 ; Jihad, 2016 ; Houssa et *al.*, 2017). La zone d'étude est subdivisée en trois étages bioclimatiques, avec les caractéristiques de précipitations (P) et de températures moyennes (T):

- Etage bioclimatique humide (P > 800 mm/an ; T = 8 – 12 °C) ;
- Etage bioclimatique subhumide (600 < P < 800 mm/an ; T = 12 – 16 °C) ;
- Etage bioclimatique semi-aride (P = 350 – 450 mm/an ; T = 16 – 25 °C).

2.1 *Beta vulgaris* subsp. *maritima*

Elle est aussi appelée la betterave maritime qui fait bien entendu référence à son habitat de prédilection. D'après nos résultats, les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* ont été largement situées tout au long du littoral maritime de l'océan atlantique et de la côte méditerranéenne du Maroc (16 populations). A l'exception de six populations, MAR 17, 18, 19, 20, 21 et 22, qui ont été localisées dans des zones plus continentales vers le centre du pays (Figure II-2).

Cette sous-espèce a montré une plasticité adaptative élevée du point de vue climatique, allant de l'humidité à l'aridité, ainsi qu'une plage altitudinale étendue de 1 m à 642 m (Tableau II-1). Pour les caractéristiques altitudinales de *B. vulgaris* subsp. *maritima*, une très grande diversité a été rapportée dans plusieurs études. Selon Frese (2010), l'altitude des sites de collecte, correspondant à 798 accessions de betteraves maritimes, variait de 280 m sous le niveau de la mer autour de la mer Morte à 1 300 m sur les montagnes de Talysh (Azerbaïdjan). A ce même niveau d'altitude élevé de 1 300 m, des betteraves maritimes ont été également identifiées sur la côte de la mer Caspienne (Biancardi et *al.*, 2012). Letschert et Frese (1993) ont identifié des populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* vivant le long des côtes siciliennes et à l'intérieur des terres jusqu'à 1150 m d'altitude. Une autre étude a détecté la présence de *B. vulgaris* subsp. *maritima* près d'Aquiloni, Italie, à 350 m d'altitude et à environ 60 km de la mer (Biancardi et *al.*, 2012). Selon Fievet et ses collègues (2007), la betterave maritime est la plus répandue dans les sites proches de la mer jusqu'à 10 m au-dessus du niveau de la mer.

Cette sous-espèce était adaptée à différents habitats des zones côtières à l'intérieur des plaines continentales des régions semi-désertiques du Sud de la zone étudiée, avec une pluviométrie annuelle cumulée allant de moins de 300 mm à 800 mm. En fait, trois populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (MAR 18, 19 et 20) de la région centrale du Nord à plus de 400 km de la mer ont été adaptées à un climat relativement froid de températures hivernales généralement basses, sur les altitudes supérieures à 200 m et atteignant 500 m de haut. Cette zone est la plus arrosée du royaume, recevant de fortes précipitations plus de 800 mm. Ces populations ont été trouvées sur des sols argileux et limoneux.

Sur les côtes du Nord-Ouest du Maroc, influencées par un climat méditerranéen et atlantique doux recevant de fortes précipitations entre 600 – 800 mm, trois populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (MAR 06, 07 et 08) se révèlent être tolérantes à la salinité puisqu'elles sont capables de survivre dans le sable salin des côtes maritimes à des altitudes ne dépassant pas 20 m au-dessus du niveau de la mer. Alors que sur les côtes méditerranéennes ou dans la région orientale au Nord-Est du Maroc, la sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* (MAR 09, 10, 11,

12, 13, 14, 15, 16 et 17) a été soumise à un climat semi-aride avec des précipitations de 350 mm à 450 mm/an. Le climat semi-aride a été également exercé sur les populations côtières de l'Atlantique (MAR 01, 02, 03, 04 et 05) ainsi que sur les populations des régions continentales d'à partir de 80 km de la mer (MAR 21 et 22).

De façon générale, la répartition géographique de *B. vulgaris* subsp. *maritima* dans les zones côtières de l'Atlantique marocaines est en accord avec ce qui a été rapporté par des scientifiques japonais en 1990 qui mentionnaient la présence de 13 accessions, comprenant des espèces de la section *Beta* à une distance entre 0,5 m à 37 km de la mer (Frese, 1992). D'autres études ont également montré les préférences environnementales côtières de l'espèce, d'après El Bahloul (2007), les accessions de *B. vulgaris* subsp. *maritima* prospectées au Maroc ont été principalement rencontrées dans les zones côtières jusqu'à 30 km de la mer.

La sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* pourrait avoir une certaine résistance à la salinité, car elle était capable de pousser spontanément sur le sable des plages des zones côtières au Maroc. Cependant, cette espèce peut croitre également dans des sols à texture argileuse et/ou limoneuse.

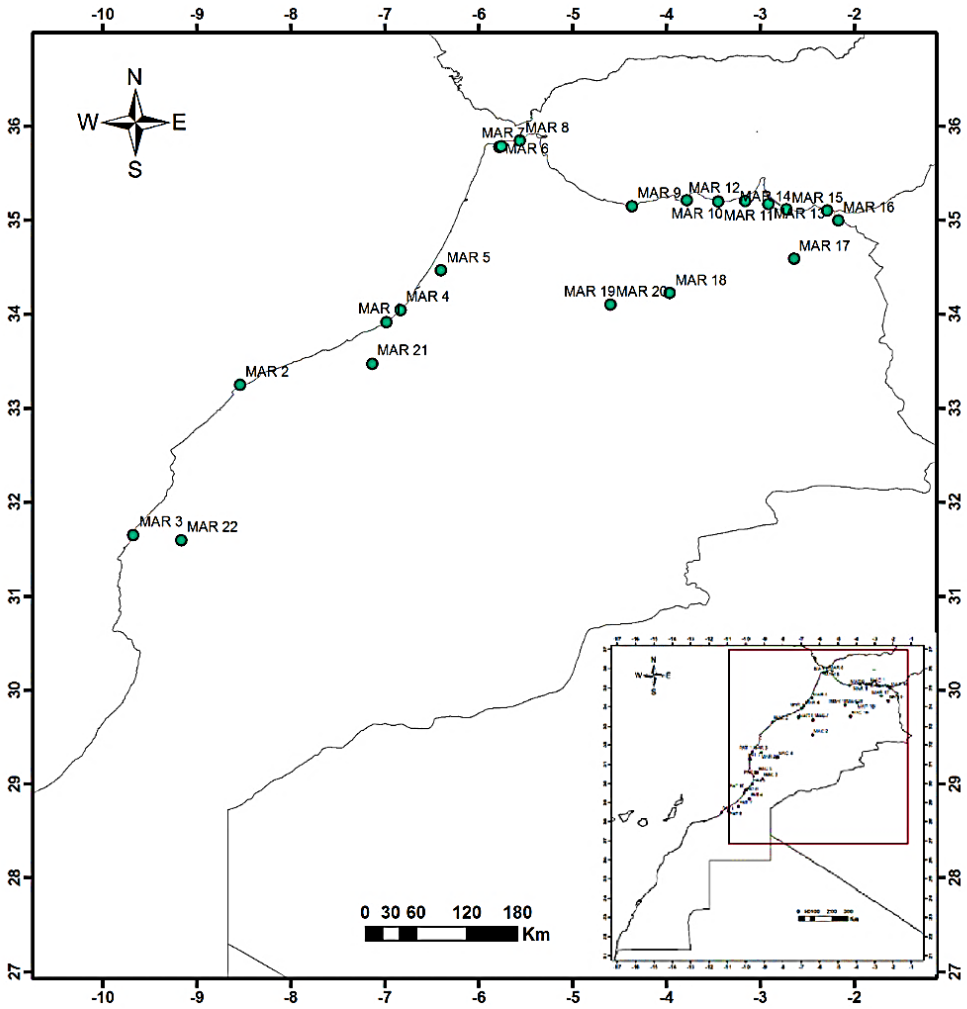


Figure II - 2 : Sites d'origine de 22 populations sauvages de *B. vulgaris* subsp. *maritima* collectées dans différentes régions du Maroc.

2.2 *Beta macrocarpa*

Les dix populations de *B. macrocarpa* étudiées avaient présenté une localisation principalement continentale vers les régions centrales et montagneuses du Maroc. A l'exception d'une seule population MAC 01, qui a été rencontrée sur la frontière côtière du Nord-Est de la mer Méditerranéenne à une altitude de 15 m (Figure II-3). Toutefois, la distribution altitudinale de cette espèce était généralement répartie dans une altitude modérée comprise entre 126 m et 979 m pour les neuf populations de *B. macrocarpa* (excepté MAC 01).

Les populations de *B. macrocarpa* ont été soumises à trois effets bioclimatiques différents et divergents, humide, subhumide et semi-aride, ce qui montre la grande capacité d'adaptation de cette espèce. En fait, les populations MAC 02 (820 m), MAC 06 (437 m), MAC 07 (723 m) et MAC 10 (979 m) ont été influencées par un climat subhumide à humide des montagnes (P > 800 mm). À des altitudes modérées de l'Atlas (Haut et Moyen Atlas du Maroc), *B. macrocarpa* a montré une tolérance au froid, avec une température hivernale ne dépassant pas 8 °C. Un climat semi-aride a été exercé d'une part sur les populations (MAC 01, 08 et 09) originaires du Nord-Est oriental de la méditerranée avec un effet plus ou moins doux de littorale et d'autre part sur les populations de MAC 03, 04 et 05 rencontrées dans les régions continentales et centrales de la zone d'étude.

L'espèce *B. macrocarpa* est capable de croitre d'une manière optimale dans les sols limoneux. En plus de la texture limoneuse, certaines populations avaient poussé sur un sol de texture sablonneuse dans la zone côtière (MAC 01), un sol argileux (MAC 06) ou encore sur un sol à texture mixte (MAC 07, 08 et 09).

Ces résultats sont en accord avec ceux de El Bahloul (2006, 2007) qui ont montré que l'espèce *B. macrocarpa* était largement répandue sur l'ensemble des sites continentaux visités lors d'une prospection au Maroc menée en 2005. Cette espèce a été collectée à l'intérieur des terres, à 30 km de la mer et jusqu'à 1 000 m d'altitude, sur des sols équilibrés et non salins. Dans une autre étude, Frese et *al*. (2011) ont montré que *B. macrocarpa* pousse souvent sur des sols calcaires et argileux à des degrés variables de salinité, soumise à des précipitations annuelles de 150 à 500 mm et à des températures moyennes annuelles de 15 à 20 °C.

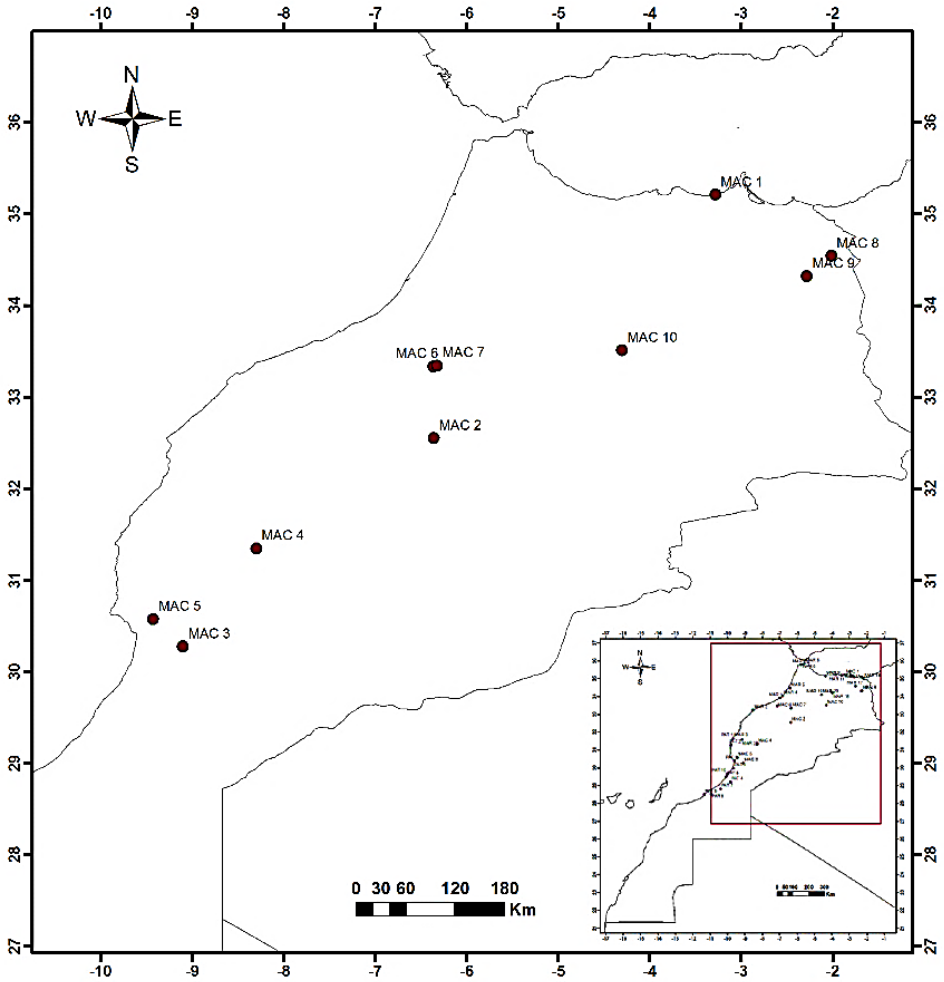


Figure II - 3 : Sites d'origine de 10 populations sauvages de *B. macrocarpa* collectées dans différentes régions du Maroc.

2.3 *Patellifolia patellaris*

Patellifolia patellaris a été localisée principalement dans le Sud-Ouest de la région côtière de l'océan Atlantique (Figure II-4). Cette espèce a été soumise à des conditions semi-arides à arides avec des précipitations annuelles comprises entre 200 et 450 mm. Généralement, c'est une espèce limitée principalement dans la région du Souss au Maroc. Ce qui pourrait être un signe de son adaptation restreinte et de ses exigences climatiques assez particulières. Une autre hypothèse peut se proposer dans la répartition géographique limitée de cette espèce au Maroc, qui permet de constater qu'il y a une dispersion dans le temps et dans l'espace des graines de *P. patellaris* en provenance des îles Canaries, la zone refuge pour plusieurs espèces distinctes du genre *Patelifollia* (*P. patellaris*, *P. webbiana* et *P. procumbens*), séparées du pays par l'océan Atlantique de moins de 400 km. En effet, les glomérules de betterave sont équipés de tissus liégeux qui leur permettaient de flotter dans l'eau de mer (Fievet et *al.*, 2007) et de traverser une grande distance de 100 km jusqu'à 300 km (Wagmann, 2008). Selon des travaux de collecte sur des espèces sauvages du genre *Patellifolia*, l'aire de répartition obtenu dans notre étude de *P. patellaris* coïncide exactement avec les zones décrites par El Bahloul (2007) et Frese et ses collègues (1992, 2011).

L'altitude ne dépasse pas 150 m pour le site le plus élevé de *P. patellaris*. Cependant, Frese avec son équipe (2011) ont rapporté que des espèces du genre *Patellifolia* ont été trouvées à 300 m d'altitude. En ce qui concerne la texture du sol, les populations de *P. patellaris* étaient optimalement adaptées dans les sols sablonneux, sauf une population PAT 02 qui avait poussée sur un site caractérisé par une texture mixte de sable et d'argile. La distribution strictement littorale des populations de *P. patellaris* dans les zones côtières de l'Atlantique suggère que cette espèce est principalement adaptée aux sols sablonneux (90% des populations), ce qui a été déjà signalé par El Bahloul (2007).

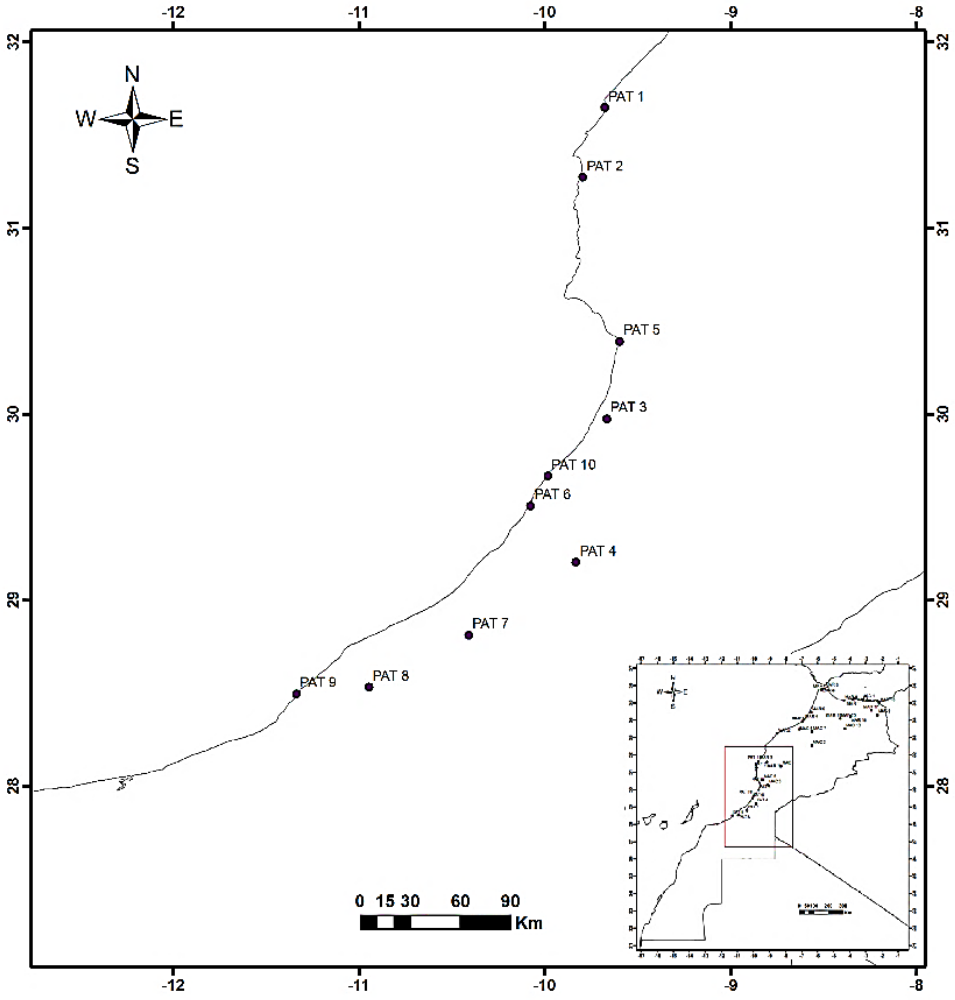


Figure II - 4 : Sites d'origine de 10 populations sauvages de *P. patellaris* collectées dans la région du Souss au Maroc.

Conclusion

Les ressources génétiques de betteraves sauvages du Maroc représentent une importante banque naturelle de diversité génétique. Ces ressources sauvages peuvent présenter une valeur importante en raison, de leur isolement géographique par la barrière maritime méditerranéenne et atlantique d'une part et d'autre part de la limite extrême de leur répartition naturelle.

La collection du germoplasme étudié de betterave sauvage marocaine a montré une très grande diversité éco-géographique, avec une distribution côtière et continentale, à une altitude allant de 1 m à 980 m. Cette collection génétique a également montré une forte adaptation climatique sous l'effet d'une large gamme de conditions, y compris les conditions humides dans les zones plus ou moins montagneuses (Haut Atlas, Moyen Atlas), et semi-arides dans les zones côtières et continentales.

Les populations sauvages de la collection marocaine, spatialement séparées et adaptées à des conditions environnementales contrastées telles que la salinité élevée des localités côtières, le froid des zones continentales et la disponibilité limitée de l'eau dans les zones sèches et arides, pourraient potentiellement porter des gènes de tolérance aux stress abiotiques. Notamment, ces espèces sauvages pourraient se comporter différemment face aux différents stimuli environnementaux donnant naissance à une variabilité génétique qui se traduit par des caractéristiques agro-morphologiques et génétiques diverses.

De cette façon, la prise en compte des caractéristiques éco-géographiques et climatiques des populations étudiées relatives à la betterave sauvage permet de mettre en évidence l'étude de leur structuration génétique et leur variabilité phénotypique et génétique. Ce qui va être présenté dans les chapitres suivants.

Chapitre III : Caractérisation phénotypique des taxons sauvages apparentés à la betterave

Introduction

La valorisation de la collection marocaine relative aux taxons sauvages apparentés à la betterave cultivée nécessite une évaluation de leur diversité génétique et de leur potentialité agronomique et adaptative. Afin de prendre par la suite des mesures favorables de conservation et d'assurer une gestion durable du patrimoine génétique existant. Une caractérisation agronomique et phénotypique des 42 populations sauvages, faisant l'objet du deuxième chapitre, a été réalisée. Il s'agit d'un outil préliminaire et indispensable pour évaluer le potentiel des ressources phytogénétiques qui constituent, d'une part la base biologique de la sécurité alimentaire mondiale (FAO, 1996) et d'autre part la source de la diversité génétique (Pernès, 1984 ; El Gazzah et Chalabi, 1995). Cette caractérisation permet de détecter et de mesurer la variabilité existante aussi bien entre des espèces qu'au sein des populations ou encore des individus de la même population, via 7Painting et *al*., 1993).

La publication de nombreux descripteurs par *Bioversity International,* anciennement nommé : *International Plant Genetic Resources Institute* (IPGRI, 1991), témoigne de l'importance de la caractérisation via les paramètres morphologiques chez les espèces végétales, y compris la betterave. Les descripteurs universellement utilisés sont développés dans le but d'uniformiser la caractérisation des collectes pour une conservation efficace et utilisation raisonnable et durable du germoplasme (Painting et *al*., 1993). Plusieurs études ont été menées sur la caractérisation phénotypique, géographique et génétique des espèces de genre *Beta* et *Patellifolia*. Ces études ont constaté que les descripteurs utilisés sont souvent influencés par les changements environnementaux et/ou l'effet de génotype (Dijk et *al.*, 1997 ; Hautekéete et *al.*, 2002 ; El Bahloul, 2007 ; Monteiro et *al.*, 2013 ; Abbasi et *al.*, 2014 ; Richards et *al.*, 2014 ; Frese et *al.*, 2017). La grande plasticité phénotypique mentionnée a été souvent considérée comme une adaptation évolutive en réponse aux variations environnementales. Les ressources génétiques de betterave représentent donc un patrimoine potentiellement important qui risque d'une érosion génétique, ce qui implique une préservation et une exploration rationnelle afin de mieux l'exploiter.

A ce propos, une étude d'évaluation et valorisation de betterave sauvage est donc nécessaire, car elle constitue une base permettant la création des nouvelles variétés adaptées aux variations climatiques locales, avec une bonne qualité, un rendement élevé et une forte résistance aux maladies. Pour atteindre ce but, un travail de caractérisation et d'évaluation agro-morphologiques chez 554 génotypes de 42 populations qui appartiennent aux trois taxons sauvages de betterave collectés au Maroc a été réalisé. Cette caractérisation phénotypique permettra d'estimer la variation intraspécifique (entre les génotypes de la même population/populations du même taxon) et la variation interspécifique (entre les différents taxons sauvages étudiés). La variabilité génétique détectée au sein et entre les populations étudiées peut expliquer la structuration phénotypique sous l'effet des conditions environnementales différentes des localités originaires.

Matériel et méthodes

1. Matériel végétal

L'étude réalisée porte sur 554 génotypes provenant de 42 populations des espèces sauvages (*Beta vulgaris* subsp. *maritima*, *Beta macrocarpa* et *Patellifolia patellaris)* apparentées à la betterave sucrière. Ces populations ont été collectées dans différentes régions du Maroc et qui ont fait l'objet du chapitre précèdent. Les détails du matériel génétique étudié, notamment, le nombre de génotypes et des populations de chaque taxon sont donnés explicitement dans le tableau II-1.

2. Méthodes

2.1. Semis et transplantation

Les semis ont été réalisés sous serre vitrée à l'Institut National de la Recherche Agronomique de Rabat, en mi-novembre de trois années successives (2015, 2016 et 2017). Dans un premier cas, les graines ont été mises à germer en terrine dans des plaques de semis alvéolées (51 cm*35 cm*7,5 cm, 24 cellules) remplies de tourbe ré-imbibée par l'eau (Figure III-1). La composition de la tourbe utilisée est 20 – 30 de matière organique, 20 – 30 de matière sèche, une capacité de rétention en eau de 400 – 800 ml et une résistivité de 500 à 3 000 Ω.cm. C'est un support de culture qui facilite la germination et favorise la croissance de la plante en aidant à son bon enracinement et à la bonne assimilation des nutriments dont elle a besoin.



Figure III - 1 : Graines de betteraves sauvages mises en germination sous serre vitrée à l'INRA-Rabat.

Les plantules de trois à quatre semaines ont été transplantées dans des pots (plantule par pot), dont le support est formé de 50% de tourbe et 50% de sol sablonneux (Figure III-2). Sous la serre, les pots de différentes populations sont placés séparément, avant le stade de floraison, pour éviter l'inter-pollinisation. Chaque plante a été suivie individuellement.



Figure III - 2 : Transplantation des plantules sauvages de betterave cultivées sous serre vitrée à l'INRA-Rabat.

2.2. Mesures et notations

La caractérisation agro-morphologique des plantes cultivées sous serre a été réalisée selon une liste des descripteurs de la betterave établie par *Bioversity International*. Au total, 23 paramètres agro-morphologiques ont été étudiés, représentant deux types de descripteurs qui ont été développés pour caractériser la collection de betterave étudiée, dont 16 descripteurs sont quantitatifs et 7 descripteurs sont qualitatifs.

Trois catégories distinguent les descripteurs quantitatifs mesurés (Tableau III-1) :

- Descripteurs liés à la croissance de la biomasse végétative : la surface foliaire (longueur/largeur du limbe et longueur/largeur du pétiole), la hauteur maximale de la tige principale, le diamètre du feuillage dans le sens de la ligne (Dl) et le sens transversal (D2), et la ramification de la plante (nombre de tiges) ;
- Descripteurs liés au cycle de développement de la plante : chaque stade de développement et sa durée ont été notés en précision pour chaque génotype tout au long de son cycle de vie ;
- Descripteurs liés au rendement en graines de chaque génotype qui ont été également étudiés après la maturité des plantes : nombre de graines (il s'agit de glomérule dans le cas de betterave : c'est un fruit contenant plusieurs graines) produites par plante et leur poids, ainsi que le poids de 1 000 graines par plante (g).

Tableau III - 1 : Descripteurs quantitatifs de la betterave *Beta vulgaris*.

Caractères quantitatifs	Mesure et échelle de notation	Catégorie
Longueur du limbe	En centimètre (cm)	1. Descripteurs relatifs à la croissance et aspect général de la plante
Largeur du limbe	En centimètre (cm)	
Longueur du pétiole	En centimètre(cm)	
Largeur du pétiole	En centimètre (cm)	
Hauteur de la plante	En centimètre (cm)	
Nombre de tiges	Tige principale + Tiges latérales	
Diamètre de la plante	En centimètre (cm)	
Nombre de jours à la germination (j)	Entre le semis et la levée des plantules	2. Descripteurs relatifs au cycle de developpement de la plante
Nombre de jours à la montaison (j)	Entre le semis et l'élongation de la tige principale	
Nombre de jours à la floraison (j)	Entre le semis et le début de floraison	
Durée de la floraison (j)	Entre l'apparition de la première fleur jusqu'à l'apparition de la dérnière fleur	
Nombre de jours à la formation de graines(j)	Entre le semis et la formation de la première graine	
Nombre de jours à la maturité (j)	Entre le semis et la dernière récolte de graines	
Nombre de graines par plante	A la fin du cycle végétatif	3. Descripteurs relatifs au rendement en graines de chaque génotype
Poids de graines par plante	En gramme	
Poids de 1 000 graines	En gramme	

Pour l'étude morphométrique de la surface foliaire, dix feuilles sélectionnées au hasard, ont été examinées pour chaque génotype étudié (Figure III-3). Les mesures ont été effectuées sur les plantes encore en rosette, mais à un stade avancé juste avant l'étape de la montaison. De cette façon, l'énergie est largement destinée à la croissance optimale de la plante au stade végétatif non reproducteur.

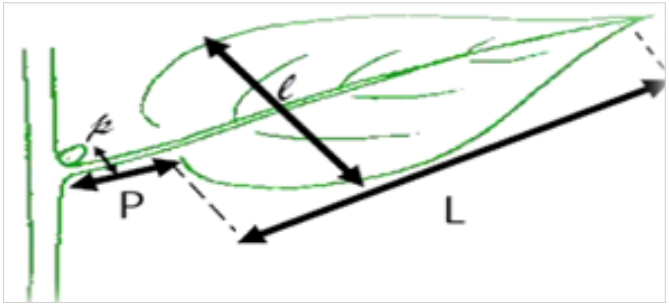


Figure III - 3 : Schéma explicatif des mesures des paramètres foliaires en centimètre. P = longueur du pétiole, p = diamètre du pétiole, L = longueur du limbe, l = largeur du limbe.

Les caractéristiques morphologiques qualitatives ont été visuellement évaluées, il s'agit de la couleur et la pigmentation du feuillage, le mode de croissance, la notation phytosanitaire (Absence/Présence de maladie) et la germie qui correspond au nombre de graines fusionnées par glomérule. Les échelles de notation développées pour chaque descripteur sont reprises explicitement dans le tableau III-2.

Tableau III - 2 : Descripteurs qualitatifs de betterave *Beta vulgaris*.

Caractères qualitatifs	Mesure et échelle de notation
Couleur des feuilles	1 = Jaune 2 = Vert pale 3 = Vert
Couleur du pétiole	1 = Blanc 2 = Jaune 3 = Vert 4 = Rose 5 = Rouge
Couleur de la tige	1 = Vert 2 = Vert et rouge 3 = Rouge
Pigmentation du feuillage	0 = Pas de pigment, 1 = Tâches pigmentées 2 = Veines pigmentées 3 = Totalité de la feuille pigmentée
Mode de croissance	1 = Erigé 2 = Erigé et semi - allongé 3 = Allongé 4 = Erigé et rampant 5 = Rampant
Germie	1 = Monogerme 2 = Bigerme 3 = Multigerme
Maladie	1 = Présence (+) 2 =Absence (-)

Les plantes ont été récoltées après la sénescence complète des feuilles. Les tableaux III-1 et III-2 résument tous les descripteurs phénotypiques étudiés dans la caractérisation agro-morphologique des espèces et sous espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée.

Toutes les notations ont été prises sur les plantes cultivées sous serre et durant leur cycle de vie, à l'exception des caractères relatifs au rendement et à la caractérisation des semences : le nombre et le poids des graines par plantes, poids de 1 000 graines et la germie, ont été étudiés au laboratoire d'*Amélioration génétique des Plantes, Valorisation et Conservation des Ressources Phytogénétiques*.

3. Analyses statistiques

Les analyses de variance (ANOVA), et le test de comparaison multiple de Duncan (0,05) ont été effectués pour les descripteurs agro-morphologiques quantitatifs pour estimer la variation et la significativité de la variation entre les populations évaluées. De même, une analyse multivariée de l'ACP (Analyse en Composante Principale) a été réalisée pour déterminer la correspondance des caractères indépendants et analyser leur proximité. Ces caractéristiques morphologiques ont été également analysées par une procédure d'agglomération hiérarchisée (CHA : Classification Hiérarchique Ascendante), en formant des clusters à partir de la distance euclidienne de la méthode UPGMA (Unweighed Pair Group Method Arithmetic Average).

Concernant les caractéristiques qualitatives, la distribution fréquentielle de chaque morphotype a été traitée pour analyser la variabilité intra et inter-population. L'AFC a été analysée pour

cette catégorie de descripteurs. Toutes les analyses ont été réalisées en utilisant le programme SPSS version 23. Pour estimer la diversité phénotypique des caractères qualitatives, l'indice de Shannon-Weaver (H') a été calculé (Gray et *al*., 1992) selon la formule suivante :

$$\boldsymbol{H' = -\sum_{i=1}^{s}(P_i \log P_i);\ 0 \leq H' \leq 5.}$$

Où : P_i = abondance proportionnelle ou la fréquence de caractère dans la population : P_i = ni/N ;

S = nombre total de génotype ;

n_i = nombre de classes phénotypiques dans la population ;

N= nombre total de classes phénotypiques dans la population.

L'indice de Shannon est souvent accompagné par l'indice de l'équitabilité de Piélou (Pièlou, 1969). Cet indice permet de mesurer l'équitabilité (ou équi-répartition) des individus d'une population par rapport à une répartition théorique égale pour l'ensemble des individus. Il s'obtient par la formule :

$$\boldsymbol{J' = \frac{H'}{H'max};\ 0 \leq J' \leq 1.}$$

Avec : H' max = log S (nombre total d'espèces).

Résultats et discussion

Dans notre étude, nous avons utilisé les descripteurs de betterave appliqués avec succès dans plusieurs études sur la diversité génétique et morphologique de la betterave (Dale et *al.*, 1985 ; Van Dijk et *al.*, 1997 ; Boudry et *al*., 2002 ; Hautekéete et *al.*, 2002 ; El Bahloul, 2007 ; Abbasi et *al*., 2014 ; Richards et *al.*, 2014 ; Ayfer et *al.*, 2017 ; Frese et *al.*, 2017). Cette étude de la caractérisation agro-morphologique a été menée sur une collection marocaine des taxons sauvages apparentés à la betterave cultivée. Celle-ci se compose de 554 génotypes de trois taxons sauvages collectés dans différentes régions.

Deux types de descripteurs ont été utilisés pour caractériser la collection de betterave étudiée : descripteurs quantitatifs et descripteurs qualitatifs. Ces deux types de descripteurs ont été statistiquement analysés et interprétés séparément.

Pour la caractérisation qualitative, 16 descripteurs quantitatifs morphologiques ont été considérés. L'ACP et le dendrogramme ont été réalisés pour analyser la proximité entre les descripteurs en regroupant les populations ayant des caractéristiques les plus communes. Un test d'ANOVA a été également examiné pour estimer la significativité de la variation entre les populations évaluées.

Concernant la caractérisation qualitative, la variabilité intra et inter-populations a été analysée en fonction de la distribution fréquentielle des phénotypes observés pour chacun des sept descripteurs qualitatifs évalués chez les populations et les taxons. Une analyse multivariée (AFC) a été réalisée pour déterminer la correspondance entre plusieurs caractères indépendants.

Richesse et diversité phénotypique

1. Description et variabilité des paramètres qualitatifs

Sept descripteurs qualitatifs ont été évalués chez les 554 génotypes appartenant à 42 populations de betteraves sauvages collectées au Maroc. La répartition des caractéristiques qualitatives, pour chaque espèce, et les valeurs estimées de l'indice de diversité phénotypique sont données dans le tableau III-3. Une variabilité a été observée pour les paramètres qualitatifs étudiés. L'indice (J') d'équitabilité de Pielou basé sur l'indice (H') de Shannon pour les caractères qualitatifs a été calculé pour standardiser la répartition des caractères au sein des populations étudiées. Globalement, les différences de caractères morphologiques étaient élevées entre et intra-populations pour tous les caractères, à l'exception de la couleur du limbe (J = 0) qui est un caractère stable, avec une dominance totale des feuilles vertes observées chez tous les génotypes des différents taxons étudiés. La variation morphologique était plus prononcée chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* par rapport aux deux autres espèces étudiées avec un indice d'équitabilité de Pielou (J') élevé qui se situe en moyenne entre 0,25 à 0,58, pour le mode de croissance et la couleur du pétiole, respectivement. Néanmoins, le mode de croissance était plus diversifié (J'= 0,24) chez *B. macrocarpa* que chez *B. vulgaris* subsp. *maritima*. Les moyennes de (J') calculées pour *B. macrocarpa* variaient de 0 à 0,38, respectivement, pour la germie et la couleur des tiges.

Tandis que les valeurs moyennes pour la diversité (J') étaient plus faibles, de 0 pour la germie, couleur du pétiole et la pigmentation à 0,12 pour la couleur des tiges chez *P. patellaris*.

Tableau III - 3 : Moyennes de l'indice de Shannon (H') et celles de l'indice de l'équitabilité de Pielou (J') mesurées pour les différents caractères qualitatifs étudiés chez les trois taxons de betteraves sauvages collectés au Maroc.

	Beta macrocarpa		***Beta vulgaris* subsp. *maritima***		***Patellifolia patellaris***	
	Indice de Shannon (H')	**Indice de Pielou (J')**	**Indice de Shannon (H')**	**Indice de Pielou (J')**	**Indice de Shannon (H')**	**Indice de Pielou (J')**
Couleur des feuilles	0	0	0	0	0	0
Couleur du pétiole	0,32	0,30	0,58	0,58	0	0
Couleur de la tige	0,42	0,38	0,33	0,30	0,15	0,12
Pigmentation du feuillage	0,37	0,33	0,48	0,46	0	0
Mode de croissance	0,30	0,27	0,34	0,34	0,05	0,04
Germie	0	0	0,38	0,25	0	0
Maladie	0,11	0,08	0,31	0,28	0,03	0,03

Les résultats ont été interprétés par la contribution en pourcentage de chaque morphotype qualitatif. Ces résultats sont illustrés graphiquement (Figure III-4, II-5, II-6, II-9, II-10, I-13 et II-14).

Chez la plupart des individus étudiés, une variation hautement significative a été observée pour la couleur du pétiole chez les trois taxons (Figure III-4). Cinq phénotypes existaient dans la collection étudiée en proportion inégale : jaune, vert, vert/rouge, rose et rouge, avec la présence de deux ou plusieurs morphotypes dans la même population. La couleur verte du pétiole était la plus observée chez la majorité des plantes des trois taxons (Figure III-7).

Chez *B. vulgaris* subsp. *maritima*, seules trois populations, MAR 01, 09 et 21, ont montré une coloration mixte en vert et rouge dans leurs pétioles en 25%, 33,33% et 46,15% respectivement. Le pétiole rose a été observé principalement chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* (MAR 03, 06, 07, 10, 11, 12,13, 14, 15, 18, 20 et 22) avec un pourcentage total de 33,2%. Un pourcentage de 19,97% représenté par quatre populations (MAC 01, 05, 06 et 09) a été noté pour ce phénotype chez les plantes étudiées de l'espèce *B. macrocarpa*. Alors que chez *P. patellaris*, seulement des pétioles verts qui ont été observés sur toutes les plantes de toutes les populations évaluées. La coloration rouge du pétiole a également été présentée chez certains individus en pourcentage de 32% chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* (MAR 01, 02, 05, 09, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 20 et 22) contre 30,75% chez *B. macrocarpa* (MAC 03, 06, 08 et 09) (Figure III-7). Alors que le pétiole jaune n'a été observé que chez deux plantes de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. La dominance totale des limbes verts a été observée chez tous les génotypes des différents taxons étudiés.

Une étude génétique menée par Hatlestad et *al*. (2012) sur la pigmentation a montré que le cytochrome P450 codé par le gène CYP76AD1 est nécessaire pour produire les pigments rouges de bêtacyanine dans les betteraves. Une mutation génétique du CYP76AD1 entraîne la perte du pigment rouge et la production du seul pigment jaune de bêtacyanine.

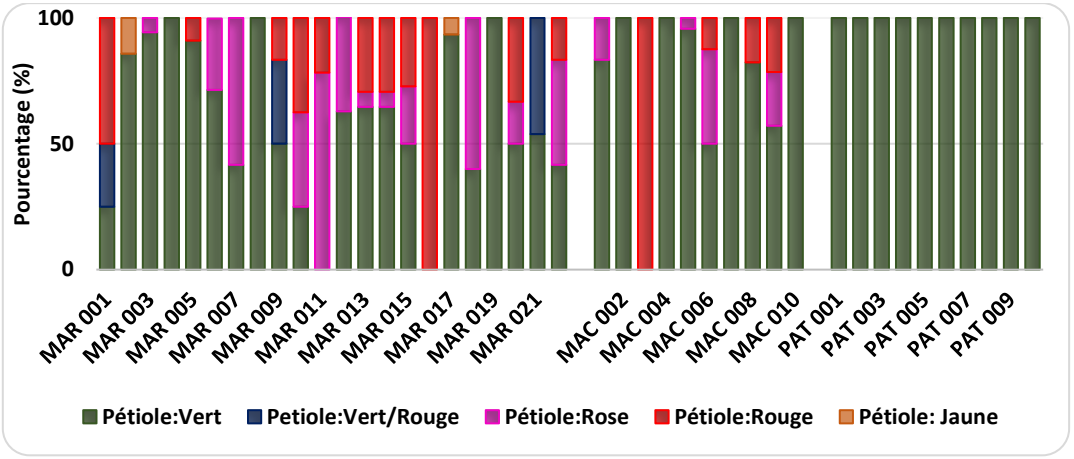


Figure III - 4 : Différents phénotypes liés à la description morphologique des pétioles chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris.*

Pour la couleur des tiges (Figure III-5), les plantes des populations du genre *Beta*, *B. macrocarpa* et *B. vulgaris* subsp. *maritima* avaient une pigmentation verte, rouge et intermédiaire dans leurs tiges, avec la présence de deux à trois phénotypes différents au sein d'une même population.

Chez la sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima*, les tiges rouges sont les plus répondues chez toutes les populations et parfois le seul phénotype observé comme chez MAR 01, 03 et 04. Les tiges vertes étaient la caractéristique la plus enregistrée chez les populations MAR 02, 06 et 10. La couleur intermédiaire a été également observée dans la collection de *B. vulgaris* subsp. *maritima* étudiée, observée particulièrement chez MAR 05, 07, 08 et 09.

L'espèce *B. macrocarpa* était caractérisée par des tiges rouges observées chez les génotypes de toutes les populations évaluées en proportion généralement très élevée. Les morphotypes verts et intermédiaires ont été également présents en 10,42% et 14,58%, respectivement.

Les génotypes de *P. patellaris* étaient caractérisés principalement par des tiges vertes, à l'exception de PAT 01, 07 et 04 qui ont une pigmentation rouge sur leurs tiges, en pourcentage de 5%, 12,5% et 100%, respectivement à (Figure III-5). Plus de 15% et 18,18% de pigmentation intermédiaire ont été observés chez certains individus de PAT 01 et PAT 02, respectivement.

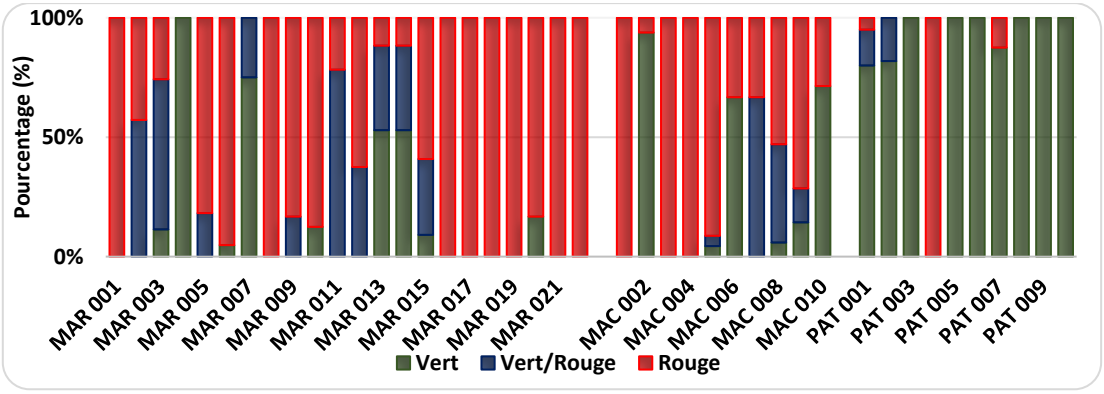


Figure III - 5 : Différents phénotypes liés à la description morphologique des tiges chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris.*

Pour la pigmentation du feuillage, une variabilité hautement significative exprimée par la présence de plusieurs phénotypes pigmentaires dans des proportions inégales (Figure III-6). Un nombre important de génotypes chez *B. macrocarpa* et *B. vulgaris* subsp. *maritima* avait une pigmentation rouge tachetée et des veines rouges. Néanmoins, toutes les plantes de *P. patellaris* n'avaient présenté aucune pigmentation rouge au niveau de leur feuillage.

La plupart des plantes des trois taxons n'avaient montré aucune forte pigmentation à l'exception de quelques génotypes, appartenant à une seule population de *B. macrocarpa* (MAC 08), ainsi qu'à des populations différentes de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (MAR 06, 08 et 22) se distinguant par la pigmentation rouge entière de leurs feuilles.

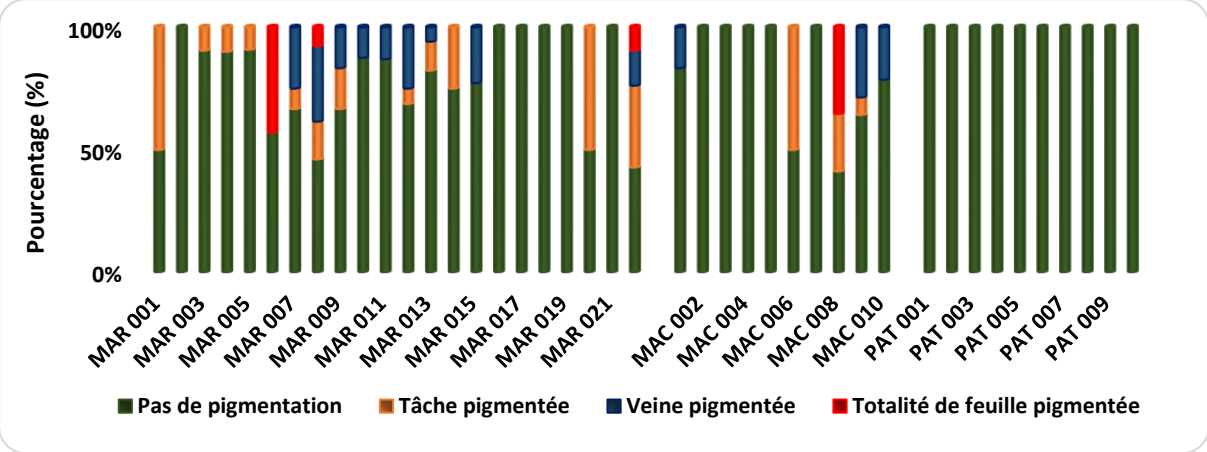


Figure III - 6 : Différents phénotypes liés à la description morphologique de la pigmentation du feuillage chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris.*

Dans notre étude, les paramètres qualitatifs analysés liés à la coloration et à la pigmentation de la partie foliaire de la betterave dépendent strictement de la présence d'une molécule appelée « bétacyanine ». Les bétacyanines rouges sont des pigments hydrosolubles appartenant au groupe des bétalaïnes (Solovchenko et Merzlyak, 2008) responsables de la rougeur des feuilles (Manetas, 2006). Ces pigments sont biosynthétisés sous le contrôle du cytochrome P450 chez la betterave (Hatlestad et *al*., 2012). Ils sont connus pour s'accumuler à différents ratios, selon les espèces (Cai et *al*., 1998 ; Cai et *al*., 2001). Un nombre croissant d'études soutient la fonction photoprotectrice de la bêtacyanine foliaire dans les stress abiotiques tels que la sécheresse, le stress hydrique, les rayonnements UV et les basses températures (Burger et Edwards, 1996 ; Shu et *al.*, 2009 ; Nakashima, 2011 ; Casique, 2014). Ce qui a été également signalé chez plusieurs espèces végétales telles que *Mesembryanthemum cristallin*, *Amaranthus tricolor*, *A. hypochondriacus* -*A. cruentus* (Nakashima, 2011 ; Shao, 2013 ; Casique, 2014). L'accumulation de pigmentation dans les feuilles, les tiges et les racines des plantes bêtacyaniques est très probablement en corrélation avec la réponse antioxydante et la protection des cellules contre les attaques des radicaux libres (Prior et *al.*, 1998 ; Wang et *al.*, 2007 ; Suganyadevi, 2010). Dans la présente étude, nous constatons que la teneur en pigment tissulaire dépendait du tissu, du génotype et de l'espèce. L'accumulation de pigments était plus élevée dans les tiges et les feuilles des génotypes étudiés. La présence de pigmentation tissulaire chez les espèces de

betteraves sauvages pourrait probablement résulter de la réponse adaptative face à des conditions environnementales.

Les principales caractéristiques phénotypiques des génotypes sauvages des trois taxons de betterave collectés localement sont illustrées dans la figure III-7.

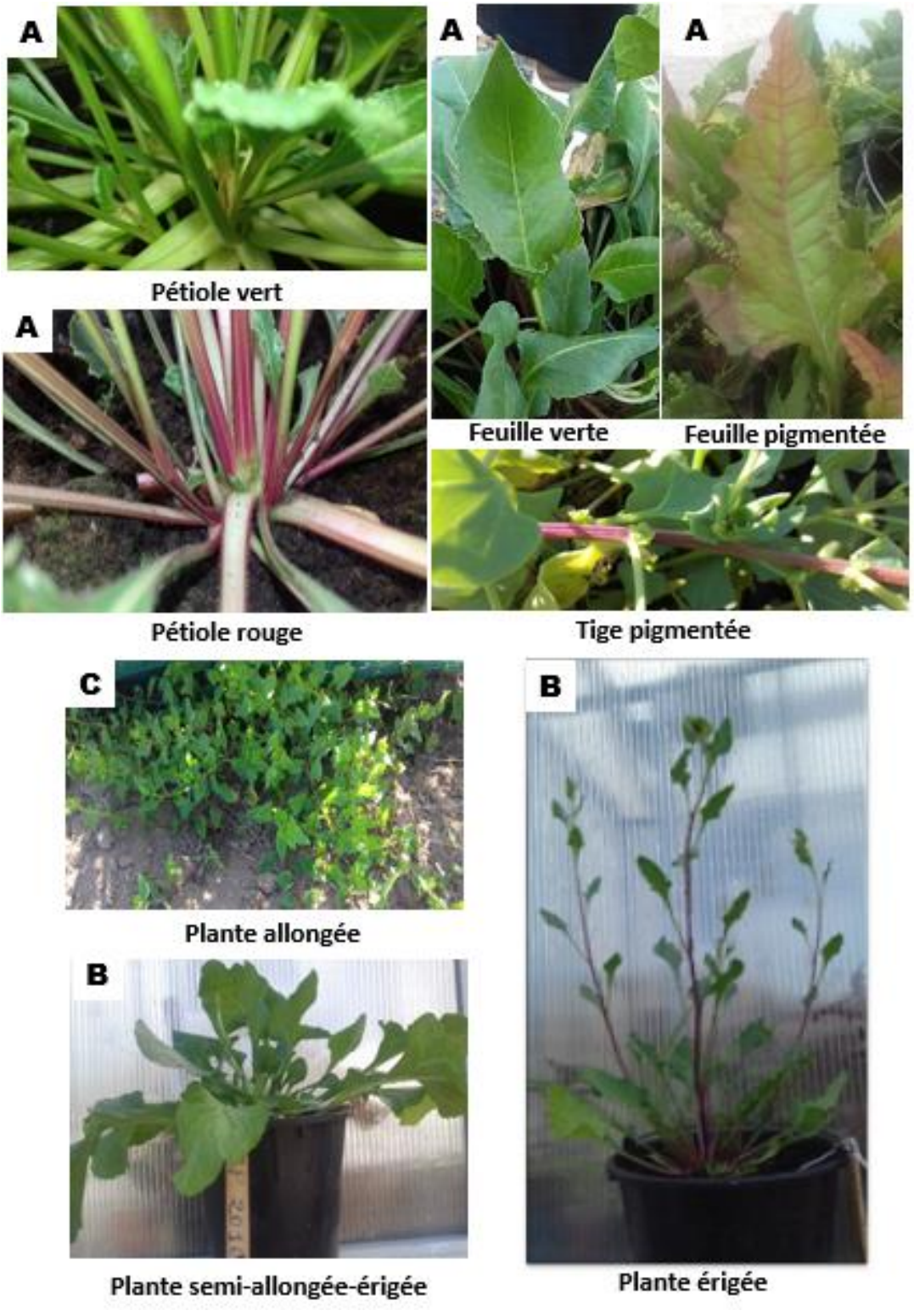


Figure III - 8 : Caractéristiques phénotypiques des génotypes de betterave sauvage cultivés sous serre à l'INRA-Rabat. A = *B. vulgaris* subsp. *maritima*, B = *B. macrocarpa*, C = *P. patellaris* (*nobis*, 2015, 2016, 2017).

En ce qui concerne l'analyse du descripteur lié au mode de croissance, qui est défini par la longueur relative et le mode d'étalement vertical ou horizontal des ramifications à partir de la pousse principale. Cinq types morphologiques ont été notés : érigé, érigé/semi-allongé, allongé, érigé/rampant et rampant (Figure II-8).

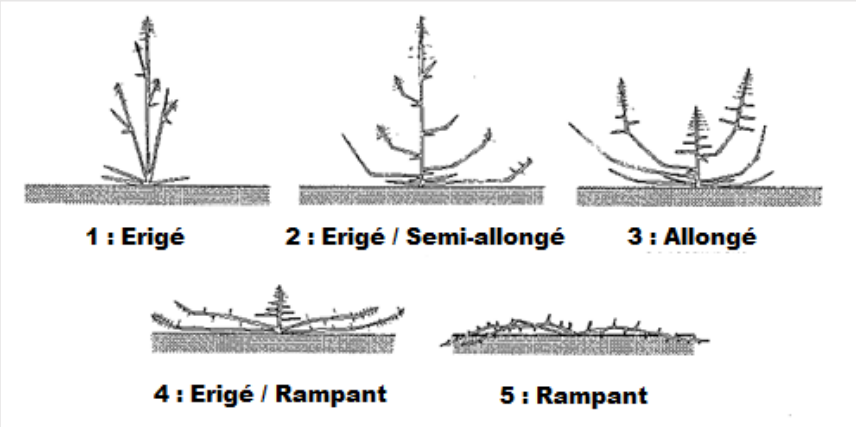


Figure III - 9 : Différents modes de croissance observés chez les plantes du genre *Beta* et *Patellifolia* (IPGRI, 1991).

Une très grande variabilité significative du mode de croissance a été enregistrée chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* par la présence des cinq morphotypes utilisés dans la caractérisation. Le type érigé était le plus fréquent dans la plupart des populations, suivi de type érigé/semi-allongé observé chez tous les génotypes de MAR 06, 18 et 19, et chez quelques plantes de MAR 01 (25%), MAR 04 (30%), MAR 05 (54,55%), MAR 10 (62,5%) et MAR 11 (65,22%). Les plantes à port allongé et rampant ont été également trouvées en proportion relativement faible, alors le mode de croissance érigé/rampant était principalement enregistré chez Mar 17 et 18.

En ce qui concerne le mode de croissance chez *B. macrocarpa* (Figure III-9), les génotypes étaient principalement caractérisés par une croissance érigée et semi-allongée (Figure III-7). Le deuxième type de croissance de cette espèce était de type érigé observé chez les populations MAC 05, 06, 08 et 10. Une croissance érigée/rampante a été observée chez 71% des génotypes de MAC 09.

La prédominance de pousses horizontales et de ramifications bilatérales proches du sol donne une plante érigée/rampante et rampante, ce qui a été pratiquement observé chez la totalité des génotypes de *P. patellaris*. Le port rampant était le plus fréquemment observé et parfois le seul chez toutes les plantes de la même population (PAT 02, 03, 04, 05, 07, 18, 09 et 10). Pour le mode de croissance érigé/rampant, il a été noté chez trois populations, PAT 01, 06 et 25% de PAT 07. Des études précédentes montrent qu'un phénotype de plantes à croissance rampante peut être fréquemment observé dans des populations de betteraves maritimes trouvées essentiellement sur des sols salins modérés ou dans des marais salants (Doney et *al.*, 1990 ; Frese et *al.*, 1990).

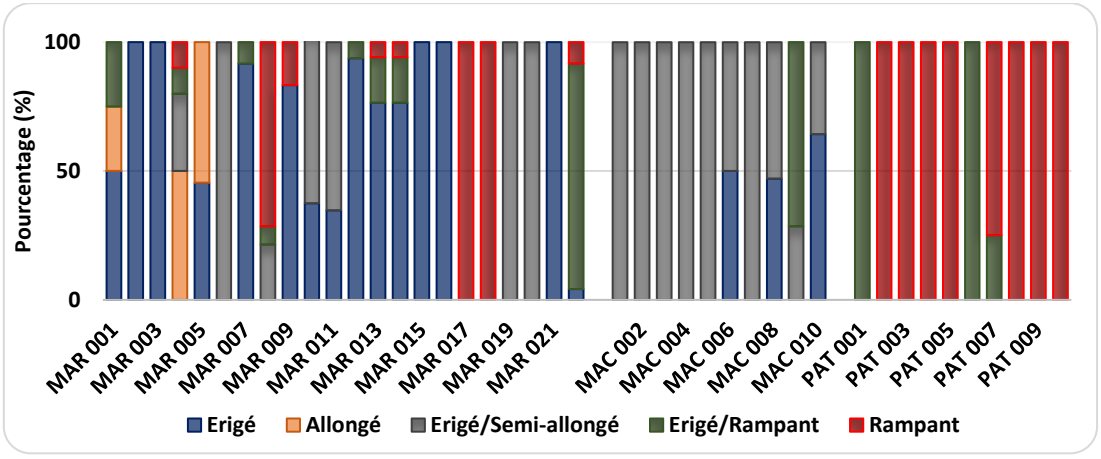


Figure III - 10 : Différents phénotypes liés à la description morphologique de mode de croissance chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*.

Concernant la germie (Figure III-10), le nombre de fleurs ou de graines par glomérule (boules de graines multigermes, Panella et Lewellen, 2007), deux classes ont été notées chez les génotypes de *B. vulgaris* subsp. *maritima* : bigerme et multigerme avec la présence le plus souvent des deux types dans le même génotype.

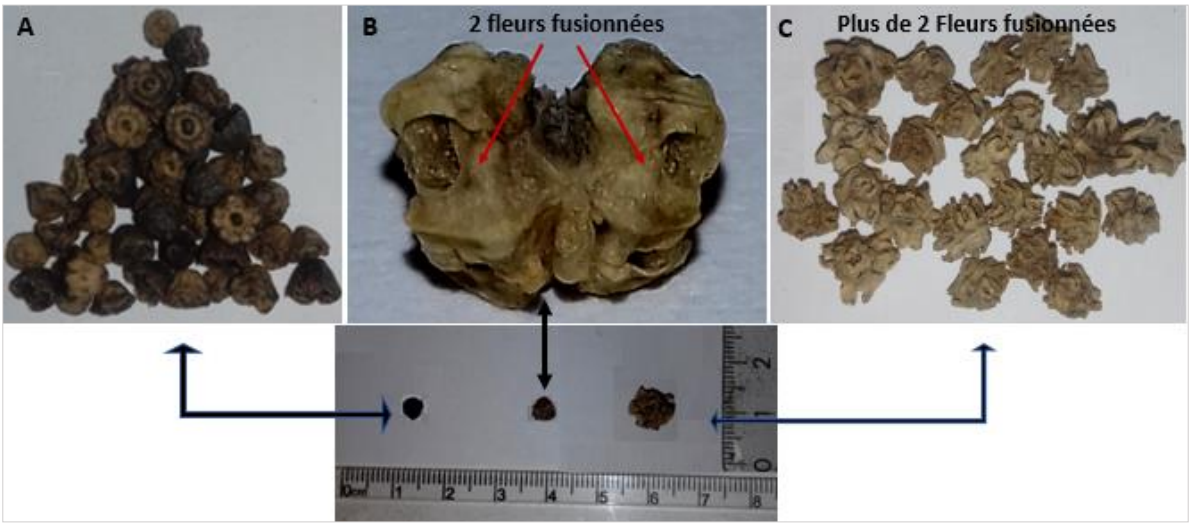


Figure III - 10 : Différentes catégories de germie observées chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, (A) graines monogermes de *P. patellaris*, (B) graine bigerme de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et graines multigermes de *B. macrocarpa (nobis*, 2016, 2017*).*

La classe la plus commune était représentée par des génotypes ayant jusqu'à sept fleurs par glomérule. Des plantes à deux fleurs ou graines (Bigerme) étaient présentées chez 16,28% de l'ensemble des génotypes évalués de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Figure III-11). Aucune graine bigerme n'a été trouvée chez *B. macrocarpa* qui s'est caractérisée par une multigermie totale. Également, la multigermie n'était pas un caractère variable chez *P. patellaris*, où le monogerme était la seule classe représentée (Figure III-11).

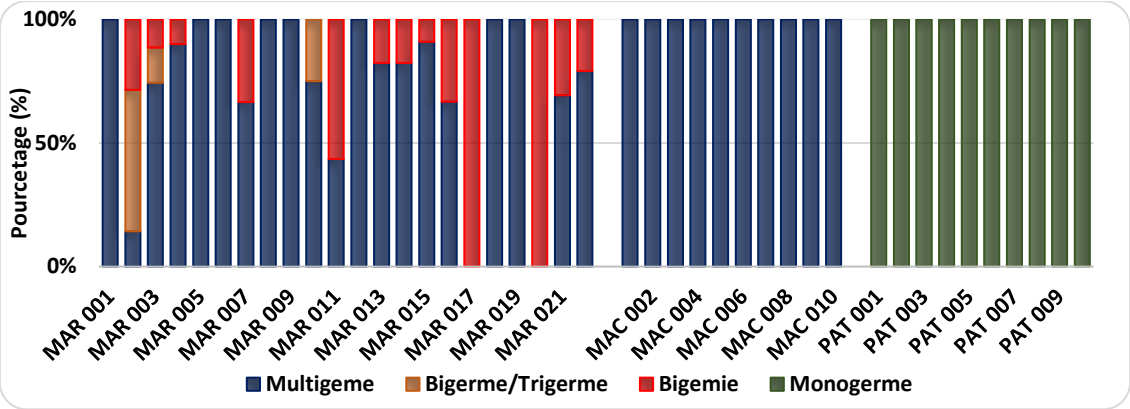


Figure III - 11 : Différents phénotypes liés à la description morphologique de la germie chez les trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris.*

L'état phytosanitaire de la collection étudiée est estimé par le pourcentage des génotypes infectés par un agent pathogène rapporté au totale des plantes traitées pour chaque taxon sauvage (Figure III-13) et chaque population (Figure III-14). Les principales maladies apparues chez les plantes cultivées sous serre étaient :

- Fongiques : Cercosporiose " *Cercospora beticola* " ; Mildiou « *Peronospora farinosa* » ; Oïdium " *Erysiphe polygoni* " ;
- Virales : Jaunisses virales de la betterave : BMYV = Beet Mild Yellowing Virus, BYV = Beet Yellowing Virus ; Virus de la mosaique ;
- Ravageurs : Mouche de la betterave = la pégomyie " *Pegomya betae* " ; Noctuelle défoliatrice gamma " *Autographa gamma* ".

Ces maladies entrainaient des dégâts graves sur la partie aérienne de la plante avec l'apparition des symptômes différents selon l'agent pathogène, ce qui est illustré dans la figure III-12.

Les génotypes étudiés peuvent être considérés comme un matériel génétique potentiel, sachant qu'ils ont montré une résistance très élevée aux agents pathogènes de 92% chez *B. macrocarpa* et 80% chez *B. vulgaris* subsp. *maritima*. Un taux de contamination très faible ou négligeable de 1% a été noté chez *P. patellaris* (Figure III-13).

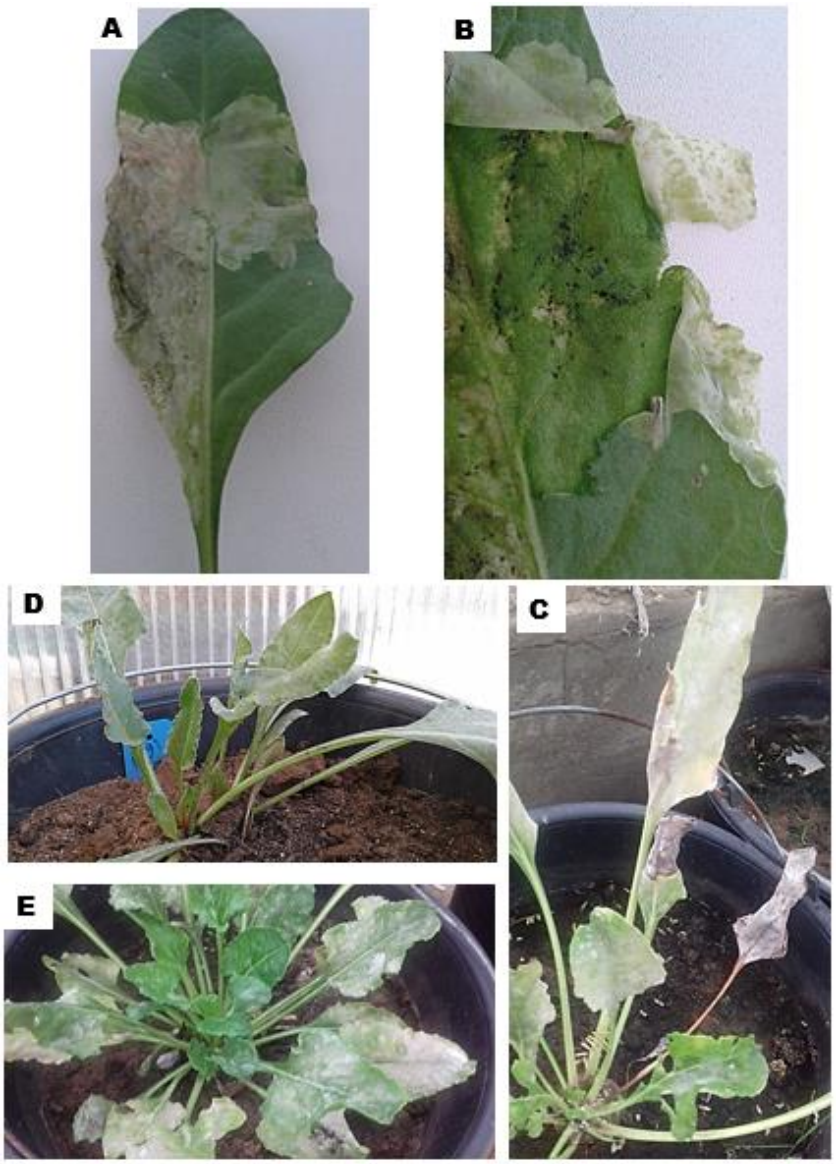


Figure III - 11 : Feuilles de *B. vulgaris* subsp. *maritima* attaquées par : la pegomyie (A) causée par les larves d'insecte *Pegomyia betae* (B), la cercosporiose (C), mildiou (D) et l'oïdium (E) (*nobis*, 2015, 2016, 2017).

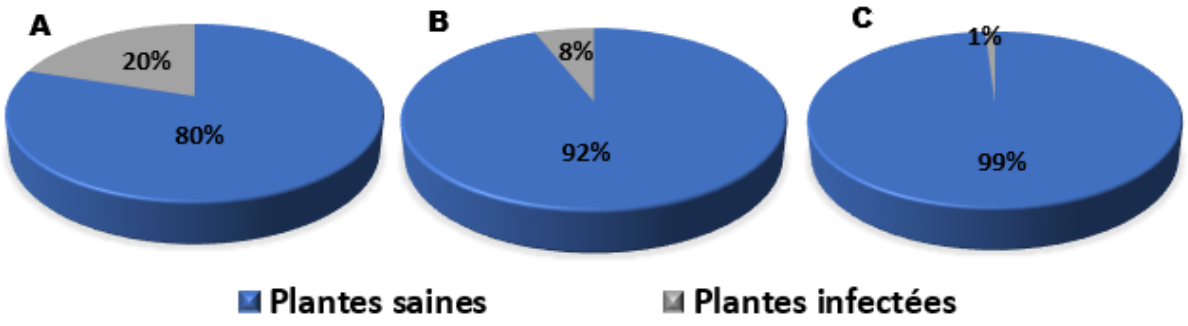


Figure III - 12 : Taux d'infection par des agents pathogènes observé chez les trois taxons sauvages de betterave, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A), *B. macrocarpa* (B) et *P. patellaris* (C).

Plusieurs études suggèrent que des caractères agronomiquement importants associés au stress biotique résident dans le pool génétique sauvage des espèces *Beta* et *Patellifolia* (Gidner, 2005 ; McGrath et *al.*, 2011, Monteiro et *al*., 2013), tels que la résistance au virus de la veine jaune nécrotique de la betterave (BNYVV), qui provoque la rhizomanie, résistance au virus de l'enroulement des feuilles de la betterave et résistance à la Cercospora et au nématode à kyste (Coons, 1954 ; 1975 ; Lewellen, 1987 ; Panella et Lewellen, 2007 ; McGrath et *al*., 2011 ; Biancardi et Tamada, 2016).

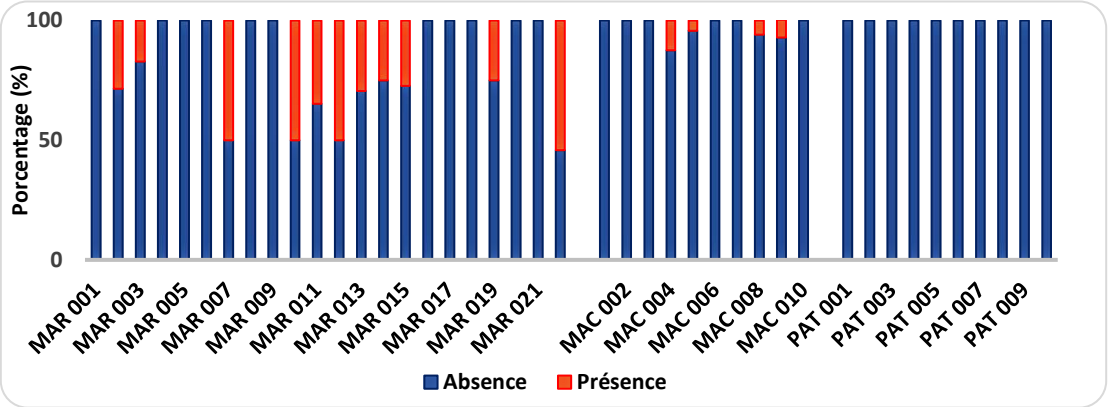


Figure III - 13 : Description de l'état phytosanitaire chez les trois espèces collectées au Maroc, MAR = *B. vulgaris* subsp. *maritima*, MAC = *B. macrocarpa* et PAT = *P. patellaris.*

1.1. Similitude phénotypique

La variabilité de la collection de betterave sur la base de 7 descripteurs morphologiques qualitatifs a été mise en évidence à l'aide d'une analyse multivariée AFC. Cette analyse est basée sur la transformation d'un ensemble de variables originales en un autre groupe de variables indépendantes non corrélées, concentrant toute la variation de la matrice de données en plusieurs axes ou facteurs.

L'AFC est un outil précieux pour valoriser les données de caractérisation et d'évaluation préliminaire de germoplasme, par l'identification de la relation existante entre les similitudes des descripteurs utilisés. Elle permet aussi de sélectionner les descripteurs les plus discriminants pour limiter le nombre de descripteurs à utiliser et cibler la caractérisation dans les études ultérieures. L'analyse a été faite pour 42 populations évaluées. Le tableau III-4 présente un récapitulatif de l'analyse réalisée pour les descripteurs qualitatifs.

Tableau III - 4 : Coefficients des facteurs des descripteurs qualitatifs de 42 populations de trois taxons sauvages de betterave.

	B. vulgaris* subsp. *maritima		***B. macrocarpa***		***P. patellaris***
			Dimension		
	1	2	1	2	1
Couleur du limbe	-	-	-	-	-
Couleur du pétiole	0,33	**0,56**	0,38	**0,45**	-
Couleur de tige	**0,76**	0,26	**0,55**	0,50	**0,20**
Pigmentation du feuillage	0,10	0,05	**0,46**	0,26	-
Mode de croissance	**0,62**	0,44	**0,56**	**0,55**	**0,38**
Germie	0,46	**0,50**	-	-	-
Maladies apparentes	-	-	-	-	**0,14**
% de la variance	39,50	36,30	48,80	44,10	23,20

a. Beta vulgaris subsp. *maritima*

En utilisant 5 descripteurs pour l'AFC, le premier axe D1 explique 39,50% de la variabilité et le deuxième D2 36,30%. Ce qui donne une variabilité cumulée de 75,80%. Les descripteurs liés à la couleur du limbe et la maladie possèdent une variance nulle chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* et sont donc exclus dans l'analyse de l'AFC (Tableau III-4).

Les coefficients des facteurs des descripteurs qualitatifs montrent qu'une haute structuration du premier facteur D1 définie positivement par la couleur des tiges et le mode de croissance. Le deuxième facteur D2 est défini positivement par la couleur de pétiole et par le nombre la germie.

La projection des 5 caractères qualitatifs testés sur les deux axes principaux de l'AFC illustre graphiquement la corrélation existante entre eux par rapport aux facteurs D1 et D2 (Figure III-15). Ce graphique permet d'identifier les descripteurs les plus discriminants qui se rapprochent de la valeur 1. La couleur des tiges, mode de croissance, couleur de pétiole et la germie sont les descripteurs les plus discriminants dans la caractérisation de *B. vulgaris* subsp. *maritima*.

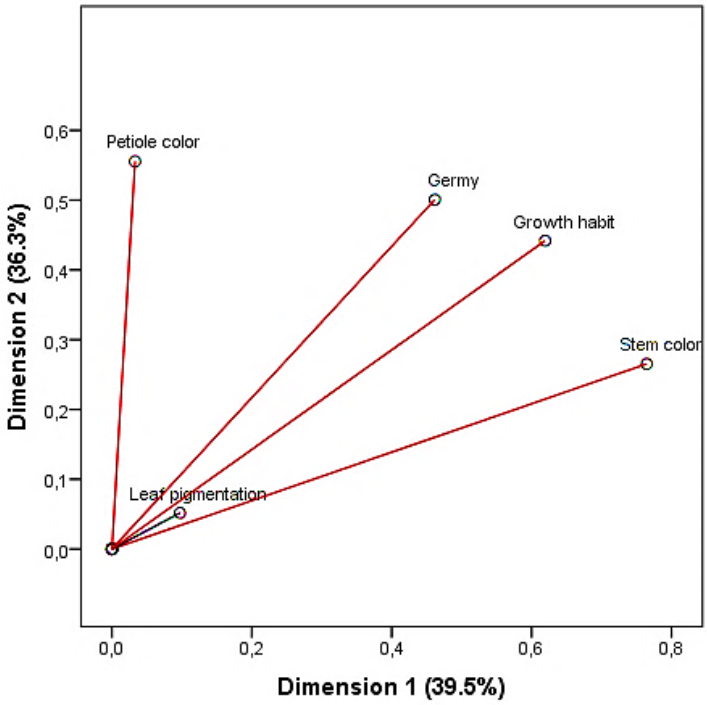


Figure III - 14 : Projection des 5 descripteurs quantitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC expliquant 75,80% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. Les descripteurs discriminants sont marqués en rouge.

La dispersion variable sur les deux axes de l'AFC de nuage de points, représentant les valeurs obtenues pour chaque caractère, montre une variabilité très importante entre les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Figure III-16).

De façon générale, la dispersion des descripteurs morphologiques étudiés se concentre symétriquement au milieu sur les côtes positives et négatives des axes D1 et D2, formant un agglomérat au centre (en jaune) qui absorbe la majorité des caractères testés avec la présence d'au moins de deux morphotypes pour chaque caractère : trois couleurs du pétiole (3 = Vert, 4 = Rose et 5 = Rouge), deux couleurs des tiges (2 = Vert/Rouge et 3 = Rouge), deux types de pigmentations (1 = Absente et 2 = Tâches pigmentées), quatre modes de croissance (1 = Erigé, 3 = Erigé/Semi-allongé, 4 = Erigé/Rampant et 5 = Rampant), deux catégories de germie (1 = Monogermie et 3 = Multigermie).

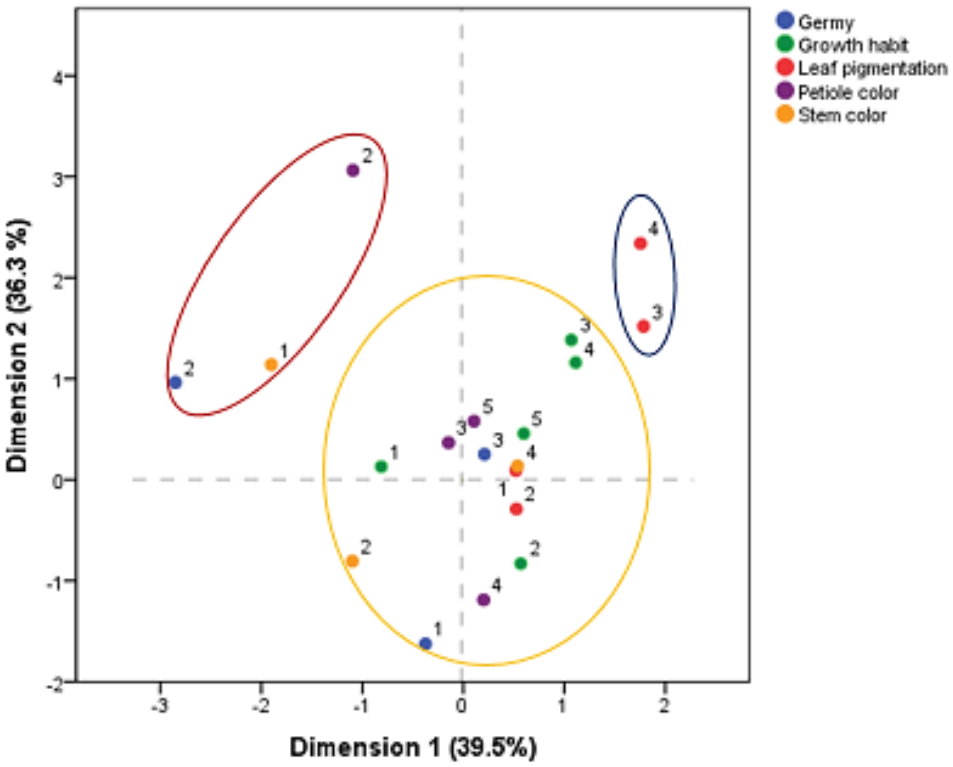


Figure III - 15 : Projection de 5 descripteurs qualitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC expliquant 75,80% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. Les codes utilisés pour chaque caractère dans l'analyse sont indiqués dans le tableau III-2.

Pour mieux comprendre la contribution de chaque génotype dans la répartition des caractères mesurés, une projection de 313 génotypes de *B. vulgaris* subsp. *maritima* a été réalisée sur les deux axes de l'AFC (Figure III-17).

La surposition du graphe de projection des caractères (Figure III-16) avec celui de projection des individus (Figure III-17) montre que la plupart des génotypes se caractérisent par un rapprochement au niveau de leurs caractères morphologiques formant un agglomérat au centre, alors que quelques individus se dissocient positivement (MAR 107, 112 et 232) et négativement (MAR 06, 16, 41 et 94) du premier axe.

Les génotypes MAR 107, 112 et 232 présentaient une homogénéité pour les descripteurs qualitatifs analysés. Ils se caractérisent par un feuillage généralement vert (limbe, pétiole et tige) accompagné d'une pigmentation tachetée ou entière, d'une habitude de croissance de type érigée-rampante et rampante et des graines multigermes.

Le deuxième groupe de quatre génotypes, MAR 06, 16, 41 et 94 avaient une croissance érigée, avec des tiges rouges et rouge-vertes et une absence totale de pigmentation de leur feuillage, ainsi que des graines bigermes et trigermes coexistant dans le même génotype en proportions différentes.

Le reste des génotypes présente une intra-variabilité exprimée par la présence de cinq modes de croissance, érigé, allongé, érigé-semi-allongé, érigé-rampant et rampant, et trois couleurs du

pétiole, vert, rose et rouge. Ce groupe se caractérise également par des nervures pigmentées, des tiges vertes ou vertes-rouges.

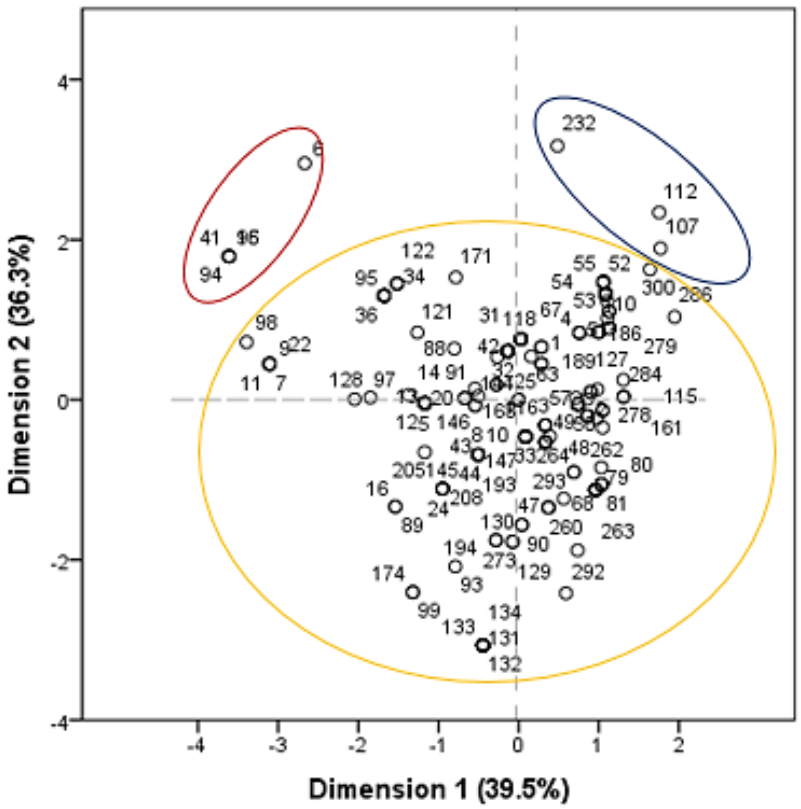


Figure III - 16 : Projection de 313 génotypes sur les deux axes de l'AFC, expliquant 75,80% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*.

b. Beta macrocarpa

La projection des descripteurs évalués chez 10 populations de *B. macrocarpa* sur les deux axes de facteurs d'AFC montre une variabilité de 48,80% pour le premier axe D1, 44,10% de deuxième axe D2 et un cumul de 92,90%.

Cette projection forme une proximité positive entre les descripteurs : couleur de tige, pigmentation du feuillage et le mode de croissance, qui définissent l'axe D1. Une deuxième proximité définissant l'axe D2 a été obtenue pour la couleur du pétiole, ce qui a été démontré dans le tableau III-5.

Les quatre descripteurs qualitatifs cités ont été traités dans l'analyse d'AFC chez *B. macrocarpa* puisqu'ils sont considérés comme des variables ayant une variance non nulle.

La dispersion du nuage de points, représentant les caractéristiques de 144 génotypes de 10 populations de *B. macrocarpa*, constitue la preuve de la variabilité au sein des populations évaluées.

Les résultats sur le graphique obtenu (Figure III-18) montrent l'existence de trois groupes principaux, ce qui doit être expliqué par une projection individuelle des génotypes sur les deux axes de l'AFC illustrée dans la figure III-19.

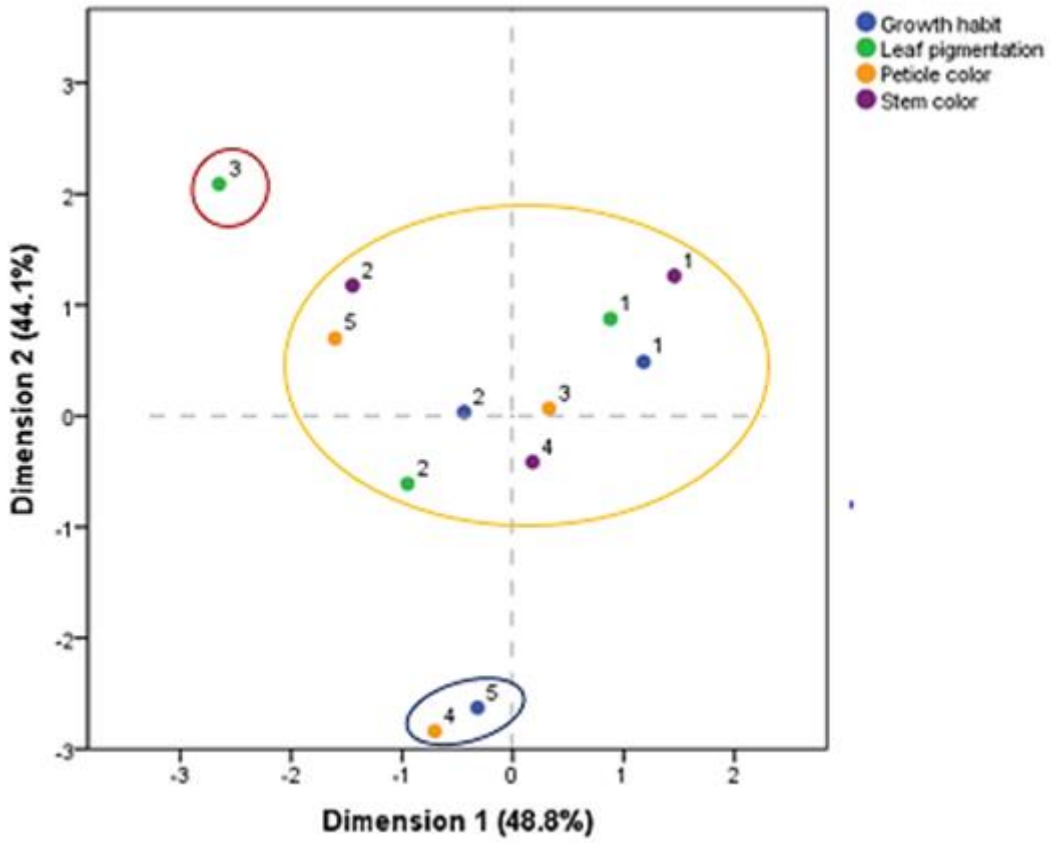


Figure III - 17 : Projection de 4 descripteurs qualitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC, expliquant 92,90% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*. Les codes utilisés pour chaque caractère dans l'analyse sont indiqués dans le tableau III-2.

La projection de 144 génotypes sur le plan formé par les deux axes de l'AFC, montre une réparation tri-polarisée (Figure III-19). Un pôle qui absorbe la majorité des individus évalués (cercle jaune), qui se caractérisent par une certaine variabilité phénotypique de leurs pétioles rouges-verts ou rouges, tiges vertes, rouges-vertes et rouges, présence des veines ou tâches pigmentées et encore de leur mode de croissance érigé ou érigé et semi-allongé.

La présence de pigmentation rouge accentuée sur les tiges ou sur les feuilles sous forme de tâches, étaient la principale caractéristique impliquée dans la séparation de quatre génotypes, MAC 100, 101, 104 et 109, de l'ensemble des populations étudiées. Ce groupe se caractérise également par des feuilles et pétioles verts et une croissance principalement de type érigé et semi-allongé.

Un autre pôle isolé (cercle bleu) avec onze génotypes se réunissaient par leurs caractéristiques phénotypiques proches. Ils s'écartaient de l'ensemble par leurs pétioles de couleur rose et une pigmentation tachetée ou parfois absente. Dans ce groupe, deux sous-groupes ont été observés et séparés par une croissance de type érigé et semi-allongé chez les génotypes MAC 118, 121 et 124, et une croissance rampante observée chez les autres génotypes de ce groupe.

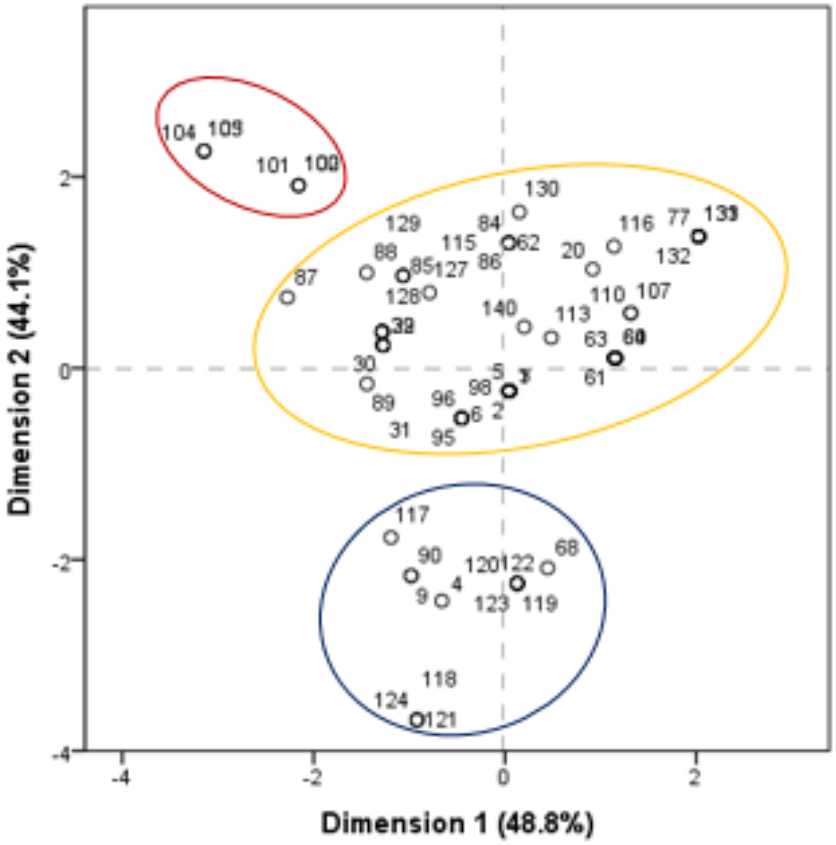


Figure III - 18 : Projection de 4 caractères quantitatifs sur les deux axes de l'AFC, expliquant 92,90% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*.

Des descripteurs discriminants ont été observés, ils concernent principalement la couleur de tiges et le mode de croissance. Concernant ces descripteurs discriminants, on peut distinguer les génotypes à tiges vertes et rouges-vertes ayant une croissance principalement érigée. Nous pouvons également identifier les individus qui avaient des ports érigé/semi-allongés et rampants avec les tiges rouges (Figure III-20).

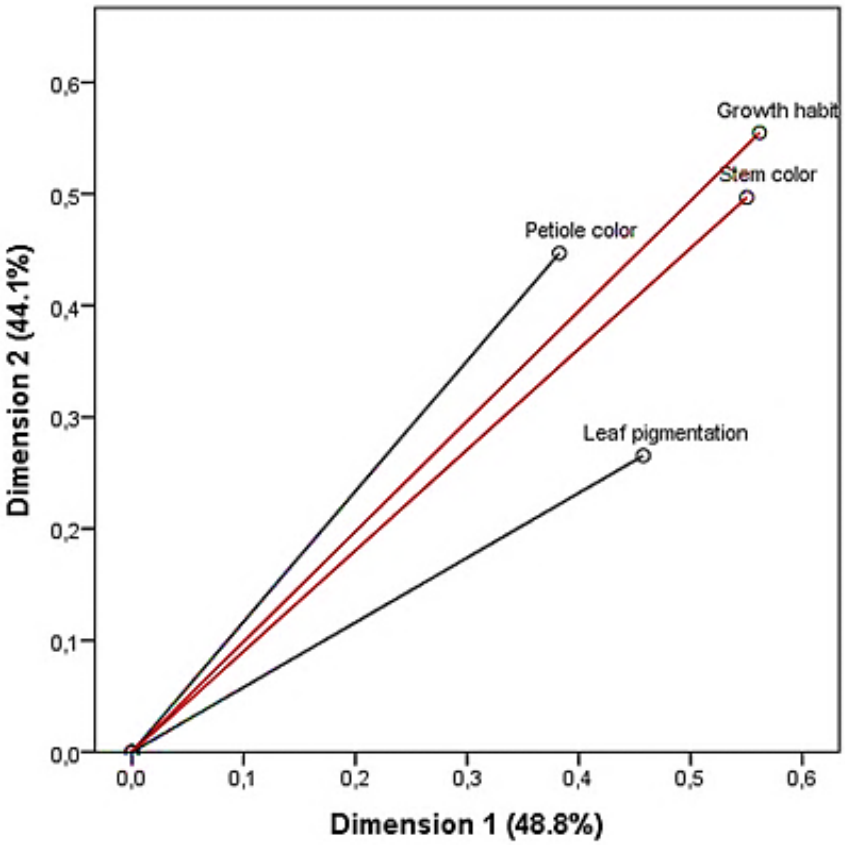


Figure III - 19 : Projection des 4 descripteurs quantitatifs sur les deux premiers axes de l'AFC, expliquant 92,90% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*. Les descripteurs discriminants sont marqués en rouge.

c. Patellifolia patellaris

Les populations de *P. patellaris* présentaient une forte homogénéité au niveau de leur aspect phénotypique. Les paramètres descriptifs testés pour caractériser les populations étaient très stables et donnaient une variabilité nulle, particulièrement pour la couleur des feuilles, couleur du pétiole, pigmentation et la germie. Une faible variation était observée pour la couleur des tiges (0,20), mode de croissance (0,38) et les maladies (0.14), traduite par les valeurs obtenues à partir du seule axe d'AFC à 23,20% de la variation (Tableau III-4).

Cette stabilité des caractères et la similarité phénotypique observées rendent l'analyse de l'AFC impossible pour l'espèce *P. patellaris*, qui se caractérisent généralement par un feuillage vert, rarement pigmenté en rouge sur les tiges, et un port très souvent rampant.

2. Description et variabilité des paramètres quantitatifs

La caractérisation morphologique a été faite sur la base de 16 descripteurs agro-morphologiques. Afin d'étudier la variabilité phénotypique existante, une ANOVA et une

comparaison de moyennes ont été effectuées et qui sont décrites ci-dessous dans le tableau III-5.

2.1. Variabilité phénotypique

Une large diversité morphologique a été mise en évidence dans la caractérisation des descripteurs quantitatifs étudiés chez les trois taxons de betterave sauvage collectés au Maroc. D'après l'analyse ANOVA, tous les caractères ont eu une haute signification statistique dans le germoplasme étudié (Tableau III-5). Le coefficient de variabilité (CV%) pour un caractère, estime son degré de variation chez les génotypes caractérisés au sein de l'espèce (CV%/intra) ou entre différentes espèces (CV%/inter). Les valeurs de CV sont présentées dans le tableau III-5**.**

a. Variabilité interspécifique

Une large variabilité a été mesurée pour tous les caractères évalués, allant de 15,96% à 109%. La valeur supérieure de CV% a été enregistrée pour le nombre de graines par plante signifiant une variation prononcée chez les trois taxons étudiés. Le nombre de graines fluctue respectivement de 4 à 524 graines, de 42 à 513 graines et de 104 à 819 graines chez *B. vulgaris* subsp. *maritima, B. macrocarpa* et *P. patellaris*, respectivement.

Des forts pourcentages de CV ont été également mentionnés pour les caractères liés au rendement : le poids de graines par plante (78,72%) et le poids de 1 000 graines (73,45%).

Pour les caractères relatifs à la biomasse végétative (25,73% – 49,67%) et aux différents stades de développement (15,96% – 40,39%), une hétérogénéité modérée a été estimée entre les trois taxons qui se comportent différemment. Ce qui donne des particularités phénotypiques assez caractéristiques, qui sont en principe la base de la notion de la classification taxonomique.

Généralement, la classification taxonomique a été depuis toujours initiée par la description morphologique, et puis, révisée par des reconstructions phylogéniques via les nouvelles analyses moléculaires contribuant fortement à éliminer les incohérences taxonomiques. En se focalisant sur les taxons traités dans la présente étude, la sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* et l'espèce *B. macrocarpa*, sont affectés au premier pool génétique (GP1) du genre *Beta*, pour leur grande aptitude aux croisements interspécifiques. Cependant, les difficultés de croisement et la distribution écologique limitée sont responsables de la divergence génétique des espèces de *Patellifolia* classées dans le pool génétique tertiaire (GP3) (Ford-Lloyd, 2005 ; Hohmann et *al.*, 2006 ; Frese, 2010 ; Romeiras et *al.*, 2016 ; Frese et *al.*, 2017 ; Monteiro et *al.*, 2018). Cette conclusion scientifique explique clairement la variabilité morphologique observée dans les trois taxons évalués, avec une certaine similitude morphologique entre les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarrpa* et une nette distinction phénotypique de celles de *P. patellaris.*

Une large diversité génétique a été montrée chez les espèces sauvages des GP1 et GP3 qui semblent être un réservoir de gènes et une source principale de la variation génétique

(Desplanque et *al*., 1999 ; Hautekéete et *al*., 2002 ; El Bahloul, 2007 ; Monteiro et *al*., 2018 ; Leys *et al*., 2014 ; Andrello et *al.*, 2016 ; Nachtigall, 2016 ; Ribeiro et *al*., 2016 ; Andrello et *al*., 2017 ; Frese et *al*., 2017).

b. *Variabilité intraspécifique*

Une grande variabilité caractérisait les taxons de betterave sauvage collectés au Maroc (Tableau III-5), estimée par les valeurs de CV %, allant de 7% à 104%.

Une intra-variabilité a été estimée pour les caractères liés au rendement : le nombre de graines par plante, 82,99%, 72,08% et 52,33%, poids de graines par plante, 65,82%, 44,19% et 51,42%, et le poids de 1 000 graines, 104%, 82,92% et 51,42%, respectivement, chez *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*.

Les valeurs minimales de CV% enregistrées, de 16,06% pour la largeur des pétioles chez *B. vulgaris* subsp. *maritima*, de 7% et 14,27% pour le nombre de jours à la formation des graines, respectivement chez P. patellaris et B. macrocarpa, marquent une certaine homogénéité et une stabilité morphologique du caractère entre les populations étudiées de chaque taxon.

Chez B. vulgaris subsp. *maritima*, les caractères morphologiques liés à la croissance végétative et aux stades de développement avaient présenté une certaine variabilité, expliquée pratiquement par les marges extrêmes entre les minima et les maxima des caractères évalués, fluctuant de 16,06% à 42,57%, respectivement, pour la largeur du pétiole (0,29 cm à 0,54 cm) et le nombre de tiges (2 cm à 9,26 cm). Chez *B. macrocarpa*, les valeurs de CV% se balancent entre 17,53% (diamètre du feuillage) et 39,05% (longueur des feuilles). Une variabilité modérée est estimée chez les populations de *P. patellaris* variant de 7% à 40,28% pour le nombre de jours à la formation de graines et le nombre de tiges, respectivement.

Pour détecter la source de la variabilité mesurée et la mieux comprendre, une comparaison des moyennes serait nécessaire et complémentaire à l'étude de la variabilité.

2.2.Description comparative

Les valeurs moyennes des caractères mesurés ont été calculées selon le test Ducan (0,05). La comparaison des moyennes donne une idée sur la variabilité existante et les caractéristiques phénotypiques du germoplasme évalué (Tableau III-5).

La sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* se caractérise par une biomasse végétative plus développée. Le même aspect phénotypique de la partie aérienne a été observé chez *B. macrocarpa* mais avec une faible réduction de taille en comparaison à celle de *B. vulgaris* subsp. *maritima.* Ces deux espèces germent dans une période moyenne de 15 j, arrivent à la montaison (95 à 96 j) et floraison (114 à 116 j) dans des délais temporels très proches de 1 à 2 j de décalage, et partagent communément la même durée de floraison (17 j). De nombreuses études montrent que le temps de germination par rapport à la période froide semble influencer la probabilité de floraison des betteraves et d'autres espèces (Cooper, 1963 ; Van Dijk et Desplanque, 1999 ; Boudry et *al*., 2002).

Pour la période de productivité, la durée qui sépare l'apparition de la première graine à la récolte finale de la dernière graine, elle est généralement plus prolongée chez *B. macrocarpa* de 75 j contre 38 j chez *B. vulgaris* subsp. *maritima.*

En ce qui concerne les composantes de rendement, elles sont relativement et moyennement plus importantes chez *B. macrocarpa* par rapport à *B. vulgaris* subsp. *maritima.* Ce qui est contradictoire avec le rendement généralement élevé chez certains génotypes de cette dernière. En effet, les graines de *B. vulgaris* subsp. *maritima* sont de petites tailles qui rendent leur poids beaucoup plus faible malgré leur nombre élevé dans certains cas.

L'espèce *P. patellaris* se distingue par des feuilles de petites tailles et une prolongation étalée et dense de leurs tiges. Le pouvoir germinatif s'étale moyennement sur 17 j. Cette espèce est généralement plus précoce pour la montaison (90,51 j) et la floraison (106,23 j) en comparaison avec les deux taxons sauvages de *Beta*. La précocité a été également notée pour la productivité qui dure plus de deux mois et se chevauche particulièrement avec la floraison, dont un échelonnement temporellement décalé entre les premières fleurs qui apparaissent et suivent les processus de fécondation développant des graines et les dernières fleurs qui se forment tardivement. Le rendement très important avec des graines monogermes et de petites tailles donne des particularités exclusives pour *P. patellaris.*

Les espèces *B. macrocarpa* et *P. patellaris* arrivent moyennement à la maturité à 195 j, pourtant que, certains génotypes tardifs de *B. vulgaris* subsp. *maritima* arrivent à 271 j à la maturité.

Pour conclure, les trois taxons étudiés montraient tous un cycle de vie annuel. Alors qu'il existait également des plantes de betterave pérennes rapportées dans la littérature (Van Dijk et *al*., 1997 ; Letschert, 1993 ; Letschert et Frese, 1993 ; Oleh et Deltef, 2002). Nous pouvons émettre l'hypothèse que les conditions environnementales et particulièrement climatiques ont joué un rôle important dans l'expression du gène de précocité chez les génotypes étudiés. En effet, la précocité des stages de développement était souvent considérée comme un mécanisme de défense et d'adaptation contre des conditions de stress abiotiques, ce qui a été largement étudié chez plusieurs espèces végétales (Thomashow, 2010 ; Antoun et Ouellet, 2013).

Un rapprochement phénotypique a été confirmé entre les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarpa* qui appartiennent au groupe *B. vulgaris* du genre *Beta*. Cependant, une distinction phénotypique très claire est observée chez *P. patellaris*. Les différents aspects phénotypiques des plantes sauvages des trois taxons de betterave collectés au Maroc sont montrés dans la figure III-20.

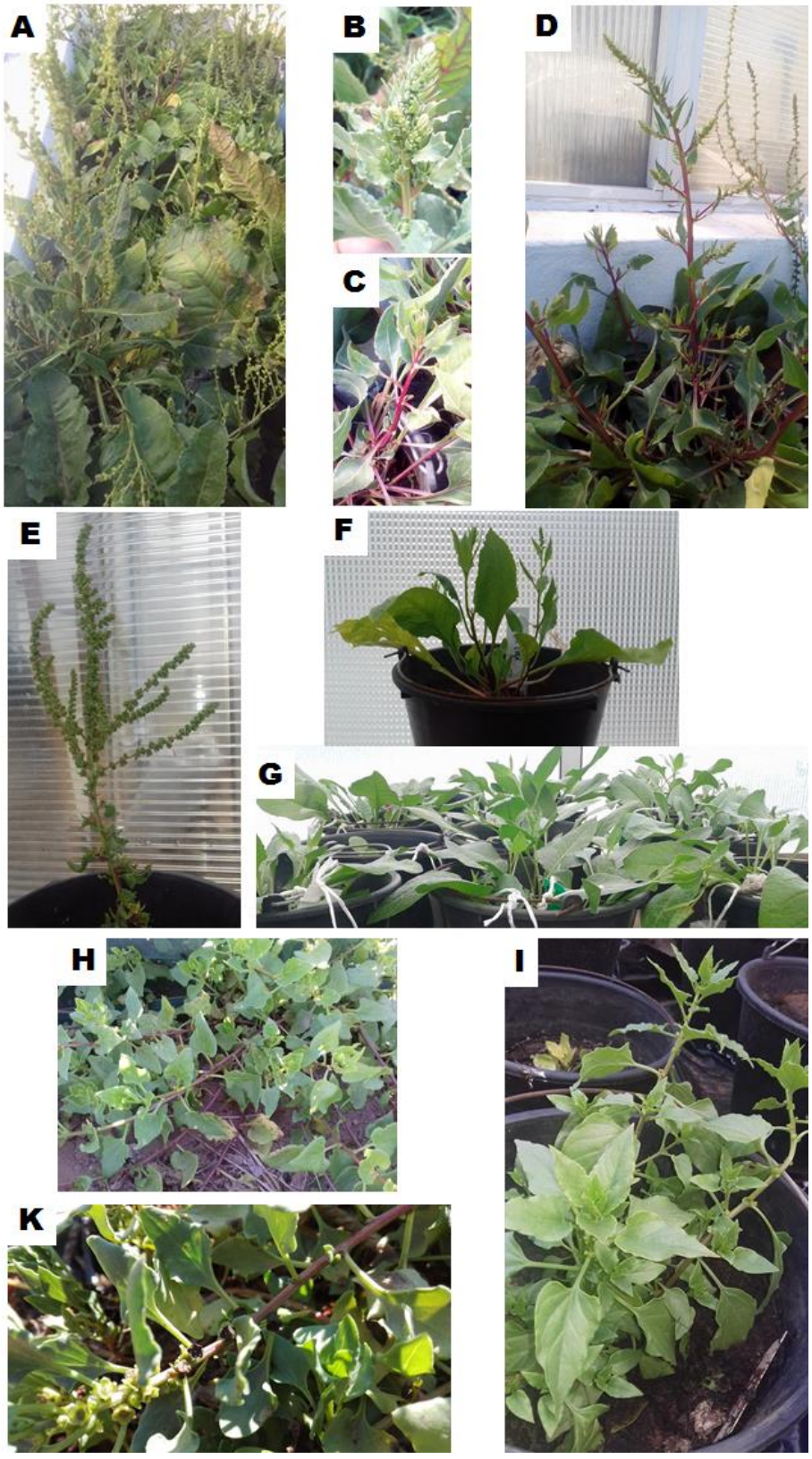


Figure III - 21 : Aspect phénotypique des plantes des trois taxons sauvages collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A) = plante en phase de productivité, (B) = début floraison, (C) = montaison, (D) = plante adulte à croissance érigée, *B. macrocarpa* (E) = plante en productivité, (F) = plante à port érigé/semi-allongé arrive à la montaison, (G) = plantes en phase rosette et *P. patellaris* (H) = plante à croissance rampante, (I) = graines monogermes produites, (K) = montaison et début floraison.

2.3. Similitude phénotypique

L'ACP permet de connaître la relation existante entre les descripteurs considérés et les similitudes entre les populations. L'analyse a été faite sur la base d'un échantillon de 42 populations de trois taxons sauvages de la betterave.

a. Beta vulgaris subsp. *maritima*

Dans l'analyse de 16 caractéristiques quantitatives de l'ACP, la première composante principale explique 45,84% de la variabilité, la deuxième 18,16%, la troisième 12,77%, et une variabilité cumulée de 76,77% (Tableau III-6). Les coefficients des vecteurs propres des descripteurs quantitatifs étudiés et les trois premières composantes principales, montrent qu'une forte structuration de la première composante CP1 qui est définie positivement par les caractères : hauteur de la plante, durée du cycle ainsi que les paramètre liés aux cycles végétatifs (la germination, montaison, floraison, formation des graines et la durée du cycle), et négativement par les caractères : nombre de tiges, diamètre foliaire et le poids de 1 000 graines. La deuxième composante CP2 est fortement corrélée avec la longueur des limbes et la longueur/largeur de pétiole. Tandis que la troisième composante CP3 est identifié par une forte corrélation positive du nombre/poids de graines par plante.

La projection des populations traitées (Figure III-22) et les descripteurs testés (Figure III-23) sur les trois axes principaux de l'ACP, montre que la première composante (en rouge) a permis de distinguer les populations de plus grande hauteur (jusqu'à 86,71 cm) et de diamètre du feuillage (31 – 64,38 cm) plus grand. Ces populations fleurissent et arrivent à maturité plus tardivement. Cette composante est subdivisée en deux sous-groupes principaux, MAR 01, 06, 07, 11, 15, 21 et 22 pour le premier sous-groupe, et le deuxième sous-groupe renferme les populations de MAR 02, 03, 04, 05, 09, 10, 12, 13 et 20. Le premier sous-groupe se distingue par un rendement moyen relativement faible par rapport au deuxième sous-groupe, respectivement, de 0,98 et 5.27 g pour le poids de graines par plante, 62,98 et 227,56 pour le nombre moyen de graines par plante et 13,03 et 17,80 g pour le poids de 1 000 graines.

La deuxième composante regroupe trois populations, MAR 08, 17 et 18 (en bleu), qui se caractérisent par une dimension importante de la surface foliaire, comme la longueur/largeur des feuilles et pétioles les plus élevées. Cet amas s'isolait pour ses capacités germinatives qui s'étalent sur une période moyenne de 24 j, une durée du cycle relativement prolongée (202 à 225 j), poids de graines par plante de 0,51 à 1,11 g et poids de 1 000 graines de 1,26 à 1,57 g.

Tandis que la troisième composante a permis d'identifier les populations, MAR 16 et MAR 19 (en vert), qui possèdent des caractéristiques agronomiques intéressantes en termes de rendement en graines par plante. Leurs nombre et poids moyens de graines par plante et poids moyen de 1 000 graines sont les plus élevés par rapport aux autres populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* évaluées, respectivement de 13,63 g, 505,55 graines et 25,79 g. Ces populations présentaient des mesures biométriques proches de leurs biomasses végétatives (longueur/largeur des limbes de 10,29 – 11,1 cm/6,81 – 6,84 cm, longueur/largeur du pétiole

de 12,74 – 14,45 cm/0,32 – 0,43 cm, diamètre du feuillage de 51,83 – 54,42 cm), avec une montaison de 81,83 – 86,17 j et une durée du cycle 164,5 – 174 j.

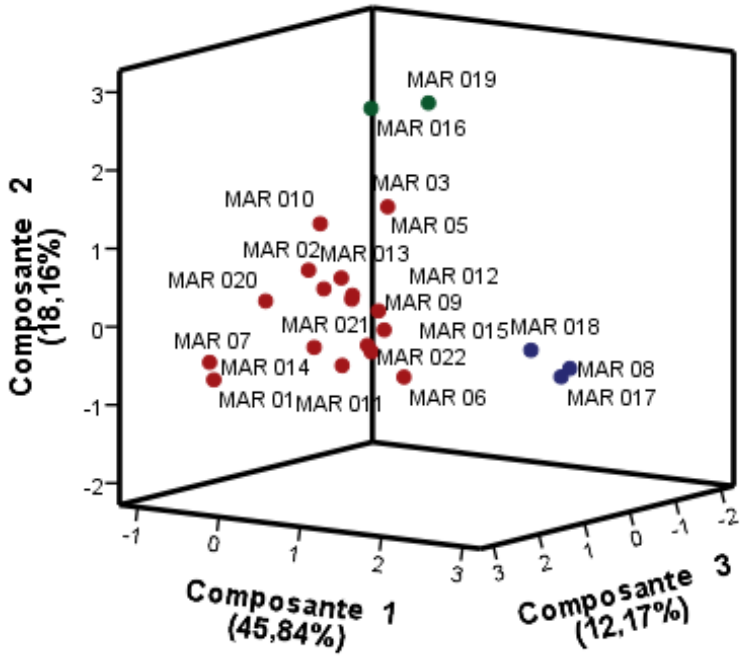


Figure III - 22 : Projection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* collectées au Maroc sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 76,77% de la variabilité totale. Groupes identifiés (I : en rouge, II : en en bleu, III : en vert).

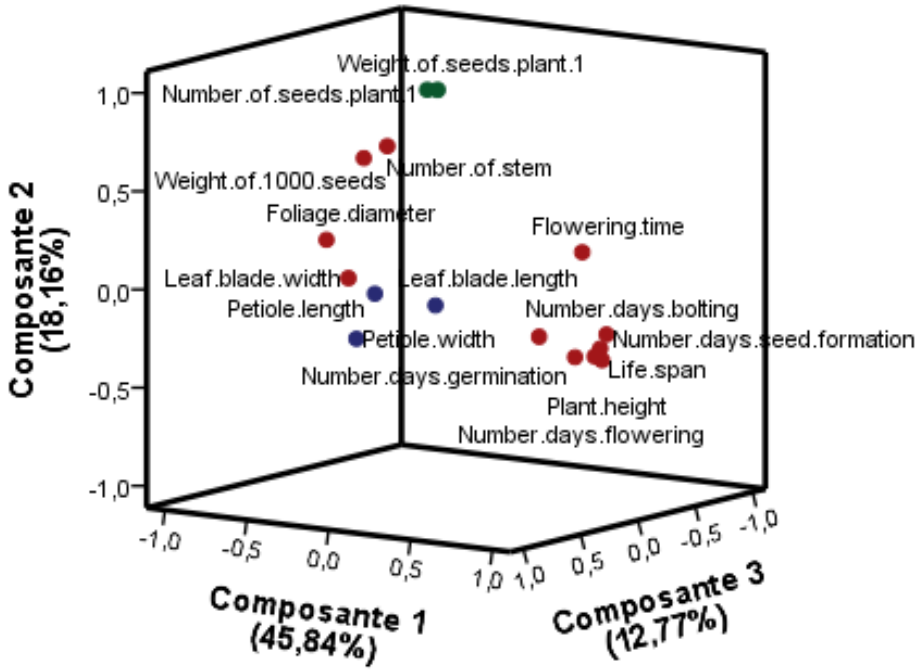


Figure III - 23 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 76,77% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*.

Selon Biancardi et *al.* (2020), en termes de rendement en graines, il est en moyenne de 40 g allant de 4 à 110 g, chez une seule plante de betterave maritime, le poids de 1 000 boules de graines est d'environ 36 g.

La figure III-24 illustre les différents phases de croissance et aspects phénotypiques observés chez les génotypes de *B. vulgaris* subsp. *maritima* collectés localement et cultivés sous serre.

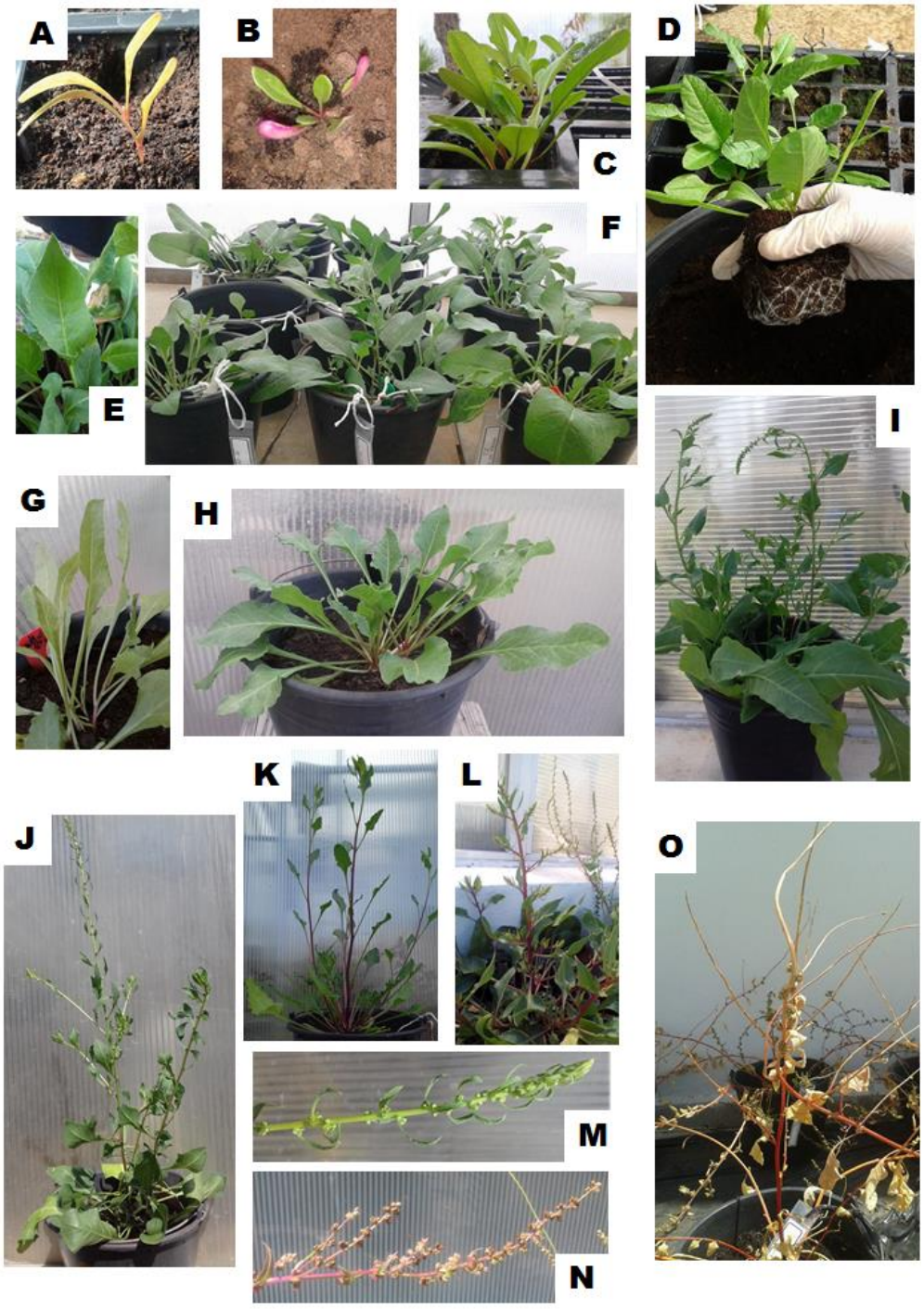


Figure III - 25 : Plantes de *B. vulgaris* subsp. *maritima* cultivées sous serre à l'INRA-Rabat. A = Plantule de 3 jours, B = Plantule de 10 jours, C = plantule de 3 semaines, D = Transplantation, E = Feuilles vertes, F = Plante en phase rosette, G = Pétioles verts et longs, H = Mode de croissance érigé/semi-allongé, I = Stade avancé de montaison, J = Stade de floraison, K = Croissance érigée avec des tiges rouges, L = stade de formation de fruits, M = Fleurs jaunes ouvertes ; N = Graines matures brunes, O = Senescence de la plante.

b. Beta macrocarpa

L'analyse de l'ACP basée sur 16 descripteurs évalués chez 10 populations de *B. macrocarpa* montre une haute corrélation positive entre la longueur/largeur des feuilles, largeur du pétiole, hauteur de la plante, montaison, floraison, durée de la floraison et la durée du cycle végétatif. Une corrélation négative existe avec le nombre de jours à la formation des graines (Tableau III-6). L'ensemble de ces caractères forment une variabilité de 41,12% déterminant la première composante de l'ACP. La deuxième composante de 28,90% définie par une haute proximité positive entre nombre/poids de graines par plante et poids de 1 000 graines, et négative entre le diamètre du feuillage et la longueur du pétiole. Le nombre de tige donne une variabilité de 11,07% qui détermine le troisième axe de la composante principale (Figure III-25).

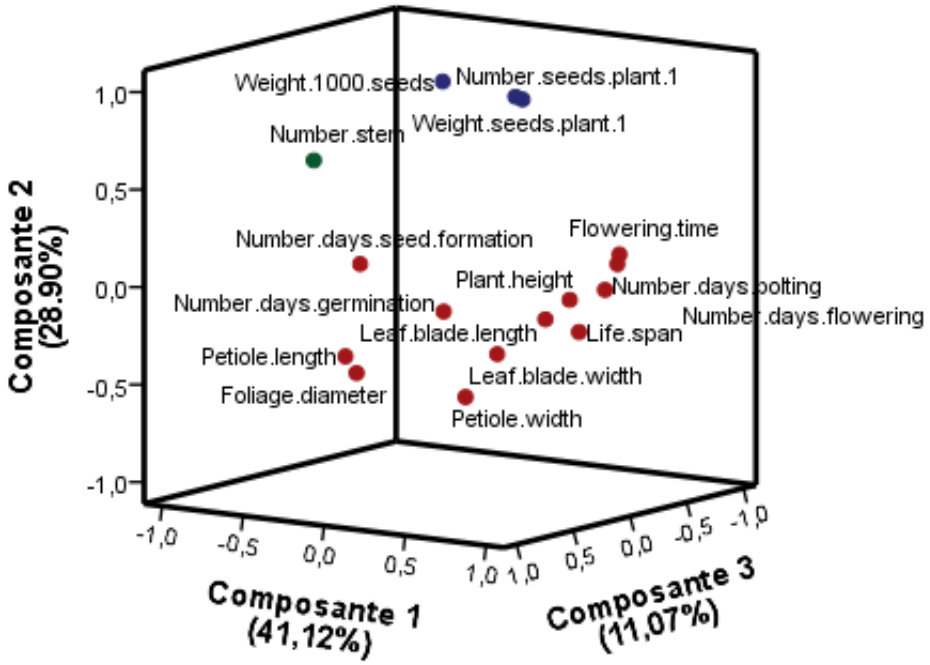


Figure III - 26 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 81,09% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *B. macrocarpa*.

Les résultats obtenus par la projection des variables traitées (Figure III-25) avec celle des populations étudiées (Figure III-26) permettent de distinguer un groupe de cinq populations de *B. macrocarpa*, MAC 01, 05, 06, 08 et 09 (en bleu), ayant une forte ressemblance morphologique et des caractéristiques communes et proches. Ces populations sont semi-tardives et ne germent pas rapidement. Elles avaient une biomasse végétative importante et un faible rendement.

Alors que les cinq populations restantes se dissocient du premier groupe par plusieurs caractères distinctifs, dont MAR 02 et 04 (en rouge) se distinguent par rapport aux autres populations

étudiées, par une taille relativement petite, un rendement en graines très élevé et un cycle précoce. Ces populations se réunissaient pour leurs valeurs moyennes proches de la longueur/largeur des limbes (5,67 – 5,99 cm), largeur du pétiole (0,25 – 0,27 cm), fin du cycle végétatif et maturité de 196 j, et un poids de 1 000 graines de 35,15 à 35,71 g.

La durée moyenne de floraison de 28,3 j, une productivité de 94 à 97 j et un nombre moyen de tiges de 7,5 étaient les principales caractéristiques impliquées dans la séparation de MAC 03, 07 et 10 de l'ensemble des populations (en jaune). Ce groupe arrive tardivement à la montaison et montre une durée de floraison très prolongée d'environ un mois. Il avait une biomasse végétative importante et un rendement élevé.

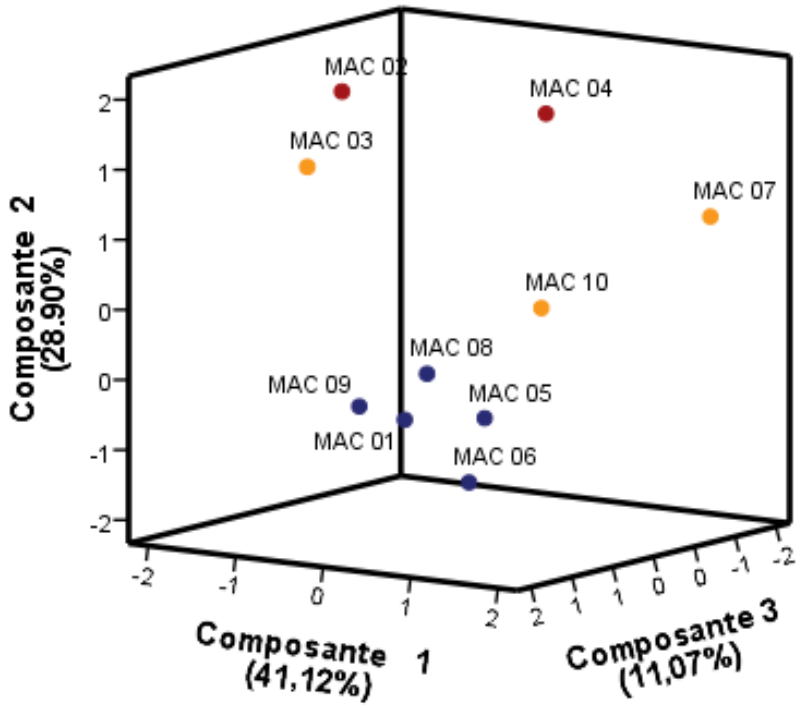


Figure III - 27 : Projection de 10 populations de *B. macrocarpa* collectées au Maroc sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 81,09% de la variabilité totale. Groupes identifiés (I : en bleu, II : en rouge, III : en jaune).

Les différents aspects de croissance et de morphologie observés chez les génotypes de *B. macrocarpa* collectés localement et cultivés sous serre ont montrés dans la figure III-27.

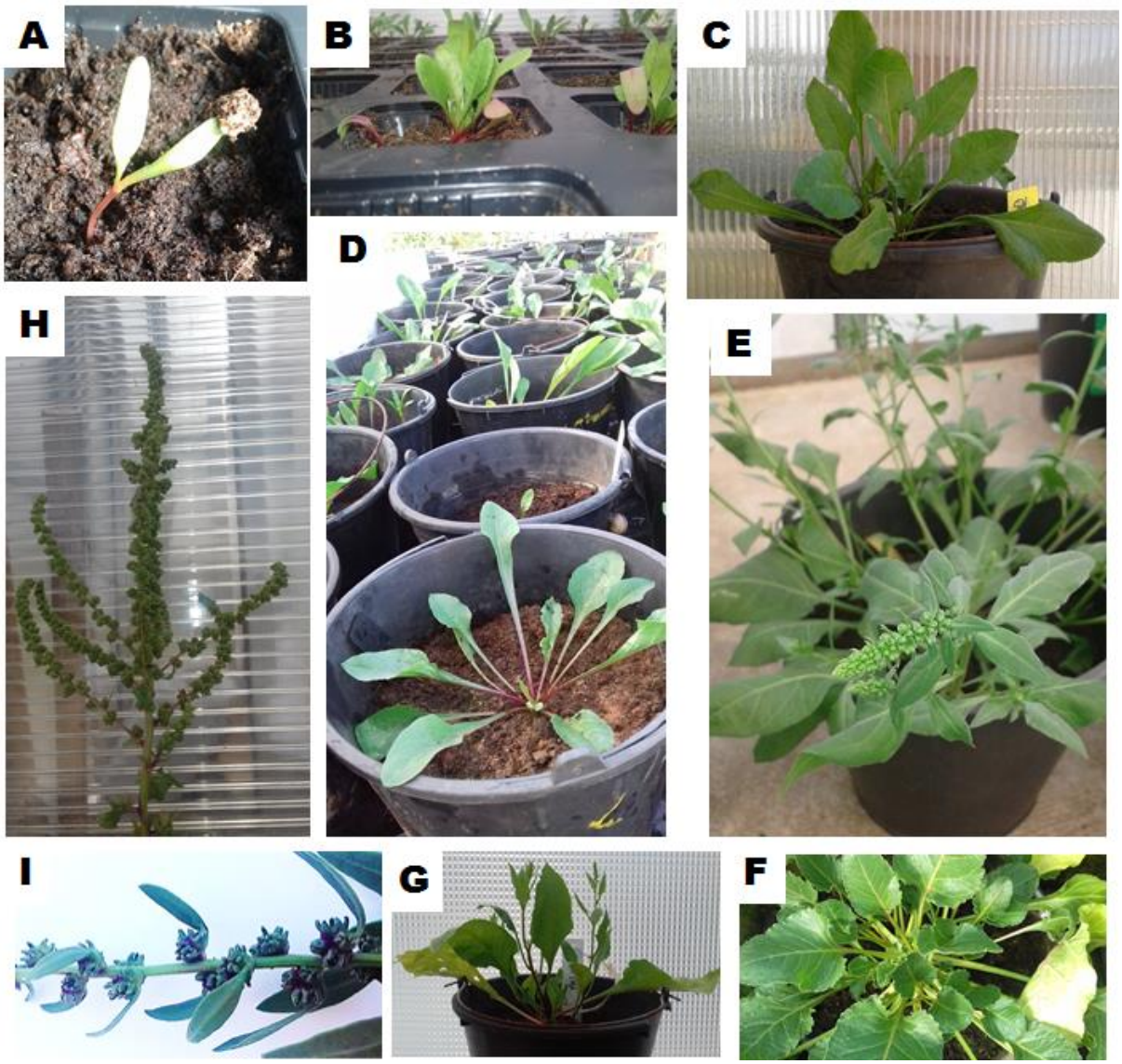


Figure III - 28 : Plantes de *B. macrocarpa* cultivées sous serre à l'INRA-Rabat. A = Plantule de 2 jours, B = Plantules de 7 jours, C = Plante verte à croissance érigée/semi-allongée, D = Plantes transplantées sur des pots noirs, E = Stade floraison, F = Stade rosette, G = Stade montaison, H = Stade de production, I = Graines multigermes.

c. Patellifolia patellaris

Une projection sur les trois principaux axes de composantes principales (Tableau III-6 et Figure III-28) de 16 descripteurs morphologiques testés sur 10 populations de *P. patellaris* (Figure III-29) montre une corrélation négative avec le nombre de jours à la formation de graines, et positive entre la longueur du pétiole, hauteur de la plante, nombre de tiges qui définissent le premier axe (35,16%) avec le nombre/poids de graines par plante. Une analogie des caractères de la longueur/largeur des limbes, largeur du pétiole et la durée du cycle a été remarquée identifiant la deuxième composante (25,03%). La troisième composante de 16,26% est définie par une forte corrélation positive entre la montaison et la floraison.

La surposition de la projection des descripteurs morphologiques avec celle de 10 populations de *P. patellaris* sur les trois axes de l'ACP (Figure III-28 et Figure III-29) montre une répartition moins dispersée, absorbant la grande partie des populations évalués (PAT 03, 04, 05, 07, 08 et

09, en jaune). Les plantes de ce groupe avaient une biomasse aérienne importante par rapport aux autres génotypes de *P. patellaris*, des feuilles de grandes tailles, une hauteur de tige principale (81,14 cm) élevée et un diamètre du feuillage (26,74 cm) important. Elles arrivent à maturité plus tardivement, jouissant d'un rendement en graines relativement élevé.

Un autre groupe de trois populations (PAT 01, 02 et 10, en vert) a été obtenu caractérisé par une biomasse végétative faible, une tardiveté des stades de développement liés à la montaison de 88,12 j, floraison de 105,44 j et la productivité de 128,17 j.

Finalement une seule population PAT 06 (en rouge) se trouve isoler de tous les groupes obtenus pour une hauteur forte de 110 cm et un nombre de tiges de 8 (le plus élevé) et des feuilles de très petites tailles. Le rendement le plus élevé a été observé chez cette population avec plus de 600 graines par plante, plus de 50 g pour le poids de 1 000 graines et un poids moyen des graines par plante de 30 g.

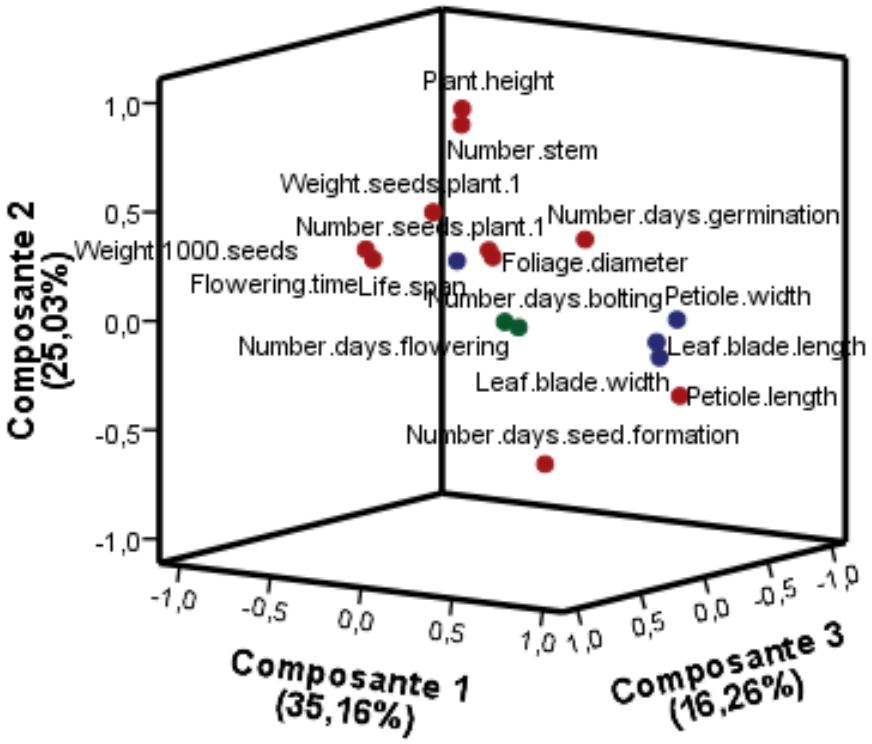


Figure III - 29 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant le 76,45% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 10 populations de *P. pattelaris.*

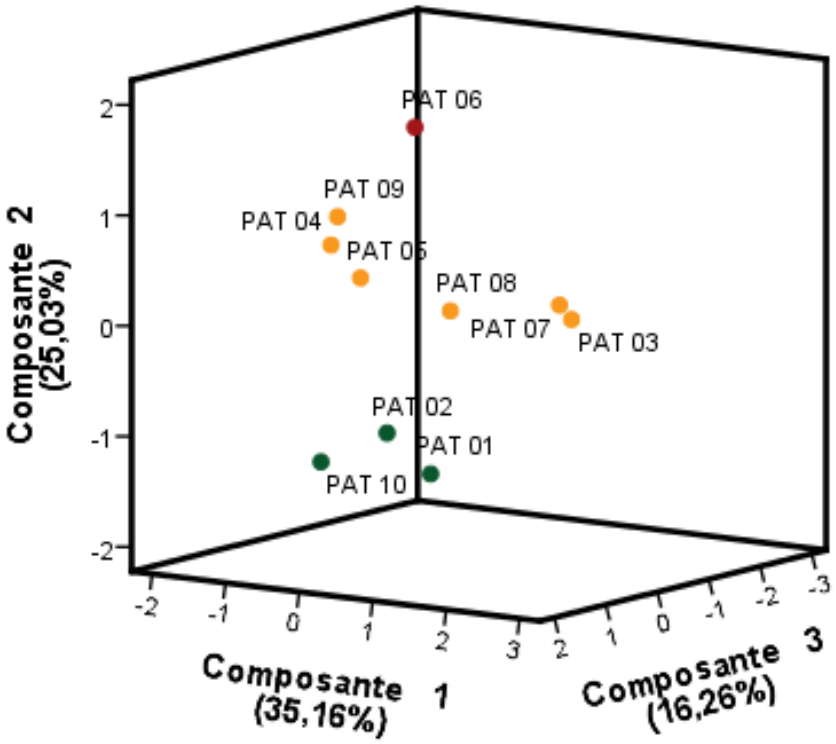


Figure III - 30 : Projection de 10 populations de *P. patellaris* collectées au Maroc sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant le 76,45% de la variabilité totale. Groupes identifiés (I : en jaune, II : en vert, III : en rouge).

Les différents aspects de croissance et de morphologie observés chez les génotypes de *P. patellaris* collectés localement et cultivés sous serre ont montrés dans la figure III-30.

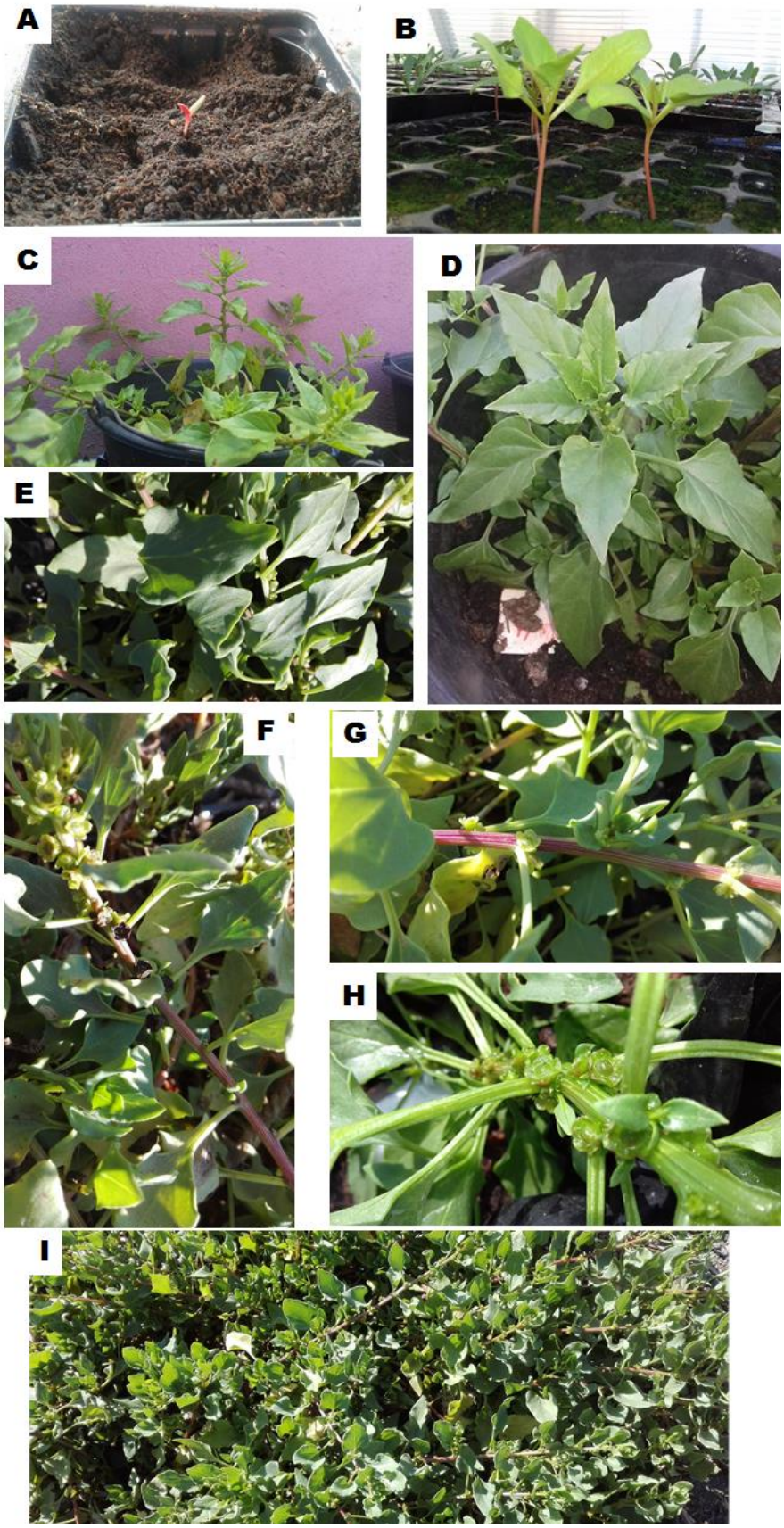


Figure III - 31 : Plantes de *P. patellaris* cultivées sous serre à l'INRA-Rabat. Plantule de trois jours après semis. A = Plantules de trois jours après semis, B = Plantule de dix jours, C = Mode de croissance érigé/rampant, D : plante en phase début de montaison, E = feuilles vertes, F = Tige avec des fruits matures bruns, G = Tige rouge, H = Tige verte, I : Plante développée et ramifiée avec un port rampant.

Tableau III - 5 : Descripteurs morphologiques quantitatifs évalués : moyenne, minimum, maximum, coefficient de variabilité (CV%) et signification statistique.

Descripteur	*B. vulgaris* subsp. *maritima*				*B. macrocarpa*				*P. patellaris*				Trois taxons	
	Moyen	Min	Max	CV%	Moyen	Min	Max	CV%	Moyen	Min	Max	CV%	Moyen	CV%
Longueur du limbe	10,91**	6,27	14,99	23,95	9,54**	5,67	17,69	39,05	5,53**	3,50	10,30	37,56	9,30	37,81
Largeur du limbe	6,49**	4,69	9,80	20,17	5,09**	3,24	8,68	30,07	3,70**	2,08	6,10	34,45	5,49	32,13
Longueur du pétiole	12,37**	6,83	18,98	19,80	8,52**	4,55	11,58	26,84	2,60**	1,50	4,56	38,79	9,12	49,67
Largeur du pétiole	0,36**	0,29	0,54	16,06	0,33**	0,25	0,43	18,07	0,22**	0,12	0,36	28,92	0,32	25,73
Hauteur de la plante	63,70**	37,58	135,5	36,43	52,47**	23,17	70,67	26,49	75,40**	38,27	110	28,96	63,81	34,58
Diamètre du feuillage	38,40**	17,10	64,38	30,41	31,29**	23,92	38,85	17,58	27,13**	16,05	38	23,98	34,02	30,75
Nombre de tiges	4,72**	2	9,26	42,57	6,03**	2,89	9,56	32,29	5,24**	1,82	8	40,28	5,16	39,60
Nombre de j à la germination	15,03**	5,41	27,67	38,81	15,93**	10,94	27,91	32,09	17,10**	10	29,40	37,40	15,73	36,43
Nombre de j à la montaison	95,06**	64,70	178	31,34	96,24**	68,42	145,80	24,59	90,51**	73,33	114	12,87	94,26	26,25
Nombre de j à la floraison	114,15**	81,83	190	24,64	116,31**	87,06	161,10	22,15	106,23**	87	1	13,45	112,78	21,91
Durée de la floraison	17,77**	9,75	32	38,74	17,76**	10,33	28,5	35,98	24,12**	7,40	34,67	39,45	19,28	40,39
Nombre de j à la formation de graines	146**	112,7	225	21,42	120,28**	94,07	146,3	14,27	130,25**	120,3	145,8	7,00	136,37	19,59
Nombre de graines plante $^{-1}$	169,75**	4	524,5	82,99	242,07**	42,5	512,6	72,08	415,29**	104	819,1	52,33	245,43	78,72
Poids de graines plante $^{-1}$	3,88**	0,4	13,94	104,00	7,23**	0,49	18,09	82,92	18,12**	1,69	30,97	61,94	8,07	109,53
Poids de 1 000 graines	14,56**	1,26	28,52	65,82	20,95**	7,24	35,71	44,19	39,56**	7,69	78,37	51,42	22,03	73,45
Durée du cycle	184,80**	163,50	271	17,71	195,15**	166,2	253,6	17,29	195,91**	163	221,2	10,38	189,90	15,96

ANOVA : ** statistiquement hautement significative

Pour une étude plus poussée confirmant la similarité phénotypique obtenue entre les populations par l'analyse de l'ACP, un regroupement basé sur la distance euclidienne de la méthode UPGMA a été testé pour classer phénotypiquement les groupes homogènes.

2.4. Regroupement par relation de ressemblance

Afin de regrouper les populations de la collection en un nombre réduit de groupes ou clusters homogènes sur la base de la ressemblance phénotypique, une analyse hiérarchique basée sur la distance euclidienne de la méthode UPGMA a été utilisée (Figure III-31 ; III-32 et III-33). Le tableau ci-dessous indique les vecteurs propres des descripteurs quantitatifs analysés par la classification ascendante hiérarchique (CHA) sur les trois composantes principales de l'analyse.

Tableau III - 6 : Vecteurs propres des 16 descripteurs quantitatifs et les trois composantes principales.

	B. vulgaris* subsp. *maritima			***B. macrocarpa***			***P. patellaris***		
	Composante								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Longueur du limbe	0,48	**0,78**	-0,03	**0,95**	-0,01	-0,17	-0,35	**0,86**	0-,32
Largeur du limbe	0,06	**0,90**	-0,11	**0,83**	-0,30	-0,17	-0,41	**0,82**	0,28
Longueur du pétiole	0,07	**0,76**	-0,30	0,21	-0,75	-0,09	**-0,63**	0,58	-0,48
Largeur du pétiole	0,16	**0,71**	-0,39	**0,64**	-0,46	-0,40	-0,55	**0,69**	-0,11
Hauteur de la plante	**0,88**	0,04	0,11	**0,81**	0,03	0,42	**0,77**	-0,01	0,07
Diamètre du feuillage	-0,66	0,25	-0,32	0,09	-0,80	0,14	0,48	0,46	0,34
Nombre de tiges	-0,69	0,12	0,36	-0,55	0,17	-0,39	**0,79**	0,24	0,14
Nombre de j à la germination	**0,68**	0,06	0,14	-0,03	-0,38	**0,80**	-0,31	-0,59	0,09
Nombre de j à la montaison	**0,90**	-0,03	0,25	**0,86**	0,43	0,10	-0,23	0,45	**0,82**
Nombre de j à la floraison	**0,93**	0,01	0,11	**0,91**	0,32	-0,08	-0,26	0,34	**0,87**
Durée de la floraison	0,**66**	0,21	0,51	**0,82**	0,44	0,25	0,44	0,39	0,42
Nombre de j à la formation de graines	**0,94**	-0,07	0,13	**-0,73**	-0,26	0,57	**-0,77**	-0,22	0,35
Nombre de graines par plante	-0,57	0,32	**0,68**	-0,03	**0,94**	0,02	**0,67**	0,14	-0,44
Poids de graines par plante	-0,51	0,33	**0,73**	-0,03	**0,94**	0,10	**0,89**	0,03	-0,29
Poids de 1 000 graines	**-0,64**	0,25	0,37	-0,36	**0,78**	0,11	**0,79**	0,15	0,18
Durée du cycle	**0,96**	0,04	0,18	**0,81**	-0,03	0,34	0,55	**0,77**	0,03
% de la variance	4,84	64	76,77	38,25	22,09	13,51	**24,6**	**18,8**	**17,24**

a. *Beta vulgaris* subsp. *maritima*

Sur la base de 16 descripteurs morphologiques traités par la méthode de UPGMA chez 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Figure III-31), les groupes obtenus par les relations de ressemblance entre les populations testées sont :

- Le cluster 1 renferme les populations à cycle végétatif moyen, de biomasse aérienne importante et de bas rendement (MAR 01, 06, 07, 11, 14, 15, 21 et 22).
- Le cluster 2 est formé de neuf populations de haute taille traduite par une ramification élevée et un diamètre important de leur feuillage. Ce groupe se caractérise également par un rendement très intéressant (MAR 02, 03, 04, 05, 09, 10, 12, 13 et 20). Dans ce cluster, deux sous-groupes ont été observés. Un sous-groupe distingué par un nombre moyen de graines (277,3 graines), poids moyens (7,27 g) de graines et poids de 1 000 graines par plante (19,26 g) plus élevés, par rapport au deuxième sous-groupe de valeur moyenne de 187,77 graines

par plante avec un poids moyen de 3,66 g par plante et de 16,63 g pour le poids moyen de 1 000 graines.

- Le cluster 3 comprend des populations tardives de hauteur haute, et de durée de floraison relativement prolongée (MAR 08, 17 et 18).
- Le cluster 4, les deux populations Mar 16 et 19 qui forment ce groupe se distinguent exclusivement par un rendement fortement élevé par rapport aux autres populations.

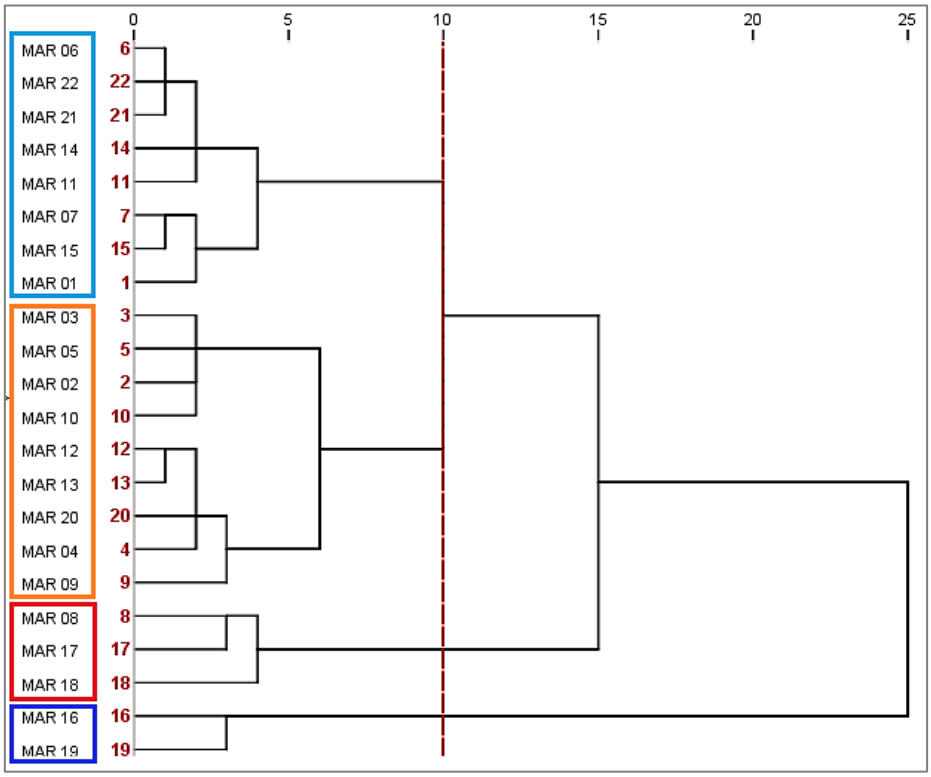


Figure III - 32 : Dendrogramme réalisé à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, chez 22 populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima*.

b. *Beta macrocarpa*

A partir de 10 populations de *B. macrocarpa*, trois groupes ont été obtenus à une ressemblance de 40%, où la formation de ces groupes obéit à des caractéristiques communes entre les populations (Figure III-32).

- Le cluster 1 représente cinq populations (MAC 01, 05, 06, 08 et 09) semi-tardives caractérisées par une biomasse végétative importante et un faible rendement.
- Le cluster 2 est formé de MAC 02 et 04, populations précoces de plus petite taille avec un rendement en graines très élevé.
- Le cluster 3 regroupe trois populations (MAC 03, 07 et 10) qui arrivent tardivement à la maturité et montrent une durée de floraison très prolongée.

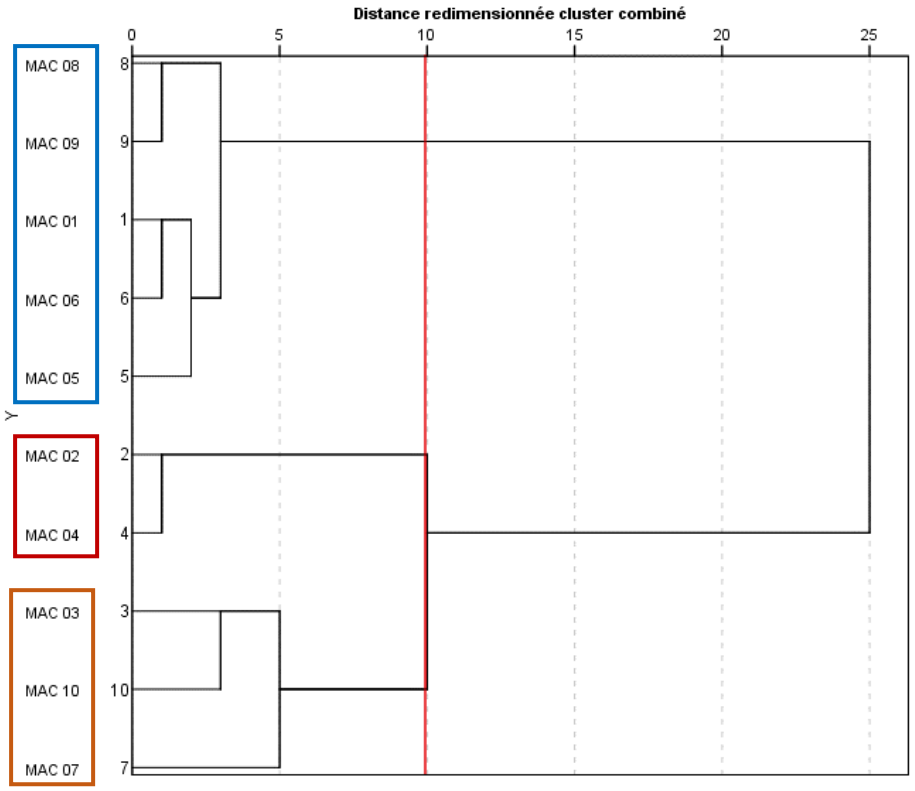


Figure III - 33 : Dendrogramme réalisé à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, chez 10 populations de *B. macrocarpa*.

c. *Patellifolia patellaris*

La classification ascendante hiérarchique donne une structuration des 10 populations de *P. patellaris* étudiées en 3 groupes par une relation de ressemblance de 44% (Figure III-33) :

- Le cluster 1 renfermant les populations (PAT 01, 05 et 06) de petites feuilles, hauteur élevée, ramification élevée et d'un rendement relativement moyen.
- Le cluster 2 est formé d'une seule population PAT 08 de grandes feuilles, qui arrive à maturité plus tardivement et se caractérise également par un rendement en graines plus élevé.
- Le cluster 3 inclut des populations caractérisées par une biomasse végétative faible, montaison et floraison tardives et un rendement bas. Une différence modérée dans le rendement et la biomasse végétative a été enregistrée divisant le groupe en deux sous-groupes, dont PAT 02 et 03 se différencie par une biomasse aérienne faible et un rendement très bas par rapport aux PAT 04, 07, 09 et 10.

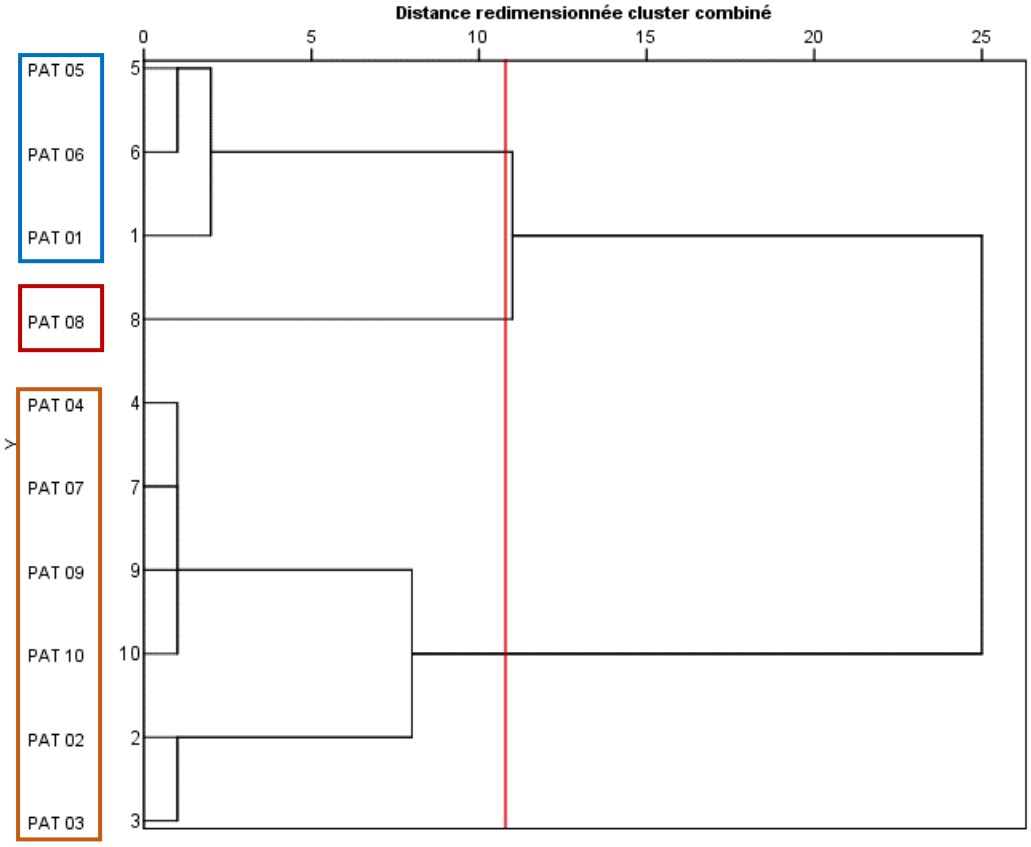


Figure III - 34 : Dendrogramme réalisé à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, chez 10 populations de *P. patellaris*.

2.5. Caractérisation quantitative des trois taxons collectés au Maroc

Afin d'analyser et d'interpréter les similitudes phénotypiques entre les taxons sauvages de betterave collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*, une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur 16 descripteurs quantitatifs.

La projection des descripteurs évalués sur un ensemble de 42 populations explique une variabilité cumulée de 62,77% des deux axes (CP1 = 34,89% ; CP2 = 27,44%) de l'ACP (Figure III-34).

Pour la projection de 42 populations de betterave sauvage sur les deux principaux axes de l'ACP (Figure III-35), la première composante principale explique 34,89% de la variabilité, la deuxième 27,44%, ce qui montre une très grande variabilité aussi bien entre les populations des trois taxons étudiés qu'au sein du même taxon, par la dispersion très large du nuage de points affectant les populations (Figure III-34). Les résultats permettent de conclure qu'il y a un rapprochement entre les individus de la sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* et ceux de l'espèce *B. macrocarpa* qui se chevauchent et montrent une très grande proximité pour la plupart des descripteurs évalués, particulièrement pour la longueur/largeur des limbes, longueur/largeur des pétioles et le diamètre du feuillage (cercles en bleu, Figure III-34). Alors

que, trois populations, MAR 07, 17 et 18, se trouvaient isolées de l'ensemble des populations de genre *Beta*. Ces populations se caractérisent par une biomasse foliaire importante, de forte hauteur, et de durée de floraison relativement prolongée. Leurs capacités germinatives s'étalent sur une période moyenne de 24 j avec une durée du cycle relativement prolongée. Ces résultats sont tout à fait attendus, étant donné que *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarpa* appartiennent au même genre *Beta*.

La distribution des individus de *P. patellaris* vers les deux côtes extrêmes de l'axe 1 (en rouges, Figure III-34), montre que cette espèce se caractérise par des feuilles de plus petite taille, une ramification importante et une productivité très élevée par rapport aux deux taxons étudiés du genre *Beta*. Trois populations du genre *Patellifolia*, PAT 02, 03 et 07, ont montré un rapprochement phénotypique relatif avec les populations du genre *Beta*. Il se traduit par des génotypes à feuilles relativement de grande taille et un rendement très faible par rapport aux autres populations de *P. patellaris.*

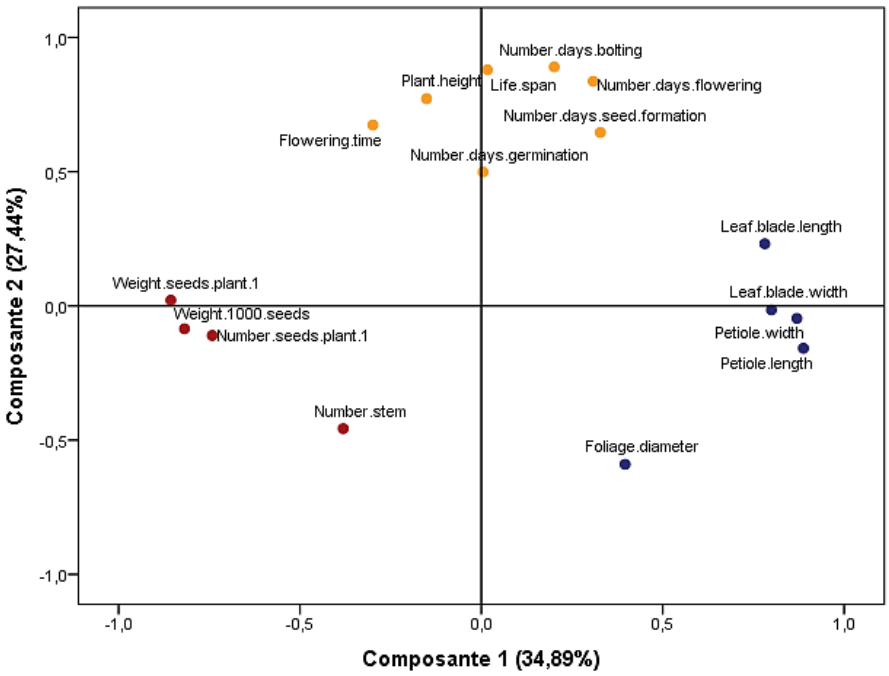


Figure III - 35 : Projection des 16 descripteurs quantitatifs sur les trois premiers axes de l'ACP, expliquant 62,77% de la variabilité totale, sur la base d'une collection de 42 populations des taxons sauvages de betterave collectés au Maroc *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. pattelaris*.

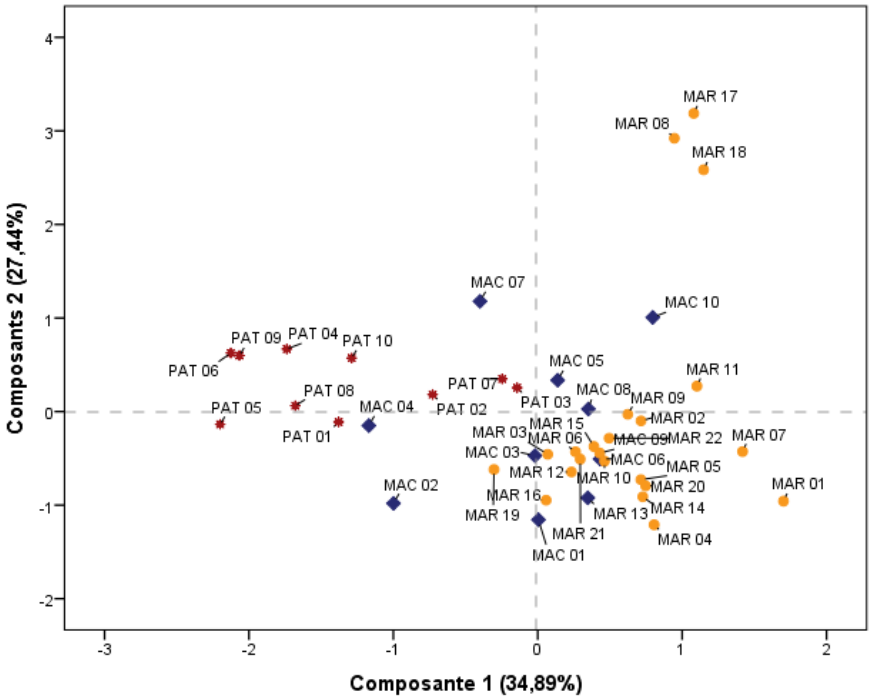


Figure III - 36 : Affectation de 42 populations des taxons sauvages de betterave collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (en jaune), *B. macrocarpa* (en bleu) et *P. pattelaris* (en rouge), sur la base des moyennes de 16 caractères quantitatifs sur les deux premiers axes de l'ACP expliquant 62,77% de la variabilité totale.

3. *Réparation de la diversité phénotypique*

La localisation géographique de 42 populations des espèces sauvages apparentées à la betterave sucrière, réalisée à l'aide du logiciel ArcGIS 10.6, montre la nature écologique et les capacités adaptatives environnementales de chaque taxon évalué (Figure III-36, D).

La répartition de *B. vulgaris* subsp. *maritima* est principalement côtière à l'exception de six populations (MAR 17, 18, 19, 20, 21 et 22) localisées vers l'intérieur dans les zones continentales. Néanmoins, il ressort que *B. macrocarpa* a des préférences géographiques continentales et montagneuses d'altitudes plus ou moins modérées. Pour *P. patellaris*, elle se démarque nettement par sa localisation littorale limitée dans la région du Souss au Sud de l'aire de répartition naturelle des trois taxons. La sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* et l'espèce *P. patellaris* semblent être tolérantes à la salinité par leur répartition principalement côtière. Une résistance à l'aridité et au froid des régions continentales (jusqu'à 979 m d'altitude), peuvent être des caractéristiques attribuées à l'espèce *B. macrocarpa.*

L'analyse basée sur la distance euclidienne de la méthode UPGMA a confirmé la survenue d'une différenciation phénotypique intra-spécifique par la multitude de clusters obtenus pour chaque taxon. L'affectation géographique des clusters a montré que plusieurs stéréotypes (cluster regroupant des populations phénotypiquement proches) avaient des origines mixtes.

3.1. Beta vulgaris subsp. *maritima*

Pour la sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Figure III-36, A), les quatre clusters identifiés étaient globalement réparties différentiellement entre les zones de collecte. Le cluster 1 (en bleu clair) est relativement plus présent avec une répartition maritime, il est purement abondant sur les côtes Atlantiques du Nord et spécialement dans la région de Rabat-Casablanca.

Les emplacements du cluster 2 (en orange) sont principalement répartis dans la région méditerranéenne de l'Est du Maroc, d'autres localités existaient sur les côtes de l'Atlantique et encore dans la région continentale du Nord.

Cluster 3 (en rouge) est réparti principalement dans la zone Nord-Est du Maroc avec deux populations MAR 17 et 18. Une autre localité du cluster 3 (MAR 08) est signalée sur la côte méditerranéenne du Nord-Ouest du pays. Les emplacements de MAR 16 et 19, les représentants du cluster 4 (en bleu foncé), se trouvaient géographiquement séparées sur deux emplacements différents : littoral et continental.

3.2. Beta macrocarpa

Concernant l'espèce *B. macrocarpa* (Figure III-36, B), les trois clusters trouvés étaient séparément localisés sur la carte géographique du Maroc. Les emplacements du cluster 1 sont principalement répartis dans la région méditerranéenne du Nord-Est.

Alors que, les localités du cluster 2 montrent une affectation généralement continentale vers la région centrale du Nord. Deux emplacements distribués dans le centre continental du Nord, se distinguaient par la coexistence de trois clusters, cluster 1, 2 et 3 à la fois.

3.3. Patellifolia patellaris

Pour l'espèce du genre *Patellifolia* étudiée, *P. patellaris* (Figure III-36, C), les emplacements des clusters identifiés avaient montré un profil distinct répartis uniquement dans la région du Souss. Une localité unique et isolée du cluster 2, formé uniquement de la population PAT 08, qui était localisée dans le Sud de l'aire de répartition de l'espèce.

Les trois emplacements générés par le cluster 1 et 3 ont été obtenus avec des proportions égales dans le Nord de l'air de répartition naturelle de *P. patellaris*. Deux autres emplacements ont été obtenus pour le cluster 3, une côtière (PAT 09) et l'autre plus ou moins continentale (PAT 04 et 07).

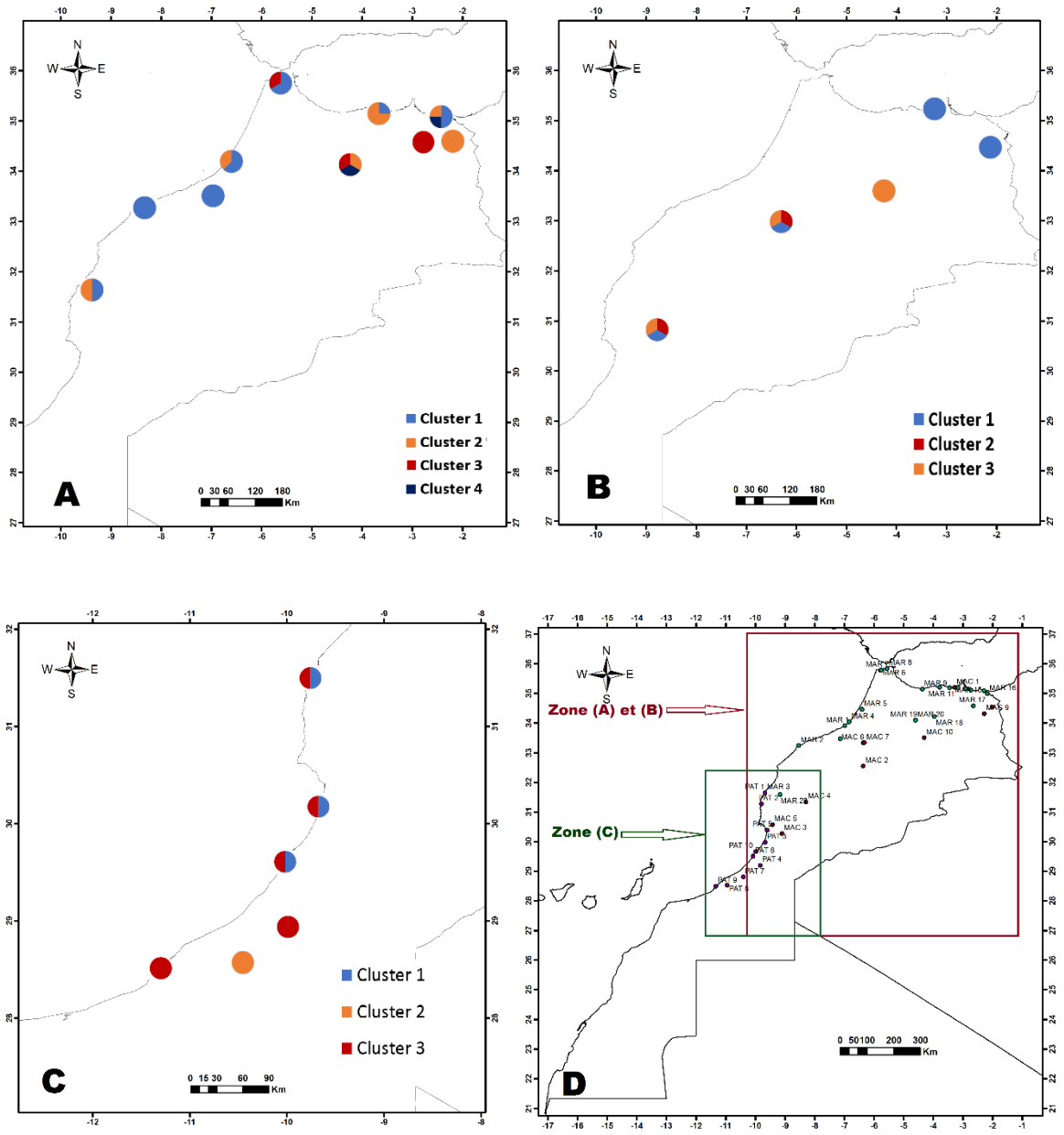


Figure III - 37 : Distribution des clusters réalisés à partir de distances euclidiennes calculées sur la base de 16 descripteurs quantitatifs, à l'aide du logiciel SPSS, chez les trois taxons sauvages de betterave collectés au Maroc, *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A), *B. macrocarpa* (B) et *P. pattelaris* (C). Localisation géographique des 42 populations est réalisée à l'aide du logiciel ArcGIS 10.6 (D).

4. Effet de la répartition géographique sur la diversité phénotypique

Les plantes de *B. vulgaris* subsp. *maritima*, renfermées dans les clusters 1, 2 et 3 ont montré une capacité adaptative assez forte, par un cycle végétatif généralement tardif, biomasse aérienne importante, surface foliaire et diamètre bien développés, une ramification élevée et un rendement moyen (excepté celui du cluster 1). Il est important de noter que les emplacements côtiers des clusters ont bénéficié sans doute de l'effet doux et humide de l'Atlantique et la Méditerranée.

Il ressort de ces résultats que les trois clusters 1, 2 et 3 localisés dans les zones côtières salines et continentales plus ou moins arides, sont alors générés par des populations tolérantes à la salinité et à l'aridité. Toutefois, le cluster 4 formé par deux populations MAR 16 et 19 de *B. vulgaris* subsp. *maritima* est caractérisé par une biomasse végétative et une ramification importantes et un rendement beaucoup plus élevé. Il a montré une précocité pour la floraison et la productivité qui peut être un moyen adaptatif permettant de maintenir un rendement satisfaisant et une pérennité de l'espèce malgré les conditions stressantes de l'environnement. Ce qui a été suggéré dans plusieurs études que la reproduction plus précoce dans les populations naturelles pourrait être dues à l'action de la sélection naturelle pour assurer la pérennité de l'espèce (Charnov et Schaefer, 1973 ; Ollerton et Lack, 1992 ; Boudry et *al.*, 2002).

La précocité a été également observée pour la productivité et la maturité notées respectivement chez les génotypes des clusters 2 et 3 de *B. macrocarpa*, comme probablement réponse adaptative aux stimuli environnementaux sévères de l'aridité des zones continentales internes et le froid des zones à altitude modérée. Pour le cluster 1 de *B. macrocarpa* qui a été soumis à un effet climatique méditerranéen léger, il présente une croissance importante de la partie aérienne, et une semi-tardivité mais avec un rendement bas. Le comportement phénotypique de cette espèce permet de dire qu'elle est adaptée parfaitement au froid et à la salinité par son emplacement dans les zones continentales relativement arides et dans les conditions littorales.

Les emplacements géographiques très limités des trois clusters de *P. patellaris* dans la région du Souss pourraient être un signe de son adaptation restreinte et de ses exigences climatiques assez particulières. Selon des travaux de collecte sur des espèces sauvages du genre *Patellifolia*, l'aire de répartition naturelle se situe principalement dans les régions semi-arides à arides avec des précipitations annuelles comprises entre 100 et 300 mm (Frese, 1992 ; 2010 ; El Bahloul, 2007).

La localisation géographique strictement littorale et limitée à la région du Souss de *P. patellaris* au Maroc, pourrait être expliqué par l'origine de cette espèce à partir des îles Canaries, puisqu'elles sont très proches du pays et renferment plusieurs espèces distinctes et endémiques du genre *Patelifollia*. Alors que, la grande dispersion de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. marcocarpa* dans le Nord, est probablement dû à un fort déplacement de graines et une connectivité étroite du Maroc avec le Sud de l'Europe, considéré comme un centre géographique naturel des espèces sauvages de betterave (McFarlane, 1975 ; Biancardi et *al*., 2020).

Les clusters obtenus chez *P. patellaris* manifestent des variations au niveau de la croissance et de développement. Mais le profile générale de cette espèce est représenté par des feuilles de petites tailles, un étalement et une ramification importants des tiges favorisant un rendement en graines très élevé. La durée de floraison relativement prolongée et le chevauchement de la floraison avec le stade de productivité chez la même plante de *P. patellaris*, généralement auto-fertiles (Nachtigall et *al.*, 2016), peuvent être comme un mécanisme génétique naturel d'adaptation pour assurer la survie pérenne de l'espèce.

Généralement, les espèces sauvages de betterave ont été souvent décrites comme des plantes tolérantes à la sécheresse et à la salinité (McGrath et *al.*, 2011 ; Frese et *al.*, 2011 ; Frese et *al.*, 2017 ; McGrath et Panella, 2018). Dans plusieurs cas, certaines espèces végétales sont capables de continuer à croître et se reproduire dans des conditions de stress abiotiques développant des mécanismes de défense tels que : la réduction de la taille de la partie aérienne, raccourcissement du cycle de vie, floraison et reproduction précoces. Ce qui a été largement étudié chez la plante model d'*Arabidopsis thaliana* (Thingnaes et *al*., 2003 ; Thomashow, 2010 ; Antoun et Ouellet, 2013).
De nombreuses études de diversité phylogénétique et génétique sur des espèces sauvages du genre *Beta* et *Patellifolia* ont montré une diversité génétique assez importante qui pouvait être associée à la répartition éco-géographique (Desplanque et *al.*, 1999 ; Hautekéete et *al*., 2002 ; El Bahloul, 2007 ; Monteiro et *al*., 2013 ; Leys et *al.*, 2014 ; Andrello et *al.*, 2016 ; Nachtigall, 2016 ; Ribeiro et *al*., 2016 ; Andrello et *al.*, 2017 ; Frese et *al.*, 2017). Dans la majorité des constatations scientifiques, les différences entre les populations adaptées localement sont principalement dues au potentiel de flux génétique entre les populations adjacentes et à l'importance relative de la sélection (Arnaud et *al*., 2003 ; Richard et *al.*, 2014 ; Touzet et *al*., 2018).

La caractérisation morphologique des populations évaluées a montré une variabilité phénotypique importante. Cette variation détectée entre et au sein des populations étudiées dans ce travail peut être due à l'allogamie dominante chez le genre *Beta* et à la multiplication de leurs graines par fertilisation croisée. Cette hypothèse est en accord avec de nombreuses études qui lient l'augmentation de la diversité génétique au taux d'allogamie (Kazan et *al*., 1993 ; Chebbi et *al*., 1995 ; Cholastova et Knotova, 2012 ; Böhm et *al*., 2017).

La variabilité phénotypique constatée chez les taxons sauvages de betterave collectés au Maroc présente de nombreuses caractéristiques agronomiquement importantes associées à l'adaptation locale et au stress abiotique et biotique, qui seraient utiles dans les programmes de sélection pour améliorer les betteraves cultivées.

Conclusion

Une large diversité phénotypique a été constatée chez les populations étudiées de betterave sauvage collectées au Maroc, probablement liée à leur distribution géographique. La variabilité intra-population observée chez les trois taxons sous conditions contrôlées a permis d'identifier une gamme de descripteurs discriminants propres à chaque taxon.

La caractérisation qualitative agro-morphologique de *B. vulgaris* subsp. *maritima* pourrait se baser sur les descripteurs relatifs à la couleur des pétioles, couleur des tiges, mode de croissance et la germie. Alors que la caractérisation phénotypique de *B. macrocarpa* se limitait aux descripteurs qualitatifs liés à la couleur des tiges et le mode de croissance. Aucun descripteur discriminant n'a été obtenu dans la caractérisation de *P. patellaris*. Cette espèce est faiblement variable avec un aspect phénotypique homogène et stable. Elle se caractérise par un feuillage vert, souvent non pigmenté et une croissance rampante sur la terre.

Les trois espèces étudiées ont présenté un cycle végétatif annuel. La sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* se caractérise par une biomasse végétative plus développée. Elle présentait une forte variabilité dans la pigmentation de son tissu cellulaire (nervures des feuilles, pétiole et tige).

Une grande similitude phénotypique a été constatée chez *B. macrocarpa* par rapport *à B. vulgaris* subsp. *maritima* mais avec une taille relativement plus réduite de la surface végétative aérienne. Cette espèce est caractérisée aussi par des gros glomérules multigérmes. Les deux espèces du genre *Beta* étudiées partageaient communément les mêmes délais temporels pour leurs cycles de développement liés à la germination, montaison, floraison et à la maturité. L'espèce *P. patellaris* se distingue par des feuilles de petites tailles à croissance généralement rampante avec une prolongation étalée et une ramification importante de leurs tiges. Cette espèce est généralement plus précoce pour la montaison et la floraison en comparaison avec les deux espèces de *Beta*.

La précocité a été également notée pour la productivité qui dure plus de deux mois et se chevauche particulièrement avec la floraison. Le rendement très important avec des graines monogermes et de petites tailles donnent des particularités exclusives pour *P. patellaris.* Un rapprochement phénotypique a été donc estimé entre les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarpa*. Cependant, une distinction phénotypique très claire est observée chez *P. patellaris.*

Une large diversité phénotypique a été montrée chez les taxons sauvages de betterave évalués qui semble être liée à l'origine géographique. Par conséquent, les populations analysées sont dotées d'une vaste plasticité leur permettant une adaptation morphologique vis-à-vis des différentes conditions environnementales des localités originaires.

Les trois taxons montraient une très forte capacité adaptative et un potentiel important de résistance aux stress biotiques et abiotiques, notamment, la salinité et l'aridité, si l'on se reporte à leur site d'origine. Ces ressources phytogénétiques constituent un réservoir de gènes et une

source principale de la variation génétique à utiliser impérativement dans les programmes de sélection et d'amélioration génétique via les croisements interspécifiques.

L'intérêt de l'étude de ces ressources génétiques de grande valeur ne pourra être valorisé que par l'efficacité de transfert et d'exploitation de leur patrimoine de gènes utiles pour la betterave cultivée. A cet égard, une évaluation des hybridations interspécifiques entre les espèces sauvages et la betterave cultivée après une mise au point des techniques d'hybridation et synchronisation des périodes de floraison feront l'objet du chapitre suivant.

Chapitre IV : Évaluation et caractérisation phénotypique des hybrides interspécifiques de betterave

Introduction

Les ressources phytogénétiques liées aux taxons sauvages de betterave continuent un réservoir de gènes de la biodiversité génétique, de résistance et d'adaptation locale. Les populations locales évaluées dans les chapitres précédant montraient une large variabilité génétique et capacité adaptative. Ce patrimoine génétique potentiel devrait être exploiter efficacement et être impliquer par ce qu'on appelle un flux de gène.

Le flux génétique, ou migration génétique, est le transfert de matériel génétique par croisement, d'un individu à un autre de la même espèce ou d'une autre génétiquement proche. L'introduction de nouveaux gènes par hybridation interspécifique, augmente la diversification au sein de la population et conduit à de nouvelles combinaisons de caractères, ainsi que la capacité d'adaptation à de nouveaux environnements (Abbott et *al*., 2013 ; Soltis et *al*., 2015).

Le complexe *Beta vulgaris* fournit un excellent modèle biologique de flux génétique, car les formes cultivées sont sexuellement compatibles avec leurs parents sauvages (Panella et Lewellen, 2007 ; Biancardi et *al*., 2020). La betterave à sucre (*Beta vulgaris*), l'une des formes cultivées de betterave, une culture végétative typique avec un cycle de vie bisannuel, qui est devenue une source économiquement importante pour plus de 30% de la production mondiale de sucre (USDA/ERS, 2018 ; OCDE/FAO, 2020).

Au Maroc, la culture de betterave à sucre est relativement récente, introduite qu'à partir de 1962 dans cinq principaux périmètres les plus irrigués au royaume : Gharb, Loukkos, Tadla, Doukkala et Moulouya. Il s'agit d'une plante produite et développée par l'homme jouissant d'une certaine stabilité et homogénéité des caractères. Cette espèce a été affectée au pool génétique primaire (PG1) au sein du genre *Beta*, pratiquement pour leur grande aptitude aux croisements interspécifiques avec les espèces sauvages apparentées du genre, telles que *Beta* subsp. *maritima* et *Beta macrocarpa*.

Beta vulgaris subsp. *maritima*, sous-espèce ancestrale de toutes les formes cultivées, est la principale ressource génétique de la betterave cultivée, avec une très large diversité éco-géographique et génétique (Richards et *al*., 2014; Andrello et *al*., 2017). *Beta macrocarpa*, une espèce présentant une grande diversité génétique et cytologique avec la présence d'individus diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes (Villain, 2007 ; Castro et *al*., 2013 ; Leys et *al*, 2014).

Une diversité génétique beaucoup plus importante dans les gènes de résistance aux maladies a été observée chez les deux espèces sauvages du genre *Beta*, telle que la résistance à la rhizomanie, la résistance à la cercospora et la résistance aux nématodes à kystes. Ces espèces sont également considérées comme des plantes tolérantes à la sécheresse et à la salinité (Panella et Lewellen, 2007 ; McGrath et *al*., 2011). Les ressources génétiques sauvages de betterave sont par conséquent un réservoir de gènes précieux pour les programmes de sélection (Monteiro et *al*., 2013 ; Ribeiro et *al*., 2016). Ces ressources génétiques prennent de la valeur ajoutée par leur évaluation, leur gestion et leur utilisation en sélection. Leur exploitation pour l'enrichissement de la base génétique de betterave à sucre est nécessaire, sachant que cette

dernière est considérée comme une culture introduite et récente au Maroc. Ce qui peut induire des obstacles dans les capacités adaptatives aux nouveaux environnements.

L'introgression de gènes d'intérêt agronomique via les croisements interspécifiques entre les espèces cultivées et les formes apparentées sauvages est réalisée essentiellement pour confronter les contraintes de stress biotiques et abiotiques, augmenter le potentiel d'adaptation des betteraves cultivées et récupérer la diversité génétique perdue lors de leur domestication (Monteiro et *al*., 2018). Ceux-ci contribuent à l'enrichissement génétique de cette espèce et à l'élargissement de sa diversité (Andrello et *al.*, 2017 ; Frese et *al*., 2017). Toutefois, la coïncidence difficile de la période de floraison entre une espèce sauvage annuelle et une espèce cultivée bisannuelle, l'aptitude à la floraison de la betterave sucrière après une période essentielle de vernalisation, dans les zones répondant à cette exigence limitée au Maroc, sont des principaux obstacles à l'hybridation interspécifique entre les différentes espèces et sous-espèces de betterave.

Pour surmonter tous les obstacles confrontant la culture de betterave cultivée, un programme de recherche a été lancé depuis 2005 par l'INRA-Maroc (El Bahloul, 2007) sur la valorisation du germoplasme de betterave à sucre adaptés localement et de leurs ressources sauvages relatives, et la mise au point de technique d'hybridations interspécifiques, pour dépasser les barrières génétiques entre les parents cultivés bisannuels, exigeant des conditions de froid vernalisant pour induire la floraison et les parents sauvages, annuels sans exigences de vernalisation. Cette initiative nationale, se démarque par son originalité typique à travers des études approfondies sur une collection marocaine unique et à la limite de la répartition des espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée qui a fait l'objet des chapitres précédents.

En vue d'utiliser ce réservoir naturel de diversité génique et génétique, pour l'adaptation aux contraintes abiotiques et biotiques et pour l'élargissement de la base génétique de betterave à sucre via les hybridations interspécifiques, nous avons choisi de mettre au point l'environnement adéquat pour développer des hybrides entre des génotypes de betterave à sucre et des génotypes locaux de betterave sauvage, collectés au Maroc :

- A- *Beta vulgaris* subsp. *maritima* (annuelle-sauvage) et betterave à sucre (bisannuelle-cultivée);
- B- *Beta macrocarpa* (annuelle-sauvage) et betterave à sucre (bisannuelle-cultivée).

Les principaux objectifs assignés à ce travail sont :

1. Déterminer les conditions pour la synchronisation de la floraison des génotypes sauvages et de betterave à sucre dans le contexte climatique national ;
2. Mettre au point les conditions favorables au croisement entre les espèces sauvages annuelles et la betterave à sucre bisannuelle **;**
3. Evaluer les hybrides issus des croisements selon les deux groupes suivants :
   A - Hybrides récoltés sur la plante mère cultivée
   B - Hybrides récoltés sur la plante mère sauvage
4. Analyser la ploïdie des hybrides et de leurs parents et identifier l'héritabilité des caractères et leur transmission à la descendance.

Matériel et méthodes

1. Matériel végétal

Vingt-cinq hybridations interspécifiques ont été réalisées entre la betterave cultivée " *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*" et deux taxons sauvages du genre *Beta*: "*B. macrocarpa*" (4 croisements) et "*B. vulgaris* subsp. *maritima*" (21 croisements). Les génotypes sauvages étudiés ont été collectés pendant la période de reproduction en 2010 et 2012 dans leurs habitats naturels au Maroc par l'équipe de l'INRA. Ces plantes sauvages se caractérisent par une grande capacité adaptative et environnementale traduite par leur répartition sur des sites d'origines différentes de caractéristiques géographiques et écologiques assez variables. Ils sont annuels avec un nombre de jours moyen de 88,5 j à 145,9 j sur une période de floraison de 15j à 22,5j et sans aucun besoin de vernalisation, ces génotypes ont également un faible rendement avec un nombre moyen de 0,65 à 4,18 g par plante et une faible biomasse végétative. Pour la betterave sucrière, il s'agit d'un germoplasme performant, adapté aux conditions environnementales du Maroc et sélectionné dans le cadre d'un programme de sélection marocain. Les génotypes cultivés impliqués dans cette étude avaient nécessité une période de vernalisation pour fleurir et produire des graines, allant de 240 jours à 261 jours, du semis à la maturité, selon un cycle bisannuel. La vernalisation et la production des graines chez la betterave cultivée ont été obtenues après une période froide (4 à 7 °C) pendant 85 à 100 jours à Merchouch (région intérieure à 47 km de Rabat).

Les génotypes parents ont été caractérisés et évalués sur la base de caractéristiques agro-morphologiques montrant une grande diversité génétique et phénotypique et une grande capacité d'adaptation dans l'environnement marocain. Le tableau IV-1 résume les principales caractéristiques écologiques et comportementales du matériel génétique parental marocain utilisé dans les hybridations interspécifiques de la betterave.

Tableau IV - 1 : Caractéristiques agro-morphologiques et écologiques de 19 génotypes parents sauvages et 19 cultivés impliqués dans l'hybridation interspécifique du germoplasme de la betterave marocaine (*Beta vulgaris*).

	Materiel génétique parental		
	B. macrocarpa (WP)	*B. vulgaris* subsp. *maritima* (WP)	*B. vulgais* subsp. *vulgaris* (CP)
Vernalisation	Spontanée	Spontanée	Dépendante d'une température de 4 à 7 °C pendant 85 to 100 j
Floraison (j)	88.5	145.9	240
Période de floraison (j)	15.5	22.56	48
Formation de graines (j)	181.5	207.7	240 – 261
Nombre de grains moyen/plante (g)	0.65	4.18	133
Biomasse végétale	Faible	Fiable	Importante
Type du cycle	Annuel	Annuel	Bisannuel

WP " Wild Parent " : parent sauvage de *B. macrocarpa* ou de *B. vulgaris* subsp. *marítima* ; CP " Cultivated Parent " : parent cultivé de *B. vulgaris*. subsp. *vulgaris*.

2. Mise au point des conditions de synchronisation de la floraison

2.1. Site de vernalisation

Avant toute chose, il fallait vaincre le défi de réussir la synchronisation de la floraison des espèces sauvages annuelles et de la betterave à sucre qui est non seulement bisannuelle mais également exige des températures de l'ordre de 4 °C à 7 °C pour la vernalisation au stade juvénile, pour induire la floraison. Pour cela nous avons identifié le site qui répond aux conditions de vernalisation pour installer les génotypes de betterave à sucre. Il s'agit du domaine expérimental de l'INRA, à Merchouch (Rommani, 33°36'48.8 "N ; 6°43'03.3 "W ; Altitude : 339 m). Ce champ expérimental est caractérisé par un cumul annuel de précipitations allant de 246,4 à 542,8 mm et une température moyenne atteignant 4 °C en janvier et 45 °C en août de deux années successives 2017–2018 (ng.fieldclimate.com, 2020). Les génotypes de betterave cultivée installés à la station expérimentale de Merchouch de l'INRA-Rabat sont montrés dans la figure IV-1.



Figure IV - 1 : Suivi et caractérisation agro-morphologique de betterave à sucre cultivée à la station expérimentale de Merchouch (INRA-Rabat).

2.2. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental adopté pour l'installation des essais des génotypes de la betterave cultivée est un dispositif en blocs aléatoires complets (Figure IV-2). Dix familles de demi-frère ont été sélectionnées et cultivées avec une répétition de 10 génotypes par famille, espacés de 0.80 m x 0.80 m. La parcelle de l'essai a une superficie d'environ 14 m², avec trois mètres de bordures.

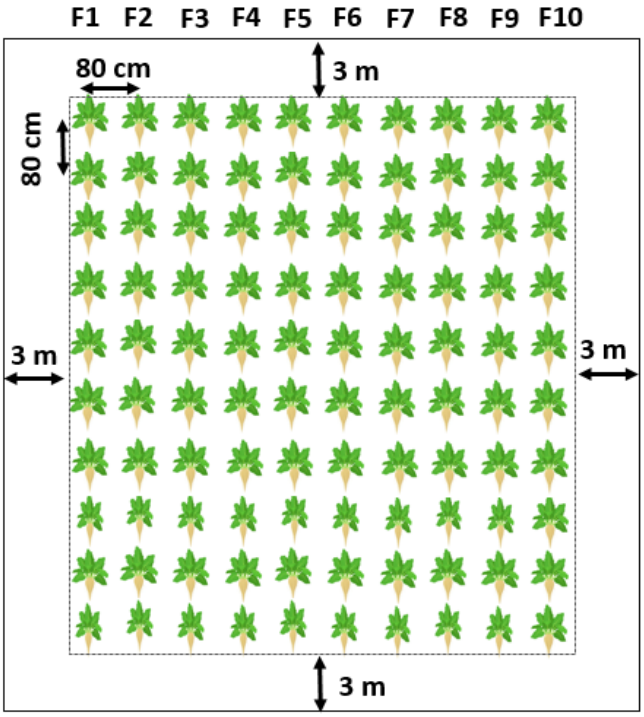


Figure IV – 2 : Dispositif expérimental des essais d'installation et d'évaluation des génotypes de betterave à sucre cultivée à la station expérimentale de Merchouch (INRA-Rabat).

2.3. Conduite de l'essai

Le précèdent cultural de l'essai de Merchouch est le blé.

2.4. Itinéraire technique de l'essai et opération culturale

a. Travail du sol

- Labour profond pour éliminer la compaction du sol et favoriser le développement des racines.
- Ameublissement du sol (cover crop).
- Préparation de lit de semis (rotavator).

b. Culture

- Piquetage.
- Transplantation manuelle en ligne simple des plantules de trois à quatre semaines (Espace entre les plantules de 80 cm).
- Date de semis : 11 octobre 2017.

c. Fertilisation

- Engrais de fond (phospho-potassique) à épandre en totalité et enfouir au moment de la préparation du sol (Acide phosphorique : 80 à 120 U/ha ; Potasse : 200 à 300 U/ha).

- Engrais azoté à apporter en deux applications après démarrage et au démarrage de la végétation (Azote : 150 à 180 U/ha).

d. Traitements phytosanitaires contre la casside

- Insecticide avec Delta (matière active : Deltamethrine) : dose 10 cc/15l.
- Insecticide LANNATE (matière active : Méthomyle 90%) : dose de 20 cc/15l.
- Insecticide DURSBAN 7WG (matière active : Chlorpyriphos-ethyl) : dose de 15 g/15l.
- Insecticide SAFORT: dose 20 cc/15l.

e. Alimentation hydrique

- L'essai a été conduit en goute à goute.

f. Récolte

- A maturité, les graines ont été récoltées par génotypes.

3. Méthodes

Dix-sept génotypes de *B. vulgaris* subsp. *maritima* et deux génotypes de *B. macrocarpa* ont été cultivés dans des pots individuels sous serre en décembre 2017, avec un retard de 65 à 77 jours par rapport à la date de semis des génotypes cultivés pour faire coïncider les périodes de floraison entre les deux formes parentales.

Pour la betterave sucrière, il s'agit d'un matériel adapté aux conditions environnementales du Maroc et issu du programme national d'amélioration génétique de betterave. Dix-neuf échantillons de betterave cultivée, *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*, ont été plantés en octobre 2017 dans la station expérimentale de Merchouch. Le site a été choisi pour ses conditions climatiques favorables à la vernalisation et à la production de semences de betteraves sucrières. Les génotypes parents ont été caractérisés et évalués sur la base de caractéristiques agro-morphologiques montrant une grande diversité génétique et phénotypique.

Au stade boutons floraux, les plantes sauvages ont été transportées sur le terrain pour les croisements interspécifiques, comme le montre la figure IV-3. En fait, les génotypes parentaux ont été semés et caractérisés sur la base des caractéristiques agro-morphologiques en 2017, un an avant la réalisation des croisements.



Figure IV - 3 : Essai d'hybridation interspécifique entre la betterave cultivée « *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* » et « *B. vulgaris* subsp. *maritima* » ou « *B. macrocarpa* » à la station expérimentale de Merchouch (INRA-Maroc). A gauche : Essai au champ avec des parcelles séparées de betteraves cultivées. A droit : Hybridation avec une plante de betterave sucrière en plein champ et une plante sauvage dans les pots noirs en plastique.

Deux branches, une de chaque plante, ont été ensachées avec des sacs de parchemin blanc (12 × 18 cm) pour contrôler l'hybridation. À maturité, les graines ont été récoltées séparément sur les branches sauvages et cultivées afin de connaître l'origine maternelle de chaque graine.

En décembre 2018, 325 hybrides interspécifiques ont été semés dans des conditions de serre contrôlées, avec une température comprise entre 22 °C et 28 °C et un taux d'humidité supérieur à 60%. Au total, 283 plantes ont été analysées dans le cadre de cette étude. Le schéma illustratif des croisements interspécifiques de betterave est montré dans la figure IV-4.

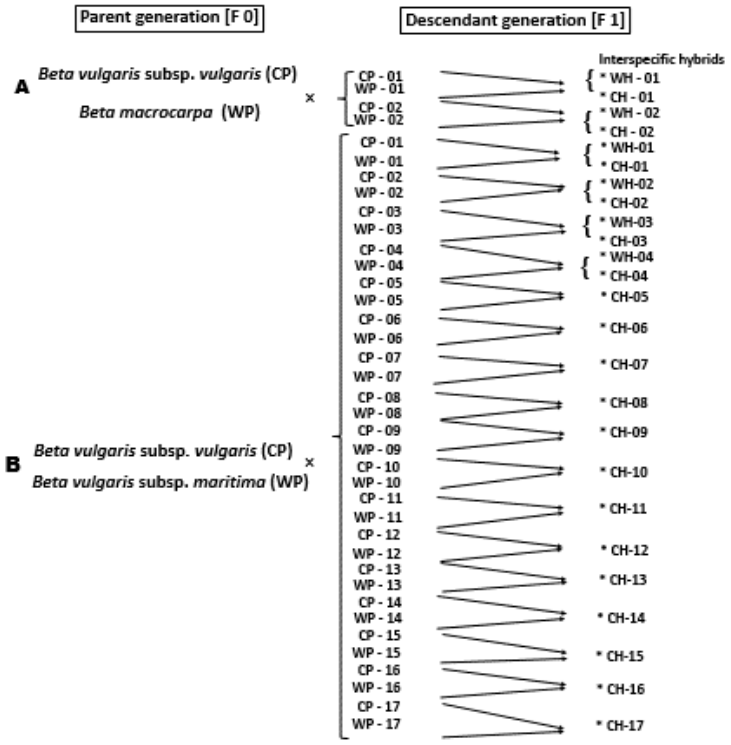


Figure IV - 4 : Schéma de croisement pour la production d'hybrides interspécifiques entre 19 génotypes de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* (CP = Cultivated Parent), 17 génotypes sauvages *B. vulgaris* subsp. *maritima* (WP = Wild Parent) et 2 génotypes de *B. macrocarpa* (WP = Wild Parent). WH = hybrides de la branche maternelle sauvage. CH = hybrides de la branche maternelle cultivée.

4. Caractérisation agro-morphologique

Vingt-deux descripteurs morphologiques de betteraves développés par "*Bioversity International*" ont été étudiés pour chaque génotype : cinq descripteurs qualitatifs (couleur de la feuille, couleur du pétiole, couleur de la tige, pigmentation du feuillage et mode de croissance) et dix-sept descripteurs quantitatifs (longueur du limbe, largeur du limbe, longueur du pétiole, largeur du pétiole, hauteur de la plante, diamètre du feuillage, nombre de tiges, taux de germination, nombre de jours à la germination, nombre de jours à la montaison, nombre de jours à la floraison, durée de floraison, nombre de jours à la formation des graines, durée du cycle, nombre de graines par plante, poids des graines par plante et poids de 1 000 graines). Ces descripteurs étaient liés aux stades végétatif et reproductif, aux stades de développement et au rendement.

Pour la caractérisation de la dimension des feuilles, 10 feuilles aléatoires par plante ont été examinées. Les mesures ont été effectuées sur les plantes avant la montaison. Les échelles de mesure développées pour chaque descripteur morphologique standardisé pour caractériser les plantes de betteraves sont données explicitement dans les tableaux III-2 et III-3. Au total 283 hybrides et 38 génotypes parentaux ont été caractérisés.

5. Estimations du niveau de ploïdie du génome

Les niveaux de ploïdie ont été évalués en utilisant la procédure de cytométrie en flux pour l'isolement nucléaire (Galbraith et *al*., 1983). En général, les analyses ont été effectuées sur de jeunes feuilles obtenues à partir de 25 hybrides interspécifiques, 38 génotypes parentaux (19 sauvages et 19 cultivés).

Les observations ont été effectuées sur des noyaux isolés à partir de tissu foliaire de 5 mm^2. Les tissus frais ont été finement hachés avec une lame de rasoir dans une boîte de Petri (diamètre, 5 cm) placée en présence de 400 µl de tampon d'extraction (0,2 M Tris-HCl, 4 mM MgCl2-6H2O, 1% Triton X-100, 2 mM Disodium Ethylene Dinitrilo Tetraacetic acid EDTA Na2.2H2O, 86 mM NaCl, 10 mM metabisulfite, 1% PVP-10, pH ajusté à 7,5) à température ambiante. La suspension cellulaire a ensuite été filtrée à l'aide d'un filtre en nylon de 50 µm. Un volume de 1,6 ml de solutions CyStain® de Sysmex Partec, contenant du 4', 6-diamidino-2-phénylindole (DAPI) a été ajoutés aux tubes d'échantillonnage pour colorer l'ADN.

La quantité de l'ADN nucléaire est ensuite estimée dans un cytomètre à flux CyFlow Space de Partec (Partec GmbH., Görlitz, Allemagne) équipé d'un laser à solide vert de 532 nm, fonctionnant à 30 mW. Pour calibrer la sortie, le premier échantillon introduit dans le cytomètre à flux est l'étalon externe, dans cette étude, il s'agissait d'une plante diploïde de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (étalons de référence avec 2x = 2n = 18). La tension du photomultiplicateur a été ajustée afin de fixer le signal de l'étalon diploïde à la position 200 du canal. Au cours des mesures cytométriques en flux d'échantillons de ploïdie inconnue, les signaux diploïdes et tétraploïdes, ont été respectivement stabilisés aux positions 200 et 400.

L'analyse relative à caractérisation cytogénétique des échantillons de *B. vulgaris* a été effectuée à l'Unité de Recherche sur l'Amélioration et la Conservation des Ressources Phytogénétiques de l'INRA-Kénitra (Figure IV-5).

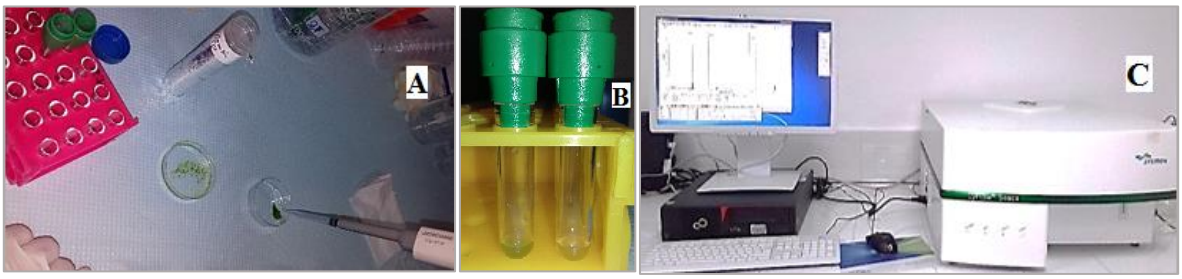


Figure IV - 5 : Analyse de ploïdie testée chez les hybrides et leurs parents de betterave « *B. vulgaris*». (A) Fragmentation des feuilles à l'aide de la solution tampon ; (B) Suspension cellulaire filtrée par le filtre Celltrics de 50 µm ; (C) Lecture des résultats via le cytomètre en flux.

6. Analyse statistique

Afin de caractériser les hybrides interspécifiques sur la base des données morphologiques et d'identifier les groupes de caractères phénotypiquement similaires, des analyses statistiques ont été appliquées aux deux ensembles de données (qualitatives et quantitatives) séparément.

L'analyse de la variance (ANOVA), le test de comparaison multiple de Duncan et le coefficient de variance ont été utilisés pour les descripteurs quantitatifs. De même, une analyse multivariée : l'analyse en composantes principales (ACP), a été effectuée pour déterminer la proximité phénotypique entre les hybrides et leurs parents. Un coefficient de régression linéaire pour quatorze caractéristiques quantitatives (longueur du limbe, largeur du limbe, longueur du pétiole, largeur du pétiole, hauteur de la plante, diamètre du feuillage, nombre de tiges, nombre de jours à la germination, nombre de jours à la montaison, nombre de jours à la floraison, durée de floraison, nombre de jours à la formation des graines, durée du cycle et poids de 1 000 graines) a été calculé pour obtenir une estimation de l'héritabilité au sens large, comme le suggère Hansche et *al.* (1972). L'analyse de l'héritabilité a été faite par rapport au parent sauvage (H^2_{WP}) et au parent cultivé (H^2_{CP}). Deux descripteurs liés au nombre et au poids des graines par plante ont été exclus dans l'analyse d'ACP et de l'héritabilité, pour la nette différence entre le rendement en graines des plantes cultivées et des plantes sauvages.

Pour les caractéristiques morphologiques qualitatives, la distribution de fréquence de chaque morphotype a été traitée. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SPSS version 23.

Résultats et discussion

1. Obtention des hybrides interspécifiques locaux de Beta vulgaris (L.)

La synchronisation de la période de floraison entre les deux différentes formes parentales a présenté un obstacle majeur aux hybridations interspécifiques, en plus de la complexité de l'induction de floraison du parent cultivé dans les conditions marocaines. Par conséquent, l'obtention d'un hybride viable et fertile représente un grand succès. Le phénomène de floraison chevauchante et continue sur plusieurs semaines nécessite une bonne connaissance de la culture de la betterave à sucre dans les conditions marocaines. En effet, nous avions plantés les parents sauvages 65 à 77 jours après la transplantation des plantes de betterave à sucre au champ. La maîtrise des conditions de développement et leur suivi de manière quotidienne a permis de faire coïncider les périodes de floraison de différents taxons de *Beta* et réussir le challenge de l'hybridation.

1.1 Exigence de vernalisation chez la betterave cultivée

a. Définition

La vernalisation est une transformation opérée par le froid, qui confère à certaines plantes l'aptitude à fleurir. Dans tous les cas, c'est l'apex de la tige ou le bourgeon qui perçoit l'action du froid. A ce niveau que le rythme de fonctionnement des mitoses va alors être modifié par les basses températures, développant dans un bref délai des organes reproducteurs.

Les plantes à vernalisation obligatoire, c'est le cas de la plupart des plantes bisannuelles, telles que la betterave, l'initiation florale après le développement végétatif appelé "maturité de vernalisation", nécessite une période de températures basses avec l'action combinée d'autres facteurs externes : photopériodes longues, degré de température et sa durée de prolongation.

b. Zone favorable à la vernalisation au Maroc

La betterave est une plante vernalisable chez laquelle le phénomène de la dévernalisation peut être provoqué facilement si les conditions environnementales ne sont pas suffisamment réalisées.

Dans le contexte marocain, les conditions climatiques dominantes dans les grandes parties du territoire du pays augmentent le risque de la dévernalisation sur les portes graines de betterave à sucre.

A la lumière des études postérieures réalisées dans le cadre du programme d'amélioration génétique de betterave à sucre et production de semences (INRA-Rabat), plusieurs zones favorables à la vernalisation et la production de semences chez la betterave à sucre existent au Maroc. Ces zones sont caractérisées par des températures hivernales suffisamment basses, des températures estivales moins accentuées, une luminosité intense, un nombre élevé de jours longs et éclairés et des températures printannières modérées assurent une vernalisation complète et une floraison régulière. Le site de Merchouch figure parmi les zones favorables à la vernalisation, floraison et la fructification de betteraves sucrières.

Les étapes de préparation, d'installation des essais et de croisements interspécifiques au domaine expérimental de Merchouch (INRA) sont montrées dans la figures IV-6.

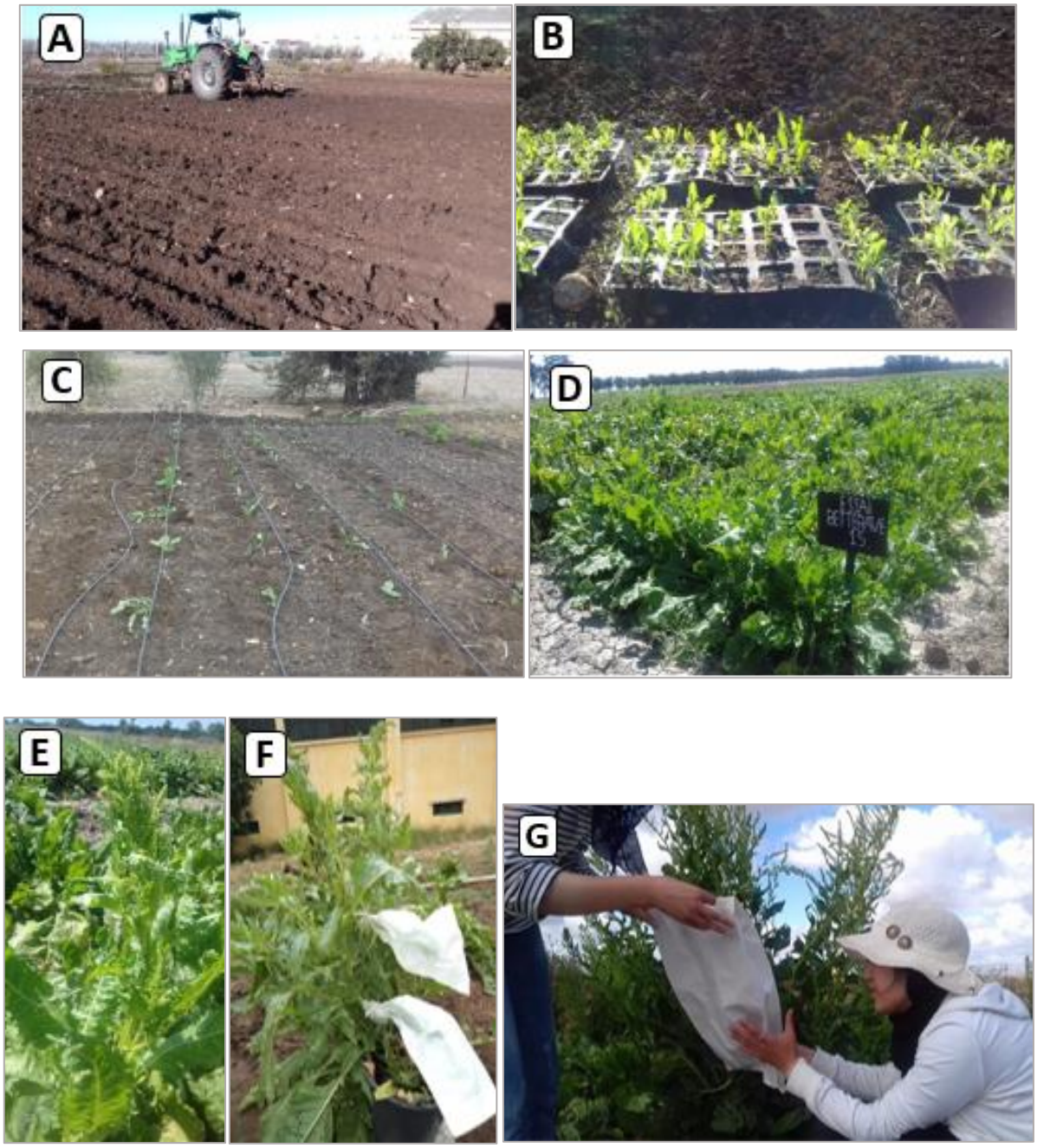


Figure IV - 6 : Etapes de préparation, d'installation des essais et de croisements interspécifiques au domaine expérimental de Merchouch (INRA). (A) : Préparation de la parcelle ; (B) : Plantules de betterave à sucre de 6 semaines prêtes à la transplantation ; (C) : Transplantation de betterave sucrière ; (D) : Plante de betterave en phase " montée à graines " ; (E) : Plante de betterave en phase « début floraison » ; (F) : Deux tiges parentales emballées dans un sachet sulfurisé ; (G) : Croisements interspécifiques réalisés entre une plante cultivée et une plante sauvage de *B. vulgaris.*

1.2 Viabilité et fertilité des hybrides locaux de *Beta vulgaris*

L''obtention d'un hybride viable et fertile avec un taux de germination élevé qui dépasse 65% (Figure IV-7), représentait un grand succès dans les conditions marocaines.

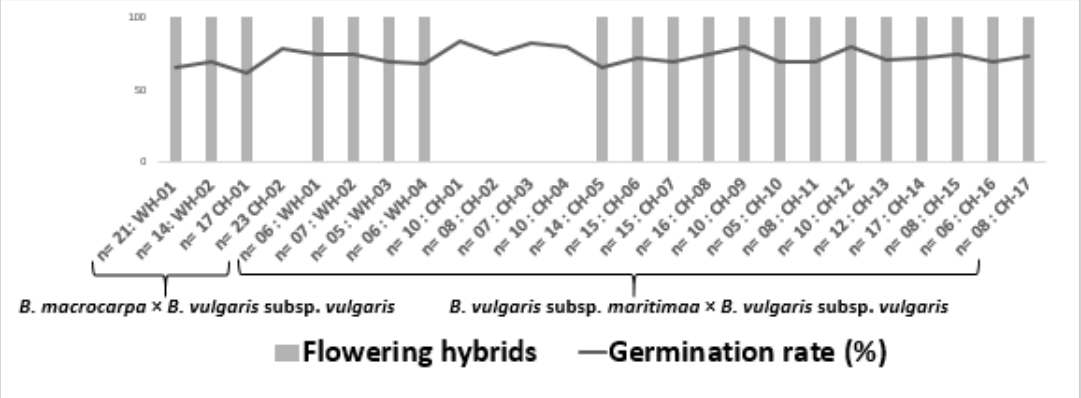


Figure IV - 7 : Taux de germination (%) de 283 hybrides interspécifiques de betterave (*Beta vulgaris*) testés en conditions de serre. Les histogrammes représentent les hybrides capables de fleurir et produire des graines. Le nombre de génotypes étudiés (n) est indiqué.

Il a été souvent démontré que la floraison peut largement nécessiter une période de vernalisation dans les cultures de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* (Reeves, 2007), le processus par lequel une exposition prolongée au froid permet à la plante de passer du stade végétatif au stade reproductif. Dans la plupart des cultivars commerciaux de betterave sucrière, l'induction de la floraison sous de longs jours (la valeur seuil étant d'environ 14 h, Van Dijk et Boudry, 1992) nécessite une période froide de 10 à 16 semaines d'exposition à des températures optimales comprises entre 4 °C et 6 °C (McGrath et Panella., 2018). La régulation du temps de floraison chez la betterave est contrôlée par l'interaction de deux paralogues de deux gènes de type FT (BvFT1/BvFT2, Pin et *al*., 2010). Le besoin de vernalisation semble être fortement lié à la température, (Limin et Fowler, 2006), aux gradients géographiques de latitude (Boudry et *al*., 2002 ; Rhoné et *al.*, 2008), et à la photopériode et au traitement par le froid (Michael et *al*., 2020).

a. Descendance de Beta vulgaris subsp. *vulgaris* et *Beta vulgaris* subsp. *maritima*

La capacité à fleurir chez les hybrides obtenus à partir de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima* était forte même en absence du froid vernalisant sous les conditions homogènes de la serre. Avec des fréquences très élevées de 83,17% et 100% des hybrides récoltés respectivement sur la tige cultivée (CH-05, CH-06, CH-07, CH-08, CH-09, CH-10, CH-11, CH-12, CH-13, CH-14, CH-15, CH-16 et CH-17) et sur la tige sauvage (WH-01, WH-02, WH-03, WH-04), étaient potentiellement capables de fleurir et produire des graines dans la première année (Figure IV-7). Un ensemble de 35 génotypes de quatre hybrides CH-01, CH-02, CH-03 et CH-04 récoltés de la tige parentale cultivée de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* étaient restés en phase rosette végétative sans passer au stade reproducteur.

Une variabilité significative entre et au sein des croisements interspécifiques a été observée par rapport au parent cultivé pour la floraison et le nombre de jours à la formation des graines (Tableau IV-2). Le nombre de jour à la floraison a fluctué de 117 à 151 jours chez les hybrides interspécifiques WH et CH, respectivement. La durée pour la productivité était encore plus précoce chez les hybrides WH (157 jours) que les CH (178 jours).

Dans le complexe *B. vulgaris*, les betteraves adventices, définies comme des plantes hybrides issues des hybridations entre les betteraves sauvages (que l'on trouve principalement le long du littoral) et les betteraves cultivées dans les zones de production de semences, ont fait l'objet de plusieurs études. Desplanque et *al.*, (1999) ont montré qu'aucune structure génétique spatiale de la variation de la première année de floraison n'a été trouvée chez les populations F1 des betteraves adventives présentes à proximité des champs de production de semences. Ces hybrides, en particulier du Nord de la France, ont présenté des distances génétiques intermédiaires entre la betterave sucrière et les betteraves sauvages de l'intérieur du Sud-Ouest de la France.

b. Descendance de Beta vulgaris subsp. *vulgaris* et *Beta macrocarpa*

Un pourcentage élevé d'hybrides étudiés (81,82%) fleurit sous les conditions de serre non vernalisantes, dont deux hybrides issus des croisements interspécifiques récoltés de la plante mère sauvage (WH-01 et WH-02) et un hybride (CH-01) récolté du parent maternel cultivé. Alors qu'aucune plante de l'hybride CH-02 n'est capable de fleurir dans ces conditions (Figure IV-7).

En ce qui concerne le nombre de jours à la floraison durant la première année, une variabilité significative entre et au sein des croisements interspécifiques a été observée par rapport à leurs parents cultivés. Le nombre moyen fluctuait de 111,7 à 123,3 jours, respectivement chez les hybrides interspécifiques WH et CH (Tableau IV-2).

Une grande différence significative pour la durée de floraison a été enregistrée entre les génotypes des deux groupes d'hybrides testés. La floraison s'étalait sur une période moyenne de 11,75 jours chez les hybrides CH issus de la plante mère cultivée. La durée de floraison chez les hybrides WH récoltés de la branche maternelle sauvage de 12,11 jours, était légèrement prolongée que celle des hybrides WH.

Dans des conditions contrôlées de serre, les hybrides interspécifiques avaient une grande fertilité et produisaient virtuellement des graines. On a observé une variabilité significative de la durée pour la production des semences chez les hybrides, avec une moyenne de 144 et 151 jours chez WH et CH, respectivement (Tableau IV-2). La formation de graines a été observée chez tous les hybrides de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* (WH-01, WH-02 et CH-01), à l'exception des plantes appartenant au CH-02.

La figure IV-8 illustre les glomérules des hybrides de *B. vulgaris* étudiés qui ont pu produire les semences dans les conditions contrôlées de la serre. Les glomérules obtenus étaient principalement multigermes caractérisés par la présence de trois à 5 graines fusionnées.

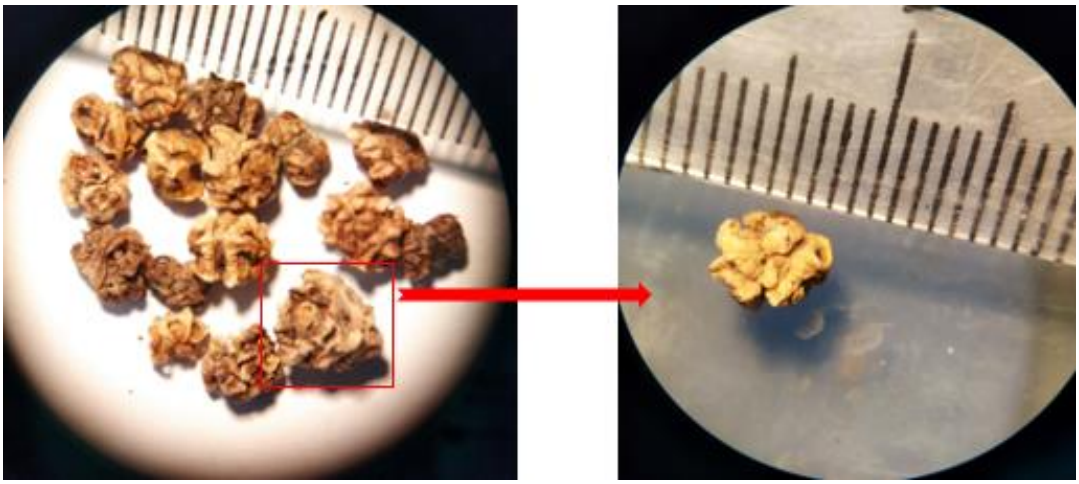


Figure IV - 8 : Graines multigermes produites par les hybrides interspécifiques locaux de *B. vulgaris* (L.) dans les conditions non vernalisantes de la serre (INRA-Rabat). Photo prise sous la loupe Motic ® MICROSCOPES.

L'exigence absolue pour toute vernalisation est contrôlée par un seul gène, le gène *B* "Bolting" (Boudry et *al*., 1994 ; Hôft et *al*., 2018). Les génotypes portant l'allèle *B* dominant fleurissent pendant de longs jours sans qu'ils soient vernalisés (Van Dijk et *al*., 1997). L'aptitude à fleurir dans des conditions non vernalisantes chez les hybrides étudiés peut être un caractère hérité du parent sauvage portant l'allèle B qui annule complètement l'exigence de vernalisation (Van Dijk et *al*., 1997 ; Boudry et *al*., 2002). La difficulté de floraison chez 17,06% de nos hybrides pourrait s'expliquer par les résultats scientifiques, qui ont suggéré que la pénétrance partielle de l'allèle *B* dans les génotypes hétérozygotes *Bb*, semble être un facteur défavorable à l'induction de la floraison, qui dépendra dans ce cas de facteurs génétiques et environnementaux tels que les températures élevées et l'intensité lumineuse (Guan et *al*., 1992 ; Boudry et *al.*, 1994). Cette proportion de plantes n'ayant pas fleuri dans les conditions non vernalisantes au cours de la première année confirme la présence d'une variabilité génétique entre les croisements réalisés dans la présente étude.

La durée de floraison est une caractéristique importante dans l'hybridation, où le chevauchement et la prolongation de la période de floraison peuvent augmenter les chances de croisement entre deux parents différents. Une différence a été observée entre les parents sauvages et cultivés, *B. macrocarpa* (15 jours), *B. vulgaris* subsp. *maritima* (23 jours) et *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* (48 jours) en ce qui concerne leur durée de floraison (Tableau IV-2). La synchronisation de la floraison ainsi qu'une reproduction plus précoce dans les populations naturelles pourraient être dues à l'action de la sélection naturelle pour assurer la pérennité de l'espèce (Boudry et *al*., 2002).

Il a été démontré que le moment de la première reproduction chez de nombreuses espèces végétales est corrélé à une myriade de facteurs internes et environnementaux interactifs (Simpson et *al*., 1999), notamment la durée du jour, la température ou le besoin de vernalisation (Van Dijk et *al*., 1997 ; Limin, 2006 ; Im, 2020).

L'hybridation entre deux parents ayant des cycles végétatifs différents peut donner des hybrides qui héritent inégalement certaines caractéristiques. Selon nos résultats, les hybrides viables F1 de *B. vulgaris* (L.) présentaient alors un comportement intermédiaire des deux parents par

rapport aux paramètres descriptifs étudiés, avec une tendance vers un cycle annuel. Cependant, une petite portion de 17,06% des hybrides avaient un cycle plus long, similaire de celui de la betterave cultivée, qui se caractérise par un cycle bisannuel et une biomasse végétale élevée.

Les caractérisations des hybrides obtenues ont révélé une large variation phénotypique. Cela suggère que ces génotypes pourraient être utilisés dans les programmes de sélection et d'amélioration génétique des betteraves.

2. *Diversité phénotypique des hybrides locaux de Beta vulgaris*

La connaissance des potentialités agro-morphologiques des hybrides interspécifiques de betterave suggère d'effectuer une évaluation de sa variabilité morphologique. Dix-neuf croisements interspécifiques ont été réalisés sous les conditions climatiques marocaines. Un ensemble de 283 génotypes ont été évalués via des descripteurs agro-morphologiques développés pour la betterave. Les caractéristiques quantitatives ont été soumises à une analyse descriptive, une analyse de variance (ANOVA) et une analyse en composantes principales (ACP). En ce qui concerne les caractéristiques qualitatives, une distribution des fréquences a été calculée.

Dans la présente étude, les graines ont été récoltées principalement sur la tige cultivée, puisque les graines étaient plus abondantes pour 13 croisements sur 19 (CH-05, CH-06, CH-07, CH-08, CH-09, CH-10, CH-11, CH-12, CH-13, CH-14, CH-15, CH-16 et CH-17). Six croisements interspécifiques ont été récoltés à la fois sur des génotypes sauvages (WH-01 et WH-02 issus de la plante mère *B. macrocarpa* ; WH-01, WH-02, WH-03 et WH-04 issus de plante mère *B. vulgaris* subsp. *maritima*) et cultivés (CH-01, CH-02 issus de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*.; CH-01, CH-02, CH-03 et CH-04 issus de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*). Les résultats semblent conduire à l'hypothèse que les betteraves cultivées étaient plus réceptives au pollen sauvage. La betterave sauvage se comporte davantage comme un pollinisateur que comme une plante femelle pour plus de 80% des génotypes étudiés.

Toutefois, dix-neuf caractéristiques agro-morphologiques utiles dans la comparaison descendance-parent ont été prises en compte dans les résultats de cette partie.

2.1 Descendance de B. vulgaris subsp. vulgaris et B. vulgaris subsp. maritima

Cinq paramètres qualitatifs ont été pris en considération pour décrire le phénotype de la descendance de betterave : la couleur du limbe, la couleur du pétiole, la couleur de tige, la pigmentation du feuillage et le mode de croissance.

a. Diversité génétique des caractères agro-morphologiques qualitatifs

Les résultats ont déterminé une grande variabilité phénotypique dans la descendance de la betterave pour les caractères qualitatifs. Les plantes hybrides présentaient des pétioles à trois couleurs, en proportions variables (Figure IV-9, A). La proportion de la couleur verte variait entre 50% et 78%, celle de la couleur rouge oscillait entre 8,3% et 3,6%, et la couleur intermédiaire entre le rouge et le vert fluctuait de 41,6% et 17,8% chez WH et CH, respectivement. Parallèlement, les parents sauvages (WP) étaient caractérisés par quatre

couleurs différentes observées sur leurs pétioles : vert 32%, rouge 11%, vert/rouge 47% et rose 10%. Cependant, une couleur verte uniforme a été observée sur les pétioles de tous les parents cultivés (CP). Le pétiole vert observé sur les deux parents peut expliquer le pourcentage élevé de ce morphotype chez les hybrides de betteraves, en particulier chez les hybrides CH (78,6%) des parents cultivés. Alors que les pétioles rouges et verts/rouges enregistrés en plus grande fréquence chez WH par rapport au CH, n'ont été observés que chez le parent sauvage, ce qui suggère l'héritabilité de ces morphotypes par le parent maternel sauvage. Fondamentalement, les hybrides de la branche cultivée se rapprochent davantage des parents cultivés pour le pétiole vert (78,6%) que pour celui du parent sauvage. Les plantes hybrides de WH et CH sont tous deux situés à un niveau intermédiaire de la couleur du pétiole entre les parents.

Seule la couleur verte a été observée sur le limbe de tous les groupes d'hybrides (WH et CH) ainsi que chez leurs parents. Ce caractère est transmis à la descendance et reste stable à la génération F1 de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*.

La figure IV-9 (B) montre les résultats obtenus pour la couleur des tiges. Les hybrides ont été caractérisés par des tiges vertes, rouges et vertes/rouges. La fréquence de ces morphotypes enregistrée respectivement chez WH et CH était de 33,3% et 80,4% pour le vert, de 16,6% et 7,1% pour le rouge et de 50% et 12,5% pour le vert/rouge. Ces morphotypes ont été également observés chez les parents sauvages avec une fréquence de 5,26% pour le vert, 84,4% pour le rouge et 10,52% pour les tiges vertes/rouges. Les parents cultivés étaient caractérisés par des tiges vertes. La couleur rouge est probablement un caractère héréditaire des génotypes parentaux sauvages à WH en particulier, avec un pourcentage plus élevé que CH. On peut noter ici la même interprétation qu'auparavant. CH se rapproche plus probablement de CP et les 2 types de plantes hybrides se situent entre les parents pour la couleur des tiges.

La pigmentation des feuilles pour chaque hybride interspécifique et chaque génotype parent a été évaluée visuellement (Figure IV-9, C). Le phénotype dominant dans les génotypes étudiés a été présenté par des feuilles avec une plus grande proportion de pigmentation verte, d'où une absence de coloration rouge dans les tissus.

De faibles pourcentages de nervures rouges (14,3%) et de tâches rouges (3%) sur les feuilles ont été observés sur les CH, alors que les CP n'ont pas de pigmentation rouge sur leurs feuilles. Ce caractère est hérité du parent sauvage et transmis à la fois aux hybrides CH et WH. On peut remarquer sur le graphique (Figure IV-9, C) que les veines rouges sont plus exprimées chez les hybrides WH (41,6%) que chez le parent sauvage WP (21%). Cela pourrait s'expliquer par l'expression d'un allèle caché ou récessif chez le parent cultivé CP, à travers la descendance.

L'hérédité de pigmentation rouge du parent à la descendance de betterave pourrait entrainer une certaine adaptation locale et une résistance aux stress biotiques et abiotiques, puisque les pigments rouges de betacyanine chez la betterave *B. vulgaris* sont probablement très corrélés avec des propriétés antioxidantes et photoprotectrices (Georgiev et *al*., 2010 ; Suganyadevi et *al*., 2010 ;).

Dans nos résultats, les hybrides WH issus de parents maternels sauvages présentaient la plus forte accumulation de pigments rouges dans leurs tissus par rapport aux hybrides CH. Ce qui suggère que les gènes codant pour la pigmentation rouge sont transmis à partir de parents sauvages. En effet, les plantes sauvages de betterave ont été toujours caractérisées par une forte résistance au stress biotique et abiotique (McGrath et Panella, 2018 ; Biancardi et *al*., 2020).

Pour les quatre catégories de betteraves étudiées, WH, CH, WP et CP, les aspects phénotypiques liés au mode de croissance présentent une large variation (Figure IV-9, D). Les plantes ayant un mode de croissance érigé et érigé/semi-allongé étaient plus prédominants et observés couramment dans tous les groupes. Deux autres morphotypes ont été présentés, érigé/rampant et rampant, avec une faible fréquence de 10,1% à 10,5% (érigé/rampant), et de 0,6% à 5,2% (rampant), notés respectivement chez les plantes CH et WP. Les types érigé (33%) et érigé/rampant (67%) ont été observés en proportions égales entre les hybrides WH et leurs parents cultivés, ce qui indique leur similarité phénotypique au niveau du port. Alors que les hybrides CH avaient hérité de leurs parents sauvages deux types de croissance différents et supplémentaires, rampant et érigé/rampant.

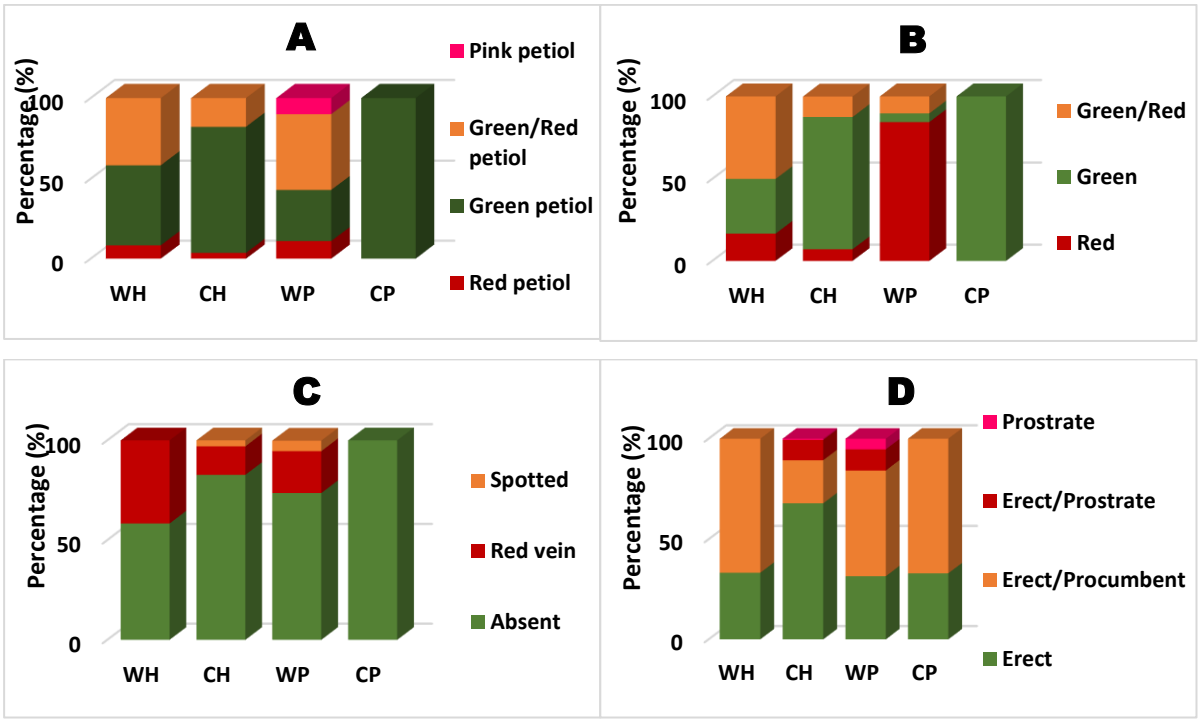


Figure IV - 9 : Descripteurs qualitatifs liés à la couleur du pétiole (A), la couleur des tiges (B), la pigmentation du feuillage (C) et au mode de croissance (D), utilisés pour la caractérisation phénotypique des hybrides "WH : Wild Hybrid = hybride de tige sauvage/CH : Cultivated Hybrid = Hybride de tige cultivé" issus de croisements entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*, ainsi que de leurs parents sauvages "WP = Wild Parent" et cultivés "CP = Cultivated Parent".

La caractérisation phénotypique qualitative des hybrides de betteraves (F1 : *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*) obtenus et de leurs génotypes parentaux par rapport à cinq caractères morphologiques étudiés montre une grande variabilité. En général, on a constaté

que les hybrides interspécifiques possèdent des propriétés essentiellement intermédiaires, ils expriment les caractères morphologiques maternels et paternels à des fréquences inégales, ce qui montre une certaine héritabilité de ces caractères dans la génération de la descendance. Les génotypes parentaux de *B. vulgaris* subsp. *maritima* expriment des morphotypes plus différents que les parents cultivés. Ces morphotypes sont apparus dans la descendance, ce qui explique probablement l'impact fort du parent sauvage sur la transmission des caractères qualitatifs aux hybrides.

Par rapport aux hybrides CH, un pourcentage de 91,66% des plantes WH issus de la branche maternelle sauvage avaient hérité de parents sauvages une pigmentation rouge plus prononcée de leurs pétioles (rouge/vert : 71,6% et rouge : 8,3%), de leurs tiges (rouge/vert : 50% et rouge : 16,6%) et de leur feuillage (nervure rouge : 41,6%). Le parent sauvage a également participé à la transmission chez 13,37% des hybrides CH provenant de la branche maternelle cultivée, même avec de petites fréquences, le morphotype de la pigmentation tachetée (3%) et le mode de croissance érigé/rampant (10,1%) et rampant (0,6%). Les hybrides des plantes CH (86,63%) présentaient un feuillage principalement vert et peu pigmenté, plus ou moins similaire à l'aspect phénotypique dominant de leur parent cultivé.

b. Diversité génétique des caractères agro-morphologiques quantitatifs

i. Variation phénotypique

L'analyse de la variance pour les données phénotypiques quantitatives a montré une différence statistiquement très significative entre les deux groupes d'hybrides interspécifiques étudiés WH et CH, à l'exception du descripteur lié à la largeur du pétiole (Tableau IV-2). Les différences significatives observées dans les différents caractères quantitatifs montraient une variation génétique entre les génotypes hybrides de betterave évalués, résultants des croisements interspécifiques de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*.

Le coefficient de variation (CV) a été calculé pour chaque caractère agro-morphologique et pour tous les groupes d'hybrides testés ainsi que leurs parents. Une variation élevée a été observée chez les hybrides récoltés sur la branche parentale sauvage, par rapport à ceux récoltés sur la branche cultivée. Les fourchettes globales de CV% se situaient entre 0,55% et 214% chez les hybrides WH et entre 0,29% et 122,6% chez les CH. Parallèlement, la variation était plus importante chez le parent WP (17,33% à 116,9%) que chez les génotypes parentaux de CP (5,28% à 91,04%).

Selon le tableau IV-2, une variabilité très significative a été révélée entre les parents cultivés et les hybrides CH pour la longueur/largeur du limbe, le diamètre du feuillage, le nombre de jours à la germination, le nombre de jours à la montaison, le nombre de jours à la floraison et le nombre de jours à la formation des graines. Une différence significative a été observée par rapport aux deux parents pour la hauteur de la plante, le nombre/le poids des graines par plante et le poids de 1 000 graines.

Chez les hybrides WH, les caractères phénotypiques liés à la largeur du limbe, la longueur du pétiole, le diamètre du feuillage, la germination, la montaison, la floraison, la formation des

graines et au nombre de graines par plante ont montré une différence significative entre WH et leurs parents cultivés CP. Ces hybrides présentent une différence significative par rapport aux parents sauvages et cultivés pour quatre caractéristiques quantitatives : la longueur du limbe, la hauteur de la plante, le poids de graines par plante et le poids de 1 000 graines par plante.

Les moyennes les plus élevées de la longueur du limbe (11,14 cm), la largeur du limbe (7,2 cm), la longueur du pétiole (11,25 cm), la largeur du pétiole (0,54 cm), le nombre de tiges (4,48), le diamètre du feuillage (37,5 cm), le nombre de jours à la germination (18,26 jours), le nombre de jours à la montaison (129. 08 jours), le nombre de jours à la floraison (151,3 jours), la durée de floraison (14,71 jours), le nombre de jours à la formation des graines (177,9 jours), la durée de vie (244,6 jours), le nombre de graines par plante (196 graines) et du poids des graines par plante (4,67 g) ont été enregistrés chez les hybrides CH par rapport aux hybrides WH. En revanche, les autres caractéristiques ont montré des moyennes plus élevées dans les hybrides WH, comme la hauteur de la plante (59,85 cm) et le poids de 1 000 graines (13,14 g).

Les valeurs moyennes des deux différents groupes d'hybrides et de parents présentaient une plus grande variation pour les différents caractères phénotypiques (Tableau IV-2). Les hybrides du parent maternel cultivé, CH, étaient caractérisés par une biomasse végétale développée, une ramification importante, des stades végétatifs et reproductifs plus tardifs. Les hybrides du parent maternel sauvage WH, quant à eux, présentaient une biomasse végétale relativement faible et des stades de développement végétatif précoces. Le rendement en graines, le nombre et le poids des graines par plante étaient également plus élevés chez les hybrides CH, par rapport aux hybrides WH, contrairement au poids de 1 000 graines qui était légèrement plus élevé chez les hybrides WH issus de parents maternels sauvages WH.

Tableau IV - 2 : Comparaison des moyennes des différents caractères agro-morphologiques mesurés chez les hybrides interspécifiques et les parents sauvages et cultivés de *B. vulgaris.*

	B. vulgaris* subsp. *maritima	***B. v.* subsp. *maritima* et *B. v.* subsp. *vulgaris***		***B. macrocarpa***	***B. macrocarpa* et *B. v.* subsp. *vulgaris***		***B. vulgaris* subsp. *vulgaris***
Variables	Parent sauvage (WP)	Hybride récolté du parent sauvage (WH)	Hybride récolté du parent cultivé (CH)	Parent sauvage (WP)	Hybride récolté du parent sauvage (WH)	Hybride récolté du parent cultivé (CH)	Parent cultivé (CP)
Longueur du limbe (cm)	12,19	6,73 $^{**WP/***CP}$	11,14^{***CP}	10,42	8,03^{***CP}	10,45***	16
Largeur du limbe (cm)	6,45	4,71^{***CP}	7,2^{***CP}	6,22	6,48^{***CP}	8,23^{***CP}	14
Longueur du pétiole (cm)	11,9	9,11^{*CP}	11,25***	12,71	13,13***	11,27***	14
Largeur du pétiole (cm)	0,36	0,29	0,54	0,35	0,33	0,5	1
Nombre des tiges (cm)	3,23	3,23***	4,48***	4,5	4,67***	5***	10
Hauteur de la plante (cm)	77,63	59,85$^{**WP/***CP}$	54,29$^{**WP/***CP}$	53	48,89^{***CP}	63,6^{***CP}	119
Diamètre du feuillage (cm)	39,41	34,06^{***CP}	37,5^{***CP}	46,25	48,69***	37,7^{**CP}	60
Nombre de jours à la germination (jour)	17,88	16,15^{*CP}	18,26^{***CP}	22	14^{***CP}	15,6^{**WP}	7
Nombre de jours à la montaison (jour)	104,5	82,08^{***CP}	129,08^{***CP}	83	80,67^{***CP}	78,33^{***CP}	237
Nombre de jours à la floraison (jour)	145,9	117^{***CP}	151,3^{***CP}	88,5	111,7^{***CP}	123,3^{***CP}	240
Durée de la floraison (jour)	22,56	13,38***	14,71***	15,5	12,11***	11,75***	48
Nombre de jours à la formation des graines (jours)	207,7	157^{***CP}	177,9^{***CP}	181,5	143,7^{***CP}	151^{***CP}	261
Durée du cycle (jour)	210,4	203,3**	244,6**	257,5	170,2**	194,3**	309
Nombre de graines plant^{-1}	168,6	85,69^{***CP}	196^{*WP***CP}	57,5	144,4^{***CP}	175^{***CP}	2598
Poids de graines plant^{-1} (g)	4,18	1,88^{***WP***CP}	4,67^{***WP***CP}	0,65	3,67^{***CP}	2^{***CP}	133
Poids de 1 000 graines (g)	18,18	13,14$^{*WP\ *CP}$	12,31$^{***WP\ ***CP}$	11,33	22,85***	14,8***	22
Intervalle de CV (%)	17,33 – 116,9	0,55 – 214	0,29 – 122,6	0 – 111,06	6,68 – 70,47	6,95 – 76,17	5,28 – 91,04

(*) différence significative ($p<0,05$) en fonction du CP : parent cultivé/WP : parent sauvage. CV : coefficient de variation.

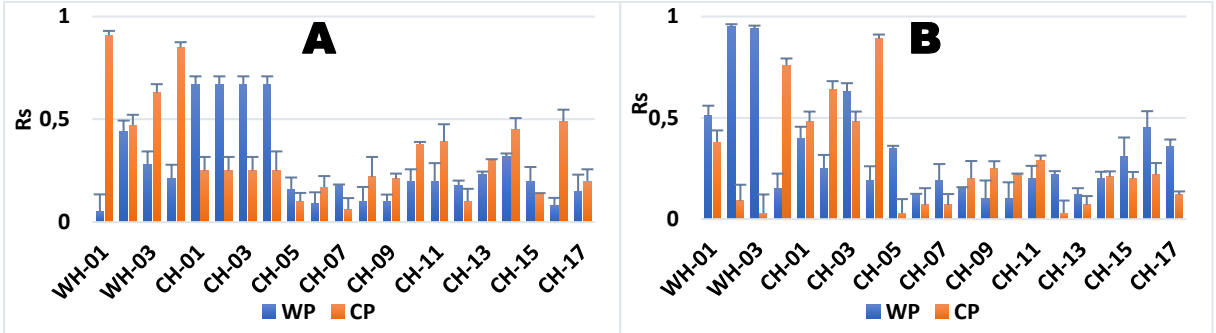
ii. Héritabilité des caractères phénotypiques

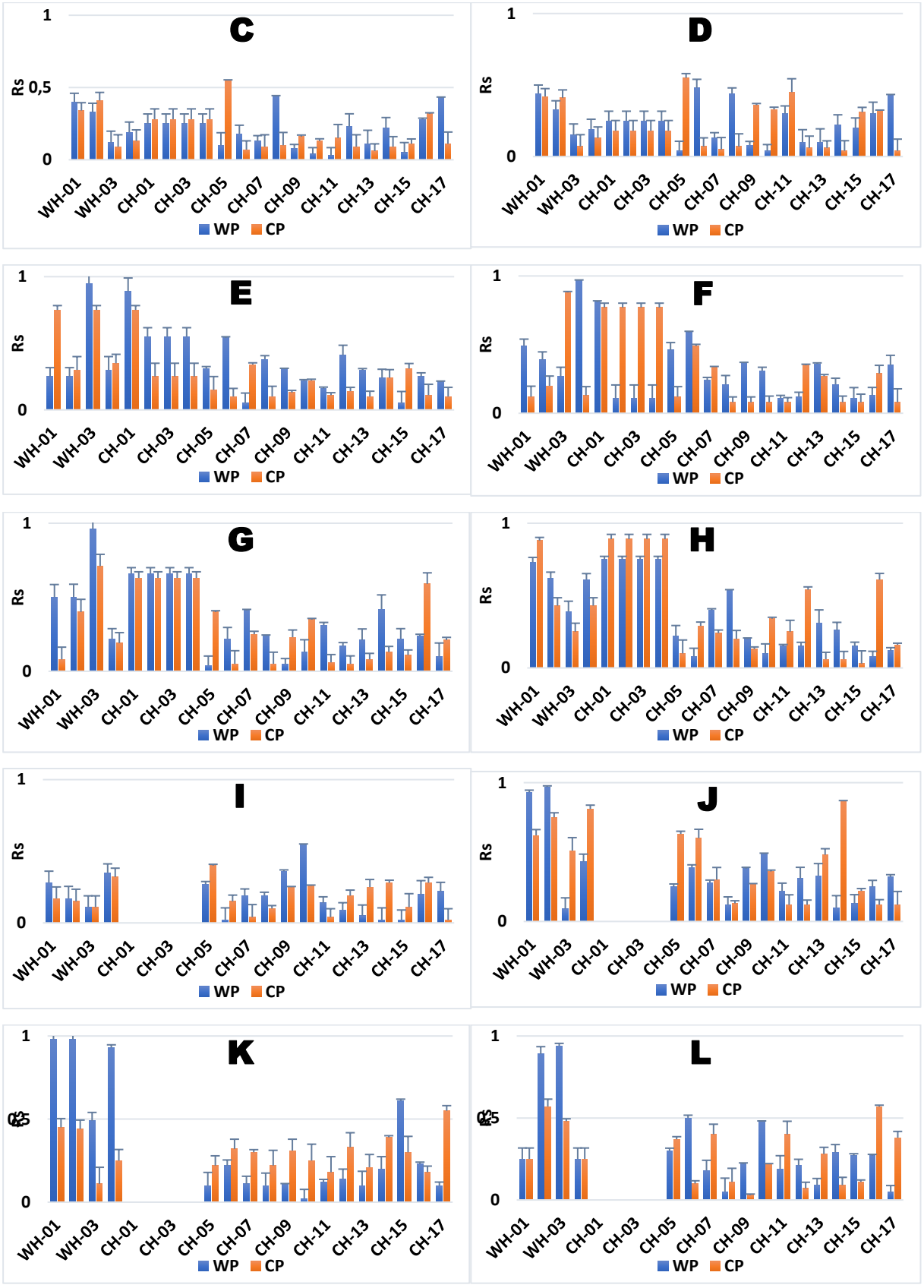
Pour les analyses de H^2 basées sur la régression parent-descendance, des données morphologiques quantitatives ont été utilisées pour estimer la relation phénotypique réalisée entre la descendance et ses parents.

L'héritabilité estimée allait de 0,03 pour la longueur du pétiole à 0,98 pour la durée de floraison chez les parents maternels sauvages (H^2_{WP}), et de 0,02 pour la montaison à 0,91 pour la longueur du limbe chez les parents maternels cultivés (H^2_{CP}). Les histogrammes de H^2 basés sur les valeurs R-carrées de la régression parent-hybride pour 21 hybridations interspécifiques, *B. vulgaris*. subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*, sont présentés dans la figure IV-10.

En général, les résultats de notre étude montrent que les caractères étudiés étaient inégalement héritables entre les deux parents. En ce qui concerne les paramètres phénotypiques liés à la croissance des plantes chez WH, la relation phénotypique observée entre les plantes hybrides par rapport à leur parent sauvage et à leur parent cultivé variait respectivement de 0,05 pour la longueur du limbe à 0,98 pour la durée de floraison, et de 0,07 pour la largeur du pétiole à 0,91 pour la longueur du limbe. La tendance générale observée dans les profils d'héritabilité des hybrides WH a montré que le parent maternel sauvage joue un rôle prédominant dans la transmission des caractères évalués. Cependant, la longueur du limbe était un caractère héréditaire du parent cultivé avec H^2_{CP} allant de 0,47 à 0,91.

La distribution des valeurs du taux d'héritabilité était asymétrique pour tous les caractères quantitatifs mesurés chez les plantes hybrides CH, par rapport aux deux parents. Pour 208 génotypes d'hybrides CH, les estimations du taux d'héritabilité pour les caractères liés à la croissance de la plante étaient de 0,1 pour la valeur la plus faible attribuée à la largeur du pétiole à 0,89 du nombre de tiges pour la valeur la plus élevée de H^2_{WP}, de 0,13 pour la longueur du pétiole et à 0,89 pour la longueur du limbe pour les valeurs extrêmes de H^2_{CP}. Le taux d'héritabilité le plus élevé pour la germination se situait entre 0,54 et 0,89, et le plus faible était de 0,16 et 0,17 pour H^2_{WP} et H^2_{CP}, respectivement. À l'exception des croisements interspécifiques, CH-01, CH-02, CH-03 et CH-04, où les plantes hybrides sont restées à l'état végétatif, sans atteindre le stade de la montaison et de la floraison. 149 plantes hybrides ont montré une héritabilité modérée allant de H^2_{WP} = 0,14 (montaison) à H^2_{WP} = 0,61 (floraison). Les valeurs de H^2_{CP} ont fluctué de 0,4 pour la montaison à 0,87 pour la floraison. Les estimations de l'héritabilité H^2 obtenues pour le poids de 1 000 graines étaient comprises entre 0,12 et 0,44 pour H^2_{WP}, et entre 0,17 et 0,79 pour H^2_{CP}.




C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
Rs
1
0,5
0
WH-01
WH-03
CH-01
CH-03
CH-05
CH-07
CH-09
CH-11
CH-13
CH-15
CH-17
WP
CP

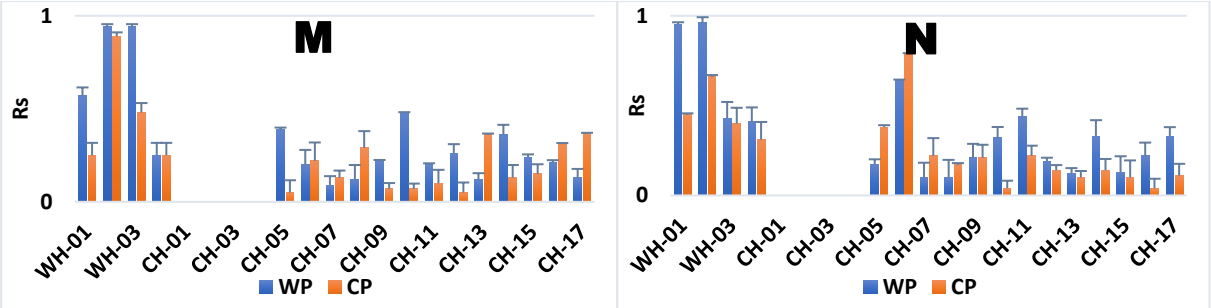


Figure IV - 10 : Histogrammes de H^2 basés sur les valeurs R-carrées de la régression parent-descendance pour quatorze traits qualitatifs chez les hybrides interspécifiques de betterave issus de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima* : Longueur du limbe (A), Largeur du limbe (B), Longueur du pétiole (C), Largeur du pétiole (D), Nombre de tiges (E), Hauteur de la plante (F), Diamètre du feuillage (G), Nombre de jours à la germination (H), Nombre de jours à la montaison (I), Nombre de jours à la floraison (J), Durée de floraison (K), Nombre de jours à la formation des graines (L), Durée du cycle (M) et le poids de 1 000 graines (N). WP = parent maternel sauvage et CP = parent maternel cultivé.

Une héritabilité modérée à élevée a été obtenue chez les deux génotypes parentaux. Pour la plupart des caractères, un fort taux d'héritabilité (plus de 50% en pourcentage) a été observé pour la longueur du limbe, la largeur du limbe, la hauteur de la plante, le diamètre du feuillage, le nombre des tiges, la germination, la montaison, la floraison, la durée de floraison, la production des graines et le poids de 1 000 graines avec $H^2_{WP} \geq 50$ à 97%, et pour la longueur/largeur du limbe, la longueur/largeur du pétiole, le nombre de tiges, le diamètre du feuillage, la hauteur de la plante, la germination, la floraison, la durée de floraison, la formation des graines et le poids de 1 000 graines avec $H^2_{CP} \geq 55$ à 91%. Une héritabilité faible à modérée, qui ne dépasse pas 50%, a été enregistrée pour la largeur et la longueur des pétioles chez H^2_{WP} (de 10 à 48%), et pour la montaison et la durée du cycle chez $H^2_{CP} \geq 4$ à 40%. Une transmission dominante du phénotype des parents sauvages a été observée chez 58% à 100% des hybrides de WH pour tous les caractères étudiés, à l'exception de la longueur du limbe qui est un caractère héréditaire des parents cultivés dans toutes les plantes hybrides de WH. Pour les plantes hybrides CH, le parent cultivé est fortement impliqué dans la transmission des caractères phénotypiques à un pourcentage de 12,5% à 85% du total. Alors que jusqu'à 57% des hybrides CH ont présenté des caractères phénotypiques proches de leur parent sauvage. En outre, une expression phénotypique intermédiaire entre les deux parents a également été trouvée dans 6 à 53 % des hybrides CH.

Des caractères morphologiques similaires et héréditaires ont été identifiés chez d'autres espèces. Par exemple, pour la hauteur de la plante chez *Festuca arundinacea*, les estimations de l'héritabilité au sens large et au sens étroit étaient élevées, respectivement de 83% et 97% (Majidi et *al*., 2009). Singh et *al.* (2007) ont également constaté chez le riz une forte héritabilité au sens large enregistrée pour la hauteur de la plante (62,86%), les jours à 50 % de floraison (93,25%) et pour le rendement en graines (55,54%). Chez la betterave sucrière, un impact maternel plus important que paternel a été suggéré sur la teneur en sucre, ce qui a été expliqué par un coefficient d'héritabilité hybride-mère de 28,6% sensiblement plus élevé que celui d'hybride-père d'un coefficient d'héritabilité de 7 % (Jassem et *al*., 2000). Les estimations de l'héritabilité basées sur la régression parent-descendance sont courantes et efficaces dans la sélection des betteraves pour améliorer le rendement en sucre blanc et le rendement des racines,

la résistance au stress abiotique, comme la tolérance à la sécheresse, et le stress biotique, comme la résistance à la tâche cercosporéenne (Smith et *al*., 1974 ; Setiawan et *al*., 2000 ; Ober et *al*., 2004 ; Würschum et *al*., 2013).

iii. Similarité phénotypique par rapport aux parents

La similarité phénotypique entre les hybrides de betteraves et leurs parents a été démystifiée par une analyse d'ACP réalisée à partir de quatorze caractères quantitatifs liés à la croissance des plantes, aux stades de développement végétatif et reproductif chez 208 hybrides et 38 génotypes parents.

L'ACP vise à identifier les relations entre les caractères (Sharma, 2006). Quatorze caractères agro-morphologiques ont été regroupés dans les quatre axes principaux de l'ACP, décrivant 78,72% de la variation totale (Tableau IV-3 ; Figure IV-11).

Tableau IV - 3 : Matrice des composantes et valeurs propres de l'analyse des composantes principales pour les paramètres quantitatifs évalués chez les génotypes hybrides de *Beta vulgaris*.

	B. v.* subsp. *vulgaris* et *B. v.* subsp. *maritima				***B. v.* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa***		
Variable	Composante				Composante		
	1	2	3	4	1	2	3
Longueur du limbe	**0,83**	0,4	0,11	0,19	**0,78**	0,50	0,30
Largeur du limbe	**0,76**	0,15	0,27	0,38	**0,73**	0,48	0,19
Longueur du pétiole	0,31	0,45	**0,64**	-0,26	0,04	-0,29	**0,95**
Largeur du pétiole	**0,81**	0,30	-0,03	0,24	**0,83**	0,49	0,18
Nombre des tiges	**0,6**	-0,19	0,24	0,59	**0,88**	0,46	-0,05
Hauteur de la plante	**0,63**	-0,44	0,09	-0,22	**0,87**	0,26	0,28
Diamètre du feuillage	0,3	-0,02	**0,72**	-0,5	0,30	0,34	0,82
Nombre de jours à la germination	-0,01	**0,8**	-0,07	-0,01	-0,35	**-0,91**	**-0,97**
Durée de la floraison	**0,83**	-0,35	0,05	-0,22	0,29	**0,90**	-0,25
Nombre de jours à la montaison	**0,91**	0,03	-0,22	-0,15	**0,81**	0,53	0,19
Nombre de jours à la floraison	**0,91**	-0,08	-0,19	-0,16	0,62	**0,77**	0,12
Nombre de jours à la formation des graines	**0,83**	-0,09	-0,28	-0,13	**0,90**	0,34	0,15
Durée du cycle	**0,69**	-0,05	-0,44	-0,06	**0,95**	0,17	-0,04
Poids de 1 000 graines	-0,04	**-0,50**	0,48	0,35	0,54	**0,83**	0,07
% of variance	45,75	12,49	11,94	8,54	73,33	13,97	7,20

Une forte structuration a été obtenue entre la longueur/largeur du limbe, la largeur du pétiole, le nombre de tiges, la hauteur de la plante, le nombre de jours à la montaison, le nombre de jours à la floraison, la durée de floraison, le nombre de jours à la formation des graines et la durée du cycle définissant positivement le premier axe (composante 1). Le deuxième axe est positivement lié au nombre de jours à la germination et négativement au poids de 1 000 graines. Le diamètre du feuillage et la longueur du pétiole ont été positivement associés au troisième axe de l'ACP (Tableau IV-3).

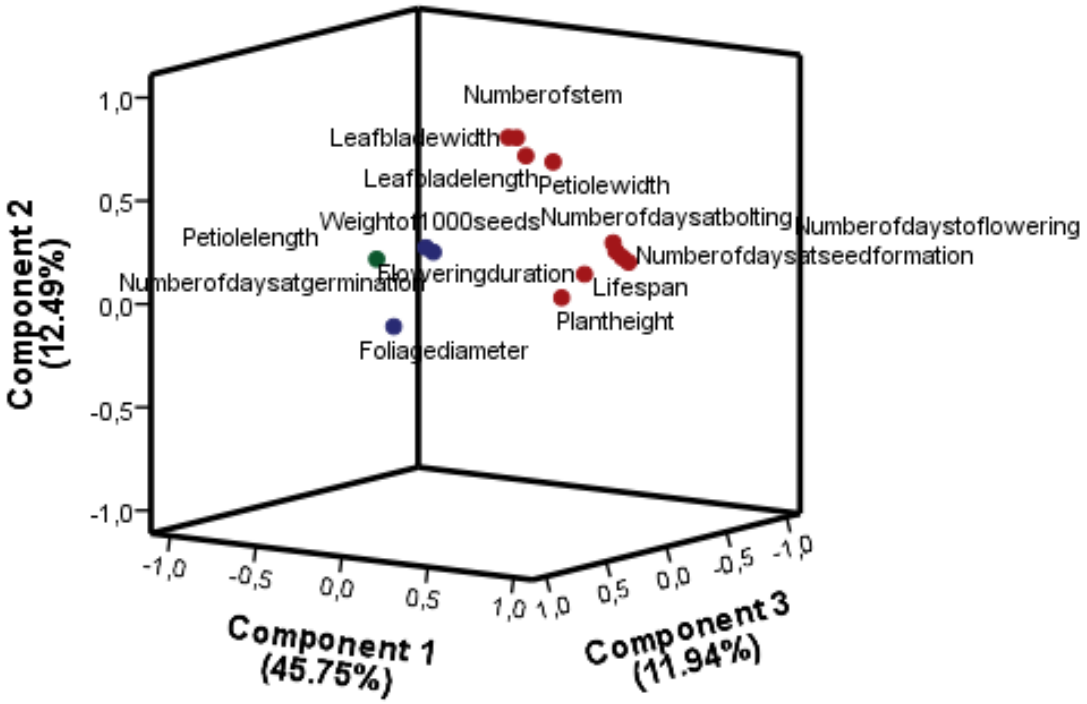


Figure IV - 2 : L'ACP de quatorze caractères phénotypiques évalués chez des hybrides interspécifiques, *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*, et des parents sur les trois premiers axes, expliquant 70,18% de la variation totale. Les caractères indiqués par des cercles rouges, bleus et jaunes forment respectivement les composantes 1, 2 et 3.

Sur la base des deux premiers axes d'ACP (Figure IV-12), les hybrides et leurs parents ont été divisés en trois groupes principaux en fonction des caractères phénotypiques quantitatifs évalués. La surposition de la projection des hybrides et des parents à celle des caractères phénotypiques (Figure IV-11), a permis de définir de nouveaux groupes ayant des caractéristiques phénotypiques communes et similaires.

Le premier groupe (cercle bleu) était le plus représentatif avec 62% du matériel végétal total étudié. Il comprenait 57,06% des hybrides CH (CH-05, CH-06, CH-07, CH-12, CH-13, CH-14, CH-15, CH-16 et CH-17), toutes les plantes hybrides WH, ainsi que le parent sauvage (WP). Ce groupe était caractérisé par une faible biomasse végétale, des stades de développement précoces et un poids de 1 000 graines relativement élevé (atteignant 27,23 g). Ce résultat montre le rapprochement phénotypique de la plupart des hybrides avec leur parent sauvage WP, en particulier pour les caractéristiques suivantes : longueur du limbe, largeur du limbe, largeur du pétiole, hauteur de la plante, durée du cycle et poids de 1 000 graines.

Le second groupe (cercle vert) concerne 21,15% du total des plantes étudiées, y compris quatre hybrides CH (CH-08, CH-09, CH-10 et CH-11) et le parent cultivé (CP). Ce groupe était caractérisé par une biomasse végétale importante et une ramification plus élevée, des stades végétatifs et reproductifs tardifs et une fourchette de poids de 1 000 graines entre 9,7 g et 13,23 g. Une grande similitude phénotypique a été révélée entre ces quatre hybrides et leurs parents cultivés pour la longueur du limbe, la longueur/largeur du pétiole, le nombre de tiges, la

floraison, le nombre de jours de formation des graines, la durée du cycle et le poids de 1 000 graines.

De même, le troisième groupe (cercle jaune) comprenait également quatre hybrides CH-01, CH-02, CH-03 et CH-04, soit 16,83% du total des plantes hybrides, révélant des propriétés intermédiaires entre les parents sauvages et cultivés. Les hybrides de ce groupe ne fleurissaient pas dans des conditions de serre. Cela pourrait s'expliquer par une exigence de vernalisation avec un gène résistant à la montaison hérité probablement par le parent cultivé.

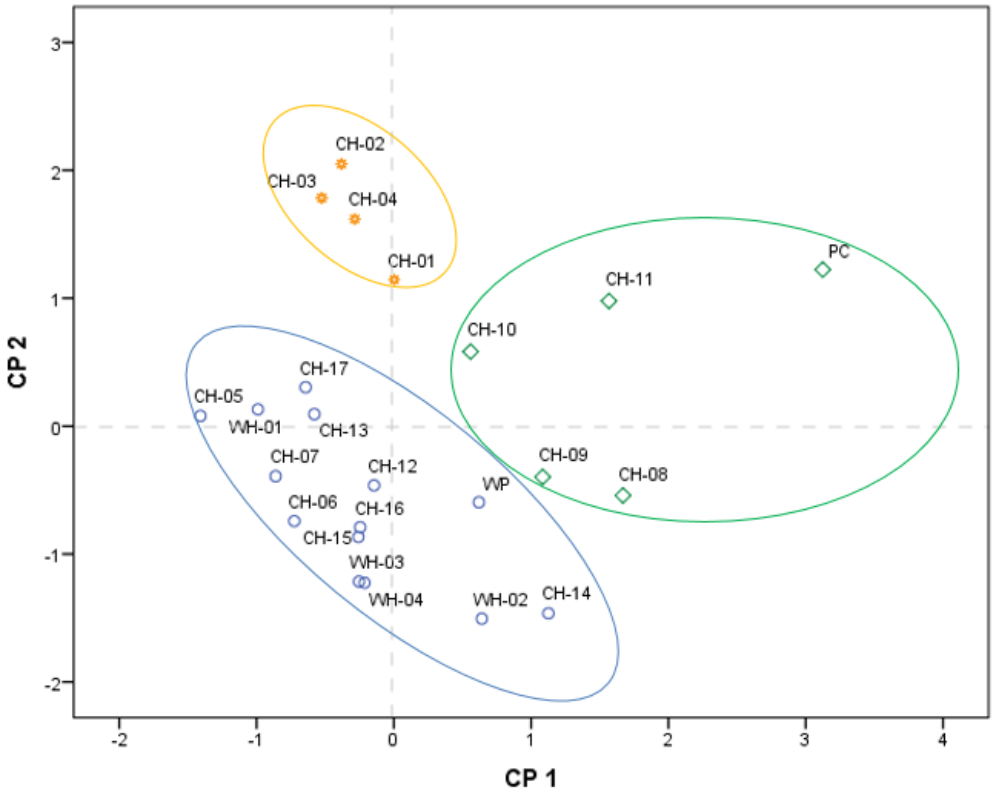


Figure IV - 12 : L'ACP de 21 hybrides interspécifiques et 2 parents réalisé à partir de quatorze caractères phénotypiques sur les deux premiers axes, expliquant 58,24% de la variation totale. (WP = parent sauvage de *B. vulgaris* subsp. *maritima*, CP = parent cultivé de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*, WH = hybride de la branche maternelle sauvage, CH = hybride de la branche cultivée.

L'ACP résultante indique une grande variation chez les groupes des hybrides interspécifiques. Cette analyse est couramment utilisée comme un outil efficace pour identifier la diversité génétique entre les populations et les génotypes chez la betterave (Viard et *al*., 2004 ; Galewski et McGrath, 2020) et chez plusieurs autres espèces (Danbe, et *al*., 2018 ; Karagoz et *al*., 2020).

Selon une étude menée sur la caractérisation de génomes mitochondriaux et nucléaires de la betterave sauvage « *B. vulgaris.* subsp. *maritima* » et de ses hybrides avec des lignées stériles et fertiles de betterave à sucre. Les résultats du dendrogramme basé sur l'analyse de l'ADN polymorphe amplifié au hasard (RAPD : Random amplified polymorphic DNA), a permis de distinguer les hybrides comme un groupe individuel qui différait de la betterave sauvage et des lignées de betterave sucrière étudiées, avec un faible indice de similarité génétique par rapport aux génotypes parentaux de *B. vulgaris* subsp. *maritima*. (Sadoch, 2003).

2.2 Descendance de B. vulgaris subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*

Dans la présente étude, deux paires de génotypes ont été utilisées comme composants paternels dans des hybridations interspécifiques entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*. Au total, 75 génotypes hybrides ont été étudiés sous les conditions homogènes de la serre.

L'évaluation des hybrides obtenus a été basée sur la caractérisation phénotypique à deux niveaux : qualitative et quantitative.

a. Diversité génétique par caractères agro-morphologiques qualitatifs

Les résultats qualitatifs montrent une grande variabilité phénotypique dans la descendance de la betterave. Des plantes hybrides ont présenté des pétioles présentant trois caractéristiques dans des proportions variables chez l'ensemble des hybrides : des pétioles verts (33,33% et 80%), des pétioles rouges (10% et 44,44%) et des pétioles ayant des stries rouges et vertes (10% et 22,22%) (Figure VI-13, A). Cependant, la génération parent sauvage de " *B. macrocarpa* " et parent cultivé " *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* ", avaient toutes des pétioles verts. La pigmentation rouge est probablement un caractère héréditaire de parent sauvage à WH en particulier, avec un pourcentage relativement plus élevé pour les pétioles rouges (44,44%) et des pétioles rouges et verts (22,22%), contre 10% enregistré pour les deux morphotypes chez les hybrides CH. Cela pourrait s'expliquer par l'expression d'un allèle caché ou récessif chez le parent sauvage, à travers la descendance. On peut dire alors que les hybrides CH se rapprochent plus probablement de leurs parents cultivés CP et les 2 types de plantes hybrides se situent entre les deux parents pour la couleur des pétioles.

Pour le descripteur relatif à la couleur des limbes, une seule couleur verte a été observée chez tous les hybrides interspécifiques (WH, CH) ainsi que chez leurs parents. C'est un caractère stable de la génération parent à la descendance de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*.

Dans les résultats obtenus pour la couleur de la tige, la figure IV-13 (B) montre que deux morphotypes ont été observés chez les hybrides de *B. macrocarpa*, des tiges vertes et tiges vertes/rouges, dans des pourcentages de 88,9% – 80% et 11,1% – 20% respectivement chez W Het CH. Les parents sauvages de *B. macrocarpa* (WH) ont été caractérisés par des tiges rouges alors que les tiges vertes ont été observées chez les parents cultivés " *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* ".

Les tiges vertes observées chez l'ensemble des hybrides en pourcentage beaucoup plus élevé chez les hybrides WH (89%) des parents sauvages par rapport aux hybrides CH (80%), suggère l'héritabilité prédominante de ce morphotype par le parent maternel cultivé. Alors que les pétioles rouges/verts enregistrés généralement en faible fréquence mais en effectifs plus élevé chez CH (20%) par rapport aux WH (11,11%) était probablement un phénotype intermédiaire hérité à la fois par les deux parents. Fondamentalement, les hybrides de la branche cultivée se rapprochent davantage des parents cultivés pour le pétiole vert que pour celui du parent sauvage. Les plantes hybrides de WH et CH sont tous deux situés à un niveau intermédiaire pour la couleur du pétiole entre les parents.

Le phénotype dominant pour la pigmentation du feuillage chez les génotypes hybrides étudiés a été présentée par des feuilles vertes sans aucune pigmentation rouge dans leurs tissus (Figure IV-13, C). Toutefois, l'accumulation de pigments rouges dans les veines des feuilles a été enregistrée chez les deux types d'hybrides, WH (22,2%) et CH (10%). La pigmentation rouge n'était pas présente chez tous les génotypes des parents sauvages de *B. macrocarpa* et des parents cultivés. La présence de pigments rouges dans les tissus des hybrides, en particulier chez ceux issus de branche maternelle sauvage (22.2%), pourrait s'expliquer par l'expression d'un allèle caché ou récessif chez le parent sauvage, à travers la descendance. On peut dire alors que les hybrides CH se rapprochent plus probablement de leurs parents cultivés CP et les 2 types de plantes hybrides se situent entre leurs parents pour la couleur des tiges.

Concernant les profils phénotypiques liés au mode de croissance (Figure IV-13, D). Les plantes ayant un port érigé étaient plus prédominantes et couramment observées chez tous les groupes parentaux et hybrides étudiés, particulièrement chez les parents sauvages de *B. macrocarpa* (WP) qui avaient tous un port érigé. Un autre morphotype a été présenté, érigé/semi allongé, à une fréquence de 33,33%, 10% et de 50%, respectivement notées chez WP, CH et CP. La transmission des caractères de la plante mère sauvage de *B. macrocarpa* à la descendance était probablement traduite par la grande similarité phénotypique au niveau du port érigé chez 90% des hybrides CH et 67% de WH. Alors que la croissance érigée/semi-allongée observée chez les hybrides WH (22,22%) en pourcentage plus élevé que CH (10%) pourrait être un morphotype héréditaire de leurs parents cultivés. Les deux types de plantes hybrides de WH et CH sont situés à un niveau intermédiaire du mode de croissance entre les deux parents.

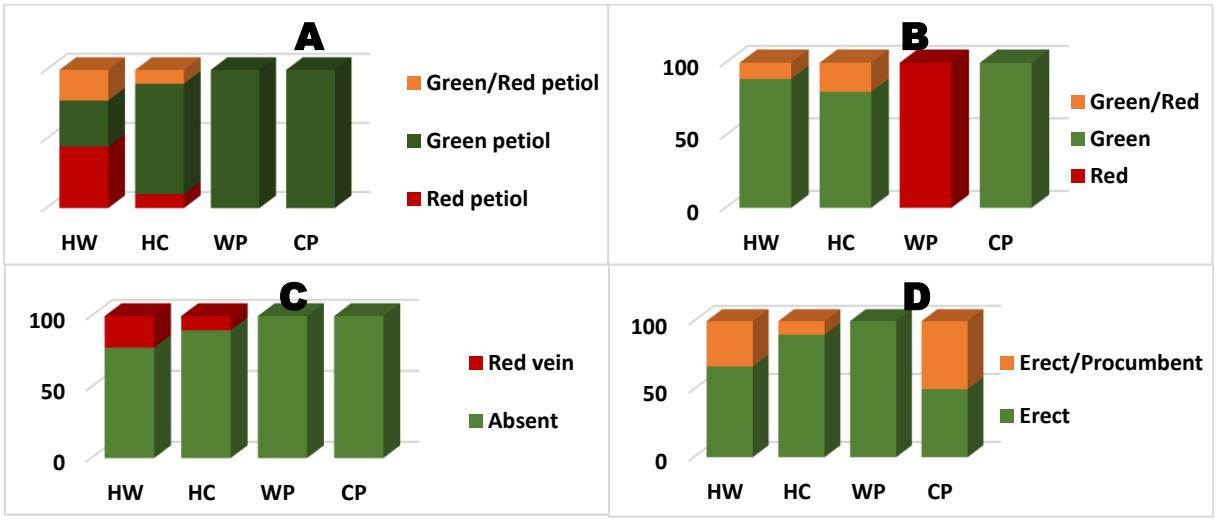


Figure IV - 3 : Descripteurs qualitatifs liés à la couleur des feuilles (A), la couleur des tiges (B), la pigmentation du feuillage (C) et au mode de croissance (D), utilisés pour la caractérisation phénotypique des parents et les hybrides issus de croisements entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*. WH : Wild Hybrid = hybride récolté de la plante mère sauvage ; CH : Cultivated Hybrid = hybride récolté de la plante mère cultivée ; WP : Wild Parent = parent maternel sauvage et CP : Cultivated Parent = parent maternel cultivé.

Le feuillage vert sans aucune pigmentation était probablement un phénotype héréditaire du parent cultivé, expliqué par les fortes fréquences de la couleur verte sur les tissus des hybrides CH issus de branche maternelle cultivée, au niveau de leurs pétioles (80%), tiges (80%) et feuillage (90%). L'expression des gènes récessifs codant pour la pigmentation tissulaire rouge

chez les hybrides a été traduite par l'apparition des morphotypes différents, supplémentaires et surtout absents chez les parents. Une pigmentation plus prononcée a été notée chez les hybrides WH en particulier, avec un pourcentage plus élevé que CH, ce qui indique l'héritabilité probable de ces caractères par le parent maternel sauvage.

Les cinq descripteurs morphologiques liés à la phénologie qualitative des hybrides (F1) de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* montre une large variabilité, à l'exception de la couleur uniforme et stable des limbes de la génération parentale à la descendance. Les hybrides interspécifiques étudiés possèdent généralement des propriétés essentiellement intermédiaires, ils expriment les caractères morphologiques maternels et paternels à des fréquences inégales, ce qui montre une certaine héritabilité de ces caractères dans la génération de la descendance.

Des plantes ayant un mode de croissance intermédiaire (présentant les caractéristiques de ségrégations) entre la betterave à sucre et *B. macrocarpa* ont été observées dans un champ de betteraves sucrières à l'Ouest d'Imperial, en Californie. Ces plantes ont été identifiées comme des hybrides entre ces deux espèces. Une grande variabilité a été observée entre les plantes hybrides, ce qui indique qu'il y a eu une ségrégation et un rétrocroisement avec la betterave sucrière et peut être avec *B. macrocarpa*. Ces plantes étaient dressées ou semi-dressées et présentaient généralement une pigmentation rouge distincte au niveau des tiges et des feuilles (McFarlane, 1975).

b. Diversité génétique des caractères agro-morphologiques quantitatifs

i. Variation phénotypique

Les génotypes hybrides de betterave (*B. vulgaris*) issus des croisements entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* ont été impliqués dans l'évaluation de la variation génétique des caractères phénotypiques quantitatifs. Le tableau IV-2 présente les valeurs des moyennes et des coefficients de variation des caractères quantitatifs étudiés chez les génotypes hybrides interspécifiques, sauvages et cultivés.

À l'exception du descripteur lié à la largeur du pétiole, l'analyse de la variance pour les données phénotypiques quantitatives liées à la longueur/largeur du limbe, la longueur du pétiole, la hauteur de la plante, la montaison, la floraison, la durée de floraison, la formation des graines, nombre/poids de graines par plante et le poids de 1 000 graines, a mis en évidence des différences hautement significatives chez les deux groupes d'hybrides interspécifiques étudiés : WH et CH (Tableau IV-2). Une différence moyennement significative a été estimée pour la durée du cycle chez les hybrides WH, et pour le diamètre du feuillage, la germination et la durée du cycle chez les hybrides CH. Les différences significatives observées dans les différents caractères quantitatifs montrent la présence d'une variation intra-génétique entre les génotypes hybrides du même croisement interspécifique évalué.

Des différences hautement significatives en fonction de la maternité des graines ont été enregistrées pour les descripteurs liés à la longueur/largeur du limbe, la hauteur de la plante, la germination, la montaison, la floraison et au nombre de jours à la formation des graines, observées chez les hybrides WH de branche maternelle sauvage par rapport à leur parent cultivé

CP. L'analyse de la variance montre également une différence significativement importante entre les hybrides CH et leurs parents cultivés pour la largeur du limbe, la hauteur de la plante, le diamètre du feuillage, la germination, la floraison et la reproduction. Une différence significative modérée a été observée entre les hybrides CH et leurs parents sauvages pour le caractère relatif à la germination.

La variation génétique phénotypique a été estimée par le coefficient de variation calculé pour chaque caractère agro-morphologique chez les hybrides ainsi que chez leurs parents. Les valeurs de CV% sont généralement importantes pour chaque caractère quantitatif testé des groupes d'hybrides de betterave, dans une fourchette de 6,68% à 70,47% chez WH et de 6,95% à 76,17% chez CH. Dans les formes parentales, les valeurs de CV% étaient variables, dans un intervalle de 0% à 111,06% pour les parents sauvages WP et de 5,28% à 91,04% pour les parents cultivé CP.

L'étude comparative des moyennes calculées pour les caractères quantitatifs, a révélé une grande variabilité phénotypique entre les deux types d'hybrides issus des croisements interspécifique de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* (Tableau VI-2).

Des moyennes élevées ont été enregistrées pour la longueur du limbe (10,45 cm), la largeur du limbe (8,23 cm), la largeur du pétiole (0,5 cm), le nombre des tiges (5), la hauteur de la plante (63. 6 cm), le nombre de jours à la germination (15,6 jours), le nombre de jours à la floraison (123,3 jours), le nombre de jours à la formation des graines (151 jours), la durée du cycle (194,3 jours) et le nombre de graines par plante (175 graines) observés chez les hybrides CH. Alors que les hybrides, WH, avaient présenté de faibles valeurs, à l'exception de celles mesurées pour la longueur du pétiole (13,13 cm), le diamètre du feuillage (48,69 cm), la montaison (80,67 jours), la durée de floraison (12,11 jours), le poids des graines par plante (3,67 g) et le poids de 1 000 graines (22,85 g).

La comparaison des moyennes a permis d'établir une nette caractérisation phénotypique entre les deux principaux groupes d'hybrides interspécifiques. Les hybrides récoltés du parent maternel cultivé, CH, ont été caractérisés par une biomasse végétale développée et une ramification importante, des stades végétatifs et reproductifs plus tardifs et un nombre de graines par plante plus élevé. Alors que les hybrides issus du parent maternel sauvage, WH, présentaient une biomasse aérienne relativement faible et un rendement en graines beaucoup plus élevé. Ces hybrides se caractérisaient par des stades de développement végétatifs précoces, mais ils arrivaient à la montaison après 2 jours en moyen par rapport aux CH.

ii. Héritabilité des caractères phénotypiques

L'héritabilité des caractères estimée à partir de la régression parent-descendance (H^2) variant de 0,01 pour la durée de floraison à 0,89 pour la longueur du pétiole par rapport aux parent sauvages (H^2_{WP}), et de 0,01 pour la longueur du pétiole à 0,95 pour le nombre de jour à la germination par rapport aux parents maternels cultivés (H^2_{CP}). Les histogrammes de H^2 basés sur les valeurs R-carrées de la régression parent-hybride pour les quatre hybrides

interspécifiques de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa,* sont illustrés dans la figure IV-14.

D'après nos résultats, les caractères phénotypiques étudiés étaient inégalement héritables entre les deux parents. En ce qui concerne les paramètres phénotypiques liés à la croissance de la plante, la relation phénotypique observée chez les plantes hybrides WH par rapport à leur parent sauvage et à leur parent cultivé variait respectivement de 0,05 pour la longueur du pétiole à 0,78 pour la largeur du limbe, et de 0,01 pour la longueur du pétiole à 0,39 pour la longueur du limbe. Chez les hybrides CH, les valeurs de H^2 fluctuaient de 0,02 (largeur du pétiole) à 0,89 (longueur du pétiole) pour H^2_{WP}, et de 0,01 (nombre de tiges) à 0,88 (hauteur de la plante) pour H^2 des hybrides CH. Les profils généraux d'héritabilité montraient une tendance phénotypique proche du parent maternel sauvage observée chez des hybrides WH pour la largeur du limbe, le nombre de tige, le diamètre du feuillage et la hauteur ($0,09 < H^2 < 0,69$). Chez les hybrides CH, une très grande ressemblance a été constatée avec leurs parents cultivés au niveau des descripteurs de la croissance végétative liés à la largeur des feuilles (limbe et pétiole) et la hauteur des plantes.

Les estimations du taux d'héritabilité pour les caractères liés aux stades de développement chez les hybrides capables de fleurir et reproduire (WH-01, WH-02 et CH-01), étaient de $0,1 < H^2_{WP} < 0,67$ et $0,05 < H^2_{CP} < 0,95$ chez les hybrides (WH) issus de la tige maternelle sauvage WP. Elles étaient de $0,26 < H^2_{WP} < 0,61$ et $0,02 < H^2_{CP} < 0,61$ chez les plantes hybrides de CH-01 récoltés sur la branche femelle cultivée. Pour les descripteurs liés aux stades de développement végétatif, les hybrides WH présentaient globalement un comportement phénotypique intermédiaire entre les deux parents, à l'exception de la montaison et la reproduction qui étaient des caractères hérités par le parent sauvage. La transmission des caractères du parent sauvage a été également notée chez les hybrides CH-01 pour la montaison, la floraison, la durée de floraison et le nombre de jours à la formation des graines. Cependant, l'absence totale de montaison, floraison et reproduction chez les plantes hybrides CH-02, pourrait être expliquée par un cycle végétatif plus prolongé en tendance vers un cycle bisannuel similaire à celui observé chez la betterave à sucre « *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* ».

Pour le poids de 1 000 graines, les valeurs de H^2 obtenues chez les WH étaient comprises entre 0,06 et 0,41 pour H^2_{WP}, et entre 0,05 et 0,71 pour H^2_{CP}. L'héritabilité de ce caractère chez les plantes de CH-01 était traduite par des valeurs de $H^2_{WP} = 0,48$ et $H^2_{CP} = 0,53$, respectivement par rapport aux parent sauvage et parent cultivé. Ce caractère est hérité principalement du parent cultivé à toutes les plantes hybrides capables de produire les graines (WH-01, WH-02 et CH-1).

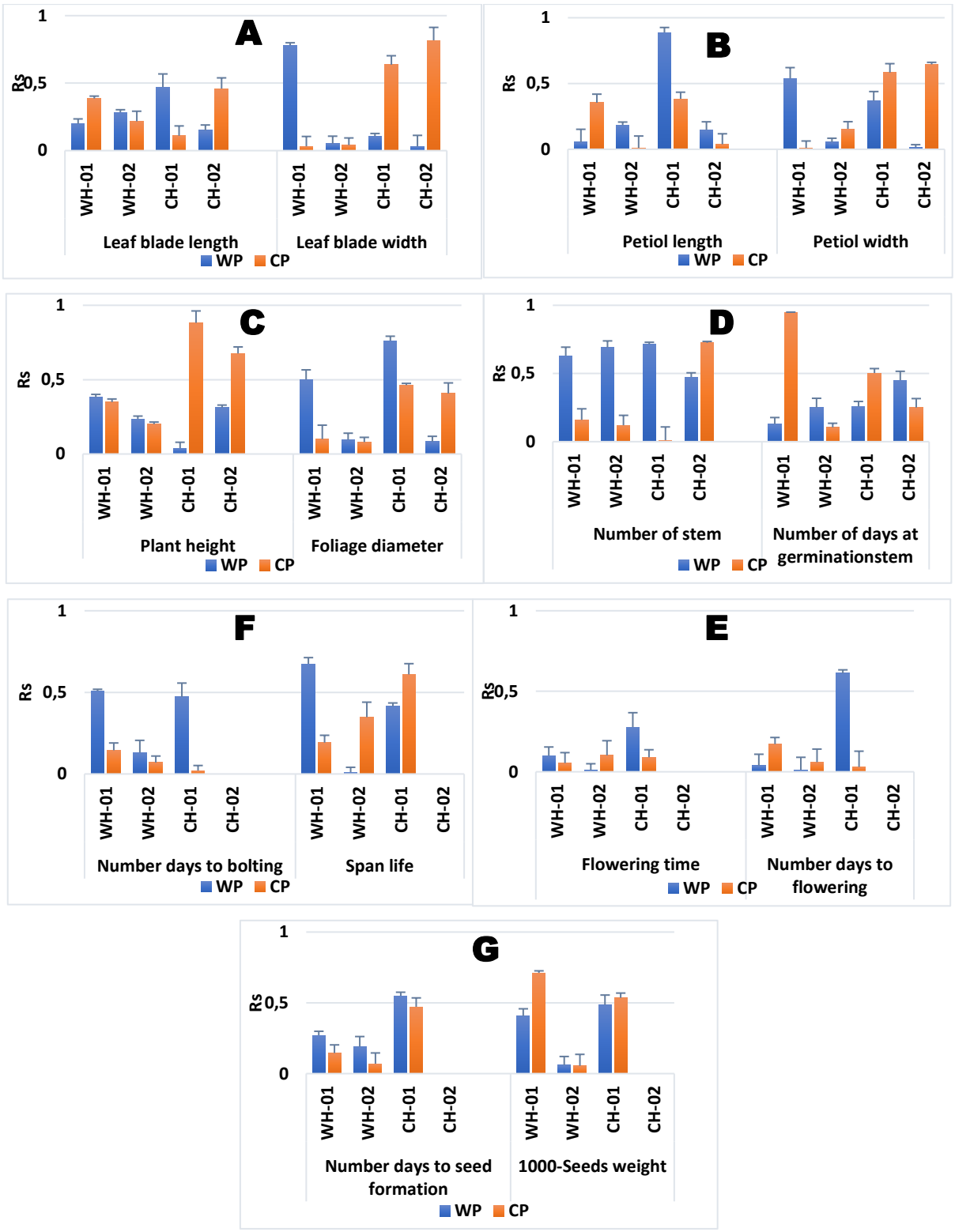


Figure IV - 14 : Histogrammes de H^2 basés sur les valeurs R-carrées (Rs) de la régression parent-descendance pour quatorze traits qualitatifs chez les hybrides interspécifiques de betterave issus de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* : Longueur/Largeur du limbe (A), Longueur/Largeur du pétiole (B), Hauteur de la plante/Diamètre du feuillage (C), Nombre de tiges/Nombre de jours à la germination (D), Durée de floraison/Nombre de jours à la floraison (E), Nombre de jours à la montaison/Durée du cycle (F), Nombre de jours à la formation des graines/Poids de 1 000 graines (G). WP : Wild Parents = parent maternel sauvage et CP : Cultivated Parent = parent maternel cultivé.

Des forts taux d'héritabilité (plus de 50% en pourcentage) ont été obtenus par rapport aux génotypes parentaux sauvages pour la largeur du limbe (H^2_{WP} = 54% – 78%) et le nombre de tiges (H^2_{WP} = 63% – 69%) chez les hybrides récoltés de la plante mère sauvage (WH). Une héritabilité élevée a été estimée également chez la descendance de WH-01 pour largeur du pétiole (H^2_{WP} = 54%), le diamètre du feuillage (50%), la montaison (H^2_{WP} = 51%) et la durée du cycle (H^2_{WP} = 67%), par rapport à leurs parents sauvages. Cependant, une transmission phénotypique dominante des parents cultivés a été potentiellement notée chez les hybrides WH-01 pour le caractère relatif à la germination (H^2_{WP} = 95%).

Chez la descendance de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* récoltée de la branche maternelle cultivée (CH), les caractères liés à la largeur du limbe (H^2_{CP} = 64% – 82%) et la hauteur de la plante (H^2_{CP} =68% – 88%) montraient un niveau d'héritabilité élevé du parent cultivé aux plantes hybrides. Le parent cultivé était également impliqué dans la transmission des caractères phénotypiques à des pourcentages relativement élevés de 50% pour la germination, 61% pour la durée du cycle et 53% pour le poids de 1 000 graines, aux hybrides CH-01. Alors qu'une forte héritabilité a été estimée entre les hybrides CH-01 et leurs parents sauvages pour les caractères quantitatifs relatifs à la longueur du pétiole (H^2_{WP} = 89%), le diamètre du feuillage (H^2_{WP} = 76%) et la ramification (H^2_{WP} = 71%).

Selon l'étude de Viard et *al.* (2004), les taux d'héritabilité au sens large les plus élevés ont été estimés chez les hybrides issus des parents diploïdes multigermes et des parents diploïdes monogermes de betterave à sucre, pour des caractéristiques agronomiques importantes relatives au rendement des racines (85%) et au sucre blanc (89%).

iii. Similarité phénotypique par rapport aux parents

Les niveaux de ressemblance phénotypique entre les hybrides de betteraves et leurs parents ont pu être corroborés par l'analyse d'ACP qui a été réalisée en utilisant quatorze caractères quantitatifs liés aux stades de croissance, de développement végétatif et de reproduction. Les caractères agro-morphologiques ont été regroupés dans les trois premiers axes de l'ACP, décrivant 94,51% de la variation totale. Les pourcentages de la variation totale pour chacun des trois principaux éléments étaient respectivement de 73,33%, 13,97% et 7,20 % (Figure IV-15).

Une forte structuration a été obtenue entre la longueur/largeur du limbe, la largeur du pétiole, le nombre de tiges, la hauteur de la plante, le nombre de jours à la montaison, le nombre de jours à la formation des graines et la durée du cycle définissant positivement le premier axe (composante 1). Le deuxième axe (composante 2) est lié positivement à la durée de la floraison, le nombre de jours à la floraison et le poids de 1 000 graines. La longueur du pétiole et la germination ont été principalement associées au troisième axe (composante 3).

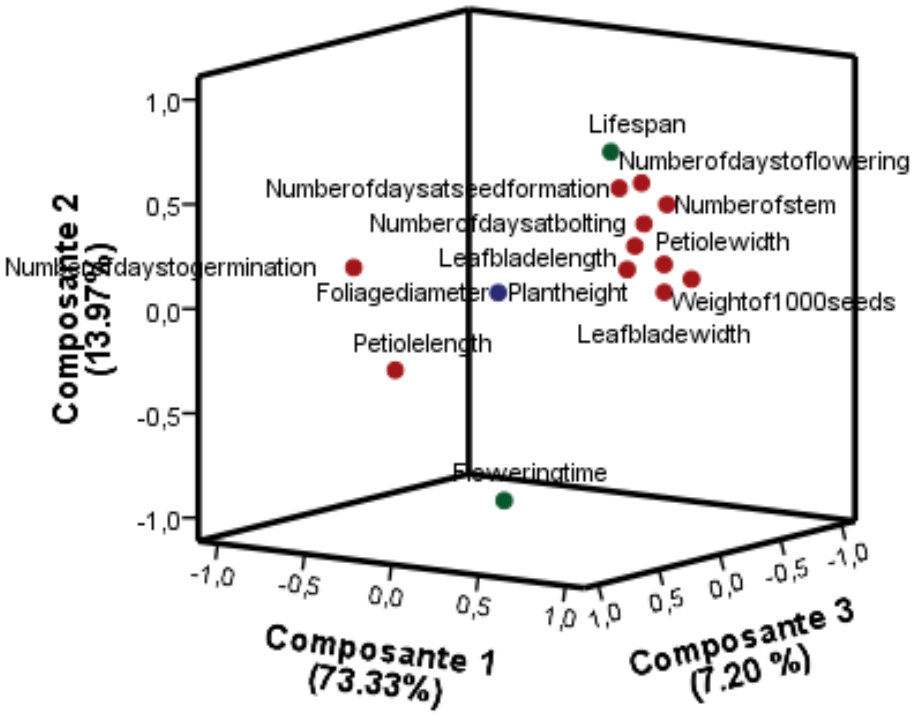


Figure IV - 15 : L'ACP de quatorze caractères phénotypiques évalués chez des hybrides interspécifiques, *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*, et leurs parents sur les trois premiers axes, expliquant 94,51% de la variation totale. Les caractères indiqués par des cercles rouges, bleus et jaunes forment respectivement les composantes 1, 2 et 3.

L'affectation de quatorze caractères agro-morphologiques (Figure IV-15) et celle des hybrides interspécifiques et leurs parents (Figure IV-16) sur les premiers principaux axes de l'ACP, révélaient une structuration tripolaire des génotypes étudiés.

Le premier groupe (en rouge) comprenait tous les hybrides interspécifiques de WH (WH-01 et WH-02) ainsi que l'hybride CH-01. Ce groupe se caractérisait par des limbes courts et larges, une hauteur réduite et une faible ramification. Les plantes hybrides de ce groupe arrivaient en moyen à la montaison (73,03 j), la productivité (138,06 j) et maturité (169,89 j) précoces que les deux parents (WP et CP), en particulier le parent sauvage de petite taille végétative avec un cycle annuel de (257,50 j), contre la masse végétative bien développée du parent cultivé de cycle bisannuel (311,40 j). Alors que, l'expression phénotypique de 57,14% des caractères quantitatifs étudiés relatifs à la largeur du limbe (7,16 cm, en moyenne), la longueur (12,87 cm, en moyenne) /largeur des pétioles (0,39 cm, en moyenne), le diamètre du feuillage (47,46 j, en moyenne), la germination (14,83 j, en moyenne), la floraison (111,25, en moyenne), la durée de floraison (24 j, en moyenne), et le poids de 1 000 graines (14,98 g, en moyenne) se situait entre les deux parents. Les plantes hybrides de ce groupe, y compris les hybrides récoltés du parent maternel sauvage (WH-01 et WH-02) et cultivé (CH-01), présentaient des propriétés intermédiaires entre les parents sauvages (WP) et cultivés (CP).

Le second groupe (en jaune) formé d'un seul hybride (CH-02) et du parent cultivé (CP) se distinguait par une biomasse végétale beaucoup plus développée et une ramification importante. Les plantes hybrides ont resté à l'état végétatif sans pouvoir fleurir durant la première année

dans les conditions homogènes de la serre. Une grande similitude phénotypique a été révélée entre toutes les plantes de cet hybride avec leur parent cultivé.

Le troisième groupe 3 (en bleu) regroupant les génotypes parentaux WP, présentait une biomasse aérienne faible et un rendement en graines bas. Les plantes de ce groupe étaient caractérisées par des stades de développement précoces avec un cycle annuel.

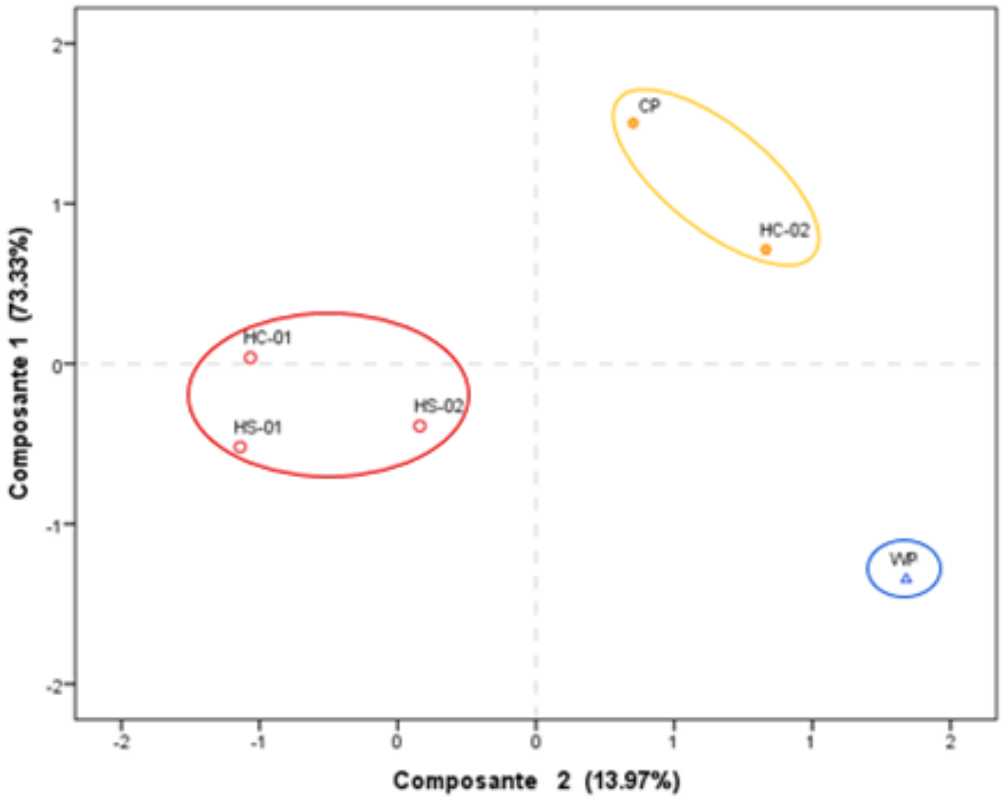


Figure IV - 16 : L'ACP de 4 hybrides interspécifiques et 2 parents réalisé à partir de quatorze caractères phénotypiques sur les deux premiers axes, expliquant 87,30% de la variation totale. (WP = parent sauvage de *B. macrocarpa*, CP = parent cultivé de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*, WH = hybride de la branche maternelle sauvage, CH = hybride de la branche cultivée.

Selon McFarlane (1975), des caractéristiques de ségrégations entre la betterave à sucre et *B. macrocarpa* ont été observées chez des plantes hybrides trouvées dans la Vallée Imperial de Californie. Le croisement naturel était très faible et empêchait par la grande différence de la période de floraison entre les deux espèces parentales. Les hybrides montraient une large variation morphologique et caractérisaient généralement par une hauteur de 70 à 122 cm. Les fruits bigermes ou multigermes (jusqu'à cinq germes) portaient sur des tiges d'un nombre variable de 1 à plusieurs tiges par plante. La taille et la forme des racines étaient également variables. Le cycle de vie annuel était le plus dominant, mais 13% des hybrides se comportaient comme des plantes bisannuelles. Ces plantes différaient également par leur comportement de montaison et fertilité du pollen. La stérilité male cytoplasmique a été détectée chez les hybrides, ce qui suggère qu'ils sont issus de croisements entre une plante mère stérile et *B. macrocarpa.*

Les photos des hybrides issus des croisements interspécifiques entre la betterave sauvage et la betterave sucrière sont illustrées dans la figure IV-17.

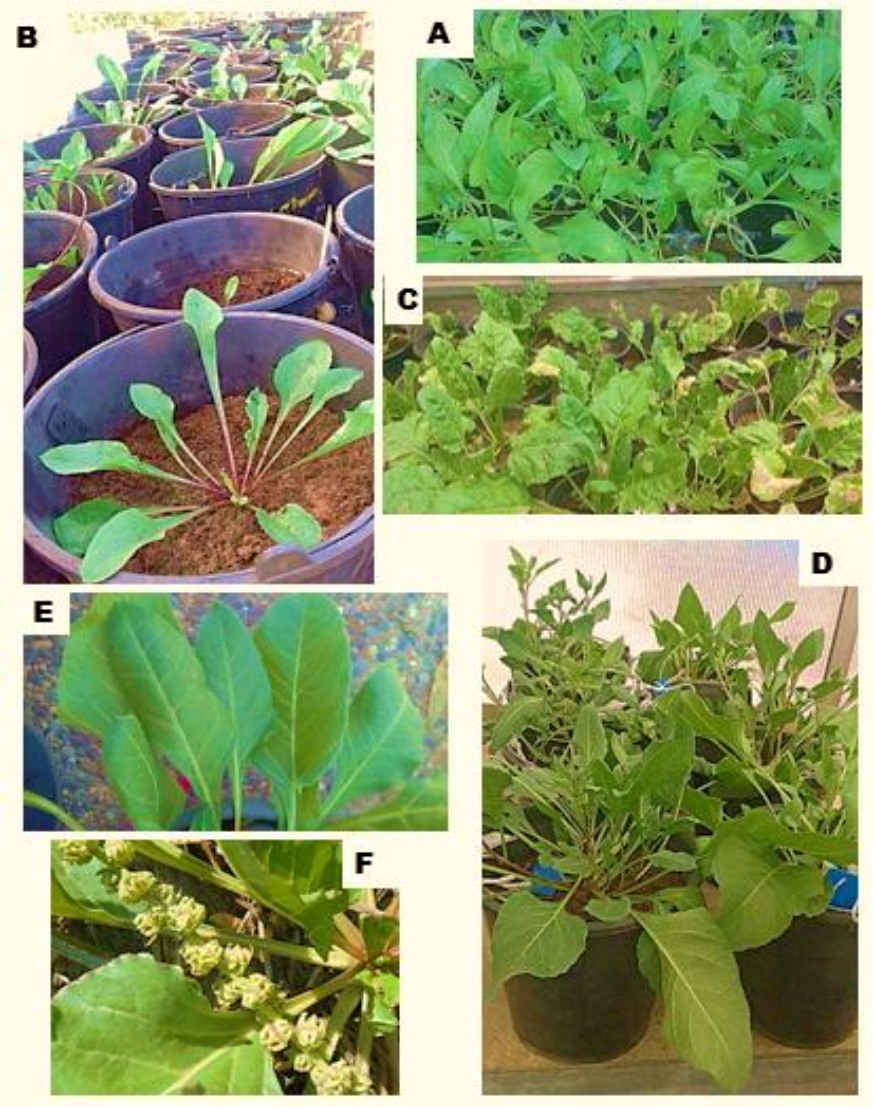


Figure IV - 17 : Hybrides issus des croisements interspécifiques entre la betterave sauvage et la betterave sucrière. A : Plantules d'hybrides âgées d'un mois ; B : Hybrides issus des plante sauvages de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa* ; C : Hybrides issus des plantes maternelles sauvages de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*; D : Hybrides issus des plantes maternelles cultivées de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*; E : Feuilles vertes des hybrides ; F : Graines multigermes des hybrides.

3. Diversité cytologique de la ploïdie

Les niveaux de ploïdie d'un total de 25 hybrides locaux de betteraves provenant de 17 génotypes parentaux de *B. vulgaris* subsp. *maritima*, de 2 génotypes de populations sauvages de *B. macrocarpa* et de 19 génotypes parentaux de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* ont été estimés par un cytométrie de flux.

Le cyrtomètre en flux a été calibré à la position 200 du canal par un échantillon diploïde de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (2x = 2n = 18). Au cours des mesures cytométriques en flux d'échantillons de ploïdie inconnue, les signaux diploïdes et tétraploïdes, ont été respectivement stabilisés aux positions 200 et 400.

Tableau IV - 4 : Estimations du niveau de ploïdie par cytomètre en flux chez les génotypes hybrides de betteraves, et les génotypes parentaux de *B. macrocarpa*, *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* impliqués dans l'hybridation interspécifique.

Hybridation interspécifique	Génotype parental sauvage	Génotype parental cultivé	Génotype d'hybride interspecifique	Niveau de ploidie
B. v.* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa	WP-01	CP 01	WH-01	Diploid (2x)
	WP-02	CP 02	WH-02	Tetraploid (4x)
	WP-01	CP 01	CH-01	Diploid (2x)
	WP-02	CP 02	CH-02	Tetraploid (4x)
B. v.* subsp. *vulgaris* et *B. v.* subsp. *maritima	WP-01	CP 03	WH-01	Diploid (2x)
	WP-02	CP 04	WH-02	Diploid (2x)
	WP-03	CP 05	WH-03	Diploid (2x)
	WP-04	CP 06	WH-04	Diploid (2x)
	WP-01	CP 03	CH-01	Diploid (2x)
	WP-02	CP 04	CH-02	Diploid (2x)
	WP-03	CP 05	CH-03	Diploid (2x)
	WP-04	CP 06	CH-04	Diploid (2x)
	WP-05	CP 07	CH-05	Diploid (2x)
	WP-06	CP 08	CH-06	Diploid (2x)
	WP-07	CP 09	CH-07	Diploid (2x)
	WP-08	CP 10	CH-08	Diploid (2x)
	WP-09	CP 11	CH-09	Diploid (2x)
	WP-10	CP 12	CH-10	Diploid (2x)
	WP-11	CP 13	CH-11	Diploid (2x)
	WP-12	CP 14	CH-12	Diploid (2x)
	WP-13	CP 15	CH-13	Diploid (2x)
	WP-14	CP 16	CH-14	Diploid (2x)
	WP-15	CP 17	CH-15	Diploid (2x)
	WP-16	CP 18	CH-16	Diploid (2x)
	WP-17	CP 19	CH-17	Diploid (2x)

3.1. Descendance de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*

Tous les échantillons hybrides sont diploïdes (Figure IV-18. Tableau IV-4). Le cytotype diploïde était également le seul niveau de ploïdie trouvé chez les génotypes sauvages de *B. vulgaris* subsp. *maritima* étudiés, supposé être le niveau de ploïdie le plus courant rapporté dans la littérature (Biancardi et *al*., 2012 ; 2020). À quelques exceptions très rares, Castro et *al.* (2013), ont signalé la présence de trois individus tétraploïdes de betteraves maritime collectés au Portugal.

Chez *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*, en tant que parent cultivé, le cytotype diploïde a été également le seul type de ploïdie détecté dans les croisements *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima* de notre étude (Tableau IV-4). Alors qu'il existe des cytotypes diploïdes et encore triploïdes dans la betterave sucrière commercialisée (Bosemark, 1993 ; Sliwinska et Lukaszewska, 2005).

3.2. Descendance de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*

L'analyse de cytomètre en flux testée sur les hybrides obtenus à partir des hybridations interspécifiques entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocrpa*, révélait la présence du cytotype diploïde, et aussi un niveau de ploïdie tétraploïde chez les hybrides ainsi que chez

leurs parents sauvages « *B. macrocrpa* : WP » et cultivés « *B. vulgaris* subsp. *vulgaris:* CP » (Figure IV-18 ; Tableau IV-4).

Le croisement effectué entre le parent sauvage diploïde « WP-01 » et le parent cultivé diploïde « CP-01 » donnait naissance aux hybrides diploïdes : WH-01 (récolté sur la tige maternelle sauvage) et CH-01 (récolté sur la tige maternelle cultivée).

Le cytotype tétraploïde a été enregistré chez les hybrides « WH-02 » et « CH-02 » issus du deuxième croisement entre le parent sauvage tétraploïde « WP-02 » et le parent cultivé tétraploïde « CP-02 ». Ces hybrides ont été récoltés à la fois sur la plante mère sauvage et sur la plante mère cultivée (Tableau IV-4).

Le cytotype tétraploïde détecté chez les plantes de *B. macrocarpa* et chez les hybrides de betteraves est signalé pour la première fois donnant une originalité typique à ce travail. Les génotypes tétraploïdes de *B. macrocarpa* sont rarement trouvés dans la nature, ils ont été exclusivement échantillonnés dans les îles Canaries et au Portugal (Bartsch et *al*., 2003 ; Castro, 2013 ; Villain, 2007). Les auteurs des études antérieures étaient d'avis que toutes les plantes de *B. macrocarpa* poussant sur les îles Canaries sont tétraploïdes (Buttler, 1977 ; Lange et De Bock, 1989).

Dans une première étude sur la polyploïdie naturelle dans les populations sauvages de betterave annuelle, Buttler (1977) a signalé que la morphologie de la plante et le diamètre du pollen étaient inutiles pour distinguer les types diploïdes et tétraploïdes de *B. macrocarpa*. Ceci est en accord avec nos résultats, les plantes hybrides diploïdes et tétraploïdes ne montraient pas de différence dans leur aspect morphologique. En outre, Kishima et *al*. (1987) ont signalé une différence dans le modèle de fragment de restriction de l'ADN chloroplastique de *B. macrocarpa* diploïde et tétraploïde.

Sur la base de la variation des isozymes, il a été conclu que *B. macrocarpa* diploïde est probablement éloigné des autres taxons de la section *Beta*, et aussi que *B. macrocarpa* tétraploïde est peut-être un hybride amphidiploïde entre *B. macrocarpa* diploïde et un diploïde inconnu du complexe *B. vulgaris* (Abe et Tsuda, 1987 ; Abe et Shimamoto, 1989). Selon Lange et De Bock (1989), la diploïdisation de la méiose observée chez la betterave sucrière tétraploïde réduirait la formation de gamètes aneuploïdes, un système qui pourrait être suffisant pour assurer la fertilité, le maintien de la tétraploïde et l'application des génotypes tétraploïdes comme parents femelles dans la production de semences triploïdes.

Des travaux antérieurs sur *B. macrocarpa* ont révélé que cette espèce présentait une plus grande diversité cytogénétique avec la présence des individus diploïdes, tétraploïdes (des îles Canaries) et hexaploïdes (Villain, 2007 ; Castro, 2013). Les génotypes de *B. macrocarpa* tétraploïdes provenant de la collection marocaine détectés dans cette étude pourraient soutenir l'hypothèse de l'existence d'un flux de graines et de pollen contribuant au transfert de gènes, favorisant la colonisation de l'espèce dans un nouvel environnement. Ce qui pourrait expliquer la dissémination dans le temps et l'espace des populations de *B. macrocarpa* tétraploïdes des îles Canaries, en tant que zone terrestre la plus proche du Maroc. McFarlane (1975) a également émis l'hypothèse que les graines de *B. macrocarpa* trouvées en Californie auront été introduites de la zone méditerranéenne avant 1928. Il a été suggéré que l'origine du cytotype tétraploïde

découvert dans les populations de *B. macrocarpa* des îles Canaries résulte probablement d'événements d'hybridation allopolyploïde entre *B. macrocarpa* et *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Buttler, 1977 ; Villain, 2007).

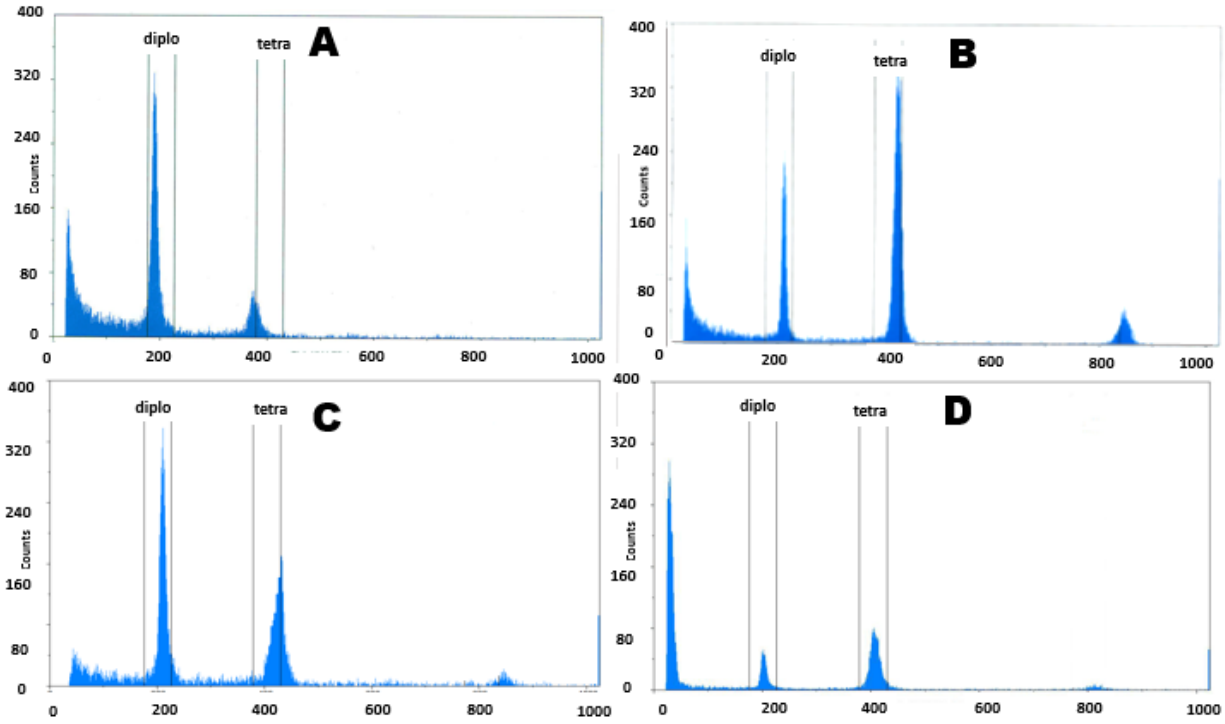


Figure IV - 18 : Analyse de cytométrie en flux des noyaux cellulaires, colorés par DAPI (4', 6-diamidino-2-phénylindole), isolés de tissus foliaires frais de plante diploïde *B. vulgaris* subsp. *maritima* (A), plante tétraploïde *B. macrocarpa* (B), hybride interspécifique diploïde (C) et tétraploïde (D) de *B. vulgaris*. Analyse simultanée des noyaux isolés de *B. vulgaris* subsp. *maritima* (2n = 2x = 18) est utilisée comme étalon de référence calibré à 200. L'axe d'ordonnée affiche le nombre de noyaux cellulaires détectés dans un volume de suspension cellulaire ; l'axe des abscisses correspond à l'intensité de la fluorescence.

Globalement, les hybrides de betterave étudiés représentent un pourcentage de 75% des plantes viables à croissance normale. Cependant, le pourcentage restant de graines non germantes pourrait être résultant de plantes triploïdes (22 %) issus de croisements tétraploïdes x diploïdes qui n'ont produit aucune graine viable. Cela a également été signalé par Trueblood et *al*. (2010) qui ont montré que les semis produits par le clone triploïde de *Hypericum androsaemum* (L.) sont morts peu après la germination. Selon Nghiem et *al*. (2018), moins de 25% de la descendance germée du clone triploïde d'*Acacia* (L.) a survécu à 3 mois après le semis avec un retard de croissance important et un arrêt de croissance. L'obtention d'hybrides de betteraves à niveau de diploïde similaire que celui de leurs parents, pourrait prouver le succès de la méthode d'hybridation des graines en évitant tout croisement de pollen externe (pollinisation contrôlée) et que l'hybridation a été réalisée dans des conditions isolées.

Les betteraves de la section *Vulgares* du genre *Beta*, y compris toutes les betteraves cultivées, ainsi qu'un large éventail de formes sauvages, sont sexuellement compatibles entre elles et les hybrides produisent une abondance de graines. Le nombre de chromosomes de cellules de betteraves marines est toujours 2n = 2x = 18. La présence de différents niveaux de ploïdie chez la betterave marine est un indicateur de l'hybridation avec un génotype tétraploïde de *B.*

macrocarpa (2n = 36), ou avec un pollinisateur tétraploïde cultivé (McFarlane 1975 ; Lange et *al.*, 1993). Ces inter-croisements sont restreints dans la nature en raison de :

- Les périodes de floraison différentes entre la betterave marine et *B. macrocarpa* (Villain, 2007). La vallée impériale de Californie est la seule région où de légères preuves d'inter-croisements ont été rapportées entre *B. macrocarpa* et les espèces *vulgaris*, y compris la sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* (McFarlane, 1975 ; Bartsch et *al.*, 1999, Bartsch et *al.*, 2003) ;
- La répartition géographique limitée de *B. macrocarpa* tétraploïde (Bartsch et *al*., 2003) ;
- Les pollinisateurs tétraploïdes très peu utilisés actuellement dans les cultures de semences de betteraves sucrières ;
- La capacité concurrentielle du pollen libéré par la betterave diploïde est beaucoup plus élevée par rapport au pollen produit par les plantes tétraploïdes (Scott et Longden, 1970). En effet, seuls quelques individus triploïdes (3n) de betterave ont été détectés durant des collectes dans 17 mers du Danemark, ce qui montre que les niveaux du flux de gènes des pollinisateurs tétraploïdes sont très faibles (Andersen et *al*., 2005).

A l'échelle nationale, l'hybridation naturelle entre la betterave à sucre et *B. macrocarpa* est apparemment absente en raison de :

- Les populations naturelles de *B. macrocarpa* sont rarement trouvées au Maroc, avec une aire de répartition naturelle limitée et non adjacente à celle de la betterave cultivée ;
- Les betteraves sucrières résistantes à la montée à graines dans les champs cultivés du Maroc, sont principalement destinées à la production de sucre et non à la production de semences ;
- Le climat général, qui prévaut au Maroc, n'est pas favorable à l'induction de la floraison chez la betterave à sucre, à l'exception de quelques zones de vernalisation très limitées ;
- La divergence géographique de l'aire de répartition naturelle de *B. macrocarpa* (plante annuelle sauvage) et des champs agricoles de betterave à sucre (plante bisannuelle cultivée) pour la production de semences, explique la rareté de l'hybridation entre les deux espèces.

La grande différence entre les dates de floraison de la betterave sauvage et de la betterave cultivée est un obstacle majeur aux hybridations interspécifiques dans les conditions marocaines. Le croisement naturel ne peut se produire que lorsque les deux espèces fleurissent en même temps sur des zones adjacentes.

Les différents niveaux de ploïdie, détectés chez les hybrides F1 et les génotypes parentaux de *B. vulgaris*, fournissent de nouvelles indications sur la diversité cytogénétique du genre *Beta*, importantes pour les programmes de sélection et d'amélioration via les hybridations interspécifiques (Buttler, 1977 ; Villain, 2007).

L'existence de ploïdies mixtes au sein d'une population résultant des croisements interspécifiques spontanés entre des espèces sympatriques dans un site indique la mise en place continue des processus de spéciation (Castro et *al*., 2018). Ces populations et sites sont des points chauds de l'évolution et devraient être considérés comme prioritaires chez les généticiens et par les programmes de conservation des ressources phytogénétiques (Frese et *al*., 2018).

Dans la section *Beta*, la section *Corollinae* et le genre *Patellifolia*, où les ploïdies mixtes existaient, les hybridations interspécifiques génèrent une nouvelle diversité génétique et peut augmenter le potentiel d'adaptation (Castro et *al*., 2017).

Les hybrides F1 nettement différents de leur génération parentale ont été étudiés pour leur haut niveau de diversité. Cette génération de descendants pourrait également produire des nouveaux phénotypes, combinant les caractéristiques génétiques dominantes de chaque parent. La progéniture F1 a été également étudiée par plusieurs chercheurs pour traiter les problèmes et les moyens possibles d'augmenter le niveau d'hétérosis de la betterave sucrière. Logvinov et *al.* (2019) montrent que la productivité des semences des hybrides mâles stériles simples (monocroisés) était en moyenne 12,4% plus élevée que la productivité des semences des lignées mâles stériles originales. De même que les indicateurs de stérilité et de fertilité individuelle sont restés à un niveau stable dans les monocroisements individuels que les lignées parentales. Dans une autre étude, l'hétérosis des hybrides F1 diploïdes et triploïdes n'a pas été améliorée par l'augmentation de la dose du génome paternel et l'utilisation de génomes paternels très hétérozygotes (Hallahan et *al*., 2018).

La majorité des betteraves à sucre sont des hybrides diploïdes et généralement monogermes, facilités par un système complexe de stérilité mâle cytoplasmique "CMS" (Owen, 1945 ; Mikami et *al*., 2011). En utilisant ce système CMS, des clones de betteraves sucrières haploïdes doubles issus de la culture d'ovule ont été développés pour être utilisés dans la cartographie de la pourriture des racines de *Rhizoctonia* et de la résistance du sommet des boucles (Eujayl et *al*., 2016).

En effet, le génome des espèces sauvages de betteraves pourrait fournir un réservoir de gènes de résistance aux maladies et aux parasites importants, qui pourrait être utilisé dans la sélection de la betterave sucrière (Panella et Lewellen, 2007 ; McGrath et *al*., 2011 ; Biancardi et *al*., 2012). Les principales réalisations récentes en matière de sélection de la betterave concernent l'identification de nouvelles sources de résistance et l'introduction de celles-ci dans le germoplasme de la betterave sucrière (Biancardi et *al*., 2010 ; Panella et *al*., 2016), ont été obtenues grâce à de nouvelles technologies multidisciplinaires combinant des outils génétiques et moléculaires. L'identification des gènes Rz sur le chromosome 3 (Capistrano-Gossmann et *al*., 2017), et leur incorporation dans le germoplasme de betterave sucrière confèrent une résistance contre le virus de la veine jaune nécrotique de la betterave (BNYVV), agent causal de la rhizomanie, la principale maladie racinaire de la betterave dans le monde (Biancardi et Tamada, 2016). De plus, la résistance génétique à la tache cercosporéenne (causée par *Cercospora beticola*), a été de plus en plus contrôlée (Taguchi et *al*., 2011).

De façon générale, le flux de gènes par le biais des semences et/ou du mouvement du pollen est un processus important dans l'évolution des plantes. Il pourrait augmenter la variation génétique locale des espèces végétales tout en affectant l'organisation de leur diversité génétique (Viard et *al*., 2004). Des implications importantes ont été documentées sur les échanges de gènes entre les betteraves cultivées et sauvages dans les zones de production de semences et l'impact des betteraves adventices comme résultats de leur hybridation. Ces plantes adventices situées sur des sites intermédiaires entre les régions côtières de la betterave maritime et les champs agricoles de la betterave sucrière à l'intérieur des terres, peuvent être considérées comme une

source de contamination de la base génétique des deux formes parentales (Ellstrand et *al.*, 2013). Pour éviter ce transfert de gènes, il serait nécessaire de maintenir une distance d'isolement de l'ordre de plusieurs centaines de mètres jusqu'à des kilomètres (Bartsch et *al*., 2003 ; Viard et *al*., 2004 ; Fenart et *al*., 2007).

Conclusion

L'obtention d'un hybride de betterave viable et fertile issu de croisements entre la betterave sauvage et la betterave sucrière dans les conditions marocaines représente une étape importante pour le développement de la culture de la betterave sucrière et son adaptation locale. Les hybrides de betteraves ont montré une large variation dans les croisements interspécifiques, virtuellement causée par un mélange génétique entre les parents originaires de deux sous-espèces ou espèces différentes.

Le besoin de vernalisation peut expliquer en grande partie les différences de floraison de la première année entre les hybrides. La majorité des hybrides se sont comportés comme des plantes annuelles, avec les stades de développement intermédiaires des deux parents. Une proportion des plantes hybrides qui n'avaient pas fleuri dans des conditions non vernalisantes au cours de la première année, avaient présenté un cycle plus long similaire à celui de la betterave cultivée qui se caractérise par un cycle bisannuel et une biomasse végétale élevée.

Nos résultats ont montré l'efficacité de notre démarche dans le succès des croisements interspécifiques de la betterave et ont souligné la richesse en diversité des hybrides. Pour les caractères phénotypiques étudiés, une grande diversité phénotypique au sein et entre les hybrides interspécifiques évalués de F1 a été détectée. Des similarités phénotypiques ont été estimées entre les hybrides et leurs parents sauvages et/ou cultivés, avec un taux d'hérédité élevé pour la plupart des caractères étudiés. Pour les croisements interspécifiques issus de *B. vulgaris.* subsp. *vulgaris* et *B. vulgaris* subsp. *maritima*, l'héritabilité obtenue des parents maternels sauvages était relativement plus élevée que celle des parents maternels cultivés chez les hybrides WH et une grande proportion des hybrides CH, ce qui suggère l'influence génétique relative des parents sauvages sur la descendance de betteraves. Les caractères agro-morphologiques étaient héritables des parents cultivés ou des deux parents chez les hybrides CH restants. Pour les hybridations interspécifiques entre *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*, les hybrides avaient principalement des propriétés intermédiaires entre les deux parents.

Des cytotypes diploïdes et tétraploïdes ont été trouvés chez les hybrides interspécifiques testés. Les hybrides diploïdes étaient les plus fréquents dans la collection étudiée. Les cytotypes tétraploïdes ont été également détectés chez les hybrides issus de *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* et *B. macrocarpa*, ainsi que leurs parents sauvages et cultivés. La présence des plantes tétraploïdes de *B. macrocarpa* a été signalée pour la première fois au Maroc dans cette étude. Un résultat de grand intérêt pour la communauté betteravière, à l'échelle internationale vu la rareté de sa répartition. Il s'agit ainsi de la première étude sur la polyploïdie naturelle dans la section *Beta* du Maroc.

Les résultats fournissent de nouvelles perspectives sur la diversité phénotypique et cytogénétique du genre *Beta*, importantes pour les programmes de sélection et d'amélioration de betterave à sucre.

Synthèse générale

1. Etat de betterave sauvage au Maroc

Les centres d'origine et de diversité des plantes constituent les principales sources de résistance aux maladies et aux stimuli environnementaux sévères. Le Maroc, est le second foyer de biodiversité en Méditerranée, après la Turquie, grâce à sa position géographique assez particulière (CRNCDB, 2014). Ce qui lui confère un éventail très large de bioclimats, une spécificité éco-géographique assez importante et une large richesse en patrimoine végétal (Benabid, 2000 ; Fennane et Ibn Tattou, 2012 ; El Oualidi et *al*., 2012). Le Maroc présente un cas particulier pour la répartition naturelle des betteraves sauvages existantes, non seulement par sa situation géographique à la limite extrême de leur distribution spontanée à l'Ouest de la région Méditerranéenne, mais également par leur isolement à cause des barrières maritimes de l'Atlantique et la Méditerranée bordant le pays. Ces conditions engendrent une forte différenciation des populations locales avec un patrimoine génétique typique et surtout potentiel et large.

La distribution naturelle élucide les capacités adaptatives et les interactions avec les conditions environnementales des populations locales de betterave. En ce qui concerne, la collection étudiée de betterave sauvage, le germoplasme local des trois taxons trouvés au Maroc ont montré une très grande diversité éco-géographique, avec une distribution côtière et continentale, à une altitude allant de 1 m à 980 m.

- Deux taxons sauvages du genre *Beta* ont été inclus dans la collection évaluée, la sous-espèce *B. vulgaris* subsp. *maritima* localisée principalement tout au long du littorale atlantique et Méditerranéen, et l'espèce *B. macrocarpa* qui est caractérisée par une répartition continentale.
- Une espèce du genre *Patellifolia*, *P. patellaris* a une distribution côtière limitée à la région de Souss.

Le patrimoine génétique évalué a montré une forte adaptation climatique. Il a été soumis à une large gamme de conditions, y compris le bioclimat humide des zones côtière du Nord ou des zones internes à altitude modérée (Haut Atlas, Moyen Atlas), et semi-aride dans les zones continentales et côtières du Sud de l'aire de répartition. En plus de cette capacité adaptative vis-à-vis les conditions climatiques contrastées, les populations sauvages marocaines ont confronté la salinité élevée des localités côtières, le froid des zones continentales et la disponibilité limitée de l'eau dans les zones sèches et arides.

Face aux conditions extrêmes de l'environnement, nous avons émis l'hypothèse que les populations sauvages de betterave renferment des gènes de tolérance aux stress abiotiques. La caractérisation morphologique des populations évaluées a montré une variabilité phénotypique importante. Cette variation détectée entre et au sein des populations étudiées, expliquée également par l'allogamie dominante chez le genre *Beta* et par la pollinisation croisée. Cette hypothèse est en accord avec de nombreuses études qui lient la diversité génétique au taux d'allogamie (Kazan et *al*., 1993 ; Chebbi et *al*., 1995 ; Cholastova et Knotova, 2012 ; Böhm et *al*., 2017).

Étant donné que les ressources génétiques de betteraves sauvages du Maroc se sont adaptées à des habitats spécifiques, elles représentent une importante banque naturelle de diversité génétique et peuvent présenter une valeur exceptionnelle et une source importante de nouveaux caractères pour le pool génétique de la betterave cultivée. En dépit du rôle irremplaçable et l'importance des ressources génétiques sauvages liées à la betterave cultivée, qui est une espèce qui n'existe pas dans la nature, puisque c'est le résultat à 100% de l'amélioration génétique, il y a un manque d'informations sur la valeur génétique, l'exploitation, l'existence et voir même l'identification de ces espèces, au Maroc.

Les conséquences de la sous-estimation induit inconsciemment à la raréfaction des espèces sauvages par la destruction de leur habitat naturel, ainsi que leur exploitation irrationnelle. L'érosion génétique est donc accentuée avec l'urbanisation, les activités anthropiques et les changements climatiques. Une valorisation et évaluation de la collection marocaine de betterave sauvage est impérative et nécessaire pour une conservation efficience et une gestion durable des ressources génétiques utiles pour l'agriculture.

Les études réalisées dans le cadre de cette thèse rentrent dans la sensibilisation à l'importance des ressources génétiques sauvages de betterave du Maroc comme étant une source principale de gènes de tolérance et d'adaptation utiles pour élargir la base génétique de la betterave cultivée et augmenter sa capacité adaptative locale.

2. Valorisation de la diversité génétique des betteraves sauvages

Chez la betterave sucrière, la plupart des caractères de résistance actuellement connus et intégrés dans les cultivars modernes proviennent des espèces sauvages ancestrales. C'est une culture récente et nouvellement introduite au Maroc. Elle est produite et développée par l'homme jouissant d'une certaine stabilité et homogénéité des caractères.

Une large diversité phénotypique a été constatée chez les populations étudiées de betterave sauvage collectées au Maroc. La variabilité intra-population observée chez les trois taxons sous conditions contrôlées a permis d'identifier une gamme de descripteurs discriminants propres aux deux taxons étudiés du genre *Beta*, facilitant leur caractérisation dans les études ultérieures. Alors qu'aucun descripteur discriminant n'a été obtenu dans la caractérisation de *P. patellaris* qui montrait une certaine homogénéité au niveau de leur aspect phénotypique.

Sept descripteurs qualitatifs ont été évalués chez les 554 génotypes appartenant à 42 populations de betteraves sauvages collectées au Maroc. Une variabilité a été observée pour les paramètres qualitatifs étudiés. Cette variabilité a été estimée à partir de l'indice (H') de Shannon et l'indice (J') d'équitabilité de Pielou. Globalement, les différences de caractères morphologiques étaient élevées entre et parmi les populations pour tous les caractères, à l'exception de la couleur du limbe (J = 0) qui est un caractère stable, avec une dominance totale des feuilles vertes observées chez tous les génotypes des différents taxons étudiés. Les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* étaient

phénotypiquement plus variables par rapport aux deux autres espèces étudiées avec un indice d'équitabilité de Pielou (J') élevé situé en moyenne entre 0,25 et 0,58, pour le mode de croissance et la couleur du pétiole. Chez *B. macrocarpa*, l'indice (J') variait de 0,08 à 0,38. Une variation morphologique était beaucoup moins prononcée chez *P. patellaris* avec des valeurs moyennes pour la diversité (J') allant de 0 pour la germie, couleur du pétiole et la pigmentation à 0,12 pour la couleur des tiges.

La variabilité phénotypique a été également traduite par la multitude de clusters obtenus pour chaque taxon à partir des analyses testées (AFC, ACP et CHA). De point de vue phénotypique et comportemental, les deux taxons du genre *Beta*, *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. macrocarpa,* montraient une grande similitude phénotypique mais avec une biomasse végétative plus développée chez *B. vulgaris* subsp. *maritima*. Elles présentaient une forte variabilité dans la pigmentation de leur tissu cellulaire (nervures des feuilles, pétiole et tige). Ces deux taxons partageaient communément les mêmes délais temporels pour leurs cycles de développement liés à la germination, montaison, floraison et à la maturité. *Beta macrocarpa* est caractérisée aussi par des gros glomérules multigérmes. Cependant, l'espèce *P. patellaris* se distingue de la section *Beta* par la nature monogerme de leur graine et leur aspect phénotypique différent. Elle se caractérise par des feuilles vertes de petites tailles à croissance généralement rampante avec une prolongation étalée et ramification importante des tiges. La floraison de *P. patellaris* est plus précoce et indéterminée. Le pédoncule croît continuellement, tout comme la production de nouvelles fleurs. Sur la même plante, il est possible de voir des boutons floraux nouvellement formés, des graines mûres, et tous les stades intermédiaires. Le rendement très élevé avec des graines monogermes et de petites tailles sont des caractéristiques distinctives de *P. patellaris.* Les trois taxons sauvages de betterave étudiés ont tous présenté un cycle végétatif annuel.

3. Origine et répartition géographique de la diversité génétique

Une large diversité phénotypique a été montrée chez les taxons sauvages de betterave évalués, qui semble être liée à l'origine géographique. Par conséquent, les populations analysées sont dotées d'une vaste plasticité leur permettant une adaptation morphologique vis-à-vis aux différentes conditions environnementales des localités originaires.

Notamment, ces espèces sauvages pourraient se comporter différemment face aux différents stimuli environnementaux donnant naissance à une variabilité génétique qui se traduit par des caractéristiques agro-morphologiques et génétiques diverses.

Les populations côtières de *B. vulgaris* subsp. *maritima,* évaluées ont montré une capacité adaptative assez forte, par un cycle végétatif généralement tardif, biomasse aérienne importante, surface foliaire et diamètre bien développés, une ramification élevée et un rendement moyen. Ces populations ont probablement bénéficié de l'effet doux et humide des emplacements côtiers de l'Atlantique et la Méditerranée. Un mécanisme d'adaptation était probablement développé par les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* qui se traduit par une précocité de la floraison et la

productivité et un rendement élevé, ce qui pourraient assurer une régénération et pérennité de l'espèce malgré les conditions stressantes de l'environnement. Il ressort des résultats obtenus que les populations de *B. vulgaris* subsp. *maritima* sont tolérantes à la salinité et à l'aridité, par des mécanismes comportementaux adaptatifs contre les zones côtières salines et continentales plus ou moins arides.

La précocité a été également observée pour la productivité et la maturité chez les populations continentales de *B. macrocarpa*, comme probable réponse adaptative aux stimuli environnementaux sévères de l'aridité et le froid des zones continentales internes. Une seule population côtière a été étudiée chez *B. macrocarpa.* Elle a été soumise à un effet climatique Méditerranéen léger, et présente une croissance importante de la partie aérienne, et une semi-tardivité mais avec un rendement bas. Le comportement phénotypique de l'espèce *B. macrocarpa* permet de dire qu'elle est adaptée parfaitement au froid et à la salinité par son emplacement dans les zones continentales relativement arides et dans les conditions littorales.

Les emplacements géographiques très limités et situés principalement dans les zones côtières des populations de *P. patellaris* à la région du Souss pourraient être un signe de son adaptation restreinte et de ses exigences climatiques assez particulières. Ces populations manifestent des variations au niveau de la croissance et de développement. Mais le profile général de cette espèce est représenté par des feuilles de petites tailles, un étalement et une ramification importants des tiges favorisant un rendement en graines très élevé. La durée de floraison relativement prolongée et le chevauchement de la floraison avec le stade de productivité chez la même plante de *P. patellaris*, peuvent être comme un mécanisme génétique naturel d'adaptation pour assurer la survie pérenne de l'espèce.

Il a été souvent admis que l'accumulation de pigmentation rouge sur le tissu cellulaire des plantes est très probablement liée aux réponses antioxidantes et photoprotectrices (Georgiev et *al*., 2010 ; Suganyadevi et *al*., 2010 ; Vulic et *al.,* 2014). Un nombre croissant d'études soutient la fonction photoprotectrice de pigments rouges foliaires dans les stress abiotiques tels que la sécheresse, le stress hydriques et les basses températures (Burger et Edwards, 1996 ; Shu et *al.*, 2009 ; Nakashima, 2011 ; Casique, 2014). La présence de pigmentation tissulaire chez les espèces de betteraves sauvages pourrait probablement résulter de la réponse adaptative face à des conditions environnementales contrastées.

4. Valorisation de la diversité cytogénétique du patrimoine génétique sauvage

La ploïdie de la section *Beta* du Maroc, y compris *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*, a été étudiée pour la première fois dans ce mémoire.

Le cytotype diploïde était le plus fréquemment observé chez les trois taxons de *Beta* et le seul trouvé chez les génotypes sauvages de *B. vulgaris* subsp. *maritima* étudiés. C'est le niveau de

ploïdie le plus courant rapporté dans la littérature de la betterave maritime (Biancardi et *al*., 2012 ; 2020), à l'exception de trois individus tétraploïdes collectés au Portugal (Castro et *al.*, 2013). Contrairement à *B. macrocarpa*, qui présentait une grande diversité cytologique avec la présence d'individus diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes (Villain, 2007 ; Castro et *al*., 2013).

Le cytotype tétraploïde rarement trouvé chez *B. macrocarpa* a été détecté pour la première fois dans le germoplasme sauvage du Maroc. Ce niveau de ploïdie a été exclusivement signalé chez les espèces sauvages de betterave échantillonnées sur les îles Canaries et au Portugal (Bartsch et *al*., 2003 ; Villain, 2007 ; Castro, 2013). Des génotypes tétraploïdes ont été également observés chez la betterave sucrière *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* adaptée localement.

L'existence de ploïdies mixtes chez les populations locales est un indicateur de l'hybridation avec un pollinisateur tétraploïde (Artschwager, 1927 ; McFarlane, 1975 ; Lange et *al.* 1993 ; Villain, 2007). Ces populations et leurs sites d'origine sont des points chauds de l'évolution et devraient être considérés comme prioritaires chez les généticiens et par les programmes de conservation des ressources phytogénétiques (Frese et *al*., 2018).

La grande diversité phénotypique et cytologique observée chez le germoplasme marocain de betterave est très intéressante, c'est un précieux réservoir de gènes à utiliser dans la sélection variétale des betteraves cultivées.

5. Implication du patrimoine génétique sauvage de betterave dans la sélection et l'amélioration génétique de la betterave à sucre

Les trois taxons ont montré une très forte capacité adaptative et un potentiel important de résistance aux stress biotiques et abiotiques, notamment, la salinité et l'aridité, si l'on se reporte à leur site d'origine. Ces ressources phytogénétiques constituent un réservoir de gènes et une source principale de la variation génétique à utiliser impérativement dans les programmes de sélection et d'amélioration génétique via les croisements interspécifiques. Ces ressources génétiques ont une valeur ajoutée à exploiter en sélection pour faire face aux contraintes de stress biotiques et abiotiques, augmenter la capacité d'adaptation, et l'enrichir la base génétique des betteraves cultivées (Andrello et *al*., 2017 ; Frese et *al*., 2017 ; Monteiro et *al*., 2018).

Dans le contexte marocain, plusieurs obstacles ont confronté la culture de betterave sucrière. Il y a une absence totale de variétés locales de betterave cultivée, en plus des conditions climatiques généralement défavorables pour la production de semences betteravières. De plus, la coïncidence difficile de la période de floraison entre une espèce sauvage annuelle et une espèce cultivée bisannuelle, et l'aptitude à la floraison de la betterave sucrière dans les zones de vernalisation limitée au Maroc, sont également des obstacles majeurs aux hybridations interspécifiques entre les différentes espèces et sous-espèces de betterave.

La réussite des hybridations interspécifiques de betterave prouve que tous les obstacles confrontés ont été surmontés. Les hybridations interspécifiques ont été réalisées à Merchouch (station

expérimentale de l'INRA-Maroc), un site favorable à la vernalisation et à la production de semences chez la betterave à sucre. La vernalisation chez la betterave sucrière est acquise après une période froide (4 à 7 °C) pendant 85 à 100 jours. Pour synchroniser la période de floraison, les parents sauvages annuelles ont été plantés 65 à 77 jours après la transplantation des plantes bisannuelles de la betterave à sucre au champ. La maîtrise des conditions de développement et leur suivi de manière quotidienne a permis de faire coïncider les périodes de floraison de différents taxons et réussir le challenge de l'hybridation.

L'intérêt de l'étude des ressources génétiques sauvages ne pourra être valorisé que par l'efficacité de transfert et d'exploitation de leur patrimoine de gènes utiles pour la betterave cultivée. A cet égard, une évaluation des hybridations interspécifiques a été réalisée après la mise au point des techniques d'hybridation, synchronisation des périodes de floraison et de l'environnement adéquat pour développer des hybrides viables et fertiles entre des génotypes de betterave à sucre et des génotypes locaux de betterave sauvage collectés au Maroc :

1- *Beta vulgaris* subsp. *maritima* (annuelle-sauvage) et betterave à sucre (bisannuelle-cultivée);
2- *Beta macrocarpa* (annuelle-sauvage) et betterave à sucre (bisannuelle-cultivée).

L'évaluation des hybrides obtenus était faite selon deux groupes : (*i*) hybrides récoltés sur la plante mère cultivée (CH) et (*ii*) hybrides récoltés sur la plante mère sauvage (WH).

Les hybrides interspécifiques montraient une grande variabilité phénotypique et comportementale. La plupart des plantes hybrides se sont comportées comme des plantes annuelles à l'exception d'un pourcentage non négligeable des plantes qui ont resté à l'état végétatif sans aptitude à la floraison.

1- Chez les hybrides issus des croisements « *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* », 83,17% des plantes hybrides ont été capables de fleurir et de produire des graines sans aucune exigence de vernalisation. L'héritabilité obtenue des parents maternels sauvages était relativement plus élevée que celle des parents maternels cultivés chez tous les hybrides WH avec une grande proportion des hybrides CH (57,06%). Cela suggère l'influence génétique relative des parents sauvages sur la descendance de betteraves. Les caractères agro-morphologiques étaient héritables des parents cultivés ou des deux parents chez les hybrides CH restants.
2- Chez les hybridations interspécifiques entre *B. macrocarpa* et *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*, les plantes de tous les hybrides WH et de 50% des hybrides CH étaient assez semblables, dans leur comportement et leur apparence morphologique, à leurs parents respectifs. Les hybrides CH restants étaient plus proches de leurs parents cultivés pour les caractéristiques phénotypiques liées particulièrement au besoin de vernalisation et au cycle végétatif bisannuel.

Des cytotypes diploïdes et tétraploïdes ont été observés chez les hybrides de betterave. Les plantes hybrides tétraploïdes détectées pour la première fois au Maroc apportent un éclairage nouveau sur la diversité cytogénétique du genre *Beta*.

Nos résultats ont montré le succès des croisements interspécifiques de betteraves interspécifiques et ont souligné la grande variabilité entre les génotypes hybrides. Ceci est d'une grande importance pour les programmes d'amélioration et de sélection de la betterave sucrière au Maroc et la compréhension des modèles de croisements interspécifiques.

Le germoplasme betteravier marocain est un réservoir de gènes précieux pour améliorer la diversité génétique et cytogénétique, l'adaptation et la résistance aux conditions biotiques et abiotiques. L'exploitation des résultats de ce travail contribueront certainement au développement économique du secteur agricole national.

Conclusion générale et perspectives

Le pool génétique fourni par les ressources génétiques sauvages de betterave, spécifiquement adapté aux environnements marginaux ou de stress, constitue une source inestimable pour améliorer la sélection des betteraves cultivées dans le cadre des nouveaux défis liés essentiellement à l'adaptation au climat actuellement changeant. Elles sont définies par leur capacité à améliorer la résistance aux parasites ou aux maladies et à la tolérance aux conditions abiotiques stressantes telles que la salinité et la sécheresse.

Les études réalisées dans le cadre de cette thèse se démarquaient de leur originalité typique. Une collection marocaine unique d'espèces sauvages apparentées à la betterave cultivée a été caractérisée, à savoir son aire de répartition, la structuration génétique de sa diversité, son adaptation aux contraintes abiotiques et biotiques et son implication dans l'élargissement de la base génétique de betterave à sucre via les hybridations interspécifiques. Ces objectifs sont appliqués aux trois taxons collectés localement, *B. vulgaris* subsp. *maritima*, *B. macrocarpa* et *P. patellaris*, pouvant conduire à leur valorisation et à leur conservation.

La prise en compte des caractéristiques éco-géographiques et climatiques des populations étudiées permet de mettre en évidence leur répartition naturelle, leur capacité adaptative et leur interaction avec l'environnement. Une grande capacité adaptative est attribuée au germoplasme sauvage marocain sous l'effet d'une large gamme de conditions sévères de leurs sites d'origine. *B. vulgaris* subsp. *maritima* et *P. patellaris* sont capables de se développer optimalement dans les sols salins des régions côtières, mais avec une abondance beaucoup plus importante et une distribution éco-géographique large de *B. vulgaris* subsp. *maritima* par rapport aux autres taxons sauvages étudiés. L'effet du froid et de l'aridité est surmonté chez *B. macrocarpa* trouvée principalement dans les zones continentales vers le centre du Maroc. Ces espèces sauvages pourraient se comporter différemment face aux différents stimuli environnementaux donnant naissance à une variabilité génétique qui se traduit par des caractéristiques agro-morphologiques et génétiques diverses.

Une forte variabilité phénotypique a été constatée chez les taxons sauvages de betterave présentant de nombreuses caractéristiques agronomiquement importantes, associées à l'adaptation locale et aux contraintes abiotiques et biotiques, qui seraient utiles dans les programmes de sélection pour améliorer les betteraves cultivées.

Les ressources génétiques de betteraves sauvages du Maroc présentent une valeur exceptionnelle en raison, de leur isolement géographique par les barrières maritimes d'une part et d'autre part de la limite extrême de leur répartition naturelle. Ce réservoir naturel de diversité génique et génétique devrait être exploité pour élargir la base génétique de betterave à sucre via les hybridations interspécifiques. Sachant que la betterave à sucre est une plante produite et développée récemment par l'homme, où les processus de sa domestication pourraient provoquer une certaine instabilité génétique entrainant des difficultés dans les réponses adaptatives aux besoins biotiques et abiotiques de la culture.

La mise au point des techniques et les conditions d'hybridation dans le contexte marocain ont été parfaitement réalisés. Les hybrides obtenus montraient une grande variation génétique, phénotypique et comportementale entre eux et par rapport à leurs parents sauvages et cultivés.

De point de vue cytogénétique, l'étude de la ploïdie a révélé la présence de deux niveaux de ploïdie : diploïde et tétraploïde chez les hybrides ainsi que leurs parents sauvages et cultivés. Le cytotype tétraploïde, détecté chez les hybrides interspécifiques de betteraves et chez les plantes de *B. macrocarpa* rarement trouvés dans la nature, est signalé pour la première fois donnant une originalité typique à ce travail.

Les différents niveaux de ploïdie, détectés chez les hybrides F1 et les génotypes parentaux de *B. vulgaris*, fournit de nouvelles indications sur la diversité cytogénétique du genre *Beta*, qui sont importantes pour les programmes de sélection et d'amélioration via les hybridations interspécifiques.

Une conservation efficace pour une utilisation plus large et rationnelle de ces potentiels phytogénétiques accroît les possibilités de transférer des caractéristiques utiles aux plantes cultivées destinées à alimenter la planète, et faire face aux besoins futurs. Cela concerne, notamment, l'adaptation des cultures aux évolutions climatiques et aux différents stress biotiques et abiotiques.

La collection marocaine de betterave constitue une richesse pour les programmes d'amélioration génétique. La variabilité, la structuration génétique et phénotypique des populations locales et le flux de gènes permettent de réaliser une meilleure gestion de ces ressources. Ces résultats apportent des informations de base utiles dans la gestion durable du germoplasme marocain de betterave sujet de notre étude.

Il conviendrait de compléter le travail réalisé par d'autres objectifs aussi importants que pertinents, tels que :

- Le matériel génétique étudié de betterave ne présente qu'une petite partie de la collection totale de l'INRA. Une caractérisation et évaluation de nouvelles accessions locales permettront de mieux structurer génétiquement la variabilité et le flux de gènes entre les populations des différents taxons existants au Maroc, tout en explorant un maximum de diversité génétique sur une large superficie du territoire national.
- La variabilité phénotypique identifiée devrait être confirmée avec l'étude moléculaire, c'est un outil complémentaire et efficace afin d'évaluer avec plus de précision la diversité génétique. En effet, nous avons initié les analyses moléculaires par l'extraction des échantillons d'ADN en qualité et quantité suffisantes, à partir des échantillons de toutes les populations sauvages étudiées ainsi que des hybrides interspécifiques obtenus. Le protocole d'amplification a été déjà optimisé au cours des études antérieurs au sein de notre laboratoire. Des études moléculaires plus poussées seraient intéressantes pour la recherche des gènes candidats liés à la résistance au stress hydrique, à la salinité, et aux maladies.
- L'étude de comptage chromosomique serait importante et complémentaire pour le germoplasme betteravier marocains.

- L'état actuel de l'aire de répartition des espèces et sous espèces de betterave existantes au Maroc avertissait au danger de raréfaction et les menaces qui peuvent être exercés sur l'abondance et l'existence de ces ressources génétiques. Une actualisation des données pourra contribuer à la conservation efficace et durable du patrimoine génétique des betteraves sauvages.
- Des études comparatives phénotypiques et génétiques plus approfondies doivent être effectuées entre les hybrides diploïdes et tétraploïdes.
- La collection marocaine de l'INRA constitue une base génétique importante et unique qui devra être utilisée dans la création de nouvelles variétés de betterave adaptées localement.
- La sensibilisation sur la valeur génétique importante de germoplasme betteravier marocain et sa préservation serait un objectif nécessaire et urgent à travers les productions scientifiques et des études approfondies sur les populations localement collectées.

Annexes

Original scientific paper
Journal of Central European Agriculture, 2021, 22(2), p.376-389
DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059

Assessment of interspecific hybridization between wild beet *Beta vulgaris* L. *subsp. maritima* and cultivated sugar beet under Moroccan conditions

Siham OUMOUSS[1,2], Ghizlane TOBI[1], Ilham RAHMOUNI[1], Hikmat TAHIRI[2], Yasmina EL BAHLOUL[1] (✉)

[1] National Institute of Agronomic Research (INRA-Morocco), Genetic Resources and Plant Breeding Unit, CRRA-Rabat, BP 6570, 10101 Rabat Institute, Morocco

[2] Mohammed V University, Department of Biology, Botany and Valorization of Plant and Fungal Resources, Faculty of Sciences Rabat, B.P. 1014 RP, Rabat, Morocco

✉ Corresponding author: yasmina.elbahloul@inra.ma

Received: October 6, 2020; accepted: March 23, 2021

ABSTRACT

Obtaining a viable and fertile beet hybrid resulting from wild and cultivated sugar beet crosses under Moroccan conditions is challenging. To deal with hybridization, barriers in sugar beet, such as concordance of flowering period between biannual and annual subspecies, flowering aptitude according to vernalization requirement, genotype incompatibility and hybrid sterility, should be overcome. In our study, interspecific hybrids were obtained from crosses between 17 cultivated sugar beet *Beta vulgaris* subsp. vulgaris and 17 *Beta vulgaris* subsp. *maritima*, collected in different regions of Morocco. Twenty-two agro-morphological traits were used for the evaluation of 208 hybrid plants, under greenhouse conditions. CH and WH hybrids were collected on cultivated and wild parents separately. Most of the hybrids behaved as annual plants, of which 83.17% were able to flower and produce seeds without any vernalization requirements. All WH hybrids and 57.06% of CH hybrids were morphologically similar to their wild parent. However, 24% of CH hybrids were phenotypically similar to their cultivated parent. The remaining CH hybrid plants were behaving as intermediate genotypes between both wild and cultivated parents. Our results showed the success of interspecific beet crosses and emphasized the high variability among hybrid genotypes. This is of great importance for sugar beet improvement and breeding programs and interspecific crosses patterns understanding.

Keywords: genetic diversity, phenotypic characterization, vernalization requirement, heritability

INTRODUCTION

Gene flow or migration is the transfer of genetic material by interbreeding, from one individual to another of the same or genetically close species. The introduction of new genes through allo-polyploidization, interspecies hybridization, increases diversification within the population and leads to new combinations of traits, as well as the adaptability to new environments (Abbott et al., 2013; Soltis et al., 2015).

Beta vulgaris complex provides an excellent biological model of gene flow due to its cross-compatibility with its wild relatives (Panella and Lewellen, 2007; Biancardi et al., 2020). Sugar beet (*Beta vulgaris* L.) is an economically important crop which accounts for almost 30% of the world sugar production (USDA-ERS, 2018). *Beta vulgaris* subsp. maritima (L.) Arcangeli is the main genetic resource of cultivated beet with a large ecogeographical and genetic diversity (Andrello et al., 2017). Agronomic traits introgression via interspecific hybridization between cultivated species and their wild relatives was carried out to confront biotic and abiotic stress, to improve yields in domesticated varieties and to enrich the genetic basis lost during domestication (Biancardi et al., 2012; Monteiro et al., 2018).

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

The existence of progenitors with different adaptive potential within the genus Beta enables the identification of potential hotspot of genetic diversity in order to enhance the tolerances to abiotic stresses, particularly in genotypes collected under extreme environments (Monteiro et al., 2018). These resources are also considered as drought and salinity tolerant plants (Panella and Lewellen, 2007; McGrath et al., 2011). The wild progenitors involved in interspecific hybridizations generate novel genetic diversity and can increase the adaptive potential.

Sea beet germplasms might provide an important reservoir of resistant genes to diseases and pests, that could be utilized in sugar beet breeding (Panella and Lewellen, 2007; McGrath et al., 2011). Recent major achievements in beet breeding relate to the identification of new sources of resistance and their introgression into sugar beet germplasm (Biancardi et al., 2010; Panella et al., 2016). These achievements were attained using multidisciplinary new technologies combining genetic and molecular tools. The identification of the Rz-genes on chromosome 3 (Capistrano-Gossmann et al., 2017), and their incorporation in sugar beet germplasms confer a resistance against beet necrotic yellow vein virus (BNYVV), which causes rhizomania, the major root disease of beet worldwide (Biancardi and Tamada, 2016). Furthermore, genetic resistance to Cercospora leaf spot (caused by *Cercospora beticola*) was more and less controlled (Taguchi et al., 2011). Cytoplasmic male sterility system (Owen, 1945) and doubled haploid sugar beet clones from ovule culture were used to develop hybrids for Rhizoctonia root rot and curly top resistance mapping (Eujayl et al., 2016).

In the Moroccan context where sugar beet is a relatively newly cultivated crop, interspecific hybridization is encountering numerous obstacles such as coincidence of the flowering period between an annual wild species and a biennial cultivated species, ability of flowering of sugar beet in limited vernalization areas, and the viability and adaptation of interspecific hybrids. To overcome these obstacles, enormous efforts have been made since 2015 within the INRA-Morocco Research Program to obtain viable and fertile hybrids, with a combination of genes of interest for cultivated beet germplasm enhancement and breeding.

In this context, the objectives of the present study are to: (i) succeed in interspecific crosses between sugar beet (*B. v.* subsp. *vulgaris*) and wild relatives (*B. v.* subsp. *maritima*) grown locally; (ii) evaluate morphological diversity within hybrids and between hybrids and their parents; (iii) establish heritability of studied traits.

MATERIAL AND METHODS

Plant material

Twenty-one interspecific hybridizations have been carried out between cultivated beet (*B. v.* subsp. *vulgaris*) and wild beet (*B. v.* subsp. *maritima*). Studied wild genotypes were collected during the reproductive period in 2010 and 2012 from areas with different geographical and ecological characteristics in Morocco. Sugar beet genotypes are originating from germplasm lines in the national breeding program. Cultivated genotypes involved in this study required a period of vernalization of 240 days to 261 days, from sowing to maturity, to flower and produce seeds. Table 1 summarizes the main ecological and behavioural characteristics of parental genetic material used in this study.

Methods

In October 2017, seventeen samples of cultivated beet *B. v.* subsp. *vulgaris* were transplanted after 1 month from sowing in the greenhouse at Merchouch, experimental station of the National Institute of Agronomic Research (INRA- Morocco) (33°36'48.8"N; 6°43'03.3"W; Altitude: 339 m). Experimental field is characterized by an annual cumulative rainfall ranging from 246.4 to 542.8 mm and a mean temperature reaching -0.5 °C in January and 45 °C in August during 2017 and 2018. This site was chosen for its adequate climatic conditions for vernalization and seed production of sugar beet genotypes.

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

Table 1. Agro-morphological and ecological characteristics of 17 wild and 17 cultivated beet parent genotypes involved in interspecific hybridization of Moroccan beet germplasm (*B. vulgaris* L.). WP: wild parent; CP: cultivated parent

	Parental genetic material	
	B. v. subsp. *maritima* (WP)	*B. v.* subsp. *vulgaris* (CP)
Vernalization requirement	Spontaneous (no requirement)	Cold period (-4 to 7 °C) for 45 to 70 days
Number of days to flowering (days)	145.9	240
Flowering time (days)	22.56	48
Seed formation period (days)	207.7	261
Average yield/plant (g)	4.18	133
Vegetal biomass	Low	Important
Life cycle	Annual	Biannual

Seventeen genotypes of *B. v.* subsp. *maritima* were planted under greenhouse conditions in December 2017, with a delay of 65 to 77 days compared to sowing date of cultivated genotypes, to synchronise flowering season between both parental forms.

Before flowering time, wild plants were transported to the field for the interspecific crossing, as shown in Figure 1. Parent genotypes were sown and characterized based on agro-morphological characteristics in 2016 - 2017, one year before the evaluation of interspecific crosses.

Two branches, one from each plant, were bagged with white parchment bags (12 × 18 cm) to control hybridization. At maturity, seed-balls were harvested from both wild and cultivated branches separately so that maternity of each seed was known.

In December 2018, interspecific hybrids were sown under controlled greenhouse conditions with a temperature range between 22 and 28 °C and a humidity rate above 60%. A total of 208 viable plants were analysed in this study (Figure 2).

Morphological characterization

Twenty-two morphological traits were evaluated according to "*Bioversity International*" Beta descriptors (formerly International Plant Genetic Resources Institute: IPGRI, 1991).

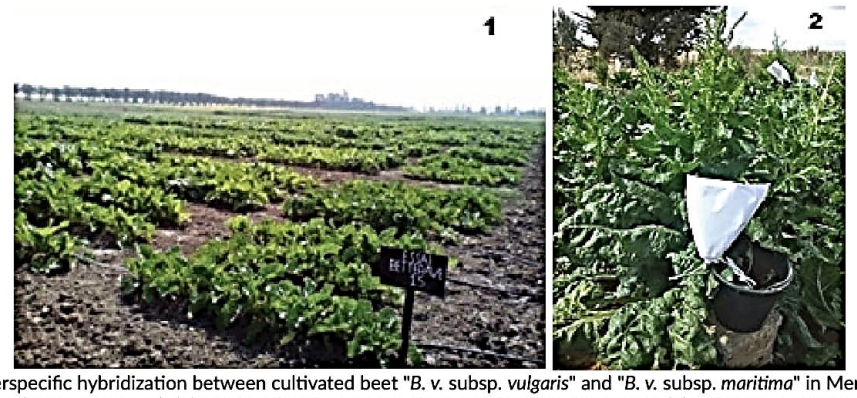


Figure 1. Interspecific hybridization between cultivated beet "*B. v.* subsp. *vulgaris*" and "*B. v.* subsp. *maritima*" in Merchouch experimental station (INRA- Morocco). (1) Field trial with separate plots of cultivated sugar beet. (2) Hybridization with a bolting sugar beet plant in the field and a wild plant in the black hard plastic pots.

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

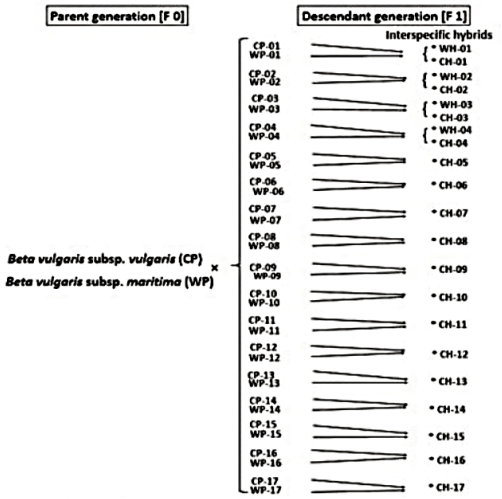


Figure 2. Crossing scheme of interspecific hybrids between 17 genotypes of *B. v.* subsp. *vulgaris* and 17 wild genotypes of "*B. v.* subsp. *maritima*. WH = hybrids from wild maternal branch. CH = hybrids from cultivated maternal branch.

Five qualitative traits related to leaf color (1 = Yellow ; 2 = Light green ; 3 = Green), petiole color (1= White ; 2 = Yellow ; 3 = Green ; 4 = Pink ; 5 = Red), stem color (1 = Green ; 2 = Green/Red ; 3 = Red) , leaf pigmentation (0 = Absent ; 1 = Spotted ; 2 = Red vein ; 3 = Entire red) and growth habit (1 = Erect ; 2 = Erect / procumbent ;3 = Procumbent ; 4 = Erect/prostrate ; 5 = Prostrate) and seventeen quantitative traits related to leaf blade length (cm), leaf blade width (cm), petiole length (cm), petiole width (cm), plant height (cm), foliage diameter (cm), number of stems (main stem + side stems), germination rate (%), number of days to germination (from sowing to seedling emergence), number of days at bolting (from sowing to main stem elongation), number of days to flowering (from sowing to the start of flowering), flowering time (number of days from the beginning to the ending of flowering), number of days at seed formation (from sowing to seed formation), life span (from sowing to last harvest), number of seeds per plant (at the end of the vegetative cycle), weight of seeds per plant (g) and weight of 1000 seeds (g). These traits were related to vegetative and reproductive, developmental stages and yield. For the characterization of leaf surface, ten random leaves per plant were examined. The measurements were carried out on the plants before bolting.

Statistical analysis

As a means to characterize interspecific hybrids based on the morphological data sets, and to identify groups of phenotypically similar characters, statistical analyses were applied to both data traits sets separately.

Analysis of variance (ANOVA), and Duncan's multiple comparison test were used for quantitative traits. Principal Component Analysis was performed to determine the phenotypic proximity between hybrids and their parents. Linear regression coefficient in quantitative traits of hybrid plants was computed to obtain an estimate of broad sense heritability, as suggested by Hansche et al. (1972). Heritability analysis concerned wild parent (h^2_{wp}) and cultivated parent (h^2_{cp}). Two traits related to number and weight of seeds per plant were excluded from PCA and linear regression analyses, due to the clear difference between grain yield of cultivated and wild plants.

For the morphological qualitative characteristics, the frequency distribution of each morphotype was treated. All statistical analyses were carried out using SPSS software version 23.

RESULTS AND DISCUSSION

In the present study, seeds were harvested mainly on cultivated genotypes. Seeds were more abundant for 13 out of 17 crosses as follows (CH-05, CH-06, CH-07, CH-08, CH-09, CH-10, CH-11, CH-12, CH-13, CH-14, CH-15, CH-16 and CH-17). Four hybrid progenies were harvested both on wild (WH-01, WH-02, WH-03 and WH-04) and cultivated genotypes (CH-01, CH-02, CH-03 and CH-04). Results seem to lead to the hypothesis that cultivated beet were more receptive to wild pollen. Wild beet behaves more as pollinators than female plants for more than 83% of the crosses.

Genetic diversity of qualitative agro-morphological traits

With respect to qualitative traits, the results showed a large phenotypic variability in the beet progenies. Hybrid plants showed petioles with three colors (Figure 3, A). Green color proportion ranged from 50 and 78.6%,

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

red color proportion oscillated from 8.3 and 3.6%, and intermediate color between red and green was from 41.6 and 17.8% in WH and CH hybrids, respectively. Wild parents (WP) were characterized by four different petiole colors: green (32%), red (11%), green/red (47%) and pink (10%). However, uniform green petioles have been observed in all cultivated parents (CP). Green petioles observed in both parents may explain the high percentage of this morphotype in hybrid progenies, particularly in CH hybrids (78.6%). Red and red/green petioles were recorded in higher frequency in WH hybrids and were observed only in wild parent, suggesting the heritability of these morphotypes from wild maternal parent. Basically, CH hybrids tend to be similar to cultivated parents for the green-colored petiole (78,6%), in comparison with wild parent. In general, both WH and CH hybrids are situated at an intermediate level of petiole color between the parents.

Only green color blade was observed in all hybrid groups (WH and CH) as well as in their parents. This characteristic is transmitted to the progeny and remains stable for F1-generation.

Figure 3 (B) shows the results of qualitative traits related to stem color. Hybrid plants were characterized by green, red and green/red stems. Frequencies of these morphotypes recorded in WH hybrids were of 33.3% for green, 16.6% for red and of 50% for green/red petiole color. However, CH hybrids showed a percentage of 80.4% for green petiole color, 7.1% of red petiole color and 12.5% of green/red petiole color. These morphotypes were also observed in wild parent in a frequency of 5.26% for green, 84.4% for red and 10.52% for green/red stems. Cultivated parents were characterized by green stems. Therefore, red color is probably inherited from wild parent and transmitted to WH hybrids, in a higher percentage than to CH hybrids. Regarding the stem color, CH hybrids are more similar to cultivated parents 'CP', even if the 2 types of hybrid plants are intermediate between their parents.

Leaf pigmentation of each interspecific hybrid and parent genotype results are reported in Figure 3-C. They show that leaves with a larger proportion of green pigmentation were dominant in the studied genotypes, explained by the absence of red coloration in the tissue. This color is due to the concentration and proportion of some red pigments, such as betalain and betanin in beet (Manetas, 2006; Hatlestad et al., 2012). Many scientific studies reported the evidence that betalains provided antioxidant and anti-inflammatory properties (Suganyadevi et al., 2010; Tan et al., 2015).

Low percentages of red veins (14.3%) and red spots (3%) on leaves were observed on CH hybrids, while CP parents have no red veins or spots. This trait is inherited from a wild parent and transmitted to both CH and WH hybrids. Figure 3-C shows that red veins are more expressed in WH hybrids (41.6%) compared to WP (21%). This result is probably due to the expression of hidden or recessive alleles in CP parents and expressed through the progeny.

Red pigmentation accumulation in leaves, stems and roots of betacyanic plants depends on the species (Cai et al., 2001) and is probably correlated with photoprotective functions of betacyanin in abiotic stresses (Burger and Edwards, 1996; Shu et al., 2009; Nakashima et al., 2011; Casique-Arroyo et al., 2014). In our study, WH hybrids presented higher red pigment accumulation in their tissue compared to CH hybrids. Genes coding for red pigmentation could therefore be transmitted from wild parent, characterized by a high resistance to biotic and abiotic stress (McGrath and Panella, 2018; Biancardi et al., 2020).

Phenotypic profiles related to growth habit show considerable variation. For the studied categories of beet (Figure 3-D), plants with erect and erect-procumbent growth habit were more predominant and observed commonly in all groups. Two other morphotypes (erect-prostrate and prostrate) have been present in low frequency ranging from 10.1 to 10.5% (erect-prostrate habit), and from 0.6 to 5.2% (prostrate habit), in CH and WP hybrids, respectively. Erect (33%) and erect-procumbent (67%) types were observed in equal proportions between WH hybrids and their cultivated parents indicating their

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

phenotypic similarity in growth habit. Furthermore, CH hybrids inherited two different and additional growth types, prostrate and erect-prostrate, from their wild parents.

With regard to the five studied morphological characters, qualitative phenotypic characterization of beet hybrids (F1) and their parental genotypes show great variability. In general, interspecific hybrids showed intermediate properties between cultivated and wild parents for most traits. They express maternal and paternal morphological characters in unequal frequencies, showing some heritability of these characters in progeny generation and the expression of new ones as a result of gene combination. Parental genotypes of *B. v.* subsp. *maritima* express more different morphotypes compared to cultivated ones. According to our study, these morphotypes appeared in the progeny probably explaining the considerable impact of the wild parent performance for the transmission of qualitative traits in interspecific hybridizations. In comparison to CH hybrids, a percentage of 91.66% of WH plant hybrids had inherited a more pronounced petiole red pigmentation (red/green: 71.6% and red: 8.3%), stems (red/green: 50% and red: 16.6%) and foliage (red vein: 41.6%). Wild parent contributed to the transmission of this trait to 13.37% of CH hybrids, even with small frequencies for spotted pigmentation (3%) and erect/prostrate (10.1%) and prostrate (0.6%) growth habit. 86.63% of cultivated parent issued hybrids (had mainly green and poorly pigmented foliage, similar to the dominant phenotypic appearance of cultivated parent).

Genetic diversity by quantitative agro-morphological traits

Characterization and variation study

The analysis of variance for quantitative phenotypic data showed statistically highly significant difference among the two studied interspecific hybrid groups WH and CH, except for traits related to petiole width (Table 2). Significant differences observed in different quantitative traits showed a genetic variation among the evaluated beet hybrid genotypes.

Coefficient of variation (CV) was calculated for each agro-morphological trait and for all tested groups of hybrids as well as their parents. A high variation was observed in the hybrids harvested on the wild parent branch, rather than those harvested on the cultivated one. CV overall ranges were between 0.55 and 214% for WH hybrids and between 0.29 and 122.6% for CH hybrids. In parallel, variation was higher in WP parents (17.33 to 116.9%) than CP parents (5.28 to 91.04%). A highly significant variability was revealed between cultivated parents and CH hybrids for leaf blade length and width, foliage diameter, and number of days to germination, to bolting, to flowering stages, and at seed formation. Significant differences within both parents were observed in plant height, number of seeds per plant, weight of seeds per plant and 1000-seeds weight.

In WH hybrids, the phenotypic traits related to leaf blade width, petiole length, foliage diameter, number of days to germination, to bolting and to flowering stages, seed formation and number of seeds per plant showed

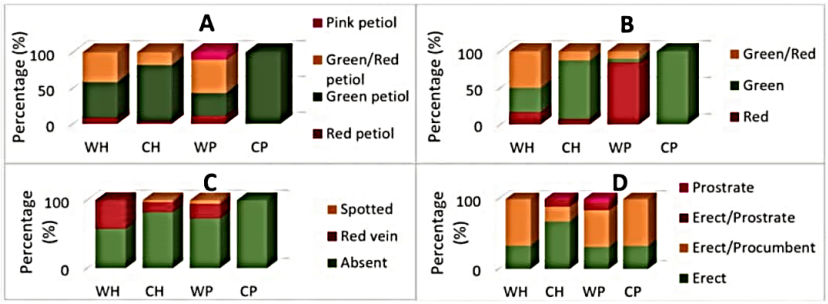


Figure 3. Qualitative traits related to petiole color (A), stem color (B), leaf pigmentation (C) and growth habit (D), used for the phenotypic characterization of, "WH/CH" hybrids obtained from crosses between *B. v.* subsp. *vulgaris* × *B. v.* subsp. *maritima*, as well as their wild parents "WP" and cultivated parents "CP".

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

a significant difference between WH hybrids and their cultivated parents CP. These hybrids present significant differences in comparison to both wild and cultivated parents for four quantitative traits: leaf blade length, plant height, seed weight per plant and 1000-seeds weight per plant.

Mean values of hybrids and parent groups had a wider variation for different phenotypic traits (Table 2). Hybrids from cultivated maternal parents (CH), were characterized by an important vegetal biomass and late vegetative and reproductive stages. While hybrids from wild maternal parent (WH), showed relatively low vegetal biomass production and precocious developmental stages. Grain yield, number and weight of seeds per plant were also higher in CH hybrids, compared to WH hybrids, contrasting to 1000-seeds weight, which was slightly higher in WH hybrids.

Heritability and phenotypic similarity

The analysis of h^2 based on parent-offspring regression, and quantitative morphological data was used to estimate phenotypic relatedness between progeny and their parents. Histograms of h^2 based on R-square values of parent-offspring regression for 21 interspecific hybridizations are shown in Figure 4.

Estimated heritability ranged from 0.03 for petiole length to 0.98 for flowering time in wild maternal parents (h^2_{WP}), and from 0.02 for bolting to 0.91 for leaf blade length in cultivated maternal parents (h^2_{CP}).

In general, the studied traits were unequally heritable from parents. For phenotypic parameters related to plant growth in WH hybrids, observed phenotypic relatedness between hybrid plants compared to their wild and cultivated parent varied respectively from 0.05 for leaf

Table 2. Mean comparison of agro-morphological traits of interspecific hybrids, wild and cultivated parents of *Beta vulgaris* L.

Variables	WP	CP	WH	CH
Leaf blade length (cm)	12.19	16	6.73 $^{**WP/***CP}$	11.14^{***CP}
Leaf blade width (cm)	6.45	14	4.71^{***CP}	7.2^{***CP}
Petiole length (cm)	11.9	14	9.11^{*CP}	11.25***
Petiole width (cm)	0.36	1	0.29	0.54
Number of stem (cm)	3.23	10	3.23***	4.48***
Plant height (cm)	77.63	119	59.85$^{**WP/***CP}$	54.29$^{**WP/***CP}$
Foliage diameter (cm)	39.41	60	34.06^{***CP}	37.5^{***CP}
Number of days to germination (days)	17.88	7	16.15^{*CP}	18.26^{***CP}
Number of days at bolting (days)	104.5	237	82.08^{***CP}	129.08^{***CP}
Number of days to flowering (days)	145.9	240	117^{***CP}	151.3^{***CP}
Flowering time (days)	22.56	48	13.38***	14.71***
Number of days at seed formation (days)	207.7	261	157^{***CP}	177.9^{***CP}
Life span (days)	210.4	309	203.3**	244.6**
Number of seeds/plants	168.6	2598	85.69^{***CP}	196^{*WP***CP}
Weight of seeds/plant (g)	4.18	133	1.88^{***WP***CP}	4.67^{***WP***CP}
Weight of 1000 seeds (g)	18.18	22	13.14^{*WP*CP}	12.31^{***WP***CP}
CV (%) interval	17.33 - 116.9	5.28 - 91.04	0.55 - 214	0.29 - 122.6

(*) significant difference depending on CP: cultivated parent/WP: wild parent (*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001) CV: coefficient of variation. WP: Wild Parent; CP: Cultivated Parent; WH: hybrids from wild maternal branch; CH: hybrids from cultivated maternal branch

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

blade length to 0.98 for flowering time, and from 0.07 for petiole width to 0.91 for leaf blade length. General trends observed in the heritability profiles of WH hybrids show that wild maternal parent has a predominant role in the transmission of evaluated characteristics. However, the leaf blade length was a heritable trait from the cultivated parent with h^2_{CP} ranging from 0.47 to 0.91.

The distribution of heritability rate values was asymmetrical for all quantitative traits measured the two parents in CH hybrid plants. For 208 genotypes of CH hybrids, the heritability estimation for traits related to plant growth ranged from 0.1 for petiole width to 0.89 for number of stems for h^2_{WP}. Concerning h^2_{CP}, the lowest value was 0.13 for petiole length and the highest value reached 0.89 for leaf blade length. The highest heritability rate of germination was between 0.54 and 0.89, and the lowest one was of 0.16 and 0.17 for h^2_{WP} and h^2_{CP}, respectively. Apart from interspecific crosses, CH-01, 02, 03 and 04 have remained in a vegetative state, without reaching the bolting and flowering stage. A total of 149 hybrid plants showed a moderate heritability ranging from h^2_{WP} = 0.14 (bolting) to h^2_{WP} = 0.61 (flowering time). h^2_{CP} values were fluctuated between 0.4 for bolting and 0.87 for flowering. The heritability h^2 estimates obtained for 1000-seeds weight ranged from 0.12 to 0.44 for h2WP, and from 0.17 to 0.79 for h^2_{CP}.

Moderate to high heritability was obtained in both parental genotypes. For most traits, a strong heritability rate (more than 50%) was observed for leaf blade length and width, plant height, foliage diameter, number of stems, germination, bolting, flowering, flowering time, seed formation life span and 1000-seeds weight with $h^2_{WP} \geq 50$ to 97%. For leaf blade length and width, petiole length and width, number of stems, foliage diameter, plant height, germination, flowering, flowering time, seed formation and 1000-seeds weight, heritability rate h^2_{CP} ranged from 55 to 91%. A low to moderate heritability was recorded for petiole width and length (h^2_{WP} from 10 to 48%), and for bolting and life span, $h^2_{CP} \geq 4$ to 40%. A dominant transmission rate of wild-parents phenotype was observed in 58 to 100% of WH hybrids for all studied traits, except, the leaf blade length which present a heritable trait from cultivated parent in all WH hybrid plants. For CH hybrid plants, the cultivated parent is strongly involved in the transmission of phenotypic traits with a percentage of 12.5 to 85%, while up to 57% of CH hybrids showed phenotypic traits more or less similar to their wild parent. In addition, an intermediate phenotypic expression between the parents was also found in 6 to 53% of the CH hybrids.

Similar and heritable morphological traits have been identified in other species, as for plant height in *Festuca arundinacea*, the estimates broad-sense and narrow-sense heritability were high (83 and 97% respectively) (Majidi et al., 2009). In rice, Singh et al. (2007) also found a high heritability in broad sense recorded for plant height (62.86%), days to 50% flowering (93.25%) and grain yield (55.54%). Concerning sugar content in sugar beet, maternal impact was greater than paternal one. This result could be explained by progeny-mother heritability coefficient reaching 28.6%, substantially high compared with a progeny-father heritability coefficient of only 7% (Jassem et al., 2000). Heritability estimates based on parent-offspring regression is common and effective in beet breeding to improve white sugar yield and root yield, resistance to abiotic stress, such as drought tolerance, and biotic stress, such as resistance to Cercospora Leaf Spot (Smith et al., 1974; Setiawan et al., 2000; Ober et al., 2004; Würschum et al., 2013).

Phenotypic similarity between beet hybrids and their parents were demystified by a PCA conducted using quantitative traits related to plant growth, vegetative and reproductive developmental stages of 208 hybrids and 34 parent genotypes. Based on the first two axes PCA, hybrids and parent groups were divided into three main groups based on phenotypic quantitative traits (Figure 5).

The first group (blue circle) is the largest in terms of number of plants with 62% of total studied genotypes. 57.06% are CH hybrids (CH-05, 06, 07, 12, 13, 14, 15, 16 and 17), all WH hybrid plants and all wild parent (WP). This group was characterized by a low vegetal biomass, early developmental stages and a relatively high 1000-

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

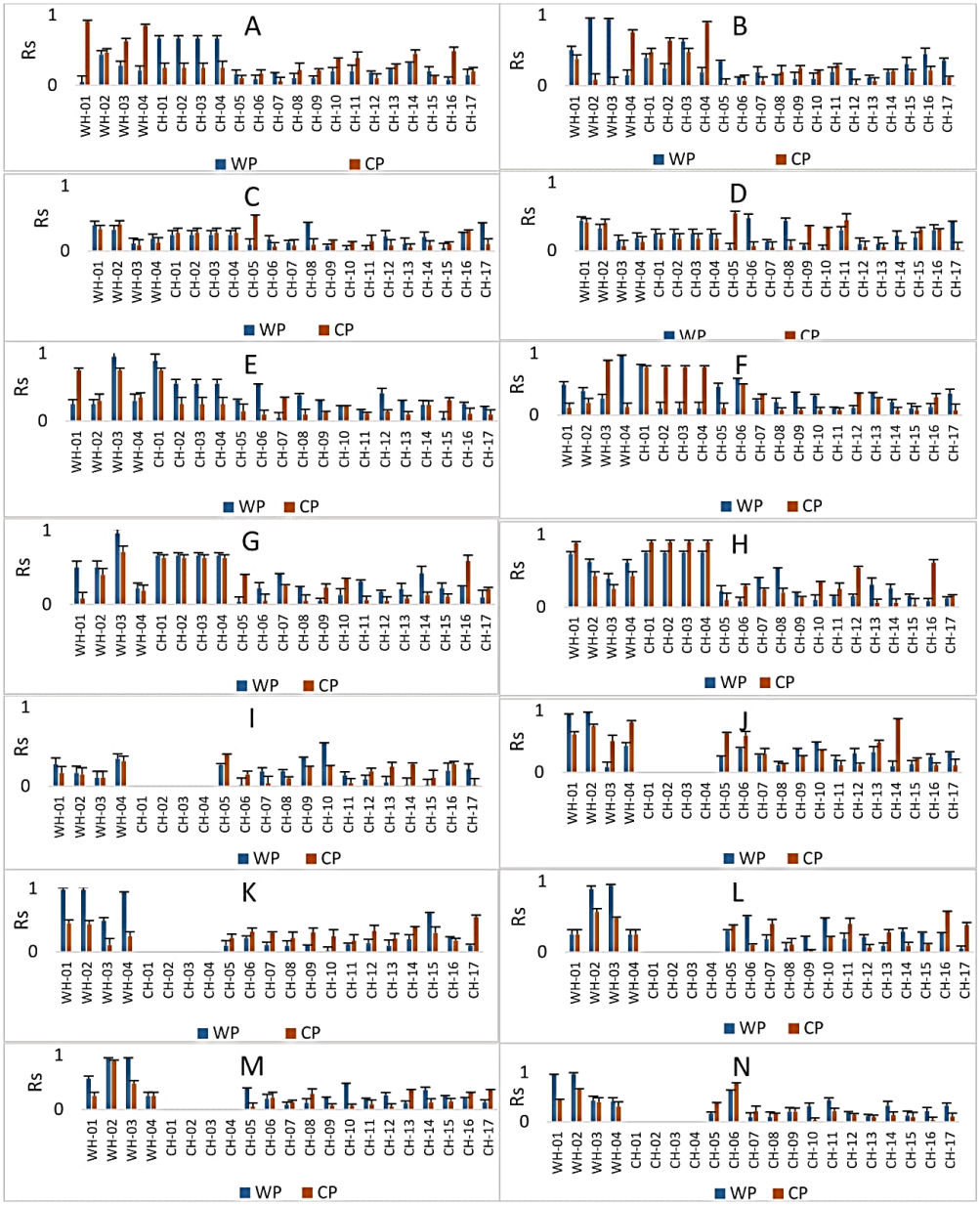


Figure 4. Histograms of h^2 based on R-square values of parent-offspring regression for fourteen quanlitative traits of beet interspecific hybrids: (A) Leaf blade length, (B) Leaf blade width, (C) Petiole length, (D) Petiole width, (E) Number of stems, (F) Plant height, (G) Foliage diameter, (H) Number of days to germination, (I) Number of days at bolting, (J) Number of days to flowering, (K) Flowering time, (L) Number of days at seed formation, (M) Life span and (N) 1000-seeds weight. WP = wild maternal parent and CP = cultivated maternal parent.

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

seed weight (reaching 27.23 g). This result demonstrates the phenotypic relevance of most hybrids with WP parents, especially for leaf blade length and width, petiole width, plant height, life span and 1000-seeds weight.

The second group (green circle) concerned 21.15% of the total studied plants, with four CH hybrids (CH-08, 09, 10 and 11) and all cultivated parent (CP). This group was characterized by an important vegetal biomass and ramification, vegetative stages, late reproductive stages and a 1000-seed weight ranging between 9.7 and 13.23 g. A great phenotypic similarity was revealed between these four hybrids and their cultivated parents with the regard to leaf blade length, petiole size, number of stems, flowering date, development cycle to seed formation, as well as life span and 1000-seeds weight.

Similarly, the third group (yellow circle) included four CH hybrids (CH-01, 02, 03 and 04), representing 16.83% of total hybrid plants. This group revealed intermediate properties between wild and cultivated parents. Hybrids of this group didn't flower under greenhouse conditions. This could be explained by a requirement of vernalizing temperature with bolting resistant gene inherited from cultivated parent.

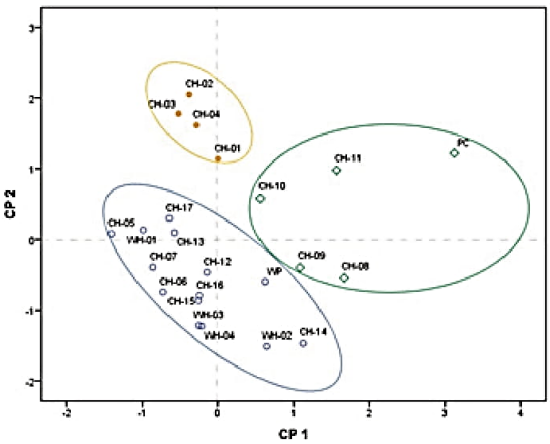


Figure 5. PCA of interspecific hybrid and parent groups based on fourteen phenotypic traits upon the first two axes, explaining 58.24% of the total variation. WP = wild parent of *B. v.* subsp. *maritima*, CP = cultivated parent of *B. v.* subsp. *vulgaris*, WH = hybrid from wild maternal branch, CH = hybrid from cultivated branch

Resultant PCA indicated a large variation in interspecific hybrid groups. This analysis is commonly used as an efficient tool to identify genetic diversity among the populations and genotypes in beet (Viard et al., 2004; Galewski and McGrath, 2020) as well as in several other species (Danbe, et al., 2018; Karagoz et al., 2020). Obtained hybrid characterizations revealed a broad phenotypic variation. It suggests that these genotypes could be used in beet breeding and genetic improvement programs, since the overlap of crossing barriers was achieved. A wide range of combined traits was revealed by the progeny.

Vernalization requirement

Flowering period synchronization between wild and cultivated beet is a major obstacle to interspecific hybridizations under Moroccan conditions. Therefore, obtaining a viable and fertile hybrid with a high germination rate exceeding 65% (Figure 6), remained a great success. This overlapping flowering periods requires a knowledge of locally adapted agricultural practices, especially a strict respect of flowering period coincidence between two parents. Cultivated sugar beet genotypes required a cold period of -4 to 7 °C for a period ranging from 65 to 77 days to induce bolting and flowering under Morocco climatic conditions. Many studies showed that cold period seems to influence the probability of flowering in beet and in other species (Van Dijk and Desplanque, 1999; Boudry et al., 2002). That has been mastered after several studies conducted by INRA.

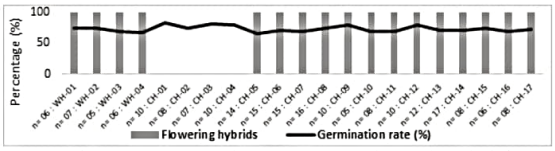


Figure 6. Germination rate (%) of 208 beet interspecific hybrids tested in greenhouse conditions. The histograms represent flowering hybrids. The number of genotypes investigated (n) is indicated.

The flowering has been shown to be largely requiring a vernalization period in cultivated *B. v.* subsp. *vulgaris* (Reeves et al., 2007). It is a process by which prolonged cold exposure can result in a transition from vegetative to reproductive stage. In most commercial cultivars of sugar

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

beet, flowering induction under long days (the threshold value being about 14 h, Van Dijk and Boudry, 1992) requires a cold period from 10 to 16 weeks of exposure to optimal temperatures between 4 and 6 °C (McGrath and Panella, 2018). The regulation of flowering time in beets is controlled by the interplay of two paralogs of two FT-like genes (*BvFT1/BvFT2*; Pin et al., 2010). Vernalization requirement appears to be strongly related to temperature (Limin and Fowler, 2006), geographical latitudinal gradients (Boudry et al., 2002; Rhoné et al., 2008), and photoperiod and cold treatment (Michael et al., 2020).

The absolute requirement for any vernalization is controlled by a single "bolting gene B" (Boudry et al., 1994; Hôft et al., 2018). Genotypes carrying the dominant B allele flower under long days without vernalization requirement (Van Dijk et al., 1997). A high percentage of studied hybrids (83.17%), including all hybrid plants from wild maternal parent of *B. v.* subsp. *maritima*, WH-01, 02, 03 and 04, and thirteen hybrids (CH-05, 06, 07, 08, 09, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 and 17) from cultivated parent of *B. v.* subsp. *vulgaris*, flower under non-vernalizing conditions. While CH-01, 02, 03 and 04 (from cultivated parent) were not able to flower under the same conditions (Figure 6). The ability to flower of studied hybrids seems to be an inherited trait from wild parents carrying the allele B which cancels the vernalization requirement completely (Van Dijk et al., 1997; Boudry et al., 2002). The difficulty of flowering of 19.02% of CH hybrids could be explained by the impact of environmental factors such as high temperatures and light intensity, on Bb heterozygous genotypes. (Guan et al., 1992; Boudry et al., 1994).

A significant variability between and within interspecific crosses was observed for number of days to flowering compared to their cultivated parents. These fluctuated between 117 and 151 days in WH and CH hybrids, respectively (Table 2). Flowering time is an important characteristic feature in hybridization, where an overlapped and prolonged flowering time can increase the chances of crossbreeding between two parents. A non-significant difference in duration of flowering was recorded in all tested hybrid groups. Flowering time was approximately the same among hybrids and varies between 13.3 and 14.7 days noted in WH and CH hybrids, respectively. However, a difference was observed in the flowering time for wild and cultivated parents, *B. v.* subsp. *maritima* (23 days) and *B. v.* subsp. *vulgaris* (48 days) (Table 2). Flowering synchronization as well as earlier reproduction in wild beets could be due to natural selection to ensure the perennity of the species (Boudry et al., 2002).

The timing of first reproduction in numerous plant species has been shown to be correlated with an interactive myriad of internal and environmental factors (Simpson et al., 1999), notably, day length, temperature, or vernalization requirement (Van Dijk et al., 1997; Limin and Fowler, 2006; Im et al., 2020). Under controlled greenhouse conditions, significant variability for seed formation (number of days to grain maturity) was observed among hybrids, with an average of 157 and 177 days in WH and CH hybrids, respectively (Table 2). The seed formation was observed in all WH hybrid plants and in 81% of CH hybrids.

The viable hybrids presented an intermediate behaviour between the two parents regarding the studied descriptive parameters. Globally, the tendency was towards an annual vegetative cycle. WH hybrids from the wild maternal branch are more similar to their wild parents for spontaneous flowering, indicating probably a pronounced genetic impact on vernalization requirement suppression (dominancy of B gene). That was also observed in CH hybrids from the cultivated maternal branch, however, only 19% of hybrids had a longer cycle approaching biennial cultivated beet and a high vegetal biomass.

The hybrids distinctly different from parental types were used for their high level of diversity that could produce new phenotypes. F1 progeny of different genotype crosses was also studied by several researchers to deal with the constraints and find possible ways to increase the level of sugar beet heterosis. Logvinov et al. (2019) reported that the seed productivity of simple

Original scientific paper DOI: /10.5513/JCEA01/22.2.3059
Oumouss et al.: Assessment of interspecific hybridization between wild beet Beta vulgaris L....

(single-cross) male sterile hybrids was on average 12.4% higher than the seed productivity of the original male sterile lines. The indicators of sterility and individual fertility have remained at stable level in individual single-crosses as well as in male sterile lines. In another study, heterosis in diploid and triploid F1 hybrids was not enhanced with the increasing of the paternal genome dosage and using highly heterozygous paternal genomes (Hallahan et al., 2018).

CONCLUSION

Obtaining a viable and fertile beet hybrid resulting from wild *B. v.* subsp. *maritima* and sugar beet crosses under Moroccan conditions is an important step for the development of sugar beet enhanced varieties. Beet hybrids showed considerable variation in interspecific crosses results, due to genetic combination between two different subspecies.

A moderate to high heritability was observed in most evaluated agro-morphological traits. In WH hybrids and a large proportion of CH hybrids, heritability from wild parents was relatively higher than from cultivated ones, making evidence of the relative genetic impact of wild parents on the progeny. Wild genotypes showed a higher performance of trait transmission in comparison with cultivated genotypes.

Agro-morphological traits were heritable from cultivated parent or from both parents in a less proportion of CH hybrids.

A high phenotypic diversity within and among hybrids was determined. Vernalization requirement can largely explain the differences in flowering between the hybrids. The majority behaved as annual plants, with an intermediate developmental stage between both parents. Hybrid that did not flower under non-vernalizing conditions during the first year, presented a longer cycle approaching the one of biennial cultivated parent, characterized by a high vegetal biomass.

Further investigation on the gene heritability and transmission based on obtained results will be for considerable input for genetic diversity and germplasm enhancement, as the research is an initiation of the Moroccan wild beet germplasm genetic evaluation.

REFERENCES

Abbott, R.J., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J.W., Baird, S.J.E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C.A., Buggs, R., Butlin, R.K. (2013) Hybridization and speciation. Journal of Evolutionary Biology, 26 (2), 229-246. DOI: https://doi. org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x

Andrello, M., Henry, K., Devaux, P., Verdelet, D., Desprez, B., Manel, S. (2017) Insights into the genetic relationships among plants of *Beta* section *Beta* using SNP markers. Theoretical and Applied Genetics, 130 (9), 1857-1866. DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-017-2929-x

Biancardi, E., McGrath, J.M., Panella, L.W., Lewellen, R.T., Stevanato, P. (2010) Sugar beet. In: Bradshaw, J.E., ed. Tuber and Root Crops, Handbook of Plant Breeding: Springer New York, NY, pp. 173–219. DOI: https://doi. org/10.1007/978-0-387-92765-7_6

Biancardi, E., Panella, L.W., McGrath, J.M. (2012) *Beta maritima*-The Origin of Beets. Dordrecht-Heidelberg-London: Springer New York.

Biancardi, E., Tamada, T. (2016) Rhizomania. Switzerland: Springer International Publishing

Biancardi, E., Panella, L.W., McGrath, J.M. (2020) *Beta maritima*-The Origin of Beets, Second Edition. Switzerland AG: Springer Nature.

Boudry, P., Mccombie, H., Van Dijk, H. (2002) Vernalization requirement of wild beet *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: among population variation and its adaptive significance. Journal of Ecology, 90 (4), 693-703. DOI: https://www.jstor.org/stable/3072271

Boudry, P., Wieber, R., Saumitou-Laprade, P., Pillen, K., Van Dijk, H., Jung, C. (1994) Identification of RFLP markers closely linked to the bolting gene B and their significance for the study of the annual habit in beets (*Beta vulgaris* L.). Theoretical and applied genetics, 88 (6-7), 852-858. DOI: https://doi.org/10.1007/BF01253996

Burger, J., Edwards, G.E. (1996) Photosynthetic efficiency, and photodamage by UV and visible radiation, in red versus green leaf *Coleus varieties*. Plant and Cell Physiology, 37 (3), 395-399. DOI: https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a028959

Cai, Y.Z., Sun, M., Corke, H. (2001) Identification and distribution of simple andacylated betacyanins in the *Amaranthaceae*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 49 (4), 1971–1978. DOI: https://doi.org/10.1021/jf000963h

Capistrano-Gossmann, G.G., Ries, D., Holtgräwe, D., Minoche, A., Kraft, T., Frerichmann, S.L., Soerensen, T.R., Dohm, J.C., González, I., Schilhabel, M., Varrelmann, M. (2017) Crop wild relative populations of *Beta vulgaris* allow direct mapping of agronomically important genes. Nature communications, 8 (1), 1-8. DOI: https://doi.org/10.1038/ncomms15708

Casique-Arroyo, G., Martinez-Gallardo, N., de la Vara, L.G., Delano-Frier, J.P. (2014) Betacyanin biosynthetic genes and enzymes are differentially induced by (a) biotic stress in *Amaranthus hypochondriacus*. PLoS One, 9 (6). DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099012

Danbe, N., Yakouba, O., Sobda, G., Basga, S.D., Lendzemo, V., Kaouvon, P., Dickmi, V.C., Suh, C., Djonnewa, A., Youri, A., Kaboui, A. (2018) Caractérisation de la diversité phénotypique et génotypique du Sorgho pluvial dans la zone soudano sahélienne du Cameroun. Journal of Applied Biosciences, 129 (1), 12973-12981. DOI: http://dx.doi.org/10.4314/jab.v129i1.1

Eujayl, I., Strausbaugh, C., Lu, C. (2016) Registration of sugarbeet doubled haploid line KDH13 with resistance to beet curly top. Journal of plant registrations, 10 (1), 93-96. DOI: https://doi.org/10.3198/jpr2015.09.0055crgs

Galewski, P., McGrath, J.M. (2020) Genetic diversity among cultivated beets (*Beta vulgaris*) assessed via population-based whole genome sequences. BMC genomics, 21 (1), 1-14. DOI: https://doi.org/10.1186/s12864-020-6451-1

Guan, G.P., Abe, J., Shimamoto, Y. (1992) Suppressors of the Gene /3 in Sugar beet. Proceeding Japanese Society of Sugar Beet Technologists, 34, pp. 51-57.

Hallahan, B.F., Fernandez-Tendero, E., Fort, A., Ryder, P., Dupouy, G., Deletre, M., Curley, E., Brychkova, G., Schulz, B., Spillane, C. (2018) Hybridity has a greater effect than paternal genome dosage on heterosis in sugar beet (*Beta vulgaris*). BMC plant biology, 18 (120), 1-16. DOI: https://doi.org/10.1186/s12870-018-1338-x

Hansche, P.E., Hesse, C.O., Beres, V. (1972) Estimates of genetic and environmental effects on several traits in peach. American Society for Science Horticultural Journal.

Hatlestad, G.J., Sunnadeniya, R.M., Akhavan, N.A., Gonzalez, A., Goldman, I.L., McGrath, J.M., Lloyd, A.M. (2012) The beet R locus encodes a new cytochrome P450 required for red betalain production. Nature genetics, 44 (7), 816-820. DOI: https://doi.org/10.1038/ng.2297

Hôft, N., Dally, N., Hasler, M., Jung, C. (2018) Haplotype variation of flowering time genes of sugar beet and its wild relatives and the impact on life cycle regimes. Frontiers in Plant Science, 8 (2211). DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02211

Im, N.H., Lim, S.H., Lee, H.B., An, S.K., Lee, S.Y., Kim, K.S. (2020) Growth and flowering responses of *Lysimachia mauritiana* Lam. to cold treatment and photoperiod. Scientia Horticulturae, 270 (109429). DOI: https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109429

IPGRI (1991) Descriptors for Beta (*Beta* ssp). International Plant Genetic Resources Institute. Rome, Italy.

Jassem, M., Sliwinska, E., Pilarczyk, W. (2000) Maternal inheritance of sugar concentration. Journal of sugar beet research, 37 (2), 41-54.

Karagoz, H., Cakmakci, R., Hosseinpour, A., Ozkan, G., Haliloglu, K. (2020) Analysis of genetic variation and population structure among of oregano (*Origanum acutidens* L.) accessions revealed by agro-morphological traits, oil constituents and retrotransposon-based inter-primer binding sites (iPBS) markers. Genetic Resources and Crop Evolution, 1-18. DOI: https://doi.org/10.1007/s10722-020-00887-7(0123456789().,-volV)(01234567

Limin, A.E., Fowler, D.B. (2006) Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod, vernalization, and plant development. Planta, 224 (2), 360-366. DOI: https://doi.org/10.1007/s00425-006-0219-y

Logvinov, A.V., Shilov, I.A., Moiseev, V.V., Moiseev, A.V., Neshchadim, N.N., Tsatsenko, L.V. (2019) Problems of Creating A Three-way Cross Hybrid of Sugar Beet. EurAsian Journal of BioSciences, 13 (2), 1291-1293.

Majidi, M.M., Mirlohi, A., Amini, F. (2009) Genetic variation, heritability and correlations of agro-morphological traits in tall fescue (Festuca arundinacea Schreb.). Euphytica, 167 (3), 323-331. DOI: https://doi.org/10.1007/s10681-009-9887-6

Manetas, Y. (2006) Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red? Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 201 (3), 163-177. DOI: https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.06.010

McGrath, J. M., Panella, L. (2018) Sugar beet breeding. In: Goldman, I., ed. Plant breeding reviews. John Wiley & Sons, Inc. 42, 167-218. DOI: https://doi.org/10.1002/9781119521358.ch5

McGrath, J.M., Panella, L., Frese, L. (2011) Beta. In: Kole, C., ed. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 1-28.

Michael, T.E.B., Faigenboim, A., Shemesh-Mayer, E., Forer, I., Gershberg, C., Shafran, H., Rabinowitch, H.D., Kamenetsky-Goldstein, R. (2020) Crosstalk in the darkness: bulb vernalization activates meristem transition via circadian rhythm and photoperiodic pathway. BMC plant biology, 20 (1), 1-16. DOI: https://doi.org/10.1186/s12870-020-2269-x

Monteiro, F., Frese, L., Castro, S., Duarte, M.C., Paulo, O.S., Loureiro, J., Romeiras, M.M. (2018) Genetic and Genomic Tools to Asssist Sugar Beet Improvement: The Value of the Crop Wild Relatives. Frontiers in plant science, 9 (74). DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00074

Nakashima, T., Araki, T., Ueno, O. (2011) Photoprotective function of betacyanin in leaves of *Amaranthus cruentus* L. under water stress. Photosynthetica, 49 (4), 497-506. DOI: https://doi.org/10.1007/s11099-011-0062-7

Ober, E.S., Clark, C.J., Le Bloa, M., Royal, A., Jaggard, K.W., Pidgeon, J.D. (2004) Assessing the genetic resources to improve drought tolerance in sugar beet: agronomic traits of diverse genotypes under droughted and irrigated conditions. Field Crops Research, 90 (2-3), 213-234. DOI: https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.03.004

Owen, F.V. (1945) Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beets. Journal of Agricultural Research, 71 (10), pp. 423-440.

Panella, L., Campbell, L.G., Eujayl, I.A., Lewellen, R.T., McGrath, J.M. (2016) USDA-ARS sugar beet releases and breeding over the past 20 years. Journal Sugar Beet Reearch, 52 (3), 22–67. DOI: https://doi.org/10.5274/jsbr.52.3.40

Panella, L., Lewellen, R.T. (2007) Broadening the genetic base of sugar beet: introgression from wild relatives. Euphytica, 154 (3), 383-400. DOI: https://doi.org/10.1007/s10681-006-9209-1

Pin, P.A., Benlloch, R., Bonnet, D., Wremerth-Weich, E., Kraft, T., Gielen, J.J., Nilsson, O. (2010) An antagonistic pair of FT homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. Science, 330 (6009), 1397-1400. DOI: https://doi. org/10.1126/science.1197004

Reeves, P.A., He, Y., Schmitz, R.J., Amasino, R.M., Panella, L.W., Richards, C.M. (2007) Evolutionary conservation of the FLOWERING LOCUS C-mediated vernalization response: evidence from the sugar beet (*Beta vulgaris*). Genetics, 176 (1), 295-307. DOI: https://doi.org/10.1534/genetics.106.069336

Rhoné, B., Remoué, C., Galic, N., Goldringer, I., Bonnin, I. (2008) Insight into the genetic basis of climatic adaptation in experimentally evolving wheat populations. Molecular Ecology, 17 (3), 930–943. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03619.x

Richards, C.M., Reeves, P.A., Fenwick, A.L., Panella, L. (2014) Genetic structure and gene flow in *Beta vulgaris* subspecies *maritima* along the Atlantic coast of France. Genetic resources and crop evolution, 61 (3), 651-662. DOI: https://doi.org/10.1007/s10722-013-0066-1

Shu, Z., Shao, L., Huang, H.Y., Zeng, X.Q., Lin, Z.F., Chen, G.Y., Peng, C.L. (2009) Comparison of thermostability of PSII between the chromatic and green leaf cultivars of *Amaranthus tricolor* L. Photosynthetica, 47 (4), 548-558. DOI: https://doi.org/10.1007/s11099-009-0080-x

Simpson, G.G., Gendall, A.R., Dean, C. (1999) When to switch to flowering. Annual review of cell and developmental biology, 15 (1), pp.519-550.

Singh, M., Kumar, K., Singh, R.P. (2007) Study of coefficient of variation, heritability and genetic advance in hybrid rice. ORYZA-An International Journal on Rice, 44 (2), 160-162.

Setiawan, A., Koch, G., Barnes, S.R., Jung, C. (2000) Mapping quantitative trait loci (QTLs) for resistance to Cercospora leaf spot disease (*Cercospora beticola* Sacc.) in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Theoretical and Applied Genetics, 100 (8), 1176-1182. DOI: https://doi.org/10.1007/s001220051421

Smith, G.A. Ruppel, E.G. (1974) Herability of Resistance to Cercospora Leaf Spot in Sugar beet 1. Crop science, 14 (1), 113-115. DOI: https://doi.org/10.2135/cropsci1974.0011183X001400010034x

Soltis, P.S., Marchant, D.B., Van de Peer, Y., Soltis, D.E. (2015) Polyploidy and genome evolution in plants. Current Opinion in Genetics & Development, 35, 119–125. DOI: https://doi.org/10.1016/j. gde.2015.11.003

Suganyadevi, P., Saravanakumar, M., Aravinthan, K.M., Arunkumar, A., Kavitha Krishna, R., Karthikeyani, S. (2010) Extraction of betacyanin from red beet root (*Beta vulgaris* L.) and to evaluate its antioxidant potential. Journal of Pharmacy Research, 3 (11), 2693-2696.

Taguchi, K., Kubo, T., Takahashi, H., Abe, H. (2011) Identification and precise mapping of resistant QTLs of Cercospora leaf spot resistance in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). G3: Genes Genomes Genetics, 1 (4), 283-291. DOI: https://doi.org/10.1534/g3.111.000513

Tan, D., Wang, Y., Bai, B., Yang, X., Han, J. (2015) Betanin attenuates oxidative stress and inflammatory reaction in kidney of paraquat-treated rat. Food and Chemical Toxicology, 78, 141-146. DOI: https://doi.org/10.1016/j.fct.2015.01.018

USDA-ERS (2018) Sugar and Sweeteners Yearbook Tables. United States Department of Agriculture-Economic Research Service. [Online] Available at: http://www.ers.usda.gov/data-products/sugar-and-sweetenersyearbook-tables.aspx. [Accessed 19. 07. 2018].

Van Dijk, H., Boudry, P. (1992) Genetic variability for life-histories in *Beta maritima*. In: Frese, L., ed. A Report on the 2nd International Beta Genetic Resources Workshop held at the Institute for Crop Science and Plant Breeding, Braunschweig, Germany 24–28 June 1991, International Crop Network International Board for Plant Genetic Resources, Rome, Series No. 7, pp. 9–16.

Van Dijk, H., Boudry, P., McCombre, H., Vernet, P. (1997) Flowering time in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) along a latitudinal cline. Acta Oecologica, 18 (1), 47-60. DOI: https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80080-X

Van Dijk, H., Desplanque B. (1999) European Beta: crops and their wild and weedy relatives. In: Van Raamsdonk, L.W.D., Den Nijs, J.C.M., eds. Plant Evolution in Man-Made Habitats. Amsterdam: Hugo de Vries Laboratory, pp. 257–270.

Viard, F., Arnaud, J.F., Delescluse, M., Cuguen, J. (2004) Tracing back seed and pollen flow within the crop – wild *Beta vulgaris* complex: genetic distinctiveness vs. hot spots of hybridization over a regional scale. Molecular Ecology, 13 (6), 1357-1364. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02150.x

Würschum, T., Reif, J.C., Kraft, T., Janssen, G., Zhao, Y. (2013) Genomic selection in sugar beet breeding populations. BMC genetics, 14 (1), 1-8. DOI: https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-85

Article

Fl. Medit. 31: 207-222
https://doi.org/10.7320/FlMedit31.207
Version of Record published online on 20 December 2021

S. Oumouss, G. Tobi, I. Rahmouni, H. Tahiri & Y. El Bahloul

Phenotypic and cytogenetic diversity of local beet hybrids from *Beta macrocarpa* and *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* crosses in Morocco

Abstract

Oumouss, S., Tobi, G., Rahmouni, I., Tahiri, H. & El Bahloul, Y.: Phenotypic and cytogenetic diversity of local beet hybrids from *Beta macrocarpa* and *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* crosses in Morocco. — Fl. Medit. 31: 207-222. 2021. — ISSN: 1120-4052 printed, 2240-4538 online.

Several barriers and challenges meet interspecific hybridization between taxa belonging to the genus *Beta* under Moroccan environmental conditions. Sugar beet (*Beta vulgaris* s. l.), is a socioeconomically important recent crop, developed mainly for the sugar production in Morocco. *B. macrocarpa*, a beet wild relative, is characterized by a wide genetic richness and high adaptative capacity. Obtaining viable hybrids from crosses between these two taxa is challenging. Hence, we studied 75 beet hybrids harvested on two cultivated (CH) and two wild (WH) parents separately. Twentyone effective agro-morphological traits were used as well as flux cytometry analysis to confirm the success of interspecific crosses. High phenotypic diversity was estimated both within and between hybrid groups. Plants of all WH hybrids and 50% of CH hybrids were rather similar to respective parents from the behavior and morphological points of views. The remaining CH hybrids were closer to their cultivated parent for phenotypical characteristics, vernalization requirement, and biannual vegetative cycle. Heritability rate in progeny generation was variable for cultivated and wild types, H2WP = 3-95% / H2CP = 3-91% and of H2WP = 4-89% / H2CP = 3-89%. Diploid and tetraploid cytotypes were observed in hybrids and their parents. Tetraploid plants of Beta macrocarpa detected for the first time in Morocco provide novel insights on the cytogenetic diversity of Beta genus. The results obtained in this study show that Moroccan beet germplasm might provide a valuable reservoir of gene to improve genetic and cytogenetic diversity, adaptation and resistance to biotic and abiotic.

Key words: sugar beet, interspecific hybridization, phenotypical characterization, ploidy level.

Introduction

Beta L. (*Betoideae* Ulbr., *Chenopodiaceae* Vent.) compreises 9 species, whereas the number of infraspecific taxa (subspecies and varieties) is undefined at present including both wild and cultivated morphotypes which are mainly included in the high variable *Beta vulgaris* L. (see e.g., Kadereit & al. 2006; Uotila 2011; Iamonico 2019).

The classification of the genus (and the whole subfamily *Betoideae*) was recently revised by Iamonico (2019) who recognized two tribes, i.e. *Beteae* (Moq.) G. Kadereit & al. and *Halbitziae* Ulbr.; for the tribe *Betae* three sections and four subsections were accepted.

The Flora of Morocco includes native *Beta* species, i.e. *Beta macrocarpa* Guss. and (sugar beet) (see El Bahloul 2007; Uotila 2011; Hellier & al. 2013). Sugar beet (*Beta vulgaris* s. l.) is a relatively young crop in Morocco, which supposedly has a narrow genetic base. Natural genetic diversity in wild *Beta* species, including *B. macrocarpa*, is used for genetic improvement of cultivated beet.

Beta macrocarpa [*Beta* sect. *Macrocarpae* Iamonico (Iamonico 2019: 154)] is a widespread species in the central-west Mediterranean basin (Pottier-Alapetite 1979; Uotila 2011). In Morocco, it is widely found on the inland 30 km away from the sea and up to 1000 m above sea level, on balanced and non-saline soils (El Bahloul & al. 2006; El Bahloul 2007). While this herbaceous annual plant has also been considered as a halophytic or semi-halophytic species, mostly grown in coastal lands (within 1 km of the sea). It is mainly found in disturbed habitats (Flowers & al. 1977; Hessini & al. 2005; Slama & al. 2016). Many authors reported that this species contains diploid, tetraploid and hexaploid cytotypes (Letschert 1993; Castro & al. 2013; Leys & al. 2014). Tetraploid and hexaploid cytotypes were first reported in the Canary Islands and in Portuguese territory. This variability of polyploidization level is probably resulting from allopolyploidy hybridizations between *B. macrocarpa* and *B. vulgaris* subsp. *maritima* (L.) Arcang. (Villain 2007). From the genetical point of view, high genetic diversity is attributed to *B. macrocarpa* with occurrence of some unique isozyme alleles (Nagamine & al. 1989; Abe & Shimamoto 1989).

For these reasons, *B. macrocarpa* wild germplasms might provide a valuable reservoir of resistant genes to biotic and abiotic stress (Peltier & al. 2012; Fan & al. 2015; Slama & al. 2016). That could potentially be used for sugar beet breeding and improvement. The introduction of important agronomic characteristics of wild *B. macrocarpa* into cultivated beets is generally operated through interspecific crosses. Hybridization using a genetic locally material will generate new combinations of traits and will increase the adaptability to local environments (Abbott & al. 2013; Soltis & al. 2015).

The present work aims: 1) to succeed in obtaining viable interspecific hybrids resulting from crosses between annual wild *B. macrocarpa* (plant) and biannual cultivated sugar beet (*B. vulgaris* subsp. *vulgaris*) grown locally under the Moroccan environmental conditions; 2) to evaluate agro-morphological diversity within hybrids and between hybrids and their parents; 3) investigate the behavior of both hybrid plants collected on cultivated and wild parents separately; 4) evaluate heritability of studied traits; 5) characterize the ploidy levels of the beet hybrids and their parents. This study represents the first evaluation of Moroccan *B. macrocarpa* and its prospective implication in breeding program at national scale.

Material and methods

Plant material – Interspecific hybridizations have been carried out between wild (*B. macrocarpa*) and cultivated beet (*B. vulgaris* subsp. *vulgaris*).

Parental plant material involved in interspecific hybridizations, consisted of two populations of *B. macrocarpa* collected two different sites in Morocco (Fès, center of north of Morocco at 820 m, and Ouajda in the extreme north-east at 463 m) during the reproductive period in 2010. 15 individuals were collected from each wild population and grown in the greenhouse under controlled conditions and spatial isolation.

Two different half-sib families of sugar beet originating from the national breeding program were used as cultivated parents. 25 seeds from each family were planted at Merchouch, experimental station of the National Institute of Agronomic Research-Morocco (33°36'48.8"N; 6°43'03.3"W; 340 m a.s.l.). Plants required a period of vernalization.

Experimental field was characterized by an annual cumulative rainfall ranging from 246.4 to 542.8 mm and a mean temperature reaching 4 °C in January and 45 °C in August during 2017 and 2018.

Hybrids evaluation trial was conducted in the greenhouse under semi-controlled conditions at 25 ± 2 °C, a 16/8 h light/dark regimen and relative humidity rate above 60%. A month after seeds sowing, seedlings of uniform size were transplanted in black hard plastic pots (one plant per pot), under spatial isolation. A total of 75 viable hybrids, 35 collected from wild parent and 40 from cultivated parent, were evaluated.

Hybridization technique – Two genotypes were randomly selected from wild populations and cultivated plants of sugar beet for the interspecific crosses, that have flourished in very close periods.

In October 2017, the samples of cultivated beet *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* were transplanted to the field one month after sowing. To synchronize flowering season between parental forms, annual genotypes of *Beta macrocarpa* were sown in an average period of 70 days after sowing date of biannual cultivated genotypes.

Before flowering time, wild plants were transported to the field. Two branches, one from each plant, were bagged with white parchment bags (12 × 18 cm) to control interspecific hybridization until the end of the reproductive phase and seed formation. The maternity of each seed is known. At maturity, seed-balls were harvested from both wild (WH-01 and WH-02) and cultivated (CH-01 and CH-02) branches separately. Parent genotypes were sown and characterized based on agro-morphological characteristics in 2016-2017, one year before the evaluation of interspecific crosses.

Agro-morphological approach - A total of 21 morphological traits (Table 1), including 16 quantitative and 5 qualitative were analyzed following the *Beta* descriptors published by Bioversity International (formerly IPGRI, 1991) for characters related to vegetative and reproductive, developmental stages and yield. Concerning leaf characters, 10 leaves were randomly measured from each studied genotype. The measurements were carried out on the plants before bolting at a consistent stage to standardize the morphological evaluation.

Cytogenetic approach – Ploidy level was evaluated using flow cytometry procedure for nuclear isolation (Galbraith & al. 1983). Analyses were performed on young leaves obtained from 4 different hybrid groups (WH-01, WH-02, CH–01 and CH-02), 2 wild and 2 cultivated parent genotypes.

Analysis were performed by Partec CyFlow Space flow cytometer (Partec GmbH., Görlitz, Germany) Nuclei isolated from 5 mm2 discs of leaf tissue of fresh tissue were finely chopped with a sharp razor blade in a Petri dish (diameter, 5 cm) placed in the presence of 400 µl of extraction buffer (0.2 M Tris–HCl, 4 mM MgCl2·6H2O, 1% Triton X-100, 2 mM Disodium Ethylene Dinitrilo Tetraacetic acid EDTA Na2.2H2O, 86 mM NaCl, 10 mM metabisulfite, 1% PVP-10, pH adjusted to 7.5) at room temperature. Nuclear suspension was then filtered using a 50 µm nylon filter and 1.6 ml of CyStain® solutions from Sysmex Partec (containing 4', 6-diamidino-2-phenylindole: DAPI) was added to the sam-

Table 1. Agro-morphological descriptors used to characterize interspecific hybrids and their parents.*0*

	Descriptor	Measurement and rating scales
Qualitative traits	Leaf color	1 = Yellow ; 2 = Light green , 3 = Green
	Petiole color	1 = White ; 2 = Yellow , 3 = Green ; 4 = Pink ; 5 = Red
	Stem color	1 = Green ; 2 = Green and red ; 3 = Red
	Leaf pigmentation	0 = Absent ; 1 = Spotted ; 2 = Red vein ; 3 = Entire red
	Growth habit	1 = Erect; 2 = Erect and procumbent; 3 = Procumbent; 4 = Erect and prostrate; 5 = Prostrate
Quantitative traits	Leaf blade width	Centimeter (cm)
	Petiole length	Centimeter (cm)
	Petiole width	Centimeter (cm)
	Plant height	Centimeter (cm)
	Rosette diameter	Centimeter (cm)
	Number of stem	Main stem + side stems
	Number of days to germination (days)	From sowing to seedling emergence
	Germination rate	Percentage (%)
	Number of days at bolting (days)	From sowing to main stem elongation
	Number of days to flowering (days)	From sowing to the start of flowering
	Flowering time (days)	From the beginning to the ending of flowering
	Number of days at seed formation (days)	From sowing to seeds formation
	Life span (days)	From sowing to last harvest
	Number of seeds plant^{-1}	At the end of the vegetative cycle
	Weight of seeds plant^{-1}	Gramme (g)
	Weight of 1000 seeds	Gramme (g)

ple tubes to stain the DNA. To calibrate the output, the first sample introduced in the flow cytometer was the external standard, in this study, it was a diploid *Beta vulgaris* subsp. *maritima* plant (reference standards with $2n = 2x = 18$). The voltage of the photomultiplier was adjusted in order to fix the signal of the diploid standard at channel position 200. During the course of the flow cytometric measurements of samples of unknown ploidy, diploid and tetraploid signals, respectively, were fixed at positions 200 and 400.

Data analysis – Morphological data were statistically analyzed using SPSS software (version 23). Variations among the hybrid plants for each morphological trait were computed using the analysis of variance (ANOVA). Coefficients of variation (CV%) were calculated for each quantitative parameter. Principal component analysis (PCA) was carried out on hybrids using the 14 quantitative characters we considered (see e.g., Kiers 1989; Agudelo-Jaramillo & al. 2016). Similarly, the linear regression coefficient was computed to obtain an estimate of broad sense heritability in quantitative traits (Hansche & al. 1972). Heritability analysis concerned wild parent (H^2_{WP}) and cultivated parent (H^2_{CP}). Two traits related to the number and weight of seeds per plant were excluded from PCA and linear regression analyses, due to the clear difference between grain yield of cultivated and wild plants. For the morphological qualitative characteristics, the frequency distribution of each morphotype was evaluated.

Results

Phenotypical characterization

Characterization data of four parent populations and progeny groups, harvested both on wild (WH-01 and WH-02) and cultivated genotypes (CH-01 and CH-02) were analyzed as follow.

Qualitative agro-morphological traits

The high variation was found in the hybrid groups, WH and CH for qualitative morphological descriptors (Fig. 1). The most differentiating traits are colour of petiole and stem, pigmentation of leaves, and habit. On the contrary, homogeneous character is green colour of the blades which was observed in both parental (WP and CP) and progeny groups (WH and CH). Hybrid beet plants showed petioles with three different colour characteristics (green, red, and red-streaked) and two morphotypes related to stem colour (green and green/red in variable proportions; Fig. 1, A and B). These hybrids were generally characterized by green leaves without any pigmentation. However, the accumulation of red pigments in leaf veins was recorded at a percentage of 22.2% and 10% in WH and CH hybrids, respectively (Fig. 1, C). Regarding phenotypic profiles related to habit (Fig. 1, D), erect plants are predominant and commonly observed in the hybrids. Another morphotype (erect and procumbent) was identified at a frequency of 33.33% and 10% noticed in WP and HC genotypes, respectively.

For parent generation's qualitative phenotypic traits, wild and cultivated genotypes showed a lack of red pigmentation on leaf blade, petiole, and stem, except for the stems in wild parents (WH). The studied wild genotypes display erect habit, as well. Erect habit was observed in CP cultivated parents with erect and procumbent habit, at an equal frequency of 50%.

Red pigmentation was not overly present in all wild and cultivated beet genotypes. Therefore, it is probably an inherited trait from wild parent and transmitted to WH hybrids in particular, with a relatively higher percentage for red petioles (44.44%), red /green petioles (22.22%) and red veins (23%), compared to 10% recorded for this three morphotypes in CH hybrids. This could be explained by the expression of hidden or recessive alleles in WP parent, and expressed through the progeny. The results revealed that CH hybrids are more similar to cultivated parents 'CP'. Green stems observed in a much higher percentage in WH hybrids (89%) from wild parents, compared to CH hybrids (80%), suggests the predominant heritability of this morphotype by cultivated maternal parent. The red/green stems were observed at low frequency [but higher in CH (20%) if compared to WH (11.11%)] and was probably an intermediate phenotype inherited by both parents. Basically, CH hybrids tend to be similar to cultivated parents for the green coloured stems (78.6%), in comparison with wild parents. Wild parent "*Beta macrocarpa*" was involved in the transmission of erect habit to progeny, at a frequency of 90% and 67% in CH and WH hybrids, respectively. While the erect/procumbent habit observed in WH hybrids (22.22%) with a higher percentage than CH (10%) could be an inherited morphotype from their cultivated parents.

All things considered, both WH and CH hybrid plants show an intermediate level of petiole and stem colour, growth habit, and leaves pigmentation between their parents (Fig. 1).

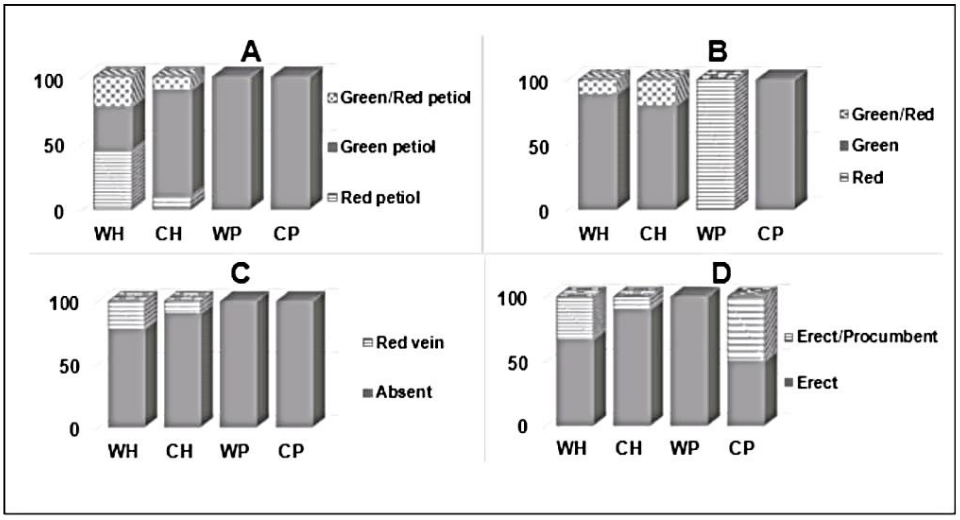


Fig. 1. Qualitative traits related to petiole color (A), stem color (B), leaf pigmentation (C) and growth habit (D), used for the phenotypic characterization of "WH/CH" hybrids obtained from crosses between *Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* × *B. macrocara,* as well as their wild parents "WP" and cultivated parents "CP".

2. *Quantitative agro-morphological traits*

2.1. Characterization and variation study

ANOVA analysis of all quantitative phenotypic data showed statistically significant difference among the two hybrid groups WH and CH, excepting for the width of petiole (Table 2). A genetic variation among the evaluated beet hybrid genotypes is generated by the crosses.

According to seed maternity, highly significant differences were recorded for descriptors related to the size (length and width) of leaf blade and plant height, as well as to number of days to germination, bolting, flowering, seed formation, number and weight of seeds per plant, and 1000-seeds weight, observed in WH hybrids from wild maternal branch, compared to their cultivated parent CP. Analysis of variance also showed a significant difference between CH hybrids and their cultivated parents for width of leaf blade, plant height, rosette diameter, flowering, reproduction, number and weight of seeds per plants and 1000-seeds weight. A moderate difference was observed between CH hybrids and their wild relatives for the germination trait (Table 2).

Coefficient of variation (CV) was calculated for each agro-morphological trait (Table 2). CV% values were generally variable in beet hybrid groups. They ranged from 6.68% to 70.47% in WH and from 6.95% to 76.17% in CH. In the parental forms, CV% values were variable, ranging from 0% to 111.06% for wild parents and of 5.28% to 91.04% for cultivated parents.

Mean values of quantitative traits comparative study, provided a clear phenotypic characterization between the two types of hybrids (Table 2). Hybrids harvested from cultivated maternal parent (CH) were characterized by developed plant biomass and extensive

Table 2. Means of quantitative traits used for morphological classification of local hybrids, wild and cultivated parents of *Beta vulgaris* subsp. *vulgaris*.

Variables	**WP**	**WH**	**CH**	**CP**
Leaf blade length (cm)	10.42	8.03^{***CP}	10.45***	16
Leaf blade width (cm)	6.22	6.48^{***CP}	8.23^{***CP}	14
Petiole length (cm)	12.71	13.13***	11.27***	14
Petiole width (cm)	0.35	0.33	0.5	1
Number of stem (cm)	4.5	4.67***	5***	10
Plant height (cm)	53	48.89^{***CP}	63.6^{***CP}	119
Rosette diameter (cm)	46.25	48.69***	37.7^{**CP}	60
Number of days to germination (days)	22	14^{***CP}	15.6^{**WP}	7
Number of days at bolting (days)	83	80.67^{***CP}	78.33^{***CP}	237
Number of days to flowering (days)	88.5	111.7^{***CP}	123.3^{***CP}	240
Flowering time (days)	15.5	12.11***	11.75***	48
Number of days at seed formation (days)	181.5	143.7^{***CP}	151^{***CP}	261
Life span (days)	257.5	170.2**	194.3**	309
Number of seeds/plants	57.5	144.4^{***CP}	175^{***CP}	2598
Weight of seeds/plant (g)	0.65	3.67^{***CP}	2^{***CP}	133
Weight of 1000 seeds (g)	11.33	22.85***	14.8***	22
CV (%) interval	0-111.06	6.68-70.47	6.95-76.17	5.28-91.04

*(*) significant difference (*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001). CV: coefficient of variation. WP: Wild Parent "Beta macrocarpa"; CP: Cultivated Parent "Beta vulgaris* subsp. *vulgaris"; WH: hybrids from wild maternal branch; CH: hybrids from cultivated maternal branch.*

branching, late vegetative and reproductive stages, and higher number of seeds per plant. On the other hand, hybrids from wild maternal parents (WH) had relatively low above-ground biomass and a higher grain yield. These hybrids were characterized by early stages of plant development, a relatively late bolting stage with an average of 2 days compared to CH hybrids.

2.2. Heritability and phenotypic similarity

Phenotypic relatedness between progeny and their parents was estimated by parent-offspring regression (H^2) from quantitative morphological data (Fig. 2).

High heritability (more than 50% in percentage) was obtained according to wild parental genotypes for width of leaf blade (H^2_{WP} = 54-78%) and number of stems (H^2_{WP} = 63-69%) in WH hybrids. High heritability was also estimated in the progeny of WH-01 for petiole width (H^2_{WP} = 54%), leaf diameter (50%), bolting (H^2_{WP} = 51%) and cycle length (H^2_{WP} = 67%), compared to their wild relative. However, a dominant phenotypic inheritance from cultivated parents was potentially noted in WH-01 hybrids for germination performance (H^2_{WP} = 95%).

In CH hybrids, traits related to leaf blade width (H^2_{CP} = 64-82%) and plant height (H^2_{CP} = 68-88%) showed a high level of heritability from cultivated parent. Cultivated parent was also involved in the transmission of phenotypic traits at relatively high percentages (50%) for germination, 61% for span life and 53% for 1000-seed weight, to CH-01 hybrids. While a high heritability was estimated between CH-01 hybrids and their wild relatives for quantitative traits related to petiole length (H^2_{WP} = 89%), leaf diameter (H^2_{WP} = 76%), and branching (H^2_{WP} = 71%).

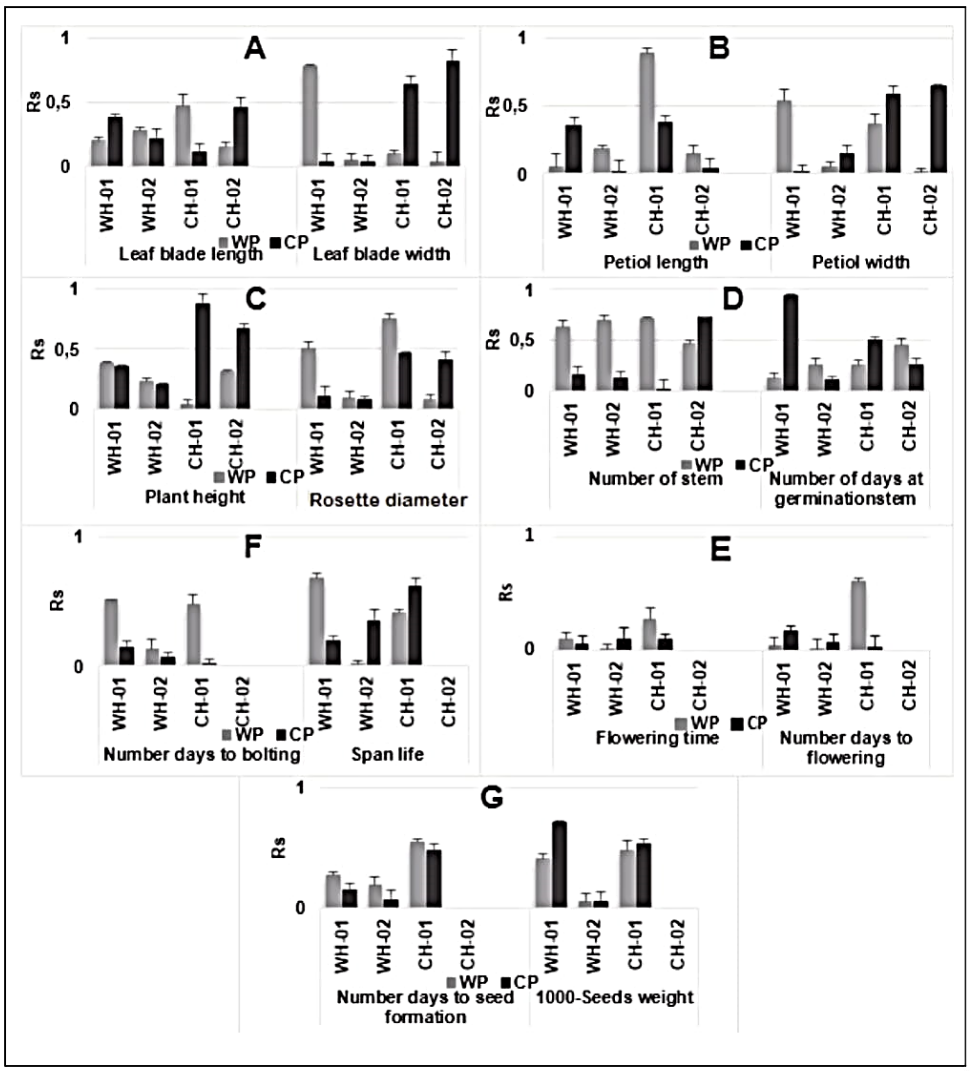


Fig. 2. Histograms of H^2 based on R-square values of parent-offspring regression for fourteen quantitative traits of beet interspecific hybrids: (A) Leaf blade length, (B) Leaf blade width, (C) Petiole length, (D) Petiole width, (E) Number of stems, (F) Plant height, (G) Rosette diameter, (H) Number of days to germination, (I) Number of days at bolting, (J) Number of days to flowering, (K) Flowering time, (L) Number of days at seed formation, (M) Life span and (N) 1000-seeds weight. WP = wild maternal parent and CP = cultivated maternal parent.

Eigenvalues obtained by the PCA for the 14 quantitative morphological traits indicated that two first components explained 78.30% of the total variability (Table 3). Eight variables showed high correlation with the first eigenvectors (component 1), namely blade length, blade width, petiole width, number of stems, plant height, number of days at bolt-

Table 3. Eigenvalues of the Principal Component as well as the percentage of the total variance accounted for each component.

Variable	Composant	
	1	**2**
Leaf blade length (cm)	**0.78**	0.50
Leaf blade width (cm)	**0.73**	0.48
Petiole length (cm)	0.04	-0.29
Petiole width (cm)	**0.83**	0.49
Number of stem (cm)	**0.88**	0.46
Plant height (cm)	**0.87**	0.26
Rosette diameter (cm)	0.30	0.34
Number of days to germination (days)	-0.35	**-0.91**
Flowering time (days)	0.29	**0.90**
Number of days at bolting (days)	**0.81**	0.53
Number of days to flowering (days)	0.62	**0.77**
Number of days at seed formation (days)	**0.90**	0.34
Life span (days)	**0.95**	0.17
Weight of 1000 seeds (g)	0.54	**0.83**
% of variance	**73.33**	**13.97**

ing, number of days to formation and life span. Number of days to germination, flowering time, number of days to flowering, and 1000-seed weight traits showed high correlation with the second eigenvectors (component 2).

Three distinct groups occur in PCA analysis (Fig. 3):

1) group 1: it comprises all WH interspecific hybrids (WH-01 and WH-02) as well as CH-01 hybrid, which represent 69% of total studied genotypes. This group was characterized by short, broad leaf blades, reduced height and low branching. The hybrid plants of this group are characterized by early bolting (73.03 days), productivity (138.06 days) and maturity (169.89 days) than the two parents (WP and CP). The wild parent has an annual cycle of 257.50 days and small vegetative size, against the well-developed vegetative mass of the cultivated parent with biennial cycle of 311.40 days;

2) group 2: hybrid plants of CH-02 and their cultivated parent (CP) were grouped together. This group was distinguished by a much more developed plant biomass and significant branching. Hybrid plants remained in the vegetative state without being able to flower the first year under the homogeneous conditions of the greenhouse. A high phenotypic similarity was revealed between all plants of this hybrid with their cultivated parent;

3) group 3: it includes WP parental genotypes, showed low aboveground biomass and grain yield. Plants of this group were characterized by early development stages with an annual cycle.

Cytogenetical characterization

Both diploid and tetraploid cytotypes were found in tested interspecific hybrids as well as their wild and cultivated parents. Diploid and tetraploid hybrids were obtained from interspecific hybridizations of diploid *B. macrocarpa* × diploid *B. vulgaris* s. s. and

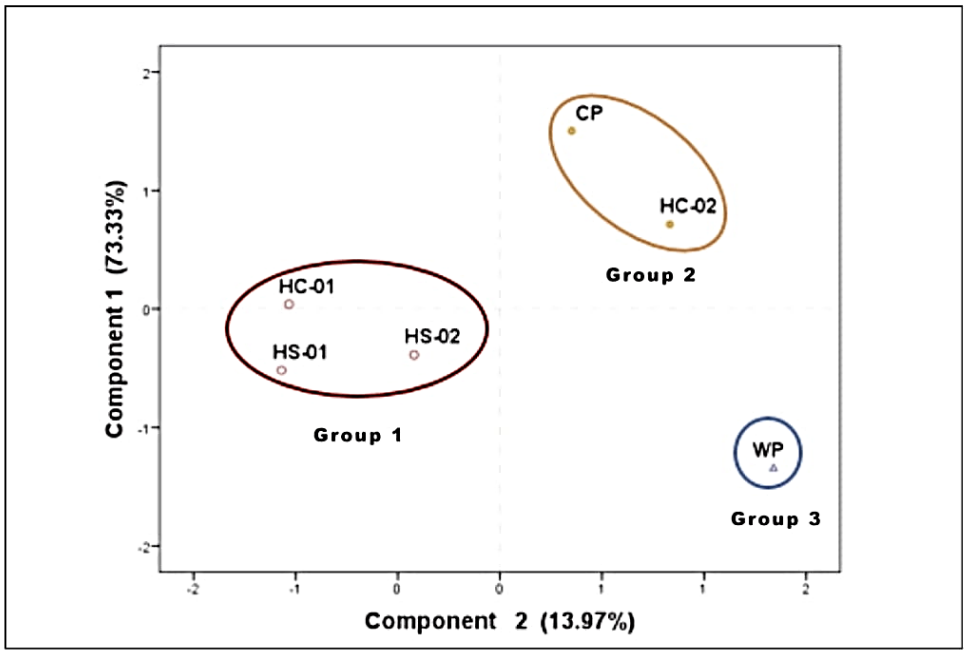


Fig. 3. PCA of interspecific hybrid and parent groups based on fourteen phenotypic traits upon the first two axes, explaining 87.30% of the total variation. WP = wild parent of *Beta macrocarpa,* CP = cultivated parent of *Beta vulgaris* subsp. *vulgaris*, WH = hybrid from wild maternal branch, CH = hybrid from cultivated branch.

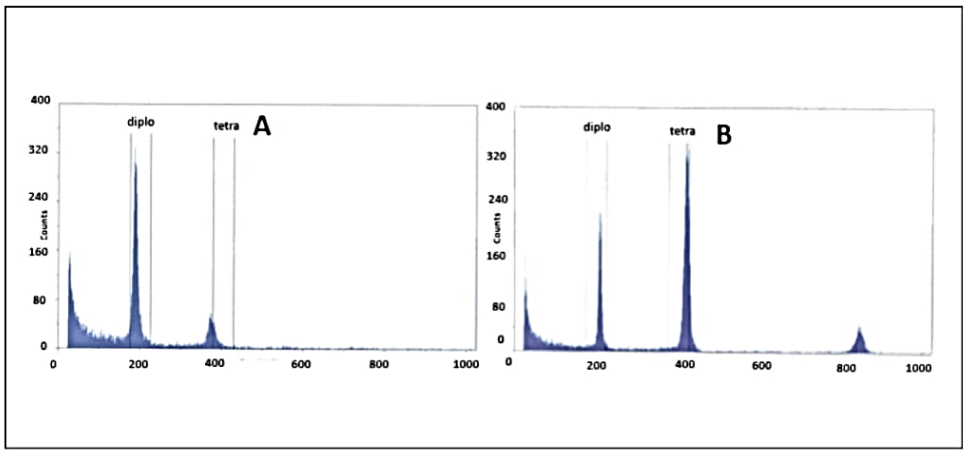


Fig. 4. Relative fluorescence histograms of DAPI (4', 6-diamidino-2-phenylindole) stained nuclei isolated from fresh leaf tissues of diploid (A) and tetraploid (B) interspecific hybrids of beet. Simultaneous analysis of nuclei isolated from *Beta vulgaris* subsp. *maritima* ($2n = 2x = 18$) used in this study as a reference standard.

tetraploid *B. macrocarpa* × tetraploid *B. vulgaris* s. s., respectively. Presence of tetraploid *B. macrocarpa* genotypes ($2n = 36$) is very rare in nature (see Letscher 1993; Iamonico, 2019) and was detected for the first time in Moroccan germplasm in this study.

Discussion

Natural hybridization between *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* and *B. macrocarpa* is apparently absent in Morocco. Sugar beet production areas are not vernalizing zones and no seed production is operated in the country. Bolting-resistant sugar beets grown in the Moroccan cultivated field, are mainly intended for sugar production and not for seed production. General climate prevailing in Morocco is not favorable for the induction of flowering in sugar beet, except for some very limited vernalizing areas, as "Merchouch". Only few specific zones are used for experiments and trials.

Obtaining a viable and fertile hybrid between *B. macrocarpa* × *B. vulgaris* subsp. *vulgaris*, for the first time under Morocco climatic conditions, is a great success giving originality to our work. All obstacles of interspecific hybridizations of *B. vulgaris* s. s. were overcome by establishing favorable conditions for crosses between wild annual species and biennial sugar beet, in terms of synchronization of the flowering period as well as by choice of experimental site favorable to flowering induction seed production in cultivated beet.

Under the vernalizing climatic conditions during the study, cultivated sugar beet genotypes required a cold period of 4 to 7 °C to induce bolting and flowering, 65 to 77 days after sowing. In most commercial cultivars of sugar beet, requires a cold period from 10 to 16 weeks of exposure to optimal temperatures between 4°C and 6°C (McGrath 2018). Cold period was reported to influence the probability of flowering in beet (Van Dijk & Desplanque 1999; Boudry & al. 2002; Reeves 2007).

The high variability observed among the hybrid plants, indicates that genetic segregating process between parents was established. Several qualitative morphotypes have been observed in the progeny, showing a high phenotypic diversity. New morphotypes reveled in the hybrids, and not presented in parental genotypes, could be explained by the expression of hidden or recessive alleles in parents, which were expressed through the progeny. An example is the red pigmentation by WP wild parents or the erect and procumbent habit by CP cultivated parents. In general, studied hybrids presented an intermediate behavior between the two parents regarding the studied descriptive parameters, in particular WH-01, WH-02 and CH-01, with a spontaneous flowering and annual vegetative cycle. CH-02 hybrid from the cultivated maternal branch is more similar to their cultivated parent for vernalization requirement, indicating probably the recessive inheritance B-gene by cultivated parent. However, it has been shown that beet genotypes carrying the dominant B allele flower under long days without vernalization requirement (Van Dijk & al. 1997; Boudry & al. 1994; Hôft & al. 2018). Vernalization requirement appears to be strongly related to temperature, photoperiod, geographical latitudinal gradients cold treatment (Boudry & al. 2002; Limin & Fowler 2006; Rhoné & al. 2008; Michael & al. 2020).

Phenotypic variation detected, between and within hybrids, would be explained by the allogamy and cross-fertilization of *Beta* species and infraspecific taxa, and to genetic richness of *B. macrocarpa* probably associated with its wide adaptative capacity. Studied wild

genotypes were originated from arid and semiarid inland regions, where climate is generally characterized by extreme seasonal variations in temperatures in addition to low rainfall. The studied genotypes could serve as a source of genes for genetic improvement to biotic and abiotic resistance stress, through the accumulation of genetic variation (Cholastova & Knotova 2012; Böhm & al. 2017; Biancardi & al. 2012; 2020).

For the first time in 1975, McFarlane reported natural hybrids, with the characteristics of segregates between *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* and *B. macrocarpa* in the Imperial Valley, California. He speculated that the presence of male sterility in the identified hybrid plants (7% of the total studied plants) arose from crosses between a male-sterile mother and *B. macrocarpa*. McFarlane (1975) also theorized that seeds of *B. macrocarpa* species are thought to have been introduced from the Mediterranean area prior to 1928.

We detected for the first time of tetraploid cytotypes in *Beta macrocarpa* and in beet hybrids. Tetraploid *Beta macrocarpa* genotypes are rarely found in nature, they were exclusively sampled in Canary Island and in Portugal mainland (see e.g., Bartsch & al. 2003; Villain 2007; Castro 2013). Authors of earlier studies, were of the opinion that all plants of *B. macrocarpa*, growing on the Canary Islands are tetraploid (Buttler 1977; Lange & al. 1989). It has been suggested that the origin of tetraploid cytotype discovered in *Beta macrocarpa* populations of Canary Islands result probably from at allopolyploidy hybridization events between diploid *B. macrocarpa* and *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Buttler 1977; Villain 2007).

Tetraploid *B. macrocarpa* genotypes found in the Moroccan collection, supports the hypothesis of existing of seed and pollen flow contributing to the transfer of genes, species colonization into new environment and dissemination in time and space of tetraploid *B. macrocarpa* populations from the Portugal or Canary Islands, as land areas are geographically close to Morocco.

Infrequency of tetraploid cytotype could be explained by the competitive ability of pollen released by diploid beet is much higher compared to pollen produced by tetraploid plants, as suggested by Scott & Longden (1970). Indeed, only few triploids (3n) see beet individuals were detected during collections in 17 Danish seas, showing that the levels of gene flow from tetraploid pollinators are very low (Andersen & al. 2005). In a first study on natural polyploidy in wild populations of annual beet, Buttler (1977) reported that plant morphology and pollen diameter were useless for distinguishing diploid and tetraploid types of *B. macrocarpa*. This was in consistent with our results which show that diploid and tetraploid hybrid plants did not show a difference in their morphology. Kishima & al. (1987) reported a difference in restriction fragment pattern of chloroplast DNA of diploid and tetraploid *B. macrocarpa.*

Studied hybrids represent a percentage of 83% of viable plants with normal growth. However, the remaining 17% on-germinating seeds could be non-viable seed triploid plants. In this context Trueblood and his team (2010) showed that seedlings produced by the triploid clone in *Hypericum androsaemum* L. died shortly after germination. According to Nghiem & al. (2018), less than 25% of germinated progeny from triploid clone of *Acacia* Mill. (between tetraploid *A. mangium* and diploid *A. auriculiformis*). survived at 3 months after sowing with sever stunting and arrested growth. Our results could prove the success of the hybridization seed method with a complete control to avoid external pollen crosses (controlled pollination) and that hybridization was carried out under full isolated conditions.

Conclusion

In order to use Moroccan *B. macrocarpa* genotypes as a natural reservoir of gene and genetic diversity for adaptation to abiotic and biotic constraints and for broadening the genetic base of sugar beet, interspecific hybridizations were carried out. Efforts were focused on developing the appropriate environment for developing hybrids adapted to Moroccan climatic conditions.

Obtaining a viable and fertile beet hybrid resulting from *B. macrocarpa* (rare in nature) is an important and encouraging step towards the genetic improvement of sugar beet.

Hybrid showed a wide variability of morphological and developmental characteristics. The majority of the hybrids (WH hybrids harvested in wild maternal plants and 50% of CH hybrids cultivated maternal plants) are annual plants. They showed normal seed set within the first year without any vernalization requirements, probably explaining the considerable impact of the wild parent performance for the transmission of phenotypic traits to the progeny. Remaining CH hybrids were closer to their cultivated parent for biomass, branching, and vernalization requirement.

Tetraploid cytotypes in *Beta macrocarpa* were here first detected in Morocco with natural polyploidy in sect. *Beta*. Results provide novel insights on the genetic and cytogenetic diversity of *Beta* genus for breeding programs and biodiversity for climate change adaptation.

Acknowledgments

The flow cytometric analysis of ploidy in this research was performed in National Institute of Agronomy Research Kenitra – Morocco with support of Dr. Hassan Benaouda and under the supervision of Dr. Hamid Benyahia. We are grateful to the whole team as well as to Dr. Ouiam Chettou and Dr. Majda Stitou for their precious assistance and their contribution to perform the cytometric part of this study.

References

Abbott, R. J., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J. W., Baird, S. J. E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C. A., Buggs, R. & Butlin, R. K. 2013: Hybridization and speciation. – J. Evol. Biol. **26(2):** 229-246. https://doi. org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x

Abe, J. & Shimamoto, Y. 1989: Evolutionary aspects and species relationships. International Crop Network Series (IBPGR). Workshop, held at Wageningen, the Netherlands, 7–10 February 1989.

Agudelo-Jaramillo, S., Ochoa-Mu˜ noz, M. & Zuluaga-Díaz, F. I. 2016: Principal Component Analysis for MixedQuantitative and Qualitative Data. – Medellin.

Andersen, N. S., Siegismund, H. R., Meyer, V. & Jørgensen, R. B. 2005: Low level of gene flow from cultivated beets (*Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris*) into Danish populations of sea beet (*Beta vulgaris* L. ssp. *maritima* (L.) Arcangeli). – Molec. Ecol. **14(5):** 1391-1405. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02490.x

Bartsch, D., Cuguen, J., Biancardi, E. & Sweet, J. 2003: Environmental implications of gene flow from sugar beet to wild beet-current status and future research needs. – Environ. Biosafety Res. **2(2):** 105-115. https://doi.org/10.1051/ebr:2003006

Biancardi, E., Panella, L. W. & McGrath, J. M. 2020: *Beta maritima* – The Origin of Beets, 2°ed. – Cham.

Böhm, J., Schipprack, W., Utz, H. F. & Melchinger, A. E. 2017: Tapping the genetic diversity of landraces in allogamous crops with doubled haploid lines: a case study from European flint maize. – Theor. Appl. Genet. **130(5):** 861-873. https://doi.org/10.1007/s00122-017-2856-x.

Boudry, P., Wieber, R., Saumitou-Laprade, P., Pillen, K., Van Dijk, H. & Jung, C. 1994: Identification of RFLP markers closely linked to the bolting gene B and their significance for the study of the annual habit in beets (*Beta vulgaris* L.). – Theor. Appl. Genet. **88(6-7):** 852-858. https://doi.org/10.1007/BF01253996

—, —, McCombie, H. & Van Dijk, H. 2002: Vernalization requirement of wild beet *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: among population variation and its adaptive significance. – J. Ecol. **90(4):** 693-703. https://www.jstor.org/stable/3072271

Buttler, K. P. 1977: Variation in wild populations of annual beet (*Beta*, *Chenopodiaceae*). – Pl. Syst. Evol. **128(1-2):** 123-136. https://doi.org/10.1007/BF00985176

Castro, S., Romeiras, M. M., Castro, M., Duarte, M. C. & Loureiro, J. 2013: Hidden diversity in wild *Beta t*axa from Portugal: insights from genome size and ploidy level estimations using flow cytometry. – Pl. Sci. **207:** 72-78. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.02.012

Cholastova, T. & Knotova, D. 2012: Using morphological and microsatellite (SSR) markers to assess the genetic diversity in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). – World Acad. Sci. Engin. Technol. **69:** 856-862.

El Bahloul, Y. 2007: Détermination de la distribution des principales espèces sauvages du genre *Beta* au Maroc, Caractérisation morphologique et analyse moléculaire de leur diversité génétique. – Doctoral dissertation. Faculté de sciences, Département de Biologie. Faculté Universitaire Notre-Dame de la Paix, Belgique.

Fan, H., Zhang, Y., Sun, H., Liu, J., Wang, Y., Wang, X., Li, D., Yu, J. & Han, C. 2015: Transcriptome analysis of *Beta macrocarpa* and identification of differentially expressed transcripts in response to Beet necrotic yellow vein virus infection. – PLoS One **10(7):** p.e0132277. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132277

Flowers, T. J., Troke, P. F. & Yeo, A. R. 1977: The mechanism of salt tolerance in halophytes. – Ann. Rev. Pl. Physiol. **28(1):** 89-121. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.000513

Galbraith, D. W., Harkins, K. R., Maddox, J. M., Ayres, N. M., Sharma, D. P. & Firoozabady, E. 1983: Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. – Science **220(4601):** 1049-1051. 10.1126/science.220.4601.1049

Hansche, P. E., Hesse, C. O. & Beres, V. 1972: Estimates of genetic and environmental effects on several traits in peach. – J. Amer. Soc. Hortic. Sci. **97:** 76-79.

Hellier, B. C., Richardson, K., El Bahloul Y. & Qariouh, N. 2013: Status Report on the *Beta* Collection at the Western Regional Plant Introduction Station (WRPIS) to the Sugar beet Crop Germplasm Committee. – Barbara Hellier (Curator), Sugar Beet CGC Meeting February 27.

Hessini, K., Lachaâl, M. & Soltani, A. 2005: Physiological response to sodium chloride of wild Swiss chard. – J. Pl. Nutr. **28(5):** 877-888. https://doi.org/10.1081/PLN-200055567

Hôft, N., Dally, N., Hasler, M. & Jung, C. 2018: Haplotype variation of flowering time genes of sugar beet and its wild relatives and the impact on life cycle regimes – Frontiers Pl Sci. **8:** 2211. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02211

Iamonico, D. 2019: Remarks on the nomenclature of *Betoideae* (*Chenopodiaceae*/*Amaranthaceae* sensu APGIV). – Phytotaxa **400(3):** 145-164. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.400.3

IPGRI, 1991: Descriptors for *Beta* (*Beta* ssp). International Plant Genetic Resources Institute. – Rome.

Kadereit, G., Hohmann, S. & Kadereit, J. W. 2006: A synopsis of *Chenopodiaceae* subfam. *Betoideae* and notes on the taxonomy of *Beta*. – Willdenowia **36(Special Issue):** 9-12. https://doi.org/10.3372/wi.36.36101

Kiers, H.A.L. 1989: Three-way methods for the analysis of qualitative and quantitative two-way data. – Leiden.

Kishima, Y., Mikami, T., Hirai, A., Sugiura, M. & Kinoshita, T. 1987: *Beta* chloroplast genomes: analysis of fraction I protein and chloroplast DNA variation. – Theor. Appl. Genet. **73(3):** 330-336. https://doi.org/10.1007/BF00262497

Lange, W. & De Bock, T. S. 1989: The diploidised meiosis of tetraploid *Beta macrocarpa* and its possible application in breeding sugar beet. – Pl. Breeding. **103(3):** 196-206. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1989.tb00371.x

Letschert, J. P. W. 1993: *Beta* Section *Beta*: Biogeographical Patterns of Variation and Taxonomy. PhD dissertation, – Wageningen Agric. Univ. Pap. **93:** 1-137.

Leys, M., Petit, E. J., El-Bahloul, Y., Liso, C., Fournet, S. & Arnaud, J. F. 2014: Spatial genetic structure in *Beta vulgaris* subsp. *maritima* and *Beta macrocarpa* reveals the effect of contrasting mating system, influence of marine currents, and footprints of postglacial recolonization routes. – Ecol. Evol. **4(10):** 1828-1852. https://doi.org/10.1002/ece3.1061

Limin, A. E. & Fowler, D. B. 2006: Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod, vernalization, and plant development. – Planta **224(2):** 360-366. https://doi.org/10.1007/s00425-006-0219-y

McFarlane, J. S. 1975: Naturally occurring hybrids between sugar beet and *Beta macrocarpa* in the Imperial Valley of California. – J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. **18:** 245-251.

McGrath, J. M. & Panella, L. 2018: Sugar beet breeding. – Pl. Breeding Rev. **42:** 167-218. https://doi.org/10.1002/9781119521358.ch5

Michael, T. E. B., Faigenboim, A., Shemesh-Mayer, E., Forer, I., Gershberg, C., Shafran, H., Rabinowitch, H. D. & Kamenetsky-Goldstein, R. 2020: Crosstalk in the darkness: bulb vernalization activates meristem transition via circadian rhythm and photoperiodic pathway. – BMC Pl. Biol. **20(1):** 1-16. https://doi.org/10.1186/s12870-020-2269-x

Nagamine, T., Catty, J. P. & Ford-Lloyd, B. V. 1989: Phenotypic polymorphism and allele differentiation of isozymes in fodder beet, multigerm sugar beet and monogerm sugar beet. – Theor. Appl. Genet. **77(5):** 711-720. https://doi.org/10.1007/BF00261249

Nghiem, C. Q., Griffin, R. A., Harbard, J. L., Harwood, C. E., Le, S., Nguyen, K. D. & Van Pham, B. 2018: Reduced fertility in triploids of *Acacia auriculiformis* and its hybrid with *A. mangium*. – Euphytica **214(4):** 284-287. https://doi.org/10.1007/s10681-018-2157-8

Peltier, C., Klein, E., Hleibieh, K., D'Alonzo, M., Hammann, P., Bouzoubaa, S., Ratti, C. & Gilmer, D. 2012: Beet necrotic yellow vein virus subgenomic RNA3 is a cleavage product leading to stable non-coding RNA required for long-distance movement. – J. General Virol. **93(5):** 1093-1102. https://doi.org/10.1099/vir.0.039685-0

Pottier-Alapetite, G. 1979: *Daucus* – Pp. 615-621 in : Flore de la Tunisie, **1.** – Tunis.

Reeves, P. A., He, Y., Schmitz, R. J., Amasino, R. M., Panella, L. W. & Richards, C. M. 2007: Evolutionary conservation of the FLOWERING LOCUS C-mediated vernalization response: evidence from the sugar beet (*Beta vulgaris*). – Genetics **176(1):** 295-307. https://doi.org/10.1534/genetics.106.069336

Rhoné, B., Remoué, C., Galic, N., Goldringer, I. & Bonnin, I. 2008: Insight into the genetic basis of climatic adaptation in experimentally evolving wheat populations. – Molec. Ecol. **17(3):** 930-943. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03619.x

Scott, R. K. & Longden, P. C. 1970: Pollen release by diploid and tetraploid sugar-beet plants. – Ann. Appl. Biol. **66(1):** 129-135. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1970.tb04610.x

Slama, I., Jdey, A., Rouached, A., Talbi, O., Debez, A., Ghnaya, T., Limami, M. A. & Abdelly, C. 2016: Comparative responses to water deficit stress and subsequent recovery in the cultivated beet *Beta vulgaris* and its wild relative *B. macrocarpa*. – Crop Pasture Sci. **67(5):** 553-562. https://doi.org/10.1071/CP15145

Soltis, P. S., Marchant, D. B., Van de Peer, Y. & Soltis, D. E. 2015: Polyploidy and genome evolution in plants. – Curr. Opin. Genet. Developm. **35:** 119-125. https://doi.org/10.1016/j.gde.2015.11.003

Trueblood, C. E., Ranney, T. G., Lynch, N. P., Neal, J. C. &, Olsen, R. T. 2010: Evaluating fertility of triploid clones of *Hypericum androsaemum* L. for use as non–invasive landscape plants. – HortScience **45(7):** 1026-1028. https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.7.1026

Uotila, P. 2011: *Chenopodiaceae* (pro parte majore), *Juglandaceae*, *Loranthaceae*, *Molluginaceae*, *Moraceae*, *Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae*, *Santalaceae*, *Typhaceae*. In Euro+ Med Plantbase-the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Euro+ med plantbase. – http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=7721045&PTRefFk=7300000 [Last accessed 8/11/2021]

Van Dijk, H. & Desplanque B. 1999: European *Beta*: crops and their wild and weedy relatives. – Pp. 257-270 in: Van Raamsdonk, L. W. D. & Den Nijs, J. C. M. (eds), Plant Evolution in Man–Made Habitats. – Amsterdam. https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80080-X

—, Boudry, P., McCombre, H. & Vernet, P. 1997: Flowering time in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) along a latitudinal cline. – Acta Oecol. **18(1):** 47-60.

Villain, S. 2007: Histoire évolutive de la section *Beta*, : mise en évidence des phénomènes d'hybridation et de spéciation au sein de la section dans le bassin méditerranéen. – PhD. Université des Sciences et Technologies de Lille.

Addresses of the authors:
Siham Oumouss[1, 2], Ghizlane Tobi[1], Ilham Rahmouni[1], Hikmat Tahiri[2] & Yasmina El Bahloul[1*],
[1]National Institute of Agronomic Research (INRA-Morocco), Genetic Resources and Plant Breeding Unit, CRRA-Rabat, BP 6570, 10101 Rabat Institute, Morocco. E-mails: siham.oumouss@gmail.com, tobighizlane@gmail.com, ilham.rahmouni@gmail.com, yasmina.elbahloul@yahoo.com
[2]Mohammed V University, Department of Biology, Laboratory of Botany and Valorization of Plant and Fungal Resources, Faculty of Sciences Rabat, B.P. 1014 RP, Rabat, Morocco. E-mail: tahiri47@gmail.com
*Corresponding author

Références

Abbasi, Z., Arzani, A., Majidi, M.M. (2014) Evaluation of genetic diversity of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) crossing parents using agro-morphological traits and molecular markers. Journal of Agricultural Science and Technology, 16 (6), pp. 1397–1411. https://dergipark.org.tr/en/pub/anadolu/issue/34063/376870

Abbott, R.J., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J.W., Baird, S.J.E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C.A., Buggs, R., Butlin, R.K. (2013) Hybridization and speciation. Journal of Evolutionary Biology, 26 (2), pp. 229–246. https://doi. org/10.1111/j.1420-9101.2012. 02599.x

Abe, J., Guan, G.P., Shimamoto, Y. (1997) A gene complex for annual habit in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Euphytica, 94 (2), pp. 129–135. https://doi.org/10.1023/A:1002963506818

Abe, J., Shimamoto, Y. (1989) Evolutionary aspects and species relationships. International Crop Network Series (IBPGR). Workshop, held at Wageningen, the Netherlands, 7–10 February 1989.

Abe, J., Tsuda, C. (1987) Genetic analysis for isozyme variation in the section *Vulgares*, genus *Beta*. Japanese Journal of Breeding, 37 (3), pp. 253–261. https://doi.org/10.1270/jsbbs1951.37.253

Abe, J., Yoshikawa, H., Tsuda, C. (1986) Reproductive barriers in sugar beet and its wild relatives of the section *Vulgares*, the genus *Beta*. Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University, 63 (1), pp. 40–48. http://hdl.handle.net/2115/13044

Abegg, F.A. (1936) A genetic factor for the annual habit in beets and linkage relationship. Agricultural Research Journal, 53, pp. 493–511.

Abou-Elwafa, S.F., Büttner, B., Kopisch-Obuch, F.J., Jung, C., Müller, A.E. (2012) Genetic identification of a novel bolting locus in *Beta vulgaris* which promotes annuality independently of the bolting gene B. Molecular breeding,29 (4), pp. 989–998. https://doi.org/10.1007/s11032-011-9671-x

Agbani M., Jenane C. (2000) Fiche Technique : la betterave à sucre monogerme. Transfert de Technologie en Agriculture. 75. Bulletin Mensuel d'Information et de Liaison du PNTTA.

Andersen, N. S., Siegismund, H. R., Meyer, V., Jørgensen, R. B. (2005) Low level of gene flow from cultivated beets (*Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris*) into Danish populations of sea beet (*Beta vulgaris* L. ssp. *maritima* (L.) Arcangeli). Molecular Ecology, 14 (5), pp. 1391–1405. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02490.x

Andrello, M., Henry, K., Devaux, P., Desprez, B., Manel, S. (2016) Taxonomic, spatial and adaptive genetic variation of *Beta* section *Beta*. Theoretical and Applied Genetics, 129 (2), pp. 257–271. https://doi.org/10.1007/s00122-015-2625-7

Andrello, M., Henry, K., Devaux, P., Verdelet, D., Desprez, B., Manel, S. (2017) Insights into the genetic relationships among plants of *Beta* section *Beta* using SNP markers. Theoretical and Applied Genetics, 130 (9), pp. 1857–1866. https://doi.org/10.1007/s00122-017-2929-x

Antoun, M., Ouellet, F. (2013) Growth temperature affects inflorescence architecture in *Arabidopsis thaliana*. Botany, 91 (9), pp. 642–651. https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0011

Amiri, R., Mesbah, M., Moghaddam, M., Bihamta, M.R., Mohammadi, S.A., Norouzi, P. (2009) A new RAPD marker for beet necrotic yellow vein virus resistance gene in *Beta vulgaris*. Biologia plantarum, 53 (1), pp. 112–119. https://doi.org/10.1007/s10535-009-0015

APG, (2003) Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical journal of the Linnean Society,141(4), pp. 399–436.

Arnaud, J.F., Fénart, S., Cordellier, M., Cuguen, J. (2010) Populations of weedy crop–wild hybrid beets show contrasting variation in mating system and population genetic structure. Evolutionary applications, 3 (3), pp. 305–318. https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00121.x

Arnaud, J.F., Viard, F., Delescluse, M., Cuguen, J. (2003) Evidence for gene flow via seed dispersal from crop to wild relatives in *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae*)*:* consequences for the release of genetically modified crop species with weedy lineages. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 270 (1524), pp. 1565–1571. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2407

Artschwager E (1926) Anatomy of the vegetative organs of sugar beet. Journal of Agricultural Research, 3, pp. 143–176.

Artschwager E (1927) Development of flowers and seed in the sugar beet. Journal of Agricultural Research, 34, pp. 1–25.

Artschwager, E., Starrett, R. (1933) The time factor in fertilization and embryo development in the sugar beet. Journal Agroculture Research., 47, pp. 823–843.

Ayfer, T.A.N., Adnacioglu, N., Karabak, S., Aysar, N., Tan, A.S., Aykas, L. (2017) Sea beets [*Beta vulgaris* subsp. *maritima* (L.) Arcang.] wild edible beets and home garden beets of Turkey. ANADOLU Ege Tarımsal Araştırma Enstitüsü Dergisi, 27 (2), pp. 54–61. https://dergipark.org.tr/en/pub/anadolu/issue/34063/376870

Bagatta, M., Pacifico, D., Mandolino, G. (2008) Evaluation of the osmotic adjustment response within the genus Beta. Journal of Sugar Beet Research, 45 (3/4), pp. 119.

Bartsch, D., Brand, U., Morak, C., Pohl-Orf, M., Schuphan, I., Ellstrand, N.C. (2001) Biosafety of hybrids between transgenic virus-resistant sugar beet and Swiss chard. Ecological Applications, 11 (1), pp. 142–147. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0142:BOHBTV]2.0.CO;2

Bartsch, D., Clegg, J., Ellstrand, N.C. (1999) Origin of wild beet and gene flow between *Beta vulgaris* and *B. macrocarpa* in California. Monograph-British Crop Protection Council, 72, pp. 269–274. http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=1171759

Bartsch, D., Cuguen, J., Biancardi, E., Sweet, J. (2003) Environmental implications of gene flow from sugar beet to wild beet-current status and future research needs. Environmental Biosafety Research, 2 (2), pp. 105–115. https://doi.org/10.1051/ebr:2003006

Bartsch, D., Pohl-Orf, M. (1996) Ecological aspects of transgenic sugar beet: transfer and expression of herbicide resistance in hybrids with wild beets. Euphytica,91 (1), pp.55–58. https://doi.org/10.1007/BF00035276

Becker-Dillingen, J. (1928) DieWurzelfrüchte (Rüben). In: Parey P. (Ed.) Handbuch des Hackfruchtbaues und Handelapflanzbaues. Berlin, Germany.

Benabid, A. (2000) Flore et écosystèmes du Maroc. Evaluation et préservation de la biodiversité. Edition Ibis Press, Paris (France) & Editions Kalila Wa Dimna.

Bennett, C.W. (1971) The curly top disease of sugarbeet and other plants, Monograph No. 7. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN. https://doi.org/10.1094/9780890546260

Biancardi, E. (1999) Miglioramento genetico. In: Casarini, B., Biancardi, E., Ranalli, P. (Eds.) La Barbabietola da Zucchero in Ambiente Mediterraneo. Edagricole, Bologna, Italy, pp. 45–57

Biancardi, E. (2005) Objectives of sugar beet breeding—morphological and physiological iraits. In: Biancardi, E., Campbell, L.G0, Skaracis, G.N., de Biaggi, M. (Eds.) Genetics and breeding of sugar beet. Science Publishers Inc, Enfield, NH, USA, pp. 72–73.

Biancardi E., de Biaggi, M. (2020) Morphology. In Biancardi, E., Panella, L.W., McGrath, J.M. (Eds.) *Beta maritima*-The Origin of Beets, Second Edition. Switzerland AG: Springer Nature. https://doi.org/10.1007/BF00023519

Biancardi, E., Lewellen, R.T., De Biaggi, M., Erichsen, A.W., Stevanato, P. (2002) The origin of rhizomania resistance in sugar beet. Euphytica, 127 (3), pp. 383–397. https://doi.org/10.1023/A:1020310718166

Biancardi, E., McGrath, J.M., Panella, L.W., Lewellen, R.T., Stevanato, P. (2010) Sugar beet. In: Bradshaw, J.E. (Ed.) Tuber and Root Crops, Handbook of Plant Breeding, Springer New York, NY, pp. 173–219. 10.1007/978-0-387-92765-7_6

Biancardi, E., Panella, L.W., McGrath, J.M. (2012) *Beta maritima*-The Origin of Beets. Dordrecht-Heidelberg-London: Springer New York.

Biancardi, E., Panella, L.W., McGrath, J.M. (2020) *Beta maritima*-The Origin of Beets, Second Edition. Switzerland AG: Springer Nature.

Biancardi, E., Tamada, T. (2016) Rhizomania. Switzerland: Springer International Publishing.

Bockstahler, H.W., Hogaboam, G.J., Schneider, C.L. (1950) Further studies on the inheritance of black root resistance in sugar beets. In Proceeding of American Society of Sugar Beet Technologists, 6, pp. 104–107.

Böhm, J., Schipprack, W., Utz, H.F., Melchinger, A.E. (2017) Tapping the genetic diversity of landraces in allogamous crops with doubled haploid lines: a case study from European flint maize. Theoretical and applied genetics, 130 (5), pp. 861–873. https://doi.org/10.1007/s00122-017-2856-x.

Bor, M., Özdemir, F., Türkan, I. (2003) The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. Plant Science, 164 (1), pp. 77–84. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00338-2

Bosemark, N.O. (1993) Genetics and breeding. The sugar beet crop, Springer, Dordrecht, pp. 67–119. https://doi.org/10.1007/978-94-009-0373-9_3

Bottema S (2010) Pollen profile of sediment core Agköl Adabag, Turkey and Lake Urmia (Iran). European Pollen Database. https://doi.org/10.1594/pangaea.738949-doi:10.1594/pangaea.739926

Bouchel, D., Aliouat, M., Mougin, C. (2020) La règlementation sur les ressources génétiques : quelles conséquences pour les recherches en écotoxicologie ? https://hal.inrae.fr/hal-03144264f

Boudry, P., McCombie, H., Van Dijk, H. (2002) Vernalization requirement of wild beet *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: among population variation and its adaptive significance. Journal of Ecology, 90 (4), pp. 693–703. https://www.jstor.org/stable/3072271

Boudry, P., Mörchen, M., Saumitou-Laprade, P., Vernet, P., Van Dijk, H. (1993) The origin and evolution of weed beets: consequences for the breeding and release of herbicide-resistant transgenic sugar beets. Theoretical and applied genetics, 87 (4), pp. 471–478. https://doi.org/10.1007/BF00215093

Boudry, P., Wieber, R., Saumitou-Laprade, P., Pillen, K., Van Dijk, H., Jung, C. (1994) Identification of RFLP markers closely linked to the bolting gene *B* and their significance for the study of the annual habit in beets (*Beta vulgaris* L.). Theoretical and applied genetics, 88 (6-7), pp. 852–858. https://doi.org/10.1007/BF01253996

BRG (1998) Bureau des Ressources Génétiques. Charte Nationale pour la gestion des ressources génétiques.

Bramwell, D., Bramwell, Z. (1974) Wild flowers of the Canary Islands. Stanley Thornes (Publishers). Ltd., Cheltenham, UK.

Brand U (1997) Untersuchungen zur Diversität in italienischen Wildpopulationen von *Beta vulgaris* L. subsp. *maritima* – Ein Beitrag zur ökologischen Risikoabschätzung von transgenen Kulturpflanzen. Diplomarbeit RWTH-Aachen, Germany.

Brugel, E., Dehondt, F. (2007) La conservation de la flore menacée ; actions du Conservatoire Botanique National de Franche-Comté, premier bilan.

Bruun, L., Haldrup, A., Petersen, S.G., Frese, L., De Bock, T.S.M., Lange, W. (1995) Self-incompatibility reactions in wild species of the genus *Beta* and their relation to taxonomical classification and geographical origin. Genetic Resources and Crop Evolution, 42, pp. 293–301

Burenin, V.I., Timoshenko, Z.V. (1985) Blackleg resistance in beet. Genet. Selek., 92, pp. 56–62.

Burger, J., Edwards, G.E. (1996) Photosynthetic efficiency, and photodamage by UV and visible radiation, in red versus green leaf *Coleus* varieties. Plant and Cell Physiology, 37 (3), pp. 395–399. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a028959

Buttler, K. P. (1977) Variation in wild populations of annual beet (*Beta*, *Chenopodiaceae*). Plant Systematics and Evolution, 128 (1-2), pp. 123–136. https://doi.org/10.1007/BF00985176

Cai, D., Kleine, M., Kifle, S., Harloff, H.J., Sandal, N.N., Marcker, K.A., Klein-Lankhorst, R.M., Salentijn, E.M., Lange, W., Stiekema, W.J., Wyss, U. (1997) Positional cloning of a gene for nematode resistance in sugar beet. Science, 275 (5301), pp. 832–834. https://doi.org/10.1126/science.275.5301.832

Cai, Y.Z., Sun, M., Corke, H. (2001) Identification and distribution of simple andacylated betacyanins in the Amaranthaceae. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 49 (4), pp. 1971–1978. https://doi.org/10.1021/jf000963h

Cai, Y.Z., Sun, M., Wu, H., Huang, R., Corke, H. (1998) Characterization and quantification of betacyanin pigments from diverse Amaranthus species. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 46 (6), pp. 2063–2070. https://doi.org/10.1021/jf9709966

Capistrano-Gossmann, G.G. (2010) A candidate sequence for the nematode resistance gene Hs1-2 in sugar beet (PhD thesis). St Germany, Qld: University of Kiel.

Capistrano-Gossmann, G.G., Ries, D., Holtgräwe, D., Minoche, A., Kraft, T., Frerichmann, S.L., Soerensen, T.R., Dohm, J.C., González, I., Schilhabel, M., Varrelmann, M. (2017) Crop wild relative populations of *Beta vulgaris* allow direct mapping of agronomically important genes. Nature communications, 8 (1), pp. 1–8. https://doi.org/10.1038/ncomms15708

Casique-Arroyo, G., Martinez-Gallardo, N., de la Vara, L.G., Delano-Frier, J.P. (2014) Betacyanin biosynthetic genes and enzymes are differentially induced by (a) biotic stress in *Amaranthus hypochondriacus*. PLoS One, 9 (6). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099012

Castro, M., Castro, S., Figueiredo, A., Husband, B., Loureiro, J. (2018) Complex cytogeographical patterns reveal a dynamic tetraploid–octoploid contact zone. AoBPLANTS10 (2). https://doi.org/10.1093/aobpla/ply012

Castro, S., Loureiro, J., Iriondo, J., Rubio Teso, M.L., Duarte, M.C., Romeiras, M.M., Pinheiro de Carvalho, M.A.A., Santos Guerra, A., Rey, E., Frese, L. (2017) Cytogenetic diversity of *Patellifolia* species. In: Poster presented at 6th Global Botanic Gardens Congress, Botanic Gardens Conservation International, Conservatory and Botanical Garden of the City of Geneva, Switzerland, 26–30 June 2017. http://www.6gbgc.org/en/sample-page/

Castro, S., Romeiras, M.M., Castro, M., Duarte, M.C., Loureiro, J. (2013) Hidden diversity in wild *Beta* taxa from Portugal: insights from genome size and ploidy level estimations using flow cytometry. Plant science, 207, pp. 72–78. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.02.012

CBD, (1992) convention on biological diversity. Global biodiversity, status of the earth's living resources. London, Chapman & Hall.

CGRFA, (2018) Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. Ad hoc intergovernmental technical working group on aquatic genetic resources for food and agriculture. in Proceedings of the international workshop on access and benefit-sharing for genetic resources for food and agriculture. Rome, 23-25 April 2018. CGRFA/WG-AqGR-2/18/Inf.8

CGRFA, (2019) Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. Projet de notes explicatives décrivant, dans le cadre des éléments relatifs à l'accès et au partage des avantages, les caractéristiques distinctives des différents sous-secteurs des ressources génétiques pour l'alimentation et l'agriculture. Rome, 18-22 février 2019. CGRFA-17/19/3.2

Ch, S. (1963) Le coefficient pluvio-thermique d'Emberger, son utilisation et la représentation géographique de ses variations au Maroc. Ann. Ser. Phys. Globe Météo. Inst. SC, pp. 11.

Charnov, E.L., Schaffer, W.M. (1973) Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. The American Naturalist, 107 (958), pp. 791–793.

Charrier, A., Lourd, M., Pernès, J. (1984) La conservation des ressources génétiques. fdi :17452

Chatelain, C., Medjahdi, B., Benhouhou, S.S. (2018) eFlore du Maghreb, une flore électronique basée sur la Nouvelle flore d'Algérie de P. Quézel et S. Santa/eFlore of Magreb, an electronic flora based on the new flora of P. Quézel & S. Santa. Ecologia mediterranea, 44 (2), pp. 131–136.

Chebbi, H., Pascual-Villalobos, M.J., Cenis, J.L., Correal, E. (1995) Caractérisation morphologique et moléculaire des espèces ligneuses du genre *Medicago. Fourrages*, 142, pp. 191–206.

Cheng, D., Yoshida, Y., Kitazaki, K., Negoro, S., Takahashi, H., Xu, D., Mikami, T., Kubo, T. (2011) Mitochondrial genome diversity in *Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris* (Leaf and Garden Beet Groups) and its implications concerning the dissemination of the crop. Genetic resources and crop evolution, 58 (4), pp. 553–560. 10.1007/s10722-010-9598-9

Cholastova, T., Knotova, D. (2012) Using morphological and microsatellite (SSR) markers to assess the genetic diversity in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). International Journal of Biological, Biomolecular, Agricultural, Food and Biotechnological Engineering, 6 (9), pp. 781–787.

Chouard, P. (1960) Vernalization and its relations to dormancy. Annual Review of Plant Physiology,11 (1), pp. 191–238. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.11.060160.001203

Choudhary, K., Choudhary, O.P., Shekhawat, N.S. (2008) Marker assisted selection: a novel approach for crop improvement. American-Eurasian Journal of Agronomy, 1 (2), pp. 26–30.

Clapham A.R., Tutin T.G., Warburg E.F. (1962) Flora of the British Isles, 2nd edition, pp. 280–281.

CMGP (2020) Compagnie Marocaine Drop by drop and Pumping. Fiche culture betterave sucrière.

Coe, G.E., Schneider, C.L. (1966) Selecting sugar beet seedlings for resistance to *Aphanomyes cochlioide*s. Journal of the American Society of Sugar Beet Technologists, 14, pp. 164–167.

Coe, G.E., Stewart, D. (1977) Cytoplasmic male sterility, self-fertilty, and monogermness in *Beta maritima* L. [Beets]. Journal of the American Society of Sugar Beet Technologists (USA), 19, pp. 257–261.

Cooke, D.A., Scott, R.K. (1993) The sugar beet crop: Science into practice, 1st edition. Chapman & Hall, London, UK.

Coons, G.H. (1954) The wild species of *Beta*. Proceedings Eighth General Meeting, American Society of Sugar Beet Technologists, 8 (2), pp. 142–147.

Coons, G.H. (1975) Interspecific hybrids between *Beta vulgaris* L. and the wild species of *Beta*. American Society of Sugar Beet Technologists, 18, (4), pp. 281–306.

Coons, G.H., Kotila, J.E., Bockstahler, H.W. (1946) Black root of sugar beets and possibilities for its control. Proceeding of American Society of Sugar Beet Technologists, 4, pp. 364–380.

Coons, G.H., Kotila, J.E., Bockstahler, H.W. (1947) Black root of Sugar Beets and possibilities for its control. Black root of Sugar Beets and possibilities for its control.

Cooper, J.P. (1963) Species and population differences in climatic response. Environnemental control of plant growth, pp. 381–403.

CRNCDB, (2014) Cinquième Rapport national sur la Mise en œuvre de la Convention sur la Diversité Biologique.

Dale, M.F.G. (1980) Survey on B. nana in Greece. Copy available at the Greek Gene Bank, Thessaloniki. Dale, M.F.G. 1981. Report on 1981. Collection of *B. nana* in Greec.

Dale, M.F.B., Ford-Lloyd, B.V., Arnold, M.H. (1985) Variation in some agronomically important characters in a germplasm collection of beet (*Beta vulgaris* L.). Euphytica, 34 (2), pp. 449–455. https://doi.org/10.1007/BF00022941

Dally, N., Eckel, M., Batschauer, A., Höft, N., Jung, C. (2018) Two CONSTANS-LIKE genes jointly control flowering time in beet. Scientific reports, 8 (1), pp. 1 –10. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34328-4

Dally, N., Xiao, K., Holtgräwe, D., Jung, C. (2014) The B2 flowering time locus of beet encodes a zinc finger transcription factor. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111 (28), pp. 10365–10370. https://doi.org/10.1073/pnas.1404829111

Danbe, N., Yakouba, O., Sobda, G., Basga, S.D., Lendzemo, V., Kaouvon, P., Dickmi, V.C., Suh, C., Djonnewa, A., Youri, A., Kaboui, A. (2018) Caractérisation de la diversité phénotypique et génotypique du Sorgho pluvial dans la zone soudano sahélienne du Cameroun. Journal of Applied Biosciences, 129 (1), pp. 12973–12981. http://dx.doi.org/10.4314/jab.v129i1.1

De Biaggi, M. (2005) Objectives of Sugar Beet Breeding: Self-fertility and Selfincompatibility. In: E. Biancardi, G. L. Campbell, N. G. Skaracis, M. De Biaggi (Eds.) Genetics and Breeding of Sugar Beet, pp. 169–212. Science, Enfield, (NH), USA.

De Bock, T.S. (1986) August. The genus Beta: domestication, taxonomy and interspecific hybridization for plant breeding. In International Symposium on Taxonomy of Cultivated Plants. Acta Hort, 182, pp. 335–344. 10.17660/ActaHortic.1986.182.41

De Cauwer, I., Arnaud, J.F., Schmitt, E., Dufaÿ, M. (2010) Pollen limitation of female reproductive success at fine spatial scale in a gynodioecious and wind-pollinated species, *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. Journal of Evolutionary Biology, 23 (12), pp. 2636–2647. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02119.x

De Cauwer, I., Dufay, M., Cuguen, J., Arnaud, J.F. (2010) Effects of fine-scale genetic structure on male mating success in gynodioecious *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. Molecular Ecology, 19 (8), pp. 1540–1558. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04586.x

De Candolle, A. (1884) Der Ursprung der Culturpflazen. Brockhaus, Lipsia, Germany.

De Candolle, A. (1885) Origin of cultivated plants. Appleton and Company, New York, USA

De Vilmorin, J.L. (1923) L'Hérédité de la betterave cultivée. Gauthier-Villars, Paris, France.

De Vries, U. (1905) Species and varieties. Open Court Publishing CO, Chcago, USA.

Desplanque, B., Viard, F., Bernard, J., Forcioli, D., Saumitou-Laprade, P., Cuguen, J., Van Dijk, H. (2000) The linkage disequilibrium between chloroplast DNA and mitochondrial DNA haplotypes in Beta vulgaris ssp. maritima (L.): the usefulness of both genomes for population genetic studies. Molecular Ecology, 9 (2), pp. 141-154.https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00843.x

Desplanque, B., Boudry, P., Broomberg, K., Saumitou-Laprade, P., Cuguen, J., Van Dijk, H. (1999) Genetic diversity and gene flow between wild, cultivated and weedy forms of *Beta vulgaris* L. (*Chenopodiaceae*), assessed by RFLP and microsatellite markers. Theoretical and Applied Genetics, 98 (8), pp. 1194–1201. https://doi.org/10.1007/s001220051184

Doney, D.L. (1992) Morphology of North Atlantic *Beta*. In: Frese, L. (Ed.) International *Beta* genetic resources network. A report on the 2nd international *Beta* genetic resources workship held at the Institute for Crop Science and Plant Breeding, Braunschweig, Germany, 24–28 June 1991. IBPGR, Rome, pp. 17–28

Doney, D.L. (1995) Registration of four sugarbeet germplasms: y317, y318, y322, and y387. Crop Science, 35 (3), pp. 947. https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500030071x

Doney D.L. (1998) Beta evaluation and sugar beet enhancement from wild sources. In: Frese L, Panella L, Srivastava H.M, Lange W. (Eds.) Int. Beta genetic resources network. A report on the 4th Int. Beta genetic resources workshop and world Beta network Conf. held at the Aegean Agric. Res. Inst., Izmir, Turkey, 28 February–3 March, 1996. International Crop Network Series No. 12, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, pp. 62–72.

Doney, D.L., Whitney, E.D., Terry, J., Frese, L., Fitzgerald, P. (1990) The distribution and dispersal of *Beta vulgaris* L.-ssp. *maritima* germplasm in England, Wales, and Ireland. Journal of sugar beet research, 27 (1–2), pp. 29–36.

Eagen, K.A., Goldman, I.L. (1996) Assessment of RAPD marker frequencies over cycles of recurrent selection for pigment concentration and percent solids in red beet (*Beta vulgaris* L.). Molecular Breeding, 2 (2), pp. 107–115. https://doi.org/10.1007/BF00441426

El Bahloul, Y. (2007) Détermination de la distribution des principales espèces sauvages du genre *Beta* au Maroc, Caractérisation morphologique et analyse moléculaire de leur diversité génétique, » Faculté de sciences, Département de Biologie. Thèse de doctorat. Faculté Universitaire Notre-Dame de la Paix, Belgique.

El Bahloul, Y., Van Cutsem, P., Sadiki, M. (2006) Survey of wild Beta genetic resources in Morocco. In: Frese, L., Maggioni, L., Lipman, E. (Eds.) Report of a Working Group on Beta and the World Beta Network. Third Joint Meeting, 8-11 March 2006, Puerto de la Cruz, Tenerife, Spain. Bioversity International, Rome, Italy, 8 (11), pp. 105–106.

El Gazzah, M., Chalabi. N. (1995) Ressources génétiques et amélioration des plantes. In : Aupelp-uref, J. (Ed.) Quel avenir pour l'amélioration des plantes. Libbey Eurotext Paris, pp. 123–129.

El Oualidi, J., Khamar, H., Fennane, M., Ibn Tattou, M., Chauvet, S., Taleb, M.S. (2012) Checklist des endémiques et spécimens types de la flore vasculaire de l'Afrique du Nord. Document de l'Institut Scientifique. Université Mohammed V, Rabat.

Ellstrand, N.C. (2003) Current knowledge of gene flow in plants : implications for transgene flow. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 358 (1434), pp. 1163–1170. https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1299

Emberger, L. (1955) Une classification biogéographique des climats. Recueil de Travaux de Laboratoires de Botanique, Geologie et Zoologie de la Faculté de Science de l'Université de Montpellier, 7, pp. 3–43.

Eujayl, I., Strausbaugh, C., Lu, C. (2016) Registration of sugar beet doubled haploid line KDH13 with resistance to beet curly top. Journal of plant registrations, 10 (1), pp. 93–96. https://doi.org/10.3198/jpr2015.09.0055crgs

Fahmy, A.G.E.D. (1997) Evaluation of the weed flora of Egypt from Predynastic to Graeco-Roman times. Vegetation history and Archaeobotany, 6 (4), pp. 241–247. https://doi.org/10.1007/BF01370445

Fan, H., Zhang, Y., Sun, H., Liu, J., Wang, Y., Wang, X., Li, D., Yu, J., Han, C. (2015) Transcriptome analysis of *Beta macrocarpa* and identification of differentially expressed transcripts in response to Beet necrotic yellow vein virus infection. PLoS One. 10 (7), p.e0132277. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132277

FAO, (1996) Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rapport sur l'état de ressources phytogénétiques dans le monde, Conférence technique international sur ressources phytogénétiques.

FAO, (2019) The State of the World's Biodiversity for Food and Agriculture, Bélanger, J., Pilling, D. (Eds.). FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome. pp. 572 http://www.fao.org/3/CA3129EN/CA3129EN.pdf

FAOSTAT, (2015) FAO Statistical Databases. Données de l'alimentation et de l'agriculture. http://www.fao.org/faostat/fr

Fasahat, P., Aghaeezadeh, M., Jabbari, L., Hemayati, S.S., Townson, P. (2018) Sucrose accumulation in sugar beet: From fodder beet selection to genomic selection. Sugar Tech, 20 (6), pp. 635–644. https://doi.org/10.1007/s12355-018-0617-z

Fehr, W. (1987) Principles of cultivar development: theory and technique. Macmillian Publishing Company.

Fénart, S., Arnaud, J.F., De Cauwer, I., Cuguen, J. (2008) Nuclear and cytoplasmic genetic diversity in weed beet and sugar beet accessions compared to wild relatives: new insights into the genetic relationships within the *Beta vulgaris* complex species. Theoretical and Applied Genetics, 116 (8), pp. 1063–1077.

Fenart, S., Austerlitz, F., Cuguen, J., Arnaud, J.F. (2007) Long distance pollen-mediated gene flow at a landscape level: the weed beet as a case study. Molecular Ecology, 16 (18), pp. 3801–3813. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03448.x

Fennane, M. (2004) Propositions de Zones Importantes pour les Plantes au Maroc (ZIP Maroc), Rabat.

Fennane, M., Ibn Tattou, M. (2005) Flore vasculaire du Maroc : Inventaire et Chorologie, volume I, Travaux de l'Institut Scientifique. Institut Scientifique, Rabat, Série Botanique, N°37.

Fennane M., Ibn Tattou, M. (2012) Statistiques et commentaires sur l'inventaire actuel de la flore vasculaire du Maroc. Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie, 1 (34), pp. 1–9.

Fennane, M. Ibn Tattou, M., Ouyahya, A., El Oualidi J. (2007) Flore pratique du Maroc. Travaux de l'Institut Scientifique, II (38), Rabat.

Fievet, V., Touzet, P., ARNAUD, J.F., Cuguen, J. (2007) Spatial analysis of nuclear and cytoplasmic DNA diversity in wild sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) populations: do marine currents shape the genetic structure? Molecular Ecology, 16 (9), pp. 1847–1864. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03208.x

Flowers, T.J., Troke, P.F., Yeo, A.R. (1977) The mechanism of salt tolerance in halophytes. Annual review of plant physiology. 28 (1), pp. 89–121. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.000513

Ford-Lloyd, B. (2005) Sources of genetic variation, genus *Beta*. In: Biancardi, E., Campbell, L.G., Skaracis, G.N., De Biaggi, M. (Eds.) Genetics and Breeding of Sugar Beet, pp. 25–33.

Ford-Lloyd, B.V.,Williams, A.L.S.,Williams, J.T. (1975) A revision of *Beta* section *Vulgares* (*Chenopodiaceae*), with new light on the origin of cultivated beets. Botanical Journal of the Linnean Society, 71 (2), pp. 89–102.

Forster, V., Marrese, D., Staska, K., Trinks, K., Stander, J.R. (1997) Petition for Determination of Nonregulated Status: Glufosinate Tolerant Sugar Beet, Transformation Event T120-7. AgrEvo USA Comapany, Wilmington, Delaware. pp. 67

Fougrach, H., Badri, W., Malki, M. (2007) Flore vasculaire rare et menacée du massif de Tazekka (région de Taza, Maroc). Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie, Maroc, 29, pp. 1–10.

Francis, S.A., Redfearn, M., Chwarszczynska, D.M., Asher, M.J.C., Lewellen, R.T. (1998) Use of molecular markers in breeding for disease resistance in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Aspects of Applied Biology (United Kingdom).

Frese L. (1992) International Beta Genetic Resources Network. A report on the 2nd International Beta Genetic Resources workshop held at the Institute for Crop Science and Plant Breeding, Braunschweig, Germany, 24–28 June 1991, International Crop Network, Series no. 7, International Board for Plant Genetic Resources, Rome.

Frese, L. (2010) Conservation and access to sugar beet germplasm. Sugar Tech, 12 (3–4), pp. 207–219. 10.1007/s12355-010-0054-0

Frese, L. (2003) Sugar beets and related wild species—from collecting to utilisation. In: Knüpffer, H., Ochsmann, J. (Eds.) Schriften zu Genetischen RessourcenZentralstelle für Agrardokumentation und -information (ZADI). Bonn, Germany, 22, pp. 170–181.

Frese, L. (2004) Evaluation and enhancement of *Beta* collections for extensification of agricultural production, In: GENRES CT95 42. Final project report, Reporting period: 1996–2002. Federal centre for breeding research on cultivated plants (BAZ), Braunschweig, Germany, pp. 1–114.

Frese, L., Buelow, L., Nachtigall, M., Teso, M.L.R., Duarte, M.C., Rey, E., Alegría, J.M.I. (2017) Genetic diversity of *Patellifolia patellaris* from the Iberian Peninsula, a crop wild relative of cultivated beets. Euphytica, 213 (8), pp. 1–19. https://doi.org/10.1007/s10681-017-1942-0

Frese, L., Desprez, B., Ziegler, D. (2001) Potential of genetic resources and breeding strategies for base-broadening in *Beta*. In Cooper, H.D., Spilllane, C., Hodgkin T. (Eds.) Broadening the genetic base of crop production. IPGRI/FAO, Rome, Italy, pp. 295–309.

Frese, L., de Carvalho, M.P., Duarte, C. (2011) Crop case study Beta L. (including *Patellifolia* AJ Scott et *al*.). AEGRO project. Julius Kühn-Institut, Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen, Institut für Züchtungsforschung an landwirtschaftlichen Kulturen Erwin-Baur-Str, 27, pp. 06484.

Frese, L., Hannan, R., Hellier, B., Samaras, S., Panella, L. (2009) Survey of *Beta nana* in Greece. World, pp. 45–52.

Frese, L., Meijer, E.D., Letschert, J. (1990) New wild beet genetic resources from Portugal and Spain. Zuckerindustrie, 115 (11), pp. 950–956.

Frese, L., Nachtigall, M., Enders, M., Pinheiro de Carvalho, M.Â.A. (2012) *Beta patula* Aiton: genetic diversity analysis. Maxted, N., Lothar, F., Iriondo, J., Dulloo, E., Ford-Lloyd, B.V., de Carvalh, P. (Eds.) Agrobiodiversity conservation: securing the diversity of crop wild relatives and landraces. CABI, Wallingford, pp. 45–51.

Frese, L., Nachtigall, M., Iriondo, J.M., Teso, M.L.R., Duarte, M.C., de Carvalho, M.Â.A.P. (2019) Genetic diversity and differentiation in *Patellifolia* (Amaranthaceae) in the Macaronesian archipelagos and the Iberian Peninsula and implications for genetic conservation programmes. Genetic Resources and Crop Evolution, 66 (1), pp. 225–241. https://doi.org/10.1007/s10722-018-0708-4(0123456789().,-volV)(0123456789().,-volV)

Frisch, M., Melchinger, A.E. (2005) Selection theory for marker-assisted backcrossing. Genetics, 170 (2), pp. 909–917. https://doi.org/10.1534/genetics.104.035451

Galbraith, D. W., Harkins, K. R., Maddox, J. M., Ayres, N. M., Sharma, D. P., Firoozabady, E. (1983) Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. Science, 220 (4601), pp. 1049–1051. 10.1126/science.220.4601.1049

Galewski, P., McGrath, J.M. (2020) Genetic diversity among cultivated beets (*Beta vulgaris*) assessed via population-based whole genome sequences. BMC genomics, 21 (1), pp. 1–14. https://doi.org/10.1186/s12864-020-6451-1

Garnier B., Vignot L. (2013) Des exploitations agricoles innovantes dans les établissements d'enseignement agricole public : un atout pour la formation des futurs agriculteurs. Rapport du Conseil général de l'alimentation de l'agriculture et des espaces ruraux (CGAAER). http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/CGAAER_12045_2013_Rapport_cle046cd5.pdf.

Gaskill, J.O., Ehrenfeld, R.K. (1976) Breeding sugarbeet for resistance to yellow wilt. Journal American Society of Sugar Beet Technologists, 19 (1), pp. 25–44.

GBIF, (2018). Global Biodiversity Information Facility: GBIF. http://www.gbif.org 2018.

GBIF, (2019) Global Biodiversity Information Facility: GBIF. http://www.gbif.org 2019.

Georgiev, V.G., Weber, J., Kneschke, E.M., Denev, P.N., Bley, T., Pavlov, A.I. (2010) Antioxidant activity and phenolic content of betalain extracts from intact plants and hairy root cultures of the red beetroot Beta vulgaris cv. Detroit dark red. Plant foods for human nutrition, 65 (2), pp. 105–111. https://doi.org/10.1007/s11130-010-0156-6

Gepts, P., Papa, R. (2003) Possible effects of (trans) gene flow from crops on the genetic diversity from landraces and wild relatives. Environmental biosafety research, 2 (2), pp. 89–103. https://doi.org/10.1051/ebr:2003009

Gidner, S., Lennefors, B.L., Nilsson, N.O., Bensefelt, J., Johansson, E., Gyllenspetz, U., Kraft, T. (2005) QTL mapping of BNYVV resistance from the WB41 source in sugar beet. Genome, 48 (2), pp. 279–285. https://doi.org/10.1139/g04-108

Goebel, F.R. (2010) Bilan annuel des correspondants filières : filière canne à sucre (2009).

Gray, J.S., McIntyre, A.D., Stirn, J. (1992) Manuel des méthodes de recherche sur l'environnement aquatique. Onzième partie. Evaluation biologique de la pollution marine, eu égard en particulier au benthos. FAO Document technique sur les pêches, N° 324, 53.

Gregory, F.G., Purvis, O.N. (1938) Studies in Vernalisation of Cereals: III. The Use of Anaerobic Conditions in the Analysis of the Vernalising Effect of Low Temperature during Germination. Annals of Botany, 2 (7), pp. 753–764. https://www.jstor.org/stable/42906673

Guan, G.P., Abe, J., Shimamoto, Y. (1992) Suppressors of the Gene /3 in Sugar beet. Proceeding Japanese Society of Sugar Beet Technologists, 34, pp. 51–57.

Hajheidari, M., Abdollahian-Noghabi, M., Askari, H., Heidari, M., Sadeghian, S.Y., Ober, E.S., Hosseini Salekdeh, G. (2005) Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress. Proteomics, 5 (4), pp. 950–960. https://doi.org/10.1002/pmic.200401101

Hallahan, B.F., Fernandez-Tendero, E., Fort, A., Ryder, P., Dupouy, G., Deletre, M., Curley, E., Brychkova, G., Schulz, B., Spillane, C. (2018) Hybridity has a greater effect than paternal genome dosage on heterosis in sugar beet (*Beta vulgaris*). BMC plant biology, 18 (120), pp. 1–16. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1338-x

Hansche, P.E., Hesse, C.O., Beres, V. (1972) Estimates of genetic and environmental effects on several traits in peach. American Society for Science Horticultural Journal.

Harbouze, R., Pellissier, J.P., Rolland, J.P., Khechimi, W. (2019) Rapport de synthèse sur l'agriculture au Maroc (Doctoral dissertation, CIHEAM-IAMM). pp. 104. https://hal.arvhives-ouvertes.fr/hal-02137637v2

Harlan, J.R., de Wet, J.M. (1971) Toward a rational classification of cultivated plants. Taxon, 20 (4), pp. 509–517. https://doi.org/10.2307/1218252

Hatlestad, G.J., Sunnadeniya, R.M., Akhavan, N.A., Gonzalez, A., Goldman, I.L., McGrath, J.M., Lloyd, A.M. (2012) The beet R locus encodes a new cytochrome P450 required for red betalain production. Nature genetics, 44 (7), pp. 816–820. https://doi.org/10.1038/ng.2297

Hautekèete, N. C., Piquot, Y., Van Dijk, H. (2002) Life span in *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: the effects of age at first reproduction and disturbance. Journal of Ecology, 90 (3), pp. 508–516. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002. 00688.x

Hayward, D.H. (1938) The structure of economic plants. MacMillan and Co., New York, USA.

Hébrard, C., Peterson, D.G., Willems, G., Delaunay, A., Jesson, B., Lefèbvre, M., Barnes, S., Maury, S. (2016) Epigenomics and bolting tolerance in sugar beet genotypes. Journal of Experimental Botany, 67 (1), pp. 207–225. https://doi.org/10.1093/jxb/erv449

Heijbroek, W. (1977) Partial resistance of sugarbeet to beet cyst eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.). Euphytica, 26 (2), pp. 257–262. https://doi.org/10.1007/BF00026986

Heijbroek, W., Roelands, A.J., De Jong, J.H., Van Hulst, C., Schoone, A.H.L., Munning, R.G. (1988) Sugar beets homozygous for resistance to beet cyst nematode (*Heterodera schachtii* Schm.), developed from monosomic additions of *Beta procumbens* to *B. vulgaris*. *Euphytica*, *38* (2), pp. 121–131. https://doi.org/10.1007/BF00040182

Hellier, B.C., Panella, L.W., El Bahloul Y., Qariouh, N. (2011) New additions to the National Plant Germplasm System's Beta collection: Southern Morocco expedition," American Society of Sugar Beet Technologists, 36th General Meeting, Albuquerque, New Mexico, USA. March 2–5.

Hellier, B.C., Richardson, K., El Bahloul Y., Qariouh, N. (2013) Status Report on the Beta Collection at the Western Regional Plant Introduction Station (WRPIS) to the Sugar beet Crop Germplasm Committee. Barbara Hellier (Curator), Sugar Beet CGC Meeting February 27.

Herwig, R., Schulz, B., Weisshaar, B., Hennig, S., Steinfath, M., Drungowski, M., Stahl, D., Wruck, W., Menze, A., O'Brien, J., Lehrach, H. (2002) Construction of a 'unigene'cDNA clone set by oligonucleotide fingerprinting allows access to 25 000 potential sugar beet genes. The Plant Journal, 32 (5), pp. 845–857. https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01457.x

Hessini, K., Lachaâl, M., Soltani, A. (2005) Physiological response to sodium chloride of wild Swiss chard. Journal of plant nutrition. 28 (5), pp. 877–888. https://doi.org/10.1081/PLN-200055567

Hirst, J. (1952) An automatic volumetric spore trap. Annals of applied Biology, 39 (2), pp. 257–265. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1952.tb00904.x

Hoefert, L.L. (1981) August. Rickettsias as etiologic agents of sugarbeet yellow wilt. In Proceedings of the 13th International Botanical Congress. Sydney, Australia Aug, pp. 21–28.

Hôft, N., Dally, N., Hasler, M., Jung, C. (2018) Haplotype variation of flowering time genes of sugar beet and its wild relatives and the impact on life cycle regimes. Frontiers in Plant Science, 8 (2211). https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02211

Hohmann, S., Kadereit, J.W., Kadereit, G. (2006) Understanding Mediterranean-Californian disjunctions: molecular evidence from *Chenopodiaceae-Betoideae*. Taxon, 55 (1), pp. 67–78. https://doi.org/10.2307/25065529

Højland J.G., Pedersen S. (1994) Sugar beet, Beetroot and Fodder Beet (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*): Dispersal, establishment and interactions with the environment. The National Forest and Nature Agency, Copenhagen, Denmark, pp. 73.

Houssa, A.A., Drissi, S., Asehraou, A., Asfers, A., Oubaki, L., Chraibi, H. (2017) Changements climatiques au Maroc : quels systèmes de culture et quelles biotechnologies pour s'y adapter ? Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires, 5 (3).

Iamonico, D. (2019) Remarks on the nomenclature of Betoideae (Chenopodiaceae/Amaranthaceae sensu APGIV). Phytotaxa, 400 (3), pp. 145–164. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.400.3

Im, N.H., Lim, S.H., Lee, H.B., An, S.K., Lee, S.Y., Kim, K.S. (2020) Growth and flowering responses of Lysimachia mauritiana Lam. to cold treatment and photoperiod. Scientia Horticulturae, 270 (109429). https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109429

INAPG, (2003) Institut national agronomique Paris-Grignon, Département AGER. La betterave sucrière.

IPGRI, (1991) Descriptors for *Beta* (*Beta* ssp). International Plant Genetic Resources Institute. Rome, Italy.

ITB, (2015) Institut Technique de la Betterave. Culture de la betterave sucrière, Raisonner l'itinéraire betterave.

Jannink, J.L., Lorenz, A.J., Iwata, H. (2010) Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. Briefings in functional genomics, 9 (2), pp. 166–177. https://doi.org/10.1093/bfgp/elq001

Jassem, M., Sliwinska, E., Pilarczyk, W. (2000) Maternal inheritance of sugar concentration. Journal of sugar beet research, 37 (2), pp. 41–54.

Jihad, M.D.E. (2016) Changement climatique et développement rural dans les montagnes du Moyen-Atlas et leurs bordures (Maroc). Journal of Alpine Research, Revue de géographie alpine, 104 (4).

Jung, C. (2004) Genome analysis: Mapping in sugar beet. In Molecular marker systems in plant breeding and crop improvement. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 121–138. https://doi.org/10.1007/3-540-26538-4_7

Jung, C., Herrmann, R.G., Eibl, C., Kleine, M. (1994) Molecular analysis of a translocation in sugar beet carrying a gene for nematode resistance from *Beta procumbens*. Journal of sugar beet research, 31 (1-2), pp. 27–42.

Jung C., Löptien H. (1986) Breeding nematode-resistant sugar beet. In: Horn W., Jensen C.J., Odenbach W., Schieder O. (Eds.) Genetic manipulation in plant breeding. Walter de Gryter and Co., Berlin, New York, pp. 167–169.

Jung, C., Müller, A.E. (2009) Flowering time control and applications in plant breeding. Trends in plant science, 14 (10), pp. 563–573. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.07.005

Jung, C., Pillen, K., Frese, L., Fähr, S., Melchinger, A.E. (1993) Phylogenetic relationships between cultivated and wild species of the genus *Beta* revealed by DNA "fingerprinting". Theoretical and Applied Genetics, 86 (4), pp. 449–457. https://doi.org/10.1007/BF00838560

Kadereit, G., Hohmann, S., Kadereit, J.W. (2006) A synopsis of *Chenopodiaceae* subfam. *Betoideae* and notes on the taxonomy of *Beta*. Willdenowia, 36, pp. 9–19. https://www.jstor.org/stable/3997679

Kajanus, R. (1910) Uber die Vererbungsweise gewisser Merkmale der *Beta* und Brassica Ruben. Zeitschrift für Pflanzenzuchtung, 1, pp. 125–186.

Kapteijns, A.J.A.M. (1992) Risk assessment of genetically modified crops. Potential of four arable crops to hybridize with the wild flora. Euphytica, 66 (1), pp. 145–149.

Karagoz, H., Cakmakci, R., Hosseinpour, A., Ozkan, G., Haliloglu, K. (2020) Analysis of genetic variation and population structure among of oregano (*Origanum acutidens* L.) accessions revealed by agro-morphological traits, oil constituents and retrotransposon-based inter-primer binding sites (iPBS) markers. Genetic Resources and Crop Evolution, pp. 1–18. https://doi.org/10.1007/s10722-020-00887-7(0123456789().,-volV) (01234567

Kauffman, G.B., Priebe, P.M. (1979) The foundations of the beet sugar industry. Journal of Chemical Education, 56 (8), pp. 503.

Kazan, K., Manners, J.M., Cameron, D.F. (1993) Genetic variation in agronomically important species of Stylosanthes determined using random amplified polymorphic DNA markers. Theoretical and Applied Genetics, 85 (6-7), pp. 882–888. https://doi.org/10.1007/BF00225033

Kikindonov, G. (2009) Simple and triple-cross hybrids of sugar beet. Bulgarian Journal of Agricultural Science, 15 (1), pp. 20–25.

Kishima, Y., Mikami, T., Hirai, A., Sugiura, M., Kinoshita, T. (1987) Beta chloroplast genomes: analysis of fraction I protein and chloroplast DNA variation. Theoretical and applied genetics, 73 (3), pp. 330–336. https://doi.org/10.1007/BF00262497

Kleine, M., Cai, D., Elbl, C., Herrmann, R.G., Jung, C. (1995) Physical mapping and cloning of a translocation in sugar beet (*Beta vulgaris* L) carrying a gene for nematode (*Heterodera schachtii*) resistance from *B. procumbens*. Theoretical and Applied Genetics, 90 (3), pp. 399–406. https://doi.org/10.1007/BF00221982

Klotz, K. (2005) Anatomy and physiology. In: Biancardi, E., Campbell, L.G., Skaracis, G.N., De Biaggi, M. (Eds.) Genetics and breeding of sugar beet. Science Publishers Inc, Enfield, NH, pp. 9–18.

Knapp, E. (1958) *Beta* Rüben. In: Roemer T, Rudorf, W. (Eds.) Handbuch der Pflanzenzüchtung, Paul Parey, Berlin, Germany, 3, pp. 196–284.

Koyro, H.W. (2000) Effect of high NaCl-salinity on plant growth, leaf morphology, and ion composition in leaf tissues of *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. Angewandte Botanik, 74 (1/2), pp. 67–73.

Koyro, H.W., Daoud, S., Harrouni, C., Huchzermeyer, B. (2006) Strategies of a potential cash crop halophyte (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) to avoid salt injury. Tropical Ecology, 47 (2), pp. 191–200.

Koyro, H.W., Huchzermeyer, B. (1999) Influence of high NaCl salinity on growth, water and osmotic relations of the halophyte *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. Development of the quick check. In: Liethe, H., Moschenko, M., Lohmann, M., Koyro, H.W., Hamdy, A. (Eds.) Progress in biometerology halophyte uses in different climates I. Ecological and ecophysiological research. Bakchuys, Leinden, The Netherlands, pp. 43–64.

Koyro, H.W., Lieth, H. (2008) Global water crisis: the potential of cash crop halophytes to reduce the dilemma. In: Lieth, H., García Sucre, M., Herzog, B. (Eds.) Mangroves and halophytes: restoration and utilisation. Tasks for vegetation science. Springer Science + Business Media, B.V. The Netherlands, 34, pp. 7–19. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6720-4_2

Krasochkin, V.T. (1959) Review of the species of the genus *Beta*. Trudy Po Prikladnoi Botanike. Genetik i Selektsii, 32, pp. 3–35.

Kubiak-Martens, L. (1999) The plant food component of the diet at the late Mesolithic (Ertebolle) settlement at Tybrind Vig, Denmark. Vegetation history and archaeobotany, 8 (1), pp. 117–127. https://doi.org/10.1007/BF02042850

Kuroda, Y., Takahashi, H., Okazaki, K., Taguchi, K. (2019) Molecular variation at BvBTC1 is associated with bolting tolerance in Japanese sugar beet. Euphytica, 215 (3), pp. 1–12. https://doi.org/10.1007/s10681-019-2366-9

Lang, A. (1957) The effect of gibberellin upon flower formation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,43 (8), pp. 709. 10.1073/pnas.43.8.709

Lange, C., Holtgräwe, D., Schulz, B., Weisshaar, B., Himmelbauer, H. (2008) Construction and characterization of a sugar beet (*Beta vulgaris*) fosmid library. Genome, 51 (11), pp. 948–951. https://doi.org/10.1139/G08-071

Lange, W., Brandenburg, W.A., De Bock, T.S. (1999) Taxonomy and cultonomy of beet (*Beta vulgaris* L.). Botanical Journal of the Linnean Society, 130 (1), pp. 81–96. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1999.tb00785.x

Lange, W., De Bock, T. S. (1989) The diploidised meiosis of tetraploid *Beta macrocarpa* and its possible application in breeding sugar beet. Plant Breeding, 103 (3), pp. 196–206. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1989.tb00371.x

Lange, W, Oleo, M, De Bock, T.S.M., D'Haeseleer, M, Jacobs, M. (1993) Chromosomal assignment of three enzyme coding loci (*Icd1*, *Nad-Mdh1* and *Aco1*) using primary trisomics in beet (*Beta vulgaris* L.). Plant Breed, 111, pp. 177–184. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1993.tb00627.x

Lasa Dolhagaray, J.M., Romagosa, I. (1992) Mejora genética de la remolacha azucarera. Asociación de Investigación para la Mejora del Cultivo de la Remolacha Azucarera. Valladolid, Spain.

Lehmann, W., Karl, E., Schliephake, E. (1983) Vergleich von Methoden zur Prüfung der Resistenz von Kulturpflanzen gegen Aphiden. Tag-Ber Akad Land-Wiss Berlin, 216, pp. 667–677.

Letschert, J.P.W. (1993) *Beta* Section *Beta*: Biogeographical Patterns of Variation and Taxonomy. PhD dissertation, Wageningen Agricultural University papers, 93, pp. 1–137.

Letschert, J.P.W., Frese, L. (1993) Analysis of morphological variation in wild beet (*Beta vulgaris* L.) from Sicily. Genetic resources and crop evolution,40 (1), pp. 15–24. https://doi.org/10.1007/BF00053460

Letschert, J.P.W., Lange, W., Frese, L., Van Der Berg, R.G. (1994) Taxonomy of *Beta* selection *Beta*. Journal of Sugar Beet Research, 31, pp. 69–85.

Lewellen, R.T. (1992) Use of plant introductions to improve populations and hybrids of sugarbeet. Use of Plant Introductions in Cultivar Development Part 2, 20, pp. 117–136. https://doi.org/10.2135/cssaspecpub20.c5

Lewellen, R.T. (1995) Performance of near-isolines of sugarbeet with resistance to rhizomania from different sources. In: Proceedings of the 58th Congress of the International Institute for Beet Research, 1995. Institut International de Recherches Betteravieres. Belgium. Presses Universitaires de Bruxelles a.s.b.l., Brussels, pp. 83–91.

Lewellen, R.T. (1997) Registration of 11 sugarbeet germplasm C79 lines with resistance to rhizomania. Crop Science, 37, pp. 1026.

Lewellen, R.T. (2000) Registration of powdery mildew resistant sugarbeet germplasms CP01 and CP02. Crop Science, 40 (5), pp. 1515.

Lewellen, R.T. (2004a) Registration of sugarbeet germplasm lines C927-4, C929-62, C930-19, and C930-35 with resistance to rhizomania, virus yellows, and bolting. Crop science, 44 (1), pp. 358–359.

Lewellen, R.T. (2004b) Registration of CP07 and CP08 sugarbeet germplasms with resistance to powdery mildew, rhizomania, and other diseases. Crop science, 44 (6), pp. 2276–2278.

Lewellen, R.T., Pakish, L.M. (2005) Performance of sugarbeet cyst nematode resistant cultivars and a search for sources of resistance. In: Proceeding of the American Society of Sugar Beet Technologists l from the 2005 General Meeting at Palm Springs, CA, March 2–5, 2005, pp. 122–123.

Lewellen, R.T., Schrandt, J.K. (2001) Inheritance of powdery mildew resistance in sugar beet derived from *Beta vulgaris* subsp. *maritima*. Plant disease, 85 (6), pp. 627–631.

Lewellen, R.T., Skoyen, I.O., Erichsen, A.W. (1987) Breeding sugar beet for resistance to rhizomania: Evaluation of host-plant reactions and selection for and inheritance of resistance. In: Proceedings of the 50. Winter Congress of the International Institute for Sugar Beet Research, Bruxelles (Belgium), 11-12 Feb 1987. IIRB. International Institute for Beet Research, Brussels, pp. 139–156.

Lewellen, R.T., Skoyen, I.O., Whitney, E.D. (1985) Registration of C46 sugarbeet parental line. Crop Science, 25 (2), pp. 376–376. https://doi.org/10.2135/cropsci1985.0011183X002500020066x

Lexander, K. (1980) Present knowledge of sugar-beet bolting mechanisms. In Proceedings, 43rd Winter Congress of the Institut International de Recherches Betteravieres, Brussels. pp. 245–258.

Leys, M., Petit, E.J., El-Bahloul, Y., Liso, C., Fournet, S., Arnaud, J.F. (2014) Spatial genetic structure in *Beta vulgaris* subsp. *maritima* and *Beta macrocarpa* reveals the effect of contrasting mating system, influence of marine currents, and footprints of postglacial recolonization routes. Ecology and Evolution, 4 (10), pp. 1828–1852. https://doi.org/10.1002/ece3.1061

Lidder, P., Sonnino, A. (2012) Biotechnologies for the management of genetic resources for food and agriculture. Advances in genetics, 78, pp. 1–167. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394394-1.00001-8

Limin, A.E., Fowler, D.B. (2006) Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod, vernalization, and plant development. Planta, 224 (2), pp. 360–366. https://doi.org/10.1007/s00425-006-0219-y

Logvinov, A.V., Shilov, I.A., Moiseev, V.V., Moiseev, A.V., Neshchadim, N.N., Tsatsenko, L.V. (2019) Problems of Creating A Three-way Cross Hybrid of Sugar Beet. EurAsian Journal of BioSciences, 13 (2), pp. 1291–1293.

Lowe, H.J.B., Russell, G.E. (1969) Inherited resistance of sugar beet to aphid colonization. Annals of Applied Biology, 63 (2), pp. 337–344. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1969.tb05500.x

Mahmoud, E.S.A., Hassanin, M.A., Borham, T.I., Emara, E.I. (2018) Tolerance of some sugar beet varieties to water stress.Agricultural Water Management, 201, pp. 144–151. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.01.024

Maire, R. (1962) Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara). Éditions Paul Lechevalier, Volume III, Paris.

Majidi, M.M., Mirlohi, A., Amini, F. (2009) Genetic variation, heritability and correlations of agro-morphological traits in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). Euphytica, 167 (3), pp. 323–331. https://doi.org/10.1007/s10681-009-9887-6

Mandolino, G. (2007) Marker assisted selection and genomics of industrial plants. In: Ranalli, P. (Ed.) Improvement of Crop Plants for Industrial End Uses, pp. 59–82. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Manetas, Y. (2006) Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red? Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 201 (3), pp. 163–177. https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.06.010

MAPMDREF, (2021) Ministère de l'Agriculture, de la Pèche Maritime, Direction régionale des Eaux et forêts. Division des statistiques.

Mariã, A. (1992) Šeãerna repa, Jugošeãer dd., Beograd, 1–751. (cité par:) Jasnić, S.M., Stojšin, V.B., Bagi, F.F. (2005) Sugarbeet root rot in drought conditions. Zbornik Matice srpske za prirodne nauke, 109, pp.103–111.

Mariã, A., Stojšin, V. (2004) Etiologija bolesti korena šeãerne repe, Slovenska Akademija znanosti i umetnosti, Razred za naravnoslovne vede, Ljubljana, Rasprave XLV-1, pp. 99–110.

Masclef, A. (1891) Atlas des plantes de France utiles, nuisibles et ornementales : 400 planches coloriées représentant 450 plantes communes, avec de nombreuses fig. de détail et un texte explicatif des propriétés des plantes, de leurs usages et applications en médecine, agriculture, horticulture, dans l'industrie, l'économie domestique etc. Vol. 1. Klincksieck.

McFarlane, J.S. (1971) Variety development. In: Jonhson RT, Alexander JT, Bush GE, Hawkes GR (Eds.) Advances in sugar beet production. Iowa State University Press, Ames, IA, pp. 402–435.

McFarlane, J.S. (1975) Naturally occurring hybrids between sugar beet and Beta macrocarpa in the Imperial Valley of California. Journal American Society of Sugar Beet Technologists. 18, pp. 245–251.

McFarlane, J.S. (1984) Final report: breeding for resistance to sugarbeet yellow wilt. Cooperative Agreement No. 58-9AHZ-0-520 between USDA-ARS, Washington, DC and Beet Sugar Development Foundation, Denver,CO.

McGrath, J. M., Panella, L. (2018) Sugar beet breeding. In: Goldman, I. (Ed.) Plant breeding reviews. John Wiley & Sons, Inc. 42, pp. 167–218. https://doi.org/10.1002/9781119521358.ch5

McGrath, J.M., Panella, L., Frese, L. (2011) Beta. In: Kole, C. (Ed.) Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 1–28. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21102-7

McGrath, J.M., Trebbi, D., Fenwick, A., Panella, L., Schulz, B., Laurent, V., Barnes, S., Murray, S.C. (2007) An open-source first-generation molecular genetic map from a sugarbeet× table beet cross and its extension to physical mapping. Crop Science, 47, pp. S–27. https://doi.org/10.2135/cropsci2006-05-0339tpg

Mglinets, A.V. (2008) Phylogenetic relationships of genus *Beta* species based on the chloroplast trnK (matK) gene intron sequence information. Springer Nature BV, Doklady. Biochemistry and Biophysics, 420 (1), p. 135. https://doi.org/10.1134/S1607672908030101

Michael, T.E.B., Faigenboim, A., Shemesh-Mayer, E., Forer, I., Gershberg, C., Shafran, H., Rabinowitch, H.D., Kamenetsky-Goldstein, R. (2020) Crosstalk in the darkness: bulb vernalization activates meristem transition via circadian rhythm and photoperiodic pathway. BMC plant biology, 20 (1), pp. 1–16. https://doi.org/10.1186/s12870-020-2269-x

Mikami, T., Yamamoto, M. P., Matsuhira, H., Kitazaki, K., Kubo, T. (2011) Molecular basis of cytoplasmic male sterility in beets: an overview. Plant Genetic Resources, 9 (2), pp. 284–287.

Mita, G., Dani, M., Casciari, P., Pasquali, A., Selva, E., Minganti, C., Piccardi, P. (1991) Assessment of the degree of genetic variation in beet based on RFLP analysis and the taxonomy of *Beta*. Euphytica, 55 (1), pp. 1-6. https://doi.org/10.1007/BF00022552

Mokhtari, N., Mrabet, R., Lebailly, P., Laurent, B.O.C.K. (2014) Spatialisation des bioclimats, de l'aridité et des étages de végétation du Maroc. Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires, 2 (1), pp. 50–66.

Monteiro, F., Frese, L., Castro, S., Duarte, M.C., Paulo, O.S., Loureiro, J., Romeiras, M.M. (2018) Genetic and Genomic Tools to Asssist Sugar Beet Improvement: The Value of the Crop Wild Relatives. Frontiers in plant science, 9 (74). https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00074

Monteiro, F., Romeiras, M.M., Batista, D., Duarte, M.C. (2013) Biodiversity assessment of sugar beet species and its wild relatives: linking ecological data with new genetic approaches. American Journal of Plant Sciences, 4 (8A), pp. 21–34. 10.4236/ajps.2013.48A003

Moritani, M., Taguchi, K., Kitazaki, K., Matsuhira, H., Katsuyama, T., Mikami, T., Kubo, T. (2013) Identification of the predominant non restoring allele for Owen-type cytoplasmic male sterility in sugar beet (*Beta vulgaris* L.): development of molecular markers for the maintainer genotype. Molecular Breeding, 32 (1), pp. 91–100. https://doi.org/10.1007/s11032-013-9854-8

Mukhopadhyay, A.N. (1987) CRC handbook on diseases of sugar beet. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1, pp. 196.

Munerati, O. (1932) Sull'incrocio della barbabietola coltivata con la beta selvaggia della costa adriatica. L'Industria Saccarifera Italiana, 25, pp. 303–304.

Munerati, O., Mezzadroli, G., Zapparoli, T.V. (1913) Osservazioni sulla *Beta maritima* L., nel triennio 1910–1912. Le Stazioni Sperimentali Agrarie Italiane, 46 (6), pp. 347–371.

Mutasa-Göttgens, E.S., Hedden, P. (2009) Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. Journal of experimental botany, 60 (7), pp. 1979–1989. https://doi.org/10.1093/jxb/erp040

Mutasa-Göttgens, E.S., Qi, A., Zhang, W., Schulze-Buxloh, G., Jennings, A., Hohmann, U., Müller, A.E., Hedden, P. (2010) Bolting and flowering control in sugar beet: relationships and effects of gibberellin, the bolting gene B and vernalization. AoB Plants, 2010. https://doi.org/10.1093/aobpla/plq012

Nachtigall, M., Bülow, L., Schubert, J., Frese, L. (2016) Development of SSR markers for the genus *Patellifolia* (*Chenopodiaceae*). Applications in plant sciences, 4 (8), p.1600040. https://doi.org/10.3732/apps.1600040

Naderi, R., Esfahani, M.N., Khaniki, G.B. (2020) Analysis of molecular characterizations of beets, *Beta vulgaris* in response to cyst nematodes, *Heterodera schachtii*. Physiological and Molecular Plant Pathology, 112, pp. 101518. https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2020.101518

Nakashima, T., Araki, T., Ueno, O. (2011) Photoprotective function of betacyanin in leaves of *Amaranthus cruentus* L. under water stress. Photosynthetica, 49 (4), 497–506. https://doi.org/10.1007/s11099-011-0062-7

Newton, M., Peturson, B. (1943) Uromyces betae in Canada. Phytopathology, 33, pp. 10.

Nghiem, C. Q., Griffin, R. A., Harbard, J. L., Harwood, C. E., Le, S., Nguyen, K. D., Van Pham, B. (2018) Reduced fertility in triploids of *Acacia auriculiformis* and its hybrid with *A. mangium*. Euphytica, 214 (4), pp. 284–287. https://doi.org/10.1007/s10681-018-2157-8

Nieuwhof, A. (2006) Changing landscape and grazing: macroremains from the terp Peins-east, province of Friesland, the Netherlands. Vegetation history and archaeobotany, 15 (2), pp. 125–136. https://doi.org/10.1007/s00334-005-0011-0

Nottingham, S. (2004) Beetroot (E-book).

Ober, E.S., Clark, C.J., Le Bloa, M., Royal, A., Jaggard, K.W., Pidgeon, J.D. (2004) Assessing the genetic resources to improve drought tolerance in sugar beet: agronomic traits of diverse genotypes under droughted and irrigated conditions. Field Crops Research, 90 (2-3), pp. 213–234. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.03.004

OCDE, (1993) Traditional crop breeding practices: an historical review to serve as a baseline for assessing the role of modern biotechnology. ISBN 92-64-14047-6.

OCDE, (2006) Consensus Documents on Biology of Crops. Section 8 - Sugar Beet (*BETA VULGARIS* L.), in Safety Assessment of Transgenic Organisms, 1: OECD Consensus Documents, OECD Publishing, Paris. https://doi.org/10.1787/9789264095380-11-en

OCDE/FAO, (2017) Organization for Economic Co-operation Development and the Food and Agricultural Organization. Perspectives agricoles de l'OCDE et de la FAO. Statistiques agricoles de l'OCDE (base de données). http://dx.doi.org/10.1787/agr-outl-data-fr

OCDE/FAO, (2018) Organization for Economic Co-operation Development and the Food and Agricultural Organization. Perspectives agricoles de l'OCDE et de la FAO, Statistiques agricoles de l'OCDE. http://www.fao.org/3/i9166f/i9166f_chapitre1.pdf

OCDE/FAO, (2020) Organization for Economic Co-operation Development and the Food and Agricultural Organization. OECD Agriculture Statistics. https://www.oecd-ilibrary.org/agriculture-and-food/data/oecd-agriculture-statistics_agr-data-en

OECD/FAO, (2021) Organization for Economic Co-operation Development and the Food and Agricultural Organization. OECD-FAO Agricultural Outlook", OECD Agriculture statistics (database). http://dx.doi.org/10.1787/agr-outl-data-en

OEPP/EPPO, (1994) European and Mediterranean Plant Protection Organization. EPPO Standard PP 2/1(1). Guideline on good plant protection practice: Principles of good plant protection practice. EPPO Bulletin. 24, pp. 233–240.

Oleh, S, Deltef, B. (2002) *Beta* genetic resources in Ukraine – Genetic origin and diversity of Crimean wild beet, In: Frese, L., Germeier, C., Lipman, E., Maggioni, L. (Eds.) Report of a Working Group on Beta and World Beta Network. Second joint meeting, 23–26 October 2002, Bologna, Italy.

Ollerton, J., Lack, A.J. (1992) Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? Trends in Ecology & Evolution, 7 (8), pp. 274–276. https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90175-B

Oltmann, W., Burba, M., Bolz, G. (1984) Die Qualität der Zuckerrübe: Bedeutung, Beurteilungskriterien und züchterische Massnahmen zu ihrer Verbesserung. Berlin, Germany.

Olvera, H.F., Smets, E., Vrijdaghs, A., (2008) Floral and inflorescence morphology and ontogeny in *Beta vulgaris*, with special emphasis on the ovary position. Annals of Botany, 102 (4), pp. 643–651. https://doi.org/10.1093/aob/mcn140

ORMVAD (2012) Office Régional de Mise en Valeur Agricole des Doukkala. Fiche technico-économique, La betterave à sucre en irrigation localisée. Assistance Technique-Appui aux agriculteurs et leurs partenaires dans les secteurs concernés par le Projet de modernisation de l'irrigation dans le périmètre des Doukkala. Marché N° 26/2012/DK-DDA.

O'Sullivan, E. (1997) Responses of sugar-beet cultivars to the control of rust (*Uromyces betae*). Irish journal of agricultural and food research, pp. 175–184. https://www.jstor.org/stable/25562302

Owen, F.V., Carsner, E. (1941) PHOTOTHERMAL INDUCTION OF FLOWERING IN. Journal of Agricultural Research, 61, pp.101.

Owen, F.V. (1945) Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beets. Journal of Agricultural Research, 71 (10), pp. 423–440.

Owen, F.V. (1952) Mendelian male sterility in sugar beets. In Proceeding of American Society of Sugar Beet Technologists, 7, pp. 371–376.

Painting K.A., Perry M.C., Denning R.A., Ayad W.G. (1993) Guide de Documentation des Ressources Génétiques : Méthode d'autoformation pour la compréhension, l'analyse et l'utilisation de la documentation des ressources génétiques. http://pdf.dec.org/pdf_docs/Pnach898.pdf.

Pals, J.P. (1984) Plant remains from Aartswoud, a neolithic settlement in the coastal area. In: Van Zeist, W., Casparie, W.A. (Eds.) Plants and ancient man: studies in palaeoethnobotany. Proceedings of the sixth symposium of the International Work Group for Palaeoethnobotany, A. Balkema, Rotterdam, pp. 313–321.

Panella, L. (2005) Black root. In: Biancardi E, Campbell, L.G., Skaracis, G.N., De Biaggi, M. (Eds.) Genetics and breeding of sugar beet. Science Publishers, Inc., Enfield (NH), USA, pp 101–102.

Panella, L., Campbell, L.G., Eujayl, I.A., Lewellen, R.T., McGrath, J.M. (2016) USDA-ARS sugar beet releases and breeding over the past 20 years. Journal Sugar Beet Reearch, 52 (3), pp. 22–67. https://doi.org/10.5274/jsbr.52.3.40

Panella, L., Lewellen, R.T. (2007) Broadening the genetic base of sugar beet: introgression from wild relatives. Euphytica, 154 (3), pp. 383–400. https://doi.org/10.1007/s10681-006-9209-1

Panella, L., Fenwick, A.L., Hellier, B., Frese, L., Richards, C.M. (2010) Genetic diversity within and among occurrences of *Beta nana*. In Proceedings of the 72nd IIRB Congress, 24/06/2010, Copenhagen, Denmark. Book of abstracts, pp. 22–23.

Panella, L., Frese, L. (2000) Cercospora resistance in *Beta* species and the development of resistant sugarbeet lines. *Cercospora beticola Sacc.* Biology, agronomic influence and control measures in sugar beet., pp.163–176.

Pelsy, F., Merdinoglu, D. (1996) Identification and mapping of random amplified polymorphic DNA markers linked to a rhizomania resistance gene in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) by bulked segregant analysis. Plant Breeding, 115 (5), pp. 371–377. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1996.tb00936.x

Peltier, C., Klein, E., Hleibieh, K., D'Alonzo, M., Hammann, P., Bouzoubaa, S., Ratti, C., Gilmer, D. (2012) Beet necrotic yellow vein virus subgenomic RNA3 is a cleavage product leading to stable non-coding RNA required for long-distance movement. Journal of general virology. 93 (5), pp. 1093–1102. https://doi.org/10.1099/vir.0.039685-0

Pernès, J. (1984) Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome 2 Manuel, Agence de coopération culturelle et technique, pp. 346.

Pfeiffer, N., Müller, A.E., Jung, C., Kopisch-Obuch, F.J. (2017) QTL for delayed bolting after winter detected in leaf beet (*Beta vulgaris* L.). Plant Breeding, 136 (2), pp. 237–244. https://doi.org/ 10.1111/pbr.12452

Piélou, E. C. (1969) An introduction to Mathematical Ecology (Witley-Interscience ed.). New York: Witley-Interscience.

Pin, P.A., Benlloch, R., Bonnet, D., Wremerth-Weich, E., Kraft, T., Gielen, J.J., Nilsson, O. (2010) An antagonistic pair of FT homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. Science, 330 (6009), pp. 1397–1400. https://doi.org/10.1126/science.1197004

Pitard, J., Proust, L. (1973) Les Iles Canaries : flore de l'archipel, Vol. 2. France, Paris. Otto Koeltz Antiquariat.

Poiret, J.L.M. (1827) Histoire des plantes de l'Europe, 4. Ladrange et Verdierère, Paris, France.

Prior, R.L., Cao, G., Martin, A., Sofic, E., McEwen, J., O'Brien, C., Lischner, N., Ehlenfeldt, M., Kalt, W., Krewer, G., Mainland, C.M. (1998) Antioxidant capacity as influenced by total phenolic and anthocyanin content, maturity, and variety of Vaccinium species. Journal of agricultural and food chemistry, 46 (7), pp. 2686–2693. https://doi.org/10.1021/jf980145d

Proust, L., Pitard ,C.J. (1909) Les Îles Canaries. Flore De L'archipel (French Edition), Librairie Des Sciences Naturelles, Paris.

Purvis, O.N., Gregory, F.G. (1952) Studies in Vernalisation: XII. The Reversibility by High Temperature of the Vernalised Condition in Petkus Winter Rye. Annals of Botany, 16 (1), pp. 1–21. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083297

Rae, S.J., Aldam, C., Dominguez, I., Hoebrechts, M., Barnes, S.R., Edwards, K.J. (2000) Development and incorporation of microsatellite markers into the linkage map of sugar beet (*Beta vulgaris* spp.). Theoretical and Applied Genetics, 100 (8), pp. 1240–1248. https://doi.org/10.1007/s001220051430

Rasouli, F., Kiani-Pouya, A., Li, L., Zhang, H., Chen, Z., Hedrich, R., Wilson, R., Shabala, S. (2020) Sugar beet (*Beta vulgaris*) guard cells responses to salinity stress: A proteomic analysis. International journal of molecular sciences, 21 (7), p. 2331. https://doi.org/10.3390/ijms21072331

Ravi, S., Campagna, G., Della Lucia, M.C., Broccanello, C., Bertoldo, G., Chiodi, C., Maretto, L., Moro, M., Eslami, A.S., Srinivasan, S., Squartini, A. (2021) SNP Alleles Associated with Low Bolting Tendency in Sugar Beet. Frontiers in plant science, p.1327. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.693285

Reeves, P.A., He, Y., Schmitz, R.J., Amasino, R.M., Panella, L.W., Richards, C.M. (2007) Evolutionary conservation of the FLOWERING LOCUS C-mediated vernalization response: evidence from the sugar beet (*Beta vulgaris*). Genetics, 176 (1), pp. 295–307. https://doi.org/10.1534/genetics.106.069336

Rhoné, B., Remoué, C., Galic, N., Goldringer, I., Bonnin, I. (2008) Insight into the genetic basis of climatic adaptation in experimentally evolving wheat populations. Molecular Ecology, 17 (3), pp. 930–943. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03619.x

Ribeiro, I.C., Pinheiro, C., Ribeiro, C.M., Veloso, M.M., Simões-Costa, M.C., Evaristo, I., Paulo, O.S., Ricardo, C.P. (2016) Genetic diversity and physiological performance of Portuguese wild beet (*Beta vulgaris* spp. *maritima*) from three contrasting habitats. Frontiers in plant science, 7 (1293). https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01293

Richards, C.M., Reeves, P.A., Fenwick, A.L., Panella, L. (2014) Genetic structure and gene flow in *Beta vulgaris* subspecies *maritima* along the Atlantic coast of France. Genetic resources and crop evolution, 61 (3), pp. 651–662. https://doi.org/10.1007/s10722-013-0066-1

Robinson, D.E., Harild, J.A. (2002) The archeobotany of an early Hertebolle (late mesolithic) site at Hallskow, Denmark. In: Mason SUR, Hather, J.A. (Eds.) Hunter - gatherer archeobotany. Institute of Archeology, London, UK, pp 50–76.

Romeiras, M.M., Vieira, A., Silva, D.N., Moura, M., Santos-Guerra, A., Batista, D., Duarte, M.C., Paulo, O.S. (2016) Evolutionary and biogeographic insights on the Macaronesian *Beta-Patellifolia* species (Amaranthaceae)

from a time-scaled molecular phylogeny. PLoS One, 11 (3), p.e0152456. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152456

Ruppel, E.G., Hills, F.J., Mumford, D.L. (1975) Epidemiological observations on the sugarbeet powdery mildew [Erysiphe polygoni] epiphytotic in western USA in 1974 (Fungus diseases). Plant Disease Reporter, 59, pp. 283–286.

Sadoch, Z., Goc, A., Wierzchosławski, R., Dalke, L. (2003) Cytoplasmic male sterility in hybrids of sterile wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) and O-type fertile sugar beet (*Beta vulgaris* L.): molecular analysis of mitochondrial and nuclear genomes. Molecular Breeding, 11 (2), pp. 137–148. https://doi.org/10.1023/A:1022450430434

Savitsky, H. (1975) Hybridization between *Beta vulgaris* and *B. procumbens* and transmission of nematode (*Heterodera schachtii*) resistance to sugarbeet. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 17 (2), pp. 197–209. https://doi.org/10.1139/g75-027

Savitsky, V.F. (1950) Monogerm sugar beets in the United States. Proceeding of American Society of Sugar Beet Technologist, 6, pp. 156–159. https://doi.org/10.1017/S0014479700010759

Savitsky, V.F., Murphy, A.M. (1954) Study of inheritance for curly top resistance in hybrids between mono-and multigerm beets. Proceeding of American Society of Sugar Beet Technologist, 8, pp. 34–44.

Schindler, F. (1891) Über die Stammpflanze der Runkel-und Zuckerrüben. Botanisches Centralblatt, 15, pp. 6–16.

Schneider, F. (1937) Sur un croisement de la betterave à sucre avec *Beta procumbens*. Inst Belge Amelior Betterave, 5, pp. 544–545.

Scholten, O.E., De Bock, T.S., Klein-Lankhorst, R.M., Lange, W. (1999) Inheritance of resistance to beet necrotic yellow vein virus in Beta vulgaris conferred by a second gene for resistance. Theoretical and Applied Genetics, 99 (3–4), pp. 740–746. https://doi.org/10.1007/s001220051292

Scholten, O.E., Jansen, R.C., Keizer, L.P., De Bock, T.S., Lange, W. (1996) Major genes for resistance to beet necrotic yellow vein virus (BNYVV) in *Beta vulgaris*. Euphytica, 91 (3), pp. 331–339. https://doi.org/10.1007/BF00033095

Scholten, O.E., Klein-Lankhorst, R.M., Esselink, D.G., De Bock, T.S., Lange, W. (1997) Identification and mapping of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers linked to resistance against beet necrotic yellow vein virus (BNYVV) in *Beta* accessions. Theoretical and applied genetics, 94 (1), pp. 123–130. https://doi.org/10.1007/s001220050390

Schulte, D., Cai, D., Kleine, M., Fan, L., Wang, S., Jung, C. (2006) A complete physical map of a wild beet (*Beta procumbens*) translocation in sugar beet. Molecular Genetics and Genomics, 275 (5), pp. 504–511. https://doi.org/10.1007/s00438-006-0108-x

Schwanitz, F. (1938) Die Herstellung polypoider Rassen bei Beta-Rüben und Gemüsearten durch Behandlung mit Colchicin. Züchter, 10, pp. 278–279. https://doi.org/10.1007/BF01811590

Scott, R. K., Longden, P. C. (1970) Pollen release by diploid and tetraploid sugar-beet plants. Annals of Applied Biology, 66 (1): pp. 129–135. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1970.tb04610.x

Setiawan, A., Koch, G., Barnes, S.R., Jung, C. (2000) Mapping quantitative trait loci (QTLs) for resistance to Cercospora leaf spot disease *(Cercospora beticola* Sacc.) in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Theoretical and Applied Genetics, 100 (8), pp. 1176–1182. https://doi.org/10.1007/s001220051421

Shane, W.W., Teng, P.S. (1992) Impact of Cercospora leaf spot on root weight, sugar yield, and purity of *Beta vulgaris*. Plant disease, 76 (8), pp. 812–820.

Sharma, J. R. (2006) Statistical and biometrical techniques in plant breeding. New Age International, New Delhi.

Shao, L., Chen, X., Chen, Y., Sun, B., Chow, W.S.F., Peng, C. (2013) Differential responses of photosystem II activity to photooxidation in red and green tissues of *Amaranthus tricolor leaves*. Pakistan Journal of Botany, 45 (6), pp. 1905–1912. 10.1094/PD-76-0812

Shaw, B., Thomas, T.H., Cooke, D.T. (2002) Responses of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) to drought and nutrient deficiency stress. Plant Growth Regulation, 37 (1), pp. 77–83. https://doi.org/10.1023/A:1020381513976

Sheldon, C.C., Finnegan, E.J., Rouse, D.T., Tadege, M., Bagnall, D.J., Helliwell, C.A., Peacock, W.J., Dennis, E.S. (2000) The control of flowering by vernalization. Current Opinion in Plant Biology, 3 (5), pp. 418–422. https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00106-0

Shu, Z., Shao, L., Huang, H.Y., Zeng, X.Q., Lin, Z.F., Chen, G.Y., Peng, C.L. (2009) Comparison of thermostability of PSII between the chromatic and green leaf cultivars of *Amaranthus tricolor* L. Photosynthetica, 47 (4), pp. 548–558. https://doi.org/10.1007/s11099-009-0080-x

Simko, I., Eujayl, I., Van Hintum, T.J. (2012) Empirical evaluation of DArT, SNP, and SSR marker-systems for genotyping, clustering, and assigning sugar beet hybrid varieties into populations. Plant science, 184, pp. 54–62. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.12.009

Simpson, G.G., Gendall, A.R., Dean, C. (1999) When to switch to flowering. Annual review of cell and developmental biology, 15 (1), pp. 519–550. https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.15.1.519

Singh, M., Kumar, K., Singh, R.P. (2007) Study of coefficient of variation, heritability and genetic advance in hybrid rice. ORYZA-An International Journal on Rice, 44 (2), pp. 160–162. https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.15.1.519

Skorupa, M., Gołębiewski, M., Kurnik, K., Niedojadło, J., Kęsy, J., Klamkowski, K., Wójcik, K., Treder, W., Tretyn, A., Tyburski, J. (2019) Salt stress vs. salt shock-the case of sugar beet and its halophytic ancestor. BMC plant biology, 19 (1), pp. 1–18. https://doi.org/10.1186/s12870-019-1661-x

Slama, I., Jdey, A., Rouached, A., Talbi, O., Debez, A., Ghnaya, T., Limami, M.A., Abdelly, C. (2016) Comparative responses to water deficit stress and subsequent recovery in the cultivated beet *Beta vulgaris* and its wild relative *B. macrocarpa*. Crop and Pasture Science. 67 (5), pp. 553–562. https://doi.org/10.1071/CP15145

Sliwinska, E., Lukaszewska, E. (2005) Polysomaty in growing in vitro sugar-beet (*Beta vulgaris* L.) seedlings of different ploidy level. Plant Science, 168 (4), pp. 1067–1074. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.12.003

Smart, J. (1992) Ecogeographical differentiation and ecotype formation. International Beta genetic resources network. International Crop Network Series, IBPGR, Rome, pp. 3–8. https://doi.org/10.1.1.470.9924&rep=rep1&type=pdf#page=80

Smith, G.A. (1987) Sugar beet. In: Fehr WR (Ed.) Principles of cultivar development. Macmillan Publishing Company, New York, pp. 577–625.

Smith G.A. (1980) Sugar beet. In: Hybridization of Crop Plants. American Society for Agronomy-Crop Science Society of America, pp. 601–616.

Smith, J.E. (1803) English botany. Taylor Printer, London, UK.

Smith, G.A., Martin, S.S. (1978) Differential Response of Sugarbeet Cultivars to Cercospora Leaf Spot Disease 1. Crop Science, 18 (1), pp. 39–42. https://doi.org/10.2135/cropsci1978.0011183X001800010011x

Smith, G.A., Ruppel, E.G. (1973) Association of Cercospora leaf spot, gross sucrose, percentage sucrose, and root weight in sugarbeet. Canadian Journal of Plant Science, 53 (3), pp. 695–696.

Smith, G.A. Ruppel, E.G. (1974) Herability of Resistance to Cercospora Leaf Spot in Sugar beet 1. Crop science, 14 (1), pp. 113–115. https://doi.org/10.2135/cropsci1974.0011183X001400010034x

Sneep, J., Hendriksen, A.J.T., Holbek, O. (1979) Plant Breeding Perspectives. Prooceeding of Wageningen, the Netherlands.

Solovchenko, A.E., Merzlyak, M.N. (2008) Screening of visible and UV radiation as a photoprotective mechanism in plants. Russian Journal of Plant Physiology, 55 (6), pp. 719–737. https://doi.org/10.1134/S1021443708060010

Soltis, P.S., Marchant, D.B., Van de Peer, Y., Soltis, D.E. (2015) Polyploidy and genome evolution in plants. Current Opinion in Genetics & Development, 35, pp. 119–125. https://doi.org/10.1016/j. gde.2015.11.003

Stevanato, P., Biancardi, E., Saccomani, M., de Biaggi, M., Mandolino, G. (2004) The sea beet of the Po delta. In: Frese, L., Germeier, C.U., Lipman, E., Maggioni, L. (Eds.) Report of a working group on *Beta* and world *Beta* network. Second joint meeting, 23–26 Oct 2002, Bologna, Italy. IPGRI, Rome, Italy, pp. 104–107.

Strid, A. (1995) Beta nana Boiss. & Heldr. Chenopodiaceae. In: Phitos, D., Strid, A., Snogerup, S., Greuter, W. (Eds.). The Red Data Book of Rare and Threatened Plants of Greece. World Wildlife Fund, Athens, Greece. p. 86.

Suganyadevi, P., Saravanakumar, M., Aravinthan, K.M., Arunkumar, A., Kavitha Krishna, R., Karthikeyani, S. (2010) Extraction of betacyanin from red beet root (*Beta vulgaris* L.) and to evaluate its antioxidant potential. Journal of Pharmacy Research, 3 (11), pp. 2693–2696.

Taguchi, K., Kubo, T., Takahashi, H., Abe, H. (2011) Identification and precise mapping of resistant QTLs of Cercospora leaf spot resistance in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). G3: Genes Genomes Genetics, 1 (4), pp. 283–291. https://doi.org/10.1534/g3.111.000513

Taguchi, K., Okazaki, K., Takahashi, H., Kubo, T., Mikami, T. (2010) Molecular mapping of a gene conferring resistance to Aphanomyces root rot (black root) in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Euphytica, 173 (3), pp. 409–418. https://doi.org/10.1007/s10681-010-0153-8

Taky, A. (2008) Maîtrise des excés d'eau hivernaux et de l'irrigation et leurs conséquences sur la productivité de la betterave sucrière dans le périmètre irrigué du Gharb (Maroc). Analyse expérimentale et modélisation. Doctoral dissertation, Doctorat de l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement. Agro Paris Tech. Français.

Tan, D., Wang, Y., Bai, B., Yang, X., Han, J. (2015) Betanin attenuates oxidative stress and inflammatory reaction in kidney of paraquat-treated rat. Food and Chemical Toxicology, 78, pp. 141–146. https://doi.org/10.1016/j.fct.2015.01.018

Thingnaes, E., Torre, S., Ernstsen, A., Moe, R. (2003) Day and night temperature responses in *Arabidopsis*: effects on gibberellin and auxin content, cell size, morphology and flowering time. Annals of botany, 92 (4), pp. 601–612. https://doi.org/10.1093/aob/mcg176

Thomas, T.H., Asher, M.J.C., Smith, H.G., Clarke, N.A., Mutasa-Gottgens, E., Thompson, J.R. (1993) The development of diagnostics for evaluating *Beta* germplasm. Journal of sugar beet research, 30, pp. 261–266. http://hdl.handle.net/2299/15263

Thomashow, M.F. (1999) Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. Annual review of plant biology, 50 (1), pp. 571–599. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.571

Thomashow, M.F. (2010) Molecular basis of plant cold acclimation: insights gained from studying the CBF cold response pathway. Plant physiology, 154 (2), pp. 571–577. https://doi.org/10.1104/pp.110.161794

Toll, J., Hendricksen, A. (1981) Beet in sicily. IBPGR Newsl, 49, pp. 2–4.

Touzet, P., Villain, S., Buret, L., Martin, H., Holl, A.C., Poux, C., Cuguen, J. (2018) Chloroplastic and nuclear diversity of wild beets at a large geographical scale: Insights into the evolutionary history of the *Beta* section. Ecology and evolution, 8 (5), pp. 2890–2900. https://doi.org/10.1002/ece3.3774

Tränkner, C., Lemnian, I.M., Emrani, N., Pfeiffer, N., Tiwari, S.P., Kopisch-Obuch, F.J., Vogt, S.H., Müller, A.E., Schilhabel, M., Jung, C., Grosse, I. (2016) A Detailed Analysis of the BR_1 Locus Suggests a New Mechanism for Bolting after Winter in Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.). Frontiers in Plant Science, 7 (1662). 10.3389/fpls.2016.01662

Transhel, V.A. (1927) Obzor vida roda Beta. Trudy prikl Bot Genet Selek, 17, pp. 203–223.

Trueblood, C. E., Ranney, T. G., Lynch, N. P., Neal, J. C., Olsen, R. T. (2010) Evaluating fertility of triploid clones of *Hypericum androsaemum* L. for use as non-invasive landscape plants. HortScience, 45 (7), pp. 1026–1028. https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.7.1026

Turck, F., Fornara, F., Coupland, G. (2008) Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage. Annual Review of Plant Biology, 59, pp. 573–594. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092755

UICN, (2011). Union Internationale pour la Conservation de la Nature. Rapport annuel Solutions, Naturellement.

Ulbrich E (1934) Chenopodiaceae. In: Engler A, Harms H (Eds.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Wilhelm Engelmann, Leipzig, Germany, pp. 375–584.

USDA-ERS (2018) Sugar and Sweeteners Yearbook Tables. United States Department of Agriculture-Economic Research Service. [Accessed 19. 07. 2018]. [Online] Available at: http://www.ers.usda.gov/data-products/sugar-and-sweetenersyearbook-tables.aspx.

Uotila, P. 2011: *Chenopodiaceae* (pro parte majore), *Juglandaceae*, *Loranthaceae*, *Molluginaceae*, *Moraceae*, *Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae*, *Santalaceae*, *Typhaceae*. In: Euro+ Med Plant base-the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Euro+ med plantbase. http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=7721045&PTRefFk=7300000 (accessed 08 November 2021)

Van Dijk, H. (1998) Variation for developmental characters in *Beta vulgaris* subsp. *maritima* in relation to latitude: the importance of in situ conservation. In: Frese, L., Panella, L., Srivastava, H.M., Lange, W. (Eds.) A report on the 4th international Beta genetic resources workshop and world Beta network conference held at the Aegean Agricultural Research Institute, Izmir, Turkey, 28 February–3 March, 1996. IPGRI, Rome, Italy, pp. 30–38.

Van Dijk, H. (2009) Evolutionary change in flowering phenology in the iteroparous herb *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: a search for the underlying mechanisms. Journal of Experimental Botany, 60 (11), pp. 3143–3155. https://doi.org/10.1093/jxb/erp142

Van Dijk, H., Boudry, P. (1992) Genetic variability for life-histories in Beta maritima. In: Frese, L. (Ed.) A Report on the 2nd International Beta Genetic Resources Workshop held at the Institute for Crop Science and Plant Breeding, Braunschweig, Germany 24–28 June 1991, International Crop Network International Board for Plant Genetic Resources, Rome, Series No. 7, pp. 9–16.

Van Dijk, H., Boudry, P., McCombre, H., Vernet, P. (1997) Flowering time in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) along a latitudinal cline. Acta Oecologica, 18 (1), pp. 47–60. https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80080-X

Van Dijk, H., Desplanque, B. (1999) European *Beta*: crops and their wild and weedy relatives. In: Van Raamsdonk, L.W.D., Den Nijs, J.C.M. (Eds.) Plant Evolution in Man-Made Habitats. Amsterdam: Hugo De Vries Laboratory, pp. 257–270.

Van Geyt, J.P.C., Lange, W., Oleo, M., De Bock, T.S. (1990) Natural variation within the genus *Beta* and its possible use for breeding sugar beet: a review. Euphytica, 49 (1), pp. 57–76. https://doi.org/10.1007/BF00024131

Van Roggen, P.M., Debenham, B., Hedden, P., Phillips, A.L. and Thomas, S.G. (1998) A model for control of bolting and flowering in sugar beet and the involvement of gibberellins. Flowering Newsletter, pp. 45–49. https://www.jstor.org/stable/43008338

Viard, F., Arnaud, J.F., Delescluse, M., Cuguen, J. (2004) Tracing back seed and pollen flow within the crop – wild *Beta vulgaris* complex: genetic distinctiveness vs. hot spots of hybridization over a regional scale. Molecular Ecology, 13 (6), pp. 1357–1364. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02150.x

Villain, S. (2007) Histoire évolutive de la section *Beta*, : mise en évidence des phénomènes d'hybridation et de spéciation au sein de la section dans le bassin méditerranéen. PhD. Université des Sciences et Technologies de Lille.

Villain, S., Touzet, P., Cuguen, J. (2006) Reconstructing the evolutionary history of *Beta* section Betawith molecular data. A focus on the Canary Islands. In: Frese, L., Germeier, C.U., Lipman, E., Maggioni L. (Eds.), Report of the 3rd joint meeting of the ECP/GR Beta working group and world Beta network, 8–10 March 2006. Tenerife, Spain. Bioversity International, Rome, Italy, pp. 31–37.

Voigt, R., Grüger, E., Baier, J., Meischner, D. (2008) Seasonal variability of Holocene climate: a palaeolimnological study on varved sediments in Lake Jues (Harz Mountains, Germany). Journal of Paleolimnology, 40 (4), pp. 1021–1052. https://doi.org/ 10.1007/s10933-008-9213-7

Von Boguslawski, E. (1984) Zur Geschichte der Beta-Rübe als Kulturpflanze bis zum Beginn des 19 Jahrhundert. Institut für Zuckerrübenforschung, Göttingen, Berlin, Germany.

Von Proskowetz, E. (1896) Über die Culturversuche mit *Beta* im Jahre 1895 Österreiche-Ungarische Zeitschrift für Zuckerindustrie und Landwirtschaft, 33, pp. 711–766.

Vulić, J.J., Ćebović, T.N., Čanadanović-Brunet, J.M., Ćetković, G.S., Čanadanović, V.M., Djilas, S.M., Šaponjac, V.T.T. (2014) In vivo and in vitro antioxidant effects of beetroot pomace extracts. Journal of Functional Foods, 6, pp. 168–175. https://doi.org/10.1016/j.jff.2013.10.003

Wagmann, K. (2008) la dispersion des graines dans le temps (dormance) et dans l'espace chez la betterave maritime (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) : quel potentiel évolutif pour répondre au changement climatique global?. Thèse de doctorat, à l'Université des Sciences et Techniques de Lille 1.

Wang, C.Q., Chen, M., Wang, B.S. (2007) Betacyanin accumulation in the leaves of C3 halophyte *Suaeda salsa* L. is induced by watering roots with H2O2. Plant Science, 172 (1), pp. 1–7. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.06.015

Watson, M.A. (1940) Studies on the transmission of sugar-beet yellows virus by the aphis, Myzus persicae (Sulz.). Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences, 128 (853), pp. 535–552. https://doi.org/10.1098/rspb.1940.0025

Whitney, E.D. (1989) *Beta maritima* as a source of powdery mildew resistance in sugar beet. Plant disease, 73 (6), pp. 487–489. 10.1094/PD-73-0487

Würschum, T., Reif, J.C., Kraft, T., Janssen, G., Zhao, Y. (2013) Genomic selection in sugar beet breeding populations. BMC genetics, 14 (1), pp. 1–8. https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-85

Xu, Y., Crouch, J.H. (2008) Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice. Crop science, 48 (2), pp. 391–407. https://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0191

Yu, H. M. (2003) Development of Root-Knot Nematode-Resistant Sugar beet. 1s joint IIRB-ASSBT Congress, 26 Febrery-1 March 2003, San Antonio (USA), pp. 763–765.

Yu, M.H. (2005) Cyst nematode. In: Biancardi, E., Campbell, L.G., Skaracis, G.N., De Biaggi, M. (Eds.) Genetics and breeding of sugar beet. Science Publishers, Inc., Enfield (NH), USA, pp. 103–109.

Yu, M.H., Heijbroek, W., Pakish, L.M. (1999) The sea beet source of resistance to multiple species of root-knot nematode. Euphytica, 108 (3), pp. 151–155. https://doi.org/10.1023/A:1003616612201

Yu, M.H., Lewellen, R.T. (2004) Registration of root-knot nematode-resistant sugarbeet germplasm M6-2. Crop science, 44 (4), pp. 1502.

Zeevaart, J.A. (2008) Leaf-produced floral signals. Current opinion in plant biology, 11 (5), pp. 541–547. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.06.009

Zohary, M., (1966) Flora Paluestina. Jerusalem, Israel Academy of Sciences and Humanities, 1, pp. 138–139.