

N° d'ordre 3534

THESE

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

Centre de recherche : Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement.

Structure de Recherche : Laboratoire de Physiologie et Biotechnologie

Discipline : Biologie.

Spécialité : Biotechnologie et Physiologie Végétales

Présentée et soutenue le 15 Octobre 2021 par :

Ilham RAHMOUNI

Introduction à l'agriculture :

Plasticité génétique et évaluation phénotypique et phytochimique des interactions génotype x environnement de génotypes sélectionnés d'arganier (*Argania spinosa* L.) agricole

JURY

Mohamed RAHOUTI	<i>PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.</i>	Président
Ahmed EL ABOUDI	<i>PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.</i>	Rapporteur /Examineur
Abdelaziz SMOUNI	<i>PH, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.</i>	Rapporteur /Examineur
Mohammed YESSEF	<i>PES, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan-II de Rabat</i>	Rapporteur /Examineur
Najib BENDAOU	<i>PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.</i>	Invité
Mohammed BOUKSAIM	<i>Directeur de recherche, Institut National de la Recherche Agronomique, Rabat.</i>	Invité
Yasmina EL BAHLOUL	<i>Directeur de recherche, Institut National de la Recherche Agronomique, Rabat.</i>	Co-directrice de Thèse
Zine El Abidine TRIQUI	<i>PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V de Rabat.</i>	Directeur de Thèse

Année Universitaire : 2020-2021

Dédicace

A mes parents Naima AJDAD et Abdouahed RAHMOUNJ

A leur génération F1 : Imane, Mouna et Achraf

A leur génération F2 : Jad

Je dédie ce travail

Remerciements

*Les travaux présentés dans la présente thèse ont été effectués dans le cadre de la collaboration entre le Laboratoire de Physiologie et Biotechnologie Végétales de la Faculté des Sciences de l'Université Mohammed V de Rabat (FSR), sous la direction du Pr **Zine El Abidine TRIQUI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur et du Pr. **Najib BENDAOU**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat et l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) de Rabat, sous l'encadrement de Dr. **Yasmina EL BAHLOUL**, Directrice de recherche à l'INRA-Rabat.*

Ce projet de thèse m'a donné l'opportunité de rencontrer de nombreuses personnes qui ont contribué de près ou de loin à l'aboutissement de cette thèse. Sans leurs contributions ce travail n'aurait pu être accompli. Je ne trouve pas les mots pour exprimer ma gratitude et mes vifs remerciements envers mes directeurs de thèse, sans qui rien de tout cela n'aurait été possible :

*-Je tiens d'abord à remercier mon directeur de thèse, Monsieur **Zine El Abidine TRIQUI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour son soutien tout au long de ma recherche et pour la confiance qu'il m'a témoignée. Son encadrement de grande qualité et sa disponibilité m'ont permis d'avancer dans la bonne direction. Ses compétences et son expérience scientifiques ont été un atout majeur dans la réalisation de ce travail.*

*- Je tiens également à témoigner toute ma reconnaissance et ma gratitude à mon Co-Directeur de thèse, Monsieur **Najib BENDAOU**, ancien Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat. Ses connaissances scientifiques, ses encouragements, ses propositions pertinentes, son regard opérationnel et ses critiques constructives ont guidé ce travail jusqu'au bout.*

*-Je tiens aussi à exprimer ma profonde reconnaissance à ma co-directrice de thèse, Docteur **Yasmina EL BAHLOUL**, Directrice de recherche à l'Institut National de la Recherche Agronomique, qui m'a confiée ce sujet et m'a initiée à la Recherche Scientifique, depuis le terrain et le laboratoire à la rédaction scientifique et l'animation d'ateliers thématiques et Salons internationaux. Je lui suis reconnaissante de m'avoir accordée du temps et de la patience afin de mener à terme ce travail.*

*J'exprime notamment mes vifs remerciements à Monsieur **Mohamed RAHOUTI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat (FSR), pour l'honneur qu'il me fait en acceptant de présider le jury chargé d'évaluer la présente thèse.*

*Je tiens à remercier Monsieur **Ahmed EL ABOUDI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur et Responsable de département de biologie à la Faculté des Sciences de Rabat, je n'oublierai pas vos talents pédagogiques en Ecologie aussi bien dans*

les cours qu'en sorties de terrain ; malgré toutes vos occupations administratives et pédagogiques vous avez accepté de prendre le temps pour être le rapporteur et l'examineur de ce travail. Je vous remercie pour l'honneur que vous me faites en acceptant de siéger dans ce jury.

*J'exprime toute ma considération et mes remerciements sincères au Monsieur **Abdelaziz SMOUNI**, Professeur d'Habilité et Responsable du laboratoire Biotechnologie et Physiologie végétales à la Faculté des Sciences de Rabat, d'avoir aimablement accepté d'être rapporteur et examinateur 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 Monsieur **Mohammed YESSEF**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, pour avoir accepté d'évaluer ce travail et d'en être le rapporteur et l'examineur. C'est un honneur pour moi de le voir siéger parmi les membres de jury de cette thèse.*

*J'adresse également mes sincères remerciements au Docteur **Mohammad BOUKSAIM**, ancien Directeur de recherche au Centre Régional de la recherche Agronomique de Rabat, pour sa disponibilité continue, son soutien inconditionnel, son encouragement et pour son aide précieux.*

J'associe à ces remerciements tous les professeurs, les chercheurs et le personnel des différents Laboratoires de l'Unité d'Amélioration Génétique au Centre Régional de la Recherche Agronomique de Rabat et le laboratoire de Physiologie et Biotechnologie Végétales de la Faculté des Sciences de Rabat

*Mes remerciements particuliers vont à toute l'équipe du laboratoire d'AGPVCRP pour le soutien et le climat et l'ambiance familial dont nous avons bénéficié durant mon séjour à l'INRA, et plus particulièrement à Mme **Khadija ABCHIH** et Mr. **Hamid BENARDI** et **Ahmed EL REGGAG**. Sans oublier les coéquipières **Siham OUMOISS** et **Ghizlane TOBI** avec qui j'ai vécu toute cette aventure depuis les sorties de terrains jusqu'aux différents partages et échanges d'idées ; j'espère que cette aventure continuera au futur....*

*Enfin mes plus vifs remerciements et gratitudes vont à mes très chers parents, source de mon inspiration et ma force. Je vous remercie, Ô parents, pour votre soutien permanent, pour tous ce que vous représentez pour moi ; sans vous, ce travail n'aurait jamais pu aboutir. Je tiens à remercier également mon frère **Achraf**, mes sœurs **Mouna** et **Imane** et toute ma famille pour leur soutien inconditionnel tout au long de mes études et pour la confiance qu'ils m'ont toujours témoignée. Merci infiniment*

Ilham RAHMOUNI

Résumé

L'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels), essence endémique et emblématique du Maroc joue un rôle culturel, socio-économique et éco-systémique majeur. Cependant, malgré son importance, l'arganeraie souffre de plusieurs facteurs physiques et anthropiques qui menacent sa pérennité. La domestication et la création variétale représentent les meilleures options pour répondre à ces contraintes. Elles permettront, à travers une gestion raisonnée, la préservation de ce patrimoine national. Toutefois, bien que les populations naturelles d'arganier présentent une importante variabilité génétique et ainsi un fort potentiel d'amélioration, cette diversité n'est encore que peu caractérisée. A cet effet, l'objectif de ce travail a été d'exploiter la diversité génétique existante pour l'étude des interactions génotype x environnement à travers la caractérisation et sélection de 60 génotypes parents. Cinq demi-frères de chaque parent (au total 300 descendants) ont été évalués par des marqueurs moléculaires SSR pour sélectionner les 3 demi-frères les plus proches génétiquement et morphologiquement. La descendance sélectionnée a été transplantée entre 2014 et 2015, au niveau de 3 stations contrastées (Larache, Meknès et Agadir). Le suivi de développement et la caractérisation morphologique des demi-frères a mis en évidence une large plasticité phénotypique et un effet significatif du génotype, de l'environnement et des interactions génotype x environnement sur leur comportement. Globalement, les demi-frères de Larache ont été caractérisés par une floraison précoce et des feuilles elliptiques avec un apex obtus. Quant aux demi-frères d'Agadir, ils sont dotés de feuilles ovales et larges, un aspect plus épineux et une floraison tardive par rapport à ceux de Larache, et finalement les demi-frères de Meknès ont une floraison tardive et des petites feuilles ovales. La réponse phytochimique au niveau des feuilles a été aussi analysée pour déterminer l'impact de l'environnement sur les génotypes à l'échelle moléculaire. Les résultats ont indiqué que l'environnement joue un rôle primordial dans l'accumulation des composés phénoliques dans les feuilles. En effet, les demi-frères installés dans les sites de Meknès et Agadir ont été les plus riches en polyphénols probablement influencés par les conditions climatiques extrêmes. Néanmoins, l'activité antioxydante dans la région de Larache a été comparable à celle de Meknès malgré qu'elle ait été caractérisée par les teneurs les plus faibles en polyphénols. Ce résultat est expliqué par la nature et la structure chimique des composés secondaires synthétisés dans chaque région. Les résultats de cette étude ont montré qu'il existe une importante diversité morphologique, génétique et phytochimique entre ces familles de demi-frères, révélées à travers les essais multilocaux. Ces derniers constituent une première dans les travaux d'analyse de la diversité et de sélection de l'arganier. La combinaison de ces résultats a contribué au développement et à l'inscription au catalogue officiel des six premières variétés marocaines d'arganier à l'échelle internationale.

Mots clés : *Argania spinosa*, génotype, environnement, agro-morphologique, SSR, activité antioxydante, polyphénols, interactions génotype x environnement, variétés

Abstract

The Argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels), an endemic and emblematic species of Morocco, plays a major cultural, socio-economic and eco-systemic role. However, and despite its importance, Moroccan argan groves suffer from physical and anthropogenic factors, such as difficult natural regeneration, complexity in seed germination, random crossing and overexploitation. Domestication and plant breeding are the best options to overlap these constraints. Indeed, reasoned and rational management will make it possible to preserve and enhance the value of this national heritage. However, although that natural populations of argan trees have a high genetic diversity and thus a high potential for improvement, this diversity is still poorly characterized and exploited. Within this context, the objective of this research was to exploit the existing genetic diversity of argan for the study of genotype x environment interactions through the characterization and selection of 60 parent genotypes. Five half-siblings genotypes, from each parent (a total of 300 progenies) were evaluated by SSR molecular markers to select the 3 most genetically and morphologically closest half-siblings. Selected progenies were transplanted between 2014 and 2015, at three contrasting experimental fields (Larache, Meknes and Agadir). The developmental follow-up and the morphological characterization of the half-siblings revealed a wide phenotypic plasticity and a significant effect of genotype, environment and genotype x environment interactions on their behavior. Generally, Larache's half-siblings were characterized by an early flowering and elliptical leaves with an obtuse apex. Half-siblings of Agadir have oval and broad leaves, a thornier aspect and a late flowering compared to those of Larache, and finally the half-siblings of Meknes have a late flowering and small oval leaves. Phytochemical response at the leaf level was also analyzed to evaluate the impact of the environment on the genotypes at the molecular level. The results indicated that the environment plays a primary role in the accumulation of phenolic compounds in the leaves. In fact, half-siblings installed in the Meknes and Agadir sites were the richest in polyphenols because of the extreme climatic conditions. Nevertheless, antioxidant activity in Larache site was comparable to that of Meknes, despite being characterized by the lowest contents of polyphenols, this could be explained by the chemical nature of the secondary compounds. Results of this study show that there is a significant agro-morphological, genetic and phytochemical diversity between these half-sibling families, revealed through these multilocality trials, which constitute an innovation in the analysis of the diversity and breeding of argan tree species. The combination of these results contributed to the development of the first six Moroccan varieties of argan at an international level.

Keywords : *Argania spinosa*, genotype, environment, agro-morphological, phytochemical, SSR, antioxidant activity, polyphenols, varieties, genotype x environment interactions

Publications et participations aux manifestations scientifiques

Publications

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).

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).

RAHMOUNI, I., SAHEL Y., OUMOUSS S., TOBI G., TRIQUI Z., KABBOUR M. R., BOUKSAIM M., ELBAHLOUL Y. (2020) *Argania spinosa* as potential oilseed resource for the future: genotype impact in oil content and fatty acids composition. Journal of Agriculture and Environment for International Development (JAEID).

OUMOUSS, S., 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, id 3059.

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. ID: AR-2021-25/R1.

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.

OUMOUSS S., TOBI G., **RAHMOUNI I.**, BOUKSAIM M., TAHIRI H., EL BAHLOUL Y. Promosing step towards the genetic improvement of sugar beet in Morocco: Phenotypic and cytogenetic diversity of local beet hybrids. Flora Mediterranea. FL (accepté).

Communications

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.

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.

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.

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 ème Edition Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 20 -22 Novembre 2017.

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 ème Edition Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 20 -22 Novembre 2017.

RAHMOUNI, I., Masoudy M., OUMOISS, 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.

RAHMOUNI I., OUMOISS 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.

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

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

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

RAHMOUNI I., OUMOISS 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. 5^{ème} Edition des Doctoriales FSR 2016. Rabat, 19-21 Février 2015.

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

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

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

OUMOISS 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. 5^{ème} édition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 10-11 Décembre 2019.

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

BOUSTANI F., **RAHMOUNI I.**, OUMOISS S., TOBI G., EL BAHLOUL Y (2019) Rôle de l'agro-morphologie dans l'évaluation de la diversité de l'arganier « *Argania spinosa* L. Skeels ». 5^{ème} édition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 10-11 Décembre 2019.

OUMOISS 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. 1^{ère} édition, Doctoriales en marge du salon de l'agriculture (SIAM). Meknès, 18-19 Avril 2019.

TOBI G., OUMOISS 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.

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

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 Biotechnology (ICGB) November 01-03, 2018 Taroudant (Morocco).

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^{ème} édition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 20-22 November 2017.

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).

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.

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.

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^{ème} Edition Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Ouarzazate, 14-16 Décembre 2016.

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

OUMOUSS S., TOBI G., **RAHMOUNI I.**, BOUKSAIM M., TAHIRI H., EL BAHLOUL Y (2016) Genetic structuring of Moroccan phylogenetic resources, an effective tool for sustainable development of cultivated crops. 1^{ère} 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.

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^{ème} Edition, Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Ouarzazate, 14-16 Décembre 2016.

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^{ère} Edition, Congrès International des Sciences Pharmaceutiques. Beni Mellal, 25-26 Février 2016.

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).

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).

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

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. 3^{ème} Edition, Congrès International sur l'Arganier. Agadir, 17-19 Décembre 2015.

TOBI, G., OUMOISS, 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).

OUMOISS S., TOBI G., **RAHMOUNI I.**, BOUKSAIM., TAHIRI H., ELBAHLOUL Y (2014) Morphological and molecular characterization of wild beet and interspecific crosses evaluation. 2^{ème} Edition, Conférence Internationale de l'Agriculture Scientifique. Marrakech, 21-23 Octobre 2014.

Liste des abréviations

- ACP** : Analyse en Composantes Principales
- AFC** : Analyse Factorielle des Correspondances
- AFCM** : Analyse Factorielle des Correspondances Multiples
- AFD** : Analyse Factorielle Discriminante
- AFLP** : Amplified Fragment Length Polymorphism
- AMOVA** : Analyse moléculaire de la variance
- ANOVA** : Analyse de la variance
- AVC** : Analyse de la Variation Canonique
- APG** : Angiosperm Phylogeny
- BET** : Bromure d'éthidium
- CHA** : Classification Hiérarchique Ascendante
- CM** : Carrés moyens
- CTAB** : Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide
- CV** : Coefficients de variation
- ddl** : Degrés de liberté
- dNTP** : Désoxyribonucléoside triphosphate
- DO** : Densité optique
- DPPH** : 2,2-diphényl 1-picrylhydrazyle
- EDTA** : Acide éthylène diamine tétra-acétique
- GPS** : Global Positioning System
- GXE** : interaction génotype x environnement
- H'** : Indice de Shannon-Weaver
- H_o** : Hétérozygotie observée
- H_e** : Hétérozygotie attendue
- Hs** : Diversité moyenne des gènes
- HW** : Equilibre de Hardy-Weinberg
- HCEFLCD** : Haut-Commissariat aux Eaux Et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification
- I** : Indice de diversité de Shannon
- IC50** : Concentration inhibitrice médiane
- ISSR** : Inter Simple Sequence Repeats
- J** : Indice d'équitabilité
- pb** : Paire de base
- QTL** : Quantitative Trait Locus
- Na** : Nombre moyen d'allèles par locus

Np : Nombre d'allèles privés
OFPs : Ovate Family Proteins
PCR : Polymerase Chain Reaction
PIC : Pourcentage de polymorphisme
RAPD : Random Amplified Polymorphic DNA
RFLP : Restriction Fragment Length Polymorphism
RNase : Ribonucléase
ROS : Reactive Oxygen Species
SC : Somme des carrés
SNP : Single Nucleotide Polymorphism
SSR : Simple Sequence Repeats
TAE : Tampon Tris-Acide acétique-EDTA
Taq : *Thermus aquaticus* polymérase
TBE : Tampon Tris Borate EDTA
TE : Tampon Tris-EDTA
TEMED : Tetramethylethylenediamine
Tris : Trishydroxyméthylaminométhane
UF : Unité Fourragère

Liste des figures

Figure. 1 : Aire de répartition de l'arganier au Maroc.....	8
Figure. 2 : Aspect général de l'arganier.....	11
Figure. 3 : Type de spinosité chez l'arganier (A) Epines axillaires, (B) Epines terminales.....	12
Figure. 4 : Tronc d'arganier tordu et noueux.....	13
Figure. 5 : Variabilité morphologique des feuilles d'arganier.....	13
Figure. 6 : Fleurs épanouies de l'arganier.....	14
Figure. 7 : Variabilité phénotypique des fruits et des graines d'arganier.....	15
Figure. 8 : Système racinaire de l'arganier.....	16
Figure. 9 : Centres de l'origine de l'agriculture selon N.I. Vavilov.....	23
Figure. 10 : Approches principales de domestication des arbres.....	26
Figure. 11 : (A) et (B) : graines en germination (C) graines avec cotylédons.....	36
Figure. 12 : Plants d'arganier de 6 mois évolué sous serre.....	37
Figure. 13 : Principales étapes de l'extraction d'ADN : (A) broyage, (B) séparation des phases et (C) précipitation d'ADN.....	38
Figure. 14 : Différentes formes d'arganier : (A) pleureur, (B) dressée et (C) semi dressée.....	45
Figure. 15 : Forme de feuilles, apex et bases : (A) forme obovée, (B) forme spatulée, (C) forme lancéolée, (D) apex arrondi, (E) apex obtus, (F) apex atténué, (G) apex aigu, (H) base atténuée, (I) base obtuse (J) base aigüe.....	47
Figure. 16 : Variabilité du nombre d'amandons chez les 60 génotypes sélectionnés.....	49
Figure. 17 : Variabilité morphologique des graines.....	50
Figure. 18 : Projection de 60 génotypes sur les trois premières composantes de l'ACP expliquant 70,48 % de la variabilité totale en se basant sur 12 variables liés à la pomologie des arbres.....	55
Figure. 19 : Regroupement des 60 génotypes- parents sur la base de 12 caractères phénotypiques en utilisant la méthode de Ward des distances Euclidiennes.....	57
Figure. 20 : Migration sur gel de polyacrylamide de 6 génotypes des deux amorces : (A) ASMS04 et (B) : ASMS2012-37.....	59
Figure. 21 : Moyenne des paramètres de diversité génétique obtenus avec les 5 locus SSR chez 300 individus d'arganier appartenant à 60 familles.....	60
Figure. 22 : Détermination du nombre de groupes de populations (K 2) d'arganier à partir des données microsatellites.....	62
Figure. 23 : Estimation de la structure des génotypes d'arganier. Chaque famille de cinq individus est représentée par une ligne verticale segmentée en 2 parties colorées (orange et bleu). Une partie correspond à un cluster d'appartenance déterminé par le programme STRUCTURE. Cette illustration a été obtenue par le logiciel DISTRUCT (Rosenberg, 2003), à partir des résultats du programme STRUCTURE.....	63

Figure. 24 : Projection de 180 individus sur les deux premières composantes de l'AFC expliquant 100 % de la variabilité totale en se basant sur 5 marqueurs SSR (ASMS01, ASMS20, ASMS04, ASMS2012-37 et ASMS2012-41).....	71
Figure. 25 : Dispositif expérimental des essais d'évaluation des interactions GXE pour les 3 parcelles élémentaires de 20 génotypes.....	76
Figure. 26 : Plants plantés et évoluant sous serre vitrée à l'INRA-Rabat.....	77
Figure. 27 : Transplantation de plants d'arganier dans une parcelle au site de Larache.....	78
Figure. 28 : Représentation des 61 points repères sur une feuille d'arganier.....	80
Figure. 29 : Croissance des génotypes en hauteur durant l'année 2015 (L : Larache, M : Meknès, A : Agadir).....	83
Figure. 30 : Croissance des génotypes en hauteur durant l'année 2016 (L : Larache, M : Meknès, A : Agadir).....	84
Figure. 31 : Fréquences de la vigueur chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	86
Figure. 32 : Types de croissance observés chez les génotypes étudiés : (A) dressé, (B) semi-dressé et (C) pleureur.....	86
Figure. 33 : Fréquences de types de croissance (dressé, semi-dressé et pleureur) chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	87
Figure. 34 : Types de ramification observés chez les génotypes étudiés : (A) faible, (B) moyenne et (C) forte.....	88
Figure. 35 : Fréquences de type de ramification des génotypes dans les 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	88
Figure. 36 : Fréquences de la spinosité des génotypes dans les 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	89
Figure. 37 : Ramification en zigzag observée chez des génotypes étudiés.....	90
Figure. 38 : Fréquences de la croissance en zigzag chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	90
Figure. 39 : Fréquences de la distance entre-nœuds chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	91
Figure. 40 : Formes d'orientation des rameaux par rapport à la tige observées chez les génotypes étudiés : (A) vers le haut, (B) perpendiculaire et (C) vers le bas.....	92
Figure. 41 : Fréquences d'orientation des rameaux chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	92
Figure. 42 : Fréquences de la densité des feuilles dans les 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	93
Figure. 43 : Fréquences des quatre formes des feuilles observées chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	94
Figure. 44 : Fréquences des quatre formes d'apex des feuilles observées chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	95

Figure. 45 : Fréquences des trois formes de la base des feuilles observées chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache).....	95
Figure. 46 : Fleurs et boutons floraux observées chez les génotypes sélectionnés d'arganier menés en essais pour l'évaluation des interactions GXE.....	98
Figure. 47 : Evolution du pourcentage de floraison au polycross 1 dans les 3 stations expérimentales durant trois années, 2017, 2018, 2019 (A1 : Polycross 1 Agadir, M : Polycross 1 Meknès, L1 : Polycross 1 Larache).....	99
Figure. 48 : Evolution du pourcentage de floraison au polycross 2 dans les 3 stations expérimentales durant trois années, 2017, 2018, 2019 (A2 : Polycross 2 Agadir, M2 : Polycross 2 Meknès, L2 : Polycross 2 Larache).....	100
Figure. 49 : Evolution du pourcentage de floraison au polycross 3 dans les 2 stations expérimentales durant trois années, 2017, 2018, 2019 (A3 : Polycross 3 Agadir, M3 : Polycross 3 Meknès).....	100
Figure. 50 : Projection des génotypes de chaque polycross selon l'Analyse Factorielle par Correspondance basée sur 12 caractères qualitatifs liés à l'aspect général de l'arbre et les feuilles. Les axes CA1 et CA2 expliquent 64.85 % de variance totale.....	102
Figure. 51 : Pourcentage de similitude observé entre les génotypes demi-frères dans 3 (bleu) et 2 (vert) stations, pour 7 caractères liés à la croissance et le développement.....	103
Figure. 52 : Pourcentage de similitude observé entre les génotypes demi-frères dans les sites d'Agadir et Larache, pour 7 caractères liés à la croissance et le développement.....	104
Figure. 53 : Pourcentage de similitude observé entre les génotypes de demi-frères dans les sites d'Agadir et Meknès, pour 7 caractères liés à la croissance et le développement.....	105
Figure. 54 : Pourcentage de similitude observé entre les génotypes de demi-frères dans les sites de Larache et Meknès, pour 7 caractères liés à la croissance et développement.....	106
Figure. 55 : Projection des individus et variation de la forme des feuilles selon les deux premières composantes principales (PC) obtenues à partir de l'analyse en composantes principales calculée sur la composante symétrique. PC1 et PC2 présentaient 89 % de la variance totale. Pour chaque PC, les diagrammes de gauche et de droite représentent les formes des scores PC de - et +.....	109
Figure. 56 : Projections des individus et variation de la forme des feuilles selon les deux premières composantes principales (PC) obtenues à partir de l'analyse en composantes principales calculée sur la composante asymétrique. PC1 et PC2 présentaient 61.93 % de la variance totale. Pour chaque PC, les diagrammes de gauche et de droite représentent les formes des scores PC de - et +.....	110
Figure. 57 : Projection des individus selon les variables canoniques extraites par l'Analyse des Variations Canoniques (AVC) calculées sur la composante symétrique. CV1 et CV2 expliquant 91,65% de la variance totale.....	111
Figure. 58 : Fleurs observées sous loupe montrant les formes : S, M et L chez les génotypes L26, L12 et L22 de la station de Larache.....	114
Figure. 59 : Fructifications des génotypes d'arganier installés dans les trois sites en 2014.....	115
Figure. 60 : Formes de fruits observés chez les génotypes étudiés d'arganier : (A) Ronde (B) Ronde (C) Ovale (D) Ovale (E) Apiculée (F) Apiculée (G) Elliptique (H) Apiculée (I) Goutte (J) fruits issus de différents génotypes dans 3 sites.....	118
Figure. 61 : Fréquences de formes des fruits observées dans les trois stations pour 51 génotypes d'arganier.....	119

Figure. 62 : Formes de graines observées chez 31 géotypes d'arganier.....	120
Figure. 63 : Fréquences des formes des graines observées dans les trois stations.....	121
Figure. 64 : Variation du nombre de loges entre les géotypes (A : 2 loges, B : 3 loges, C : 4 loges, D : 5 loges).....	121
Figure. 65 : Fréquences du nombre de loges des graines observées chez les géotypes des trois.....	122
Figure. 66 : Comparaison du poids des fruits entre 37 géotypes parents et 51 géotypes de la descendance.....	133
Figure. 67 : Comparaison de la longueur des fruits entre 37 géotypes parents et 51 géotypes de la descendance.....	133
Figure. 68 : Comparaison de la largeur des fruits entre 37 géotypes parents et 51 géotypes de la descendance.....	134
Figure. 69 : Comparaison du poids des graines entre 37 géotypes parents et 51 géotypes de la descendance.....	135
Figure. 70 : Comparaison de la longueur des graines entre 37 géotypes parents 51 géotype de la descendance.....	135
Figure. 71 : Comparaison de la largeur des graines entre 37 géotypes parents et 51 géotypes de la descendance.....	136
Figure. 72 : Variation morphologique des feuilles du géotype 10 à travers les stations.....	144
Figure. 73 : A gauche : rameaux effeuillées, feuilles séchées, poudre de feuilles. A droite : Broyage et préparation de l'extrait au laboratoire.....	154
Figure. 74 : A gauche : Elimination de l'excès d'éthanol par rotavapeur. A droite : échantillons de concentré d'extrait.....	154
Figure. 75 : Extraits préparés pour le dosage de l'activité antioxydante à des concentrations de 15.125 ; 31.25 ; 62.5 ; 125 et 250 µg/ml.....	156
Figure. 76 : Illustration d'ajout du DPPH aux extraits des feuilles du géotype L2 à différentes concentrations.....	156
Figure. 77 : Variabilité du pouvoir antioxydant en fonction des concentrations du géotype 4 dans les stations : Meknès, Larache et Agadir.....	162
Figure.78 : Projection des géotypes des trois stations d'essai, selon l'Analyse Factorielle par Correspondance, basée sur 22 caractères qualitatifs liés à l'aspect général de l'arbre, la forme des feuilles et la période de floraison. Les axes CA1 et CA2 expliquent 91,25% de variance totale.....	174
Figure. 79 : Projection des géotypes de chaque station selon l'Analyse Factorielle Discriminante basée sur 11 caractères quantitatifs liés à la phytochimie et la taille des feuilles ainsi que les dimensions des fruits et graines. Les axes 1 et 2 expliquent 100 % de variance totale.....	179
Figure. 80 : Projection des géotypes de chaque station et de leurs parents selon l'Analyse Factorielle Discriminante basée sur 8 caractères quantitatifs liés à la taille des feuilles et les dimensions des fruits et graines. Les axes 1 et 2 expliquent 100 % de variance totale.....	180

Liste des tableaux

Tableau. 1 : Propriétés physicochimiques de l'huile extraite d'amandon	19
Tableau. 2 : Pourcentage d'acides gras dans l'huile d'argan, selon la Norme Marocaine 08.5.090.....	19
Tableau. 3 : Teneurs en tocophérols dans l'huile d'argan.....	20
Tableau. 4 : Composés phénoliques de l'huile d'argan.....	21
Tableau. 5 : Origine et nombre des arbres étudiés dans chaque région.....	33
Tableau. 6 : Liste des caractères et les méthodes des mesures utilisées pour la caractérisation des génotypes d'arganier	35
Tableau. 7 : Caractéristiques principales des cinq amorces utilisées pour l'évaluation des 300 génotypes d'arganier collectés dans plusieurs régions arganières du Maroc.....	37
Tableau. 8 : Analyse descriptive des caractères liés à l'aspect général des 60 génotypes parents.....	44
Tableau. 9 : Fréquences et indices de diversité des caractères forme et spinosité de l'arbre chez les 60 génotypes parents.....	45
Tableau. 10 : Analyses descriptives des caractères liés aux feuilles des 60 génotypes parents.....	45
Tableau. 11 : Analyse de la variance de la longueur et la largeur des feuilles les 60 génotypes.....	46
Tableau. 12 : Fréquences et indices de diversité des caractères liés à la forme de feuilles chez les 60 génotypes parents.....	46
Tableau. 13 : Analyses descriptives des caractères liés aux fruits et graines des 60 génotypes.....	48
Tableau. 14 : Analyse de la variance de la longueur, la largeur et le poids des fruits et des graines des 60 génotypes parents.....	48
Tableau. 15 : Fréquences et indices de diversité des caractères forme de fruits et graines et épine et maturité de fruits des 60 génotypes parents.....	49
Tableau. 16 : Matrice de corrélation les caractères quantitatifs et qualitatifs étudiés chez les 60 génotypes parents.....	52
Tableau. 17 : Valeurs propres, variance et variance cumulée des trois premières composantes principales.....	53
Tableau. 18 : Contribution des 12 caractères de fruits et graines aux axes 1, 2 et 3 de l'analyse en composantes principales.....	54
Tableau. 19 : Paramètres de diversité génétique obtenus avec les 5 locus SSR chez 300 individus d'arganier.....	58
Tableau. 20 : Résultats de l'analyse de la variance moléculaire (AMOVA) et distribution de la variabilité inter et intra-famille.....	61
Tableau. 21 : Codes des trois pools génétiques dans les trois stations.....	77
Tableau. 22 : Caractères qualitatifs utilisées pour la caractérisation des génotypes d'arganier.....	79
Tableau. 23 : Indices de Shannon et d'équitabilité calculés pour 9 caractères qualitatifs chez les génotypes de chaque polycross.....	85

Tableau. 24 : Indices de Shannon et d'équitabilité calculés à partir des caractères qualitatifs des feuilles pour chaque polycross.....	96
Tableau. 25 : Test X^2 pour les caractères qualitatifs des feuilles de 115 génotypes d'arganier menés en essais dans trois stations expérimentales.....	96
Tableau. 26 : Analyses descriptives des caractères liés aux feuilles de 115 génotypes d'arganiers menés en essais en 8 polycross dans les trois stations expérimentales.....	96
Tableau. 27 : Analyses de la variance des caractères liés aux feuilles de 115 génotypes d'arganier menés en essais en 8 polycross dans les trois stations expérimentales.....	97
Tableau. 28 : Valeurs propres et taux d'inertie expliqués par les deux axes 1 et 2.....	101
Tableau. 29 : Procrustes ANOVA liés à la taille des feuilles, calculés pour les 20 génotypes.....	107
Tableau. 30 : Procrustes ANOVA liés à la forme des feuilles, calculés pour 60 génotypes (20 génotypes/station).....	107
Tableau. 31 : Procrustes ANOVA liés à la forme et la taille des feuilles, calculés pour chaque site d'essais.....	108
Tableau. 32 : Evolution de la période de floraison durant les années 2017, 2018 et 2019 dans les sites des essais	113
Tableau. 33 : Variation du nombre de carpelle et la taille des stigmates chez les génotypes étudiés..	114
Tableau. 34 : Analyses descriptives des caractères poids et dimension des fruits et graines.....	116
Tableau. 35 : Analyses descriptives et analyse de variance des 6 caractères liés aux fruits et graines dans la région de Meknès.....	117
Tableau. 36 : Analyses descriptives et analyse de variance des 6 caractères liés aux fruits et graines dans la région d'Agadir.....	117
Tableau. 37 : Analyses descriptives et analyse de variance des 6 caractères liés aux fruits et graines dans la région de Larache.....	117
Tableau. 38 : Analyse d'ANOVA à deux facteurs pour la comparaison pomologique de Larache et Meknès.....	123
Tableau. 39 : Analyse d'héritabilité et des paramètres génétiques liés aux fruits.....	124
Tableau. 40 : Analyse d'ANOVA à deux facteurs pour la comparaison pomologique d'Agadir et Meknès.....	125
Tableau. 41 : Analyse d'héritabilité et des paramètres génétiques liés aux fruits.....	126
Tableau. 42 : Analyse d'ANOVA à deux facteurs pour la comparaison pomologique d'Agadir et Larache.....	127
Tableau. 43 : Analyse d'héritabilité et des paramètres génétiques liés aux fruits.....	128
Tableau. 44 : Fréquences des trois types des ports chez les 59 génotypes parents et 115 génotypes de leur descendance.....	130
Tableau. 45 : Fréquences de la vigueur chez 59 génotypes parents et 115 génotypes de la descendance.....	131
Tableau. 46 : Fréquences de type de ramification chez 59 génotypes parents et 115 génotypes de la descendance.....	131

Tableau. 47 : Fréquences de type de spinosité chez 59 génotypes parents et 115 génotypes de la descendance.....	132
Tableau. 48 : Fréquences de forme de fruits chez 37 génotypes parents 51 génotype de la descendance.....	137
Tableau. 49 : Fréquences de forme de graines chez 37 génotypes parents 51 génotype de la descendance.....	138
Tableau. 50 : Génotypes d'arganier utilisés dans les analyses phytochimiques des feuilles pour la détermination de l'impact des GXE. M : Meknès ; L : Larache, A : Agadir.....	153
Tableau. 51 : Moyenne et coefficient de variation du rendement d'extrait évalué dans les trois stations étudiées.....	159
Tableau. 52 : Analyse de la variance du rendement en extrait dans les trois stations étudiées.....	159
Tableau. 53 : Moyenne et coefficient de variation de la teneur en polyphénols évaluée dans les trois stations étudiées.....	160
Tableau. 54 : Analyse de la variance de la teneur en polyphénols dans les trois stations étudiées.....	160
Tableau. 55 : Différences des moyennes entre les stations deux à deux pour la teneur en polyphénols.....	161
Tableau. 56 : Analyse de la variance de la teneur en polyphénols dans les trois stations deux à deux...	161
Tableau. 57 : Moyenne et coefficient de variation de l'IC50 évalué dans les trois stations.....	163
Tableau. 58 : Analyse de la variance de l'activité antioxydante (IC50) de 42 familles de demi-frères, dans les trois stations.....	163
Tableau. 59 : Analyse de la variance de l'activité antioxydante (IC50) de 42 familles de demi-frères dans les trois stations étudiées deux à deux.....	163
Tableau. 60 : Variables morphologique et phytochimique discriminantes des axes 1 et 2 de l'Analyse Factorielle Discriminante.....	177

Sommaire

Dédicace	I
Remerciements	II
Résumé	IV
Abstract	V
Publications et participations aux manifestations scientifiques	VI
Liste des abréviations	X
Liste des figures	XII
Liste des tableaux	XVI
Introduction générale	1
Chapitre I : Revue bibliographique	5
1. Développement de la filière d'arganier	5
2. Aspects historiques de l'arganier	5
3. Répartition géographique	7
4. Taxonomie classification	9
5. Ecologie de l'arganier	9
6. Description et variabilité morphologique de l'arganier	10
6.1 Aspect général de l'arganier	10
6.2 Ramification de l'arganier	11
6.3 Spinosité de l'arganier	11
6.4 Tronc de l'arganier	12
6.5 Feuille et foliation de l'arganier	13
6.6 Fleur et floraison	14
6.7 Fructification de l'arganier	15
6.8 Système racinaire de l'arganier	16
7. Usages et intérêts de l'arganier	17
7.1 Intérêt écologique	17
7.2 Intérêt socio-économique	17
8. Propriétés chimiques de l'arganier	18
8.1 Propriétés chimiques des fruits	18
8.1.1 Huile extraite d'amandon	18
8.1.2 Huile extraite de la pulpe	21
8.1.3 Propriétés chimiques des feuilles	21
9. Sélection et domestication des plantes	22
9.1 Notion de domestication	22

9.2	Domestication des arbres	24
10.	Sélection assistée par marqueurs	27
<i>Chapitre II : Analyses morphologiques et moléculaires des géotypes pré-sélectionnés d'arganier pour l'évaluation de leur adaptation</i>		
1.	Introduction	32
2.	Matériel et méthodes	33
2.1	Matériel végétal	33
2.2	Méthodes	33
2.2.1	Caractérisation morphologique des parents	33
2.2.2	Caractérisation moléculaire de la descendance	36
2.2.2.1	Germination des graines	36
2.2.2.2	Analyses moléculaires et géotypage	36
2.2.2.2.1	Extraction d'ADN	37
2.2.2.2.2	Contrôle de qualité de l'ADN	38
2.2.2.2.3	Migration	39
2.2.2.2.4	Quantification de l'ADN	39
2.2.2.2.5	Géotypage	39
2.2.3	Analyses statistiques	40
2.2.3.1	Evaluation morphologique des parents	40
2.2.3.1.1	Analyse univariée	40
2.2.3.1.2	Analyse multivariée	41
2.2.3.1.2.1	Classification Hiérarchique Ascendante	41
2.2.3.1.2.2	Analyse en Composantes Principales (ACP)	41
2.2.3.2	Analyse moléculaire de la descendance	42
2.2.3.2.1	Etude de la diversité génétique	42
2.2.3.2.1.1	Structuration de la descendance	42
2.2.3.2.1.1.1	Analyse bayésienne	42
2.2.3.2.1.1.2	Analyse Factorielle de Correspondances	43
3.	Résultats	44
3.1	Caractérisation morphologique descriptive des parents	44
3.1.1	Aspect général des géotypes parents	44
3.1.2	Caractéristiques descriptives des feuilles	45
3.1.3	Caractéristiques des fruits, graines et amandons	47
3.1.4	Corrélation entre les descripteurs des géotypes parents	50
3.2	Analyses multivariées des géotypes parents	53
3.2.1	Structuration morphologique par ACP	53
3.2.2	Structuration morphologique par CAH	56
3.3	Evaluation morphologique de la descendance	58
3.3.1	Etude de la diversité génétique	58
3.3.2	Structuration de la descendance	61
4.	Discussion	64
5.	Conclusion	72
<i>Chapitre III : Etude de l'impact des interactions géotype X environnement</i>		
1.	Introduction	74
2.	Matériel et méthodes	75
2.1	Matériel végétal	75

2.2	Sites d'évaluation GXE	75
2.3	Dispositif expérimental	76
2.4	Installation et itinéraire technique	77
2.5	Caractérisation morphologique	78
2.5.1	Aspect général	78
2.5.2	Caractérisation géomorphométrique des feuilles	79
2.5.3	Caractérisation morphologique des fleurs	80
2.5.4	Caractérisation morphologique des fruits et graines	81
2.6	Analyses statistiques	81
2.6.1	Analyse descriptive	81
2.6.2	Paramètres génétiques	81
2.6.3	Analyse de regroupement	82
3.	Résultats	83
3.1	Survie et croissance des plants	83
3.2	Interaction pool génétique X environnement	85
3.2.1	Evaluation de l'aspect général dans les polycross	85
3.2.2	Caractérisation des feuilles	92
3.2.3	Caractérisation phénologique : floraison	97
3.2.4	Structuration morphologique des polycross	101
3.3	Interaction Génotype X Environnement	103
3.3.1	Evaluation de l'aspect général	103
3.3.2	Analyse géomorphométrique des feuilles	106
3.3.2.1	Variation de la taille et la forme des feuilles	106
3.3.2.2	Structuration morphologique des feuilles	109
3.3.2.3	Regroupement des feuilles selon les sites	111
3.3.3	Caractérisation phénologique : Floraison	111
3.3.4	Caractérisation des fruits et graines	115
3.3.4.1	Comparaison pomologique des génotypes dans les stations	116
3.3.4.2	Comparaison pomologique entre les stations deux à deux	122
3.3.4.2.1	Larache-Meknès	122
3.3.4.2.2	Meknès-Agadir	124
3.3.4.2.3	Agadir-Larache	126
3.4	Comparaison parents-descendances	129
3.4.1	Comparaison de l'aspect général de l'arbre : parent -descendance	129
3.4.2	Comparaison pomologique : parent-descendance	132
4.	Discussion	139
5.	Conclusion	150
Chapitre IV : Réaction et réponse phytochimiques à l'impact environnemental, des familles de demi-frères de l'arganier		152
1.	Introduction	152
2.	Matériel et méthodes	153
2.1	Matériel végétal	153
2.2	Méthodes	154
2.2.1	Préparation de l'extrait	154
2.2.1.1	Dosage de l'activité antioxydante	155
2.2.2	Dosage des polyphénols	157
2.2.3	Analyses statistiques	158

3. Résultats	159
3.1 Evaluation du rendement de l'extrait des feuilles	159
3.2 Analyse de la teneur en polyphénols	160
3.3 Analyse de l'activité antioxydante	161
4. Discussion	164
5. Conclusion	169
<i>Discussion générale</i>	171
<i>Conclusion générale et perspectives</i>	182
<i>Références bibliographiques</i>	186

Introduction générale

L'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] est l'une des espèces pérennes caractérisées par une grande variation phénotypique. C'est l'unique représentant de la famille des Sapotaceae en Afrique du Nord. Il s'agit d'une essence forestière relique endémique incontournable du grand Sud-Ouest marocain (Emberger, 1925 ; Ehrig, 1974 ; Mabberley, 2008), et la plus remarquable de la région méditerranéenne, tant par son intérêt botanique et écologique que par sa valeur sociale. Elle tient son adaptation remarquable, de sa rusticité exceptionnelle et d'une vitalité originale, qui lui permettent ainsi de résister aux conditions climatiques très variées qui prévalent dans sa zone de distribution naturelle (M'hirit *et al.*, 1998).

Sur le plan socio-économique, cette espèce conditionne l'existence des populations autochtones grâce aux multiples usages que lui confère son statut spécial, et notamment tous les droits de jouissance qui lui sont greffés : mise en culture sous arganier, ramassage de bois mort, cueillette des fruits, parcours des troupeaux, coupe de bois de feu et de service.

Sur le plan écologique, l'arganier est d'abord connu pour sa résistance aux conditions climatiques défavorables : sécheresse, salinité et températures élevées (Mouhaddab *et al.*, 2016), qui se traduit par un ensemble de mécanismes morphologiques, anatomiques, physiologiques et métaboliques reflétant ainsi différents types d'adaptations (Sawadgo *et al.*, 2006). L'arganier protège également le sol contre les érosions hydriques et éoliennes et contribue au maintien d'un couvert végétal dans des conditions particulièrement défavorables.

Cependant malgré son importance socio-économique et bio-écologique, l'arganeraie marocaine souffre de plusieurs facteurs physiques et anthropiques, qui réduisent sa densité et sa surface et menacent sa pérennité. Actuellement, la principale pression que connaît l'arganier est sa surexploitation sous sa forme sauvage et le surpâturage par les troupeaux locaux de caprins et camelins qui ne dégradent pas seulement les arbres adultes, mais freinent également la régénération naturelle de la forêt (De Waroux & Lambin, 2012). De surcroît, la diminution des précipitations depuis plusieurs années ne fait qu'empirer cette situation. En effet, il a été attesté que le stress hydrique prolongé augmente la mortalité des arbres et participe au dépérissement des jeunes plantules qui ont survécu au passage des troupeaux (Zine El Abidine, 2003). De plus, suite à la demande commerciale croissante pour l'huile d'argan à l'échelle nationale et internationale, une surexploitation des ressources fruitières des arganeraies est également avérée (Lybbert *et al.*, 2010). L'effet conjugué de tous ces facteurs, auxquels se

joignent l'expansion des zones urbaines et le développement rapide d'une agriculture maraichère moderne dans les plaines de la région de Souss-Massa, a contribué à un recul accéléré de l'arganeraie (De Waroux et Lambin, 2012 ; Lybbert *et al.*, 2010).

Cette érosion génétique de l'arganeraie naturelle, combinée à l'importance socio-économique de cette espèce, impliquent donc la nécessité de préserver, réhabiliter et régénérer l'arganeraie naturelle tout en encourageant l'exploitation rationnelle, raisonnable et durable.

De ce fait, la compréhension du comportement de l'espèce et la connaissance de la diversité existante à différents niveaux, sont devenues une nécessité urgente pour une meilleure protection et valorisation de l'arganier. Dans ce cadre, l'Institut National de la Recherche Agronomique a initié en 2009 un programme national d'amélioration de l'arganier. Cette initiative a été renforcée par l'instauration de l'arganiculture en 2013, dans le cadre de la stratégie nationale du Plan Maroc Vert.

Ce programme a pour objectif général, la création de variétés de l'arganier agricole, pour des plantations de vergers arganiques. En sélectionnant des génotypes en se basant sur leurs caractéristiques génétiques, agro-morphologiques et technologiques.

Le présent travail s'inscrit dans le cadre de ce programme qui vise l'évaluation d'une collection d'arganier collectée à travers les forêts arganières du Maroc et qui serviront de base pour le programme de création variétale.

L'originalité de ce travail réside dans le fait que pour la première fois, une étude des interactions génotype x environnement sera menée à travers des essais multilocaux chez l'arganier.

Pour contribuer à l'objectif général qui est la création de variétés d'arganier agricole, trois objectifs spécifiques ont été fixés :

1. Evaluation morphologique et moléculaire d'une collection d'arganier issue de différentes origines géographiques et sélection des génotypes de bases pour des essais multilocaux.
2. Evaluation morphologique et phytochimique des interactions (GXE) chez les génotypes sélectionnés et installés dans trois sites contrastés
3. Sélection et identification des caractéristiques des génotypes élites pour l'arganiculture.

Organisation de la thèse

Pour répondre aux objectifs du travail, le manuscrit a été organisé en 4 chapitres.

- **Premier chapitre** est consacré à une synthèse bibliographique sur l'arganier et la situation actuelle de l'espèce.
- **Deuxième chapitre** intitulé « **Analyses morphologique et moléculaire des génotypes pré-sélectionnés d'arganier pour l'évaluation de leur adaptation** », cette partie est basée sur une étude morphologique liée à l'aspect général de l'arbre, feuilles, rameaux, fruits et les composantes du rendement de 60 parents et une évaluation moléculaire de la descendance afin d'identifier les génotypes prometteurs pour l'évaluation de l'adaptation et répondre à l'objectif spécifique (1).
- **Troisième chapitre** intitulé « **Etude de l'impact des interactions Génotype x Environnement** », s'est basé sur l'étude de 60 génotypes identifiés et présélectionnés au chapitre 2 et l'analyse de leur comportement par évaluation des familles de demi-frères dans trois régions. Et finalement, la comparaison des parents avec leurs descendances a été effectuée pour déterminer la stabilité des caractères à travers la transmission parents-descendance.
- Le **quatrième chapitre** intitulé « **Réaction et réponse phytochimiques à l'impact environnemental, des familles de demi-frères de l'arganier** », a pour objectif d'évaluer et comparer le niveau de variabilité de la teneur en polyphénols et l'activité antioxydante dans les feuilles des génotypes dans les trois régions.

La dernière partie du document sera une synthèse et conclusion générale qui récapitulent et discutent les résultats les plus pertinents de cette thèse et abordent les perspectives qui s'y rapportent.



Chapitre I : Revue bibliographique

Chapitre I : Revue bibliographique

1. Développement de la filière d'arganier

Grâce aux multiples domaines de son exploitation, l'arganier se veut être une filière d'innovation, porteuse d'un potentiel d'investissement et créatrice d'emploi par excellence. Il bénéficie d'un intérêt particulier dans le cadre du Plan Maroc Vert, avec la signature d'un Contrat-Programme pour la période 2012-2020 entre le Gouvernement et l'Interprofession de la filière qui vise le développement des différents maillons de la filière de l'amont à l'aval. Les objectifs stratégiques de ce contrat-programme consistent en la réhabilitation de 200 000 ha de l'arganeraie, la domestication de l'arganier et l'extension de sa culture en conduite moderne sur 5 000 ha, l'augmentation de la production de l'huile d'argan pour atteindre 10 000 tonnes/an en 2020 et la mise en place de projets Pilier I et Pilier II en vue d'une valorisation et d'une promotion modernes et efficaces des produits de l'arganier (Hermas, 2021).

Par ailleurs, dans le cadre de l'accompagnement de la mise en œuvre de la filière arganier, des activités de recherche sont menées pour répondre aux orientations du Plan Maroc Vert et concernent principalement quatre axes : l'amélioration génétique et la création de variétés d'arganier et sélection d'arganiers performants, la multiplication des plants sélectionnés, l'élaboration des techniques de conduite des vergers modernes d'arganier, la valorisation de l'arganier et ses produits (MAPMDREFDA, 2019).

Dans cette optique, le présent travail s'insère dans les orientations du Plan Maroc Vert pour l'amélioration génétique et le développement de l'arganiculture nécessitant la mise en place des critères de sélection, notamment : l'adaptation au milieu, l'amélioration de la teneur et la qualité de l'huile et la richesse phytochimique de la pulpe, et la précocité d'entrée en fructification.

2. Aspects historiques de l'arganier

Les premiers à avoir mentionné l'existence de cet arbre remarquable au Maghreb sont les géographes et savants arabes. Les connaissances sur l'arganier ne sont donc pas dues aux médecins, mais aux géographes et savants qui étudièrent particulièrement le Maghreb, tels : Al Bekri (XI^e siècle), le Chérif Al Idrissi, né à Ceuta (XII^e siècle) et le grand botaniste Ibn al Baytar (XIII^e siècle). C'est de ces hommes que nous tenons avant l'époque moderne, les renseignements (El Alaoui, 1999).

Lucien Leclerc, dans sa traduction française du *Traité des Simples* : Jami al Mugradât, rapporte : « Vers l'année 1219, Ibn al Baytar, célèbre médecin égyptien, né à la fin du XII^e siècle, se mit en marche pour l'Orient. Il passa par la Maghreb et dut y voyager à petites journées, vu le grand nombre d'observations qu'il avait fait « et il nous parle d'un arbre du Maghreb extrême dans la province du Maroc (Marrakech). Il a des aiguillons très piquants et donne un fruit de la forme d'une petite amande, appelées vulgairement « Lawuz-el-berber »

« C'est un arbre de haute taille, épineux, donnant un fruit du noyau que l'on recueille, que l'on triture et dont on extrait l'huile « *Zeit es Sudan* » que les Berbères appellent « *ardjan* » pour l'employer dans les préparations alimentaires. Elle est douce comme l'huile d'olive au rapport de ceux qui en ont mangé. On dit aussi que l'huile des nègres est tout autre chose que l'huile d'arganier, que c'est une huile qui vient du pays des nègres, qu'elle est très échauffante et qu'on l'emploie contre les maladies de nature froide » (El Alaoui, 1999).

Ali Ibn Rodhouan, (Ridwan) autre célèbre médecin égyptien de la fin du X^e siècle avait dit que « *«Lowuz el berber* » était un fruit qui ressemblait à un petit gland, de couleur jaune, portant sur un de ses cotés une dépression étroite qui ne pénétrait pas jusqu'à l'intérieure. Il ressemblait intérieurement à une graine de pin et était fourni par un arbre de haute taille du Maghreb extrême. Ce fruit est chaud et resserre le ventre à la dose de ½ drachme. Son huile est avantageuse contre la surdité chronique et les maux d'oreilles ». L'auteur continue : « On prend cette amande, on la triture comme on fait pour les olives afin d'en retirer une huile comestible. Chez les gens du pays, c'est une des meilleures huiles et des plus estimées. On la connaît sous le nom d'huile d'Argan »

La première description botanique fut donnée par Linné en 1737 qui nomma « *Sideroxylon spinosum* » (bois de fer) et la classa dans le genre *Rhamnus* ou *Sideroxylus* (*Rhamnus siculus* et *Sideroxylus spinosus*) (El Alaoui, 1999).

En 1791, au Maroc, Schousboe, Consul Danois, publie ses observations sur l'arganier et la flore marocaine (El Alaoui, 1999). Ensuite, plusieurs auteurs tels Correa de Serra (1806), De Candolle (1844), Vicomté de Noe (1853) et Engler (1897) ont précisé et détaillé les caractères morphologiques de l'arbre (M'Hirit *et al.*, 1998).

A partir du tourteau du fruit de l'arbre, Cotton en 1888 isole un principe actif et l'identifie comme mélange de saponines et l'appelle arganine (Radi *et al.*, 2003).

La distribution géographique de l'arganier dans la région de Rammani et plus précisément dans le bassin supérieur d'Oued Grou a été définie pour la première fois en 1924 par Emberger (M'Hirit *et al.*, 1998). La même année, les travaux de Braun-Blanquet et Maire sur la végétation et la flore marocaine définissent et individualisent un secteur biogéographique à arganier (M'Hirit *et al.*, 1998).

En 1925, Emberger a découvert un autre îlot sur le versant nord du massif montagneux des Beni Snassen, non loin d'Oujda (M'Hirit *et al.*, 1998).

En 1926, Lamaire publie à la suite de ses missions dans la région de Souss un premier article sur la végétation du Sud-ouest marocain, citant deux types d'arganeraies : celle à *Euphorbia echinus* du littoral atlantique et celle à *Hesperola barum platycarpum* (Maire) des montagnes d'Adar ou Amane ébauchant ainsi la première classification d'arganeraie des plaines et des montagnes (Badreddine, 2016).

En 1929, Battino s'intéresse à l'huile d'argan et à d'autres produits de l'arganier notamment l'arganine isolée par Cotton et à laquelle il prête une action lénolytique *in vivo* et *in vitro*.

En 1938, Emberger publie "Les chèvres et l'arganier" et en 1939, il publie l'ouvrage « Aperçu général sur la végétation du Maroc » qui reste jusqu'à nos jours, une référence botanique et écologique synthétique d'un grand intérêt pour le Maroc septentrional (Badreddine, 2016).

En 1981, Biondi a permis la découverte en Sardaigne d'un bois fossile datant du Tertiaire ayant conduit à la description du genre *Aganioxylon*, dont les affinités avec l'arganier sont importantes (Badreddine, 2016). Cette donnée révèle sur le plan historique que les Sapotacées auraient occupé des surfaces très étendues pendant le Tertiaire et que leur disparition et régression, comme le cas pour l'arganier, seraient liées aux bouleversements climatiques du Quaternaire (Badreddine, 2016).

3. Répartition géographique

L'arganier (*Argania spinosa* (L.Skeels) appelé anciennement *Sideroxylon spinosum* (Linné, 1737)), est une espèce endémique du Sud-ouest du Maroc, placée par les études phylogénétique au sein du genre *Sideroxylon* dont l'estimation du temps de divergence suggère qu'il est originaire de l'Amérique centrale et s'est diversifié pour la première fois il y a 52,2 à 56,3 millions d'années à l'époque du pont terrestre (Stride *et al.*, 2014).

Actuellement, l'arganier peuple le long du littoral atlantique une superficie de 830 000 ha avec 30 arganiers/ha, depuis l'embouchure de l'oued Tensift au nord, jusqu'à l'embouchure de l'oued Drâa au sud. L'arganier se développe également dans la plaine du Souss, sur les flancs des parties occidentales du Haut Atlas et sur les versants septentrionaux et méridionaux de l'Anti-Atlas occidental jusqu'à des altitudes de 1 300-1 500m (Msanda, 1993). Il en existe aussi quelques colonies, dans la région de Rabat (Oued grou), dans les monts des Béni-Snassen et aussi à l'ouest de l'Algérie dans l'Oued el Ma et à Stidia au plateau de Mostaganem (M'hirit *et al.*, 1998 ; Msanda *et al.*, 2005) (**Figure 1**).

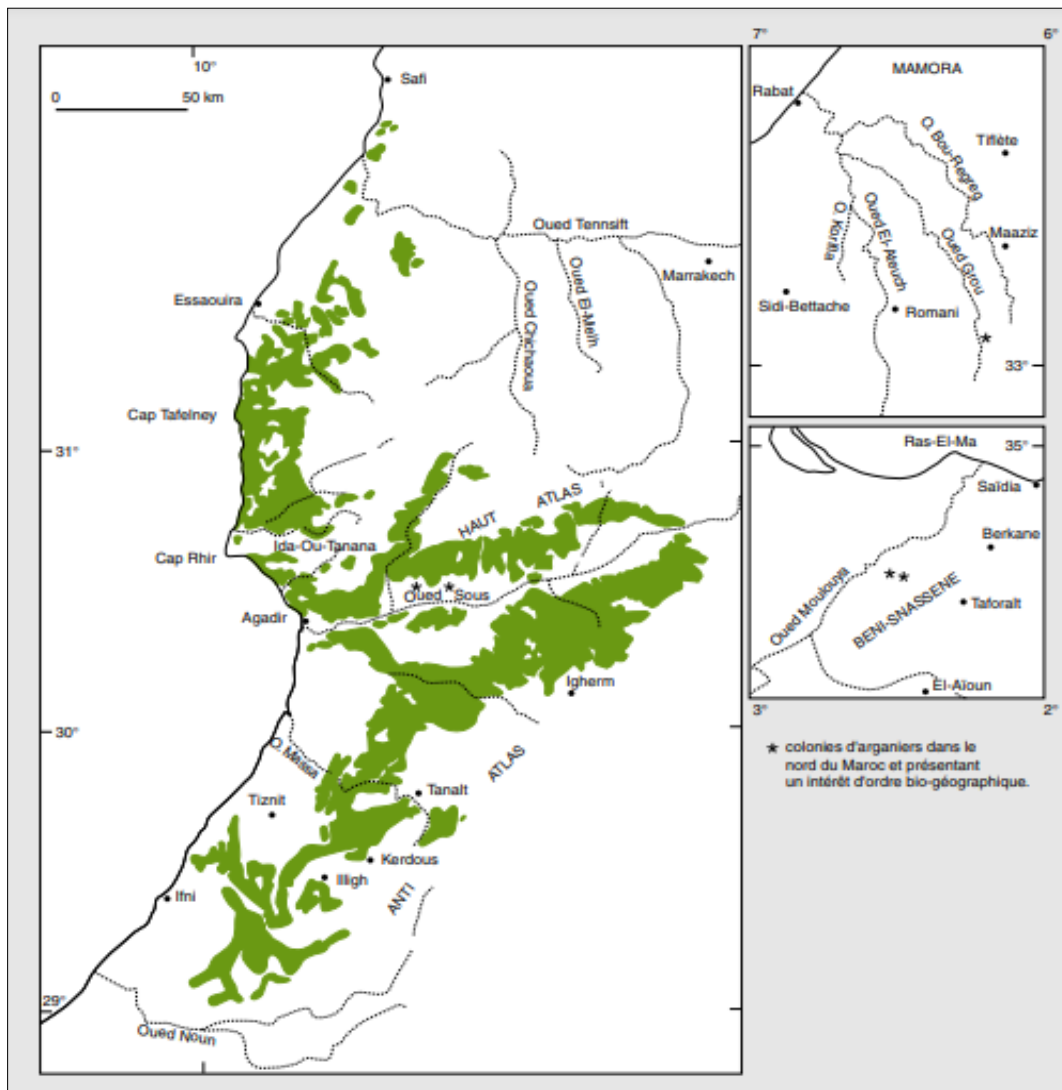


Figure 1 : Aire de répartition de l'arganier au Maroc (M'Hirit *et al.*, 1998).

4. Taxonomie

L'arganier appelé actuellement « *Argania spinosa* (L) Skeels », est une espèce qui appartient à la famille des Sapotaceae de l'ordre des Ébénales. Cette famille constitue l'une des quatre familles existantes au sein de l'ordre des Ébénales, un clade des familles d'Angiospermes morphologiquement variable, au sein duquel les relations phylogénétiques sont encore mal comprises (Anderberg *et al.*, 2002). La classification phylogénétique des angiospermes APG III (The Angiosperm Phylogeny, 2009) nous permet de ranger l'espèce *Argania spinosa* (L) Skeels de la façon suivante :

Règne : Végétal

Embranchement : Spermaphytes

Sous-embranchement : Angiospermes.

Classe : Dicotylédones.

Sous-classe : Gamopétales.

Série : Superovariées, pentacycliques.

Ordre : Ebénales.

Famille : Sapotacées.

Genre : *Argania*.

Espèce : *Argania spinosa*.

5. Ecologie de l'arganier

L'arganier est un arbre thermophile xérophile, limité par le froid à partir de 1 500 m d'altitude (Msanda, 1993). Il est localisé dans les régions semi-arides où les précipitations moyennes annuelles sont situées entre 290 et 400 mm/an, dans les régions arides où les précipitations sont comprises entre 150 et 300 mm/an et aussi dans les régions sahariennes dont les précipitations sont très faibles ne dépassant pas 100 mm/an. Dans cette région saharienne, le climat est doux et le degré d'humidité de l'aire est relativement élevé en raison de l'influence océanique en plus de la présence des nappes phréatiques. Ces facteurs de compensation sont d'une grande importance pour le développement de l'arganier dans cette région (Riedacker, 1993 ; Msanda *et al.*, 2005).

En ce qui concerne le facteur thermique, la température du mois le plus froid des zones de répartition de l'arganier est comprise entre 3°C et 7°C. Cependant, l'espèce a toléré des températures minimales extrêmes de courtes durées qui ont atteint -2,6°C en 1955. Les fortes chaleurs ne lui sont pas néfastes également. L'arganier a la capacité de puiser l'eau à une grande

profondeur grâce à son système racinaire pivotant et de résister contre l'évaporation durant les périodes de la sécheresse prolongées en perdant une grande partie de son feuillage (M'herit *et al.*, 1998 ; Riedacker,1993).

L'arganier est également caractérisé par une plasticité édaphique importante. En effet, il tolère une large gamme de pH de sol allant de 4,6 à 7,5 et il est indifférent à la nature du substrat. L'arganier pousse sur des sols et substrats variés tels que les sols salés, les roches calcaires, les quartzites, les schistes ou même les alluvions, mais il fuit les sables mobiles profonds (Nouaim *et al.*, 1991 El Aboudi *et al.*,1992). Cependant, la croissance et le développement de l'arbre sont influencés par la nature chimique du sol et particulièrement par sa richesse en matière organique, en azote et en phosphate (Mimouni, 2011).

6. Description et variabilité morphologique de l'arganier

6.1 Aspect général de l'arganier

L'arganier est une espèce présentant une structure typique des dicotylédones, très polymorphe et qui possède quelques analogies avec l'olivier. Il s'agit d'un arbre épineux, d'une taille pouvant atteindre 11 mètres de hauteur quand les conditions sont favorables (Zunzunegui *et al.*, 2010). Il a une cime large, étalée, dense et ronde, avec un tronc court, noueux, tourmenté, souvent multiple et formé de plusieurs tiges entrelacées. Les rameaux sont très épineux garnis de petites feuilles (**Figure 2**).

De multiples formes d'arganier ont été observées dans la nature, mais deux formes frappantes ont été décrites au début des années 1960 qui sont l'arganier de forme « pleureur » avec peu ou pas d'épines et l'arganier à port « dressé » avec une cime en forme de dôme hérissé de rameaux raides et très épineux (Zahidi *et al.*, 2013).



Figure 2 : Aspect général de l'arganier

6.2 Ramification de l'arganier

L'arganier est un arbre dense fortement branchu et ramifié. Les branches présentent une couleur qui passe de brunâtre au jeune âge à grisâtre à un âge avancé. Ils portent des feuilles simples ou/et composées, des épines et des inflorescences en période favorable (Kenny *et al.*, 2007).

Généralement, les jeunes rameaux se développent à un angle de 60 à 90° par rapport au rameau principal et se positionnent sur les mêmes bourgeons qui donnent naissance aux feuilles et aux fleurs. Le degré de ramification des rameaux et le mode de croissance influencent l'aspect de l'arbre et donnent naissance à une grande diversité phénotypique entre les individus. En effet, deux modes de croissance extrême peuvent être observés (Zahidi *et al.*, 2013) :

-Une croissance de rameaux à plagiotropisme positif ce qui donne à l'arbre un aspect retombant qualifié des arganiers pleureurs.

-Une croissance de rameaux à plagiotropisme négatif, ce qui confère à l'arbre un aspect dressé et donne aux arbres une silhouette érigée et un aspect frisé.

6.3 Spinosité de l'arganier

L'arganier est un arbre épineux d'où son nom *spinosa*. La spinosité des arbres varie d'un arbre à un autre. En effet, les épines sont présentes à des intensités variables au niveau de certains individus et complètement absentes chez d'autres (M'hirit *et al.*, 1998).

Deux types d'épines sont observés chez cette espèce : épines axillaires et épines terminales (Kenny *et al.*, 2007) :

-Epines axillaires : prennent naissance au niveau des bourgeons axillaires, elles sont de couleur brunâtre (parfois rougeâtres) au début de la croissance puis grisâtre dans les aoutées et atteignent leur taille finale qui est d'environ 10 à 15 mm.

-Epines terminales : couronnent la partie apicale des rameaux et résultent de la transformation du bourgeon terminal en structure épineuse sous l'effet des stress abiotiques, en particulier la chaleur. Cette transformation marque la fin de la croissance en hauteur des rameaux qui devient ainsi une épine-rameau. Les rameaux épineux se présentent sous différentes tailles en fonction de la durée de la période favorable de croissance dont elles ont bénéficié avant leur transformation. Sur le plan phénologique, les rameaux épineux peuvent porter des feuilles, des fleurs et des fruits. Ils suivent les mêmes phases de croissance et de développement que les rameaux normaux (**Figure 3**).



Figure 3 : Type de spinosité chez l'arganier (A) Epines axillaires, (B) Epines terminales (*nobis*, 2019)

6.4 Tronc de l'arganier

L'arganier présente un tronc très vigoureux et court, de couleur grisâtre à l'âge adulte et brunâtre à l'âge jeune. L'arbre a une écorce rugueuse craquelée, d'aspect écailleux qui rappelle la peau d'un serpent. À un âge avancé, l'écorce s'épaissit, se dessèche facilement et devient facilement détachable. Le tronc tordu et noueux de cet arbre permet aux chèvres de l'escalader et de consommer ses feuilles et ses fruits (M'hirit *et al.*, 1998 ; Kenny *et al.*, 2007) (**Figure 4**).

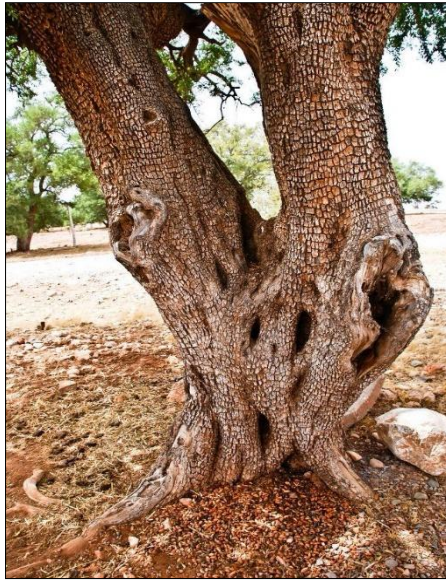


Figure 4 : Tronc d'arganier tordu et noueux

6.5 Feuille et foliation de l'arganier

Comme la majorité des espèces de la famille des Sapotaceae, l'arganier est caractérisé par des feuilles coriaces, de petite taille, de couleur vert sombre à la face supérieure avec une nervure médiane très nette et des nervures latérales très fines et ramifiées (Radi, 2003). Ces feuilles alternes simples ou groupées présentent des formes multiples qui varient entre lancéolées, spatulées et atténuées en un pétiole plus ou moins distinct (M'hirit *et al.*, 1998) (Figure 5).

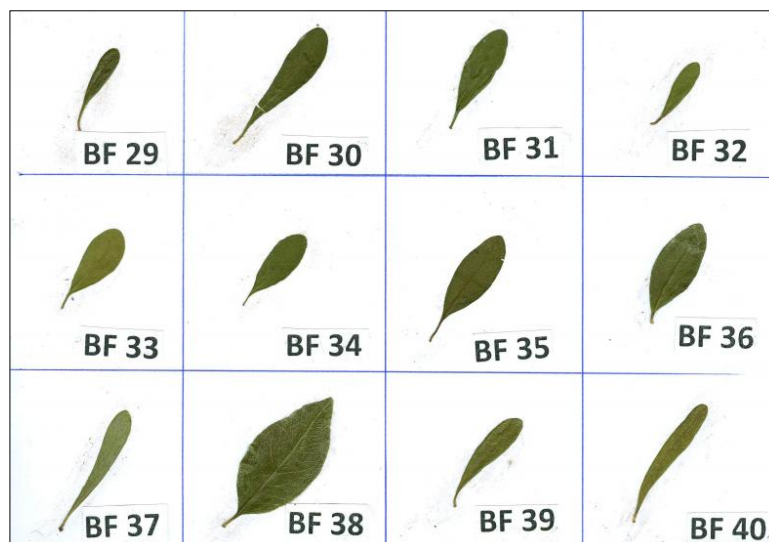


Figure 5 : Variabilité morphologique des feuilles d'arganier (nobis, 2015)

Les feuilles de l'arganier sont persistantes, cependant en cas de sécheresse prolongée, elles peuvent chuter totalement ou partiellement afin de résister à l'évaporation. Elles sont dites sub-persistantes (Boudy, 1950).

Pour la phénologie, le débourrement des feuilles de l'arganier commence plusieurs semaines avant les pluies. En effet, dès que la teneur hygrométrique de l'air devient suffisante, les mécanismes internes de fabrication du parenchyme se déclenchent pour que dès l'intervention des premières pluies, tout l'appareil végétatif de l'arbre soit prêt à fonctionner (Mhirit *et al.*, 1998).

6.6 Fleur et floraison

L'arganier possède des fleurs hermaphrodites de petite taille, ne dépassant guère les 2 mm de longueur. Elles peuvent être solitaires ou groupées en glomérules sur les rameaux de l'année et sur des rameaux plus âgés (Kenny *et al.*, 2007).

Chaque fleur est composée de : cinq sépales pubescents, arrondis de couleur blanche ou verte, cinq pétales bruns à blancs formant ainsi une corolle obtuse et arrondie. La corolle porte cinq étamines et cinq staminodes à filet court. Les étamines portent une anthère nucrosée ou obtuse et se présentent en position alternée avec staminodes (Chevalier, 1948). L'ovaire pubescent est supère et formé de carpelles soudés et surmonté d'un style court et conique, égalant ou dépassant les étamines (M'Hirit *et al.*, 1998 ; Bani-Aameur, 2000) (**Figure 6**).



Figure. 6 : Fleurs épanouies de l'arganier (*nobis*, 2018)

La floraison chez l'arganier est de type remontant c'est-à-dire qu'elle peut avoir lieu pendant toute l'année si les conditions de l'environnement le permettent. La floraison apparaît généralement dans deux principales saisons l'hiver et le printemps.

C'est pendant le printemps que la floraison est généralement abondante. Mais elle l'est aussi en hiver étant donné la douceur de cette saison au sud-ouest du Maroc (Benlahbil & Bani-Aameur, 2002 ; Benhabib, 2003).

La fleur de l'arganier accomplit sa maturité complète en dix-sept jours. Elle passe par trois principales phases phénologiques au cours desquelles la fleur se développe pour donner naissance à une fleur mature : bouton floral, bouton floral avec stylet apparent et fleur épanouie (Benlahbil & Bani-Aameur, 2002).

6.7 Fructification de l'arganier

Le fruit se situe au niveau des arbres à la base des feuilles ou des rameaux latéraux. Il s'agit d'un fruit de type drupe composé d'un ou plusieurs amandons séparés par un pseudo endocarpe ou noyau (Beni-Aameur *et al.*, 1999). Le noyau, très dur, représente environ un quart du poids du fruit frais (Adlouni, 2010). La taille du fruit varie d'un à cinq centimètres de longueur (Ferradous, 1995 ; Bellefontaine *et al.*, 2012). Le fruit de l'arganier est présent sous différentes formes dont les plus abondantes : sphérique, ronde, ronde apiculée, globuleuse, ovale, ovale apiculée, fusiforme et elliptique. La couleur est également très variable, il peut être jaune, rouge, rouge brique, marbrée de rouge ou orange. Certains fruits sont caractérisés par la présence d'une aiguillon à l'extrémité distale du fruit (**Figure 6**).



Figure 7 : Variabilité phénotypique des fruits et des graines d'arganier (*nobis*, 2015)

La pulpe des fruits est charnue, amère et très riche en glucides solubles ou facilement hydrosolubles. Elle contient de la cellulose, des protides et des composés extractibles par le benzène. La pulpe enrobe une graine dure d'une couleur brune plus ou moins claire qui renferme une ou plusieurs amandons. (Emberger 1938 et 1960). La graine peut être ronde, ronde apiculée, globuleuse, ovale, ovale apiculée, fusiforme et elliptique.

Les amandons renfermés dans le noyau sont elliptiques, blanchâtres, oléagineux et aplatis et renferment jusqu'à 55% d'huile selon le génotype et le mode d'extraction.

6.8 Système racinaire de l'arganier

Le système racinaire de l'arganier est très développé et peut atteindre jusqu'à 30 m de profondeur, ce qui favorise la récupération des eaux à partir des couches profondes (Wagret, 1962). La racine de l'arganier peut être soit de type pivotant à croissance rapide (M'hirit, 1989) ou de type peu à assez profond avec un réseau superficiel (**Figure 8**). Les racines profondes servent à absorber l'eau profonde et résister aux grandes périodes de sécheresses. Cependant, les racines peu profondes qui ne dépassent pas les 8 mètres permettent de capter l'humidité des couches superficielles du sol ou d'absorber l'eau apportée par le brouillard. Le système racinaire de l'arganier est « magniloïde » c'est-à-dire dépourvu de poils absorbants. Pour pallier à cette déficience, la racine a recours à la symbiose avec différents types de champignons qui peuvent apporter les différents nutriments à l'arbre (Nouaim & Chaussod, 1997).



Figure 8 : Système racinaire de l'arganier (Bellefontaine *et al.*, 2010)

7. Usages et intérêts de l'arganier

7.1 Intérêt écologique

L'arganier est une essence thermophile et xérophile. Il joue un rôle irremplaçable dans l'équilibre écologique et la préservation de la biodiversité. En profitant de son système racinaire très développé, l'arganier permet le maintien et la stabilisation du sol et la lutte contre l'érosion hydrique et éolienne qui menace de désertification d'une bonne partie de la région Sud (Emberger, 1960). Grâce à son effet ombrage et améliorateur du sol par son enrichissement en matière organique (chute des feuilles), l'arganier peut améliorer la production agricole dans des conditions climatiques délicates (Charrouf, 2002). Ainsi, l'arbre est considéré comme un rempart naturel ou une sorte de barrage vert contre la désertification qui menace une bonne partie du territoire Marocain (Ottmani, 1995).

Un tiers de la végétation du Maroc, dont plusieurs espèces sont endémiques, se trouve dans l'aire de l'arganeraie. En effet, les chercheurs ont recensé 100 espèces végétales au-dessous de l'arganier (Nouaïm *et al.*, 1991). De nombreux organismes vivants (faune, et microflore) sont directement liés à l'écosystème d'arganier. Par conséquent, la disparition de l'arganier entraîne inéluctablement la disparition de nombreuses espèces et une diminution de la biodiversité et du patrimoine génétique pour l'arbre lui-même ainsi que pour les autres espèces animales, végétales et microbiennes (Terfas, 1997).

7.2 Intérêt socio-économique

L'arganier est un arbre respecté et protégé par les populations marocaines. Dans son aire de répartition, l'arbre et ses sous-produits occupent une place importante dans la vie des populations rurales. Il représente le pilier de l'économie locale grâce aux multiples produits qu'il procure :

- Ressource fourragère : La production fourragère de l'arganeraie est estimée à 200 UF/an, ce qui constitue une contribution de 40% des besoins du cheptel.

- Ressource énergétique : Le bois de l'arganier est largement utilisé en tant que combustible, sous forme de charbon offrant les moyens de se chauffer. La production annuelle du bois estimée à 400 000 stères de bois par an, soit 13% de la production nationale de combustible (Benzyane, 1995). Grâce à sa dureté, le bois de l'arganier est utilisé également en menuiserie et en matériaux de construction.

- Ressource alimentaire : La principale richesse de l'arganier réside dans son fruit pour l'extraction d'huile d'argan considérée actuellement comme l'huile alimentaire la plus chère au monde. La production moyenne de l'arganier varie de moins de 20 à plus de 100 kg/arbre/an avec une production totale potentielle de 32 000 tonnes d'huile d'argan par an. L'arganier a permis la création de beaucoup d'emplois via la création de coopératives féminines initiées autour de la valorisation des produits de l'arganier et plus particulièrement l'huile d'argan. Ces femmes pratiquent un travail fastidieux et manuel pour extraire l'huile d'argan avec minutie (la meule et les pierres), elles ont un savoir-faire ancestral qui a été transmis de mère à fille afin de préserver cette tradition et valoriser leur produit local (Zougagh *et al.*, 2011). Le revenu familial dans lequel l'arganeraie participe à hauteur de 25 à 45 % selon les zones et varie de 9 000 à 15 000 Dh /an / ménage (Charrouf, 2007).

- Ressource cosmétique et pharmacologique : l'huile d'argan, extraite de l'amande, couvre une production annuelle qui atteint 4 000 tonnes (Khallouki *et al.*, 2003). Grâce à sa composition en principes actifs, l'huile possède des propriétés biologiques remarquables qui favorisent son utilisation dans le domaine de la pharmacopée et la cosmétologie (Nouaïm *et al.*, 1991).

8. Propriétés chimiques de l'arganier

8.1 Propriétés chimiques des fruits

8.1.1 Huile extraite d'amandon

Le fruit de l'arganier est constitué d'une pulpe ou péricarpe et d'une graine composée, qui renferme des amandes oléagineuses, dont on extrait l'huile. L'huile d'argan extraite du fruit se caractérise par de nombreuses propriétés physicochimiques, qui sont légèrement différentes selon les procédés d'extraction, l'origine de l'amande et le mode de conservation (Zougagh *et al.*, 2011).

Au niveau physicochimique, l'huile d'argan se compose de deux fractions. Une fraction glycérique et une fraction insaponifiable. La variation de ces deux fractions dépend de la méthode d'extraction de l'huile et l'origine des fruits (Charrouf, 1999) (**Tableau 1**).

Tableau 1 : Propriétés physicochimiques de l'huile extraite d'amandon

Caractères physicochimiques	Valeurs
Indice de saponification	189 - 193
Indice d'iode	99 - 102
Indice de Reichert	162
Indice d'acétyle	10 - 12
Indice de Hehner	95,6 - 95,7
Indice de Crismer	69° - 70°
Acidité oléique	0,49 à 1,3%
Point de solidification	-11°
Indice de réfraction	1,4711
Point de fusion de l'huile congelée	-8,5°
Densité de l'huile à + 15 °C	0,917

La fraction glycérique ou saponifiable (99%) renferme principalement des glycérides, qui sont des esters du glycérol et d'acides gras. Les acides gras sont nettement insaturés avec plus de 80% de type oléique-linoléique. Cependant, les acides gras saturés représentent moins de 20%. Les acides gras les plus abondants sont : l'acide oléique avec 45%, l'acide linoléique avec 35%, l'acide palmitique avec 12% et l'acide stéarique avec 5% (Cabrera–Vique *et al.*, 2012). La composition en acides gras peut présenter quelques variations, selon la provenance géographique de l'huile (Maurin *et al.*, 1992) (**Tableau 2**).

Tableau 2 : Pourcentage d'acides gras dans l'huile d'argan, selon la Norme Marocaine 08.5.090

Acides	Pourcentages (%)
Myristique	≤ 0,2
Pentadecaénoïque	≤ 0,1
Palmitique	≤ 11,5 - 15
Stéarique	4,3 - 7,2
Oléique	43 - 49,1
Linoléique	29,3 - 36
Arachidonique	≤ 0,5
Gadoléique	≤ 0,5
Behénique	≤ 0,2
Palmitoléique	≤ 0,2
Linoléénique	≤ 0,2

La fraction insaponifiable représente 1% de la composition de l'huile avec des propriétés thérapeutiques importantes. En effet, l'huile d'argan est riche en carotènes avec 37%, stérols avec 29%, alcools triterpéniques avec 20%, tocophérols avec 8%, et xanthophylles avec 5% (Charrouf & Guillaume, 2007).

- Les caroténoïdes sont des pigments naturels de couleur verte, orange ou rouge. Ces pigments existent dans l'huile d'argan sous forme des xanthophylles à une teneur de 500 mg/kg. Ces xanthophylles sont les éléments responsables de la coloration rougeâtre de l'huile d'argan (Charrouf *et al.*, 2002).
- Les tocophérols sont des nutriments liposolubles essentiels, qui ne peuvent pas être synthétisés dans le règne animal et qui fonctionnent comme des antioxydants dans le corps humain (Borel *et al.*, 2013). Par rapport à d'autres huiles végétales, l'huile d'argan est relativement riche en tocophérols (de 600 à 900 mg/kg) plus spécialement le gamma tocophérol dont la valeur varie entre 81 et 92% (Charrouf *et al.*, 2007) (**Tableau 3**).
- Les phytostérols sont des composés naturels présents dans les plantes oléagineuses (Lecerf, 2007). Ils sont structurellement proches du cholestérol et présentent des résidus méthyl ou éthyl, principalement en C (28) et C (29) (Otaegui-Arrazola *et al.*, 2010).
- Les alcools triterpéniques regroupent 27,9% de tirucallol, 27,3% de b-amyrine, 18,1% de butyrospermol, 7,1% de lupéol, 4,5% de 24-méthylène cucloartanol et moins de 5% de cucloeucalénol (Rahmani, 2005).

Tableau 3 : Teneurs en tocophérols dans l'huile d'argan (M'Hirit, 1989).

Formes de tocophérols	Valeurs en mg / 100 g d'huile
Alpha	44
Béta	10
Delta	8
Gamma	1

Tableau 4 : Composés phénoliques de l'huile d'argan (Khallouki *et al.*, 2003).

Composés phénoliques	Valeurs en µg/kg
Acide Vanillique	67
Acide Syringique	37
Acide Ferulique	3147
Tyrosol	12
Total	3263

8.1.2 Huile extraite de la pulpe

La pulpe du fruit de l'arganier est utilisée essentiellement comme fourrage pour le bétail (Harhar *et al.*, 2011). Pour une meilleure exploitation de la pulpe, des travaux de recherche ont été menés pour étudier la composition chimique de l'huile extraite de la pulpe, afin de la valoriser industriellement et commercialement, en l'utilisant dans les domaines pharmaceutiques et thérapeutiques (Charrouf *et al.*, 1990 et 1991 ; El Kabouss, 2002).

L'huile essentielle de la pulpe est constituée majoritairement de camphre (35%), de 1,8-cinéole (16%), l'endo-bornéol (12%) et le 2-(4-méthylcyclohex-3-enyl) propan-2-ol (11%) (Harhar *et al.*, 2011). En plus, d'autres composés ont été identifiés dans l'extrait lipidique de la pulpe comme les stérols, des triterpènes et du latex (Fellat-Zarrouck *et al.*, 1987 ; Charrouf *et al.*, 1990 et 1991).

8.1.3 Propriétés chimiques des feuilles

Les feuilles de l'arganier sont utilisées principalement dans l'alimentation du bétail. Cependant, leur composition chimique présente un intérêt industriel dans les secteurs thérapeutiques et pharmaceutiques (Harhar *et al.*, 2011). En effet, des travaux phytochimiques antérieurs sur les feuilles relatent la présence de stérols et triterpènes, de polyphénols, de saponosides et d'huiles essentielles avec rendement de 0,05% (Chahboun, 1993 ; El Kabouss, 2002).

L'huile essentielle des feuilles est constituée majoritairement du 1,10-di-épi-cubénool (21%), du viridiflorol (6%) et du selina-3,7 (11)-diène (5%). Ces composés confèrent un effet inhibiteur vis-à-vis de plusieurs microorganismes, ainsi qu'une activité antimicrobienne qui peut être exploitée en phytothérapie (Harhar *et al.*, 2011).

9. Sélection et domestication des plantes

9.1 Notion de domestication

La domestication est un processus complexe qui repose sur l'utilisation des espèces végétales et animales par l'homme conduisant à des changements d'ordre morphologique, physiologique, écologique et génétique et créant ainsi une distinction entre les espèces domestiquées et leurs ancêtres sauvages (Hancock, 2005). Il s'agit également d'un processus évolutif fonctionnant sous l'influence humaine, volontairement ou pas, pour adapter les êtres vivants à ses besoins, qu'ils soient de nature technologique ou agronomique (Harlan, 1975 ; Gepts, 2002).

La domestication des plantes est définie par certains scientifiques dans un sens relativement restreint comme un processus biologique, tandis que d'autres l'interprètent dans un sens plus large comme un processus d'acculturation caractérisé par des interactions accrues entre l'homme et la plante. Ces différentes interprétations peuvent être liées à deux niveaux hiérarchiques :

- Dans son sens biologique, le terme domestication fait notamment référence à l'adaptation progressive des caractéristiques morphologiques et génétiques d'une espèce à des utilisations spécifiques ainsi qu'à un environnement spécifique.
- Dans son sens large, le concept de domestication se réfère aux processus opérant au niveau de l'agro-écosystème. Dans cette interprétation, le concept se réfère aux changements des propriétés morphologiques et génétiques de la plante due aux changements dans les pratiques d'exploitation et de gestion, propriétés biologiques et l'environnement de croissance de la plante (Wiersum, 1997).

La combinaison des études génétiques et archéologiques montre que la domestication a débuté il y a bien longtemps depuis la révolution néolithique, il y a 10 000 à 13 000 ans et s'est produite indépendamment dans plusieurs régions à travers le monde (Gepts, 2002). En se basant sur des études préliminaires concernant la distribution géographique des plantes cultivées, Vavilov a défini huit centres d'origine où la majorité des cultures ont été domestiquées. Ces « centres d'origine » ont été basés sur certains critères, notamment (**Figure 9**) : la grande diversité variétale, la coexistence d'ancêtres sauvages avec leur domestication, et la longue histoire d'utilisation des cultures (Vavilov, 1926 ; Harlan, 1975 ; Vavilov, 1992).

Purugganan et Fuller (2009) dans leur synthèse basée principalement sur des études archéologiques, ont suggéré que les groupements d'hommes cueilleurs-chasseurs ont commencé à cultiver les plantes dans 24 régions à travers le monde, desquelles, 13 étaient intéressées par la culture des graminées uniquement.

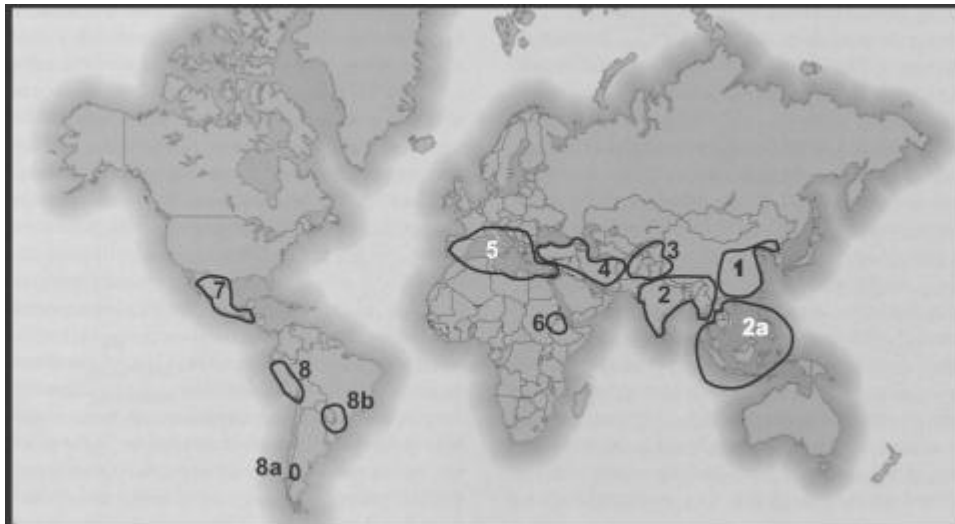


Figure 9 : Centres de l'origine de l'agriculture selon Vavilov (modifié par Harlan, 1975)

L'ensemble des changements morphologiques et physiologiques qui marque la divergence d'une culture par rapport à sa nature ancêtre est défini comme le « syndrome de domestication » (Harlan, 1971 ; Hammer, 1984 ; Harlan, 1992). Le syndrome de domestication peut inclure des combinaisons de plusieurs caractères différents et peut évoluer sur des milliers de générations, car les caractères souhaitables sont sélectionnés dans un milieu agricole et deviennent stables dans le génome de la culture (Fuller, 2007). Le syndrome de domestication peut également évoluer dans un court laps de temps, comme dans les cas de cultures domestiquées au cours des 100 dernières années (par exemple kiwi, canneberge) (Meyer *et al.*, 2012).

Tout programme de domestication nécessite une sélection préalable des individus ou des caractères d'intérêt, Zohary (2004) a fait la distinction entre deux types de sélection :

- Une sélection consciente ou intentionnelle appliquée par les cultivateurs et les sélectionneurs pour les caractères qui les intéressent.

- Une sélection inconsciente ou automatique due au fait que les plantes concernées ont été retirées de leurs habitats sauvages d'origine et placées dans des environnements différents gérés par l'homme, les exposant ainsi à différentes pressions sélectives.

Ces définitions s'appliquent, bien entendu, également à la domestication des arbres fruitiers. Selon Zohary (2004), plusieurs étapes critiques de la domestication des arbres fruitiers ont été entreprises inconsciemment ou involontairement, du moins au début.

9.2 Domestication des arbres

La domestication des arbres a généralement été initiée plus récemment et elle a eu un impact plus faible sur la structure du génome car relativement peu de générations se sont écoulées de leurs ancêtres sauvages (Miller & Gross, 2011). Cependant, en plus de l'hétérozygotie bien connue chez les arbres fruitiers qui se traduit par un degré élevé de variabilité génétique, l'interaction du génotype x environnement constitue un obstacle majeur dans la voie de l'amélioration des arbres.

Les méthodes de domestication appropriées varient selon la biologie des arbres, l'environnement de plantation, l'utilisation et l'utilisateur des arbres, la valeur du produit et / ou du service fourni, la recherche disponible et partenaires de mise en œuvre, les configurations du paysage et le niveau d'infrastructure de développement (Dawson *et al.*, 2012)

Selon Roshetko & Verbist (2000), la domestication des arbres est structurée en 4 phases principales reliées entre elles :

- L'exploration et la collecte des populations naturelles.
- L'évaluation et la sélection des génotypes appropriés.
- Le développement des techniques de multiplication nécessaires à la propagation et la diffusion du germoplasme sélectionné.
- Le développement de techniques sylvicoles et de commercialisation des produits des arbres en domestication.

Deux approches fondamentales ont été identifiées par Leakey & Akinnifesi (2008) qui sont impliquées dans le processus de domestication des arbres. La première voie, porte sur la domestication réalisée par les agriculteurs par la gestion dans les fermes en sélectionnant et cultivant les arbres qu'ils considèrent intéressants (Leakey *et al.*, 2004).

Pour la deuxième approche, elle concerne la domestication via un programme d'amélioration génétique et de domestication dans les stations de recherche destinées à cet effet, en suivant des méthodes scientifiques (Leakey & Simons, 1998). Plus récemment dans les dernières décennies, l'association des deux approches précédentes commence à s'imposer, c'est ce qu'on appelle la domestication par l'approche participative (Leakey *et al.*, 2003). Dans cette démarche, les chercheurs encadrent les agriculteurs, en offrant l'assistance, le conseil et si les moyens le permettent, la conduite de recherches conjointes dans les fermes des agriculteurs (**Figure 10**).

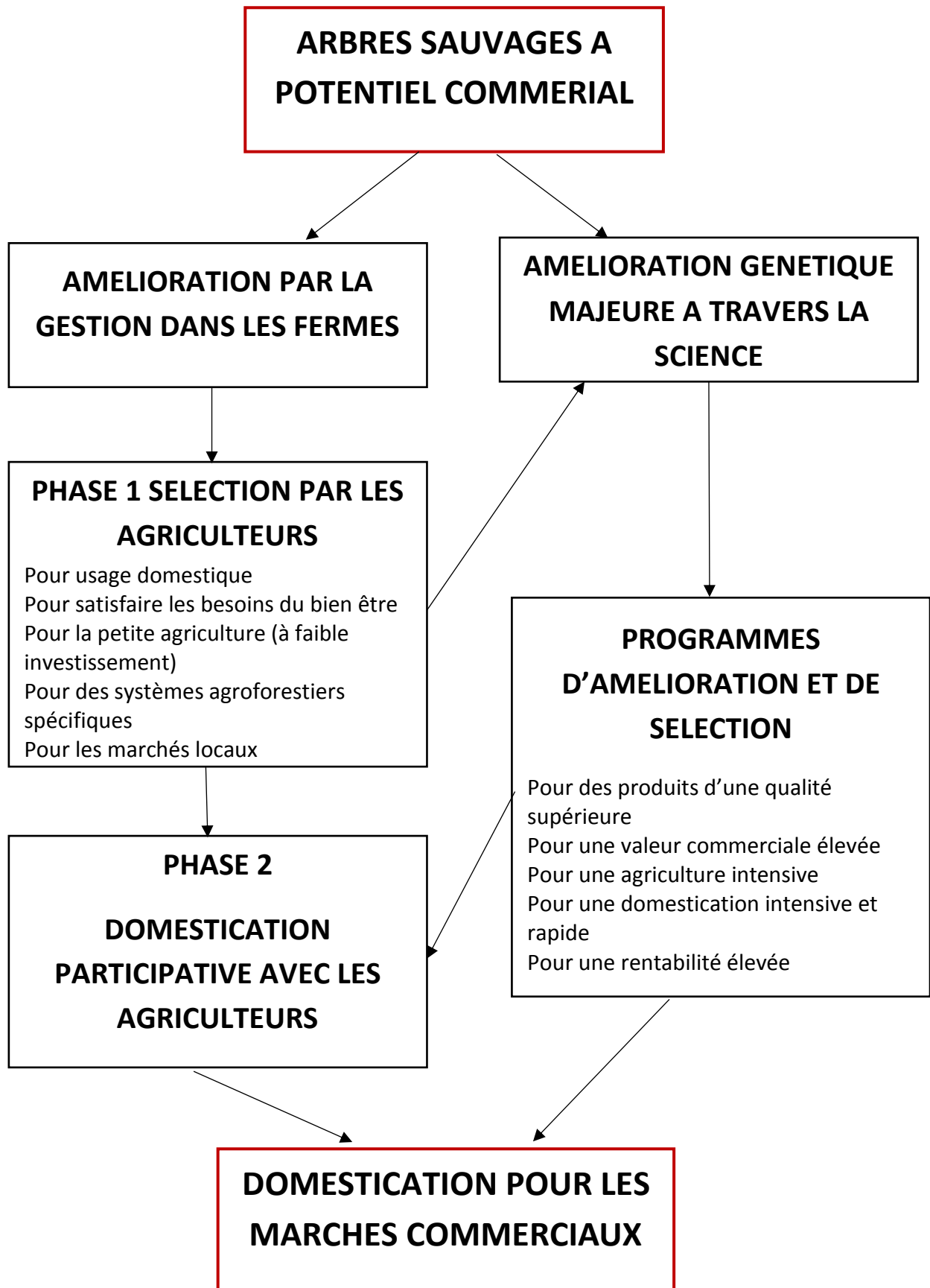


Figure. 10 : Approches principales de domestication des arbres selon Leakey & Akinnifesi (2008)

On peut distinguer par ailleurs deux grandes voies pour accélérer la domestication : l'une consiste à modifier génétiquement les génotypes élites existants, en y introduisant de nouveaux gènes, et l'autre à exploiter intelligemment la diversité génétique dans les programmes de sélection. Ces deux stratégies bénéficient largement d'une compréhension approfondie des relations gène-fonction. La stratégie pour accélérer la domestication des arbres forestiers est basée sur une exploitation plus efficace de la diversité génétique du matériel génétique. Au cours des dernières décennies, des cartes génétiques ont été établies pour de nombreuses espèces d'arbres et des QTL (Quantitative Trait Locus) ont été cartographiés pour une gamme de caractères agronomiques importants, tels que les propriétés du bois, dans le but d'utiliser des marqueurs génétiques liés aux QTL pour suivre le caractère dans les programmes de sélection (Brown *et al.*, 2003).

10. Sélection assistée par marqueurs

La domestication des plantes est basée fondamentalement sur une large utilisation de la variabilité génétique naturelle et sur des méthodes dans lesquelles ces plantes sont exploitées. Les marqueurs moléculaires constituent des outils très efficaces à la fois pour un diagnostic extrêmement fin de la variabilité et la mise en place de stratégies très rapides de création et sélection variétale (Adam & Dron, 1993). Le choix d'un marqueur dépend de plusieurs facteurs liés aux objectifs du programme de sélection, à la population ou les génotypes étudiés, à la diversité génomique des espèces et au coût des analyses.

Un marqueur idéal doit être polymorphe, multi-allélique, codominant, non épistatique (l'absence d'interactions intra et inter *loci*). Il doit être aussi sélectivement neutre, insensible au milieu (De Vienne, 1998). Il existe plusieurs types de marqueurs moléculaires mais on distingue deux types principaux : les marqueurs basés sur l'hybridation moléculaire (la technique RFLP) et les marqueurs basés sur la PCR (l'ensemble des autres marqueurs : RAPD, AFLP, SSR, ISSR, SNP etc) (De Vienne, 1998 ; Santoni *et al.* 2000).

- Marqueurs RFLP : Restriction Fragment Length Polymorphism

La technique RFLP est basée sur la digestion d'un ADN cible par le biais d'une ou plusieurs enzymes (endonucléase) spécifiques des sites de restriction portés par l'ADN. Les fragments obtenus après la digestion enzymatique sont séparés sur électrophorèse, ensuite transférés sur une membrane de nylon selon la procédure de Southern blot (Southern, 1975) pour l'hybridation avec une sonde d'ADN marquée, provenant souvent de banques de ADN

génomique ou complémentaire. Cette sonde peut provenir de la même espèce ou d'une espèce proche de l'espèce à étudier (sonde hétérologue).

Ces marqueurs ont servi pour la construction de la carte génétique humaine en 1980 (Botstein *et al.*, 1980). Chez l'arganier, ils ont été utilisés pour la première fois dans l'étude du polymorphisme d'ADN chloroplastique (El Mousadik & Petit, 1996).

- **Marqueurs RAPD : Random Amplified Polymorphic ADN**

La RAPD est une technique mise au point en 1990 et qui consiste à amplifier, au hasard, des séquences d'ADN contenues dans le génome par des amorces aléatoires (non-spécifiques) et courtes d'environ 10 nucléotides et agissant à la fois comme amorce sens et anti-sens (Williams *et al.* 1990 ; Welsh *et al.* 1991).

Les fragments générés sont répartis dans tout le génome, en nombre quasiment illimité. Ces fragments non spécifiques de locus et dominants ne mettent pas en évidence l'état hétérozygotie. Cette technique peut produire de nombreux fragments polymorphes, ce polymorphisme observé se traduit par la présence ou l'absence de bande chez les différents génotypes, En effet, l'amplification avec les marqueurs RAPD obéit à la loi de « tout ou rien » mettant en jeu des amorces très spécifiques (Adam & Dron, 1993). Deux études basées sur cette technique ont été menées sur l'arganier, notamment pour l'étude de la diversité génétique entre les génotypes et les populations (Bani-Aameur & Benlahbil, 2004 ; Majourhat *et al.*, 2007).

- **Marqueurs AFLP : Amplified Fragment Length Polymorphism**

La technique d'AFLP ou polymorphisme de longueur des fragments amplifiés a été mise au point en 1995 par Vos et ses collaborateurs. Il s'agit d'une technique d'empreinte génétique qui est basée sur la digestion de l'ADN par des enzymes de restrictions et des adaptateurs. Ces adaptateurs sont des séquences connues et spécifiques des enzymes de restriction utilisées et ils sont ajoutés aux extrémités des fragments de restriction générant ainsi une matrice pour l'amplification. Ainsi, la séquence des adaptateurs et le site de restriction adjacent servent de site de liaison d'amorces pour une amplification ultérieure des fragments de restriction par PCR (Vos *et al.* 1995). Récemment, Pakhrou *et al.*, (2016) ont montré l'utilité de l'utilisation des marqueurs AFLP dans la diversité des génotypes et des populations d'arganier.

- **Marqueurs SSR ou microsatellites**

C'est une technique basée sur le polymorphisme du nombre de répétitions en tandem d'unité de mono- di-, tri- ou tétra-nucléotides révélé par PCR (Morgante & Olivieri, 1993). Les unités les plus courantes sont (A)_n, (TC)_n, (TAT)_n et (GATA)_n. Ces motifs sont très abondants chez les eucaryotes (Röder *et al.*, 1995 ; Bryan *et al.*, 1997). Ils sont uniformément répartis en plusieurs exemplaires sur l'ensemble du génome d'une espèce et présentent un taux de polymorphisme élevé. Ce polymorphisme repose sur la variation du nombre d'unités de répétition constituant le microsatellite. Les marqueurs SSR sont adaptés aux études de populations étroitement apparentées et permettent même les comparaisons entre individus ou entre génotypes. En outre, de nombreux marqueurs de type SSR ont été développés pour dépister les gènes associés aux paramètres de qualité en se basant sur des variations alléliques liées aux caractères qualitatifs (Röder *et al.*, 1998 ; Blanco *et al.*, 2006 ; Patil *et al.*, 2008).

Onze paires d'amorces spécifiques à l'arganier liées à des marqueurs SSR ont été développées récemment pour l'analyse de la diversité génétique. Ces marqueurs ont montré un large polymorphisme entre les différents individus (El Bahloul *et al.*, 2014).

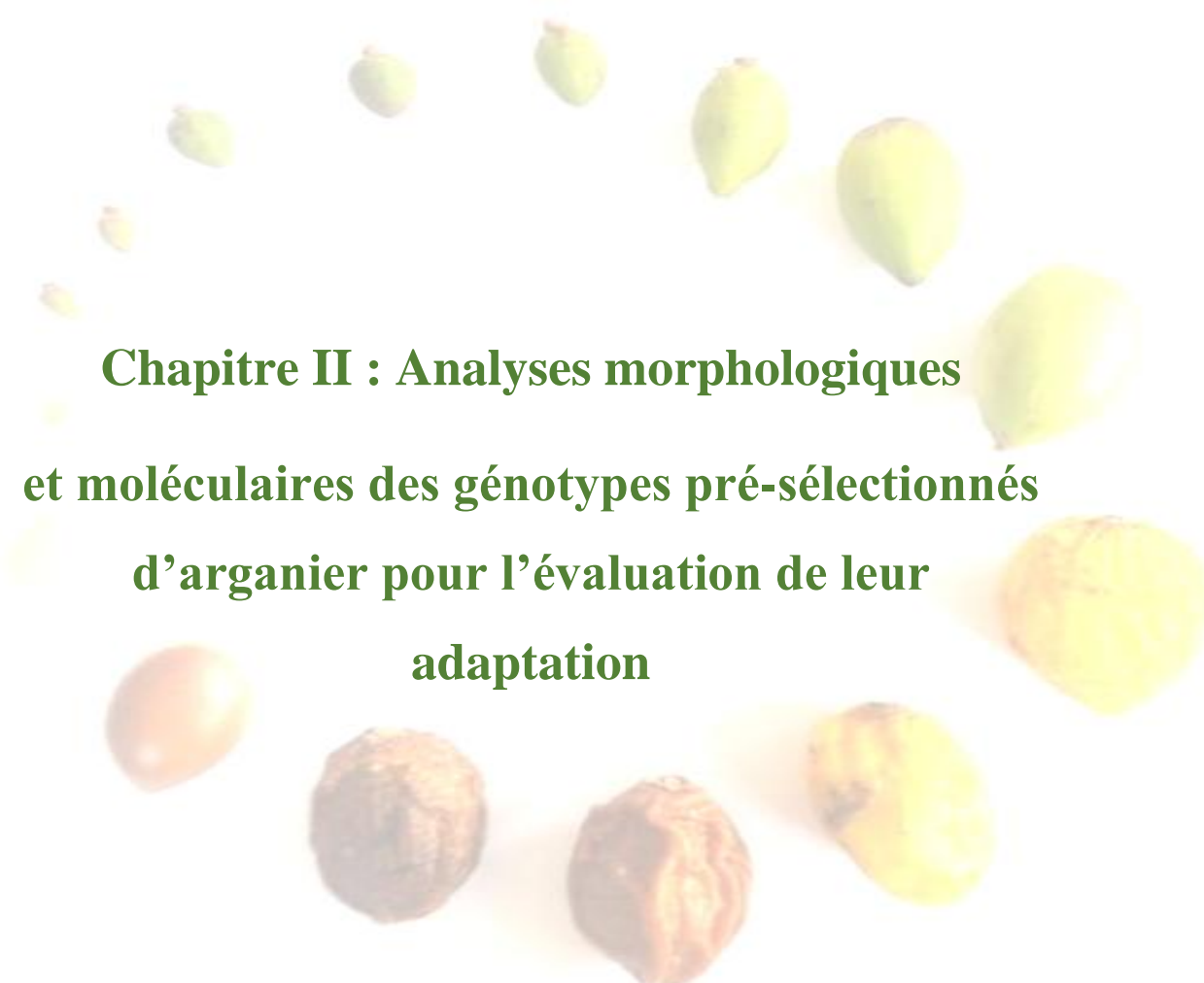
- **ISSR : Inter-Simple Sequence Repeat**

La technique ISSR consiste en une amplification par PCR, à l'aide d'une amorce unique, des fragments compris entre des microsatellites de même séquence mais en conformation inverse. Les marqueurs ISSR sont basés sur le polymorphisme de taille de 200 à 2 500 pb le long de ces espaces inter-microsatellites amplifiables (Zietkiewicz *et al.*, 1994). L'amorce utilisée est constituée de 15 à 20 nucléotides et correspond à un motif répété complémentaire à la séquence d'un brin de microsatellite et de résidus nucléotidiques. Les résidus nucléotidiques ou bases arbitraires s'hybrident aux régions flanquantes des microsatellites. Le polymorphisme entre individus peut ainsi résulter d'insertions ou de délétions dans les régions entre microsatellites adjacents. Ces marqueurs présentent l'avantage de donner un grand nombre de marqueurs polymorphes. L'avantage de cette technique qu'elle ne nécessite pas une connaissance préalable de la séquence étudiée et qu'elle permet d'amplifier un grand nombre de fragments d'ADN par réaction de PCR directe, par conséquent elle révèle un taux de polymorphisme élevé et elle est reproductible, à cela s'ajoute la simplicité et le faible coût (Zietkiewicz *et al.*, 1994 ; Qian *et al.*, 2001, Ye *et al.*, 2008).

Les marqueurs ISSR ont contribué à l'évaluation de la diversité génétique de plusieurs populations d'arganier dans différentes zones de sa répartition (Mouhaddab *et al.*, 2015, Yatrib *et al.*, 2015).

- **Marqueurs SNP : Single Nucleotide Polymorphism**

Les SNPs (polymorphisme d'un seul nucléotide) sont des marqueurs basés sur la différence d'un seul nucléotide entre deux séquences d'ADN (Kruglyak,1997). Ils ont connu une expansion rapide au cours des dernières années en raison de l'émergence des plates-formes de séquençage à haut débit (Mammadov *et al.*, 2012). Ces marqueurs sont stables, très abondants et distribués uniformément dans tout le génome. Ces variations peuvent être des marqueurs de la diversité entre populations ou individus.



**Chapitre II : Analyses morphologiques
et moléculaires des génotypes pré-sélectionnés
d'arganier pour l'évaluation de leur
adaptation**

Chapitre II : Analyses morphologiques et moléculaires des géotypes pré-sélectionnés d'arganier pour l'évaluation de leur adaptation

1. Introduction

Les ressources phytogénétiques constituent la clé de la sécurité alimentaire et du développement agricole durable. En revanche, la diversité de ces ressources est gravement menacée à cause de la disparition et la dégradation des écosystèmes et les espèces sauvages en particulier, au fur et à mesure que le développement détruit leurs habitats (Vernooy & Song, 2004). L'utilisation de la diversité génétique dans l'amélioration et la préservation des espèces sauvages présuppose une analyse des géotypes existant dotés d'adaptation à des environnements particuliers. De nombreuses méthodes permettant de quantifier et d'analyser la diversité génétique existante. Par ailleurs, la quantification et la caractérisation phénotypique des différentes ressources génétiques constituent une étape préliminaire et indispensable pour l'évaluation de l'état de la diversité génétique dans le temps et selon l'origine géographique.

Dans ce contexte, nous avons entrepris au départ la caractérisation morphologique des arbres d'arganier sélectionnés dans plusieurs régions de l'aire de répartition de l'espèce, par l'utilisation des descripteurs révélant la diversité phénotypique telle qu'elle est perçue. Par la suite et afin de pallier à l'impact de l'environnement sur la fiabilité de l'étude morphologique, une analyse moléculaire s'est avérée fondamentale pour une meilleure compréhension des géotypes.

L'objectif général de cette partie est de décrire et d'analyser la diversité morphologique et génétique des géotypes pré-sélectionnés et ainsi d'identifier les caractères les plus discriminants. L'originalité de ce travail est de sélectionner les géotypes les plus pertinents pour le test d'adaptation et d'évaluation des interactions géotype x environnement.

Les objectifs spécifiques de ce chapitre sont :

- Evaluation de la diversité morphologique des arbres pré-sélectionnés.
- Evaluation de la diversité génétique intra- et inter-descendance à l'aide des marqueurs moléculaires de type SSR
- Identification des pools génétiques homogènes et de géotypes références pour les essais d'adaptation multilocaux.

2. Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal

Plusieurs missions de collecte de ressources génétiques arganières ont été menées entre 2009 et 2014 à travers toutes les arganeraies du Maroc. L'échantillonnage a été réalisé par l'équipe des chercheurs de l'Unité d'Amélioration des Plantes, Conservation et Valorisation des Ressources Phytogénétiques, de l'INRA-Rabat.

Notre étude s'est axée sur l'évaluation d'une partie de cette collection et la sélection des génotypes performants en se basant sur l'aspect morphologique, les données des fiches de collecte ainsi que les informations fournies par les enquêtes auprès des populations dans les sites de collecte. Au départ, soixante arbres provenant de quatre régions différentes ont été analysés pour l'étude de l'adaptation et les interactions génotype x environnement, où chaque arbre étudié a été, codé, géo-référencié et caractérisé (**Tableau 5**).

Tableau 5 : Origine et nombre des arbres étudiés dans chaque région

Région de la collecte	Code	Nombre de génotypes sélectionnés	Date de collecte
Agadir	AGD	30 arbres	2014
Guelmim	GLM	10 arbres	2010
Essaouira	ESS	10 arbres	2011
Rabat (Oued Grou)	OG	10 arbres	2013

2.2 Méthodes

2.2.1 Caractérisation morphologique des parents

A défaut de descripteurs morphologiques spécifiques de l'arganier, nous nous sommes basés pour la caractérisation phénotypique des génotypes, sur des caractères morphologiques établis à partir de la littérature sur l'arganier et sur d'autres arbres fruitiers et complétée par des observations sur le terrain. Ces descripteurs regroupent des caractères qualitatifs et quantitatifs liés à l'aspect général de l'arbre, aux feuilles et fruits.

La description de l'aspect général de l'arbre a été réalisée sur l'arbre dans son site d'origine. Elle a porté sur la forme de l'arbre, l'étalement de l'arbre (m), la hauteur de l'arbre (m), le nombre de rameaux, le diamètre du tronc (cm), la spinosité et la hauteur aux premières feuilles (m).

Les analyses liées aux feuilles, fruits et amandons ont été réalisées au laboratoire. En ce qui concerne, la forme, la longueur (cm) et la largeur (cm) les feuilles, elles ont été déterminées

sur 10 feuilles pour chaque individu. Sur chaque génotype, une cinquantaine de fruits murs et sains ont été observés et mesurés. Ensuite, les dimensions (cm), la forme, le poids (g), la présence des épines et la précocité des fruits ont été également analysés sur 50 fruits/génotype. Les mêmes fruits ont été utilisés après dépulpage pour la caractérisation des graines. En effet, en plus de la longueur, la largeur et la forme des graines, le nombre des amandons par graine a été également déterminé. La liste des caractères étudiés ainsi que la méthode utilisée pour les mesurer sont rapportées dans le **tableau 6**.

Tableau 6 : Liste des caractères et les méthodes des mesures utilisées pour la caractérisation des génotypes d'arganier

Organe	Caractère	Abréviation	Méthode de mesure
Aspect de l'arbre	Hauteur de l'arbre (m)	HA	La hauteur est estimée par la méthode hypsomètre
	Étalage de l'arbre (m)	EA	L'étalage est mesuré entre les bouts des rameux opposés les plus longs
	Nombre de rameaux	NR	Le nombre des rameaux primaires
	Hauteur aux premières feuilles (m)	HPF	La hauteur est mesurée du pied de l'arbre à la première feuille
	Forme de l'arbre	FA	Les trois formes principales : pleureur, dressée et semi dressée
	Spiniosité	SP	Les trois niveaux de spiniosité : faible, moyenne et forte
Feuilles	Longueur des feuilles (cm)	LOF	La longueur est mesurée de l'apex au point d'insertion du pétiole sur le rameau de l'année
	Largeur des feuilles (cm)	LAF	La largeur au point le plus large de la feuille
	Rapport longueur/largeur	RF	La longueur de la feuille simple divisée par sa largeur
	Forme des feuilles	FF	Les trois formes observées des feuilles : obovée, spatulée et lancéolée
	Forme de l'apex	FAP	Les quatre formes d'apex des feuilles : aigüe, atténuée, obtuse et arrondie
	Forme de la base	FB	Les trois formes de base des feuilles : aigüe, atténuée et obtuse
Fruits et graines	Longueur des fruits (cm)	LOFR	La longueur du fruit est mesurée de l'extrémité proximale à l'extrémité distale
	Largeur des fruits (cm)	LAFR	Largeur du fruit mature au point le plus large.
	Rapport longueur/largeur	RF	La longueur du fruit divisée par sa largeur
	Poids des fruits (g)	PFR	Le poids d'un fruit entier
	Maturité du fruit	MFR	Les stades de maturité des fruits arbitrairement convenus : Précoce : Avril-Mai Normale : Juin-Juillet Tardive : Aout-Septembre Précoce-tardive : Avril et Septembre (double production)
	Epine du fruit	EFR	Epine présente ou absente
	Forme des fruits	FFR	Les trois formes des fruits observées : fusiforme, ovale et ronde
	Longueur des graines (cm)	LOG	La longueur de la graine est mesurée de l'extrémité proximale à l'extrémité distale.
	Largeur des graines (cm)	LAG	La largeur de la graine est mesurée au point le plus large
	Rapport longueur/largeur	RG	La longueur de la graine divisée par sa largeur
	Poids graine (g)	PG	Le poids d'une graine entière
	Forme des graines	FG	Les trois formes des graines observées : fusiforme, ovale et ronde
	Graine avec un amandon	UA	Nombre de graines caractérisées par une loge bombée
	Graine avec deux amandons	DA	Nombre de graines caractérisées par deux loges bombées
	Graine avec trois amandons	TA	Nombre de graines caractérisées par trois loges bombées
Rapport poids graine/fruit	RFG	Le poids de la graine divisé par celui du fruit	

2.2.2 Caractérisation moléculaire de la descendance

L'évaluation de l'effet des interactions génotype x environnement nécessite des études préliminaires pour le choix des génotypes et des sites pour les essais multilocaux. De ce fait, les descendants des 60 arbres sélectionnés auparavant ont été étudiés pour juger leurs parents étant donné que les techniques de multiplication végétative n'avaient pas encore été mises au point au départ de ce travail.

2.2.2.1 Germination des graines

Les fruits de chaque arbre sélectionné ont été caractérisés puis dépulvés au laboratoire. Ensuite, pour chaque génotype, dix graines homogènes ont été mises en germination dans du coton imbibé en eau à une température ambiante. Au total, six cent graines provenant de 60 arbres ont été suivies quotidiennement. Juste après l'apparition de la racine, la graine a été transplantée dans un sac en plastique (30 cm x 25 cm) étiqueté et rempli de tourbe et terre (50 : 50). Les sacs ont été placés dans la serre jusqu'à la transplantation dans les sites (**Figure. 11**).



Figure. 11 : (A) et (B) : graines en germination (C) plantules avec cotylédons (*nobis*, 2014)

2.2.2.2 Analyses moléculaires et génotypage

En vue de sélectionner les génotypes pour le test d'adaptation dans trois régions contrastées, une sélection préliminaire a été effectuée sur une base morphologique pour identifier les plants les plus proches issus du même génotype parent. Ils constituent une famille de demi-frères. Au total 300 plants ont été choisis, à raison de cinq plants phénotypiquement homogènes de chaque arbre mère.

Le choix morphologique a été basé essentiellement sur l'aspect général, la hauteur, les feuilles et le degré de spinosité (**Figure 12**).



Figure 12 : Plants d’arganier de 6 mois évolués sous serre (*nobis*, 2014)

Compte tenu du mode de croisement allogame observé chez l’arganier, la sélection morphologique a été renforcée par des analyses moléculaires. En effet, cinq marqueurs de types SSR (El Bahloul *et al.*, 2014, **Tableau 7**) ont été utilisés pour caractériser et choisir les génotypes les plus proches génétiquement pour les essais d’adaptation

Tableau 7 : Caractéristiques principales des cinq amorces utilisées pour l’évaluation des 300 génotypes d’arganier collectés dans plusieurs régions arganières du Maroc

Locus	Amorces (5’-3’)	Tm (°C)	Motif répété	Tailles des allèles (bp)
ASMS01	F : GTTCTTGCAGTTTGAGAATTGAAAGGACAACG R : CCTCCATCTAATATTCTAGTTCATCC	57	(CT) ₁₁ (CA) ₁₇	142-180
ASMS04	F : GTTCTTCAAAAATAAATGTGAATGAGCAC R : TGATGGGATTATGAGAAAGAG	57	(GA) ₁₄	309-351
ASMS20	F : GTTCTTAATACTTCAATGCGAAGGTCGTG R : ATTACTCCCAACCTCAGTCAGC	53,8	(CT) ₁₄	198-228
ASMS2012-37	F : CGGAAAGGAATTAGGATTTGG R : GTTCTTCGGTTCGTCTCTCTCCAGTAT	55	(GA) ₁₇	180-230
ASMS2012-41	F : ATTGATTGGAGGCTAGAGTTGG R : GTTCTTACGTGGCTATGGTAGTTGAGGT	55	(GA) ₁₇	151-177

2.2.2.2.1 Extraction d’ADN

L’extraction de l’ADN est une technique qui consiste à isoler l’ADN des cellules, à partir des jeunes feuilles fraîches d’arganier. Ce processus a été réalisé par la méthode de « CTAB » selon le protocole de Saghai-Marroof *et al.*, (1984) qui se déroule en plusieurs étapes.

L'extraction de l'ADN génomique a été réalisée à partir des jeunes feuilles (50 mg) préalablement stockées dans des tubes Eppendorf® à -80°C jusqu'à leur utilisation. Le protocole adopté est comme suit : 1ml de tampon d'extraction CTAB préalablement chauffé a été ajouté aux feuilles avec du sable stérilisé. L'ensemble est broyé dans le mortier et placé dans un tube Eppendorf® de 2 ml. Après une brève agitation manuelle, le mélange a été placé pendant 60 min dans un bain-marie à 65°C . Ensuite, 600 μl de chloroforme et isoamyl alcohol, (24 :1) a été ajouté à l'échantillon puis centrifugé pendant 10 min à une vitesse de 13 000 tr/min. Le surnageant obtenu (la phase liquide) a été transféré à nouveau dans un tube de 2 ml. Afin de récupérer l'ADN, 500 μl d'isopropanol refroidi (-20°C) a été ajouté à l'échantillon et soumis à une agitation légère pour précipiter l'ADN. Les tubes ont été ensuite placés à 4°C pendant 30 min puis centrifugés pendant 10 min pour la précipitation de l'ADN. Le culot d'ADN a été lavé avec l'éthanol 70%. Après l'élimination de l'éthanol, l'ADN a été suspendu dans 100 μl TE (Tris, EDTA) et stocké à -20°C jusqu'à usage (**Figure 13**).

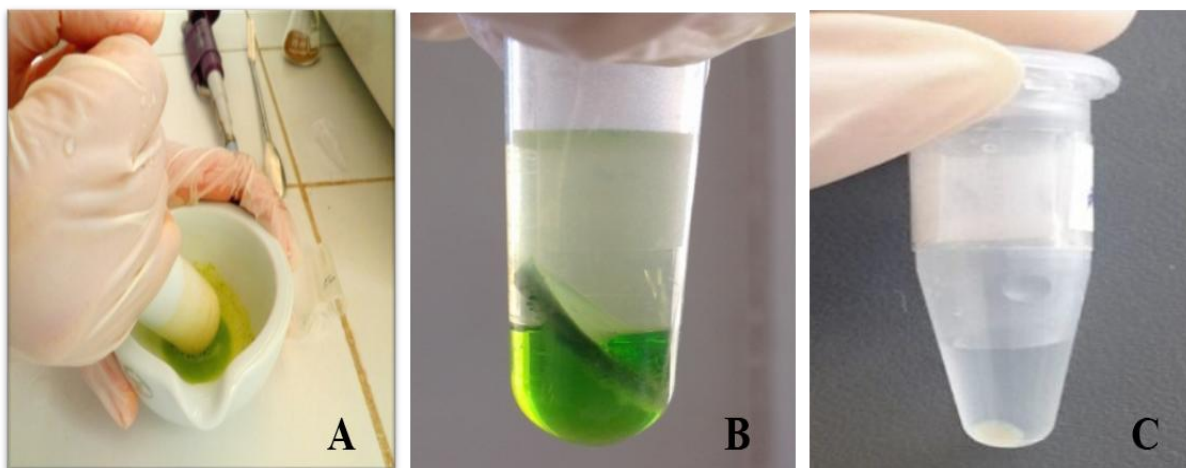


Figure 13 : Principales étapes de l'extraction d'ADN : (A) broyage, (B) séparation des phases et (C) précipitation d'ADN

2.2.2.2 Contrôle de qualité de l'ADN

Le test de qualité de l'ADN a pour objectif de détecter la présence de l'ADN au niveau de l'échantillon analysé et en même temps, de déterminer sa qualité. Cette analyse a été effectuée par électrophorèse horizontale sur gel d'agarose à 1%. La préparation du gel consiste à dissoudre à chaud l'agarose dans du TAE 1X (Tris, Acide acétique, EDTA, pH 8) et ajouter ensuite le BET (Bromure d'Ethidium) avant la gélification. Le BET a pour rôle la visualisation de l'ADN sur le gel, en utilisant sa fluorescence rouge-orange, après son intercalation entre les deux brins d'ADN.

2.2.2.2.3 Migration

Cette étape consiste à déposer le Bleu de Bromophénol (tampon de charge) mélangé avec de l'ADN dans les puits du gel. Le rôle du Bleu de Bromophénol est de visualiser la migration de l'ADN, ainsi que la stabilisation de l'ADN au niveau des puits de la plaque de l'électrophorèse. La plaque de l'électrophorèse est mise dans une chambre à électrophorèse contenant un liquide tampon TAE. Après la migration, le gel est mis sur transilluminateur Ultra-Violet « Enduro », pour révéler les bandes de l'ADN.

2.2.2.2.4 Quantification de l'ADN

La quantification de l'ADN a été réalisée par la mesure de la densité (DO) à 260 nm et à 280 nm, à l'aide d'un spectrophotomètre. La longueur d'onde 260 nm correspond à l'absorption des acides nucléiques et celle de 280 nm correspond à celle des protéines.

Sachant qu'une unité de DO à 260 nm correspond à 50 µg/ml d'ADN double brin (facteur de conversion), la concentration est ensuite déterminée selon la formule suivante :

[ADN] (ng/µl) = valeur d'absorbance à 260 nm × 50 (facteur de conversion) × 100 (facteur de dilution).

- [ADN] : Concentration de l'ADN ng/µl ;

- Facteur de dilution = $V_f / V_i = ((990 \mu l H_2O + 10 \mu l ADN) / 10 \mu l ADN)$

Le rapport entre les deux mesures : DO₂₆₀/DO₂₈₀ constitue un moyen évaluatif numérique permettant d'apprécier la qualité et la pureté de l'extrait d'ADN. En effet, L'ADN pur devrait avoir un ratio d'environ 1,8. Un ratio supérieur à 2 indique que l'ADN extrait est contaminé par des traces de chloroforme. Si ce ratio est inférieur à 1,7, l'ADN est contaminé par des protéines (Glasel, 1995).

2.2.2.2.5 Génotypage

La caractérisation moléculaire des génotypes a été basée sur l'utilisation de 5 marqueurs de type SSR. Ces marqueurs microsatellites ont été choisis en fonction de leur niveau élevé de polymorphisme, leur reproductibilité et leur facilité de lecture. Pour chaque échantillon, l'amplification par PCR a été réalisée dans un volume total de 10µl contenant 10-50ng d'ADN génomique, 1,5 mM de MgCl₂, 0,1 µl de dNTP mix (10 mmol/L), 0,3 unités de Taq ADN polymérase, 2 pmol de chaque amorce et 2 µl de tampon PCR 10X (El Bahloul *et al.*, 2014).

Les réactions de PCR ont été réalisées dans un thermocycleur MultiGene OptiMax selon le programme suivant : une première dénaturation à 94°C pendant 2 min suivie de 35 cycles successifs. Chaque cycle comprend une succession de trois phases : une dénaturation à 94°C pendant 30 s, une phase d'hybridation à la température optimale 55 ou 57°C selon l'amorce pendant 30 s et une élongation à 72°C pendant 30 s. Enfin, une dernière étape d'élongation à 72°C pendant 7 min est terminée par une phase de refroidissement à 4°C (El Bahloul *et al.*, 2014).

Les produits d'amplification ont été séparés sur gel d'acrylamide de 8% qui permet de séparer des fragments d'ADN même avec une différence d'une seule base nucléotidique, tel le cas des marqueurs microsatellites (Morgante & Olivieri, 1993). La solution de polyacrylamide à 8% a été préparée à partir d'une solution à 40% d'acrylamide : bisacrylamide (19 :1) et TBE 5X. La réaction de polymérisation est faite grâce à l'ajout de deux substances réactives : le TEMED et le persulfate d'ammonium. La migration a été faite pendant 2 heures sous une puissance de 60 W.

2.2.3 Analyses statistiques

2.2.3.1 Evaluation morphologique des parents

Les données relatives aux 29 caractères morpho-phénologiques étudiés ont été analysées au moyen des diverses méthodes d'analyses statistiques uni et multivariées, comme décrit plus loin. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS Statistics 25.

2.2.3.1.1 Analyse univariée

Pour les variables qualitatives, l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H') et l'indice d'équitabilité (J), qui varie entre 0 et 1, ont été utilisés pour estimer la variabilité. Lorsque J tend vers 1 la diversité d'un descripteur est élevée.

$$H' = - \sum ((N_i / N) \times \log_2 (N_i / N))$$

$$J = H' / \ln(n)$$

N_i l'effectif observé d'une modalité pour un descripteur donné,

N l'effectif total des individus

n le nombre de modalité pour un caractère.

Au niveau des statistiques descriptives, les paramètres de tendance centrale et la dispersion de chacun des traits mesurés, tels que la moyenne, l'étendue (minimum-maximum) et le coefficient de variation ont été déterminés. Ces statistiques permettent de décrire et de faire

ressortir les limites de variation des caractères étudiés. Par ailleurs, elles sont indispensables pour la détermination des variations inter-génotypiques. L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour révéler la variabilité des descripteurs quantitatifs liés aux feuilles, fruits et graines pour chaque génotype. L'influence du génotype est considérée significative lorsque la probabilité p (p -value) est inférieure au seuil de 0,05 et non significative dans le cas contraire.

L'analyse du degré d'association entre les différentes caractéristiques morpho-phénologiques est déterminée par le calcul des coefficients de corrélation de Pearson, pour les données quantitatives et de Spearman pour les données qualitatives. Ce test donne les coefficients de corrélation entre les différents caractères sous forme de matrice de corrélation. L'estimation des coefficients de corrélations (r) est donnée entre chaque couple de variables, elle varie entre -1 et +1

2.2.3.1.2 Analyse multivariée

L'analyse statistique multivariée est un outil incontournable pour étudier des données provenant de nombreuses observations faites sur plusieurs variables. Elle a pour objectif de résumer l'information contenue dans les données sur un nombre réduit de dimensions reflétant au mieux les proximités entre les observations et entre les variables.

Vu que la collecte a été aléatoire et que l'âge des arbres n'est pas connu, l'analyse multivariée s'est limitée aux paramètres des feuilles, fruits et graines, dans le but d'avoir une analyse de données empiriques pour avoir des résultats fiables. Nous avons eu recours à la Classification Hiérarchique Ascendante (CHA), à l'Analyse en Composante Principale (ACP).

2.2.3.1.2.1 Classification Hiérarchique Ascendante

Le but de la classification hiérarchique ascendante (CHA) est de rassembler les individus dans des groupes homogènes en utilisant certaines mesures de similarité ou de dissimilarité. La Classification Ascendante Hiérarchique a été réalisée sur la base de la distance euclidienne. Dans cette classification, chaque individu à l'assise constitue une classe. Les partitions sont construites à chaque étape par agrégation des deux individus les plus proches jusqu'à l'obtention d'une classe unique. L'arbre hiérarchique dont chaque niveau représente une classe décrit la structuration finale des génotypes.

2.2.3.1.2.2 Analyse en Composantes Principales (ACP)

Douze paramètres morphologiques qualitatifs et quantitatifs ont été soumis à une analyse en composantes principales. Cette analyse est définie comme méthode de réduction des données

pour mettre en évidence les relations entre deux ou plusieurs caractères et pour diviser la variance totale des caractères originaux en un nombre limité de nouveaux variables non corrélés. Elle se base sur la recherche des corrélations existantes entre des variables aléatoires parmi un ensemble d'individus en recherchant les composantes de l'espace qui contiennent la plus grande quantité d'informations et la plus grande quantité de variance. Ces directions sont les composantes principales (CP) définies par un ensemble de valeurs propres traduisant la proportion de l'information portée par les variables de départ. Pour pouvoir intégrer les caractères quantitatifs et qualitatifs dans l'ACP, nous avons procédé à une analyse mixte de Hill Smith. En effet, en vue d'intégrer les caractères qualitatifs dans l'analyse, une transformation de variables s'est avérée nécessaire.

2.2.3.2 Analyse moléculaire de la descendance

2.2.3.2.1 Etude de la diversité génétique

La matrice des données représentant les allèles par leurs tailles servira à calculer certains paramètres d'estimation du polymorphisme des microsatellites, de diversité génétique et de différenciation génétique.

L'analyse des données a été effectuée à l'aide des programmes GenALEX 6.5 (Peakall et Smouse, 2006). La variabilité génétique a été décrite par les paramètres statistiques suivants : le nombre moyen d'allèles par locus (N_a), la diversité moyenne des gènes (H_s), le nombre d'allèles privés (N_p), le pourcentage de polymorphisme (PIC %), l'hétérozygotie observée (H_o) et attendue (H_e) sous l'équilibre de Hardy-Weinberg (HW) et l'indice de diversité de Shannon (I).

Une analyse structurelle hiérarchique de la diversité génétique (AMOVA) a été également réalisée avec le programme GenALEX v.6.5 (Peakall & Smouse, 2006) pour déterminer la variation moléculaire inter et intra-familles.

2.2.3.2.1.1 Structuration de la descendance

2.2.3.2.1.1.1 Analyse bayésienne

Nous avons employé une approche en clustering basée sur des modèles bayésiens pour inférer la structuration génétique des populations. Le programme STRUCTURE v.2.3.4 (Falush *et al.*, 2003) classe les individus en groupes selon leur génotype, sans prendre en compte leur origine géographique. L'analyse avec STRUCTURE v.2.3.4 est basée sur les écarts à l'équilibre de HW pour détecter une éventuelle structuration des familles. L'assignation des individus à une population s'est fondée sur les probabilités postérieures bayésiennes d'appartenance à K

groupe (où K est défini par l'utilisateur). Une fois les assignations réalisées, le logiciel STRUCTURE v.2.3.4 donne une valeur de vraisemblance pour le K défini. Dans notre étude, nous avons présélectionné 1 à 10 clusters différents (K=1-10) pour l'analyse. Il a ainsi été possible d'estimer le nombre de populations le plus vraisemblable grâce à la méthode d'Evanno *et al.*, (2005) au travers d'une série de calcul se basant sur ces valeurs de vraisemblance. Dix répétitions de chaque K=1-10 ont été effectuées sur le jeu de données pour estimer la valeur de K la plus vraisemblable. Nous avons ensuite déterminé le nombre correct de clusters en estimant la probabilité logarithmique des données [Ln P(D)] pour chaque K et en les confrontant avec la valeur de ΔK (Evanno *et al.*, 2005). Cette valeur de ΔK est un moyen de déterminer l'inflexion dans la courbe des [Ln P(D)]. Un pic dans la courbe des ΔK est alors observé pour le nombre le plus probable de clusters. Tous les fichiers de résultats bruts ont été importés sous le programme Structure Harvester v.0.6.94 (Earl & Von Holdt, 2011) qui permet d'exporter les données brutes de STRUCTURE en format d'entrée du logiciel CLUMPP v.1.1.2 (Jakobsson & Rosenberg, 2007) en considérant toutes les répétitions. Une fois que cette étape a été effectuée, les fichiers de sortie de CLUMPP v.1.1.2 ont été utilisés dans le logiciel Distruct v.1.1 (Rosenberg, 2004) qui permet de présenter et retravailler graphiquement les fichiers de sortie de STRUCTURE v.2.3.3 pour les K choisis.

2.2.3.2.1.1.2 Analyse Factorielle de Correspondances

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) est un type d'analyse canonique qui vise à rassembler en un nombre réduit de dimensions la plus grande partie de l'information initiale en s'attachant aux valeurs relatives, soit les correspondances entre les variables (Escofier, 1990).

L'AFC fournit un espace de représentation commun aux variables et aux individus. Dans notre étude, l'AFC est effectué à partir des fréquences alléliques. Elle permet de mettre en exergue la structure génétique et d'identifier des éventuels groupes d'admixture génétique entre les populations. Les trois premiers axes de l'AFC étant les plus informatifs, représentent un diagramme de dispersion tridimensionnel. Cette analyse a été effectuée à l'aide du logiciel GENETIX 4.0.5.

3. Résultats

3.1 Caractérisation morphologique descriptive des parents

Des écarts importants ont été identifiés entre les minima et les maxima pour la majorité des caractères morphologiques étudiés. Les valeurs moyennes, minimales et maximales, les coefficients de variation et les indices de diversités sont présentés dans les tableaux de 8 à 15.

3.1.1 Aspect général des génotypes parents

Afin d'étudier l'aspect général des arbres d'arganier, six descripteurs morphologiques quantitatifs et qualitatifs ont été utilisés. Pour les résultats quantitatifs, la hauteur à la première feuille et nombre de rameaux ont montré les coefficients de variation les plus élevés, ce qui signifie qu'il y a une large dispersion autour de la moyenne. La hauteur moyenne des arbres sélectionnés a été de près de 8 m avec un intervalle qui varie entre 4 et 11 m. L'étalement des arbres a fluctué entre 3 et 9 m avec une moyenne de 5,55 m (**Tableau 8**).

Tableau 8 : Analyse descriptive des caractères liés à l'aspect général des 60 génotypes parents

Caractère	N	Minimum	Maximum	Moyenne	CV (%)
Hauteur de l'arbre (m)	60	4,00	11,00	7,92	21
Étalage de l'arbre (m)	60	3,00	9,00	5,55	30
Nombre de rameaux	60	1,00	12,00	5	66
Hauteur à la première feuille (m)	60	0,00	2,00	0,19	242

CV : coefficients de variation

En ce qui concerne les caractères qualitatifs, les indices de diversité ont révélé la présence d'une importante diversité pour les deux caractères analysés (**Tableau 9**). En effet, trois formes de l'arbre ont été observées chez les individus étudiés : une forme « pleureur » avec un taux de 41,7%, une forme semi-dressée avec 33,3% et une forme dressée avec 25%, ce qui correspond à 25, 20 et 15 individus respectivement (**Figure 14**). L'observation de la spinosité des arbres a permis de classer les 60 génotypes en trois classes : 16 génotypes faiblement épineux (26,7%), 32 génotypes moyennement épineux (53,3%) et 12 génotypes très épineux (20%).

Tableau 9 : Fréquences et indices de diversité des caractères forme et spinosité de l'arbre chez les 60 génotypes parents

Caractère	Fréquence	Indice de Shannon	Indice d'équitabilité
Forme de l'arbre	Forme pleureuse : 41,7% Forme semi-dressée : 33,3% Forme dressée : 25,0%	4,01	0,98
Spinosité	Spinosité faible : 26,7% Spinosité moyenne : 53,3% Spinosité intense : 20%	4,03	0,98



Figure 14 : Les différentes formes d'arganier : (A) pleureur, (B) dressée et (C) semi dressée

3.1.2 Caractéristiques descriptives des feuilles

La mesure des dimensions foliaires et la forme des feuilles sont des traits agronomiques très importants qui nous renseignent sur la capacité photosynthétique des espèces. L'analyse descriptive des données mesurées sur les feuilles est consignée dans le **tableau 10**. Le coefficient de variation a montré des valeurs moyennes pour l'ensemble des variables. Par ailleurs, des écarts importants ont été enregistrés entre les valeurs minimales et maximales pour les dimensions des feuilles pour les trois mesures. La longueur des feuilles observée varie entre 1,18 et 4,17 cm et la largeur enregistre 0,3 cm pour la valeur minimale et 1,53 cm pour la valeur maximale. Quant à l'étude de la variance, l'analyse de l'impact du génotype sur les dimensions a indiqué un effet hautement significatif pour la longueur et la largeur des feuilles (**Tableau 11**).

Tableau 10 : Analyses descriptives des caractères liés aux feuilles des 60 génotypes parents

Caractère	N	Minimum	Maximum	Moyenne	CV (%)
Longueur feuille (cm)	60	1,18	4,17	2,44	23
Largeur feuille (cm)	60	0,30	1,53	0,63	36
Rapport Longueur/Largeur	60	1,48	7,87	4,15	28

CV : coefficients de variation

Tableau 11 : Analyse de la variance de la longueur et la largeur des feuilles des 60 génotypes parents

Caractère	Somme des carrés	ddl	Carré moyen	F	P Value
Longueur feuille (cm)	53,77	59	0,91	105,87	<0,001
Largeur feuille (cm)	8,95	59	0,15	60,65	<0,001

ddl : degré de liberté, F : test F

Les indices de diversité calculés pour l'ensemble des arganiers étudiés, ont permis de déceler une large variabilité pour la forme générale, l'apex et la base des feuilles (**Tableau 12** et **Figure 15**). La forme des feuilles de l'arganier varie d'un individu à l'autre. En général, trois formes ont été identifiées chez les génotypes étudiés à des fréquences variables. Les formes obovées et lancéolées ont été observées à des fréquences proches de l'ordre de 43,3% et 40% correspondant à 26 et 24 génotypes respectivement. En revanche, 10 génotypes seulement ont des feuilles spatulées (16,7%).

Au regard des résultats de l'apex, plus de la moitié des feuilles (34 individus) ont été dotées d'une extrémité arrondie (56,7%), alors que le reste des individus (26 individus) ont été caractérisés par des formes obtuse (28,3%), aigüe (11,7%) et atténuée (3,3%). Pour la base des feuilles, trois formes ont été identifiées chez les génotypes prospectées : une base atténuée majoritaire présentant 56,7%, une base aigüe avec 33,3% des génotypes et une base obtuse correspondant à 10%, ce qui revient à 34, 20 et 6 génotypes successivement.

Tableau 12 : Fréquences et indices de diversité des caractères liés à la forme de feuilles chez les 60 génotypes parents

Caractère	Fréquences	Indice de Shannon	Indice d'équitabilité
Forme feuille	Obovée : 43,3% Spatulée : 16,7% Lancéolée : 40,0%	3,98	0,97
Forme apex	Aigüe : 11,7% Atténuée : 3,3% Obtuse : 28,3% Arrondie : 56,7%	4,04	0,98
Forme base	Aigüe : 33,3% Atténuée : 56,7% Obtuse : 10%	4	0,98

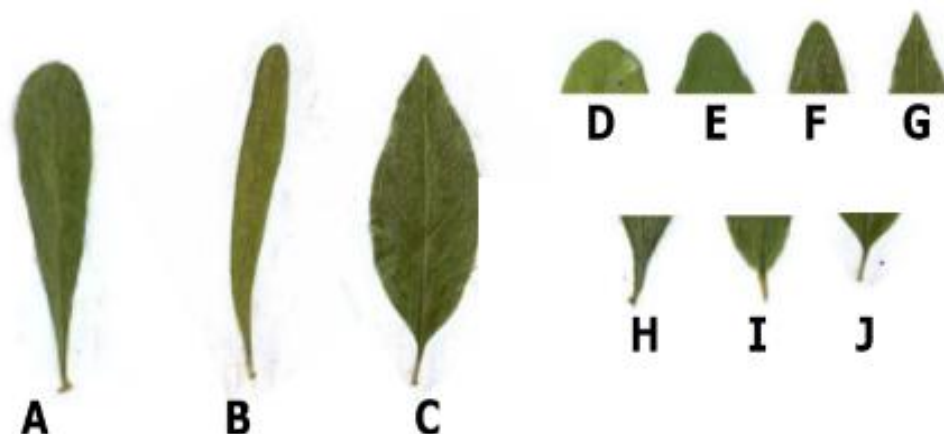


Figure 15 : Forme de feuilles d'arganier, apex et bases : (A) forme obovée, (B) forme spatulée, (C) forme lancéolée, (D) apex arrondi, (E) apex obtus, (F) apex atténué, (G) apex aigu, (H) base atténuée, (I) base obtuse (J) base aiguë

3.1.3 Caractéristiques des fruits, graines et amandons

Le **tableau 13** représente les analyses descriptives quantitatives des caractères pomologiques. Ces résultats ont montré que les caractères, poids des fruits et des graines ont révélé les CV (%) les plus élevés avec des valeurs de 34%. Cependant, les dimensions des fruits et des graines ont été caractérisées par les CV les plus faibles. En effet, les valeurs minimales et maximales de la longueur variaient entre 2,46 et 5,50 cm pour les fruits et entre 1,6 et 3,7 cm pour les graines. Alors que pour la largeur, ces valeurs se situaient entre 1,64 et 3,04 cm pour les fruits et 1,14 et 2,06 cm pour les graines. L'analyse de la variance a révélé un effet hautement significatif du génotype sur les quatre caractères liés à la dimension des fruits et des graines (**Tableau 14**). Concernant le poids, les génotypes ont enregistré des poids allant de 4,84 à 21,94 g pour les fruits et de 1,29 et 5,80 g pour les graines. La comparaison des moyennes des poids a montré, également, un effet significatif du génotype (**Tableau 14**).

Tableau 13 : Analyses descriptives des caractères liés aux fruits et graines des 60 génotypes parents

Caractère	N	Minimum	Maximum	Moyenne	CV (%)
Longueur des fruits (cm)	60	2,46	5,50	3,54	15
Largeur des fruits (cm)	60	1,64	3,04	2,36	12
Rapport longueur/largeur	60	0,45	0,86	0,67	14
Poids des fruits (g)	60	4,84	21,94	10,29	34
Longueur des graines (cm)	60	1,61	3,70	2,51	15
Largeur des graines (cm)	60	1,14	2,06	1,52	13
Rapport longueur/largeur	60	0,37	0,83	0,61	14
Poids des graines (g)	60	1,29	5,80	2,71	34
Rapport de poids graine/fruit	60	0,14	0,56	0,27	31

CV : coefficients de variation

Tableau 14 : Analyse de la variance de la longueur, la largeur et le poids des fruits et des graines des 60 génotypes parents

Caractère	Somme des carrés	ddl	Carré moyen	F	P Value
Poids des fruits (g)	981,44	59	16,63	2,21	<0,001
Longueur des fruits (cm)	44,35	59	0,75	47,37	<0,001
Largeur des fruits (cm)	13,74	59	0,23	33,13	<0,001
Poids des graines (g)	107,73	59	1,83	14,07	<0,001
Longueur des graines (cm)	27,19	59	0,46	9,85	<0,001
Largeur des graines (cm)	6,13	59	0,10	13,25	<0,001

ddl : degré de liberté, F : test F

En ce qui concerne l'analyse des caractères qualitatifs, les indices de Shannon et d'équitabilité ont permis de déceler un niveau très élevé de la diversité morphologique. En effet, l'indice d'équitabilité a montré des valeurs supérieures à 0,97 pour les quatre caractères étudiés.

La répartition des 60 génotypes d'arganier selon la maturité des fruits a montré que 48 génotypes sont précoces (80%), 7 génotypes normaux (11,7%), 4 génotypes précoces-tardifs (6,7%) et 1 génotype tardif (1,7%). La présence des épines sur ces fruits n'a présenté que 8,3% c'est-à-dire chez 5 génotypes. Pour la forme des fruits et des graines, trois formes ont été observées chez les génotypes sélectionnés : fusiforme, ovale et ronde (**Figure 17**). Les taux les plus élevés ont été observés chez la forme ronde avec des fréquences avoisinantes de 60%. Les génotypes possédant une forme fusiforme sont aussi assez présents avec des fréquences de 25% (fruits) et 23,3% (graines). Pourtant la forme la moins abondante est l'ovale avec des pourcentages de 11,7% chez les fruits et 15% chez les graines (**Tableau 15**).

Tableau 15 : Fréquences et indices de diversité des caractères forme de fruits et de graines, présence d'épine et maturité des fruits des 60 génotypes parents

Caractère	Fréquences	Indice de Shannon	Indice d'équitabilité
Maturité du fruit	Précoce : 80% Normale : 11,7% Tardive : 1,7% Précoce-tardive : 6,7%	4,03	0,98
Epine du fruit	Absente : 91,7% Présente : 8,3%	1,61	0,99
Forme des fruits	Fusifforme : 25% Ovale : 11,7% Ronde : 63,3%	3,98	0,97
Forme des graines	Fusifforme : 23,3% Ovale : 15% Ronde : 61%	3,98	0,97

En ce qui concerne le nombre d'amandons, l'observation des 50 graines de chaque génotype a montré que les 60 génotypes ont été caractérisés par une dominance des graines à un amandon (73%). En revanche, les graines à deux et trois amandons ne représentaient que 22% et 5% respectivement (**Figure 16**).

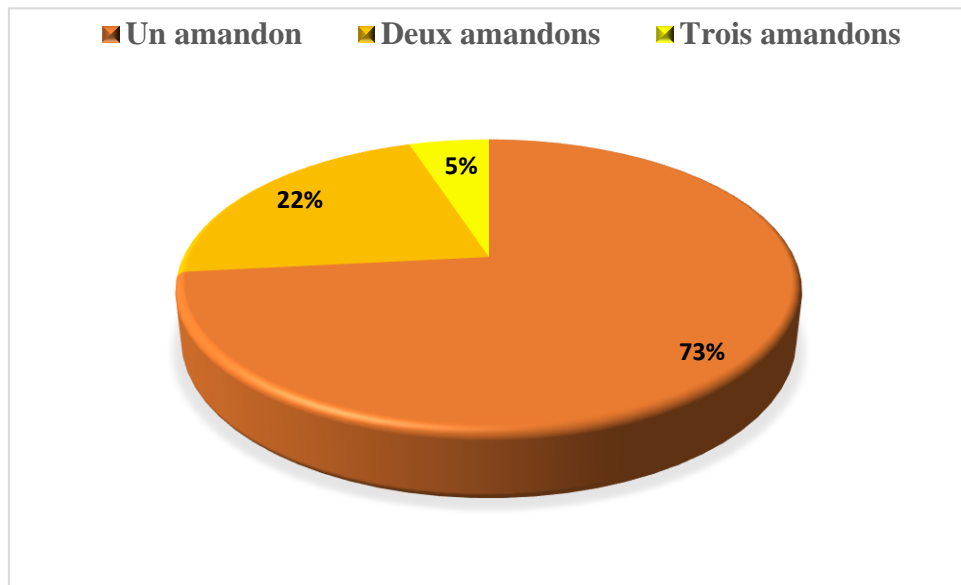


Figure 16 : Variabilité du nombre d'amandons chez les 60 génotypes sélectionnés

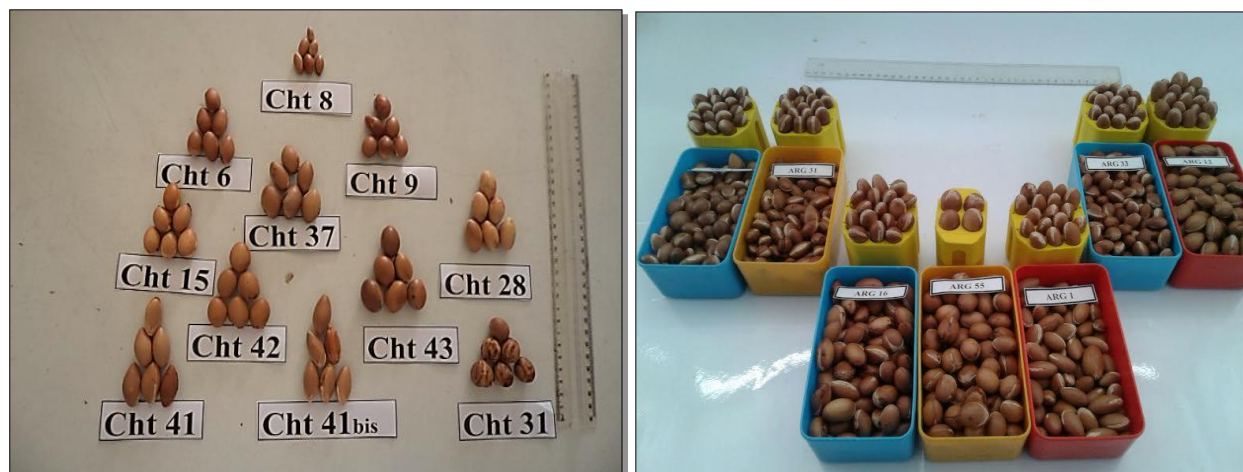


Figure 17 : Variabilité morphologique des graines

3.1.4 Corrélation entre les descripteurs des génotypes parents

L'analyse du degré d'association entre les différentes caractéristiques morphologiques a été déterminée à travers le calcul des coefficients de corrélation de Pearson pour les traits quantitatifs et de Spearman pour les traits qualitatifs. Ce test donne les coefficients de corrélation entre les différents caractères sous forme de matrice de corrélation avec des valeurs situées entre -1 et 1. Un coefficient positif signifie que les deux caractères évoluent dans le même sens (ils augmentent ou diminuent ensemble). A l'inverse, un coefficient négatif signifie que les actifs évoluent dans le sens opposé.

Le **tableau 16** présente la matrice des corrélations entre les différentes variables mesurées. Les résultats ont indiqué la présence de corrélations positives et négatives. Toutes les variables étudiées ont exprimé des relations significatives avec au moins une variable. Des corrélations significatives ont été observées entre la hauteur de l'arbre (HA) et l'étalement de l'arbre (EA, $r = 0,64^{**}$), diamètre de l'arbre (DA, $r = 0,71^{**}$), hauteur de la première feuille (HPF, $r = 0,33^{**}$), largeur de graines (LAG, $r = 0,34^{**}$), forme de l'apex (FAP, $r = -0,36^{**}$) et la présence d'épine au niveau des fruits (EFR, $r = -0,29^*$). Le paramètre étalement de l'arbre a été également significatif et positivement corrélé avec les paramètres nombre de rameaux (NR, $r = 0,32^*$), largeur des graines (LG, $r = 0,45^{**}$) et poids des graines (PG, $r = 0,25^*$). L'association entre le diamètre de l'arbre et la forme des extrémités des feuilles a été significative, elle a été positive pour la forme de base (FB, $r = 0,26^*$) et négative pour la forme de l'apex (FAP, $r = -0,31^*$). Le caractère diamètre de l'arbre est corrélé positivement avec la largeur des fruits (LFR, $r = 0,52^*$). Concernant les fruits et les graines, la corrélation de leurs caractères a montré des relations significatives. En effet, la longueur des fruits (LOF) a été positivement corrélée avec

la largeur des fruits (LFR, $r = 0,39^{**}$), le poids des fruits (PFR, $r = 0,53^{**}$), la longueur des graines (LOG, $r = 0,77^{**}$), la largeur des graines, (LAG, $r = 0,27^*$) et le poids des graines (PG, $r = 0,34^{**}$). Pareillement à la longueur, la largeur des fruits (LFR) a été positivement associée au poids des fruits (PFR, $r = 0,59^{**}$), la longueur des graines (LG, $r = 0,35^{**}$), la largeur des graines (LG, $r = 0,45^{**}$), le poids des graines (PG, $r = 0,50^{**}$), la forme des fruits (FFR, $r = 0,28^*$). D'autres corrélations ont été également observées entre la longueur des graines (LOG) et le poids et largeur des graines (PG, $r = 0,53^{**}$; LOG, $r = 0,51^{**}$) et entre largeur (LAG) et le poids des graines (PG, $r = 0,53^{**}$).

Tableau 16 : Matrice de corrélation les caractères quantitatifs et qualitatifs étudiés chez les 60 géotypes parents

Caractère	HA	EA	NR	DA	HPF	LOF	LAR	LOFR	LAFR	PF	LOG	LAG	PG	% UA	% DA	% TA	SP	FA	FF	FAP	FB	FFR	MFR	EFR	FG
HA	1																								
EA	0,64**	1																							
NR	-0,42	0,32*	1																						
DA	0,72**	0,33	-0,38	1																					
HPF	0,33**	-1,02	-0,17	-0,37	1																				
LOF	0,14	0,1	0,06	0,28	0,02	1																			
LAR	-0,05	-0,09	0,07	0,22	0,01	0,48**	1																		
LOFR	0,25	0,16	-0,03	0,32	-0,199	-0,1	0,26*	1																	
LAFR	0,18	0,16	-0,08	0,52*	-0,18	-0,20	-0,15	0,39**	1																
PF	0,24	0,24	0,03	0,18	-0,20	-0,12	-0,02	0,53**	0,59**	1															
LOG	0,21	0,18	-0,04	0,26	-0,14	-0,12	0,07	0,77**	0,35**	0,63**	1														
LAG	0,34**	0,45**	0,04	0,48*	-0,20	0,05	-0,13	0,27*	0,45**	0,35**	0,54**	1													
PG	0,15	0,26*	-0,09	0,01	0,07	0,09	-0,06	0,34**	0,50**	0,53**	0,51**	0,53**	1												
% UA	-0,07	-0,17	0,18	0,13	0,05	0,01	-0,12	-0,02	-0,10	0,01	0,02	-0,17	-0,16	1											
% DA	0,12	0,02	-0,20	-0,13	-0,04	-0,01	0,09	0,04	0,07	-0,01	-0,01	0,13	0,15	-0,97**	1										
% TA	-0,10	0,01	-0,03	0,07	-0,05	0,01	0,05	-0,05	0,16	-0,02	-0,07	0,23	0,13	0,52**	-0,70**	1									
SP	0,02	-0,25	-0,02	0,27	-0,38**	-0,02	0,21	0,29*	0,28*	0,12	0,12	0,09	0,15	0,07	-0,07	0,16	1								
FA	-0,10	-0,13	-0,15	-0,16	0,13	-0,23	0,10	0,03	-0,1	-0,01	0,06	-0,17	0,05	0,32*	-0,31*	-0,32*	-0,19	1							
FF	0,04	-0,03	0,21	0,03	-0,21	0,03	0,10	-0,14	0,11	0,14	-0,23	0,01	0,01	0,06	-0,06	0,12	0,13	-0,26*	1						
FAP	-0,36**	-0,02	-0,31*	0,16	-0,21	-0,09	-0,23	-0,16	-0,13	-0,16	-0,06	-0,09	-0,16	0,02	-0,02	-0,05	-0,1	0,15	-0,20	1					
FB	0,07	-0,14	0,26*	0,12	-0,01	-0,23	-0,15	0,13	0,38**	0,17	0,04	0,09	-0,13	-0,11	0,10	0,09	0,04	-0,14	0,17	-0,10	1				
FFR	0,05	0,09	-0,05	0,4	-0,03	0,1	-0,10	-0,19	0,28*	0,18	-0,19	0,07	0,08	0,05	-0,10	-0,04	-0,07	-0,06	0,30*	0,10	-0,02	1			
MFR	0,12	0,09	-0,12	-0,05	0,32*	0,09	0,11	0,20	0,06	0,02	0,04	-0,16	0,19	-0,17	0,18	-0,02	0,07	-0,1	-0,14	-0,17	-0,14	-0,07	1		
EFR	-0,3*	-0,19	-0,14	-0,36	0,47**	0,06	0,08	-0,15	-0,17	-0,13	-0,05	-0,23	0,06	0,07	-0,07	-0,13	-0,24	0,27*	-0,19	-0,04	-0,07	-0,05	0,13	1	
FG	0,04	0,18	0,11	-0,49*	0,11	0,29*	0,05	-0,24	0,01	0,05	-0,19	-0,04	0,2	-0,02	0,02	-0,05	-0,18	0,05	0,11	-0,09	-0,35**	0,41**	0,18	0,23	1

3.2 Analyses multivariables des génotypes parents

3.2.1 Structuration morphologique par ACP

L'Analyse en Composantes Principales a été effectuée sur une matrice de données de 60 génotypes et sur la base des 12 variables quantitatives et qualitatives des fruits et graines. Cette analyse permet de connaître la relation existante entre l'ensemble des caractères morphologiques étudiés afin de sélectionner les caractères les plus discriminants. Le **tableau 17** donne une estimation de la variabilité représentée par chaque axe. Les trois premiers axes ont une valeur propre supérieure à 1 et permettant d'expliquer 70,48% de la variance cumulée ce qui est une bonne approximation de la variation totale des données normalisées.

Tableau 17 : Valeurs propres, variance et variance cumulée des trois premières composantes principales

Axes	Valeur Propre	Variance %	Variance Cumulée %
1	3,43	31,26	31,26
2	2,55	23,21	54,47
3	1,76	16,01	70,48

La première composante a été définie par la largeur des fruits, la longueur des graines, le poids des fruits, la largeur des graines et le poids des graines, en d'autres termes la taille des fruits et des graines. Concernant l'axe 2, il a été expliqué principalement par le nombre des amandons. Les valeurs positives de cet axe ont été liées aux graines de 2 à 3 amandons et les valeurs négatives ont été représentées par les graines à un amandon. Cette composante est ainsi assimilée à la fertilité des graines (nombre d'amandons). L'axe 3 a été défini par la longueur des fruits et des graines c'est-à-dire la forme (**Tableau 18**).

Tableau. 18 : Contribution des 12 caractères de fruits et graines à la définition des axes 1, 2 et 3 de l'analyse en composantes principales

Caractère	Composante 1	Composante 2	Composante 3
Longueur des fruits (cm)	0,38	0,01	0,83
Largeur des fruits (cm)	0,89	0,06	-0,07
Longueur des graines (cm)	0,49	-0,06	0,79
Poids des graines (g)	0,63	0,05	0,20
Graine à un amandon	-0,07	-0,68	0,01
Graine à deux amandons	0,02	0,94	0,05
Graine à trois amandons	0,20	0,71	-0,21
Largeur des graines (cm)	0,61	0,11	0,16
Epine des fruits	-0,37	0,02	0,06
Poids des fruits (g)	0,79	-0,04	0,37
Forme de fruits	0,17	-0,07	0,13
Forme de graines	0,02	0,06	0,07

La dispersion des différents génotypes étudiés dans l'espace formé par les axes principaux 1, 2 et 3 de l'ACP, a montré que la majorité des arbres ont été rassemblés dans la zone centrale de cet espace (**Figure 18**). Cependant, certains génotypes ont été dissociés de ce groupe. En effet, du côté positif de l'axe 1, les individus G1, G21, G27, G28, G46, G48 et G58 ont été caractérisés par des graines larges et longues et un poids de fruits important. Cependant, le sens positif de l'axe 2 montre que les génotypes G11, G12, G14, G17, G18, G20, G22, G26, G30, G34 et G42 ont été marqués par des graines à plus d'un amandon. En ce qui concerne l'axe 3, les individus G26, G27 et G31 situés du côté positif ont des fruits et des graines longues. L'analyse montre que le génotype G11 a été classé très loin du reste, il a été caractérisé par un taux élevé des graines avec trois amandons.

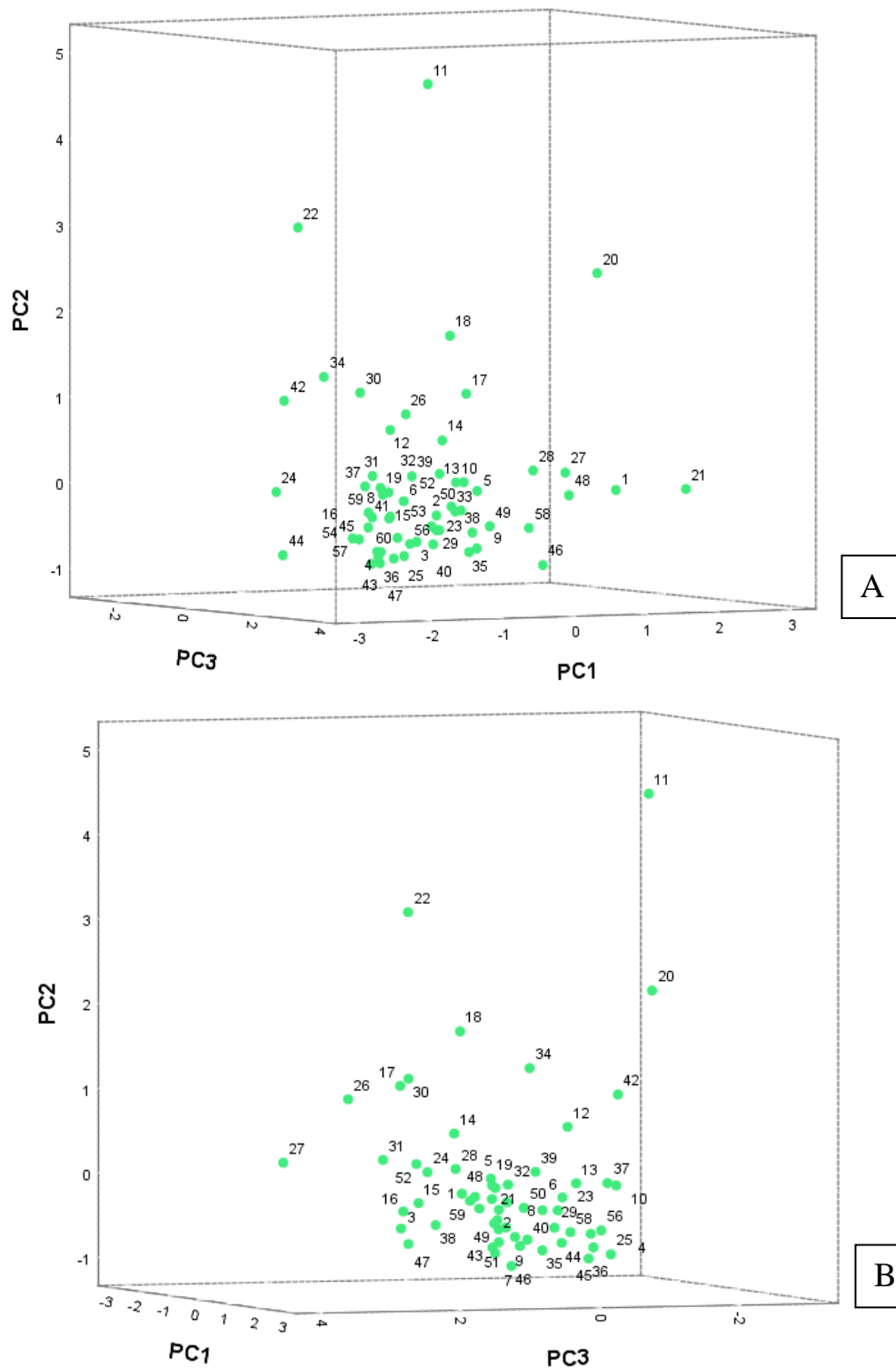


Figure 18 : Projection de 60 génotypes sur les trois premières composantes de l'ACP expliquant 70,48 % de la variabilité totale en se basant sur 12 variables liés à la pomologie des arbres.
(A) et (B) : les deux angles d'observation

3.2.2 Structuration morphologique par Classification Ascendante Hiérarchique

L'utilisation de la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) pour la structuration des variables permettra d'identifier les groupes phénotypiques homogènes et les caractères expliquant l'origine de variabilité des génotypes sélectionnés. La CAH a été réalisée par le calcul des distances Euclidiennes sur la base des 12 variables quantitatives et qualitatives des fruits et des graines.

A 25% de similarité, ce qui appuie la grande variabilité des génotypes en analyse, le dendrogramme a donné deux groupes majeurs. Le premier grand groupe I-A contenant seulement un arbre sur les 60 individus étudiés. Ce génotype (G39) est caractérisé par des fruits de grandes tailles et des graines rondes à trois amandons. Le deuxième grand groupe I-B a été composé de 59 individus et scindé également en deux sous-groupes. Le sous-groupe II-A comprend 48 individus et le second II-B couvre 11 arbres (G4, G17, G40, G41, G45, G48, G51, G52, G56, G57, G58). Ces 11 génotypes ont été distingués par une maturité précoce des fruits et des graines avec un ou deux amandons. Le dendrogramme a montré que les individus collectés dans différentes provinces du Maroc ont été répartis sur tous les clusters (**Figure 19**).

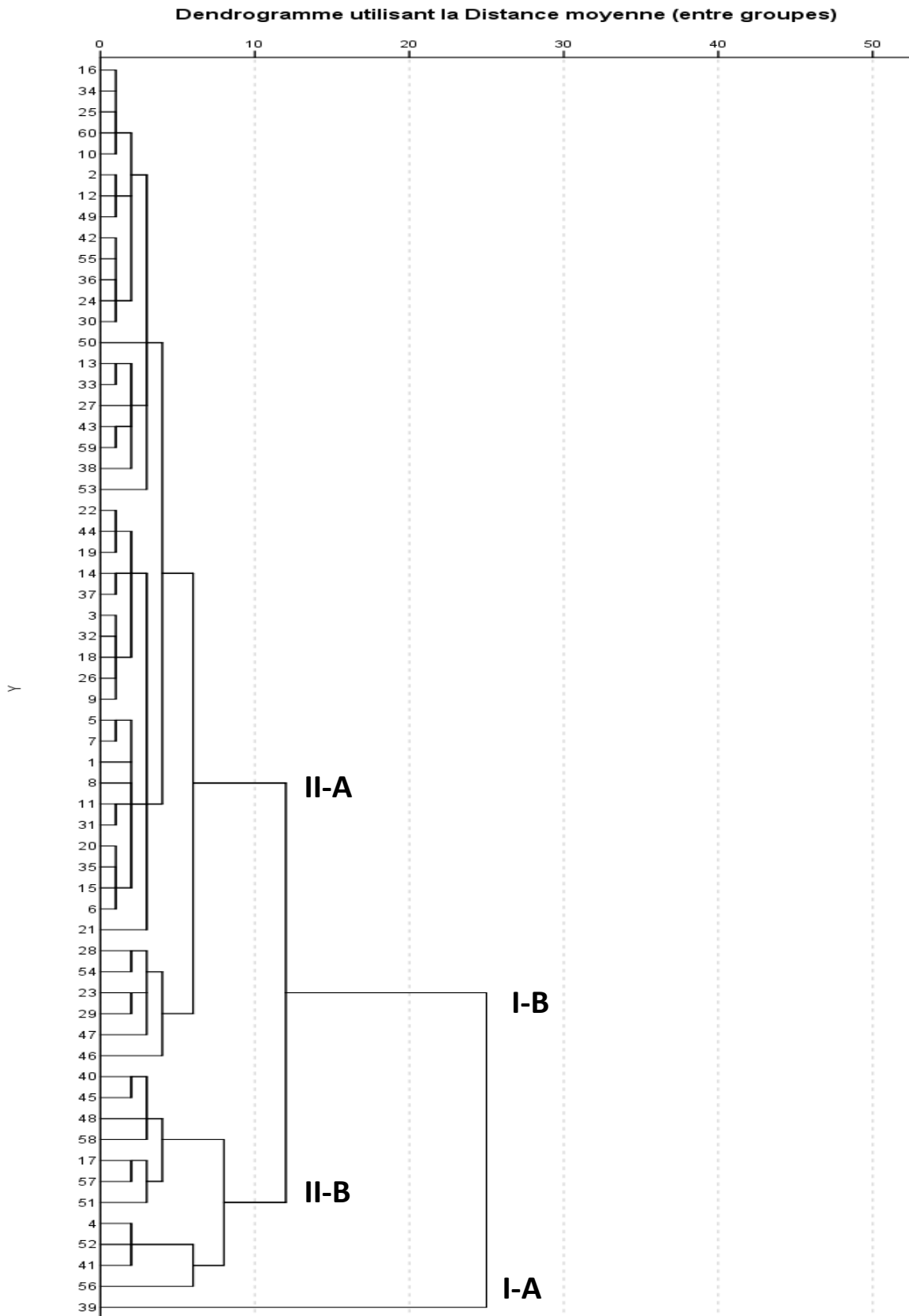


Figure 19 : Regroupement des 60 génotypes- parents sur la base de 12 caractères phénotypiques en utilisant la méthode de Ward des distances Euclidiennes

3.3 Evaluation morphologique de la descendance

3.3.1 Etude de la diversité génétique

Après la caractérisation agromorphologique des parents, les familles de demi-frères, plants issus des graines de chaque parent, ont été placés individuellement sous conditions contrôlées, dans une serre vitrée pendant 6 mois. Ensuite, cinq génotypes de chaque famille ont été désignés sur la base morphologique pour les analyses moléculaires. La sélection de ces génotypes a reposé sur leur homogénéité phénotypique. En effet, les plants ayant les mêmes allures, tailles, aspect de feuilles et densité de ramification ont été sélectionnés pour les analyses plus approfondies de similarité génétique, par génotypage. Un total de 300 génotypes a été utilisé pour cette étude.

Concernant l'analyse moléculaire des 300 génotypes étudiés issues des 60 arbres (**Tableau 19**), un total de 79 allèles a été détecté par les 5 marqueurs utilisés. Ils ont varié de 8 allèles (ASMS20) à 20 allèles par locus (ASMS2012-37). La valeur moyenne d'indice d'information de Shannon (I) a été de 2,26, avec une plage de valeurs allant de 1,19 à 2,77.

L'hétérozygotie attendue (H_e) pour chaque locus a donné des valeurs allant de 0,55 pour ASMS20 à 0,93 pour ASMS2012-37, avec une moyenne de 0,83. ASMS2012-37 et ASMS2012-41 se sont révélés les marqueurs les plus polymorphes, tandis que ASMS20 était le moins polymorphe. La valeur moyenne de l'hétérozygotie observée a été de 0,67, avec un intervalle qui varie de 0,39 (ASMS20) à 0,75 (ASMS2012-37). L'indice de fixation calculé pour les 5 loci a enregistré des valeurs variant de 0,11 pour ASMS04 à 0,29 pour ASMS20 avec moyenne de 0,195 (**Figure 20**).

Tableau 19 : Paramètres de diversité génétique obtenus avec les 5 locus SSR chez les 300 individus d'arganier

Marqueur	Allèles	N	Na	Ne	I	Ho	He	PIC	F
ASMS01	138-200	300	15	7,80	2,29	0,71	0,87	86,00	0,19
ASMS2012-41	100-300	300	19	10,64	2,55	0,73	0,91	89,85	0,19
ASMS2012-37	170-370	300	20	14,02	2,77	0,75	0,93	92,41	0,19
ASMS20	100-450	300	8	2,21	1,19	0,39	0,55	51,58	0,29
ASMS04	120-350	300	17	9,57	2,48	0,79	0,89	88,68	0,11

N : Taille de la population (nombre d'individus génotypés) ; **Na** : Nombre moyen d'allèles détectés ; **Ne** : Nombre moyen d'allèles attendu ; **PIC** : Pourcentage de loci polymorphes ; **Ho** : Hétérozygotie observée ; **He** : Hétérozygotie attendue ; **F** : indice de fixation.

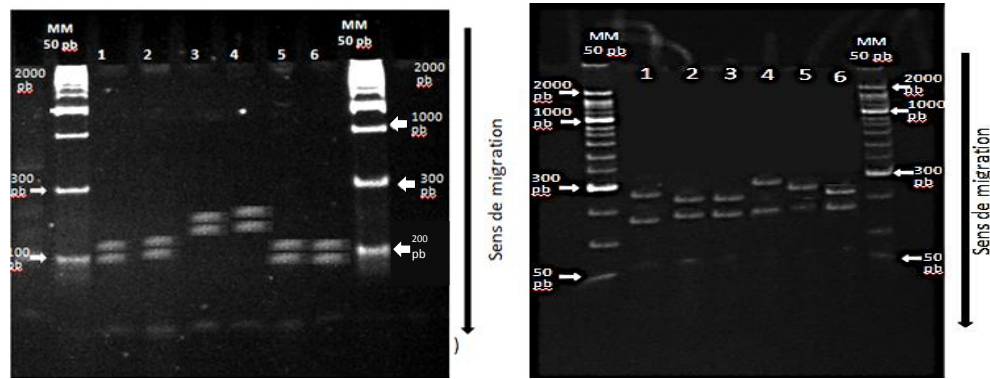


Figure 20 : Migration sur gel de polyacrylamide de 6 génotypes des deux amorces : (A) ASMS04 et (B) : ASMS2012-37

La **figure 21** représente les moyennes des paramètres alléliques, calculées pour chaque famille de demi-frères, les résultats ont montré que le nombre moyen d'allèles (N_a) a fluctué entre 1,6 et 2,8. La valeur minimale a été enregistrée chez les demi-frères F4, F9, F11, F20, F29, F30 et F55, et la valeur maximale a été observée chez F10 et F36. En ce qui concerne le nombre efficace moyen d'allèles, les valeurs maximales et minimales ont varié de 1,4 (F9, F29 et F30) à 2,5 (F10). La présence des allèles privés ou rares a été détectée chez 10 familles (F7, F10, F13, F14, F21, F25, F33, F36, F40 et F44) avec des moyennes entre 0,2 et 0,4. En se basant sur l'indice d'information de Shannon (I), la plus grande diversité a été observée chez les demi-frères F10 et F36 ($I = 0,9$), cependant, la famille F9 ($I = 0,3$) s'est montrée la plus homogène. Les taux moyens d'hétérozygotie attendue (H_e) enregistrés sous l'équilibre de HW, qui reflètent la diversité génétique, n'ont pas dépassé 0,6. En effet, l'intervalle d'hétérozygotie attendue est positionné entre 0,2 (F9, F29 et F30) et 0,6 (F10).

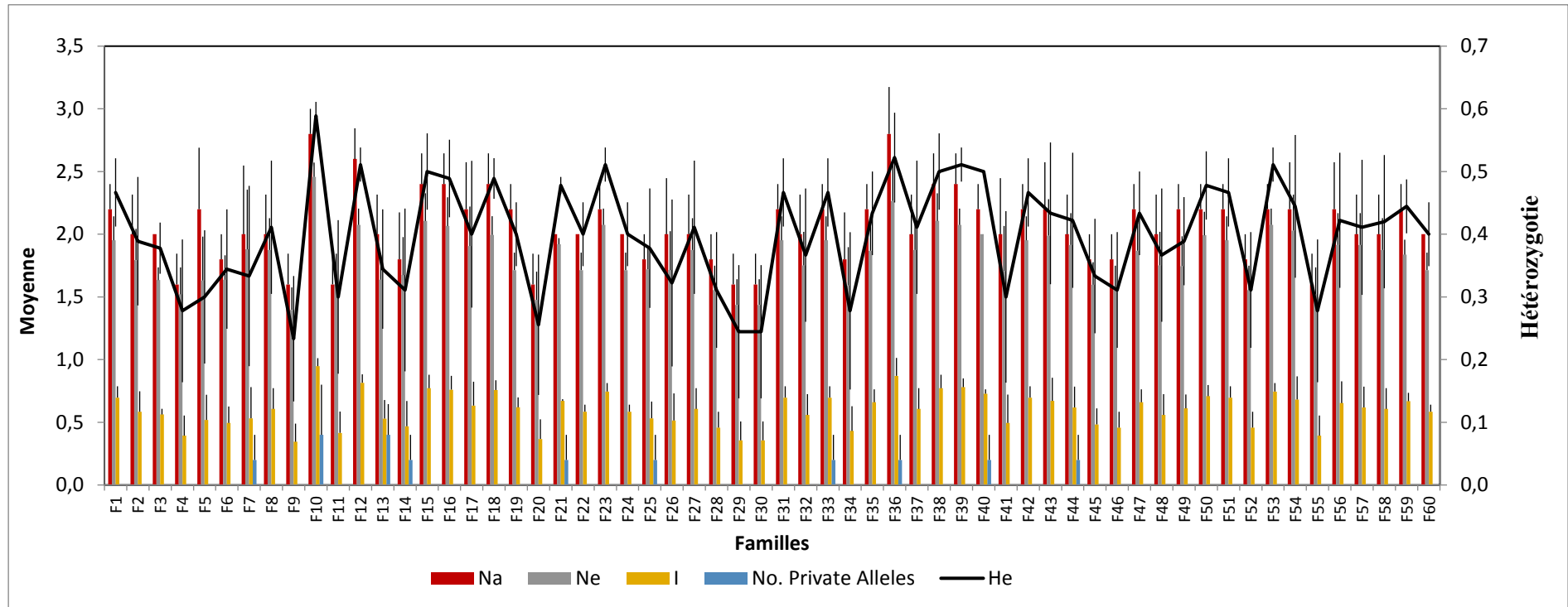


Figure 21 : Moyenne des paramètres de diversité génétique obtenus avec les 5 locus SSR chez 300 individus d'arganier appartenant à 60 familles

Na : Nombre moyen d'allèles détectés ; **Ne :** Nombre moyen d'allèles attendus ; **No :** Nombre moyen d'allèles privés ; **He :** Hétérozygotie attendue.

La comparaison inter et intra familles par l'analyse de la variance moléculaire (AMOVA), réalisée à partir des distances génétiques de Nei (1972) entre les paires d'individus, a révélé que la majeure proportion de la variabilité est due à l'effet famille (79%, $P < 0,001$) et que seulement 21% de la variabilité réside au sein des génotypes de la même famille (**Tableau 20**).

Tableau 20 : Résultats de l'analyse de la variance moléculaire (AMOVA) et distribution de la variabilité inter et intra-famille

Source	Somme des carrés	Variance estimée	Variabilité %	P Value
Inter-famille	330,07	1,71	79%	<0,001
Intra-famille	55,33	0,46	21%	<0,001
Total	385,40	2,17	100%	

3.3.2 Structuration de la descendance

L'analyse Bayésienne de regroupement vise à estimer la structure génétique d'un ensemble d'individus en rassemblant ces derniers dans des groupes, sur la base de leurs profils génétiques. Elle permet l'identification de groupes génétiquement différents (pools génétiques). En effet, le regroupement bayésien a été effectué pour les 300 génotypes issus des 60 parents.

La procédure d'Evanno (2005), qui permet d'évaluer le nombre probable K (nombre de pools génétiques) a montré que la structure génétique la plus représentative est obtenue pour $K=2$ (avec $\Delta K = 14,7$) (**Figure 22**).

La structuration génétique des 300 génotypes a montré que chaque famille de demi-frères formait un groupe génétique distinct (**Figure 23**), traduisant ainsi la très forte divergence entre les têtes de famille. Les résultats ont également montré et confirmé que les individus appartenant à la même famille sont homogènes et très proches sur le plan génétique. En effet, la majorité des individus de la descendance partagent le même cluster génétique.

En outre, si les individus ne peuvent pas être des clones, leurs similitudes génétiques sont indiscutables, c'est-à-dire, les demi-frères sont issus du croisement des parents génétiquement en équilibre allélique.

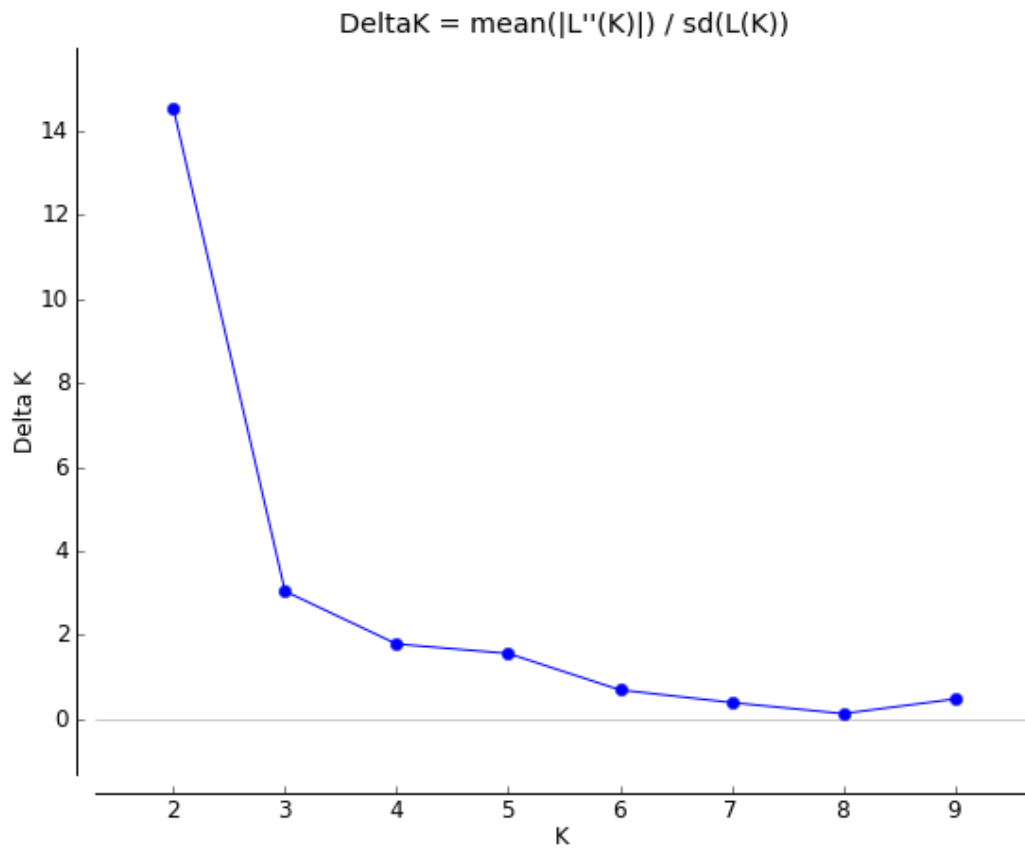


Figure 22 : Détermination du nombre de groupes de populations (K 2) d'arganier à partir des données microsatellites

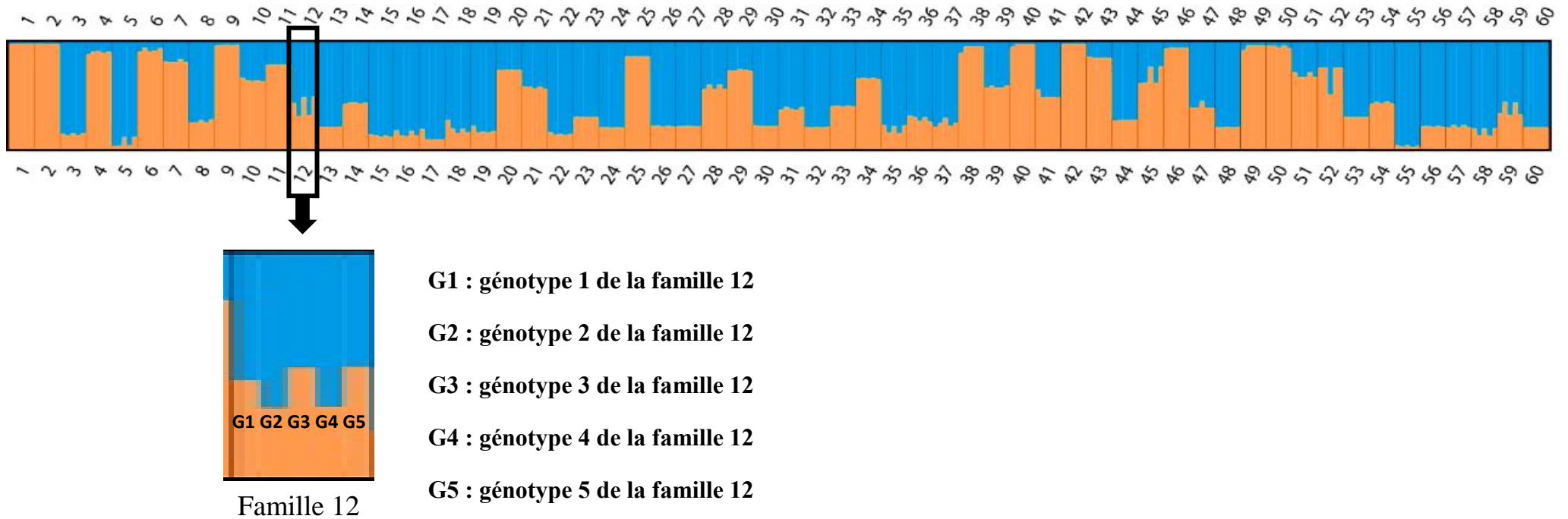


Figure 23 : Estimation de la structure des génotypes d'arganier. Chaque famille de cinq individus est représentée par une ligne verticale segmentée en 2 parties colorées (orange et bleu). Une partie correspond à un cluster d'appartenance déterminé par le programme STRUCTURE. Cette illustration a été obtenue par le logiciel DISTRUCT (Rosenberg, 2004), à partir des résultats du programme STRUCTURE

4. Discussion

La caractérisation de la variation phénotypique des espèces végétales à l'échelle intra-spécifique permet d'estimer la structuration de leur variabilité génétique. De plus, elle fournit des informations utiles sur la valeur agronomique des espèces pour les programmes de sélection et d'exploitation des ressources phytogénétiques. Dans cette partie, nous avons cherché à comprendre la structure de la variation phénotypique des génotypes d'arganier, dans leur site d'origine, en utilisant des descripteurs morpho-phénologiques.

L'originalité de cette étude revient aux origines différentes de la collection. Ainsi, des génotypes de Rabat, Guelmim, Essaouira et Agadir sont étudiés et comparés. De plus, chaque arbre a été évalué individuellement et également à travers sa descendance, qui sera menée en tests de descendance pour les essais expérimentaux dans différentes régions.

Notre étude a mis en évidence une variabilité intraspécifique importante pour la majorité des caractères étudiés suggérant ainsi que les génotypes présentent des aspects morphologiques très variables. Cette variabilité serait probablement générée par des mécanismes évolutifs liés aux milieux d'origine et aux hybridations naturelles due à la nature allogame de l'arganier et à la pollinisation majoritairement entomophile. L'aspect général des individus analysés dans leurs sites d'origine a montré une large variation morphologique, notamment, pour les paramètres en relation avec la vigueur de l'arbre, qui découlent du nombre de rameaux, la hauteur et l'étalage de l'arbre. Ces caractères ont effectivement révélé un spectre de diversité phénotypique très important et qui varie d'un génotype à autre.

De même et en conformité avec ces résultats, de nombreuses études ont montré la grande variabilité morphologique de la taille des arbres d'arganier expliquée essentiellement par l'effet du génotype et l'âge de l'arbre (Bani-Aameur, 2004 ; Ait Aabd *et al.*, 2011 ; Metougui *et al.*, 2017). Trois formes majoritaires de port ont été identifiées à différentes fréquences. Ces formes : port dressé, semi-dressé et pleureur ont été également décrites dans des études antérieures menées par Rouhi (1991) sur l'arganier.

Le génotype semble le facteur majeur influençant la forme de l'arbre. D'ailleurs, des travaux portés sur le genre *Prunus* ont montré que le caractère forme est contrôlé par l'interaction de plusieurs gènes (*pl*, *br*, *co* et *ct*) hérités de leurs parents (Bassi & Rizzo, 2000 ; Werner & chaparro, 2005 ; Hollender & Dardick, 2015). La spinosité constitue l'un des

caractères les plus intéressants dans les programmes de sélection. Les arbres non ou faiblement épineux sont très appréciés par les sélectionneurs. Dans notre collection, le niveau de spinosité varie d'un génotype à un autre, vu que trois degrés de spinosité ont été remarqués : faible, moyen et élevé. Cela peut s'expliquer par plusieurs facteurs, notamment les effets environnementaux et le changement évolutif de l'espèce.

Quant aux caractères foliaires, les analyses de la variance portant sur la taille des feuilles ont montré un effet significatif du génotype. En effet, certains arbres occupant le même milieu ont été marqués par la présence des feuilles denses et petites, en revanche d'autres arbres ont été caractérisés par des feuilles larges et moins denses. Nos résultats sont en accord avec ceux de Zahidi *et al.* (2013) qui ont soutenu l'hypothèse de l'existence d'une diversité intraspécifique contrôlée et influencée par le génotype. En plus du génotype, des paramètres liés à l'environnement (Température, nutrition, lumière, pH du sol,...) peuvent influencer la taille et la couleur des feuilles. Pour les traits qualitatifs du limbe, trois formes ont été décrites : obovée, spatulée et lancéolée. Ces formes ont été également signalées par Zahidi (1997) à différentes fréquences.

Le fruit de l'arganier constitue la partie la plus exploitée de l'arbre grâce à son utilisation dans l'extraction de l'huile d'argan cosmétique et alimentaire. L'observation des caractères pomologiques a montré un large éventail de diversité morphologique surtout au niveau de la couleur, la taille et la forme. L'examen des résultats de caractérisation des fruits par individu a indiqué, d'une part, une homogénéité phénotypique élevée des fruits portés par le même génotype surtout la forme et la présence des épines. Par contre, la maturité et la taille ont révélé une certaine hétérogénéité intra-génotypique expliquée par la croissance et la maturité échelonnées des fruits d'arganier. La comparaison inter-génotypique a été réalisée sur des fruits adultes et mûres. En effet, les résultats de la variance sur la taille et le poids unitaire ont exprimé un effet significatif du génotype. Des études préliminaires sur la diversité génétique des génotypes d'arganier ont été en concordance avec nos constatations ce qui confirme le rôle significatif du génotype (Ait Abd *et al.*, 2011 ; Metougui *et al.*, 2017). Pour ce qui est de la forme des fruits, trois formes principales ont été mises en évidence dans notre collection : ovale, fusiforme et ronde. Des études menées par Bani Ameer *et al.*, (1999) dans les arganeraies d'Ait Melloul, Ait Baha et Argana ont identifié ces trois types de formes. Cependant, ils ont signalé l'existence des autres formes : elliptique et subovale. Toutefois, il faut signaler que le contrôle génétique de la forme des fruits a été étudié chez certaines espèces, les résultats ont indiqué que le gène *OVATE* est impliqué dans la régulation de la

forme. Ce gène code pour une protéine régulatrice de croissance et qui appartient à la famille « The OVATE family proteins (OFPs) » identifiée la première fois chez la tomate comme régulatrice de forme de fruit (Jian-ping *et al.*, 2012 ; Liu *et al.*, 2014 ; Snouffer *et al.*, 2020). La précocité des fruits est un trait d'une importance majeure pour les programmes de sélection et de domestication. Quatre catégories de génotypes ont été identifiés durant cette étude : génotypes précoces, génotypes normaux, génotypes tardifs et génotypes à double production annuelle précoce et tardif. Cette variabilité observée chez les 60 individus peut être expliquée par plusieurs facteurs : le génotype et son interaction avec l'environnement, la période de floraison qui est contrôlée également par des facteurs intra et extrinsèques, la pollinisation entomophile et la maturation de fruit.

Aussi, en analysant les résultats du noyau ou graine, nous avons remarqué que l'évolution des paramètres de taille, poids et forme ont été similaires à celle des fruits. Les analyses de la variance du poids et de taille ont été significatives. Il est à noter aussi que ces résultats s'accordent avec ceux obtenus ultérieurement par Zahidi *et al.*, (2013). En ce qui concerne les amandons, le nombre d'amandons par graine chez les génotypes étudiés a varié de 1 à 3 amandons par graine avec dominance des graines à un amandon. D'autres études préliminaires ont montré l'existence des graines avec 4 et 5 amandons (Ait Abd *et al.*, 2012). Durant notre étude, l'observation des graines a révélé la présence des graines de 2 à 4 loges. Ces loges correspondent aux carpelles protégeant les ovules. Donc le nombre de loges renseigne sur le nombre maximal des amandons qu'on peut avoir dans une graine. Ce nombre dépend de la pollinisation croisée forcée par l'allogamie.

L'analyse du degré d'association entre les différentes caractéristiques morphophénologiques a montré des corrélations importantes, ces corrélations peuvent être dues à des phénomènes de compensation physiologique ou à des associations génétiques. Une forte corrélation positive a été observée entre les paramètres liés à la vigueur, en effet, les arbres avec une grande hauteur ont un diamètre et un étalage de l'arbre élevés. Ce résultat est en accord avec celui de Buba (2013) qui a souligné la présence de corrélations positives entre le diamètre, la hauteur d'arbre et la longueur chez l'espèce, *Vitellaria paradoxa* C.F., appartenant à la famille des Sapotaceae. Des corrélations significatives ont été également obtenues pour les caractères des fruits et des graines. Ce résultat indique que l'utilisation d'un descripteur pomologique tel que la longueur des fruits suffit pour caractériser les fruits et graines d'arganier. Par exemple, il y a 77,5% de chance de pouvoir faire une bonne estimation de la longueur de la graine en se référant à la valeur de la largeur des fruits. Metougui *et al.*, (2017)

ont montré aussi l'existence des corrélations significatives à l'intérieur de chaque catégorie de caractères pomologiques. Le poids et la taille des fruits sont fortement corrélés et hérités en tant que traits complexes (Zhang *et al.*, 2010 ; Pereira Silva *et al.*, 2013). Ils sont des caractères quantitatifs résultant de l'action combinée de plusieurs gènes et de facteurs environnementaux tels que la santé des plantes, les conditions climatiques (fluctuations de température), l'humidité du sol, la nutrition des plantes ainsi que les pratiques culturelles (Cassia *et al.*, 2015).

Les analyses multivariées basées sur les caractères descriptifs des fruits ont montré une forte variation. Les résultats ont montré que les caractères relatifs aux fruits et graines sont hautement discriminants. Ces résultats sont en accord avec ceux d'Ait Abd *et al.*, (2012) dont l'étude multivariée a révélé que le poids et la taille des fruits et des graines, influencent hautement le regroupement des génotypes. En effet, ces caractères pomologiques pourraient être des caractères pertinents pour la classification des arbres d'arganier identifiés sur la base des descripteurs morphologiques. Les résultats montrent également qu'il n'y a pas d'effet de l'origine géographique sur la répartition des individus dans les groupes formés par l'analyse CHA. Ce résultat est en accord avec celui observé chez *Prunus avium* L. (Rakonjac *et al.*, 2014). L'analyse globale de tous les caractères illustre une grande diversité qui peut avoir des implications importantes pour la gestion des ressources génétiques.

La pollinisation croisée entre les arbres d'arganier peut donner naissance à des variations phénotypiques qui sont largement influencées par des facteurs environnementaux. En revanche, la diversité morphologique pourrait aussi bien être d'origine génétique. Il est donc difficile d'identifier et choisir les génotypes d'arganier pour les essais d'adaptation seulement sur une base morphologique. A cet égard, les analyses moléculaires ont été indispensables pour la sélection de la descendance pour l'étude des interactions génotype x environnement.

En parallèle à la caractérisation morphologique, l'analyse moléculaire s'est avérée fondamentale pour l'analyse de la proximité génétique en excluant tout effet de l'environnement ou de l'âge. En effet, 300 descendants ont été évalués avec les 5 marqueurs microsatellites répartis dans l'ensemble du génome d'arganier (El Bahloul *et al.*, 2014) et qui ont été principalement sélectionnés pour leur large polymorphisme.

Le génotypage effectué a mis en évidence une variabilité importante inter-famille et une très faible variabilité intra-famille. Cette grande variabilité génétique inter-famille pourrait être attribuée à son mode de reproduction allogame et aux origines géographiques des parents.

Ces constatations rejoignent les résultats des études menées par El Bahloul *et al.* (2014), Mouhaddab *et al.* (2016) et Yatrib *et al.* (2017) sur des génotypes d'arganier. Les premiers résultats rapportés par la littérature, de génotypage par des amorces des SSR spécifiques à l'arganier ont indiqué un taux d'hétérozygotie élevé pour 11 marqueurs (ASMS01, ASMS2012-41, ASMS2012-37, ASMS20, ASMS04, ASMS19, ASMS31, ASMS2012-04, ASMS2012-10, ASMS2012-22, ASMS2012-34), ce taux varie entre 0,545 et 0,887 pour un total de 150 arbres (El Bahloul *et al.*, 2014). De même, le génotypage de 240 arbres issus de différentes régions par les trois marqueurs ASMS01, ASMS2012-37 et ASMS20, a montré que le pourcentage de polymorphisme (PIC) et le taux d'hétérozygotie sont élevés dépassant ainsi 90% et 0,7 respectivement (Yatrib *et al.*, 2017). Ce même constat a été observé dans notre étude. En effet, le PIC et l'hétérozygotie ont enregistré des valeurs importantes autour de 86% et 0,7 respectivement pour tous les marqueurs, à l'exception d'ASMS20, dont le PIC a été de 51% et l'hétérozygotie a été de l'ordre de 0,38. Le taux d'hétérozygotie élevé peut être expliqué par l'élimination (par sélection naturelle) des homozygotes et le maintien des hétérozygotes du fait qu'ils seraient plus aptes à affronter les aléas climatiques et à s'adapter aux changements de l'environnement.

Les marqueurs moléculaires en particulier les SSR constituent un outil très efficace pour le rapprochement des individus, la restitution des liens de parenté et l'établissement des croisements. Hama-Ali *et al.* (2015) ont examiné l'illégitimité chez 200 descendants demi-frères d'*Elaeis guineensis* appartenant à 4 familles, les résultats des analyses de paternité via les marqueurs SSR ont permis de détecter la présence des individus illégitimes et identifier leurs parents d'origine. D'autre part, l'évaluation de neuf familles de demi-frères de noix du Brésil par dix locus microsatellites a révélé que les descendants appartenant au même arbre (famille) ont présenté les mêmes allèles. Pourtant, la diversité entre les familles a été très considérable (Guistina *et al.*, 2017). Dans le même cadre et à l'issue de cette étude, l'AMOVA a évoqué l'existence d'une différenciation génétique relativement faible entre demi-frères et large entre les familles. Une telle signature génétique pourrait être expliquée par la proximité génétique entre des génotypes appartenant à la même plante mère.

Ces résultats sont importants car ils montrent que même si l'arganier est une espèce allogame, c'est-à-dire que les demi-frères ont initialement 50% de la constitution génétique de leur mère, le flux génétique reste faible, dans les conditions qui respectent le modèle de l'équilibre de Hardy-Weinberg. Ces principes sont :

1. La population est panmictique et croisements aléatoires (panmixie),
2. La population est "infinie" (très grande : pour minimiser les variations d'échantillonnage).
3. Absence de toute force externe à travers la sélection, la mutation, la migration, qui induisent une introduction de nouveaux allèles ou une perte des allèles existants, ce qui perturbe les combinaisons classiques par la formation de nouvelles.
4. Les générations successives sont discrètes (pas de croisement entre générations différentes).

Ces conditions sont généralement respectées dans le milieu naturel. L'échantillonnage réalisé a été aléatoire ce qui a donné la même probabilité de collecter différents génotypes d'arganier, abstraction faite de leurs caractéristiques apparentes. C'est ce qui explique les résultats observés ici.

L'analyse de STRUCTURE a été utilisée avec succès dans une grande variété d'études de génétique des populations, y compris les études de structure génétique, la distinction des races et la détection des hybrides entre assortiments cultivés et sauvages (Coart *et al.*, 2003 ; Koopman *et al.*, 2007). L'analyse de la structuration par l'approche bayésienne (**Figure 23**) indique la présence de deux pools génétiques chez les génotypes sélectionnés partageant une base génétique étroite, c'est-à-dire, les demi-frères partagent majoritairement le même pool allélique. Chez la descendance de 21 arbres de *Tibouchina pulchra*, l'analyse de la structuration génétique a donné naissance à des groupes à une forte homogénéité composés des individus apparentés (Brito *et al.*, 2016). La structuration des génotypes a permis de confirmer les résultats de l'AMOVA. En effet, les génotypes de chaque famille semblent être très proches et homogènes. Ceci est peut-être expliqué par le fait que les populations d'arganier dont les graines échantillonnées se trouvent en équilibre car la pollinisation et croisement se font entre les arbres voisins. Selon la théorie de l'équilibre de Hardy-Weinberg, les fréquences alléliques et génotypiques sont en équilibre d'une génération à l'autre. Autrement dit, les fréquences alléliques et génotypiques restent constantes d'une génération à l'autre. A l'issue des résultats moléculaires, trois génotypes les plus proches génétiques sur les 5 analysés ont sélectionnés et considérés comme matériel génétique de base pour les essais d'adaptation.

Pour l'installation des essais et l'évaluation des interactions génotype x environnement, la formation des pools génétiques homogènes s'avère nécessaire pour la synchronisation de la

floraison et fructification au sein du même groupe. De ce fait, trois groupes de 20 individus ont été prédéfinis sur une base morphologique. Ensuite, une Analyse Factorielle Canonique a été réalisée par les marqueurs moléculaires SSR (**Figure 24**). La projection des individus sur le plan formé par les deux premiers axes expliquant 100% de la variabilité totale (Axe 1 : 68,43% et Axe 2 : 31,57%) a révélé une large séparation entre le pool 1 (jaune) et le pool 2 (bleu). Cependant, le pool 3 (blanc) a été situé entre les deux pools 1 et 2 et se chevauche avec les deux. Cette analyse nous a permis de confirmer le regroupement des trois groupes appuyés sur la sélection morphologique.

La grande diversité morphologique et génétique révélées au sein de ce complexe espèce est sans doute révélatrice d'un potentiel génétique important pour les analyses d'adaptation et l'étude de comportement sous conditions environnementales contrastées.

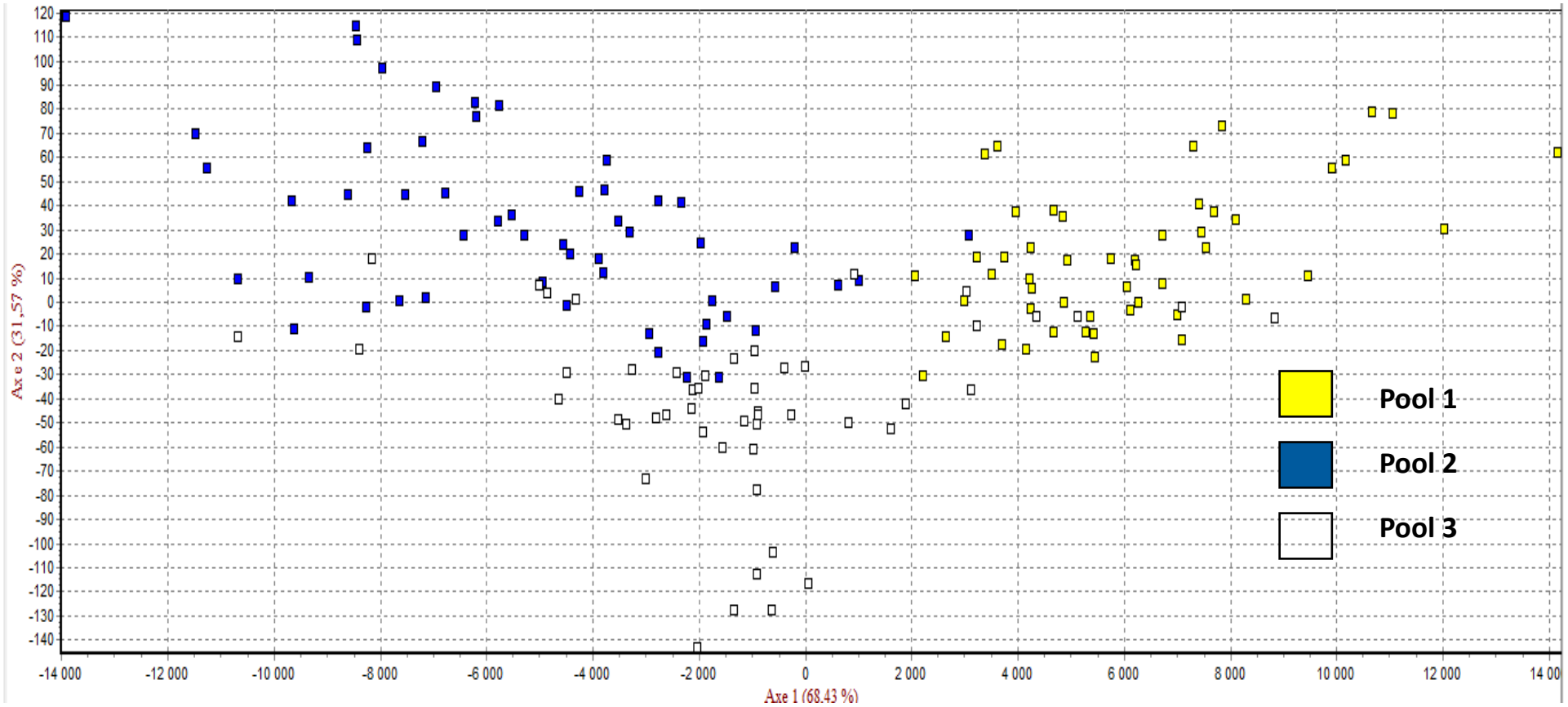


Figure II 24 : Projection de 180 individus sur les deux premières composantes de l'AFC expliquant 100% de la variabilité totale en se basant sur 5 marqueurs SSR (ASMS01, ASMS20, ASMS04, ASMS2012-37 et ASMS2012-41)

5. Conclusion

La domestication des plantes nécessite une méthodologie de recherche intégrative qui regroupe un ensemble de données écologiques, ethnobotaniques, qualitatives et génétiques. Cette partie est une étape clé et fondamentale pour initier le programme d'amélioration génétique de l'arganier, en vue de créer des variétés agricoles plantables dans des vergers.

Dans ce cadre, ce chapitre a pour objectif global d'évaluer et sélectionner des génotypes diversifiés pour suivre leur comportement en se basant sur des analyses morphologiques et moléculaires. Il s'agissait spécifiquement de déterminer les caractères morphologiques qui décrivent les arbres élites et de les classer suivant les caractères morphologiques les plus pertinents. Par la suite, évaluer les descendants de chaque arbre par des marqueurs moléculaires.

Les résultats morphologiques ont mis en évidence une forte diversité phénotypique et génétique. Les descripteurs morphologiques étudiés ont reflété une variabilité très importante au sein des 60 arbres étudiés. Des corrélations significatives ont été observées entre des caractères végétatifs et des traits des fruits ce qui pourrait avoir des implications dans la sélection précoce des génotypes productifs.

A l'issue des analyses moléculaires, l'examen de 300 descendants via l'utilisation des marqueurs SSR a indiqué une diversité génétique assez importante. En effet, sur la base des indices de la diversité génétique, une diversité faible a été trouvée au sein des familles, voire même, des profils génétiques identiques pour certains demi-frères. Toutefois, une grande différenciation entre les 60 familles a été observée, et qui s'est traduite par une variation intra-famille inférieure à la variation inter-famille. De même, l'analyse de la variance AMOVA sur les distances génétiques de Nei entre les paires d'individus, a révélé que la majeure proportion de la variabilité est due à l'effet famille (79%). La structuration génétique des génotypes a également révélé que chaque famille de demi-frères forme un groupe génétique distinct, traduisant ainsi la très forte divergence entre les têtes de famille.

La combinaison des analyses morphologiques et moléculaires pour chaque individu, nous a permis de sélectionner 180 génotypes groupés en trois pools génétiques, qui sont morphologiquement homogènes et génétiquement proches. Ils seront menés en essais exclusifs, pour les premières évaluations de l'impact des interactions génotype x environnement, à l'échelle nationale et internationale.



**Chapitre III : Etude de l'impact des interactions
Génotype x Environnement**

Chapitre III : Etude de l'impact des interactions génotype X environnement

1. Introduction

Le succès des programmes d'amélioration génétique repose sur la sélection de génotypes productifs et stables. En effet, l'évaluation de l'interaction GXE est essentielle pour formuler des stratégies de sélection vu que les performances des génotypes (les uns par rapport aux autres) peuvent varier en fonction de l'environnement. Généralement, la sélection des plantes est basée essentiellement sur des traits morphologiques et la croissance, qui présentent un modèle complexe d'héritage, ce qui rend la prédiction des réponses des génotypes difficile sous différents environnements (Namkoong *et al.*, 1966). Bien que l'effet environnemental explique 80% ou plus de la variation, les effets des génotypes et l'interaction entre les deux sont les plus pertinents pour la sélection (Yan & Kang, 2002). L'interaction GXE réduit la corrélation entre phénotype et génotype (Rao *et al.*, 2011) et interfère en gains génétiques, ce qui peut créer des difficultés de sélection. L'interaction GXE est l'un des défis majeurs de la sélection végétale, puisqu'elle se produit dans des sols et des conditions climatiques diversifiés (Vencovsky *et al.*, 2012). Afin d'étudier et comprendre les interactions GXE, la mise en place des réseaux expérimentaux multi-environnements est indispensable.

En dépit de l'importance et les rôles irremplaçables de l'arganier à l'échelle nationale et internationale, aucune étude approfondie n'a été réalisée pour comprendre les interactions GXE et les mécanismes d'adaptation adoptés par cette espèce. Dans ce contexte, l'objectif de chapitre est d'analyser l'impact des interactions GXE chez 60 familles de demi-frères, sélectionnées (Voir Chapitre II) menées en essais exclusifs, dans des régions à environnements contrastés. Pour cette étude nous avons utilisé des descripteurs morphologiques et phénologiques pour :

- Comparer les génotypes intra et inter stations d'essais et évaluer les interactions GXE
- Comparer les parents avec leur descendance
- Evaluer et déterminer la stabilité des caractères morphologiques étudiés

Pour atteindre ces trois objectifs, ce chapitre sera subdivisé en trois parties :

- 1) Etude des interactions pool génétique x environnement.
- 2) Etude des interactions génotype x environnement.
- 3) Comparaison des parents avec la descendance.

2. Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal

La présente étude est réalisée dans le cadre d'un programme d'amélioration génétique d'arganier, mené par l'INRA - Rabat et qui a pour objectif général la contribution à l'instauration de l'arganiculture et la création des variétés agricoles plantables, destinées aux vergers agricoles. Le programme de sélection de l'arganier a été initié en 2009. Une étude précise a été réalisée pour déterminer l'itinéraire pour la prospection des zones de répartition de cette espèce. Par la suite, une collecte d'information, de fruits et de feuilles a été réalisée pour chaque arganier échantillonné. Après la collecte, des analyses agromorphologiques, qualitatives et moléculaires ont été réalisées séparément et individuellement pour chaque arbre.

Dans le but d'évaluer les interactions GXE, soixante arbres ont été sélectionnés pour l'évaluation de leur descendance (familles de demi-frères) à travers des essais multilocaux. Au total 180 plants ont été transplantés dans trois sites à raison de 60 génotypes par site. En se basant sur les résultats de proximité génétique et morphologique, 3 génotypes les plus proches génétiquement et phénotypiquement ont été sélectionnés par famille de demi-frères, pour représenter les répétitions dans les différents sites. Ainsi les essais dans les trois régions sont considérés comme des répétitions conformes dans l'espace.

2.2 Sites d'évaluation GXE

Les essais multilocaux ont été conduits au champ dans trois stations expérimentales de l'INRA dont les conditions environnementales sont différentes. Le but est de déterminer le comportement des génotypes et leur réponse à différentes conditions, ce qui permet d'évaluer leur adaptabilité large ou spécifique, données de grande importance pour la destination des plantations chez les agriculteurs. Les stations choisies sont situées à Meknès, Larache et Agadir.

Station expérimentale d'Ain Taoujdat (Meknès)

La station expérimentale d'Ain Taoujdat est située à 30 km de Meknès à une altitude de 550 m, bénéficie d'un climat semi-aride, avec une température minimale moyenne de 2,8°C, une température maximale moyenne de 37°C et une température moyenne de 18,3°C. Les précipitations annuelles moyennes atteignent les 470 mm. Le sol qui domine dans le site est de type neutre et argileux.

Station expérimentale de Larache

Le domaine expérimental de l'INRA à Larache est situé à une altitude de 39 m, il se caractérise par un climat sub-humide avec une période hivernale douce, une température minimale moyenne de 14,4°C, une température maximale moyenne de 28,3°C et une température moyenne de 19,3°C. Les précipitations annuelles moyennes dans la station sont de l'ordre de 630 mm. En ce qui concerne le sol, il est de type sableux et alcalin (pH= 8,1). La région de Larache a été choisie dans cette étude pour son climat qui se rapproche de celui d'Essaouira.

Station expérimentale Malek Zhar d'Agadir

Le domaine Malek Zhar de l'INRA est installé sur une altitude de 80 m, à 47 km d'Agadir, il possède un sol sableux alcalin (pH=8,45) et bénéficie d'un climat aride, avec une température minimale moyenne de 11°C, une température maximale moyenne de 28,9 °C et une moyenne de précipitations annuelles de 224 mm.

2.3 Dispositif expérimental

Dans chaque station expérimentale, les 60 génotypes sont répartis sur trois parcelles ou polycross possédant des caractères communs et en se reposant sur les résultats du chapitre II, chaque parcelle comporte 20 génotypes avec un espacement de 6 m x 6 m. Les individus sont codés de M1- M60 à Meknès de L1 - L60 à Larache et de A1 - A60 à Agadir (1 à 20 pour la parcelle 1, 21 à 40 pour la parcelle 2 et 41 à 60 pour la parcelle 3). Le dispositif expérimental adopté pour chaque parcelle est « **augmented design** » (Figure 25, Tableau 21).

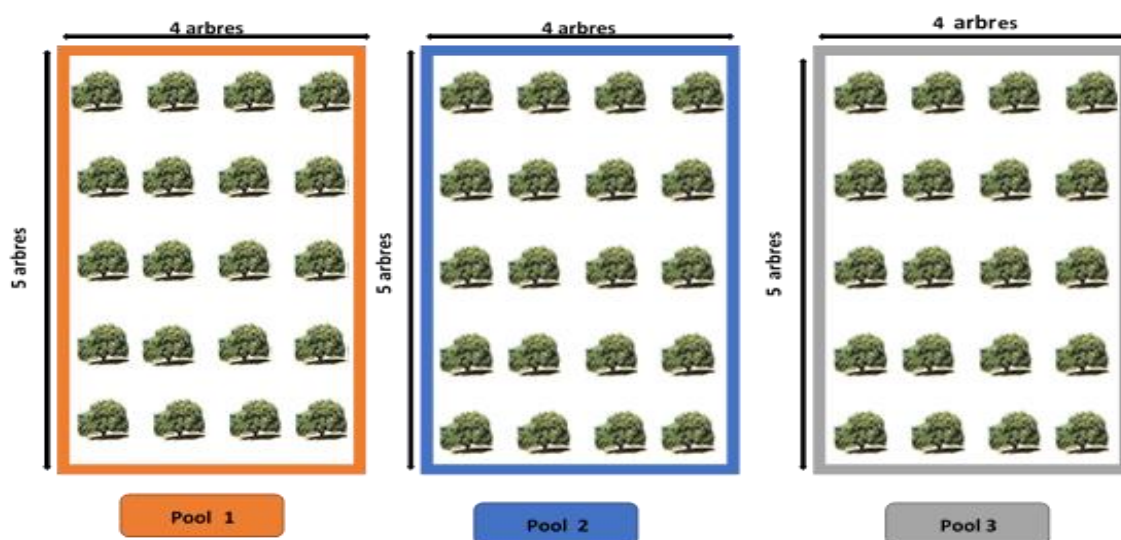


Figure 25 : Dispositif expérimental des essais d'évaluation des interactions GXE pour les 3 parcelles élémentaires de 20 génotypes

Tableau 21 : Codes des trois pools génétiques dans les trois stations

Pool	Meknès	Larache	Agadir
Pool 1	Polycross M1	Polycross L1	Polycross A1
Pool 2	Polycross M2	Polycross L2	Polycross A2
Pool 3	Polycross M3	Polycross L3	Polycross A3

2.4 Installation et itinéraire technique

Après la germination, les plants ont été entretenus et suivis sous serre vitrée à l'INRA-Rabat jusqu'à l'âge de six mois (**Figure 26**). Ensuite, trois plants homogènes (demi-frères) de chaque arbre mère ont été sélectionnés sur une base morphologique et moléculaire pour être transplantés, au niveau des trois stations à conditions environnementales contrastées. L'installation des 180 plants dans les trois stations a été réalisée entre 2014 et 2015.



Figure. 26 : Plants plantés et évoluant sous serre vitrée à l'INRA-Rabat (*nobis*, 2014)

Le protocole adopté pour la transplantation a été le même dans les trois sites. Il est inspiré de celui de l'olivier car c'est une espèce méditerranéenne très proche de l'arganier. La première étape de transplantation consiste à travailler le sol par un labour profond avec 3 disques et un passage croisé au Cover-crop pour l'ameublissement du sol. Ensuite, le piquetage est effectué à l'aide d'une ficelle pour délimiter les parcelles et situer les positions des trous selon le dispositif expérimental. Les trous sont confectionnés pour l'épandage de fumier et d'engrais de fond NPK. Les engrais appliqués de type NPK sont enfouis dans les trous de plantation à raison de : $P_2O_5^-$: 0,3 à 0,4 UF/trou, K_2O : 0,3 à 0,8 UF/trou, N : 0,1 à 0,2 UF/trou. Finalement, chaque plant est transplanté dans un trou et une cuvette est confectionnée autour de lui.

Au cours du développement, les plants sont entretenus et contrôlés régulièrement. L'irrigation est réalisée par un système de goutte à goutte tous les 2 jours. Pour le désherbage, la taille et la fertilisation azotée (azote 33,5%), ils sont apportés selon le besoin (**Figure 27**).



Figure 27 : Transplantation de plants d'arganier dans une parcelle au site de Larache (*nobis*, 2014)

2.5 Caractérisation morphologique

2.5.1 Aspect général

Pour évaluer l'étendue de la diversité morphologique des parents et de leur descendance, 22 caractères morphologiques qualitatifs et quantitatifs ont été utilisés. Ces descripteurs morphologiques sont établis par des études bibliographiques et des observations sur le terrain. La caractérisation phénotypique s'est portée sur l'aspect général de l'arbre, celui des feuilles, des fleurs, du fruit et du noyau. Le **tableau 22** résume les caractères agro-morphologiques étudiés avec leurs codes.

Tableau 22 : Caractères qualitatifs utilisées pour la caractérisation des génotypes d'arganier

	Caractère	Codes			
Aspect général de l'arbre	Vigueur	1 : faible	2 : moyenne	3 : forte	
	Type de croissance	1 : dressée	2 : semi-dressée	3 : pleureuse	
	Densité des branches	1 : faible	2 : moyenne	3 : forte	
	Dominance apicale	1 : présente		2 : absente	
	Densité des épines	1 : clairsemée	2 : moyenne	3 : dense	
	Distance entre les entre-nœuds	1 : courte	2 : moyenne	3 : longue	
	Attitude par rapport à la tige	1 : vers le haut	2 : perpendiculaire	3 : vers le bas	
Feuille	Densité	1 : clairsemée	2 : moyenne	3 : dense	
	Forme	1 : elliptique étroite	2 : elliptique large	3 : ovale étroite	4 : étroite large
	Couleur	1 : vert clair	2 : vert moyen	3 : vert foncé	
Fruit	Forme	1 : fusiforme	2 : elliptique	3 : ovale	4 : globulaire
Graine	Forme	1 : fusiforme	2 : elliptique	3 : ovale	4 : globulaire

La variabilité agro-morphologique des génotypes présélectionnés a été évaluée également à l'aide de descripteurs quantitatifs au laboratoire. Ces descripteurs sont liés principalement aux caractères des feuilles (longueur et largeur), ainsi qu'à des caractères des fruits (longueur, largeur et poids).

2.5.2 Caractérisation géomorphométrique des feuilles

La caractérisation des feuilles est basée sur la mesure de la longueur, largeur ainsi que les analyses géomorphométriques. Cinq feuilles sont prélevées au niveau de chaque génotype.

Pour les analyses géomorphométriques, 20 demi-frères dans chaque site sont comparés. Les feuilles de chaque arbre ont été échantillonnées à une hauteur de 0,5 à 1,5 m autour de la couronne à partir des branches primaires de chaque arbre. Un total de 300 feuilles a été caractérisés morphologiquement, séchées et scannées en utilisant le scanner HP Scanjet G4010.

La procédure de numérisation a été répétée deux fois pour estimer l'erreur de numérisation. Les images scannées sont ensuite utilisées pour enregistrer les points de repère sur les côtés gauche et droit de chaque feuille.

La caractérisation de la feuille entière a été réalisée sur la base d'un ensemble de 61 points repères qui renseignent sur la taille relative et la forme approximative. Tout d'abord, pour chaque feuille, 7 points repère sont fixés et ils sont situés comme suit : lm 1 et 7, début du pétiole ; lm 2 et 6, jonction du limbe avec pétiole ; lm 3-5, la plus grande largeur de la feuille limbe ; lm 4, apex du limbe. Ensuite, les points restants (54 points de repère) ont été placés entre les points fixes pour avoir des données plus précises sur la taille et la forme (**Figure 28**).

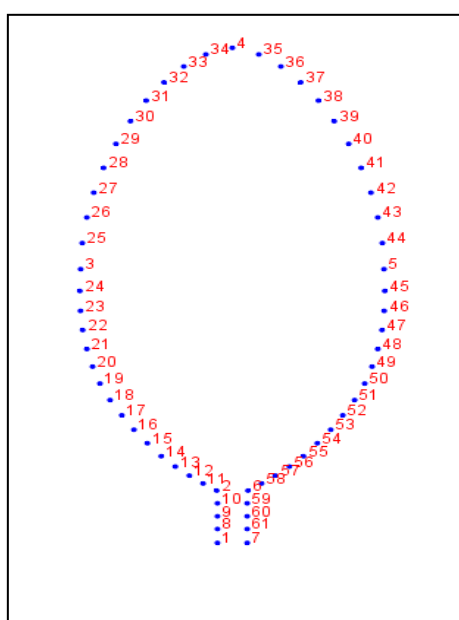


Figure 28 : Représentation des 61 points repères sur une feuille d'arganier

Pour caractériser les feuilles géo-morphométriquement, les logiciels de la série TPS ont été utilisés pour créer des fichiers pour la manipulation et la numérisation des données (Rohlf, 2010) : Au début, un fichier TPS est créé dans TPSUtil32 version 1,74 avec l'extension TPS. Par la suite, le fichier est ouvert dans TPSDig2W32 version 2,30 pour numériser les 61 repères dans le même ordre sur chaque feuille, après avoir défini un facteur d'échelle. Par la suite, le TPS est converti en fichier NTS pour réorganiser les données sous forme de matrice avec des lignes correspondant aux échantillons et des colonnes correspondant aux coordonnées.

2.5.3 Caractérisation morphologique des fleurs

La période de floraison ainsi que la caractérisation morphologique des fleurs ont fait l'objet d'observations durant les trois années de floraison (2017/2018/2019). L'observation

des fleurs sous la loupe est réalisée pour comparer la taille des stylets et des étamines et pour déterminer le nombre de carpelles chez chaque individu.

2.5.4 Caractérisation morphologique des fruits et graines

Les fruits sont collectés au niveau de chaque arbre à la maturité. Cinq fruits et graines de chaque génotype fructifié sont caractérisés au laboratoire par la mesure de leur longueur et de leur largeur à l'aide d'une règle ainsi que par la détermination de leur poids. Le nombre de loges dans chaque graine a été noté pour la détermination du nombre d'amandons par graine.

2.6 Analyses statistiques

Les analyses statistiques sont effectuées à trois niveaux : i) pour comparer les polycross ii) pour comparer les demi-frères à travers les sites iii) pour comparer les parents avec la descendance.

2.6.1 Analyse descriptive

Les statistiques descriptives sont la base de toute analyse de données. En effet, avant d'approfondir l'analyse dans les détails, il faut commencer par la description globale à l'aide de ces statistiques.

Les fréquences, les indices de diversités (Shannon et Pielou J), les moyennes, les écarts-types, les coefficients de variation et les analyses de la variance sont déterminés et calculés pour chaque caractère étudié, afin de comparer et de vérifier la variabilité et la diversité du matériel étudié. Ces analyses ont été obtenues en utilisant le logiciel SPSS.

En termes de géomorphométrie et pour évaluer les variations de taille et de forme des feuilles, une ANOVA de Procrustes (coordonnées des points) (Klingenberg & McIntyre, 1998) a été réalisée en utilisant le centre de gravité en tant que variable indépendante. La taille a été mesurée chez chaque individu en mesurant la dispersion des points repères en fonction de leurs distances par rapport au centre de gravité, qui est le « baricentre » de la configuration (Rohlf, 2000).

2.6.2 Paramètres génétiques

L'héritabilité des caractères quantitatifs des fruits et des graines est étudiée chez la descendance. L'héritabilité au sens large a été estimée comme un rapport de la variance génotypique sur la variance phénotypique et exprimée en pourcentage selon l'équation suivante (Allard *et al.*, 1960) :

$$H^2 = (\sigma^2_g / \sigma^2_p) \times 100$$

Les variances phénotypiques (σ^2_p), génotypiques (σ^2_g) et environnementales (σ^2_e) et le coefficient de variation ont été calculés en utilisant les carrés moyens obtenus de l'ANOVA, comme formulés par Comstock et Robinson (1952) :

$$\text{Variance environnementale } (\sigma^2_e) : \sigma^2_e = \text{MSE}$$

$$\text{Variance génotypique } (\sigma^2_g) : \sigma^2_g = (\text{MSG}-\text{MSE}) / r$$

$$\text{Variance phénotypique } (\sigma^2_p) : \sigma^2_p = \sigma^2_g + \sigma^2_e$$

Où **MSG** : le carré moyen du génotype

MSE : le carré moyen de l'erreur (Variance environnementale)

r : le nombre de répétitions

2.6.3 Analyse de regroupement

L'Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (AFCM) basée sur 12 caractères qualitatifs est effectuée pour regrouper les génotypes en classes homogènes selon leur aspect général. Cette analyse a été obtenue en utilisant le logiciel SPSS.

Pour l'étude morphométrique des feuilles, une analyse multivariable a été effectuée en utilisant le logiciel MorphoJ 1.06d. Pour quantifier la similitude des structures de covariance de feuilles, des corrélations matricielles ont été calculées entre la covariance correspondante. La corrélation matricielle est une procédure pour faire une comparaison globale rapide de deux matrices de covariance (Klingenberg, 2011). Afin de tester l'association statistique, un test de permutation matricielle a été utilisé pour évaluer la corrélation des matrices contre hypothèse nulle (absence de relation entre les matrices). La variation de la forme et de la taille chez les génotypes a été traitée par l'Analyse des Composantes Principales (ACP) basée sur la covariance matricielle de la variation de forme des feuilles.

Une analyse de la discrimination environnementale a été menée sur les données moyennes des feuilles de chaque région. L'Analyse de la Variation Canonique (AVC) est également réalisée dans MorphoJ pour tester et tracer les différences entre les groupes. Pour AVC, la signification statistique a été évaluée avec des tests de permutation (10 000 permutations par test) en utilisant la distance de Mahalanobis (Iwazumi *et al.*, 1997). Les fonctions d'interpolation spline en plaque mince ont été utilisées dans chaque extrémité des axes en forme des grilles de déformation et représentent la variation de forme entre les génotypes.

3. Résultats

3.1 Survie et croissance des plants

L'installation des 180 plants dans les trois stations a été réalisée entre 2014 et 2015. Après la transplantation, la majorité des plants ont montré un développement normal avec un taux de reprise de 99% à Larache 98% à Agadir et 97% à Meknès. Durant la deuxième année, le taux de survie des génotypes a reconnu une diminution importante pour atteindre le 78,33% à Agadir, 65% Meknès et 63,33% à Larache. Il faut noter que le taux de mortalité élevé observé à Larache n'est pas dû au pouvoir adaptatif faible des génotypes mais à la perte du pool 3 à cause de déplacement et re-transplantation des génotypes à une autre parcelle plus appropriée.

Le suivi de la croissance en hauteur durant les années 2015 et 2016 a révélé une large variabilité inter et intra-familles. Au niveau du facteur site, la plupart des génotypes de la station Agadir ont une longueur au-dessous de leurs demi-frères dans les autres sites et ceci durant les deux années (**Figure 29 et 30**). La comparaison des demi-frères a montré une certaine variabilité en termes de croissance surtout pour les génotypes 3, 6, 11, 13, 15 et 18 du polycross 1, les génotypes 3, 6, 11, 16, 17, 18 et 19 du polycross 2 ainsi que les génotypes du polycross 3. En ce qui concerne les années, la croissance des individus a été plus importante durant la deuxième année en comparaison avec la première. En outre, plus que les génotypes avancent dans l'âge plus la hauteur des demi-frères devient plus proche.

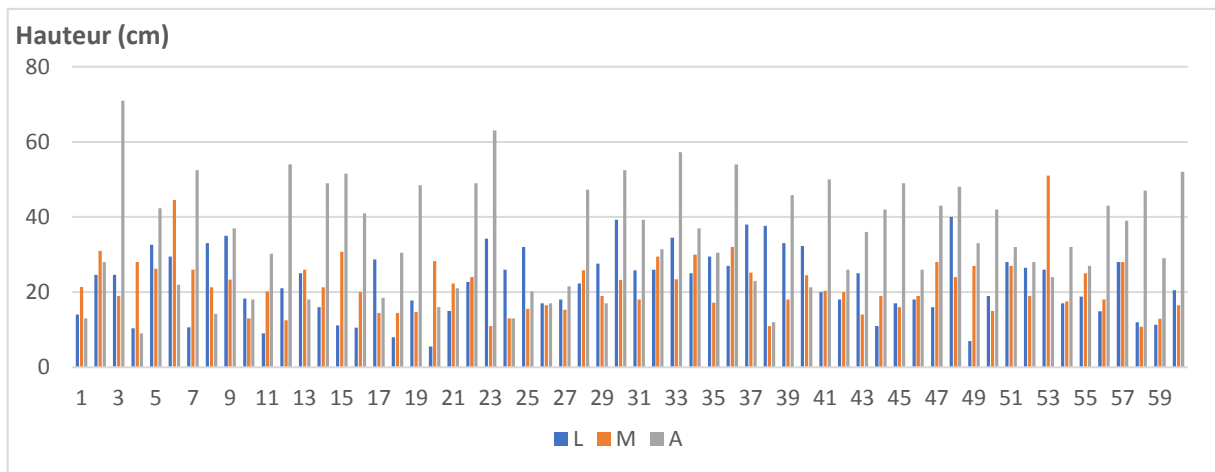


Figure 29 : Croissance des génotypes en hauteur durant l'année 2015
(L : Larache, M : Meknès, A : Agadir)

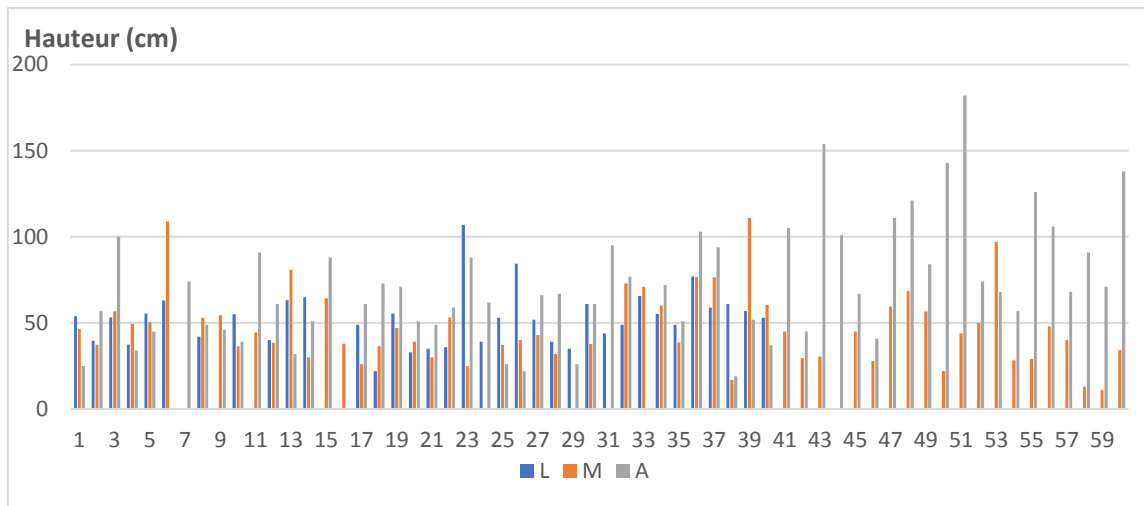


Figure 30 : Croissance des génotypes en hauteur durant l'année 2016
(L : Larache, M : Meknès, A : Agadir)

3.2 Interaction pool génétique X environnement

3.2.1 Evaluation de l'aspect général dans les polycross

L'étude morphologique des plantes analysées a montré une diversité considérable entre les différents polycross et stations. En effet, l'indice d'équitabilité des caractères qualitatifs calculé pour chaque polycross varie entre une valeur minimale de 0 et maximale de 0,48 (Tableau 23).

Tableau 23 : Indices de Shannon et d'équitabilité calculés pour 9 caractères qualitatifs chez les génotypes de chaque polycross

Caractère	Agadir						Meknès						Larache			
	Polycross1		Polycross2		Polycross3		Polycross1		Polycross2		Polycross3		Polycross1		Polycross2	
	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J
Vigueur	0,53	0,24	0,99	0,38	0,52	0,17	0,99	0,37	0,92	0,37	1,04	0,43	0,80	0,30	0,64	0,22
Type de croissance	0,94	0,43	0,89	0,34	0,67	0,22	0,67	0,25	0,68	0,27	0,66	0,27	0,80	0,30	0,69	0,26
Densité des branches	1,00	0,45	1,00	0,38	0,69	0,23	0,58	0,21	0,48	0,19	0,67	0,28	1,03	0,39	1,01	0,38
Dominance apicale	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,64	0,24
Densité des épines	1,06	0,48	0,90	0,34	0,95	0,32	0,97	0,36	0,64	0,26	0,30	0,13	0,51	0,19	0,45	0,17
Zigzag	0,69	0,31	0,41	0,16	0,50	0,17	0,24	0,09	0,03	0,01	0,30	0,13	0,60	0,23	0,64	0,24
Distance entre les entre-nœuds	0,64	0,29	0,66	0,25	0,95	0,32	0,59	0,22	0,64	0,01	0,47	0,20	0,89	0,34	0,96	0,36
Attitude par rapport à la tige	0,64	0,29	0,52	0,20	0,65	0,22	1,06	0,39	0,56	0,23	0,59	0,24	0,88	0,33	0,69	0,26
Densité des feuilles	0,00	0,00	1,06	0,40	0,89	0,30	1,01	0,37	1,01	0,41	0,91	0,38	0,65	0,25	0,59	0,22

Les résultats d'observation phénotypique portés sur la vigueur des génotypes ont révélé la présence des trois degrés : faible, moyenne et forte. En effet, la vigueur forte est la plus dominante chez les génotypes de la plupart des polycross avec des pourcentages qui varient entre 40% et 85% (Figure 31). L'indice d'équitabilité a fluctué entre 0,17 et 0,38 à Meknès, 0,37 et 0,43 à Agadir et 0,22 et 0,3 à Larache (Tableau 23). La comparaison des mêmes polycross entre les stations pour ce caractère n'indique pas de variabilité significative à l'exception du polycross 2 dans les stations d'Agadir et de Larache ($X^2 = 7,94$; $p=0,01$).

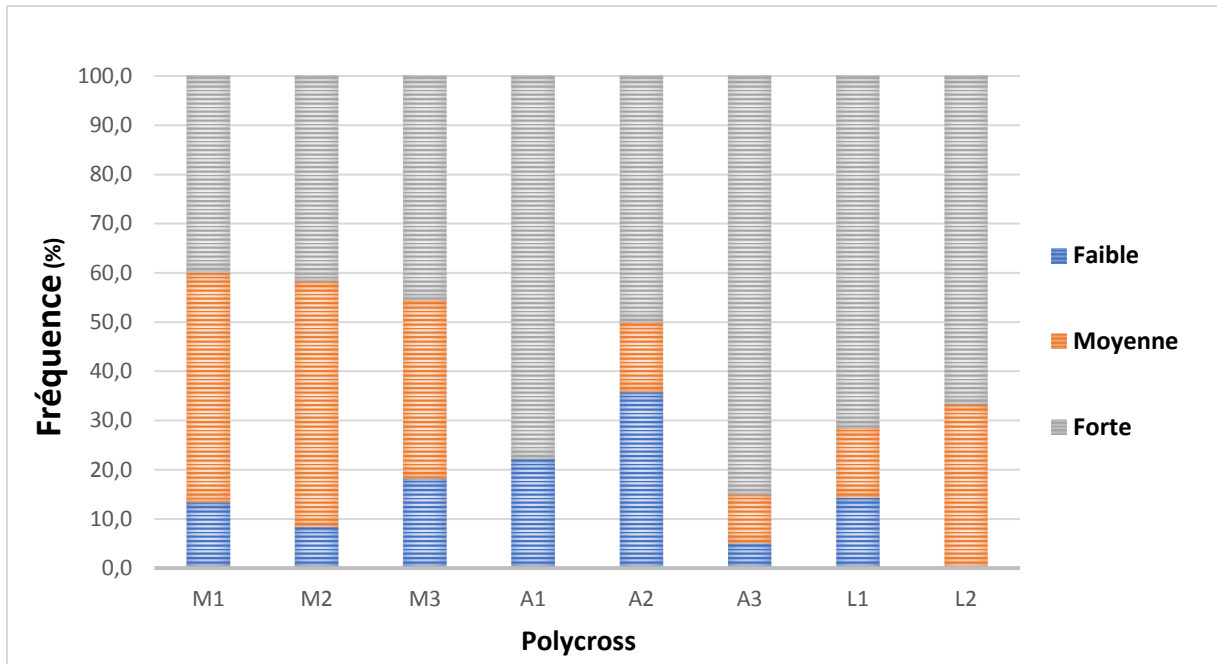


Figure 31 : Fréquences de la vigueur chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

Trois types de croissance ont été identifiés chez l’arganier : dressé, semi dressé et retombant. Nos résultats ont enregistré des pourcentages importants pour la forme semi-dressée dans toutes les stations (Meknès : 40,54% ; Agadir : 51,16% et Larache : 59,38%). En outre, des proportions non négligeables ont été enregistrées pour la forme dressée à Meknès (54,05%) et à Agadir (39,53%) et la forme retombante à Larache (34,38%) (**Figures 32 et 33**). Les indices de Shannon et J calculés pour chaque polycross ont révélé des taux moyens de diversité pour les 8 groupes. Le test Chi 2 a indiqué que seul le polycross II qui a présenté une différence significative entre Larache et Meknès ($X^2 = 14,71$; $p=0,001$).

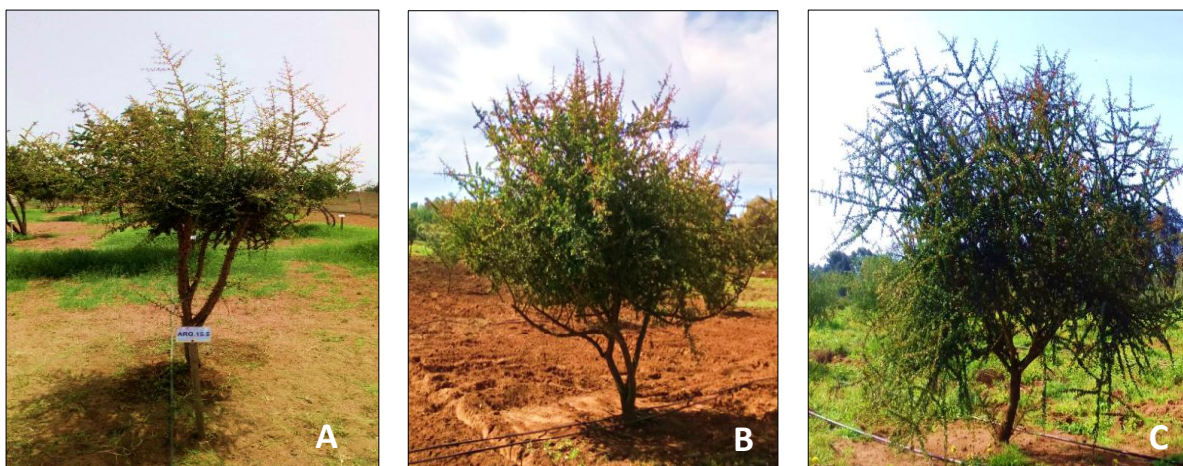


Figure 32 : Types de croissance observés chez les génotypes étudiés : (A) dressé, (B) semi-dressé et (C) pleureur (*nobis*, 2019)

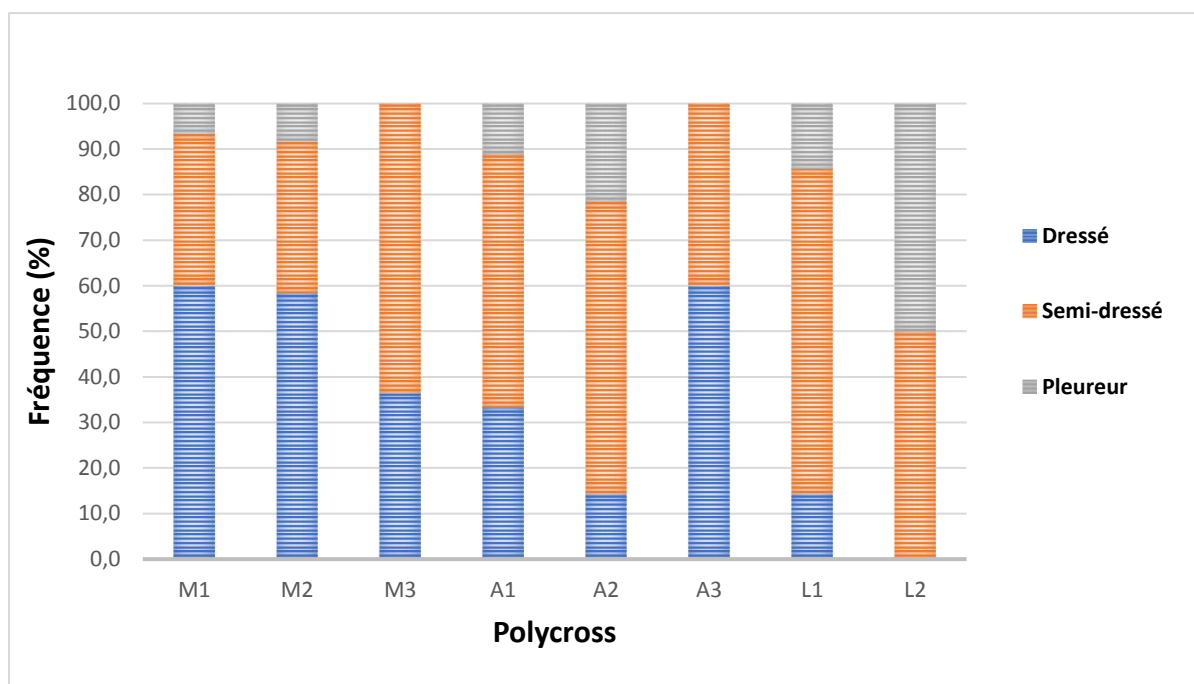


Figure 33 : Fréquences de types de croissance (dressé, semi-dressé et pleureur) chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

La ramification de l'arganier varie d'un individu à l'autre, dont trois types de densité des branches (clairsemé, moyenne et dense) ont été identifiés chez les génotypes étudiés et à différentes fréquences. Ainsi, le site de Meknès possède 68,57% des génotypes clairsemés contre 31,43% des génotypes à ramification dense et moyenne. Cependant, le taux des individus à ramification denses est de 46,51% et moyennement denses de l'ordre de 34,88% dans la région d'Agadir est nettement plus élevé que les individus clairsemés 18,60%. En ce qui concerne Larache, plus de la moitié des génotypes ont été classés comme moyennement ramifiés alors que les restes ont été scindés en faiblement (26,92%) et fortement (19,23%) ramifiés (**Figures 34 et 35**). La diversité de ramification dans les stations d'Agadir et Larache semble plus importante que celle Meknès. En effet, l'indice d'équitabilité a enregistré des valeurs situées entre 0,23 et 0,45 à Agadir, 0,38 et 0,39 à Larache et 0,19 et 0,28 à Meknès. Cette diversité s'est révélée hautement significative dans les stations d'Agadir et Meknès ceci pour le polycross 2 ($X^2 = 11,09 ; p=0,004$) et le polycross 3 ($X^2 = 11,51 ; p=0,003$).

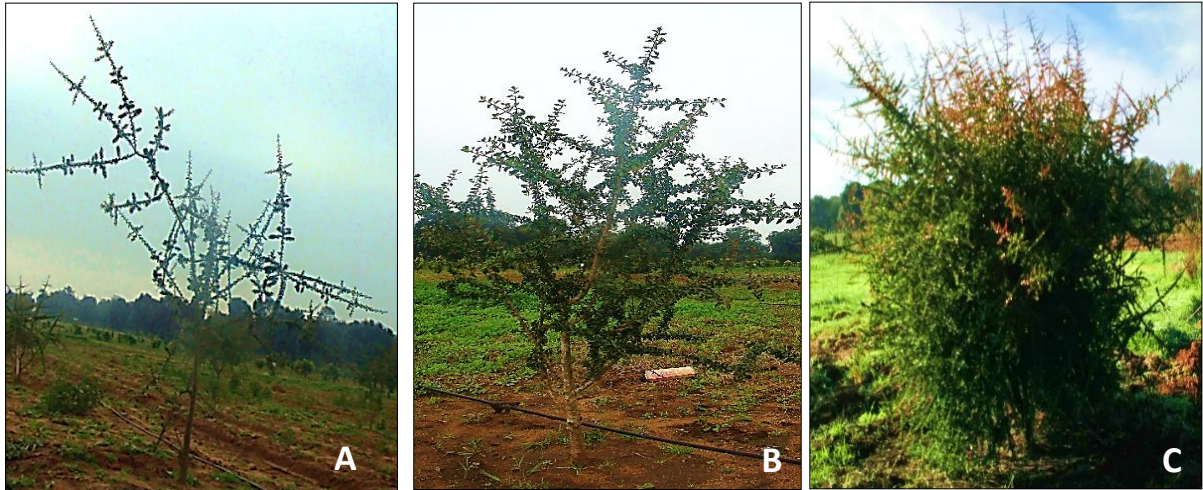


Figure 34 : Types de ramification observés chez les génotypes étudiés : (A) faible, (B) moyenne et (C) forte (*nobis*, 2019)

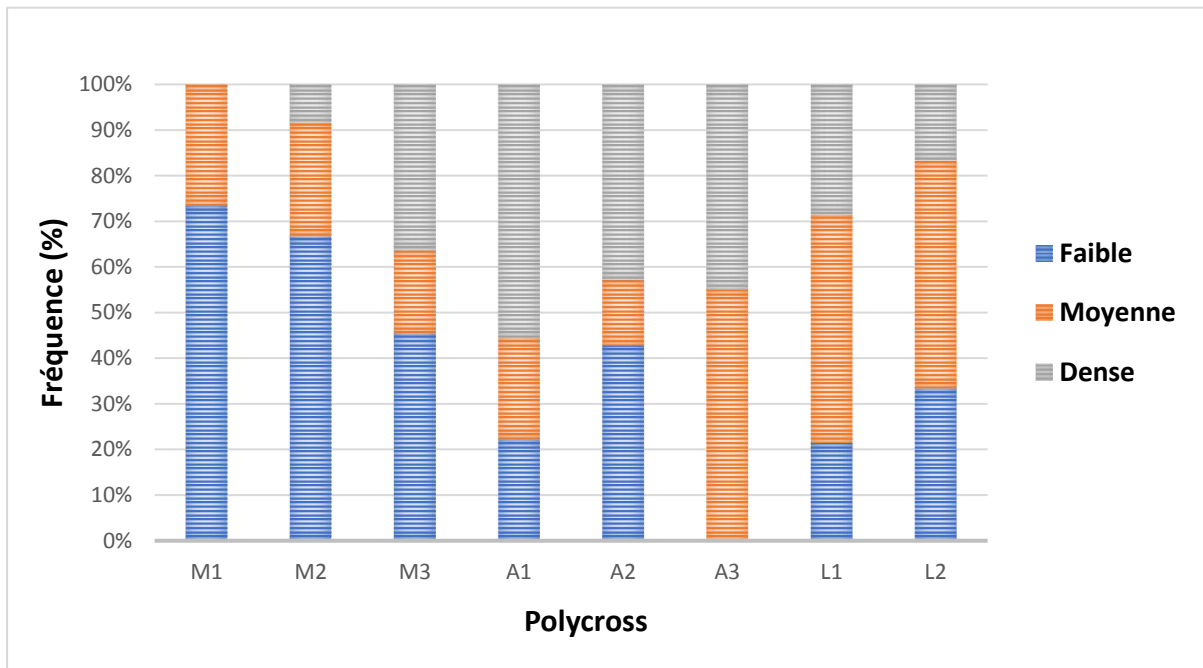


Figure 35 : Fréquences de type de ramification des génotypes dans les 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

Au regard des résultats obtenus, trois degrés de spinosité ont été révélés chez les génotypes examinés : faible, moyenne et dense. Les individus faiblement épineux sont les moins présents dans les trois sites (moins de 12%). En revanche, les génotypes moyennement épineux sont ceux qui dominent à Meknès (67,57%) et Larache (84,38%). Pour ce qui est d'Agadir, les deux phénotypes hautement et moyennement épineux ont été rencontrés à une fréquence équitable de 44,19% (**Figure 36**). L'observation des fréquences et des indices de diversité de chaque polycross a montré que le site de Larache est le moins diversifié ($J \leq 0,19$) car la majorité de ses génotypes ont été caractérisés par un aspect moyennement épineux. La comparaison des polycross des sites d'étude deux à deux a révélé des différences significatives pour le polycross 1 (A-L : $X^2 = 6,76$; $p=0,034$) et le polycross 3 (A-M : $X^2 = 7,39$; $p=0,025$). En effet, la plupart des génotypes du polycross 1 ont un aspect très épineux à Agadir et moyennement épineux à Larache. Pour le polycross 3, seulement les arbres faiblement et moyennement épineux ont été signalés à Meknès, contrairement à Agadir où les trois types ont été observés avec dominance des génotypes moyennement et fortement épineux.

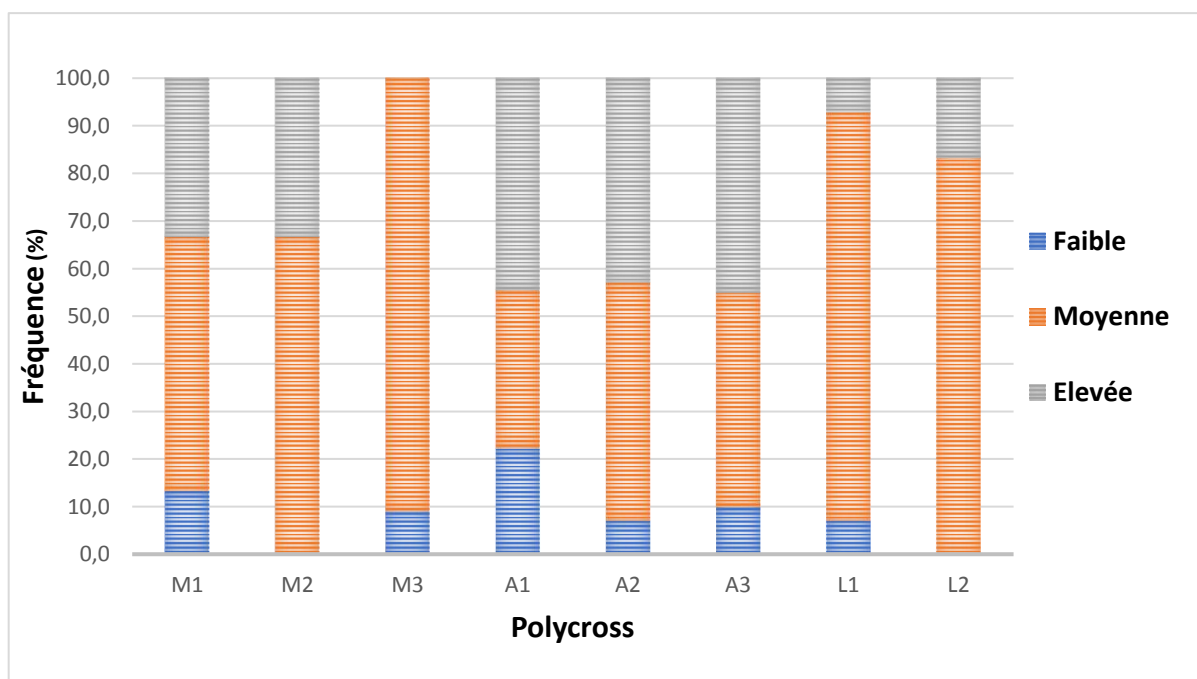


Figure 36 : Fréquences de la spinosité des génotypes dans les 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

Généralement, certains génotypes d'arganier possèdent des branches caractérisées par une croissance en zigzag. Ce caractère a été observé chez 26,13% de nos génotypes. Toutefois, ses fréquences dans les stations ont été largement diverses. En effet, dans les régions Meknès et Agadir les fréquences ne présentent que 5,41% et 25,58% respectivement, contre 51,61% à Larache (**Figures 37 et 38**). Ce résultat a été confirmé par les indices de diversité estimés pour chaque polycross. Ces derniers ont montré des taux faibles variant de 0,01 à 0,31 pour l'indice d'équitabilité (J). Le test X^2 pour l'effet du site sur le polycross a été hautement significatif entre Meknès et Agadir pour le polycross 1 ($X^2 = 6,99$; $p=0,03$), et également entre Meknès et Larache ($X^2 = 13,33$; $p=0,00$) et entre Agadir et Larache pour le polycross 2 ($X^2 = 8,78$; $p=0,003$).



Figure 37 : Ramification en zigzag observée chez des génotypes étudiés (nobis, 2020)

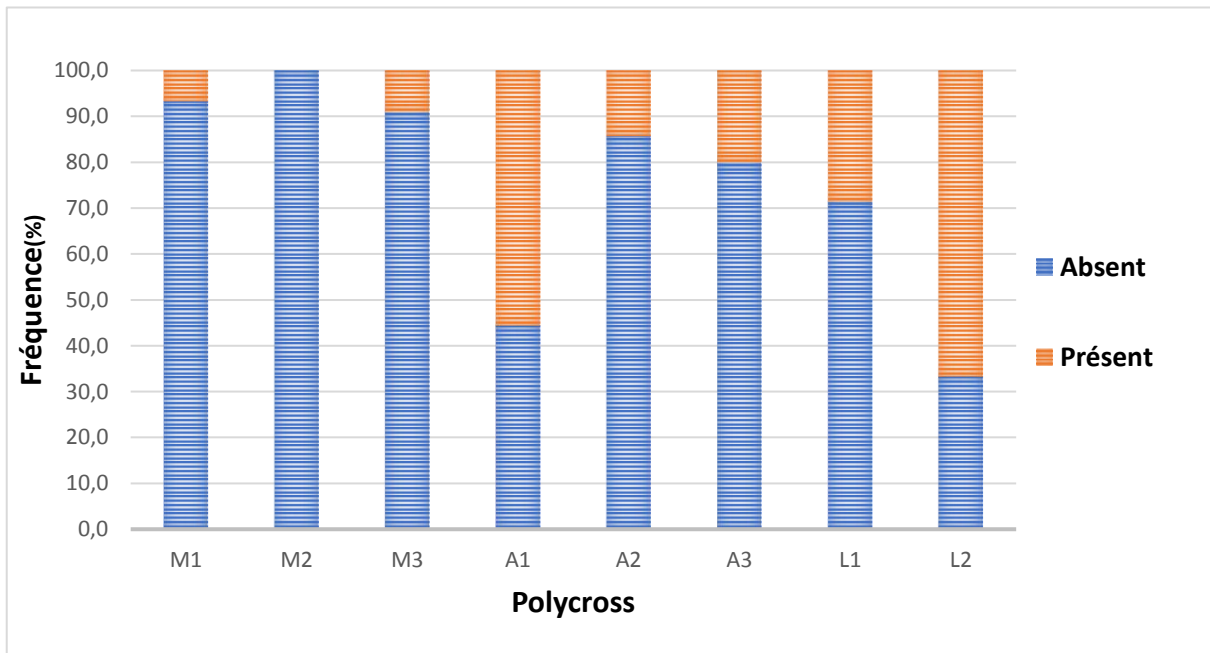


Figure 38 : Fréquences de la croissance en zigzag chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

La distance entre les entre-nœuds constitue un paramètre crucial qui renseigne sur la croissance des plantes. Trois niveaux (court, moyenne et long) ont été attribués à nos génotypes étudiés. Les résultats obtenus ont indiqué que les génotypes avec une distance moyenne des entre-nœuds sont majoritairement abondants (**Figure 39**). D'ailleurs l'effet station semble participer à l'expression de ce caractère, puisque l'indice Chi-carré a indiqué qu'il y a une variation significative entre Agadir et Meknès pour le polycross 1 ($X^2 = 7,17 ; p = 0,007$) et le polycross 2 ($X^2 = 7,75 ; p = 0,021$).

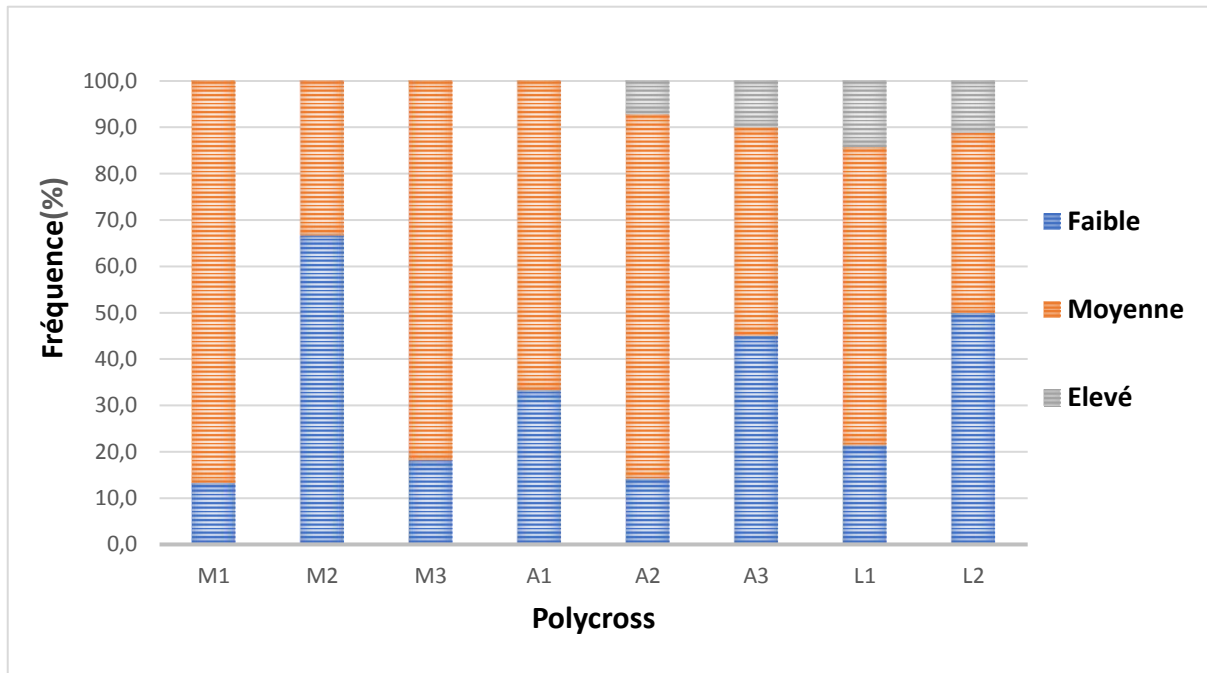


Figure 39 : Fréquences de la distance entre-nœuds chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

Trois formes d'orientation des rameaux par rapport à la tige ont été mises en exergue : des rameaux orientés vers le haut, des rameaux perpendiculaires et des rameaux orientés vers le bas. La distribution de ces formes auprès des génotypes étudiés a donné des pourcentages assez variables fluctuant de 59% pour les rameaux orientés vers le haut, 36% pour les rameaux perpendiculaires et 4% pour les rameaux orientés vers le bas. En ce qui concerne les polycross, seul des génotypes du polycross 1 dans les sites Larache et Meknès ont été distingués par la présence des rameaux orientés vers le bas (**Figures 40 et 41**). L'indice d'équitabilité pour les polycross a varié entre 0,2 et 0,39, les plus importantes valeurs ont été enregistrées pour le polycross 1 à Meknès et Larache avec des valeurs de 0,39 et 0,33 respectivement. Les pourcentages et le test X^2 ont montré une différence hautement significative entre les polycross 2 Meknès et Agadir ($X^2 = 7,46 ; p = 0,006$).



Figure 40 : Formes d'orientation des rameaux par rapport à la tige observées chez les génotypes étudiés : (A) vers le haut, (B) perpendiculaire et (C) vers le bas (*nobis*, 2019)

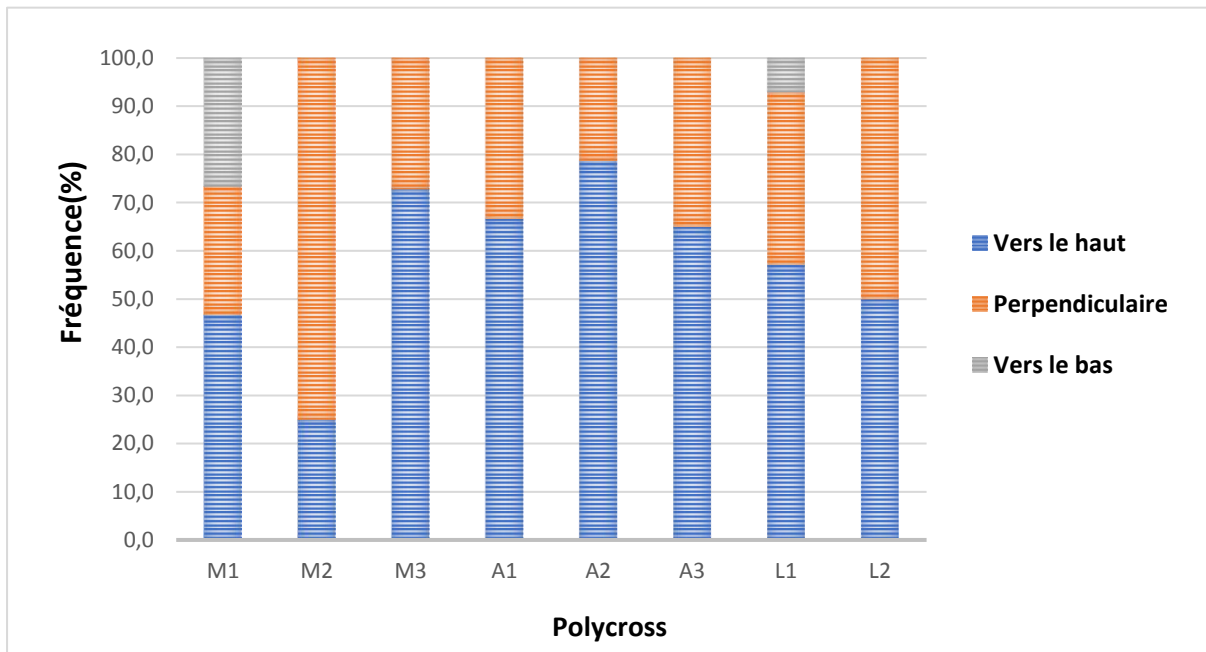


Figure 41 : Fréquences d'orientation des rameaux chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

3.2.2 Caractérisation des feuilles

La comparaison de la densité des feuilles chez les génotypes observés a permis de les classer en trois catégories : des génotypes à feuillage hautement dense, moyennement dense et faiblement dense (**Figure 42**). Malgré la diversité constatée au sein de chaque polycross (J situé entre 0 et 0,4), les résultats ont indiqué que la majorité des individus de chaque polycross présentent des phénotypes avec une densité des feuilles moyenne.

La comparaison des polycross à travers les stations a indiqué une variabilité significative du polycross 1 entre Agadir et Larache ($X^2 = 4,10$; $p=0,04$). De même, une différence considérable a été observée pour le polycross 2 entre Meknès et Larache ($X^2 = 6,94$; $p=0,03$) et entre Agadir et Larache ($X^2 = 7,69$; $p=0,02$).

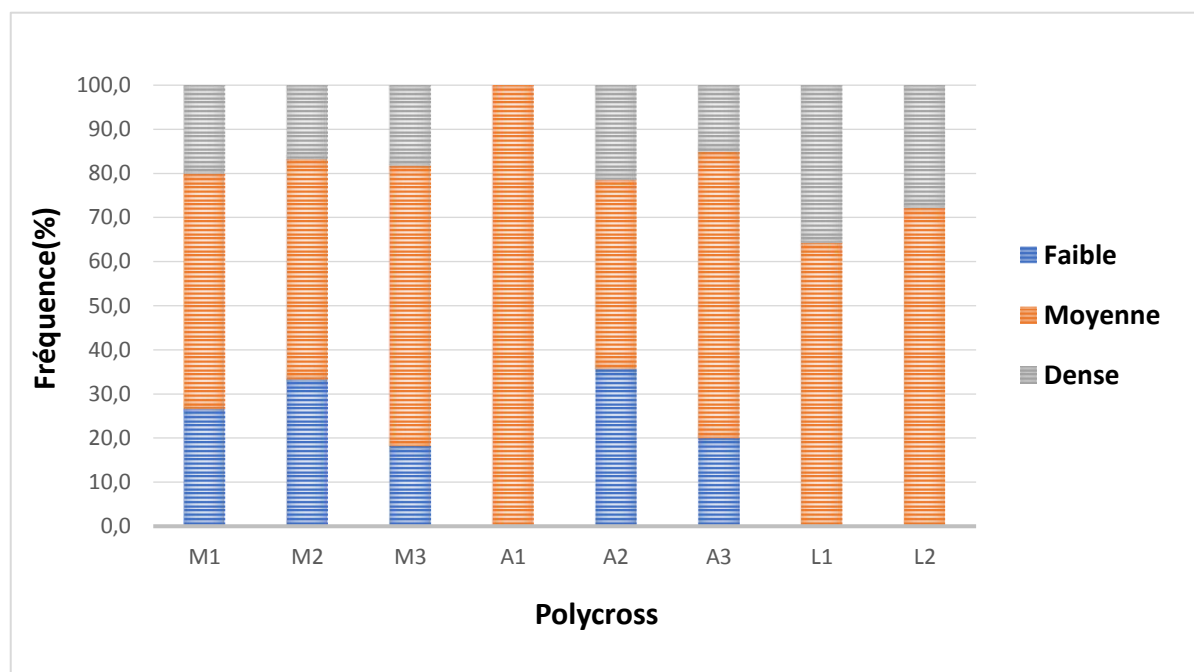


Figure 42 : Fréquences de la densité des feuilles dans les 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

Quant à la forme des feuilles, quatre principaux morphes ont été soulignés dans les trois stations : Feuilles spatulées, feuilles lancéolées, feuilles obovées étroites et feuilles obovées larges. L'observation des trois polycross à Agadir a montré une dominance des feuilles obovées avec des pourcentages dépassant 66,7%. Néanmoins, les quatre formes des feuilles dans les polycross de Larache et Meknès ont été présentes à des pourcentages largement distincts (**Figure 43**).

A propos des bases des feuilles, la forme obtuse a été la plus répandue dans les 8 polycross. Cependant, les formes atténuée et aigüe ont été observées à des fréquences faibles à moyennes (**Figure 45**).

Les formes des feuilles du polycross 2 observées au site de Larache ont montré une différence importante avec celles des stations d'Agadir ($X^2 = 13,25$; $p=0,004$) et de Meknès ($X^2 = 11,6$; $p=0,009$). Pourtant, une variabilité remarquable a été enregistrée pour le polycross 3 à travers les sites de Meknès et d'Agadir ($X^2 = 9,75$; $p=0,021$).

Concernant la forme de l'apex, les formes atténuée, arrondie, aigüe et obtuse ont été observées dans les trois stations à divers pourcentages. La variabilité au sein des stations et des polycross a été confirmée par les indices de diversités, dont les valeurs de J ont été situées entre 0,33 et 0,49. Le test X^2 a révélé une significativité de l'effet de la station sur le polycross 3 entre Meknès et Agadir ($X^2 = 19,31 ; p < 0,0001$). Contrairement aux formes de la feuille et l'apex, le test X^2 n'a pas montré d'effet significatif du site sur la base des feuilles de chaque polycross (Tableaux 24 et 25).

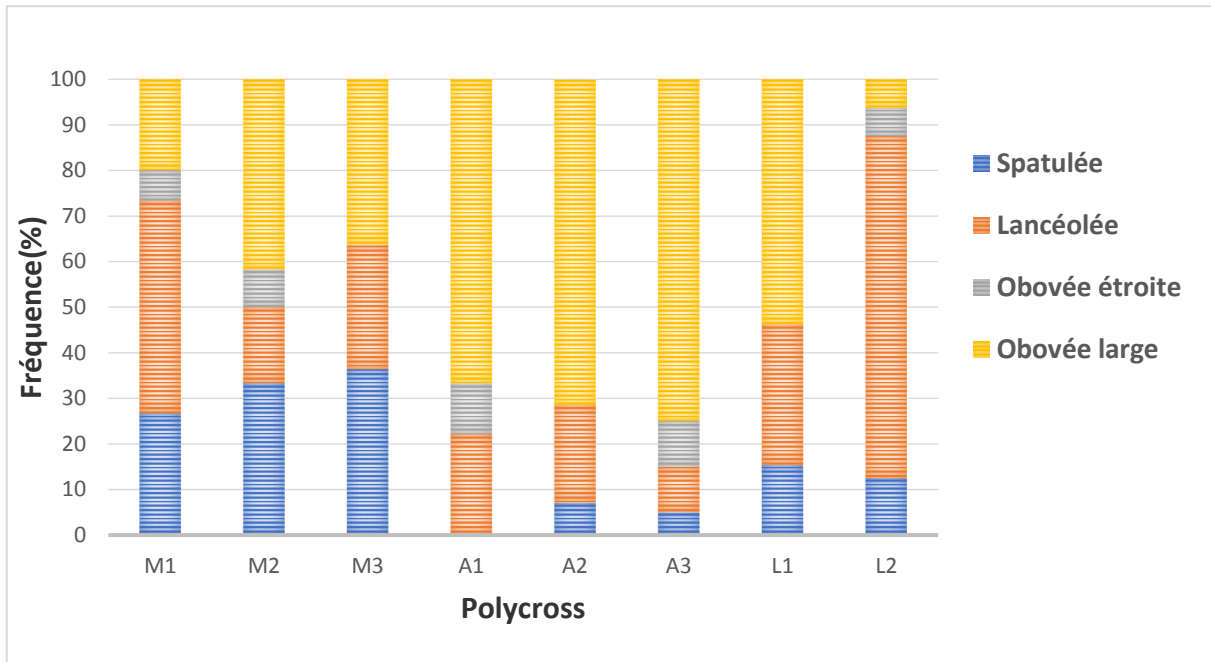


Figure 43 : Fréquences des quatre formes des feuilles observées chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

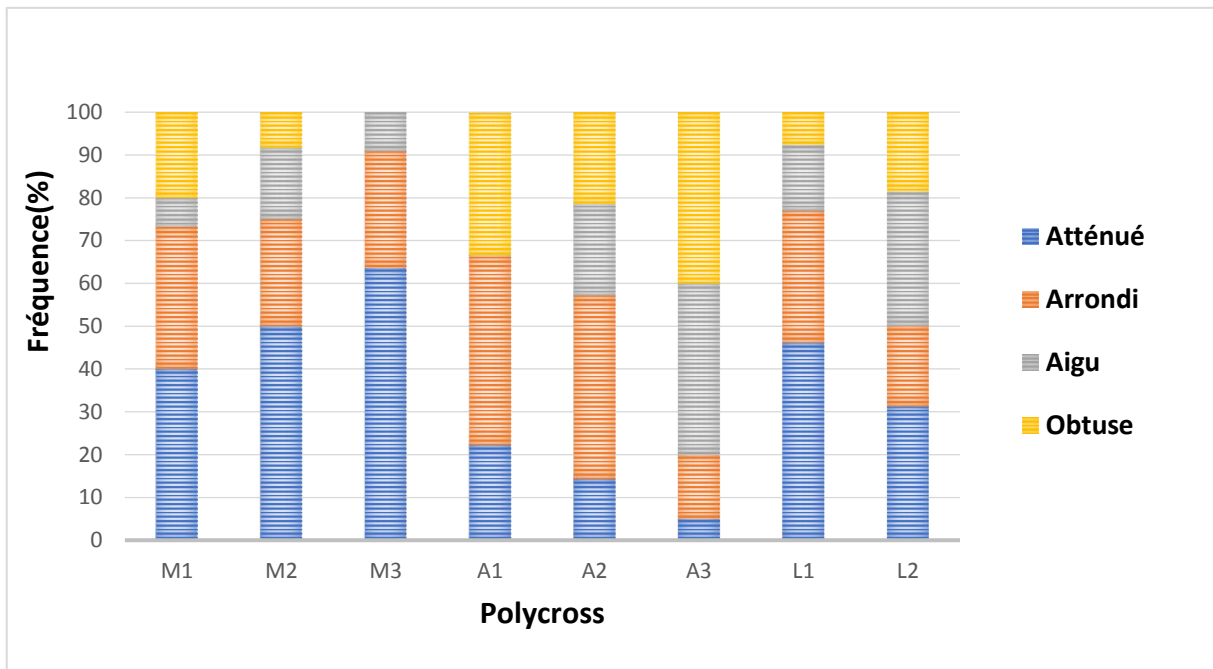


Figure 44 : Fréquences des quatre formes d’apex des feuilles observées chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

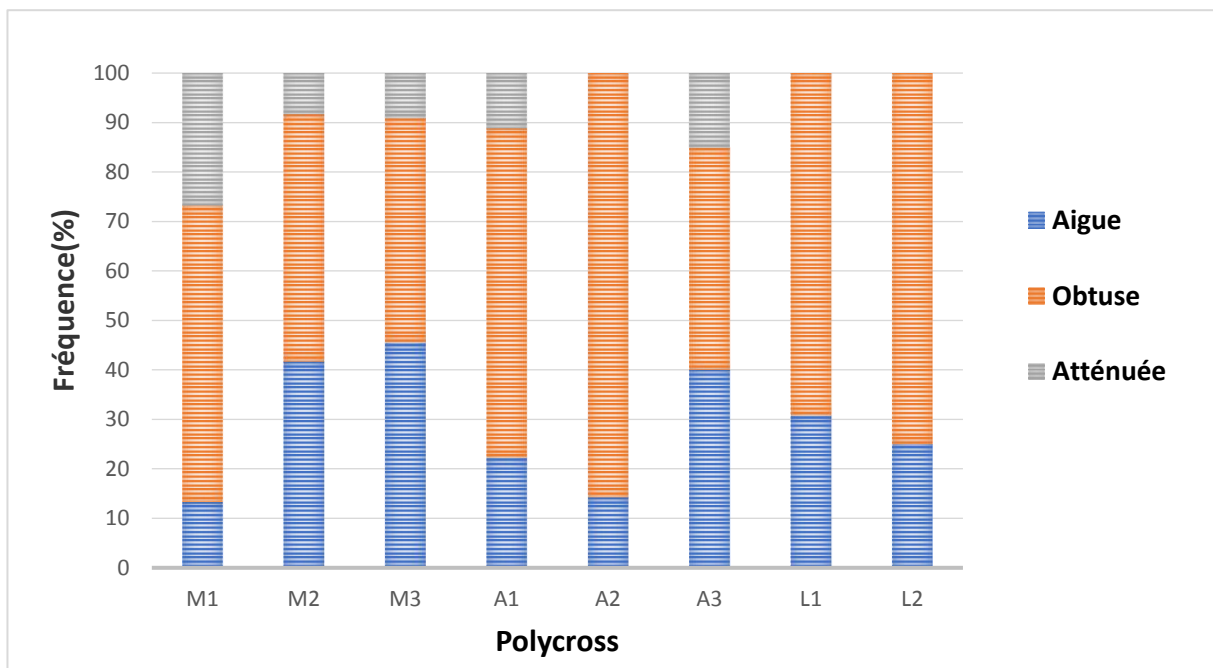


Figure 45 : Fréquences des trois formes de la base des feuilles observées chez les génotypes des 8 polycross (M : Meknès, A : Agadir, L : Larache)

Tableau 24 : Indices de Shannon et d'équitabilité calculés à partir des caractères qualitatifs des feuilles pour chaque polycross

Caractères	Agadir						Meknès						Larache			
	Polycross 1		Polycross 2		Polycross 3		Polycross 1		Polycross 2		Polycross 3		Polycross 1		Polycross 2	
	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J	H	J
Apex des feuilles	1,06	0,48	1,30	0,49	1,17	0,39	1,24	0,46	1,20	0,48	0,86	0,36	0,84	0,33	1,35	0,49
Base des feuilles	0,85	0,39	0,41	0,16	1,01	0,34	0,93	0,34	0,92	0,37	0,93	0,39	0,62	0,24	0,56	0,20
Forme des feuilles	0,85	0,39	0,76	0,29	0,83	0,28	1,21	0,45	1,24	0,50	1,09	0,45	0,70	0,27	0,65	0,23

Tableau 25 : Test X^2 pour les caractères qualitatifs des feuilles de 115 génotypes d'arganier menés en essais dans trois stations expérimentales

Caractères	Polycross 1			Polycross 2			Polycross 3
	M-L	A-M	A-L	M-L	A-M	A-L	M-A
Apex des feuilles	1,3	1,72	4,22	5,21	5,49	2,13	19,31***
Base des feuilles	5,26	0,96	1,89	2,47	3,99	0,676	0,32
Forme des feuilles	4,73	6,7	3,01	11,6*	4,22	13,25**	9,75**

* Significatif ** Moyennement significatif *** Hautement significatif

En ce qui concerne la taille des feuilles, le **tableau 26** a montré qu'il y a une diversité dans la taille des feuilles. En effet, le CV a varié entre 18% et 33% pour la longueur et 21% et 39% pour la largeur (**Tableau 26**).

Tableau 26 : Analyses descriptives des caractères liés aux feuilles de 115 génotypes d'arganiers menés en essais en 8 polycross dans les trois stations expérimentales

Région	Polycross	Mesures	Min	Max	Moyenne	Ecart type	CV
Agadir	Polycross 1	Longueur des feuilles (cm)	1	2,7	1,55	0,40	33
		Largeur des feuilles (cm)	0,5	1	0,67	0,13	39
	Polycross 2	Longueur des feuilles (cm)	1,00	2,50	1,53	0,46	29
		Largeur des feuilles (cm)	0,40	1,10	0,70	0,27	39
	Polycross 3	Longueur des feuilles (cm)	1,30	2,10	1,54	0,27	18
		Largeur des feuilles (cm)	0,40	1,00	0,66	0,19	29
Meknès	Polycross 1	Longueur des feuilles (cm)	1,10	2,00	1,63	0,30	25
		Largeur des feuilles (cm)	0,60	1,20	0,86	0,19	21
	Polycross 2	Longueur des feuilles (cm)	0,70	2,00	1,44	0,39	27
		Largeur des feuilles (cm)	0,50	1,00	0,76	0,18	23
	Polycross 3	Longueur des feuilles (cm)	1,50	3,00	2,09	0,44	21
		Largeur des feuilles (cm)	0,65	1,35	1,00	0,22	22
Larache	Polycross 1	Longueur des feuilles (cm)	1,3	3	1,94	0,55	28
		Largeur des feuilles (cm)	0,4	1,45	0,91	0,31	34
	Polycross 2	Longueur des feuilles (cm)	0,95	3,00	2,06	0,58	29
		Largeur des feuilles (cm)	0,60	1,90	1,04	0,32	31

CV : coefficients de variation

L'analyse de la variance a montré que la station a un effet très hautement significatif sur la longueur ($F=12,01$, $p \leq 0,001$) et la largeur ($F=16,19$, $p \leq 0,001$) des feuilles. De même, la différence des polycross entre les stations s'est révélée significative pour la longueur des feuilles. L'interaction polycross x station n'a été significative que pour la longueur des feuilles (**Tableau 27**).

Tableau 27 : Analyses de la variance des caractères liés aux feuilles de 115 génotypes d'arganier menés en essais en 8 polycross dans les trois stations expérimentales

Caractères	Source	SC	ddl	CM	F	P Value
Longueur des feuilles	Polycross	1,35	2	0,68	3,33	0,04
	Station	4,88	2	2,44	12,01	<0,001
	Polycross * Station	1,81	3	0,60	2,97	0,04
	Erreur	21,34	105	0,20		
Largeur des feuilles	Polycross	0,13	2	0,06	1,10	0,34
	Station	1,85	2	0,93	16,19	<0,001
	Polycross * Station	0,40	3	0,13	2,33	0,08
	Erreur	6,00	105	0,06		

SC : somme des carrés, CM : carrés moyens, ddl : degrés de liberté, F : test F, p : valeur p

3.2.3 Caractérisation phénologique : floraison

Les dates de floraison et de maturation des fruits des arbres contribuent au succès reproducteur de l'individu et donc à la pérennité de sa descendance, et elles sont donc fortement soumises à la sélection naturelle. Dans notre étude, c'est l'indicateur incontournable de l'adaptation de génotypes étudiés aux nouvelles conditions environnementales, hors leur zone d'origine.

La floraison est la phase phénologique qui renseigne sur le passage de la plante du stade juvénile au stade adulte. C'est un ensemble de phénomènes très complexes qui constituent la transition entre l'état végétatif et l'état reproductif : l'induction florale aboutit à la transformation du méristème végétatif en méristème floral ; la formation des organes floraux ; l'épanouissement de la fleur (**Figure 46**).



Figure 46 : Fleurs et boutons floraux observées chez les génotypes sélectionnés d'arganier menés en essais pour l'évaluation des interactions GXE (*nobis*, 2014)

Durant la période d'observation phénologique (2014-2019), les génotypes dans les trois stations n'ont pas montré de floraison pendant les deux premières années (2015-2016). Cependant, à partir de la troisième année (2017) les premières floraisons ont été observées dans deux régions avec un pourcentage de 25,7% à Larache, 11,1% à Meknès et un total de 10,8% par rapport à l'ensemble des individus évalués. Les jeunes arbres étaient alors âgés de 3 ans. Le pourcentage de floraison a connu une augmentation importante au cours de la quatrième année (2018) en enregistrant 30,8%. Ce n'est qu'à partir de 2018 que la floraison de 18% des génotypes a été signalée pour la première fois à la station d'Agadir. Cependant la floraison a atteint 40% à Larache et 37,8% à Meknès. L'examen des génotypes durant la sixième année après l'installation des essais, a montré un accroissement de pourcentage de floraison qui a dépassé les 54%. Les meilleurs taux de floraison ont été observés à Larache (80%) et Meknès (60%) contre 32% à Agadir.

A l'échelle de polycross, l'observation des taux de floraison a révélé l'existence d'une variabilité entre les 8 polycross étudiés. En effet, la floraison des génotypes du polycross 1 durant les années 2017, 2018 et 2019 a connu une augmentation significative dans les trois stations. Les pourcentages de floraison les plus importants ont été constatés à la station de

Larache dont les pourcentages ont évolué de 21,4% à 85,7% durant les années 2017, 2018 et 2019. Le polycross 1 de Meknès a également enregistré un progrès du taux de floraison entre 2017 et 2019 avec des valeurs de 11% et 64% respectivement. Les pourcentages les plus faibles ont été observés à Agadir et ont variés de 0% et 55,4% entre 2017 et 2019 (**Figure 47**).

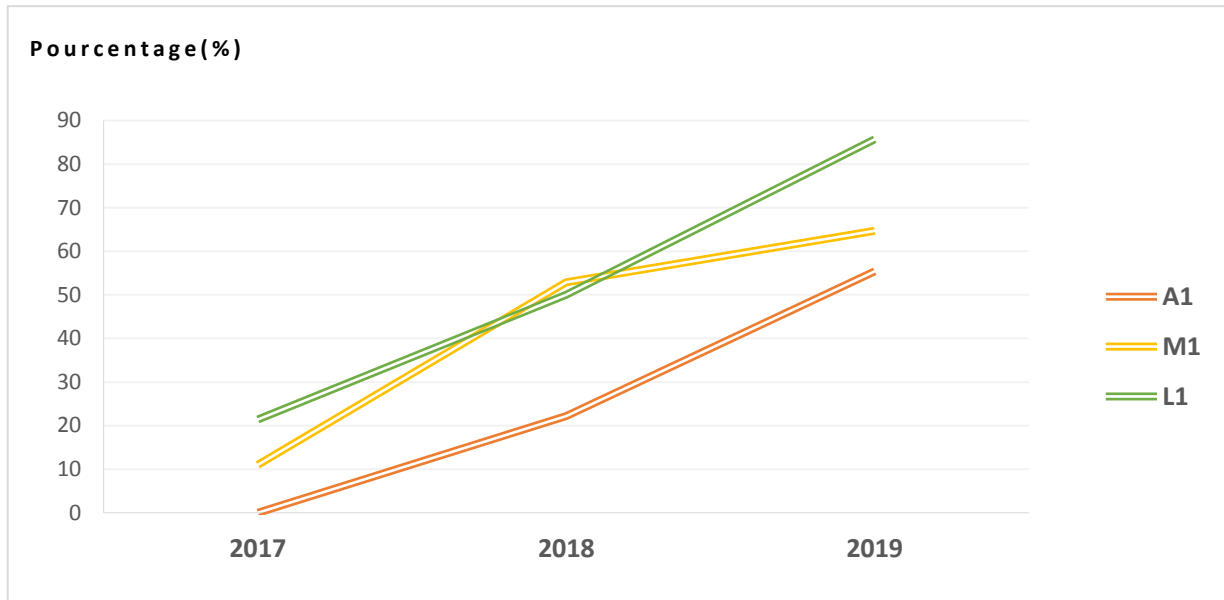


Figure 47 : Evolution du pourcentage de floraison au polycross 1 dans les 3 stations expérimentales durant trois années, 2017, 2018, 2019 (A1: Polycross 1 Agadir, M: Polycross 1 Meknès, L1: Polycross 1 Larache)

Au niveau du polycross 2, les courbes de la **figure 48** ont indiqué une forte croissance dans les taux de floraison au cours des trois années. Le passage à l'état adulte dans la station d'Agadir n'a démarré qu'en 2018 avec un pourcentage de 21,4% pour atteindre un pourcentage de 35,7% en 2019. Cependant, dans les stations de Meknès et Larache, la floraison a débuté dès 2017 à des pourcentages de 23,1% et 30% pour arriver à 61,6% et 85% successivement en 2019.

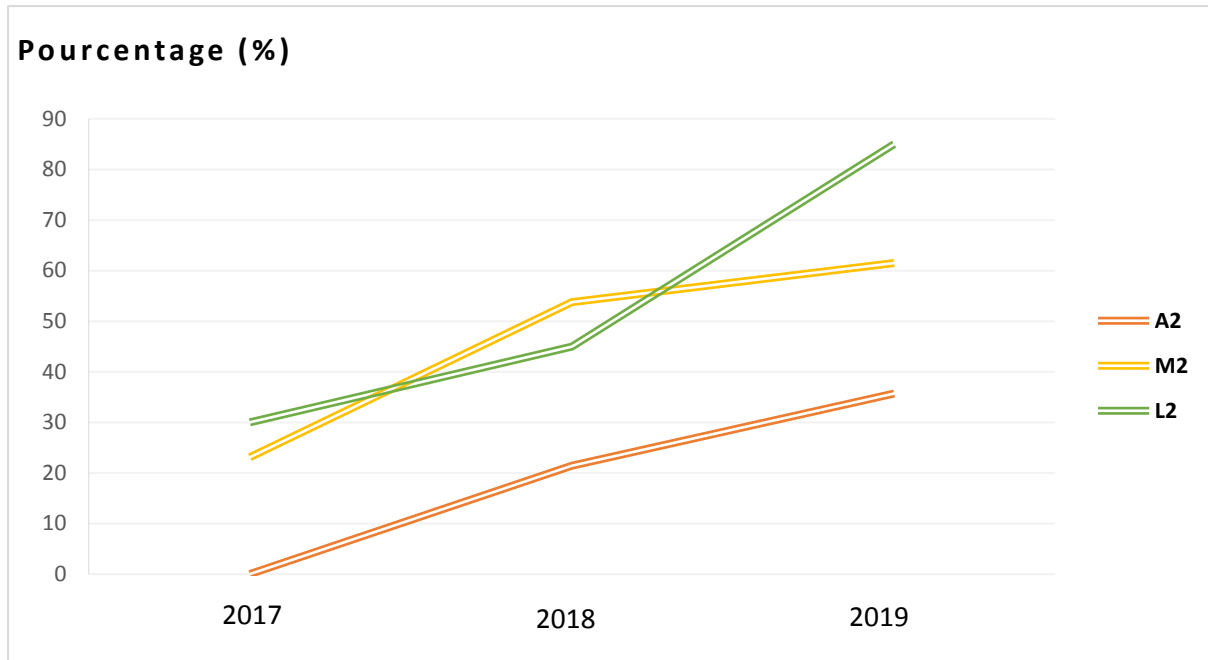


Figure 48 : Evolution du pourcentage de floraison au polycross 2 dans les 3 stations expérimentales durant trois années, 2017, 2018, 2019 (A2: Polycross 2 Agadir, M2: Polycross 2 Meknès, L2: Polycross 2 Larache)

En ce qui concerne le polycross 3, les génotypes de ce groupe dans la région de Meknès ont commencé à fleurir en 2019 avec un pourcentage de 50% alors que dans la région d'Agadir ces génotypes ont fleuri pour la première fois en 2018, en enregistrant un pourcentage de 10%, ce taux a augmenté pour arriver à 30% en 2019 (**Figure 49**).

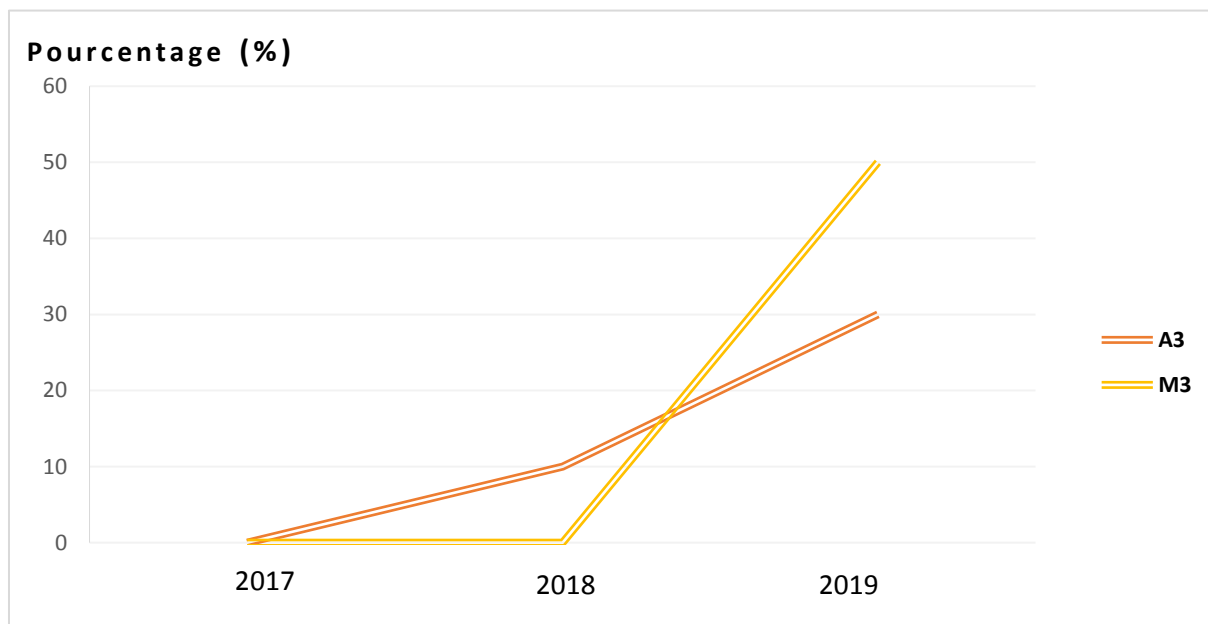


Figure 49 : Evolution du pourcentage de floraison au polycross 3 dans les 2 stations expérimentales durant trois années, 2017, 2018, 2019 (A3: Polycross 3 Agadir, M3: Polycross 3 Meknès)

3.2.4 Structuration morphologique des polycross

L'analyse factorielle par correspondance sur la base de 12 caractères qualitatifs a été effectuée afin de déterminer les ressemblances et les dissemblances entre les polycross étudiés en discernant les différents génotypes (**Figure 50**). La présente étude (**Tableau 28**) s'est intéressée aux deux premiers facteurs principaux qui expliquent à eux seuls 64,85% de la variabilité totale. Le premier axe, expliquant 35,16% de la variation totale, est corrélé positivement avec la vigueur, la densité des branches, densité des feuilles. Le deuxième axe, dégageant 29,53% de la variabilité totale, est corrélé positivement avec la forme des feuilles et leur apex.

Tableau 28 : Valeurs propres et taux d'inertie expliqués par les deux axes 1 et 2

Dimension	Alpha de Cronbach	Total (Valeur propre)	% Inertie
1	0,76	2,62	35,16
2	0,74	2,02	29,53
Total	-	4,64	
Moyenne	0,78	2,32	64,85

La projection des génotypes dans le plan défini par les axes 1 et 2 de l'AFC (**Figure 50**) montre que les individus de chaque polycross forment des groupes distincts qui se chevauchent entre eux. En outre, les groupes de la même région ont été proches.

L'observation des demi-frères du premier pool dans les trois stations (polycross M1, L1 et A1) a indiqué que les individus de Meknès ont été loin de ceux de Larache et Agadir. Quant au pool 2 correspondant aux polycross M2, L2 et L2, les génotypes de ces groupes ont été séparés selon l'axe 2. Les groupes d'Agadir et Larache ont été éloignés et séparés par le groupe de Meknès. Les individus de ce dernier ont enjambé le groupe d'Agadir. Pour le pool 3 présent seulement dans 2 stations. La majorité d'individus de polycross 3 de Meknès ont été situés du côté négatif des axes 1 et 2, contrairement aux individus de polycross 8 situés au sens positif des axes 1 et 2.

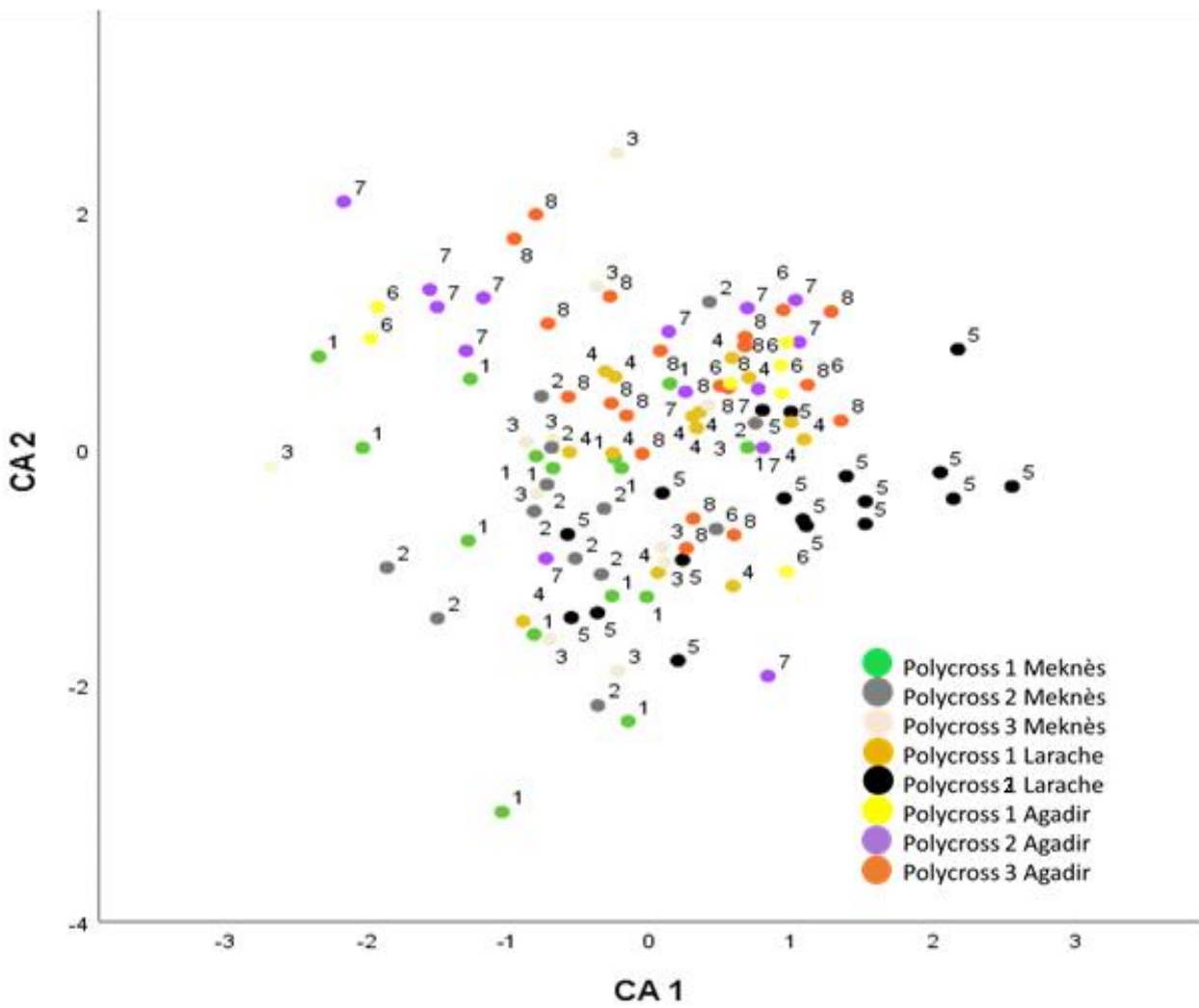


Figure 50 : Projection des génotypes de chaque polycross selon l'Analyse Factorielle par Correspondance basée sur 12 caractères qualitatifs liés à l'aspect général de l'arbre et les feuilles. Les axes CA1 et CA2 expliquent 64,85 % de variance totale.

3.3 Interaction Génotype X Environnement

3.3.1 Evaluation de l'aspect général

La comparaison des demi-frères à travers les sites a montré des ressemblances entre les individus pour certains caractères agro-morphologiques. La **figure 51** illustre le pourcentage de similitude observé entre les demi-frères présents dans 3 (bleu) et 2 (vert) stations. Les résultats ont indiqué que les génotypes présentant le même aspect dans au moins deux stations enregistrent des taux assez importants pour tous les caractères d'aspect général. Ces taux calculés ont été de 48,8% pour la densité des feuilles et de 73,17% pour le type de croissance. Cependant, les pourcentages observés dans les 3 sites ont été plus faibles. Ils ont varié de 8,33% pour la densité des branches à 33,33% pour le zigzag et la distance entre les entre-nœuds.

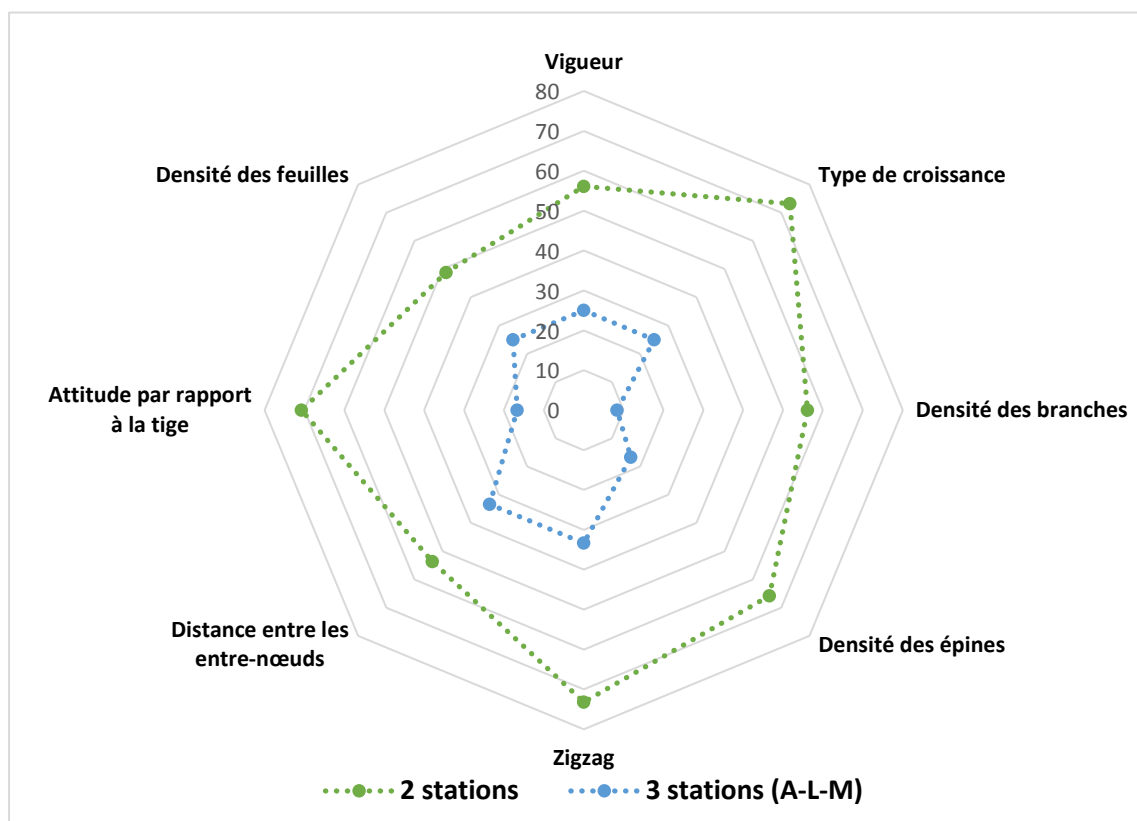


Figure 51 : Pourcentage de similitude observé entre les génotypes demi-frères dans 3 (bleu) et 2 (vert) stations, pour 7 caractères liés à la croissance et le développement

La variation phénotypique des génotypes observée entre deux sites est rapportée dans les **figures 52, 53 et 54**. Les demi-frères d'Agadir-Larache ont été marqués par l'absence des plantes avec des branches en zigzag, des rameaux orientés vers le bas, une croissance dressée, une vigueur et une densité des épines faibles et enfin une densité des branches élevée. Par contre, la majorité des demi-frères a été caractérisée par une vigueur forte (88,9%), une croissance de type retombante (87,5%), une densité des branches faible (75%), une densité

d'épine et de feuilles moyenne (>83%), une distance d'entre-nœuds moyenne (100%) et des rameaux orientés vers le haut (77,8%).

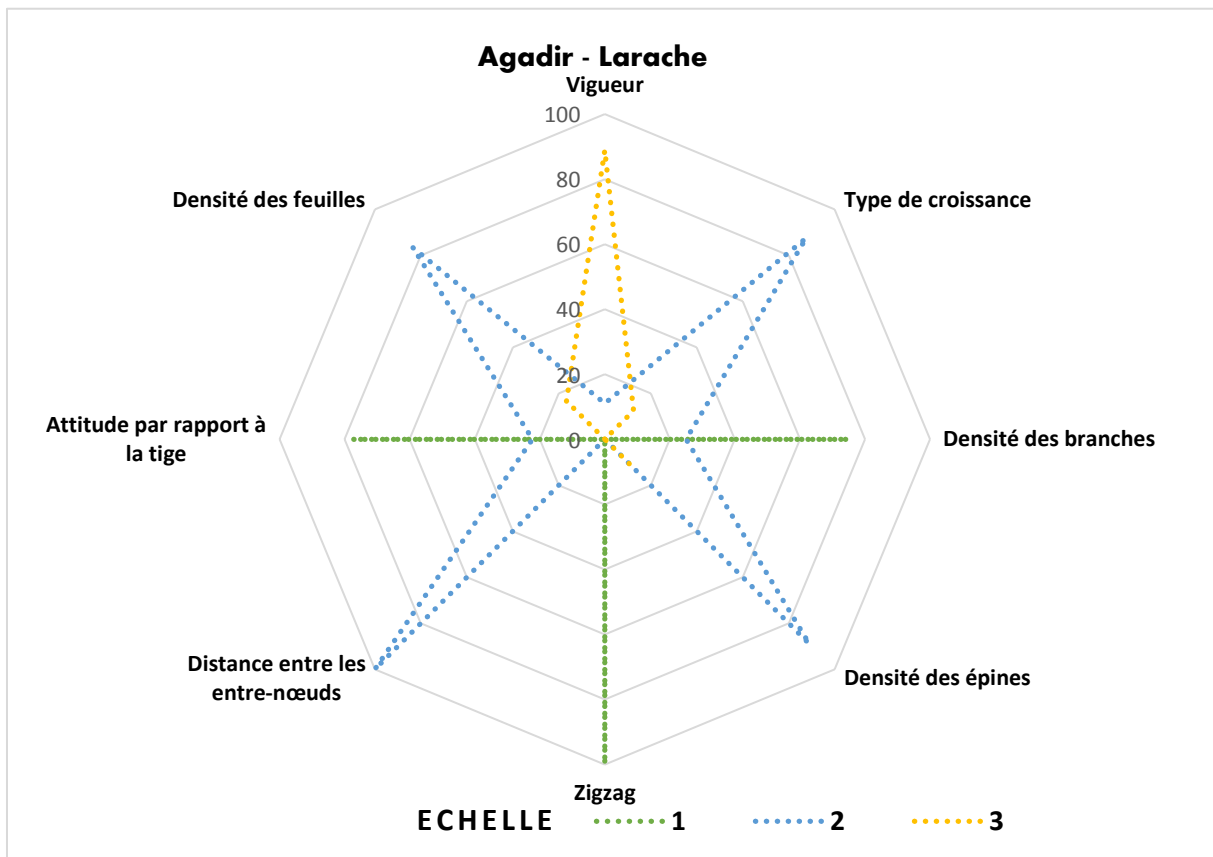


Figure 52 : Pourcentage de similitude observé entre les génotypes demi-frères dans les sites d'Agadir et Larache, pour 7 caractères liés à la croissance et le développement (Echelle : voir **Tableau 22**)

En ce qui concerne les génotypes de Meknès-Agadir, les caractères : vigueur forte (92%), densité des branches élevée (45,45%), spinosité (77%), distance entre nœuds moyennes (82%), orientation des rameaux vers le haut (83,3%) et densité moyenne des feuilles (91%) ont été les plus répandus.

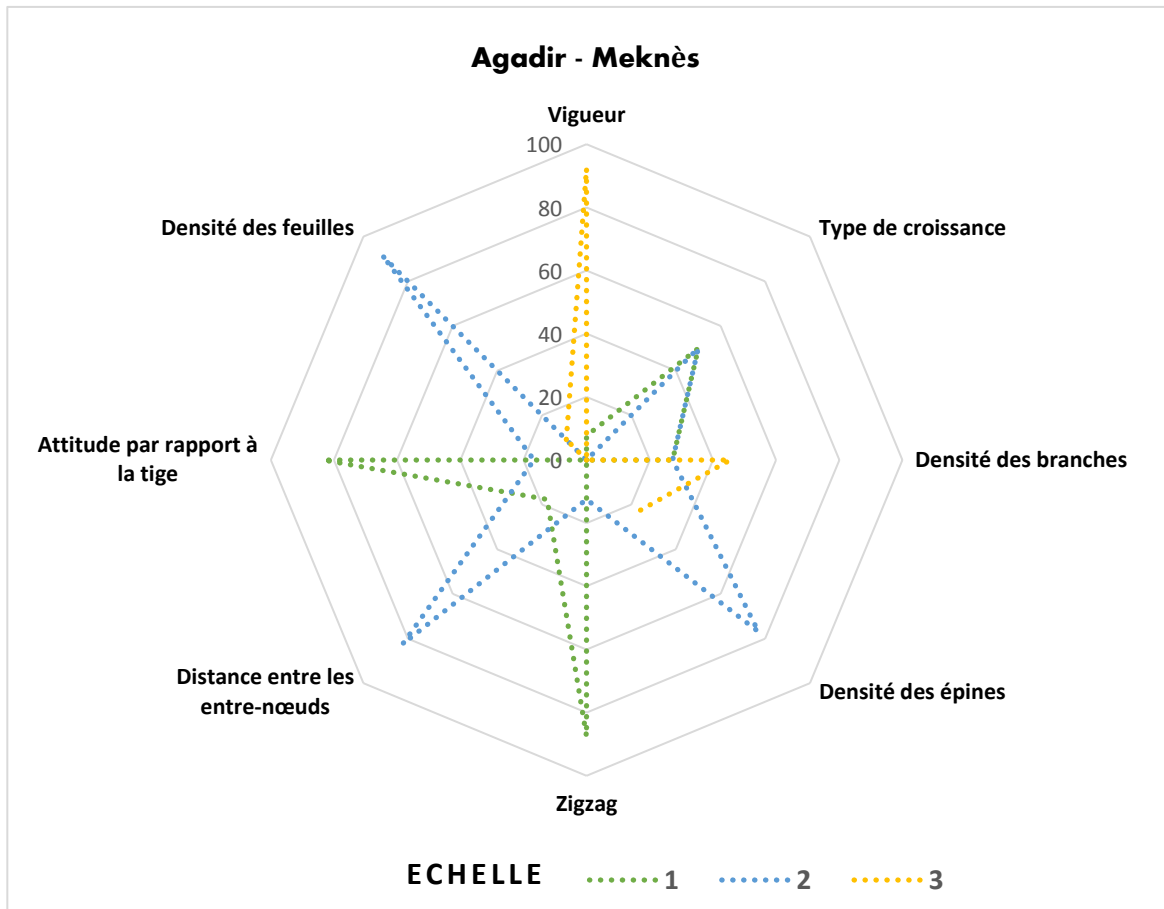


Figure 53 : Pourcentage de similitude observé entre les génotypes de demi-frères dans les sites d'Agadir et Meknès, pour 7 caractères liés à la croissance et le développement. (Echelle : voir **Tableau 22**)

Finalement, les génotypes aux sites de Larache et Meknès présentant le même aspect ont été marqués par une vigueur forte (85,7%), un port semi-dressé (66,7%), une spinosité moyenne (90%), absence de croissance en zigzag, distance entre-nœud moyenne (80%), des rameaux orientés vers le haut (50%) et perpendiculaire à la tige (41,7%) et une densité des feuilles moyenne (87,5%).

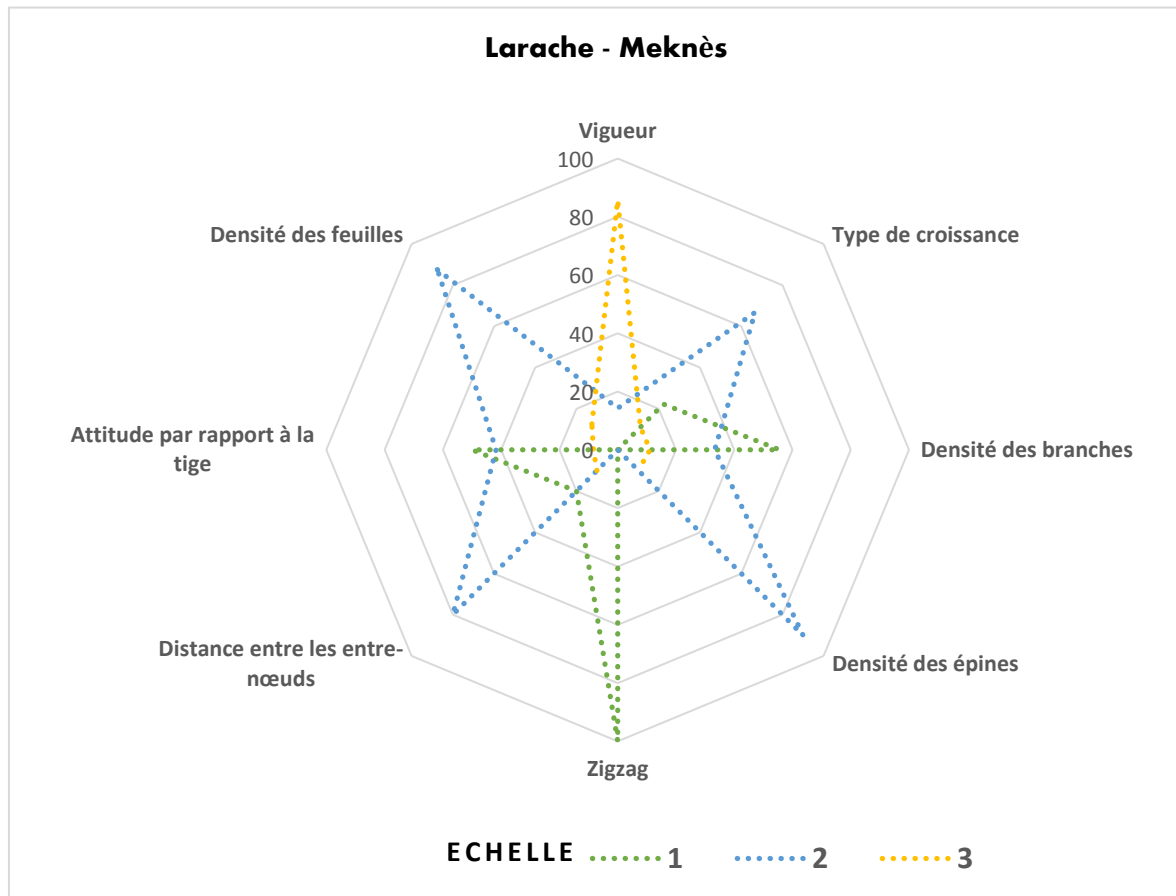


Figure 54 : Pourcentage de similitude observé entre les géotypes de demi-frères dans les sites de Larache et Meknès, pour 7 caractères liés à la croissance et développement. (Echelle : voir **Tableau 22**)

3.3.2 Analyse géomorphométrique des feuilles

3.3.2.1 Variation de la taille et la forme des feuilles

Les effets du géotype, (effet de chaque individu d'arbre), demi-frères et des sites sur la variabilité de la taille des feuilles ont été estimés en utilisant le modèle isotrope. Les résultats pour la taille et la forme des soixante géotypes sont indiqués dans le **tableau 29**.

Les analyses ont montré que l'effet géotype a été statistiquement très hautement significatif pour la taille et explique environ 68% de la variance totale. De même, la différence de taille des feuilles inter familles de demi-frères (géotypes répétés dans les 3 stations) a également été très hautement significative expliquant 14% de la variance totale contre 17% de la variance expliquée par l'effet du site ou des conditions environnementales des essais. Aucune variation significative n'a été trouvée pour la taille des feuilles chez le même individu.

Tableau 29 : Procrustes ANOVA liés à la taille des feuilles, calculés pour les 20 génotypes

Taille						
	SC%	SC	CM	ddl	F	P
Sites	17,18	93,45	46,72	2	1195077,59	<0,0001
Erreur	<0,001	1E-04	4E-05	3	-	-
Demi-frères	14,60	79,43	4,181	19	229908,76	<0,0001
Erreur	<0,001	4E-04	2E-05	20	-	-
Génotypes	68,22	371,1	6,29	59	404314,30	<0,0001
Erreur	<0,001	9E-04	2E-05	60	-	-
Feuilles	0,1	3E-06	3E-06	4	0,53	0,5418
Erreur	<0,001	1E-05	6E-06	5	-	-

SC : somme des carrés, CM : carrés moyens, ddl : degrés de liberté, F : test F, p : valeur p

L'analyse de la variance de la forme des feuilles par Procrustes a montré que le génotype est impliqué à 60% dans la variance totale. L'effet des familles de demi-frères et du site ont expliqué, respectivement environ 22% et 2 % de la variance. Le facteur « côté », indiquant une asymétrie directionnelle, a également montré des valeurs significatives aux trois niveaux biosystémiques (p <0,0001). Aucune variation significative n'a été trouvée pour le même génotype concernant la forme des feuilles (**Tableau 30**).

Tableau. 30 : Procrustes ANOVA liés à la forme des feuilles, calculés pour 60 génotypes (20 génotypes/station)

Forme						
	SC%	SC	CM	ddl	F	P
Sites	2,08	0,128	0,001	118	10,49	<0,0001
Côté	1,39	0,086	0,001	59	14,00	<0,0001
Sites* Côté	0,2	0,012	1E-04	118	76,90	<0,0001
Erreur	0,01	5E-04	1E-06	354	-	-
Demi-frères	22,83	1,407	0,001	1121	7,63	<0,0001
Côté	1,39	0,086	0,001	59	8,82	<0,0001
Demi-frères * Côté	2,99	0,184	2E-04	1121	168,61	<0,0001
Erreur	0,04	0,002	1E-06	2360	-	-
Génotypes	60,18	3,707	0,001	3481	5,92	<0,0001
Côté	1,39	0,086	0,001	59	8,07	<0,0001
Génotypes* Côté	10,16	0,626	2E-04	3481	185,61	<0,0001
Erreur	0,11	0,007	1E-06	7080	-	-
Feuilles	<0,001	2E-05	4E-07	299	1,06	0,4075
Côté	1,39	0,086	0,001	299	4110,97	<0,0001
Feuilles * Côté	<0,001	2E-05	4E-07	299	0,29	1
Erreur	<0,001	3E-04	1E-06	-	-	-

SC : somme des carrés, CM : carrés moyens, ddl : degrés de liberté, F : test F, p : valeur p

L'ANOVA de Procrustes dans chaque station est représentée dans le tableau 4. Les résultats ont montré que le génotype explique 99% de la variance observée pour la taille des feuilles dans les trois régions.

Concernant la forme, le génotype explique des variances dépassant 79% dans les trois sites et montre presque le même modèle de variation expliqué principalement par ce facteur (Tableau 31).

Tableau 31 : Procrustes ANOVA liés à la forme et la taille des feuilles, calculés pour chaque site d'essais

Sites		Effect	SS%	SS	MS	ddl	F	P
Agadir	Taille	Génotypes	99,9	37,27	1,9617	19	658980,66	<0,0001
		Feuilles	<0,001	4E-06	4E-06	4	0,27	<0,0001
		Erreur	<0,001					
	Forme	Génotypes	80,47	0,528	0,0005	1121	5,87	<0,0001
		Côté	1,43	0,013	0,0002	59	2,68	<0,0001
		Génotypes* Côté	13,72	0,09	8E-05	1121	259,21	<0,0001
		Feuilles	0,003	2E-05	3E-07	299	1,34	0,1307
		Côté	3,86	0,025	0,0004	299	1775,36	<0,0001
		Feuilles* Côté	0,002	1E-05	2E-07	299	0,4	<0,0001
		Erreur	<0,001					
Meknès	Taille	Génotypes	99,9	129,4	6,8106	19	379407,57	<0,0001
		Feuilles	<0,001	1E-06	1E-06	4	0,27	0,6552
		Erreur	<0,001					
	Forme	Génotypes	82,93	1,359	0,0012	1121	6,25	<0,0001
		Côté	1,90	0,031	0,0005	59	2,72	<0,0001
		Génotypes* Côté	13,26	0,217	0,0002	1121	206,27	<0,0001
		Feuilles	<0,001	6E-06	1E-07	299	0,71	0,902
		Côté	1,901	0,031	0,0005	299	3935,45	<0,0001
		Feuilles* Côté	<0,001	8E-06	1E-07	299	0,18	1
		Erreur	<0,001					
Larache	Taille	Génotypes	99,9	73,73	3,8803	19	212336,42	0,9608
		Feuilles	<0,001	2E-06	2E-06	4	0,27	<0,0001
		Erreur	<0,001					
	Forme	Génotypes	79,47	1,168	0,001	1121	5,35	<0,0001
		Côté	2,83	0,042	0,0007	59	3,63	<0,0001
		Génotypes* Côté	14,85	0,218	1E-06	1121	150,96	<0,0001
		Feuilles	0,001	8E-06	1E-07	299	0,63	0,9608
		Côté	2,83	0,042	0,0007	299	3432,94	<0,0001
		Feuilles* Côté	0,001	1E-05	2E-07	299	0,21	<0,0001
		Erreur	<0,001	37,27	1,9617			

SC : somme des carrés, CM : carrés moyens, ddl : degrés de liberté, F : test F, p : valeur p

3.3.2.2 Structuration morphologique des feuilles

D'après les résultats de l'ANOVA, la variabilité au sein du même génotype est inférieure et négligeable par rapport à la variabilité entre génotypes. Les données moyennes des feuilles ont été utilisées chez chaque génotype pour une évaluation plus approfondie de l'effet du site.

La variation morphologique correspondant au deux premiers PC de chaque composante (symétrique et asymétrique) a été représentée par les nuages de points et par les grilles de déformation TPS représentant les extrêmes de variation de la forme des feuilles (**Figures 55 et 56**). Les valeurs propres de chaque ACP ont révélé que les caractéristiques de la forme contribuent dans la variation de la forme des feuilles pour chaque composante principale (PC). Les grilles de déformation aux extrêmes négatifs et positifs des PC ont indiqué une grande variation des échantillons étudiés. Pour la composante symétrique, PC1 a présenté 80,12% de la variance totale. De la valeur négative à la positive, la forme des feuilles a été variée de l'obovale à ovale et la taille relative à la longueur du pétiole diminue. En outre, les parties apicales et basales des feuilles ont été strictement contractées pour des valeurs négatives de PC1. L'axe PC2 a représenté seulement 9,7% de la variance totale, cette variance est liée aux changements dans la longueur du pétiole et la forme des parties basales et apicales des feuilles. Les résultats ont montré que les trois sites se chevauchent avec une tendance feuilles ovales pour les génotypes d'Agadir (**Figure 55**).

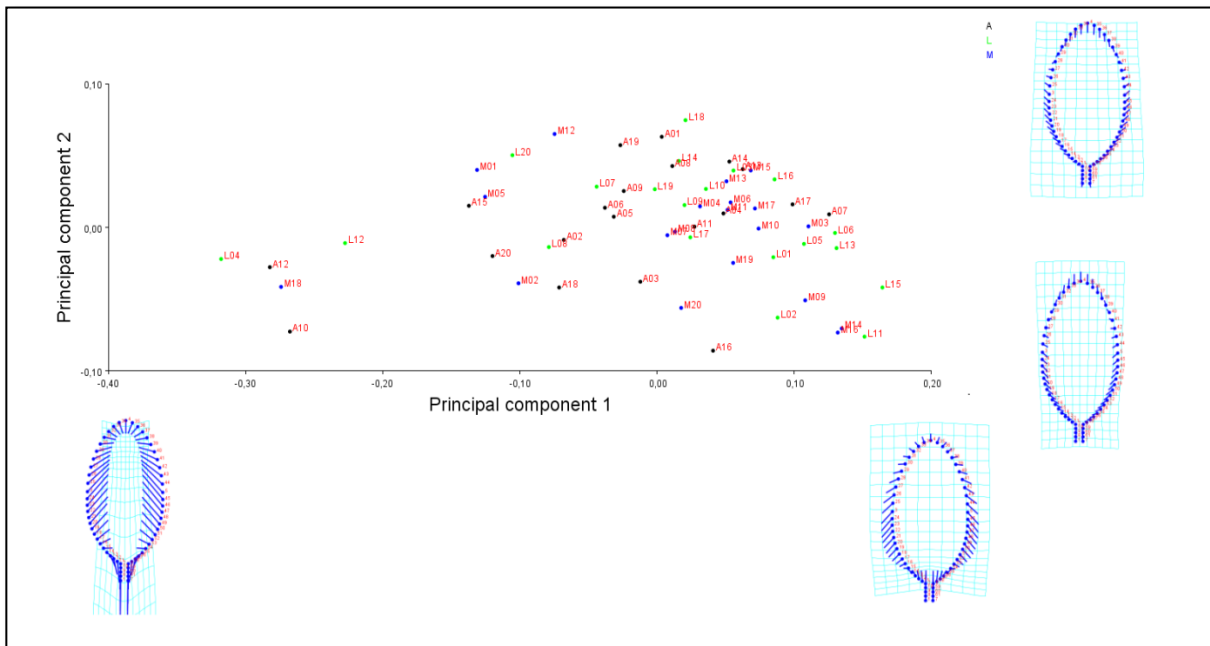


Figure 55 : Projection des individus et variation de la forme des feuilles selon les deux premières composantes principales (PC) obtenues à partir de l'analyse en composantes principales calculées sur la composante symétrique. PC1 et PC2 présentaient 89 % de la variance totale. Pour chaque PC, les diagrammes de gauche et de droite représentent les formes des scores PC de - et +

La **figure 56** représente le niveau de la variabilité des données (ACP) pour la composante asymétrique fluctuante. En effet, 61,93% de la variation globale a été expliquée par les axes PC1 (36,73%) et PC2 (25,20%). Le nuage des points résultant a montré une large dispersion de génotypes. PC1 a révélé que l'asymétrie est causée principalement par la flexion du limbe par rapport à l'orientation gauche ou droite des parties apicales et basales. PC2 explique l'asymétrie liée à la position distale ou proximale des côtés gauches et droites de la feuille. Il s'agit de la différence dans la taille relative des côtés gauches et droites des feuilles. La distribution des soixante génotypes a été presque localisée principalement autour de l'axe central. L'ACP de la composante asymétrique n'a pas montré une différenciation en termes de génotypes et de région.

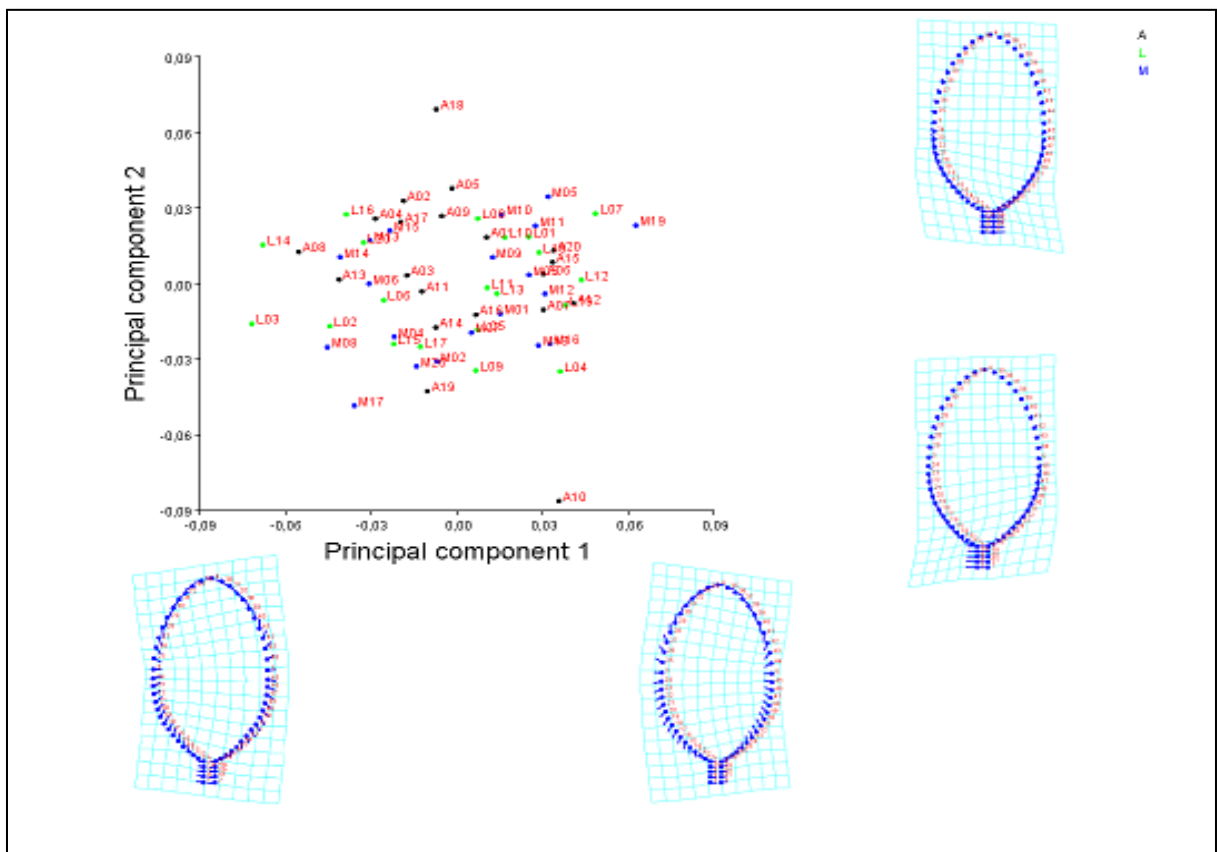


Figure 56 : Projections des individus et variation de la forme des feuilles selon les deux premières composantes principales (PC) obtenues à partir de l'analyse en composantes principales calculées sur la composante asymétrique. PC1 et PC2 présentait 61.93 % de la variance totale. Pour chaque PC, les diagrammes de gauche et de droite représentent les formes des scores PC de - et +

3.3.2.3 Regroupement des feuilles selon les sites

Suite à l'analyse de variation canonique, la projection des scores sur les deux premiers axes CV a montré que les feuilles dans chaque station ont été distinctes les unes des autres. En fait, l'axe CV1 expliquant 91,65% de variance totale, a séparé les demi-frères de chaque région à part. Cependant, CV2 (8,34%) a différencié les génotypes de Meknès des autres stations (**Figure 57**). Les feuilles des génotypes de ce site ont été distinctes de celles des génotypes de Larache et d'Agadir par une forme ovale du contour des feuilles et par un pétiole court. Les génotypes d'Agadir se sont distingués de ceux de Larache par un grand pétiole, une forme ovale et un apex obtus.

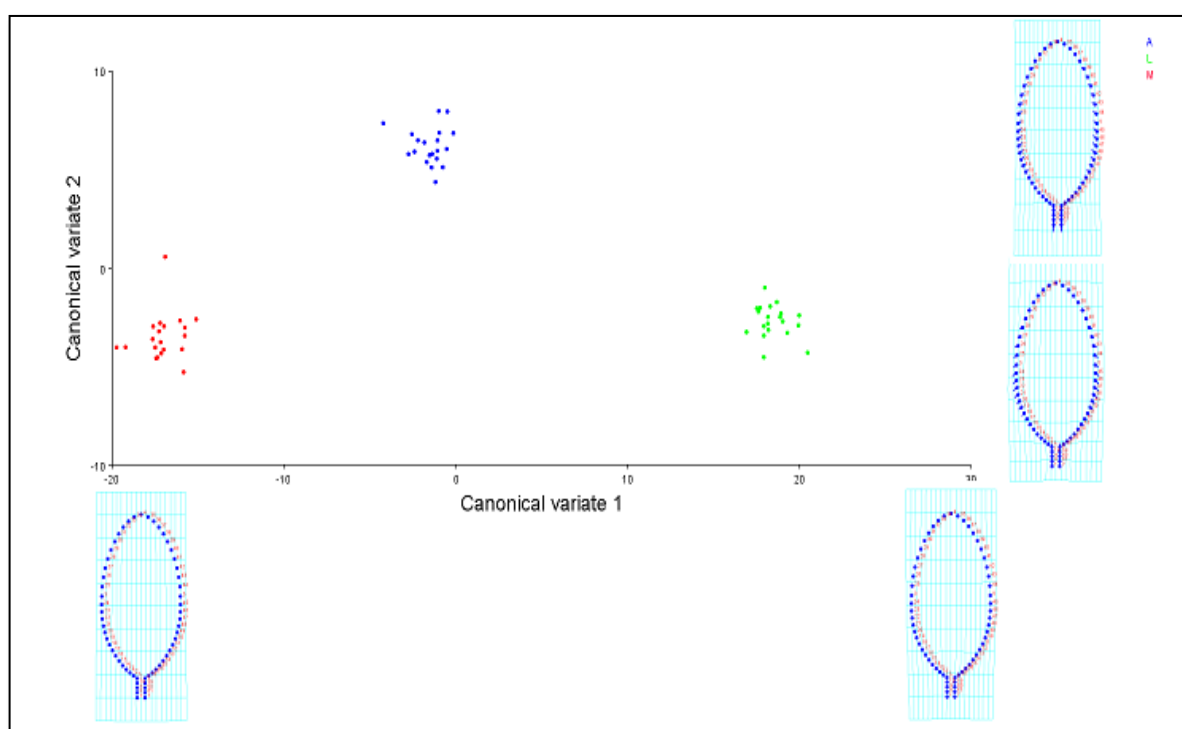


Figure 57 : Projection des individus selon les variables canoniques extraites par l'Analyse des Variations Canoniques (AVC) calculées sur la composante symétrique. CV1 et CV2 expliquant 91,65% de la variance totale

3.3.3 Caractérisation phénologique : Floraison

Dans le but d'analyser le comportement phénologique (floraison) de chaque individu dans les régions, un suivi individuel a été effectué durant les trois années (2017-2019) depuis l'apparition des boutons floraux jusqu'à leur épanouissement. Le **tableau 32** représente le début et le pic de floraison dans chaque station par année, pour l'ensemble des génotypes qui ont fleuri. A la lumière des résultats obtenus, le **tableau 32** montre une augmentation du nombre des demi-frères en floraison au cours des années. En plus, la floraison de ces individus semble être plus précoce dans le site de Larache par rapport aux autres sites. En effet, l'année 2017 a

été marquée pour les premiers passages de la phase juvénile à la phase adulte, de 14 individus à Larache et Meknès. Ce phénomène a été caractérisé par un décalage d'un mois dans ces deux sites. Il a débuté en Mars à Larache et en Avril à Meknès.

La floraison dans la région d'Agadir a été initiée en 2018 à la même période que celle observée à Meknès (Avril-Juin). Cependant à la station de Larache, la floraison a toujours commencé au mois de mars, c'est-à-dire un mois avant Agadir et Larache.

La troisième année de la floraison (2019) a été caractérisée par un nombre élevé des arbres adultes. La floraison a été accompagnée par une variation dans la période de floraison des génotypes dans la même région. Effectivement, dans la région de Meknès, la floraison des arbres a lieu en 2 périodes : Avril et Mai, bien que la majorité de ces génotypes ont fleuri durant la première période. La floraison à Agadir n'a pas montré de fluctuations dans la période de floraison (Avril-Juin 2019). Pour ce qui est de Larache, l'apparition des boutons floraux a été remarquée précocement, à partir du mois de février. En outre, trois périodes de floraison ont été signalées en fonction du génotype étudié. Le même constat a été noté en Février 2020 à Larache, les mêmes individus précoces ont commencé la formation des fleurs en Février. Finalement, quatre génotypes (dans Agadir et Larache) ont montré une deuxième floraison dans la même année. Ce phénomène est assez particulier chez l'arganier.

Tableau 32 : Evolution de la période de floraison durant les années 2017, 2018 et 2019 dans les sites des essais

Années	Régions	Date		Génotypes en floraison
		Début de la floraison	Pic de la floraison	
Année 2017	Meknès	Avril 2017	Juin 2017	M19-M20-M32-M36-M39
	Larache	Mars 2017	Mai 2017	L1-L13-L20-L21-L22-L23-L36-L39-L40
	Agadir	-	-	-
Année 2018	Meknès	Avril 2018	Juin 2018	M1-M5-M6-M9-M13-M15-M16-M19-M20-M22-M26-M29-M32-M33-M36-M39
	Larache	Mars 2018	Avril 2018	L1-L2-L3-L5-L6-L13-L20-L21-L22-L23-L25-L35-L36-L38-L39-L40
	Agadir	Avril 2018	Juin 2018	A15-A20-A22-A31-A36-A47-A51
Année 2019	Meknès	Avril 2019	Juin 2019	M1-M5-M6-M8-M9-M12-M13-M15-M16-M19-M20-M22-M27-M29-M30-M32-M33
		Mai 2019	Juillet 2019	M26-M36-M39-M41-M47-M49-M51-M52-M54
	Larache	Février 2019	Avril 2019	L4-L13-L20-L21-L22-L23-L24-L27-L37-L38-L39-L40
		Mars 2019	Avril 2019	L5-L6-L8-L29-L30-L31-L33-L35-L36
		Avril 2019	Mai 2019	L1-L2-L3-L12-L14-L18-L25-L26
		-	Octobre 2019	L1-L4
	Agadir	Avril 2019	Juin 2019	A15-A19-A20-A22-A31-A32-A36-A40-A46-A47-A50-A51
		-	Décembre 2019	A20-A22

L'observation détaillée des fleurs a indiqué qu'elles étaient constituées d'une corolle formée de 5 pétales connées à la base, un calice avec 5 sépales, 5 étamines libres et opposipétales et 5 staminodes libres et alternipétales. Cependant, l'examen des ovaires d'arganier sous la loupe binoculaire a montré que cette espèce possède un ovaire avec une placentation axile, c'est-à-dire les carpelles sont soudés et fermés et l'ovaire comporte plusieurs loges, autant que des carpelles. Les placentas se trouvent contre l'axe de l'ovaire. Les résultats d'observation des génotypes analysés ont indiqué que le nombre de carpelles (C) varient entre 2C et 5C. Les arbres avec 2C ont été les plus dominants notant ainsi un pourcentage de 67,24%, ils ont été suivis par les individus à 3C avec 27,59%. Les arbres à 4C et 5C ont été très minoritaires avec 3,45% et 1,72% respectivement. Ces derniers n'ont été présents que dans la station de Larache. La comparaison du nombre de carpelles au niveau des génotypes a montré la présence d'une variabilité inter et intra famille. En plus, l'effet station ne semble pas agir sur le nombre de carpelles (**Tableau 33**).

Tableau 33 : Variation du nombre de carpelle et la taille des stigmates chez les génotypes étudiés

Caractères fleurs	Carpelles			Taille étamine/stigmate			
	Région	2C	3C	Plus de 3C	E < S	E = S	E > S
Meknès	M1-M8-M9- M12-M15- M16-M19- M26- M30- M32-L39	M5 (2 à 3C) - M6-M27-M35			M6-M9-M15- M16-M26- M32-M36- M39	M1-M12- M30-M35	M5-M8- M19-M20- M27-
Larache	L2-L6-L8- L14-L18-L20- L21-L22-L25- L26- L31- L33- L37- L38-L39-L40-	L1-L1 -L4-L9- L12-L13(2 à 3C) -L29(2 à 3C) - L35(2 à 3C)	L5(4c) - L27(2 à 4C) - L36 (2 à 5C)		L2-L6-L9- L18-L22-L24- L31-L33-L35- L37-L39	L1-L4-L5- L8-L12-L13- L20- L23- L27-L29- L36	L14-L21- L26-L38-L40
Agadir	A3-A7-A19- A20-A22- A31- A32- A40-A51	A15(2 à 3C) - A36			A3-A7-A19- A31-	A15-A20- A22-A51	A32-A36

L'allogamie de l'arganier nous a poussé à étudier l'origine des difficultés de croisement observés entre les génotypes. Chez certaines espèces allogames, les complexités sont dues au phénomène d'hétérostylie qui se manifeste au niveau des fleurs de certaines espèces : Il s'agit d'un polymorphisme floral sous contrôle génétique apparu indépendamment dans 28 familles de plantes à fleurs (Naiki, 2012). L'observation sous la loupe des génotypes en floraison a montré l'existence de trois morphes de fleurs chez l'arganier (tristylie) :

- Des fleurs de type S dont le style est très court par rapport aux étamines.
- Des fleurs de type M dont le style est moyennement court par rapport aux étamines.
- Des fleurs de type L dont le style est très long par rapport aux étamines.

Les résultats du **tableau 32** ont révélé que les morphes les plus répandus dans l'ensemble des individus étudiés sont les formes M et L. Les portions de chaque type dans chaque site ont révélé des ressemblances importantes (**Figure 58**).



Figure 58 : Fleurs observées sous loupe montrant les formes : S, M et L chez les génotypes L26, L12 et L22 de la station de Larache (*nobis*, 2019).

3.3.4 Caractérisation des fruits et graines

Chez l'arganier, la production des fruits commence généralement à l'âge de 8 ans. Cependant, dans cette étude la fructification de certains arbres a débuté très tôt dès la troisième année après la transplantation et s'est poursuivie, les années suivantes (2017 à 2019). Cette production a connu une évolution importante en termes du nombre de génotypes en fructification et du rendement. La fructification dans les trois stations a été très échelonnée dans le temps et la maturité des fruits dure jusqu' à un an (**Figure 59**).



Figure 59 : Fructifications des génotypes d'arganier installés dans les trois sites en 2014
(*nobis*, 2018 et 2019)

3.3.4.1 Comparaison pomologique des génotypes dans les stations

Pour évaluer la diversité des génotypes des trois stations, six caractères morphologiques quantitatifs et trois qualitatifs ont été utilisés. Cette caractérisation phénotypique a porté sur la longueur des fruits, la largeur des fruits, le poids des fruits, la longueur des graines, la largeur des graines et le poids des graines pour les variables quantitatives et la forme des fruits et des graines et le nombre de loges pour les variables qualitatives.

L'analyse descriptive pour la totalité des individus est rapportée dans le **tableau 34**, les résultats ont montré une diversité considérable pour les caractères poids des fruits (CV=28,18%), poids des graines (CV= 35,44%) et longueur des fruits (CV=53,01%).

Tableau 34 : Analyses descriptives des caractères poids et dimension des fruits et graines

Caractère	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart type	CV
Poids de fruits (g)	2,70	16,99	9,91	2,69	28,18
Longueur de fruits (cm)	1,80	27,00	3,26	1,76	53,01
Largeur de fruits (cm)	1,2	3,5	2,13	0,40	19,62
Poids de graines (g)	1,10	6,00	2,87	1,01	35,44
Longueur de graines (cm)	1,30	3,40	2,36	0,35	15,06
Largeur de graines (cm)	1,00	2,40	1,48	0,22	14,81

Les **tableaux 35, 36 et 37** illustrent le niveau de variabilité des génotypes dans chaque station. En effet, dans la station de Meknès les CV les plus élevés ont été notés pour les caractères poids de fruits et de graines et la longueur des fruits dont les valeurs sont 29,15%, 37,06% et 85,12% respectivement. En revanche, dans les régions d'Agadir et de Larache seuls les poids de fruits et graines ont enregistré des niveaux relativement élevés de variabilité, avec des CV qui dépassent 26% pour le poids des fruits et 31% pour le poids des graines. En outre, l'analyse de la variance entre individus a révélé une variabilité hautement significative des caractères observés dans les trois sites.

Tableau 35 : Analyses descriptives et analyse de variance des 6 caractères liés aux fruits et graines dans la région de Meknès

Caractère	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart type	CV	F	P Value
Poids des fruits (g)	3,38	16,99	9,83	2,75	29,15	6,87	<0,001
Longueur des fruits (cm)	1,8	27,00	3,39	2,95	85,12	0,19	<0,001
Largeur des fruits (cm)	1,4	3,5	2,25	0,41	19,08	4,40	<0,001
Poids des graines (g)	1,18	6,00	3,16	1,14	37,06	14,77	<0,001
Longueur des graines (cm)	1,30	3,30	2,34	0,43	18,05	5,28	<0,001
Largeur des graines (cm)	1,00	2,00	1,51	0,22	14,42	5,94	<0,001

Tableau 36 : Analyses descriptives et analyse de variance des 6 caractères liés aux fruits et graines dans la région d'Agadir

Caractère	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart type	CV	F	P Value
Poids des fruits (g)	5,50	14,99	9,07	2,41	26,61	17,28	<0,001
Longueur des fruits (cm)	2,2	3,6	3,05	0,32	10,63	6,648	0,458
Largeur des fruits (cm)	1,7	3,4	2,21	0,36	16,57	22,76	<0,001
Poids des graines (g)	1,10	5,59	2,63	1,03	39,06	16,81	<0,001
Longueur des graines (cm)	1,8	2,7	2,36	0,22	9,25	5,31	<0,001
Largeur des graines (cm)	1,30	2,40	1,66	0,26	15,48	11,66	<0,001

Tableau 37 : Analyses descriptives et analyse de variance des 6 caractères liés aux fruits et graines dans la région de Larache

Caractère	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart type	CV	F	P Value
Poids des fruits (g)	0,03	31,04	9,86	4,12	27,65	11,80	<0,001
Longueur des fruits (cm)	2,2	4,7	3,27	0,56	17,97	9,02	<0,001
Largeur des fruits (cm)	1,20	3,00	2,02	0,39	19,39	6	<0,001
Poids des graines (g)	0,04	5,10	2,60	1,01	31,02	8,66	<0,001
Longueur des graines (cm)	0,01	100,48	3,20	9,75	14,73	13,39	<0,001
Largeur des graines (cm)	0,02	28,61	1,58	2,72	10,71	4,94	<0,001

Pour les caractères qualitatifs, les **figures 60** et **61** représentent les formes des fruits observées dans les trois stations. Six formes principales ont été enregistrées à des fréquences diverses. En effet, la station de Meknès a été caractérisée par la présence de cinq morphes : elliptique (30%), ovale (30%), ronde (20%), goutte (10%) et ovale apiculée (10%). Cependant, dans la région de Larache quatre formes ont été rencontrées : fusiforme (21%), elliptique (21%),

ovale (47,4%) et ronde (10,5%). Finalement, trois formes ont été observées dans le site d'Agadir avec un pourcentage de (37,5%) pour la forme elliptique, (25%) pour la forme ronde et (37,5%) pour la forme goutte.

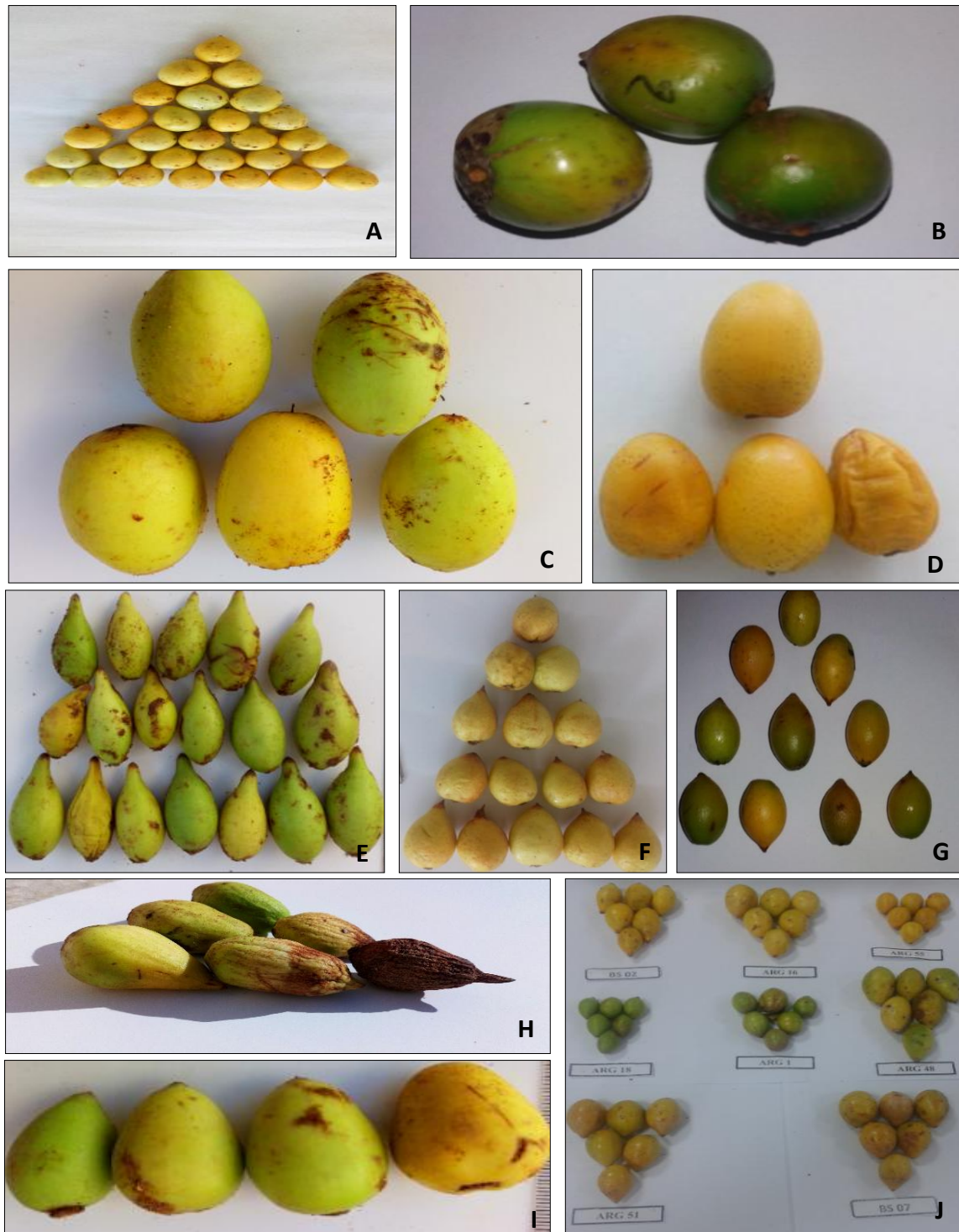


Figure 60 : Formes de fruits observées chez les génotypes étudiés d'arganier : (A) Ronde (B) Ronde (C) Ovale (D) Ovale (E) Apiculée (F) Apiculée (G) Elliptique (H) Apiculée (I) Goutte (J) fruits issus de différents génotypes dans 3 sites (*nobis*, 2019).

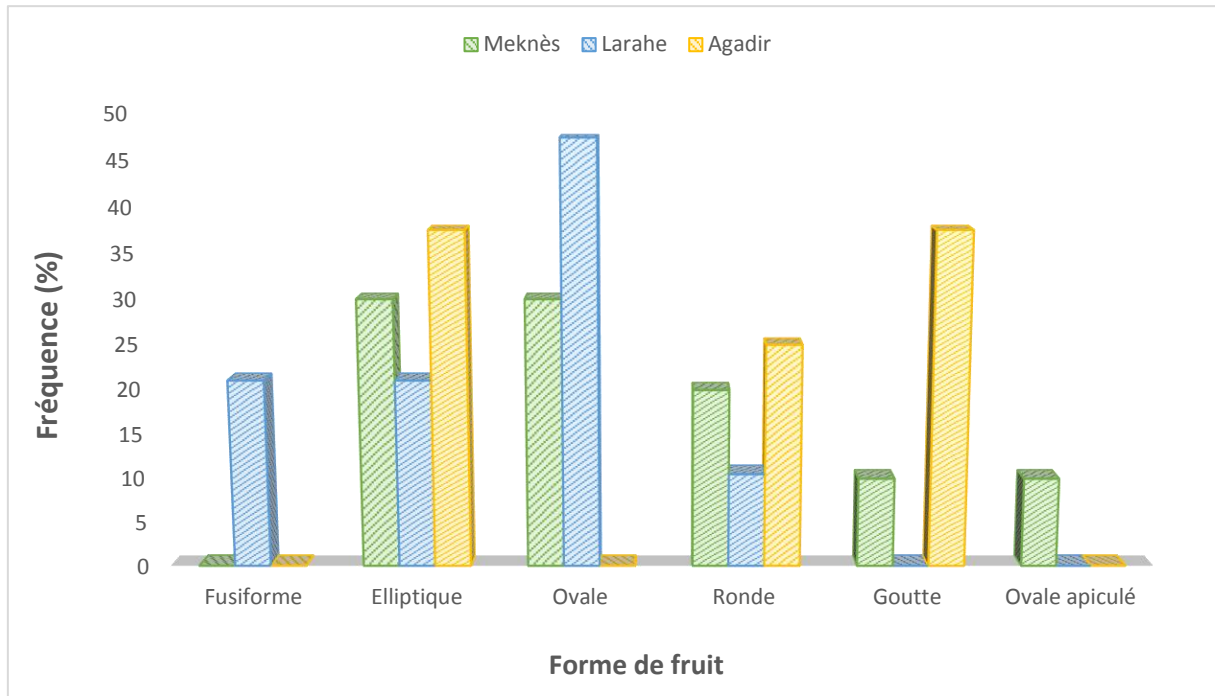


Figure 61 : Fréquences de formes des fruits observées dans les trois stations pour 51 génotypes de l'arganier

Quatre principaux morphes ont été identifiées quant à la forme des graines, la forme elliptique observée dans les trois stations à des pourcentages de 75%, 53,84% et 33,33% dans Larache, Meknès et Agadir respectivement. La forme ovale avec des valeurs de l'ordre 38,5% à Meknès, 33,33% à Agadir et 12,5% à Larache. Pour les formes ronde et goutte, elles ont été rencontrées seulement dans deux stations. En effets, la forme ronde a été présente dans les stations Larache (12,5%) et Agadir (16,67%), et la forme goutte a été présente dans les stations de Meknès (7,7%) et Agadir (16,67%) (**Figures 62 et 63**).



Figure. 62 : Formes de graines observées chez 31 génotypes d'arganier (*nobis*, 2019)

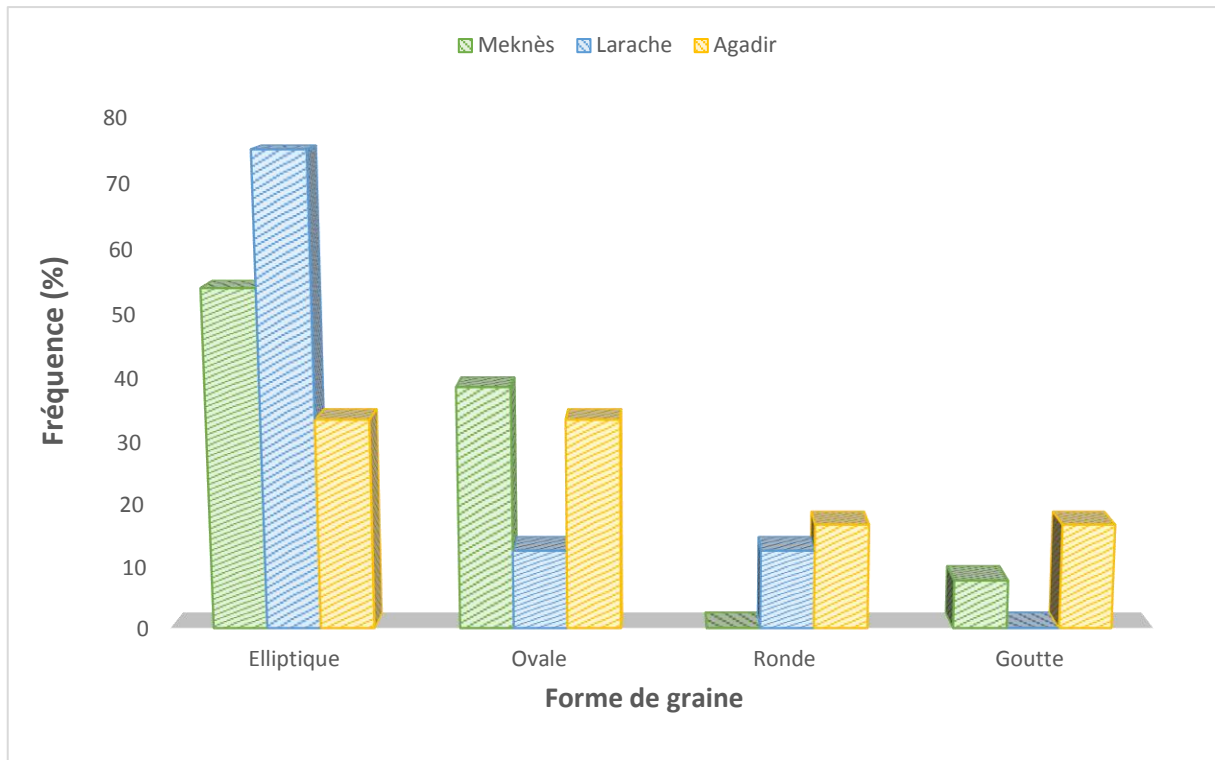


Figure 63 : Fréquences des formes des graines observées dans les trois stations

Le nombre de loges dans le noyau de l'arganier est un caractère qui renseigne sur le nombre maximum d'amandons qui peut renfermer une graine si les ovules sont fécondés. Les **figures 64** et **65** ont montré que les noyaux avec 2 loges ont été les plus dominants dans les trois stations avec des pourcentages de l'ordre de 50% à Larache, 78,6% à Meknès et 83,3% à Agadir. Des noyaux avec 3 loges ont été également observés à Meknès (21,4%) et Larache (42,85%). Les pourcentages les plus faibles sont ceux des noyaux avec plus de trois loges observés à Agadir (16,66%) et Larache (7,14%).

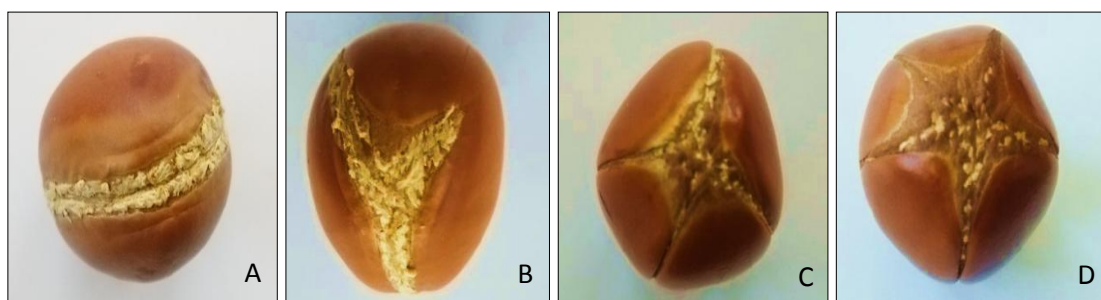


Figure 64 : Variation du nombre de loges entre les génotypes (*nobis*, 2021)
(A : 2 loges, B : 3 loges, C : 4 loges, D : 5 loges)

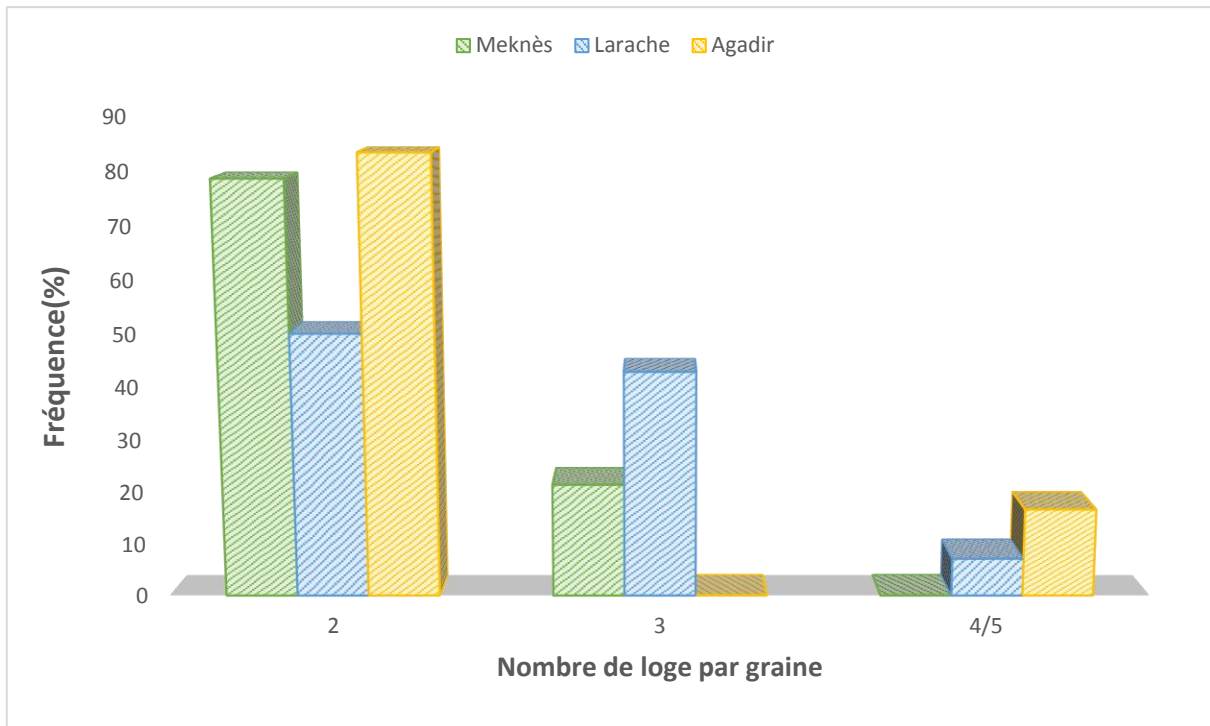


Figure. 65 : Fréquences du nombre de loges des graines observées chez les génotypes des trois stations

3.3.4.2 Comparaison pomologique entre les stations deux à deux

La comparaison pomologique des génotypes à travers les stations a été effectuée deux à deux du fait que le nombre des demi-frères en production et le nombre commun entre les trois stations sont limités. Dans l'objectif d'étudier le comportement des demi-frères dans les différents environnements, des analyses de variance et d'héritabilité ont été exécutées.

3.3.4.2.1 Larache-Meknès

L'analyse de la variance pour Larache-Meknès a mis en évidence des différences hautement significatives ($p < 0,001$) entre génotypes (demi-frères) (G) pour la totalité des caractères quantitatifs étudiés (poids et dimensions des fruits et graines). La différence entre les stations (S) a été très hautement significative pour le caractère largeur des fruits et significative pour la longueur des graines. L'interaction GXE a été très hautement significative pour les caractères : poids des fruits, largeur des fruits et longueur des graines, très significative pour la longueur des fruits et le poids des graines et significative pour la largeur des graines (**Tableau 38**).

Tableau 38 : Analyse d'ANOVA à deux facteurs pour la comparaison pomologique de Larache et Meknès

Source	Variable	SC	CM	F	P
Génotypes Demi-frères	Poids des fruits (g)	74,84	14,97	28,58	<0,001
	Longueur des fruits (cm)	1,67	0,33	8,62	0,003
	Largeur des fruits (cm)	0,40	0,08	4,74	0,021
	Poids des graines (g)	3,90	0,78	4,01	0,034
	Longueur des graines (cm)	1,95	0,39	15,29	<0,001
	Largeur des graines (cm)	0,49	0,1	17,32	<0,001
Station	Poids des fruits (g)	716,63	716,63	1368,24	<0,001
	Longueur des fruits (cm)	123,20	123,20	3183,18	<0,001
	Largeur des fruits (cm)	51,37	51,38	3015,65	<0,001
	Poids des graines (g)	88,41	88,41	453,32	<0,001
	Longueur des graines (cm)	77,28	77,28	3024,16	<0,001
	Largeur des graines (cm)	31,15	31,15	5470,64	<0,001
Génotypes X station	Poids des fruits (g)	37,54	18,77	35,84	<0,001
	Longueur des fruits (cm)	0,66	0,33	8,51	0,008
	Largeur des fruits (cm)	0,03	0,01	0,73	0,508
	Poids des graines (g)	1,25	0,62	3,2	0,089
	Longueur des graines (cm)	0,7	0,35	13,66	0,002
	Largeur des graines (cm)	0,02	0,01	1,62	0,250
Erreur	Poids des fruits (g)	4,07	4,07	7,77	0,021
	Longueur des fruits (cm)	0,05	0,05	1,27	0,290
	Largeur des fruits (cm)	0,002	0,01	0,10	0,754
	Poids des graines (g)	0,19	0,19	0,99	0,347
	Longueur des graines (cm)	0,48	0,48	18,94	0,002
	Largeur des graines (cm)	0,27	0,27	47,81	<0,001

SC : somme des carrés, CM : carrés moyens, F : test F, p : valeur p

L'analyse des données des caractères morphologiques dans les trois stations, a permis de déterminer certains paramètres génétiques liés aux fruits tels que les variances génotypiques (σ^2_g), phénotypiques (σ^2_p) et environnementale (σ^2_e) et l'héritabilité à sens large (H^2).

Les résultats du **tableau 39** ont révélé que la variance génotypique est largement plus importante que la variance environnementale pour l'ensemble des caractères étudiés. Donc le grand part de la variation phénotypique a été expliqué par la composante génétique, soulignant ainsi l'importance du génotype dans l'expression des caractères et la stabilité des génotypes dans les différentes stations.

L'héritabilité au sens large a enregistré des valeurs importantes dépassant les 69% pour la majorité des caractères à l'exception du poids de graines et largeur des fruits dont les pourcentages ont été inférieurs à 8%.

Tableau 39 : Analyse d'héritabilité et des paramètres génétiques liés aux fruits

Caractère	Variance LM			H ² (%)
	σ^2_p	σ^2_g	σ^2_e	
Poids des fruits (g)	20,15	17,03	3,12	84,51
Longueur des fruits (cm)	0,54	0,39	0,15	71,95
Largeur des fruits (cm)	0,12	0,01	0,11	7,44
Poids des graines (g)	0,65	0,03	0,62	4,40
Longueur des graines (cm)	0,21	0,17	0,04	82,59
Largeur des graines (cm)	0,06	0,04	0,02	69,23

3.3.4.2.2 Meknès-Agadir

L'analyse de la variance au niveau de Meknès-Agadir est présentée dans le **tableau 40**. Les effets du génotype et l'interaction génotype environnement ont été très significatifs pour les six caractères analysés. Cependant, l'effet de la station n'a été significatif que pour la longueur et la largeur des graines.

Tableau 40 : Analyse d'ANOVA à deux facteurs pour la comparaison pomologique d'Agadir et Meknès

Source	Variable	SC	CM	F	P
Génotypes Demi-frères	Poids des fruits (g)	67,15	33,58	20,67	<0,001
	Longueur des fruits (cm)	1,65	0,83	18,24	<0,001
	Largeur des fruits (cm)	1,00	0,50	12,99	<0,001
	Poids des graines (g)	25,78	12,89	19,60	<0,001
	Longueur des graines (cm)	1,29	0,64	37,48	<0,001
	Largeur des graines (cm)	0,81	0,41	10,70	0,001
Station	Poids des fruits (g)	5,94	5,94	3,66	0,073
	Longueur des fruits (cm)	0,01	0,01	0,06	0,817
	Largeur des fruits (cm)	0,01	0,01	0,04	0,850
	Poids des graines (g)	0,32	0,32	0,48	0,496
	Longueur des graines (cm)	0,25	0,25	14,42	0,001
	Largeur des graines (cm)	0,22	0,22	5,71	0,029
Génotypes X Station	Poids des fruits (g)	34,01	17,01	10,47	0,001
	Longueur des fruits (cm)	0,94	0,47	10,33	0,001
	Largeur des fruits (cm)	1,61	0,81	20,94	<0,001
	Poids des graines (g)	6,78	3,39	5,16	0,018
	Longueur des graines (cm)	1,28	0,64	37,12	<0,001
	Largeur des graines (cm)	0,39	0,20	5,15	0,018
Erreur	Poids des fruits (g)	27,61	1,62		
	Longueur des fruits (cm)	0,77	0,05		
	Largeur des fruits (cm)	0,65	0,04		
	Poids des graines (g)	11,17	0,66		
	Longueur des graines (cm)	0,29	0,02		
	Largeur des graines (cm)	0,65	0,04		

SC : somme des carrés, CM : carrés moyens, F : test F, *p* : valeur *p*

L'examen des paramètres génétiques, représentant les composantes de l'héritabilité, a mis en évidence une dominance de la variance génétique par rapport à celle environnementale. Le taux d'héritabilité pour la grande partie des caractères a été très important et dépasse 83% pour le poids, longueur et largeur des fruits et la longueur des graines. Toutefois, l'héritabilité des caractères poids et largeur des graines est avoisinante de 51% (**Tableau 41**).

Tableau. 41 : Analyse d'héritabilité et des paramètres génétiques liés aux fruits

Caractère	Variance MA			H ² (%)
	σ^2_p	σ^2_g	σ^2_e	
Poids des fruits (g)	26,63	25,01	1,62	93,90
Longueur des fruits (cm)	0,73	0,68	0,05	93,80
Largeur des fruits (cm)	0,24	0,2	0,04	83,68
Poids des graines (g)	1,34	0,68	0,66	51,01
Longueur des graines (cm)	0,30	0,28	0,02	94,35
Largeur des graines (cm)	0,08	0,04	0,04	53,94

3.3.4.2.3 Agadir-Larache

Pour ce qui est d'Agadir-Larache, l'analyse des résultats de la variance (**Tableau. 42**) a indiqué que plusieurs paramètres quantitatifs étudiés n'ont pas présenté une différence significative sous l'effet du génotype ni de la station. En effet, le facteur génotype ne semble pas influencer la largeur des fruits et le poids et la largeur des graines, en termes de variance. Pour l'effet de la station, les caractères longueur et largeur des fruits plus le poids des graines n'ont pas montré une variation significative. Pourtant, l'effet de l'interaction génotype x station s'est avéré significatif pour la totalité des paramètres quantitatifs, montrant le comportement indépendant de chaque génotype en fonction des conditions environnementales.

Tableau 42 : Analyse d'ANOVA à deux facteurs pour la comparaison pomologique d'Agadir et Larache

Source	Variable	SC	CM	F	P Value
Génotypes Demi-frères	Poids des fruits (g)	37,54	18,77	35,84	<0,001
	Longueur des fruits (cm)	0,66	0,33	8,51	0,008
	Largeur des fruits (cm)	0,03	0,01	0,73	0,508
	Poids des graines (g)	1,25	0,62	3,20	0,089
	Longueur des graines (cm)	0,7	0,35	13,66	0,002
	Largeur des graines (cm)	0,02	0,01	1,62	0,250
Station	Poids des fruits (g)	4,07	4,07	7,77	0,021
	Longueur des fruits (cm)	0,05	0,05	1,27	0,290
	Largeur des fruits (cm)	0,002	0,002	0,10	0,754
	Poids des graines (g)	0,19	0,19	0,99	0,347
	Longueur des graines (cm)	0,48	0,48	18,94	0,002
	Largeur des graines (cm)	0,27	0,27	47,81	<0,001
Génotypes X Station	Poids des fruits (g)	22,78	11,39	21,75	<0,001
	Longueur des fruits (cm)	0,64	0,32	8,30	0,009
	Largeur des fruits (cm)	0,34	0,17	10,12	0,005
	Poids des graines (g)	3,09	1,55	7,93	0,010
	Longueur des graines (cm)	0,48	0,24	9,43	0,006
	Largeur des graines (cm)	0,19	0,09	16,73	0,001
Erreur	Poids des fruits (g)	4,71	0,52		
	Longueur des fruits (cm)	0,35	0,04		
	Largeur des fruits (cm)	0,15	0,02		
	Poids des graines (g)	1,75	0,19		
	Longueur des graines (cm)	0,23	0,03		
	Largeur des graines (cm)	0,05	0,01		

SC : somme des carrés, CM : carrés moyens, F : test F, *p* : valeur *p*

Comme pour les résultats de Meknès-Larache et Agadir-Meknès, la grande partie de la variance phénotypique a été exprimée par la variance génotypique. Quant à l'héritabilité au sens large, les pourcentages les plus importantes ont été notés chez les paramètres poids des fruits (94,56%), longueur des graines (86,13%) et la longueur des fruits (78,80%), qui sont les paramètres d'intérêt pour les arganiers agricoles. Cependant, les pourcentages les plus faibles ont été observés pour la largeur des fruits (8,10%) et des graines (20%) (**Tableau 43**).

Tableau 43 : Analyse d'héritabilité et des paramètres génétiques liés aux fruits

Caractère	Variance LA			H ² (%)
	σ^2_p	σ^2_g	σ^2_e	
Poids des fruits (g)	9,65	9,13	0,52	94,57
Longueur des fruits (cm)	0,18	0,14	0,04	78,80
Largeur des fruits (cm)	0,02	0,001	0,019	8,11
Poids des graines (g)	0,41	0,22	0,19	52,38
Longueur des graines (cm)	0,19	0,16	0,03	86,13
Largeur des graines (cm)	0,0075	0,0015	0,006	20

3.4 Comparaison parents-descendances

Dans cette partie nous abordons une approche de comparaison des caractéristiques agromorphologiques des génotypes parents qui se trouvent à l'état sauvage avec celles de leurs descendants plantés et évalués dans les trois stations expérimentales de Larache, Meknès et Agadir.

3.4.1 Comparaison de l'aspect général de l'arbre : parent -descendance

Les fréquences des caractères liés à l'aspect général des individus (port, vigueur, ramification et spinosité) ont été calculées chez les parents et la descendance.

Le **tableau 44** montre que le pourcentage de répartition de la forme du port chez les parents a été de l'ordre de 25% pour la forme dressée, 33,3% pour la forme retombante (semi-dressée) et 41,7% pour la forme « pleureur ». L'examen des descendants des parents dressés a indiqué l'absence du port pleureur dans les trois stations et une dominance de la forme semi-dressée dans les régions de Larache (77,78%) et Agadir (90%). En revanche dans la station de Meknès, la forme dressée (58,33%) semble légèrement majoritaire par rapport à la forme semi-dressée (41,67%). En ce qui concerne les descendants des parents semi-dressés, les trois formes ont été détectées à des fréquences diverses. En effet, plus de la moitié de la descendance avait un port dressé (58,34%) à Meknès. Les ports semi dressé et pleureur ont été observés respectivement à des fréquences de 33,33% et 8,33%. Ces mêmes formes ont été observées respectivement à des pourcentages de 33,33%, 27,78% et 38,8% à Larache. Au site d'Agadir les génotypes étaient répartis équitablement à raison de 50% entre port semi dressé et pleureur. Chez les familles de demi-frères issues de parents à port pleureur, deux formes ont été présentes dans les trois sites : la forme exclusivement semi-dressée au site de Meknès. Aux sites de Larache et Agadir les pourcentages pour cette forme de port étaient respectivement de 60% et 80%. Le port pleureur, quant à lui s'est manifesté au site d'Agadir (20%) et de Larache (40%).

Tableau 44 : Fréquences des trois types des ports chez les 60 génotypes parents et 115 génotypes de leur descendance

Parents		Descendance			
Forme de port	Fréquence %	Forme de port	Larache	Agadir	Meknès
Dressée	25%	Dressée	22,22	10	58,33
		Semi-dressée	77,78	90	41,67
		Pleureur	0	0	0
Semi-dressée	33,3%	Dressé	33,33	0	58,34
		Semi-dressée	27,78	50	33,33
		Pleureur	38,89	50	8,33
Pleureur	41,7%	Dressée	0	0	0
		Semi-dressée	60	80	100
		Pleureur	40	20	0

Les génotypes parents ont été classés à trois niveaux pour la vigueur : vigueur faible (18,4%), moyenne (47%) et forte (35%). Chez la descendance des génotypes à vigueur faible, une large variabilité a été observée entre et intra-sites. En effet, au site de Meknès, les vigueurs moyenne et faible ont enregistré une valeur de 40% chacune contre 20% pour la vigueur forte. De même au site d'Agadir, les trois aspects ont été observés à des pourcentages de l'ordre de 11,11%, 33,33% et 55,56% pour les individus à vigueur moyenne, faible et forte, respectivement. Pourtant au site de Larache, seul deux niveaux de vigueur ont été présent à des fréquences de 77,78% pour la vigueur moyenne contre 22,22% pour la vigueur faible.

A propos des demi-frères résultant des parents à vigueur moyenne, les résultats ont montré que les fréquences les moins importantes sont celles de la vigueur faible et les plus importantes sont celles de la vigueur forte, et ceci dans les trois stations.

De leur côté, les descendants des parents à vigueur forte ont été caractérisés par la présence des trois formes : les fréquences les moins importantes sont celles de la vigueur faible observées à Larache (9,1%) et Meknès (6,25%) et celle de la vigueur moyenne observée à Agadir (7,69%). Cependant, les pourcentages les plus importantes ont été enregistrés pour la forme moyenne à Meknès 56,25% et pour la forme forte à Larache (72,72%) et Agadir (69,23%) (**Tableau 45**).

Tableau 45 : Fréquences de la vigueur chez 60 génotypes parents et 115 génotypes de la descendance

Parents		Descendance			
Vigueur	Fréquence %	Vigueur	Larache	Agadir	Meknès
Faible	18%	Faible	0	33,33	40
		Moyenne	77,78	11,11	40
		Forte	22,22	55,56	20
Moyenne	47%	Faible	6,67	9,1	6,67
		Moyenne	13,33	13,64	40
		Forte	80	77,26	53,33
Forte	35%	Faible	9,1	23,08	6,25
		Moyenne	18,18	7,69	56,25
		Forte	72,72	69,23	37,5

Chez les parents, la ramification des branches a été répartie en trois degrés. Plus de la moitié des parents ont une ramification faible (56,66%). En revanche, le reste des parents ont une ramification moyenne (23%) à dense (20,34%). Les génotypes de la région de Meknès ont été caractérisés majoritairement par une ramification faible quel que soit le type de ramification des parents (faible : 73,68%, moyenne : 54,54% et forte : 75%). Cependant au site de Larache, les arbres moyennement ramifiés ont été les plus répandus avec des pourcentages dépassants 47% pour les trois formes observées chez leurs parents. En ce qui concerne Agadir, la forme fortement ramifiée chez la descendance a été la plus fréquente avec des taux de 44,45%, 50% et 44,45% correspondants respectivement aux parents faiblement, moyennement et fortement ramifiés (**Tableau 46**).

Tableau 46 : Fréquences de type de ramification chez 60 génotypes parents et 115 génotypes de la descendance

Parents		Descendance			
Ramification	Fréquence %	Ramification	Larache	Agadir	Meknès
Faible	56,66%	Faible	42,1	22,22	73,68
		Moyenne	47,37	33,33	15,79
		Forte	10,53	44,45	10,53
Moyenne	23%	Faible	28,57	0	54,54
		Moyenne	57,15	50	27,28
		Forte	14,28	50	18,18
Forte	20,34%	Faible	16,67	22,22	75
		Moyenne	50	33,33	12,5
		Forte	33,33	44,45	12,5

La spinosité d'un arbre est un caractère important dans la domestication de l'arganier. Chez les parents sauvages, trois degrés de spinosité ont été observés : faible (26,7%), moyenne (53,33%) et forte (20%). Pour les demi-frères installés dans les trois stations, les individus issus

des parents à spinosité faible ont présenté les trois morphes à fréquences diverses. En effet, les individus à spinosité moyenne sont largement abondants dans les trois stations. En revanche les individus à spinosité faible ont été les moins présents avec des pourcentages qui ne dépassent pas 7,69% à Agadir et 11,10% à Meknès

Concernant les génotypes des parents à spinosité moyenne, les individus moyennement épineux ont été fréquents au site de Larache (91,67%) et de Meknès (71,43%) contrairement à celui d'Agadir dont la spinosité forte a été dominante (50%). Les fréquences les plus faibles dans les trois régions ont été enregistrées pour la spinosité faible.

Chez les descendants des parents à forte spinosité, une spinosité moyenne a été observée à des taux très élevés aux sites de Larache (75%) et de Meknès (85,71%). Alors qu'à Agadir, les génotypes ont montré une spinosité forte et moyenne avec un pourcentage de (37,5%) (**Tableau 47**).

Tableau 47 : Fréquences de type de spinosité chez 60 génotypes parents et 115 génotypes de la descendance

Parents		Descendance			
Spinosité	Fréquence %	Vigueur	Larache	Agadir	Meknès
Faible	26,7%	Faible	0	7,69	11,10
		Moyenne	81,82	53,84	48,45
		Forte	18,18	38,47	40,45
Moyenne	53,33%	Faible	0	9,09	9,53
		Moyenne	91,67	40,91	71,43
		Forte	8,33	50	19,04
Forte	20%	Faible	12,5	25	0
		Moyenne	75	37,5	85,71
		Forte	12,5	37,5	14,29

3.4.2 Comparaison pomologique : parent-descendance

La comparaison des caractères quantitatifs liés aux fruits et graines de chaque parent avec sa descendance a été réalisée par l'analyse de la variance.

La **figure 66** a montré une variabilité significative du poids moyen des fruits entre les parents et la descendance. En effet, le poids des fruits des parents P1, P5, P12, P18, P24, P29, P38, P43, P51 a été largement distants de leurs descendants. En revanche, le poids chez les parents P6, P13, P16, P20, P22, P26, P32, P36 et P39 a été plus proche de leur descendance au site de Meknès. Les génotypes parents P3, P6, P8, P12, P20, P23, P26, P29, P30, P35, P36, P37 et P40 ont été comparables à leur descendance au site de Larache.

Finalement, les descendants des génotypes P20, P31, P46, P47, P50, P52 et P56 ont été plus proches de leurs parents au site d'Agadir.

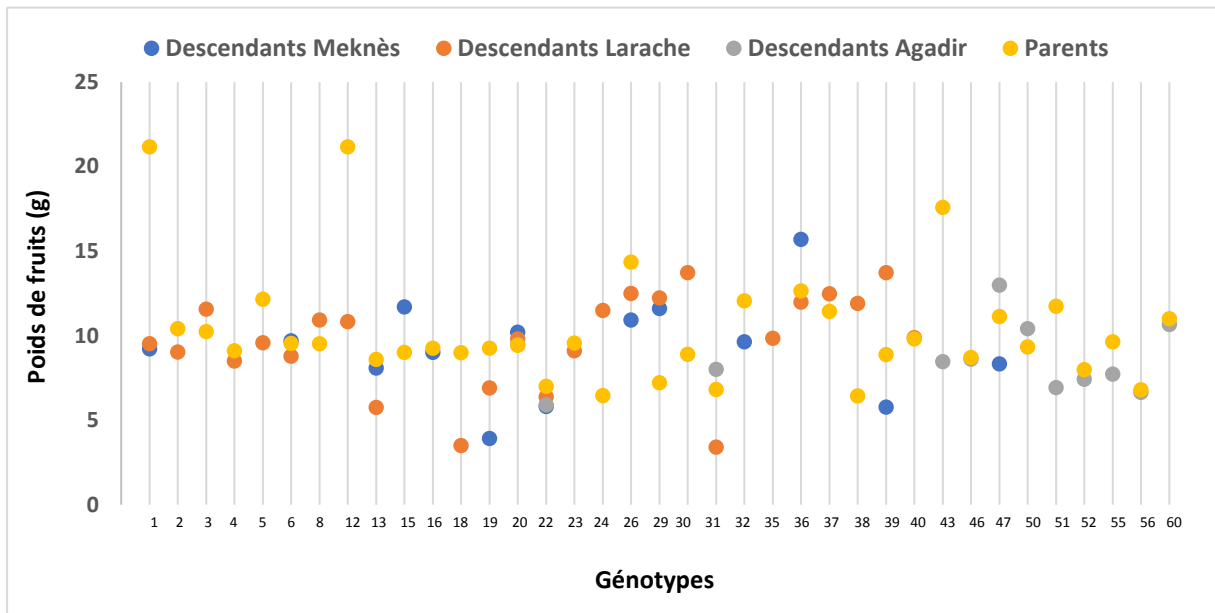


Figure 66 : Comparaison du poids des fruits entre 37 génotypes parents et 51 génotypes de la descendance

La longueur des fruits chez les génotypes étudiés s'est révélée très variable (**Figure 67**). En effet, les parents semblent avoir des fruits longs par rapport à leurs descendants. Pourtant, la majorité des demi-frères évalués au site de Larache se sont montrés proches de leurs parents. Les parents P15, P16, P19, P23, P26, P29, P32, P43, P46, P47, et P56 sont caractérisés par des fruits avec une longueur nettement différente de leur descendance quel que soit la station.

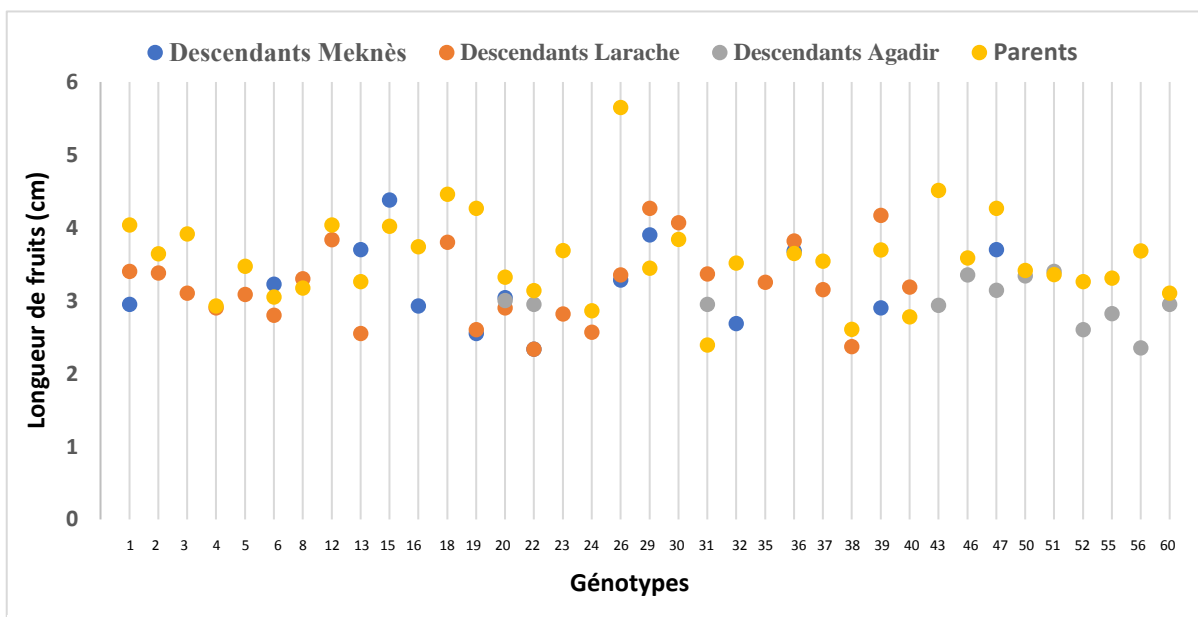


Figure 67 : Comparaison de la longueur des fruits entre 37 génotypes parents et 51 génotypes de la descendance

L'analyse de la **figure 68** a révélé que la largeur des fruits de la plupart des parents est considérablement supérieure à celle observée chez la descendance. En revanche, les génotypes de Larache ont été marqués par les fruits les plus étroits comparativement aux autres familles de demi-frères.

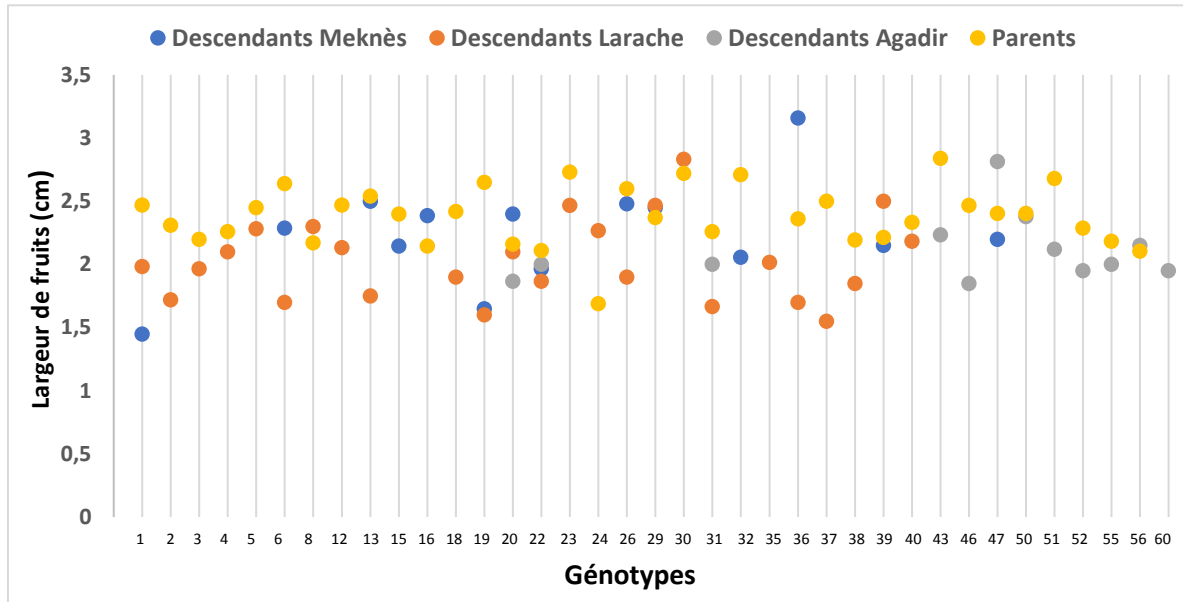


Figure 68 : Comparaison de la largeur des fruits entre 37 génotypes parents et 51 génotypes de la descendance

Pour les graines, l'observation de poids de noyau chez les individus étudiés a révélé une diversité considérable. Les graines des génotypes au site de Meknès ont été marquées par un poids plus important que leurs parents et que les autres familles de demi-frères. Nous avons noté qu'au site de Larache, les génotypes ont enregistré des poids avoisinants ceux de leurs parents. Le poids chez 12 parents a été très différent de leur descendance. Ceci est observé chez les génotypes P15, P16, P18, P24, P29, P30, P31, P32, P37, P38, P47 et P56 (**Figure 69**).

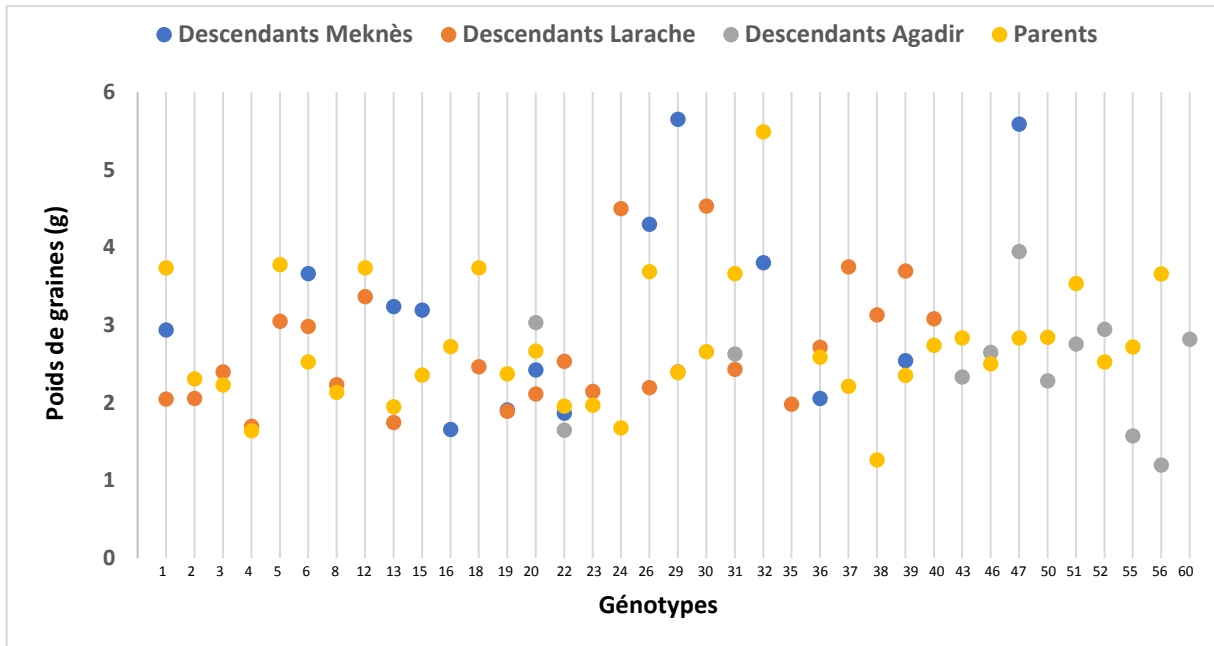


Figure 69 : Comparaison du poids des graines entre 37 génotypes parents et 51 génotypes de la descendance

L'examen de la longueur des graines (**Figure 70**) a indiqué une variabilité morphologique très importante entre les individus. En effet, la majorité des graines produites par les génotypes parents ont été plus longues que celles de leur descendance. Les résultats les plus extrêmes ont été notés chez les parents P1, P3, P12, P16, P26, P43 et P56.

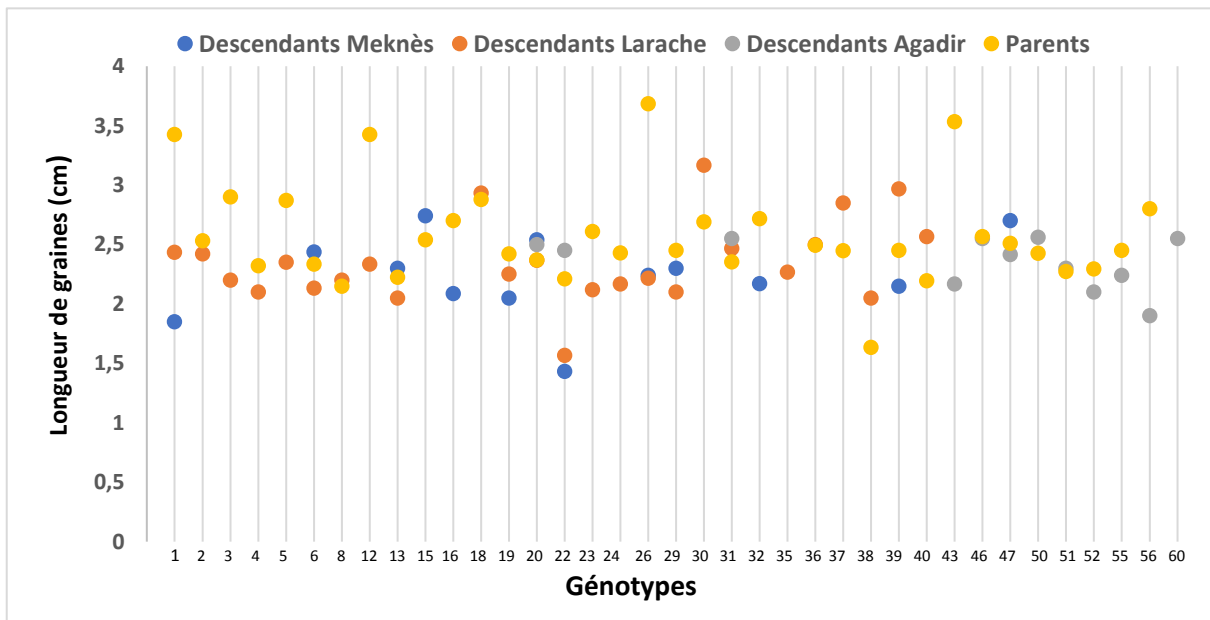


Figure 70 : Comparaison de la longueur des graines entre 37 génotypes parents 51 génotype de la descendance

Comme indiqué précédemment pour les fruits, la largeur des graines chez le grand part des parents a été plus importante que la descendance dans Larache et Meknès. Néanmoins, la descendance d'Agadir semble avoir des graines plus larges (**Figure 71**).

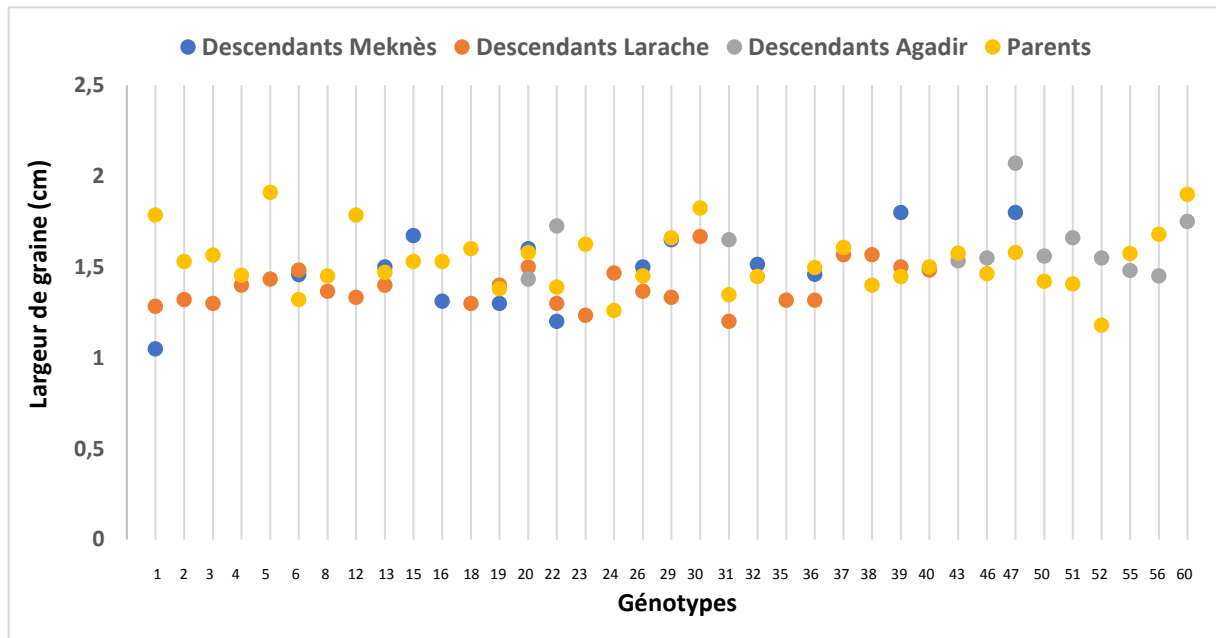


Figure 71 : Comparaison de la largeur des graines entre 37 génotypes parents et 51 génotypes de la descendance

Le **tableau 48** illustre la forme des fruits des parents et de leur descendance dans chaque station. Les parents avec des fruits elliptiques / fusiformes ont donné naissance à des descendants avec 3 formes (elliptique/ fusiformes, ovale et goutte) qui se répartissent comme suit : la forme elliptique/ fusiforme a été observée dans les trois stations avec un pourcentage de 80% à Larache, 50% à Meknès et 50% à Agadir. Pour la forme ovale, elle a été présente dans Meknès et Larache avec des pourcentages de 50% et 20% respectivement. Cependant la forme de goutte n'était présente qu'à Agadir à 50%.

Les génotypes des familles de demi-frères en fructification issus des parents à fruits ovales ont été observés seulement au site de Larache avec deux formes qui ont été notées, elliptique (67%) et ovale (33%). En ce qui concerne les génotypes des parents à fruits ronds, ils ont été marqués par la présence de 4 formes elliptique / fusiforme, ovale, ronde et en goutte. Les phénotypes les plus rares sont les individus avec des fruits en forme de goutte présents seulement dans 2 stations : Agadir à 33,34% et Meknès 14,2%.

Tableau 48 : Fréquences de forme de fruits chez 37 génotypes parents 51 génotype de la descendance

Parent Forme de fruit	Descendance			
	Forme de fruit	Larache	Agadir	Meknès
Elliptique/ Fusiforme	Elliptique/ Fusiforme	80	50	50
	Ovale	20	0	50
	Ronde	0	0	0
	Goutte	0	50	0
Ovale	Elliptique/ Fusiforme	67	0	0
	Ovale	33	0	0
	Ronde	0	0	0
	Goutte	0	0	0
Ronde	Elliptique/ Fusiforme	54,55	33,33	28,6
	Ovale	36,36	0	28,6
	Ronde	9,09	33,33	28,6
	Goutte	0	33,34	14,2

Quant à la forme des graines, les résultats du **tableau 49** ont montré que la forme elliptique/ fusiforme est la plus répandue chez la descendance. A la date de rédaction de ce document, les génotypes issus des parents elliptique/ fusiforme et ovale, ne sont pas encore entrés en production, au site d'Agadir. En revanche, les descendants des parents à fruits de forme ronde ont donné des fruits avec 4 formes : elliptique / fusiforme (40%), ovale (20%), ronde (20%) et goutte (20%). De son côté, les descendants du site de Meknès, qui sont issues des parents à graines ovales et rondes ont donné une seule catégorie de graines, elliptique/fusiforme. Cependant, les parents à graines elliptiques/fusiformes ont produit des descendants à deux types de graines, ovales et elliptique/ fusiforme. A propos des familles de demi-frères au site de Larache, la totalité les individus issus des graines elliptique/fusiforme et ovale ont donné des fruits sous forme elliptique/fusiforme. En revanche, les graines à forme ronde ont produit une descendance avec 4 formes de graines, à pourcentages divers : Elliptique/fusiforme à 50%, ovale à 25%, ronde à 12,5% et goutte à 12,5%.

Tableau 49 : Fréquences de forme de graines chez 37 géotypes parents 51 géotype de la descendance

Parent	Descendance			
Forme de graine	Forme de graine	Larache	Agadir	Meknès
Elliptique/ Fusiforme	Elliptique/ Fusiforme	100	-	50
	Ovale	0	-	50
	Ronde	0	-	0
	Goutte	0	-	0
Ovale	Elliptique/ Fusiforme	100	-	100
	Ovale	0	-	0
	Ronde	0	-	0
	Goutte	0	-	0
Ronde	Elliptique/ Fusiforme	50	40	100
	Ovale	25	20	0
	Ronde	12,5	20	0
	Goutte	12,5	20	0

4. Discussion

La caractérisation et l'estimation de la diversité génétique sont des critères fondamentaux dans la sélection des cultures car ils interviennent dans la sélection des génotypes et des parents pour la multiplication et les combinaisons des croisements. L'objectif de ce chapitre est d'évaluer la diversité morphologique et le comportement des parents et des descendants sélectionnés et installés dans 3 sites à conditions environnementales contrastées.

Les familles de demi-frères transplantées dans les sites expérimentaux de l'INRA ont révélé un taux de reprise très élevé dépassant 97% dans les trois sites (Agadir, Larache et Meknès). Cependant, les mortalités enregistrées peuvent être expliquées par les méthodes de manipulation inappropriées des plants pendant la transplantation ainsi qu'à la non-adaptation des individus aux nouveaux contextes pédo-climatiques. Au cours de la deuxième année après la transplantation, une diminution des taux de survie des génotypes a été observée dans les trois sites. En effet, malgré qu'Agadir est une région arganière, le taux d'adaptation des génotypes n'a pas dépassé 78,33%, ceci est dû d'une part aux conditions climatiques de l'année 2015 caractérisées par des vagues violentes de vents qui ont conduit au dessèchement et la perte des plants et d'autre part, par le pouvoir adaptatif faible observé chez ces individus. Au site de Larache, le pourcentage de survie a été de 63,33%, pourtant, ce dernier ne reflète pas le vrai taux d'adaptation. En effet, la totalité du pool 3 a été perdue suite à la re-transplantation des génotypes de ce pool à une autre parcelle plus appropriée. Ceci s'explique à posteriori par le fait que les racines de l'arganier sont très sensibles et la réussite de la transplantation dépend des soins particuliers au système racinaire. En revanche, le taux de survie dans les pools 1 et 2 a dépassé 80%. Au site de Meknès, le taux de survie le plus faible a été signalé dans cette station. Ce constat peut être justifié par le dessèchement des plants à cause des faibles températures successives du mois Janvier, et qui ont atteint 3°C. L'arganier étant une espèce thermophile, ne tolère généralement pas le froid. Ce même constat a été observé par Homrani-Bakali (2011), sur des génotypes d'arganier installés à Errachidia durant la 1^{ère} et la 2^{ème} année de l'installation. Ces génotypes ont montré des signes de dessèchement dès l'Hiver à cause du climat présaharien à hiver très sévère.

A propos de la croissance en hauteur, la croissance de l'arganier est très lente. Cependant, la taille des plants s'accroît avec l'augmentation de la température. En outre, une large variabilité intra et inter famille a été constatée. Le climat subsaharien d'Agadir semble favoriser la croissance, où la majorité des génotypes ont une hauteur plus élevée que celle de leurs demi-frères dans les autres sites durant les deux années. Cela peut être dû à la physiologie de

l'arganier de type C3, qui présente le maximum de photosynthèse lorsque les températures sont de 30°C et le site d'Agadir est caractérisé par des longues périodes dont les températures sont avoisinantes à 30°C

A un stade plus avancé de la croissance, 22 caractères morphologiques et phénologiques ont été exploités pour comparer les individus. Ces caractères ont montré une variabilité importante entre les différents polycross, stations et familles de demi-frères. En effet, au niveau des caractères définissant l'aspect général de la plante, la vigueur forte a été le caractère majoritaire chez les individus étudiés et qui ne dépend pas du phénotype des parents d'origine. Ceci est probablement dû au fait que la vigueur est considérée comme la propension du génotype à assimiler, stocker et utiliser des glucides non structuraux pour le développement de la plante, et elle est associée à un métabolisme intense et une croissance rapide des pousses. Ces processus dépendent essentiellement de deux facteurs : L'environnement et le génotype. Etant donné que les essais se déroulent dans des stations expérimentales, les conditions environnementales de la descendance sont plus favorables que celles des parents grâce à l'entretien régulier des arbres par l'apport des engrais, les traitements contre les maladies et l'irrigation. La comparaison de la vigueur des demi-frères (deux à deux) entre les stations a montré que la majorité des individus présentent une vigueur forte, quel que soit le site.

La ramification est un mécanisme fondamental de la construction architecturale des arbres fruitiers. Ce caractère a un impact marqué sur le nombre de pousses fleuries et fruitières dans les cultures fruitières et, par conséquent, sur leur productivité (Quinlan & Preston, 1971 ; Lakhoua & Crabbé, 1975 ; Lauri *et al.*, 1997 ; Boe & Beck, 2008). Dans notre étude, quel que soit le type de ramification observé chez les parents, la ramification faible a été dominante chez les individus de la station de Meknès et en particulier au niveau des polycross 2 et 3 contrairement à Larache et Agadir dont la ramification moyenne est la plus abondante. Ces résultats montrent que la variation inter-stations est assez importante que celle d'intra-station. La variation entre ces sites peut être expliquée par la diversité des conditions écologiques qui prédéterminent le comportement végétal. Les études menées par Zahidi *et al.* (2013, 2014) sur trois populations d'Arganier (Argana, Ait Melloul et Ait Baha) ont révélé que la ramification des arbres est variable entre ces populations. En outre, ils ont constaté que les arbres denses avec des rameaux longs ne sont pas représentés dans les sites montagneux caractérisés, comme la station de Meknès, par un automne et hiver froids, ce qui induirait un ralentissement du bourgeonnement physiologique et conséquemment, les processus de croissance de la branche. Selon Lang *et al.* (1987) l'élévation de la température de l'air et du sol est un facteur nécessaire

pour atténuer l'écodormance des bourgeons et favoriser le débourrement et le développement des pousses. Les rameaux de certains individus ont présenté une croissance particulière de type zigzag. L'étude de ce caractère chez le théier a montré qu'il est réglementé par un réseau complexe impliquant le système vésiculaire, phytohormones, expansion cellulaire, métabolisme secondaire, transcription diversifiée et le gravitropisme. En plus, la forme zigzag a été étroitement liée à des altérations de la réponse gravitropique et transport de l'auxine polaire (Cao *et al.*, 2020). En ce qui concerne l'insertion des branches par rapport aux rameaux, les branches orientées vers le haut et les branches perpendiculaires à l'axe sont les plus répandues dans les trois stations. En revanche, la forme orientée vers le bas n'a pas été observée à Agadir. L'étude de la variabilité de l'angle des branches et le gravimorphisme est complexe car il est contrôlé par plusieurs facteurs extrinsèques et intrinsèques. Ce caractère peut varier entre les individus et même au sein de l'individu. Par exemple, chez certains conifères, les branches les plus hautes peuvent être à un angle nettement plus élevé que les branches à la base de la principale. Notamment, les branches semblent définir leur position d'équilibre par rapport au vecteur de gravité (la croissance plagiogravitropique) et non à l'angle de départ de l'axe principal de l'arbre (Timell, 1986 ; Groover, 2016).

L'étude des épines et le degré de spinosité d'un arbre est un caractère important pour la domestication des espèces fruitières. Dans les programmes de création variétale, les individus non épineux ou faiblement épineux sont les plus appréciés par les sélectionneurs et les agriculteurs pour la facilité d'entretien technique et la récolte des fruits. Chez l'arganier, deux types d'épines sont présents : des épines axillaires prenant naissance des bourgeons axillaire, leur taille ne dépasse pas 15 mm et des épines terminales couronnant la partie apicale des rameaux et qui résultent de la transformation des bourgeons terminaux en structures épineuses sous l'effet des stress abiotiques en particulier la chaleur. Cette structure marque la fin de croissance en hauteur du rameau qui devient ainsi une épine-rameau ou rameau épineux. Les rameaux épineux se présentent sous différentes tailles en fonction de la durée de la période de croissance favorable dont ils ont bénéficié avant l'avènement du stress thermique. Généralement, les plus petites épines sont des rameaux qui prennent naissance l'été et qui coïncident avec des vagues de chaleur qui arrêtent la croissance en longueur dès le jeune âge. En revanche, lorsque les conditions sont plus favorables, les rameaux trouvent le temps de s'allonger avant de se transformer en épines. Dans notre étude, des effets significatifs du génotype et d'environnement sur le degré de spinosité ont été constatés. En effet, les demi-frères des trois stations ont présenté les trois niveaux de densité des épines (faible, moyenne et forte)

à des fréquences variables et ces fréquences ne dépendent pas de la densité du parent d'origine mais de la région d'installation. La région d'Agadir a été distinguée par le nombre élevé de génotypes très épineux à l'opposé de Meknès et Larache dont la forme moyenne épineuse qui domine. Etant donné qu'Agadir est situé dans l'étage bioclimatique aride caractérisé par des vagues de chaleur répétées et des températures élevées, la réponse des génotypes contre ce stress abiotique se manifeste par la transformation des bourgeons en épine pour réduire les pertes en eau. En revanche, dans Larache et Meknès caractérisés par un climat modéré, l'interaction des génotypes se reflète par une intensité d'épine moins dense que celle observée à Agadir. Non seulement l'effet de la station influence la spinosité, mais le facteur génotype joue également un rôle important dans le contrôle de ce caractère grâce à l'information génétique prescrite dans l'ADN de chaque arbre. Ce qui explique la diversité au sein de chaque polycross et chaque station. Nous en déduisons que la spinosité reste un caractère évolutif et adaptatif pour lutter contre les stress abiotiques et biotiques (les herbivores).

Malgré l'entretien et la taille réguliers des arbres, chaque individu présente son propre aspect du port. En effet, les trois formes de port observées sont strictement liées au type de croissance des branches. Nos résultats ont montré que l'effet de l'environnement sur ce caractère est faible par rapport à celui des gènes. La forme semi-dressée a été la plus présente dans les trois stations malgré la différence de l'environnement. L'étude du port chez certain Rosaceae à noyau et pépins a montré que ce trait est contrôlé par l'interaction de deux gènes Br/br et Pl/pl (Yamazaki *et al.*, 1987 ; Bassi *et al.*, 1994 ; Werner & Chaparro, 2005 ; Hollender & Dardick, 2015). Chez *Prunus persica* (L.) Batsh., la forme dressée (Pillar) dépend seulement du gène récessif br/br (br/br-PIPl, br/br-Plpl et br/br-plpl), la forme « pleureur » est contrôlée par le génotype Br/Br-pl/pl et la forme semi dressée est observé chez les génotypes Br/br-Pl/pl et Br/Br-Pl/pl (forme standard) (Werner & Chaparro, 2005). Ces constatations rejoignent nos résultats, les descendants issus de parents pleureurs ne présentent pas la forme dressée et vice versa, quel que soit la station. De ce fait, la forme « pleureur » chez l'arganier serait contrôlée par le gène dominant Br/Br alors que la forme dressée est générée par le gène récessif br/br ce qui explique le résultat obtenu. La forme semi-dressé, présente le taux le plus élevé car elle est exprimée probablement chez les génotypes hétérozygotes (Br/br-Pl/pl et Br/Br-Pl/pl). Quant à la distance d'entre-nœuds, les génotypes des trois stations ont été majoritairement caractérisés par une distance moyenne. Cependant la différence significative de la variabilité observée entre les polycross 1 et 2 de Meknès et Agadir est due principalement à l'interaction des demi-frères avec leur environnement.

Les feuilles constituent l'organe le plus important pour la synthèse et la production des assimilats au cours du cycle de vie des plantes. Elles sont responsables de la régulation de la croissance finale des plantes ainsi que le rendement (Coleman, 1994). Dans la présente recherche, la variabilité des feuilles a été étudiée pour déterminer la réponse de génotypes sélectionnés à leur environnement. Les résultats montrent que le génotype génère un effet plus important sur la taille et la forme des feuilles que celui de l'environnement. En outre, l'interaction génotype x environnement a une influence significative sur les feuilles. La variation de la forme des feuilles a été décrite comme caractère polygénique, principalement additive et hautement héritable (Langlade *et al.*, 2005 ; Tian *et al.*, 2011 ; Chitwood *et al.*, 2013). La variation morphologique foliaire a été observée chez d'autres espèces ligneuses comme *Quercus petraea* (Viscosi & cardini, 2011), *Azadirachta indica* (Kundu *et al.*, 1997), *Eucalyptus sideroxylon* (Warren *et al.*, 2005) et *Quercus rugosa* (Uribe-Salas *et al.*, 2008) et qui poussent dans des conditions différentes. Ces travaux de recherche ont montré que l'effet génotypique est associé aux variations foliaires dans diverses conditions. La différence entre génotypes et les demi-frères pourrait être expliquée chez l'arganier par l'influence des conditions environnementales sur l'expression des gènes liés aux feuilles et aussi par la diversité génétique considérable due à l'allogamie d'arganier. Une grande partie des génotypes d'Agadir ont été caractérisés par une forme ovale. Cependant, les mêmes génotypes dans les autres régions présentent un très large spectre de variations de la forme, leurs feuilles ont varié d'obovales à ovales. Les génotypes L04, M12, A18, M10 et L12 sont spécifiques, proches les uns des autres et se distinguent nettement des autres génotypes par des feuilles très étroites et une forme ovale.

Dans la présente étude, la variation des feuilles peut être due à la plasticité phénotypique expliquée par l'interaction des gènes et de l'environnement. De plus, les résultats ont indiqué une forte variabilité et plasticité chez certains génotypes issus du même arbre mère. Par exemple, le génotype G10 (**Figure 72**) a montré divers aspects en réponse à différents environnements. À Meknès, les feuilles (M10) ont été petites et leur forme a été strictement obovale. Cependant, elles ont été plus grandes et ont présenté une forme ovale à Agadir et elliptique à Larache.

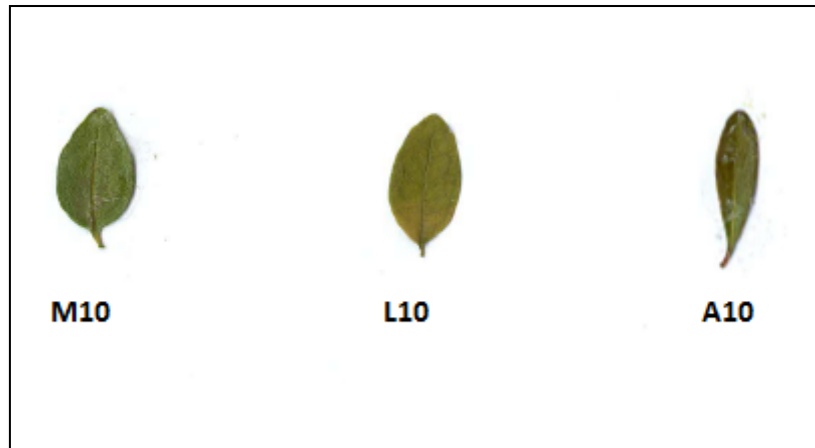


Figure 72 : Variation morphologique des feuilles du génotype 10 à travers les stations

L'analyse AVC a été utilisée pour illustrer la séparation des différents groupes selon la forme. Cette analyse a montré que les sites sont clairement séparés les uns des autres. La séparation des groupes selon les CV évoque un effet environnemental significatif sur les génotypes étudiés. En effet, chaque station a été caractérisée par des conditions environnementales distinctes (T, sol, altitude....) qui agissent différemment sur les feuilles des arbres sélectionnés. Ce résultat est en accord avec ceux de Li *et al.* (2015) sur *Ziziphus jujuba* Mill. En effet, certaines caractéristiques importantes de la morphologie des feuilles de jujubier ont été influencées par des facteurs climatiques tels que la température annuelle moyenne et les précipitations annuelles moyennes. Les auteurs ont constaté que, dans les régions humides, le jujubier chinois a tendance à avoir une surface foliaire et un périmètre foliaire plus élevés que les variétés soumises à un stress de sécheresse. Une influence similaire des facteurs environnementaux a été signalée chez *Populus nigra* L. En effet, la comparaison de neuf métapopulations de *Populus nigra* dans deux sites d'expérimentation a révélé que la morphologie des feuilles et la structure des feuilles présentent une variation génétique et une plasticité phénotypique substantielles qui représentent toutes les deux des déterminants potentiellement importants de la capacité des populations à réagir aux variations environnementales (Guet *et al.*, 2015). Le facteur environnement semble jouer un rôle fondamental dans la variation observée sur AVC. Ainsi, les génotypes de Meknès sont caractérisés par des feuilles étroites par rapport aux autres stations. La réduction de la taille des feuilles a été probablement affectée par l'altitude élevée de la station expérimentale (550 m) et la température basse qui atteint 2,8 C°. Ce résultat est conforme aux études antérieures sur *Eucalyptus pauciflora*, *Acer rubrum* et *Quercus kelloggii* révélant que la taille des feuilles diminue avec l'augmentation d'altitude (Royer *et al.*, 2008 ; Young *et al.*, 2018). Cette diminution de taille a été attribuée aux températures basses et aux processus de photosynthèse.

En effet, les basses températures agissent sur la photosynthèse via des mécanismes à la fois stomatiques et non stomatiques. Ces basses températures sont associées à une restriction stomatique de la pression partielle de CO₂ intercellulaire et à l'inactivation de l'enzyme Rubisco au-dessus de 15 °C (Hendrickson *et al.*, 2004). De plus, le pH et la texture du sol jouent également un rôle considérable dans la variation morphologique des feuilles. Les résultats de cette étude ont montré que Meknès a été caractérisé par un sol argileux et neutre (pH = 7,6) contrairement à Agadir et Larache dont les sols sont sableux et alcalins (pH = 8,1 à 8,5). En effet, le pH et la texture affectent la fertilité du sol et la mobilité des éléments minéraux en particulier P et N qui jouent un rôle majeur dans les processus physiologiques et la photosynthèse.

Le passage des plantes du stade juvénile au stade adulte se traduit par l'apparition des fleurs. Un stade juvénile court, constitue un caractère très recherché dans les programmes de sélection des arbres fruitiers (Bradshaw & Strauss, 2001). Chez l'arganier, la production des fruits commence habituellement dès la 8^{ème} année mais chez certains individus il peut commencer dès l'âge de 5 ans (Boudy, 1950 ; M'Hirit *et al.*, 1998). A la lumière de nos résultats, une diversité très importante a été observée entre les génotypes et les stations en termes d'âge et de période de floraison. Aux sites de Larache et de Meknès la floraison a été initiée chez 14 individus seulement 3 ans après la germination des graines. Ces individus se répartissent comme suit : 9 à Larache et 5 Meknès, dont 3 sont des demi-frères. En revanche, à Agadir la floraison n'a débuté qu'à la 4^{ème} année, chez 7 génotypes. Au fur et à mesure que les années progressent, le nombre des individus en floraison augmente. Ce comportement indique que la durée de la phase juvénile chez l'arganier dépend de trois facteurs : le génotype, l'environnement et l'âge de l'arbre. Des études antérieures menées sur l'olivier ont montré que la longueur de la période juvénile dépend du génotype et le matériel génétique des parents (Santos-Antunes *et al.*, 2005 ; De la Rosa *et al.*, 2006 ; Suárez *et al.*, 2011 ; Moral *et al.*, 2013). De même, des travaux sur les Rosaceae ont révélé que le choix adéquat des parents a une grande importance pour la réduction de la phase juvénile chez le pommier et le poirier (Visser, 1976 ; Bell & Zimmerman, 1990). De ce fait, la durée de la juvénilité est prescrite chez chaque génotype dès la phase embryologique. La transition des plantes de la phase juvénile à la phase adulte est modérée par l'action séquentielle de deux microARN principaux : miR156 et miR172 (Poethig, 2003 ; Wu *et al.*, 2009 ; Wang *et al.*, 2011 ; He *et al.*, 2018). Les microARN sont de petites molécules d'ARN non codantes (20 à 24pb) qui régulent négativement l'activité des gènes eucaryotes après la transcription. L'ARN miR156 est très abondant dans la phase juvénile et diminue à mesure

que la plante vieillit. Ce microARN miR156 se lie et cible les transcriptions des facteurs de transcription (TF) SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE (SPL). Tandis que miR172, est un répresseur des TF de type APETALA2 (AP2). Au sens large, au fur et à mesure que les niveaux de miR156 commencent à baisser, le niveau de ses gènes SPL ciblés commence à augmenter. Ceux-ci, à leur tour, régulent à la hausse la transcription de miR172, entraînant une répression AP2 TF, une condition qui marque le passage de la phase juvénile à la phase adulte (Wu *et al.*, 2009). Dans notre étude, malgré le rapprochement moléculaire des demi-frères, la floraison des individus a été décalée dans le temps. Ceci est peut-être dû aux facteurs d'induction florale externe. En effet, Willmann et Poethig (2005) et Telfer *et al.*, (1997) ont rapporté que les facteurs environnementaux, la durée du jour, l'intensité lumineuse et la température ambiante, ainsi que l'hormone végétale acide gibbérellique, influencent considérablement le moment de la transition du développement végétatif juvénile à adulte.

La précocité, que nous avons assimilé à la période de floraison chez les demi-frères étudiés, s'est révélée largement différente entre Larache et les deux stations Agadir et Meknès. Le début de formation des fleurs démarre tôt à Larache (Février à Mars) contrairement aux autres stations dont l'apparition des boutons floraux commence en Avril. La floraison chez l'arganier est de type remontant : elle peut avoir lieu pratiquement pendant toute l'année si les conditions de l'environnement le permettent. L'induction florale chez les plantes est contrôlée par ce qui est communément appelé l'horloge circadienne. Il s'agit d'un réseau de régulation complexe qui améliore la croissance et la formation des fleurs. Elle peut être entraînée par les facteurs de l'environnement, tels que la lumière et son intensité, la température et l'état nutritionnel via de multiples voies d'entrée (Inoue *et al.*, 2017). L'horloge régule ensuite divers processus biologiques, à travers les voies de sortie. Des études récentes utilisant des accessions naturelles ont également révélé que la modification de synchronisation, due à la variation naturelle des gènes de l'horloge circadienne pourrait contribuer à l'adaptation aux environnements locaux sur un large éventail de latitudes (Inoue *et al.*, 2018). Par conséquent, les conditions optimales pour la stimulation de l'horloge circadienne et l'induction florale se regroupent à Larache, avant Agadir et Meknès.

La pollinisation chez l'arganier est un phénomène complexe à cause de l'allogamie de l'espèce qui nécessite la présence au moins de deux individus. Kenny *et al.*, (2007) ont décrit l'origine de ce comportement par la protandrie c'est à dire l'émission des grains de pollen a lieu bien avant l'épanouissement. Cependant, Benlahbil (2003) a rapporté que le style émerge de l'ovaire avant l'anthèse, ce qui rend l'autopollinisation presque impossible. L'observation sous

la loupe des fleurs des génotypes étudiés a montré un polymorphisme floral considérable. En effet, les fleurs de chaque individu ont présenté des aspects différents en termes de longueur des étamines et des styles de stigmate. Ce phénomène est nommé l'hétérostylie et qui provoque un blocage au niveau de l'auto- fécondation (Barrett & Cruzan, 1994). La pollinisation compatible ne se produit qu'entre des fleurs de formes différentes et des anthères et des stigmates de même taille (Darwin, 1877 ; Ornduff, 1972). L'hétérostylie florale est sous contrôle génétique et apparu indépendamment dans 28 familles de plantes à fleurs. Chevalier (1948) a rapporté l'existence de l'hétérostylie chez les sous-espèces *paradoxa* de la famille de Sapotaceae avec l'existence d'au moins deux morphes. Au regard des résultats obtenus chez les familles de demi-frères dans chaque région, les trois morphes S, M et L (Tristylie) ont été détectés à des fréquences similaires dans les trois sites. Le facteur station ne semble pas affecter la longueur du style de la fleur contrairement au génotype, qui joue le rôle crucial dans l'hétérostylie. L'étude génétique de ce caractère chez d'autres espèces a montré que son contrôle est très complexe et qui se fait par l'interaction de plusieurs gènes. En fait, le tristylie est contrôlé par deux loci dialléliques, généralement, appelé S et M, avec deux allèles à chaque locus. Le locus S est épistatique sur le locus M (Lewis & Jones, 1992). L'allèle dominant au locus S entraîne l'expression de la forme courte (la forme S), tandis que les allèles dominants au locus M et les allèles récessifs au locus S (ssMm ou ssMM) donnent naissance à des plantes de forme moyenne (morphologie M). Les allèles récessifs aux deux loci (ssmm) conduisent à l'expression de la forme longue (forme L). Ce modèle a été proposé pour la première fois pour *Lythrum salicaria* (Lythraceae) par von Uebisch (1926), puis corroboré par Fisher & Mather (1943), il a été utilisé pour expliquer les schémas d'héritage chez plusieurs espèces tristyles. Récemment, des études sur les espèces *Oxalis* ont révélé un contrôle génétique plus complexe du système d'héritage impliquant un éventuel troisième locus, et ont confirmé des rapports antérieurs de variation de la dominance et les relations des allèles aux loci S et M (Leach, 1983 ; Bennett *et al.*, 1986).

La variabilité morphologique des fruits et des noyaux est considérée comme étant le critère le plus discriminant pour les populations d'arganiers (Bani-Aameur *et al.*, 1999 ; Bani-Aameur & Ferradous, 2001 ; Bani-Aameur, 2004 ; Ait Abd *et al.*, 2012 ; Metougui *et al.*, 2017). Néanmoins, à l'échelle du génotype, peu de travaux ont été réalisés pour l'étude de la variabilité intraspécifique et l'origine de la diversité pomologique. Dans notre étude portée sur huit caractères liés aux fruits et graines, l'examen de la variance des génotypes entre et intra stations a révélé une variance significative pour le génotype et la station, pour la majorité des caractères quantitatifs. La taille des fruits et des graines sont sensibles à la variabilité génétique

et environnementale. De même chez *Prunus avium*, le comportement morphométrique de différentes variétés de cerisiers, à la fois locaux et introduits en Tunisie, testées dans différents sites expérimentaux avec différentes conditions pédoclimatiques, a montré une variabilité génétique intra et inter-sites très importante des fruits et noyaux (Azizi-Gannouni *et al.*, 2020). La comparaison entre les stations deux à deux a indiqué que les demi-frères de Meknès sont les plus loin des autres sites. Les composantes de l'héritabilité au sens large ont confirmé ses propos, les différences entre les variances génotypiques (σ^2_g), phénotypiques (σ^2_p) et environnementales (σ^2_e) ont été plus importantes entre Meknès et Agadir ainsi qu'entre Meknès et Larache. Chaque demi-frère interagit différemment selon son patrimoine génétique et son environnement. Par conséquent, les fruits des génotypes d'une station ne peuvent être caractérisés par de petites ou grandes tailles. L'étude de l'héritabilité au sens large a montré que les caractères poids et dimension sont largement héritables et que la composante phénotypique domine celle génotypique et environnementale pour tous les caractères. Ces mêmes conclusions ont été tirées par Metougui *et al.* (2017) en étudiant l'héritabilité des caractères quantitatifs et pomologique de l'arganier. Des estimations d'héritabilité assez élevées ont été constatées aussi chez d'autres espèces comme la mangue (Brettell *et al.* 2002 ; Brown *et al.*, 2009), la pomme (Durel *et al.*, 1998), l'abricot (Couranjou, 1995) et la pêche (De Souza *et al.*, 1998).

Quant à la comparaison des parents avec la descendance, l'analyse de la variance des paramètres quantitatifs a indiqué que la majorité des graines et fruits des parents sont plus grands et lourds que ceux de la descendance malgré que les parents soient à l'état sauvage sans fertilisation ni irrigation. Cette différence est peut-être justifiée par l'âge des arbres qui dépasserait 20 ans chez les parents et qui n'est que de 6 ans chez la descendance. Nakorn et Chalumpak (2016) ont comparé le poids des fruits de *Pummelo Var. Taptim Siam* de différents âges, ils ont déduit que les arbres de 6 ans et 8 ans ont des fruits de taille et qualité supérieures aux arbres de 4 ans.

En ce qui concerne la forme des fruits et des noyaux, il s'avère que le génotype, est le facteur majeur qui les contrôle. En effet, les génotypes qui ont poussé et fructifié dans une situation environnementale similaire (même région), ils ont présenté des formes de fruits et graines clairement distinctes. Toutefois, les demi-frères communs entre les stations ont été caractérisés par des aspects différents ce qui peut être expliqué par l'interaction des génotypes avec leur environnement.

Des études récentes ont révélé que plusieurs gènes contrôlent la forme et la croissance d'organes, tels que les fruits et les graines (Van der Knaap *et al.*, 2014 ; Zuo & Li, 2014). Parmi ces gènes, on trouve la famille de protéines OVATE (OFP) qui est identifiée la première fois

chez la tomate et qui sont impliquées dans la réglementation d'un certain nombre de formes d'organes végétaux, y compris la tomate, les fruits de melon, grains de riz, les siliques d'*Arabidopsis* et feuilles et tubercules de pomme de terre (Wang *et al.*, 2007 ; Ma *et al.*, 2017 ; Xiao *et al.*, 2017 ; Wu *et al.*, 2018). Le locus OVATE code pour une protéine régulatrice négative de l'allongement du fruit, vraisemblablement en agissant comme un répresseur de transcription et en réduisant ainsi la longueur des fruits. L'allèle OVATE qui conditionne un fruit allongé porte un codon stop prématuré et est présumé être un allèle nul (Liu *et al.*, 2002). Cependant, un autre locus intervient dans l'allongement des fruits. Il s'agit de la famille SUN qui code pour une protéine régulatrice positive de la croissance résultant la formation d'un fruit allongé. SUN est supposé modifier les niveaux d'hormones ou de métabolites secondaires (Xiao *et al.*, 2008). Dans notre étude, l'apparition chez la descendance des nouvelles formes (goutte) ainsi que des formes qui ne ressemblent pas à leurs parents, est peut-être expliquée par l'interaction des gènes et la ségrégation de ces derniers au cours de la méiose et la fécondation. En outre, le mode de production allogame augmente le taux d'hétérozygotie de la descendance.

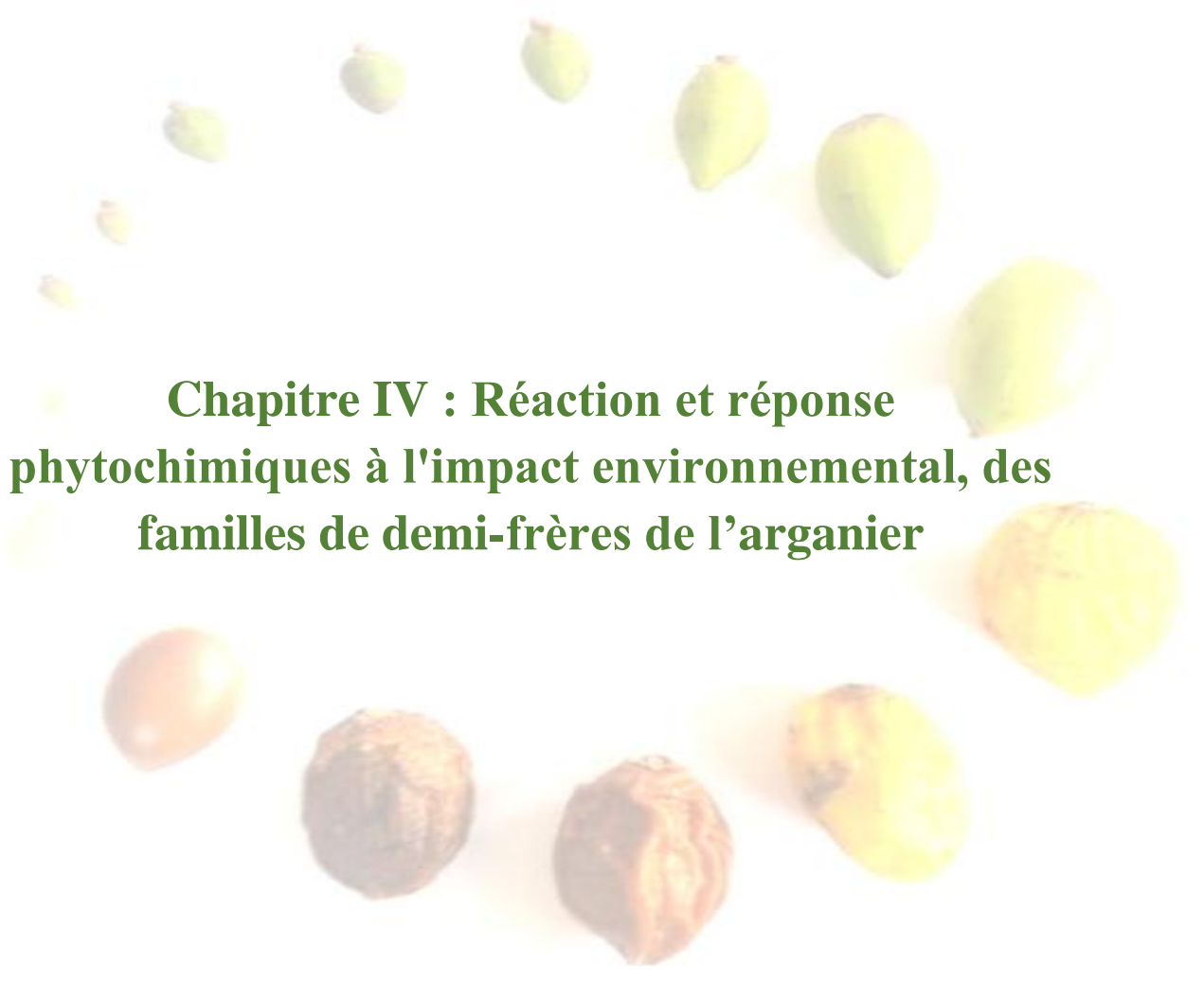
La plasticité phénotypique constitue une réponse de l'individu à un changement environnemental qui lui permettra de s'acclimater aux changements de conditions du milieu. Les observations réalisées à travers les trois sites d'étude ont mis en évidence une large plasticité phénotypique de la performance des demi-frères en interaction avec les divers environnements. En effet, au niveau du site de Larache les génotypes ont été caractérisés par un aspect moyennement épineux, des feuilles elliptiques et larges et une période de floraison précoce. Ce type d'environnement peut constituer un endroit propice pour une production précoce. Cependant, les génotypes de Meknès sont distingués par des feuilles ovales de petites tailles, un aspect moyennement épineux et une floraison tardive. En ce qui concerne le site d'Agadir, les génotypes sont marqués par des feuilles grandes et ovales, un aspect épineux et une floraison tardive comme Meknès.

5. Conclusion

Cette étude avait comme objectif global d'étudier l'adaptation et la diversité morphologique des arbres élites d'arganier sous l'influence de divers environnements. Il s'agissait spécifiquement de déterminer les caractères morphologiques pertinents distinctifs qui caractérisent les descendants installés dans les trois régions : Agadir, Larache et Meknès.

Les résultats de cette étude ont montré une variabilité morphologique importante entre les différents polycross, stations et familles de demi-frères. En effet, au niveau des caractères définissant l'aspect général de la plante, la vigueur forte a été le caractère le plus abondant chez les individus étudiés et qui ne dépend pas du phénotype des parents d'origine. En revanche, la ramification des génotypes a été moyenne à Larache et Agadir contrairement à Meknès dont la ramification faible est majoritaire. En ce qui concerne la spinosité, les génotypes au site d'Agadir ont été les plus épineux. Les résultats phénologiques ont montré que la floraison des génotypes situés au site de Larache présente les pourcentages les plus hauts et les périodes de floraison les plus précoces durant les années 2017, 2018 et 2019. Au niveau pomologique, l'examen de la variance de poids et des dimensions des fruits et des graines chez les génotypes demi-frères a révélé une variance significative pour le génotype et le site ce qui signifie que la taille des fruits et des grains sont sensibles à la variabilité génétique et environnementale.

Les résultats des interactions GXE permettront d'envisager des plantations régulières à usage commercial et d'épargner à l'arganeraie des pressions humaines, climatiques et animales. Cependant, la connaissance de la composition phytochimique qui est sous-jacente à ces interactions GXE est limitée. Pourtant, ces connaissances permettraient de mieux comprendre l'implication des variations de la composition chimique dans les processus d'adaptation. Dans cette optique, l'objectif du chapitre 4 sera de déterminer les impacts des interactions GXE sur la composition en polyphénols et l'activité antioxydante des génotypes.



**Chapitre IV : Réaction et réponse
phytochimiques à l'impact environnemental, des
familles de demi-frères de l'arganier**

Chapitre IV : Réaction et réponse phytochimiques à l'impact environnemental, des familles de demi-frères de l'arganier

1. Introduction

La synthèse des métabolites secondaires des plantes varie dans le temps et dans l'espace à travers les processus d'ontogénie, de phénologie et de défenses contre les stress. Ce processus naturel joue un rôle crucial dans l'adaptation des plantes aux conditions environnementales. Les composés secondaires confèrent aux plantes des propriétés multiples, pour leur utilisation à des fins cosmétiques, alimentaires et pharmacologiques. Les phénols sont des composés, qui disposent d'un large éventail de structures monomères et polymères, qui impactent le métabolisme (Cheynier *et al.*, 2013). La biosynthèse des phénols se trouve fortement influencée par le patrimoine génétique (Moore *et al.*, 2014) et aussi par les facteurs environnementaux comme la température, les précipitations ou le rayonnement solaire. Ces facteurs sont eux-mêmes souvent soumis à des gradients latitudinaux, longitudinaux et altitudinaux (Bernal *et al.*, 2013).

La flore méditerranéenne est nantie d'une grande biodiversité, avec un nombre particulièrement élevé de plantes spontanées aromatiques et médicinales dotées de plusieurs puissances pharmacologiques (Tair *et al.*, 2014). Ces dernières années, une attention de plus en plus grandissante a été attribuée aux feuilles de certaines espèces de plantes méditerranéennes pour leurs molécules bioactives et leur intérêt sanitaire, nutritionnel et économique. En plus du rôle de l'arganier et de ses propriétés indiscutables, les feuilles de cette espèce ont fait l'objet d'études très limitées.

Ce travail présente le défi d'étudier les composés phytochimiques des feuilles de génotypes individuels, pour déterminer leur réaction face aux effets de l'environnement, à travers des essais menés dans différentes localités, à environnement contrasté.

A cet égard, les objectifs de cette étude sont les suivants :

- Comparer la teneur en polyphénols et l'activité antioxydante des demi-frères sélectionnés installés dans trois stations expérimentales contrastées.
- Evaluer l'impact des interactions GXE sur la composition phytochimique des feuilles des différents génotypes d'arganier.

2. Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal

L'analyse phytochimique des feuilles a consisté à l'étude et la comparaison de l'activité antioxydante et la teneur en polyphénols totaux, au niveau des feuilles, chez 115 génotypes, d'arganier. De ce fait, 100 feuilles par génotype ont été collectées au mois de Septembre 2019 dans les trois stations expérimentales où les essais sont installés, afin de préparer l'extrait à tester. Les génotypes utilisés sont répétés dans au moins deux sites, comme le montre le tableau suivant (**Tableau 50**).

Tableau 50 : Génotypes d'arganier utilisés dans les analyses phytochimiques des feuilles pour la détermination de l'impact des GXE. M : Meknès ; L : Larache, A : Agadir

Génotypes	M	L	A	Génotypes	M	L	A	Génotypes	M	L	A
G1	+	+	-	G21	+	+	-	G41	+	-	+
G2	-	+	-	G22	+	+	+	G42	-	-	+
G3	+	+	-	G23	-	+	+	G43	-	-	+
G4	+	+	+	G24	-	+	+	G44	-	-	+
G5	-	+	-	G25	+	+	-	G45	+	-	+
G6	+	+	-	G26	+	+	-	G46	+	-	+
G7	-	-	+	G27	+	+	+	G47	+	-	+
G8	+	+	+	G28	-	+	+	G48	-	-	+
G9	+	-	-	G29	-	+	-	G49	+	-	+
G10	-	+	-	G30	+	+	+	G50	+	-	+
G11	-	-	+	G31	-	+	+	G51	+	-	+
G12	+	+	-	G32	+	-	+	G52	+	-	+
G13	+	+	+	G33	-	+	-	G53	-	-	+
G14	+	+	-	G34	-	+	+	G54	+	-	+
G15	+	-	+	G35	+	+	+	G55	-	-	+
G16	+	-	+	G36	+	+	+	G56	+	-	+
G17	+	-	-	G37	+	+	+	G57	-	-	+
G18	+	+	+	G38	+	+	-	G58	+	-	+
G19	+	+	+	G39	+	+	+	G59	-	-	+
G20	+	+	+	G40	-	+	+	G60	-	-	+

2.2 Méthodes

2.2.1 Préparation de l'extrait

Pour la préparation de l'extrait, les feuilles fraîches collectées ont été séchées à l'abri de la lumière pendant 10 jours. Ensuite, les feuilles sèches ont été broyées à l'aide du broyeur électrique pour obtenir une poudre fine. Dans un tube à essai, 50 ml de l'éthanol à 70°C ont été ajoutés à 2,5 g de la poudre des feuilles de chaque génotype. Les tubes ont été gardés à l'obscurité totale sous agitation, à 1350 rpm pendant 24 h. Cela a permis d'extraire le maximum de composés contenus dans les feuilles (**Figure 73**).



Figure 73 : A gauche : rameaux effeuillés, feuilles séchées, poudre de feuilles. A droite : Broyage et préparation de l'extrait au laboratoire. (*nobis*, 2019)

Après la filtration, les échantillons ont été passés au rotavapeur sous une température de 45°C pour éliminer l'éthanol et récupérer le concentré d'extrait. Finalement le poids net de l'extrait sec est déterminé et 10 ml d'éthanol sont ajoutés pour dissoudre ce dernier (**Figure 74**).



Figure 74 : A gauche : Elimination de l'excès d'éthanol par rotavapeur. A droite : échantillons de concentré d'extrait (*nobis*, 2019)

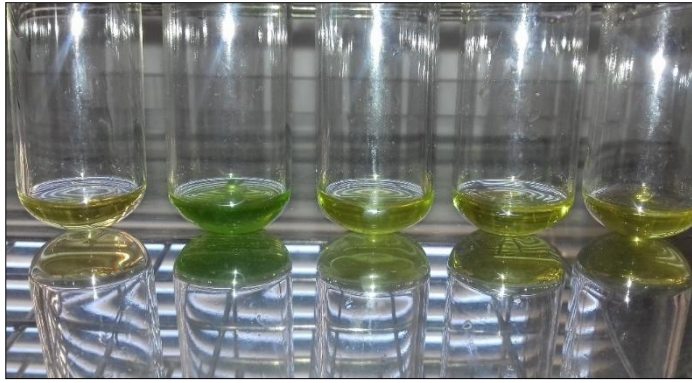


Figure 75 : Extraits préparés pour le dosage de l'activité antioxydante à des concentrations de 15.125 ; 31.25 ; 62.5 ; 125 et 250 µg/ml

Le dosage de l'activité antioxydant est réalisée par l'ajout de 1ml de la solution DPPH à 200 µl de l'extrait préparé (**Figure 76**). La réduction du DPPH par l'extrait des feuilles éthanolique, est mesurée après 30 min d'incubation, par spectrophotométrie à 517 nm.

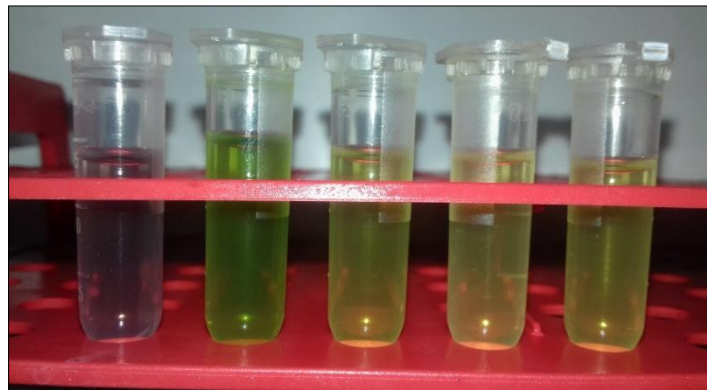


Figure 76 : Illustration d'ajout du DPPH aux extraits des feuilles du génotype L2 à différentes concentrations

L'activité antioxydante (AO) a été exprimée en pourcentage et calculée par densité optique (DO), en utilisant la formule suivante :

$$AO = \frac{DO \text{ contrôle négatif} - DO \text{ échantillon}}{DO \text{ contrôle négatif}} * 100$$

- **DO contrôle négatif sans extrait**
- **AO Activité antioxydante en pourcentage**

La mesure de l'activité antioxydante permet le calcul de la concentration inhibitrice médiane (IC50), définie à partir des séries de concentrations, à travers les graphes de variabilité de l'activité antioxydante à chaque concentration. L'équation extraite du graphe ($y=ax+b$)

permet ainsi de déterminer la concentration inhibitrice médiane (IC50) selon la méthode suivante :

$$\text{IC50} = (\text{Activité antioxydante à 50 \%} - b) / a$$

L'IC50 est inversement proportionnel à la capacité antioxydante d'un composé. Il exprime la quantité d'antioxydant requise pour diminuer la concentration du radical libre de 50%. Plus la valeur d'IC50 est petite, plus l'activité antioxydante d'un composé est grande.

2.2.2 Dosage des polyphénols

Les polyphénols ont été déterminés par la méthode colorimétrique de Folin-Ciocalteu, Cette méthode décrite initialement par Slinkard et Singleton (1977) qui permet de déterminer le contenu polyphénolique total d'un échantillon donné.

Le réactif de Folin-Ciocalteu est formé d'acide phosphotungstique $\text{H}_3\text{PW}_{12}\text{O}_{40}$ et d'acide phosphomolybdique $\text{H}_3\text{PMO}_{12}\text{O}_{40}$. Ce réactif est réduit, lors de l'oxydation des phénols, en mélange d'oxydes bleus de tungstène (W_8O_{23}) et de molybdène (Mo_8O_{23}). La coloration bleue produite possède une absorption maximale aux environs de 760 nm. Elle est proportionnelle aux taux de composés phénoliques (Ribéreau-Gayon, 1998).

Les polyphénols totaux ont été déterminés en trois répétitions par génotype selon la méthode de Taga (Taga *et al.*, 1984) :

- 200 μl de l'extrait ont été ajouté à 1,9 ml de Na_2CO_3 (7,6%).
- 1,9 ml du Folin-Ciocalteu, dilué 10 fois a été additionné au mélange.
- La solution a été agitée et incubée pendant 1h30 min à l'obscurité et à température ambiante.
- L'absorbance a été mesurée à 760 nm.

Les concentrations en polyphénols ont été calculées en utilisant l'acide gallique comme standard. Les résultats ont été exprimés en mg d'acide gallique équivalent en mg d'extrait. Le test a été effectué trois fois, pour s'assurer de la reproductibilité des résultats.

Chapitre IV : Réponse phytochimiques à l'impact environnemental

Le contenu phénolique total a été exprimé en µg de polyphénol par gramme de poudre extraite utilisée. La concentration est calculée selon la formule suivante :

$$\mathbf{TP = C * V / Ms}$$

TP : teneur en polyphénols ;

Ms : masse broyée du génotype au début = 2,5 g ;

C : concentration d'acide Gallique établie à partir de la courbe d'étalonnage = (DO échantillon + 0,0062) / 0,0012 ;

V : volume de l'extrait en ml

2.2.3 Analyses statistiques

L'analyse descriptive a été faite pour les génotypes par station. Cette analyse consiste à calculer les moyennes, les écarts types et les coefficients de variation. Une analyse de la variance pour chaque variable mesurée est réalisée pour 43 demi-frères répétés au moins dans deux stations, ceci afin d'étudier la diversité phytochimique dans chaque station. Une comparaison des génotypes répétés spatialement a été réalisée pour la détermination de l'effet de l'environnement. Ces analyses ont été obtenues en utilisant le logiciel SPSS.

3. Résultats

Afin d'étudier la variabilité phytochimique des feuilles des demi-frères dans les trois stations, le rendement en extrait phénolique, la teneur en polyphénols et le dosage de l'activité antioxydante de chaque génotype ont été calculés

3.1 Evaluation du rendement de l'extrait des feuilles

Le rendement de l'extrait a été calculé chez 115 génotypes dont 38 à Meknès, 33 à Larache et 44 à Agadir. L'analyse descriptive des données a montré de manière générale que le rendement d'extrait varie entre une valeur minimale de 2,49% et une valeur maximale de 37,35%. Une variation intra-station a été observée pour ce caractère. En effet, Meknès présente une variabilité importante (CV = 52,26%), avec une moyenne de 20,16% et une amplitude de 34,8%. De même, le CV à Agadir dépasse 40% en moyenne avec une valeur minimale de 18,12% et une valeur maximale de 25,42%. Par contre, Larache présente les variabilités les plus légères (CV = 24,59%), avec une moyenne de 19,07% et un maximum de 18,68% d'extrait (**Tableau. 51**). Cependant, l'analyse de la variance de l'extrait chez les demi-frères a montré qu'il n'existe pas de différences significatives entre les stations et entre les génotypes (**Tableau 52**).

Tableau. 51 : Moyenne et coefficient de variation du rendement d'extrait évalué dans les trois stations étudiées

Station	Rendement d'extrait moyen	Ecart type	Minimum	Maximum	CV (%)
Meknès	20,16	10,53	2,49	37,35	52,2
Larache	19,07	4,69	12,56	31,24	24,5
Agadir	18,12	7,38	7,32	32,74	40,7

Tableau. 52 : Analyse de la variance du rendement en extrait dans les trois stations étudiées

Source de variation	ddl	Rendement de l'extrait
Station	2	0,23 NS
Demi-frères	42	0,55 NS

ddl : degrés de liberté ; NS : Effet non significatif

3.2 Analyse de la teneur en polyphénols

Les polyphénols ont été déterminés pour 115 génotypes. Le test a été effectué trois fois par génotype. Au total 345 échantillons ont été analysés. Les résultats de l'analyse descriptive (**Tableau 53**) ont indiqué une importante variabilité de la teneur en polyphénols au sein des trois stations.

Dans les régions Larache et Agadir, le Coefficient de variation a enregistré des taux proches de l'ordre de CV = 67,2% et CV = 64,2%. Par contre, un taux légèrement bas a été observé à Meknès CV = 52,2%. La plus grande moyenne de la teneur en polyphénols (237873,25 µg /g de matière sèche) a été obtenue chez les génotypes de la station de Meknès, par rapport aux autres stations, avec une valeur maximale de 264 588 67 µg /g.

Tableau 53 : Moyenne et coefficient de variation de la teneur en polyphénols évaluée dans les trois stations étudiées

Station	Teneur en polyphénols moyenne µg / g	Ecart type	Minimum	Maximum	CV (%)
Meknès	237873,25	40689,07	190750,33	264588,67	52,2
Larache	197135,33	18258,00	112788,67	224835,33	67,2
Agadir	200801,71	23831,24	233475,33	245795,33	64,2

Le **tableau 54** présente les résultats de l'analyse de la variance de la teneur en polyphénols, cette analyse a permis d'étudier la variabilité de la teneur en composés phénoliques entre les génotypes testés au niveau des différentes stations.

L'analyse de la variance de la teneur en polyphénols a montré des différences très hautement significatives entre les stations et entre les demi-frères. Ainsi qu'un effet très hautement significatif de l'interaction demi-frères et station. Ce qui confirme la variabilité du matériel par essai et également le comportement différent des génotypes proches génétiquement dans des environnements différents. Les mêmes génotypes, réagissent différemment selon les conditions des stations.

Tableau 54 : Analyse de la variance de la teneur en polyphénols dans les trois stations étudiées

Source de variation	ddl	F	P Value
Station	2	910,13	<0,001
Demi-frères	42	55,69	<0,001
Station * demi-frères	84	91	<0,001

ddl : degrés de liberté

- Comparaison des stations deux à deux

La comparaison de moyennes entre les stations deux à deux (**Tableaux 55 et 56**) a révélé des différences significatives entre « Meknès et Agadir », « Meknès et Larache » et « Agadir et Larache » pour la teneur en polyphénols, appuyant ainsi l'impact de l'environnement et la sensibilité des génotypes à ce facteur. L'analyse de la variance a également montré un niveau de significativité très haut et ceci pour les stations, les demi-frères et l'interaction station * demi-frères.

Tableau 55 : Différences des moyennes entre les stations deux à deux pour la teneur en polyphénols

Différences des niveaux (Comparaison des stations)	Différences des moyennes	Limites de confiance simultanées à 95 %	P Value
Meknès – Agadir	40793	(38094 ; 43491)	<0,001
Meknès - Larache	50738	(47846 ; 53630)	<0,001
Agadir – Larache	9945	(7163 ; 12728)	<0,001

Tableau 56 : Analyse de la variance de la teneur en polyphénols dans les trois stations deux à deux

Source de variation	M-L		M-A		L-A	
	ddl	F	ddl	F	ddl	F
Station	1	38,23***	1	212,7***	1	4,5***
Demi-frères	42	6,4***	42	242,21***	42	12,67***
Station * demi-frères	42	12,1***	42	12,7***	42	18,18***

ddl :degrés de liberté ; ***: hautement significatif

3.3 Analyse de l'activité antioxydante

L'activité antioxydante a été évaluée par la mesure du pouvoir de piégeage du radical DPPH (1,1- Diphenyl-2-picrylhydrazyl), où le mélange d'extrait éthanolique et du DPPH est testé à cinq concentrations (15,62 ; 31,25 ; 62,5 ; 125 et 250 µg/ml). La mesure de l'activité antioxydante a permis le calcul de la concentration inhibitrice médiane (IC50) pour chaque génotype, à l'aide des graphes de variabilité du pouvoir antioxydant en fonction des concentrations (115 graphes).

Les graphes ci-dessous (**Figure 77**) illustrent l'exemple du génotype 4 au niveau de Larache, Agadir et Meknès. Le génotype 4 présente une linéarité des résultats au niveau des trois stations, avec un coefficient de détermination (R²) quasiment stable (0,979 - 0,989). Les valeurs d'IC50 du génotype 4 varie entre 128,47 et 215,87 µg/ml. Ce génotype présente un pouvoir antioxydant élevé dans la région de Larache avec un IC50 de 128,47 µg/ml. Cependant,

l'activité antioxydante la plus faible a été observée à Meknès et Agadir avec un IC50 de 215,87 et 196,82 µg/ml respectivement.

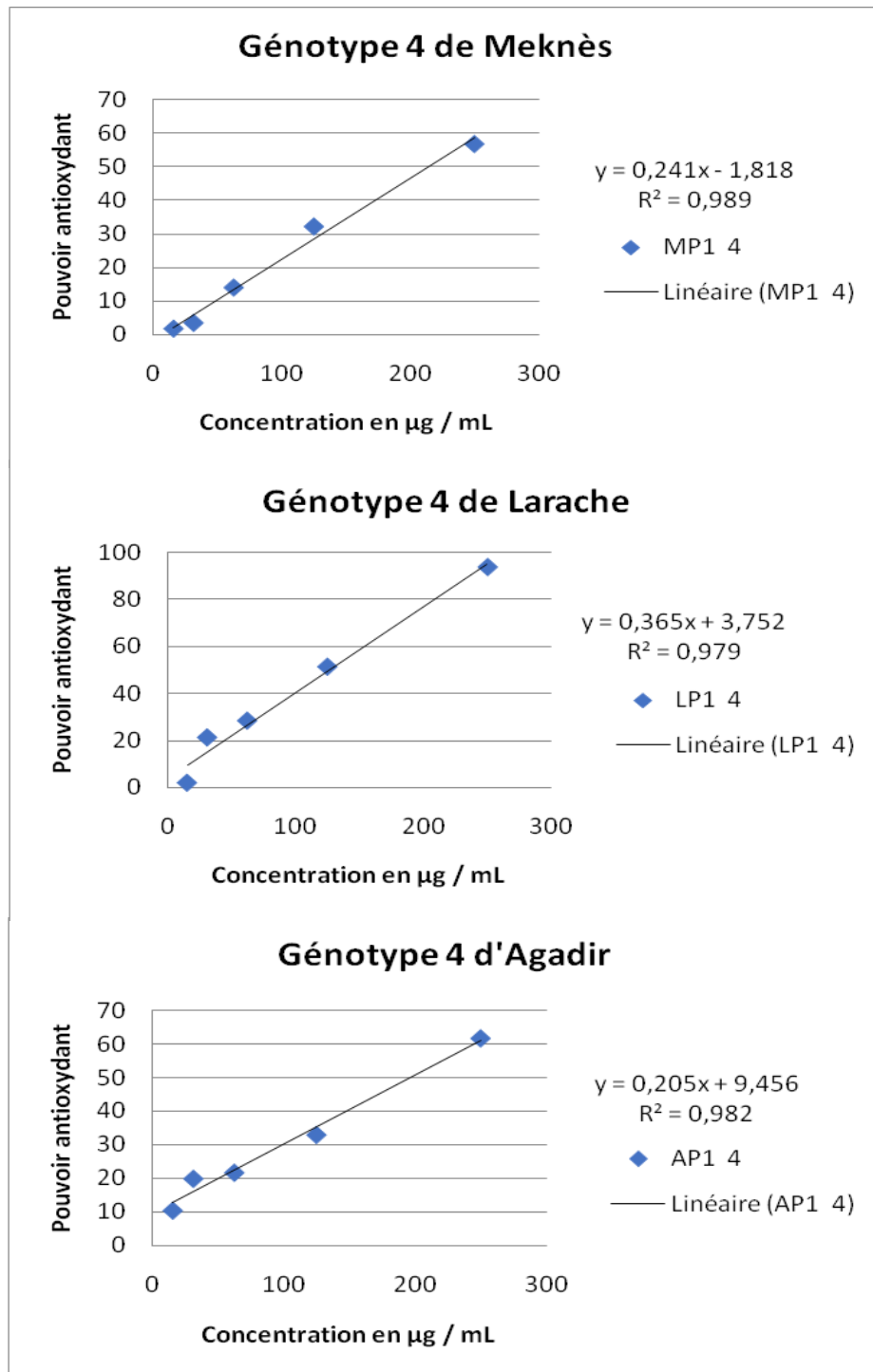


Figure 77 : Variabilité du pouvoir antioxydant en fonction des concentrations du génotype 4 dans les stations : Meknès, Larache et Agadir

Chapitre IV : Réponse phytochimiques à l'impact environnemental

L'analyse descriptive réalisée pour les génotypes étudiés a révélé une importante variabilité pour le caractère « IC50 ». Le Coefficient de variation a montré que la station Agadir est caractérisée par la variabilité la plus élevée (33%), suivie de Meknès (28,2%) et de Larache (14,8%). En outre, les valeurs maximales de IC50 ont dépassé 235 µg/ml à Meknès et Agadir (**Tableau 57**).

Tableau 57 : Moyenne et coefficient de variation de l'IC50 évalué dans les trois stations

Station	IC50 moyen µg/ml	Ecart type	Minimum	Maximum	CV (%)
Meknès	146,15	41,26	92,88	235,56	28,2
Larache	148,76	22,16	119,08	198,54	14,8
Agadir	170,05	56,11	57,93	297,84	33

L'analyse de la variance de l'IC50 chez les génotypes demi-frères, répétés dans au moins 2 stations, a montré qu'il existe des différences hautement significatives entre les stations, les demi-frères et les interactions Station * demi-frères (**Tableau 58**). La comparaison des stations deux à deux a révélé une différence hautement significative pour Meknès-Agadir pour les trois composantes. Pourtant, un effet non significatif a été observé pour le facteur station à Larache-Agadir et le facteur demi-frères à Meknès-Larache (**Tableau 59**).

Tableau 58 : Analyse de la variance de l'activité antioxydante (IC50) de 42 familles de demi-frères, dans les trois stations

Source de variation	ddl	F	P Value
Station	2	30,70	<0,001
Demi-frères	42	22,76	<0,001
Station * demi-frères	84	15,73	<0,001

ddl : degrés de liberté

Tableau 59 : Analyse de la variance de l'activité antioxydante (IC50) de 42 familles de demi-frères dans les trois stations étudiées deux à deux

Source de variation	M-L		M-A		L-A	
	ddl	F	ddl	F	ddl	F
Station	1	28,27***	1	142,67***	1	2,05NS
Demi-frères	42	1,94NS	42	112,51***	42	10,37***
Station * demi-frères	42	8,01***	42	22,47***	42	20,21***

ddl : degrés de liberté ; *** : Hautement significatif ; NS : non significatif

4. Discussion

Les composés phytochimiques sont les produits chimiques naturellement présents dans les plantes. Malgré le fait qu'ils ne soient pas nécessaires pour la croissance des plantes, ils jouent un rôle fondamental contre les stress biotiques et abiotiques. De nos jours, ces composés phytochimiques deviennent plus populaires en raison de leurs innombrables utilisations médicinales et cosmétiques (Banu & Cathrine, 2015) et leur apport économique. Les plantes sont considérées comme une source de matières premières essentielles pour l'identification et l'extraction de nouvelles molécules dotées de propriétés pharmaceutiques et cosmétiques. A cet effet, les métabolites secondaires font l'objet de nombreuses recherches, ceci est notamment le cas des polyphénols végétaux qui sont largement utilisés en thérapie comme des vasculo-protecteurs, anti-inflammatoires, inhibiteurs enzymatiques ou antioxydants.

Dans ce cadre et afin de comprendre l'effet de l'environnement sur la composition phénolique, une analyse comparative de la variabilité phytochimique des feuilles issues des génotypes sélectionnés d'arganier, avec des répétitions dans trois régions différentes, a fait l'objet de ce chapitre.

L'utilisation d'un solvant hydroalcoolique a permis d'extraire, à partir des feuilles d'arganier, des composés polaires tels que les polyphénols qui font partie des principaux composants des plantes à activité antioxydante (Akanni *et al.*, 2014 ; Fall *et al.*, 2015 ; Sarr *et al.*, 2015). Le rendement en extrait, exprimé en pourcentage de masse d'extrait par rapport à la masse des feuilles sèches, a montré une légère différence entre les stations. Les génotypes demi-frères répétés dans chaque site, n'ont pas montré de différence significative pour ce caractère. La variabilité des composés secondaires observée, est due au génotype. Dans notre cas, les génotypes appartenant à la même famille de demi-frères ont donné des rendements rapprochés, alors que la différence des significatives entre les têtes de familles. Ce même constat a été rapporté chez d'autres espèces, en fait, la comparaison de 9 génotypes d'olivier cultivés sous les mêmes conditions a indiqué une différence en termes de rendement en extrait. Batubara *et al.* (2020) ont également montré que les résultats d'extraction éthanolique réalisée sur les feuilles de 15 génotypes de *Orthosiphon aristatus* ont été fortement influencés par le facteur génotype.

Toutefois, d'autres recherches ont rapporté qu'en plus du patrimoine génétique qui détermine le profil des métabolites secondaires des espèces, les facteurs environnementaux jouent aussi un rôle important dans leur régulation et peuvent entraîner des modifications

quantitatives de la composition des métabolites (Laughlin, 1993 ; Pérez-Estrada *et al.*, 2000 ; Lommen *et al.*, 2008). Chez le théier (*Camellia* species), l'effet significatif de l'environnement sur la composition des feuilles sous différents environnements a été signalé par Tounekti *et al* (2013). En plus des conditions abiotiques (température, éclairage, l'état nutritionnel, l'eau ...), les maladies et autres stress biotiques affectent la production de métabolites secondaires au niveau des feuilles

Nul n'ignore actuellement que les composés phénoliques sont des métabolites secondaires dotés de multiples propriétés thérapeutiques, d'ailleurs l'explication de l'efficacité supposée de nombreuses plantes médicinales repose en tout ou en partie sur leurs présences dans ces plantes. Chez l'arganier, la présence des polyphénols dans les différentes parties de l'arbre (feuilles, pulpe, huile, écorce...) a été confirmée par plusieurs études (Charrouf & Guillaume, 2007 ; Marfil *et al.*, 2011 ; El Monfalouti *et al.*, 2012 ; Khallouki *et al.*, 2017 ; Lfitat *et al.*, 2020 ; El Idrissi *et al.*, 2021). Dans notre travail, les taux de polyphénols au niveau des feuilles ont fluctué entre 112 788,67 µg/g et 264 588,67 µg/g. Ces valeurs sont proches de celles obtenues par Dakiche *et al.* (2016), Lfitat *et al.* (2020) et Bourhim *et al.* (2021) et qui sont de l'ordre de 221393 µg/g, 221 690 µg/g et 198 610 µg/g respectivement, bien qu'ils aient analysé des arbres évoluant dans la forêt. Ceci montre bien la fiabilité des essais conduits dans notre étude et la performance des génotypes sélectionnés, qui se sont éverés comparables aux arbres plus âgés et dans leur milieu naturel.

L'analyse de la teneur en polyphénols totaux s'est montrée impactée significativement aussi bien par le génotype et par l'environnement. Le site de Meknès semble être le plus adéquat pour une plus grande richesse en composés phénoliques des feuilles, avec une teneur moyenne dépassant 237 873 µg/g. Ces composés sont, par conséquent, fortement influencés par de nombreux facteurs intrinsèques et extrinsèques. Les facteurs intrinsèques sont imputés au génotype et à l'état physiologique, comme cela est rapporté par plusieurs chercheurs (Amaral *et al.*, 2004 ; González-Molina *et al.*, 2008 ; Cao *et al.*, 2018). Les facteurs extrinsèques reflètent les stimuli environnementaux biotiques et abiotiques qui se produisent pendant la période de croissance des plantes, y compris les phytophages et les animaux herbivores, la disponibilité de lumière et d'eau, la composition du sol, la température et l'interaction avec les agents pathogènes et les parasites (Lindroth & Peterson 1988 ; Dixon *et al.*, 1995 ; Radix *et al.*, 1998 ; Treutter *et al.*, 2001). L'augmentation des niveaux des composées phénoliques totaux pourrait être liée au mécanisme de défense de la plante contre le stress thermique. Ce constat a été rapporté également dans d'autres études (De Abreu & Mazzafera, 2005 ; Meseret *et al.*,

2014) et pourrait être une réponse à la génération de « Reactive oxygen species » (ROS) ou les dérivés réactifs de l'oxygène. Par conséquent, les feuilles récoltées à des températures plus élevées possèdent des propriétés antioxydantes plus importantes. Les températures faibles peuvent aussi provoquer une élévation dans les taux de polyphénols. En effet, les températures les plus faibles ont été enregistrées à Meknès avec une moyenne de 2,8°C au mois de Janvier, cette faible température est accompagnée par une concentration importante en polyphénols. Padda & Picha (2008) et Albert *et al.* (2009) ont rapporté dans leurs travaux que les températures basses sont associées à des niveaux plus élevés de composés phénoliques. L'augmentation des niveaux de composés phénoliques dans les feuilles peuvent être liée à une activité accrue de la phénylalanine ammonialyase (PAL) à des températures plus basses, étant donné que PAL est une enzyme importante dans la biogenèse de divers composés phénoliques (Padda & Picha, 2008). L'altitude est aussi impliquée dans l'accumulation des phénols, en effet, une augmentation des composés phénoliques a été signalée dans les plantes poussant dans la région méditerranéenne à haute altitude où une incidence d'UV-B plus élevée ce qui produit une stimulation de synthèse de certains composés comme les acides cinnamiques et les flavonoïdes (Jaakola & Hohtola, 2010). Ces propos rejoignent nos résultats observés à Meknès marqué par l'altitude la plus haute. D'autre part, les hautes températures jouent à leur tour un rôle fondamental dans l'accumulation des polyphénols dans les feuilles ce qui explique les teneurs considérables observées chez les demi-frères du site d'Agadir.

Les teneurs élevées des polyphénols observées chez l'arganier sont accompagnées par un pouvoir antioxydant très important. En effet, les IC50 calculées pour chaque génotype sont situées entre une valeur minimale de 57,93 µg/ml et une valeur maximale de l'ordre 297,84 µg/ml. Des études similaires ont été réalisées par Lfitat *et al.* (2020) sur l'extrait méthanolique de feuilles d'arganier collectés à Agadir, les résultats ont révélé une activité antioxydante (IC50) proche de nos valeurs (212 µg/ml). Dakiche *et al.* (2016) ont rapporté aussi dans leurs travaux que IC50 dans l'extrait pétrol-éthérique de feuilles est de 125,59 µg/ml ce qui est en concordance avec nos résultats.

La comparaison de l'activité antioxydante des génotypes demi-frères signale des différences significatives aux trois niveaux : famille, demi-frère et environnement. En effet, la comparaison des génotypes dans la même station a indiqué une large variation, ce qui signifie que le patrimoine génétique de chaque génotype joue un rôle majeur dans les processus de biosynthèse des antioxydants. De même, la comparaison des demi-frères à travers les stations a révélé également une différence significative entre les trois stations. Ces résultats indiquent

que le contenu et les propriétés des substances actives sont étroitement liés aux sites de transplantation et les facteurs environnementaux. De nombreux travaux suggèrent que les conditions environnementales influencent fortement les propriétés antioxydantes des plantes. Par exemple, Yu *et al.* (2003) ont rapporté que propriétés antioxydantes de la variété de blé dur rouge Akron est fortement influencée par les conditions extrinsèques, y compris les radiations et le nombre d'heures dont les plantes sont exposées à des températures dépassant 32°C. Mpofu *et al.* (2006) ont également signalé que l'effet de la localisation a été très significatif et que le blé cultivé à l'altitude la plus élevée a l'activité antioxydante la plus haute. Par conséquent, les feuilles du site de Meknès ont été caractérisés par des IC50 faibles correspondant à des pouvoirs antioxydants importants ce qui peut être expliqué par la position du site de Meknès, situé à une altitude la plus élevée que celles de Larache et d'Agadir.

Plusieurs rapports indiquent que le potentiel antioxydant des plantes médicinales dépend de la concentration et la nature des composés phénoliques. En effet, l'augmentation du pouvoir antioxydant est accompagnée toujours par des teneurs en polyphénols élevés (Djeridane *et al.*, 2006). Dans cette étude, les génotypes demi-frères de Meknès n'échappent pas à cette règle, ils sont caractérisés par le pouvoir antioxydant le plus marquant accompagné du taux des polyphénols le plus haut. Pourtant, malgré que les demi-frères de Larache avaient la teneur des polyphénols le plus faible, les feuilles ont une activité antioxydante assez importante et comparable à celle de Meknès. Contrairement à Larache, les génotypes demi-frères d'Agadir possédant un taux élevé de polyphénols et dotés d'un potentiel antioxydant faible. Ces résultats peuvent être expliqués par la nature des composés phénoliques qui est influencés par le génotype et l'environnement. La capacité antioxydante différente des composés phénoliques est strictement liée à leurs structures chimiques qui concernent essentiellement le nombre et l'emplacement des groupes hydroxyles phénoliques (Csepregi *et al.*, 2016). Par conséquent, le site de Larache est peut-être recommandé comme un endroit adéquat pour la production des composés dotés de pouvoir antioxydant marquant.

A l'issue de cette étude, l'arganier montre qu'en plus de sa plasticité phénotypique adoptée pour interagir avec l'environnement. L'espèce adopte des stratégies physiologiques et phytochimiques multiples pour s'adapter. En effet, la variabilité de la teneur en polyphénols et l'activité antioxydante observée entre les génotypes et entre les stations révèle l'existence d'une plasticité phytochimique résultante de l'interaction GXE. L'évaluation de l'effet des interactions GXE sur la composition phytochimique peut aider à prévoir les réponses des

Chapitre IV : Réponse phytochimiques à l'impact environnemental

génotypes d'arganier à différents environnements. Ce qui constituera un élément clé pour la sélection des génotypes élites pour l'arganiculture

5. Conclusion

Ce travail a fait l'objet d'une analyse comparative de la teneur et l'activité antioxydante des feuilles des génotypes sélectionnés d'arganier dans trois conditions environnementales. Nos résultats ont clairement montré que les teneurs phénoliques et le pouvoir antioxydant dans l'extrait des feuilles d'arganier sont assez élevés et sous contrôle génétique et environnemental. Notre étude souligne que l'effet environnement joue un rôle majeur dans l'accumulation des composés secondaires. En effet, dans les régions de Meknès et Agadir caractérisés par les conditions climatiques les plus extrêmes, les taux en polyphénols ont été les plus spectaculaires. En revanche, l'activité antioxydante dans la région de Larache caractérisée par des teneurs faibles en polyphénols a été comparable à celle de Meknès ceci est dû à la nature chimique des composés secondaires.

Les feuilles d'arganier peuvent être considérées comme un potentiel antioxydant significatif qui peut remplacer les antioxydants synthétiques dans l'industrie alimentaire et cosmétique. En plus, l'analyse phytochimique des feuilles en relation avec leur activité dans différentes régions climatiques peut aider à la sélection des lieux de production en masse de cette espèce végétale pour exploiter ses valeurs pharmaceutiques et cosmétiques.



Discussion générale

Discussion générale

La conservation des ressources phytogénétiques constitue une préoccupation mondiale vue leur nature spéciale et leur large utilisation pour la sécurité alimentaire, l'agriculture et la préservation de la biodiversité. En effet, les ressources phytogénétiques sont une matière première indispensable pour la création variétale et l'approvisionnement en nouvelles combinaisons génétiques des plantes cultivées. Donc la compréhension de ces ressources via des études des habitats d'origine, prospections, collectes, caractérisations et documentation, joue un rôle crucial dans leur conservation et pour le développement agricole durable, pour les générations présentes et futures. Parmi les ressources génétiques emblématiques menacées du Maroc, l'arganier, s'avère l'espèce endémique par excellence.

Cependant, face à la demande croissante nationale et internationale, nous assistons à une surexploitation aveugle des stocks disponibles, pesant sérieusement sur le renouvellement et la multiplication des peuplements naturels de l'arganier. Avec les changements climatiques de moins en moins favorables, et la destruction des habitats naturels de l'arganier, par déboisement et surpâturage, l'espèce se trouve en perpétuel déclin.

Notre travail se veut un complément aux activités entamées pour la protection de l'arganier pour la préservation et la compréhension du comportement de cette importante espèce de notre patrimoine phyto-génétique national. En effet, afin d'évaluer l'impact des interactions génotype x environnement, des essais multilocaux exclusifs ont été menés dans des zones contrastées.

L'analyse des données des essais multi-environnementaux est capitale pour le choix des génotypes stables dans plusieurs environnements mais aussi pour des génotypes à recommander dans des environnements spécifiques. Au cours de la présente étude, 60 familles de demi-frères ont été évalués dans 3 environnements durant 6 ans.

La sélection des demi-frères pour l'étude de l'adaptation a constitué une étape primordiale avant l'installation des essais. Cette étape a fait l'objet d'étude du deuxième chapitre. Il s'agissait spécifiquement au départ d'identifier les caractères morphologiques qui décrivent les parents élites et de les classer en se basant sur les caractères morphologiques les plus pertinents. Par la suite, évaluer les descendants de chaque arbre par des marqueurs moléculaires.

L'étude morphologique des 60 parents a mis en évidence une large diversité phénotypique et génétique quel que soit l'origine dont ils sont issus. Au niveau des de la descendance, l'analyse moléculaire via 5 marqueurs SSR, chez 5 génotypes issus de chacun des 60 arbres d'origine, soit 300 demi-frères, a montré une diversité génétique assez importante entre les familles de demi-frères. Cependant, sur la base des indices de la diversité génétique, une faible variabilité a été trouvée au sein des familles avec, parfois, des profils génétiques identiques pour certains demi-frères. De même, l'analyse de la variance AMOVA sur les distances génétiques de Nei entre les paires d'individus, a révélé que la majeure partie de la variabilité est expliquée par l'effet famille (79%), ce qui se traduit par une variation intra-famille inférieure à la variation inter-famille. L'analyse de regroupement par la structuration génétique des génotypes a également révélée que chaque famille de demi-frères forme un groupe génétique distinct, traduisant ainsi la très forte divergence entre les têtes de famille.

Sur la base de la combinaison des analyses morphologiques et moléculaires, 180 génotypes groupés en trois pools génétiques homogènes ont été sélectionnés pour mener des essais d'adaptation. C'est une première à l'échelle nationale et internationale, où des essais d'adaptation spatiaux et pluriannuels de l'arganier sont menés, sur des bases complémentaires de données descriptives, morphologiques et moléculaires

Après l'installation des demi-frères dans les stations expérimentales Larache, Agadir et Meknès, des différences significatives au niveau morphologique ont été enregistrées pour le facteur génotype, le facteur environnement ainsi que leurs interactions. Ce qui atteste que les demi-frères utilisés présentent des performances différentes entre eux, et que ces performances varient d'un environnement à un autre selon le demi-frère.

Concernant la croissance des demi-frères, facteur indicateur de l'adaptation des génotypes aux nouvelles conditions, une variabilité considérable a été observée aux deux niveaux inter ou intra-famille. A l'échelle inter-famille, la croissance des demi-frères en hauteur a montré une grande diversité au sein de la même station. En revanche, la station d'Agadir a été caractérisée par la croissance la plus spectaculaire pour la majorité des demi-frères et cela est peut-être expliquée par le climat subsaharien d'Agadir constituant un climat compatible avec la physiologie de l'arganier de type C3. En effet, ce type présente le maximum de photosynthèse lorsque les températures descendent de 30°C, qui auraient probablement favorisé les bonnes performances des génotypes dans cette région. A l'échelle intra-famille, la comparaison des demi-frères à travers les stations a montré que la réponse à l'environnement dépend de chaque

demi-frère. En effet, les familles G2, G4, G8, G20, G21 et G34 ont présenté presque la même vitesse de croissance dans les trois stations, donc elles se comportent de la même manière dans les trois environnements. Cependant, certaines familles ont montré une similarité de croissance dans deux stations seulement, c'est le cas des familles G1 et G3 possédant le même comportement à Meknès et Larache, la famille G10 dont la hauteur des plants est proche dans Meknès et Agadir et la famille G17 caractérisée par une hauteur de plants dans Larache et Agadir largement supérieur à celle observée à Meknès.

La description morphologique détaillée des demi-frères, caractère par caractère, a indiqué une grande plasticité phénotypique. De ce fait, une analyse multivariée pour les caractères groupés a été fondamentale pour savoir la tendance générale des demi-frères dans chaque région. L'Analyse Factorielle par Correspondance basée sur 22 caractères morphologiques et phénologiques a montré que les deux premiers axes participent à 91,25% de variation totale. L'axe 1 explique 53,16% de la variabilité phénotypique exprimée essentiellement par la floraison, la densité des feuilles, la forme des fruits et graines, la morphologie des fleurs. Cependant, l'axe 2 représentant 38,09% de la variabilité est défini par la forme des feuilles, la forme des fruits et graines et la morphologie des fleurs.

La **figure 78** illustre la projection des demi-frères sur le plan formé par les axes 1 et 2. Une vue générale du graphique montre les demi-frères dans les 3 régions sont proches et se chevauchent entre eux. En revanche, l'observation détaillée indique que les demi-frères de Larache forment un groupe distinct caractérisé par une floraison précoce et des feuilles elliptiques avec un apex obtus. Quant aux demi-frères d'Agadir, ils sont dotés de feuilles ovales et larges et une floraison tardive par rapports à ceux de Larache. Le groupe de Meknès s'étale le long de l'axe 2 et partage avec le groupe d'Agadir sa floraison tardive et sa forme ovale des feuilles. Ces résultats montrent que la réponse de chaque demi-frère dépend de son interaction avec l'environnement qui se traduit par une grande plasticité phénotypique.

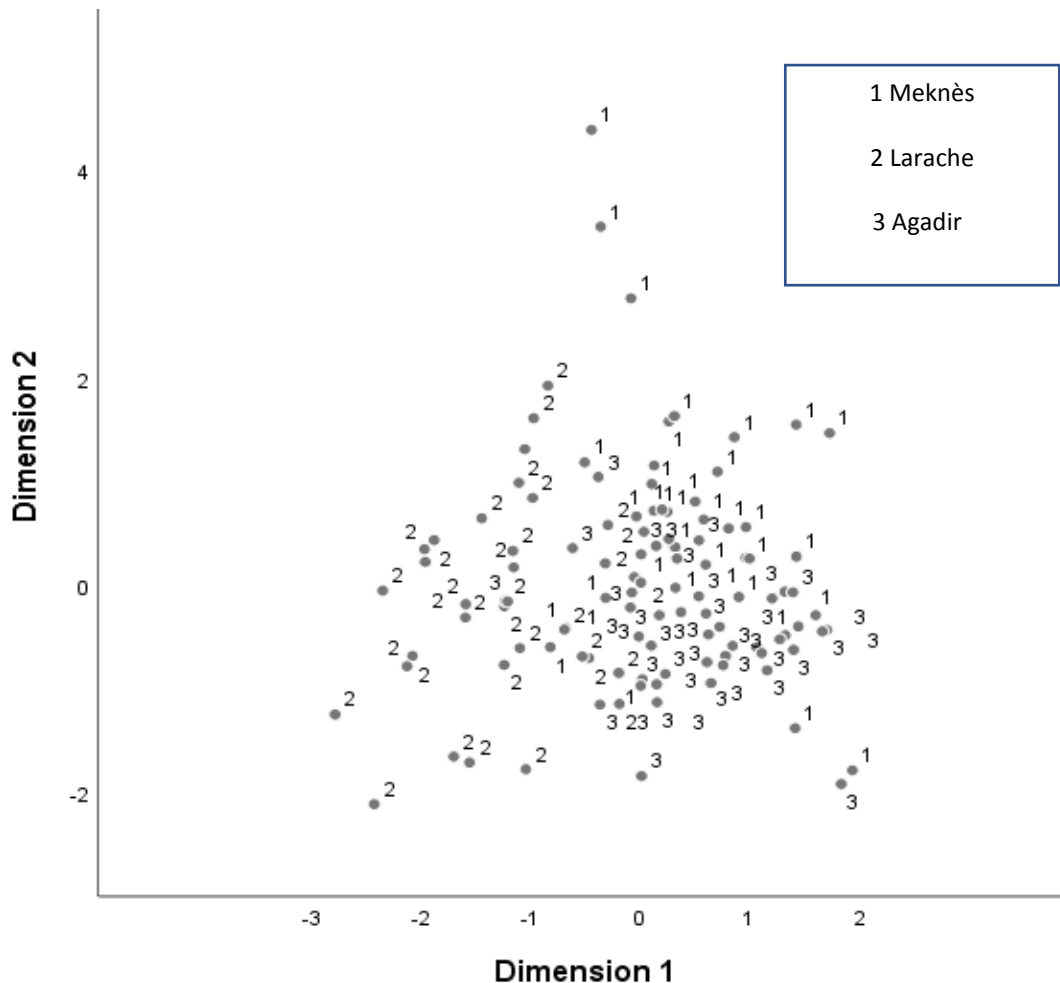


Figure 78 : Projection des géotypes des trois stations d'essai, selon l'Analyse Factorielle par Correspondance, basée sur 22 caractères qualitatifs liés à l'aspect général de l'arbre, la forme des feuilles et la période de floraison. Les axes CA1 et CA2 expliquent 91,25% de variance totale.

L'interaction géotype x environnement a une influence significative sur l'aspect général et la physiologie de l'arbre. Dans notre étude, l'induction florale sous contrôle génétique et environnemental a montré que les demi-frères installés dans le même site présentent la même période de floraison. En plus, la comparaison des mêmes demi-frères à travers les sites montre une précocité remarquable dans le site de Larache. La précocité chez les plantes est un caractère précieux dans la sélection variétale à laquelle on semble accorder de plus en plus une importance majeure. Cela s'explique par les avantages que présente ce caractère. En effet, et avec le réchauffement de la planète, le Maroc connaîtrait à l'avenir une élévation des températures moyennes, ainsi qu'une recrudescence de phénomènes extrêmes tels que la sécheresse et l'augmentation des températures estivales. Avec ces changements climatiques, les géotypes précoces termineraient généralement leur cycle dans des conditions non limitantes et pourraient être mieux adaptés. Donc chez l'arganier, le site de Larache constitue un environnement idéal pour une production précoce.

L'interaction génotype x environnement renseigne sur la performance et les stratégies optées par un génotype pour s'adapter à un endroit donné. Les feuilles sont parmi les organes les plus marqués par les influences environnementales car elles constituent le siège de la synthèse et la production des assimilats au cours du cycle de vie des plantes. Elles sont responsables de la régulation de la croissance finale des plantes ainsi que le rendement (Coleman, 1994). Chez l'arganier, la variation de la forme et la taille des feuilles s'est révélée significative entre les trois stations. D'ailleurs, les analyses géo-morphométriques ont classé les feuilles en trois catégories : des feuilles ovales et larges à Agadir, des feuilles elliptiques et large à Larache et des feuilles ovales et de petites tailles à Meknès. Cette variation morphologique des feuilles peut être due à la plasticité phénotypique expliquée par l'interaction des gènes avec l'environnement. Néanmoins, certains demi-frères gardent la même morphologie des feuilles dans les trois régions. En effet, les demi-frères G3, G8, G36 et G37 ont présenté une forme elliptique des feuilles et les demi-frères G27 ont été marqués par feuilles ovales dans toutes les stations.

En ce qui concerne la vigueur des arbres, la majorité des demi-frères étudiés ont une forte vigueur grâce à l'entretien et l'apport régulier des engrais aux plantes. En revanche, malgré le fait que certains demi-frères ont été vigoureux dans un environnement, dans les autres, ils ont montré un aspect moins développé. En effet, la vigueur des demi-frères G3 et G27 a varié largement entre les stations, elle a été faible à Meknès, moyenne à Larache et forte à Agadir. Le comportement des demi-frères G8, G18, G19, G20 et G39 a également montré des différences de croissance mais seulement dans une seule station. Les demi-frères G8, G18 et G19 ont été caractérisés par des vigueurs faibles à Meknès alors que les demi-frères G20 et G39 ont présenté des vigueurs faibles à Larache. Ceci révèle l'existence d'une interaction GXE assez importante, indiquant que les génotypes qui sont performants dans un environnement ne le sont pas nécessairement dans un autre environnement.

Parmi les caractères les plus notables dans l'étude de l'adaptation, la spinosité des plantes. Elle représente le mode de défense des plantes contre le stress abiotique en particulier le stress hydrique et le stress biotique comme la consommation par les herbivores. En tant qu'espèce xérophile localisée principalement au sud du Maroc, l'arganier a développé plusieurs stratégies pour lutter contre la sécheresse entre autres, la spinosité. Donc afin d'éclaircir le comportement de cette espèce vis-à-vis de l'environnement, les trois régions d'étude ont été sélectionnées dans des étages bioclimatiques différentes. Les résultats ont montré des effets significatifs du génotype et d'environnement sur le degré de spinosité. La région d'Agadir a été distinguée par

le nombre élevé des génotypes très épineux contrairement à Meknès et Larache, dont la forme moyenne est la plus abondante. La station d'Agadir est caractérisée par des vagues de chaleur répétées et des températures élevées (climat aride), la réponse des génotypes contre ce stress abiotique se manifeste par la transformation des bourgeons en épine pour réduire les pertes en eau. Cependant, l'interaction des génotypes avec le climat modéré de Larache et Meknès est reflétée par un degré de spinosité moins dense que celui observée à Agadir. Suite à l'appréciation des génotypes non ou faiblement épineux par les agriculteurs, des zones modérées comme Larache et Meknès peuvent constituer des endroits idéaux pour l'arganiculture.

L'étude pomologique est considérée comme un outil de discrimination entre les populations d'arganiers (Bani-Aameur *et al.*, 1999 ; Bani-Aameur, 2004 ; Ait Abd *et al.*, 2012). Notre étude a mis l'accent sur la variation des caractères pomologiques au niveau génotypique et en interaction avec l'environnement. Les résultats ont montré que la dimension et le poids des fruits et des graines varient entre les demi-frères et entre les sites d'étude. Et grâce à son patrimoine génétique, chaque demi-frère interagit à son environnement de façon différente. Par exemple, les demi-frères G22 ont montré une large plasticité en termes de taille et de forme, leurs fruits ont été de grande taille et de forme ovale à Larache même si dans les stations Meknès et Agadir la taille des fruits a été moyenne et de forme elliptique. Mais malgré la variance significative observée entre les stations, des demi-frères ont montré une stabilité considérable à travers les stations, les demi-frères G20 ont été caractérisés par le même type de fruits (elliptique et de grande taille) dans les trois stations.

Les stratégies d'adaptation des plantes aux contraintes environnementales sont très nombreuses et ne se limitent pas seulement au niveau morphologique, l'aspect physiologique et phytochimique jouent aussi un rôle clé dans les mécanismes d'interaction des génotypes avec l'environnement. Dans cette optique et afin de souligner l'influence de l'environnement sur la composition des feuilles d'arganier, une évaluation de la teneur en polyphénols et le pouvoir antioxydant a été menée à travers les trois localités étudiées. Les résultats de la concentration en polyphénols totaux ont prouvé l'existence d'un effet significatif du génotype ainsi que de l'environnement. Les concentrations les plus spectaculaires ont été marquées à Meknès. Ceci est peut-être expliqué par les conditions climatiques extrêmes de la région (températures faibles en hiver et élevés en été, humidité faible de l'air) et la réponse des demi-frères à leur environnement. Le site de Meknès semble être le plus adéquat pour une plus grande richesse en composés phénoliques dans les feuilles. Cependant, malgré la relation étroite entre les

polyphénols et l'activité antioxydante, les demi-frères installés à Larache et qui sont dotés des concentrations les plus faibles ont montré une activité antioxydante comparable à celle de Meknès. Ce résultat est dû probablement à la nature des composés chimiques synthétisés dans chaque site. En effet, la capacité antioxydante est étroitement liée à la structure des composés chimiques qui concerne essentiellement le nombre et l'emplacement des groupes hydroxyles phénoliques (Csepregi *et al.*, 2016). De ce fait, le site de Larache peut constituer un endroit convenable pour la production des composés à pouvoir antioxydant assez élevé.

A l'issue de l'évaluation phytochimique, l'arganier montre qu'en plus de sa plasticité morphologique, l'espèce adopte des stratégies physiologiques et phytochimiques multiples pour s'adapter à son environnement. En effet, la variabilité de la teneur en polyphénols et l'activité antioxydante observée entre les géotypes et entre les stations révèle l'existence d'une plasticité dans la composition chimique des feuilles résultante de l'interaction GXE.

L'analyse discriminante basée sur 8 caractères morphologiques et 3 caractères phytochimiques, a montré que toute la variabilité (100%) est expliquée par les deux premiers axes. La première explique 66,5% alors que le second compte pour seulement 33,5%.

Les caractères ont été classés selon leur pouvoir discriminant par les corrélations intragroupes combinés entre les variables discriminantes et les variables des fonctions canoniques. Celles-ci expriment le pouvoir de chaque caractère à distinguer entre les stations (**Tableau 60**).

Tableau 60 : Variables morphologiques et phytochimiques discriminantes des axes 1 et 2 de l'Analyse Factorielle Discriminante

Caractères	Axe 1	Axe 2
Teneur en polyphénols	0,515*	0,353
Largeur des feuilles	-0,258*	-0,185
Poids des graines	0,230*	-0,050
Longueur des feuilles	-0,162*	-0,097
IC50	-0,145*	0,003
Longueur des graines	-0,053*	-0,034
Rendement en extrait	-0,217	0,531*
Largeur des graines	-0,217	0,414*
Longueur des fruits	-0,029	-0,345*
Poids des fruits	0,026	-0,275*
Largeur des fruits	-0,010	0,100*

Les résultats de cette analyse ont montré que la majorité des génotypes de la même station ont été affectés au même groupe avec un chevauchement de certains génotypes de Meknès et d'Agadir avec le groupe de Larache. La présentation graphique de cette classification est illustrée dans la **figure79**.

Le groupe de Larache situé entre les deux groupes de Meknès et Agadir, est caractérisé par une activité antioxydante assez importante, un rendement en polyphénols faible et des feuilles larges.

Le groupe de Meknès a présenté une activité antioxydante importante et un rendement en polyphénols élevé ainsi que des feuilles de petites tailles.

Le groupe de Larache Agadir est caractérisé par une activité antioxydante moyenne, un rendement en polyphénols fort et des feuilles de grande taille.

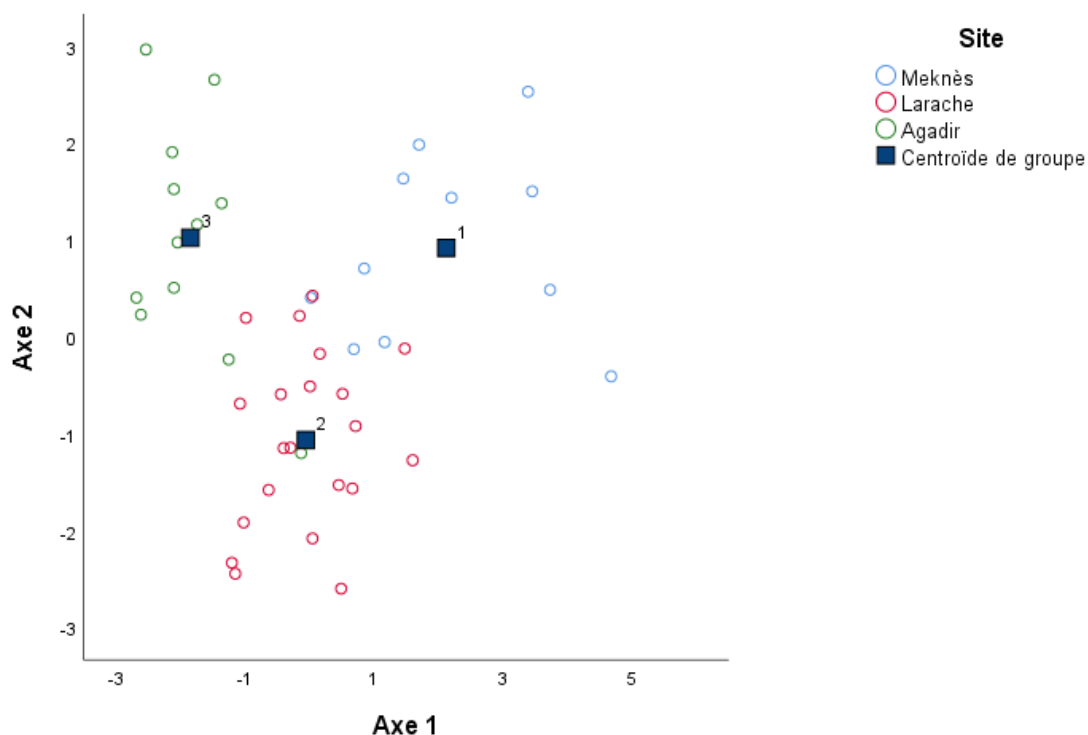


Figure 79 : Projection des géotypes de chaque station selon l'Analyse Factorielle Discriminante basée sur 11 caractères quantitatifs liés à la phytochimie et la taille des feuilles ainsi que les dimensions des fruits et graines. Les axes 1 et 2 expliquent 100 % de variance totale

Quant à la comparaison des parents avec la descendance, les analyses multivariées n'ont pas révélé de rapprochement entre le groupe des parents et l'un des groupes des trois stations. L'analyse discriminante a montré une large dispersion des individus au sein de chaque groupe (**Figure 80**). Pourtant, certains demi-frères ont présenté des similarités considérables avec leurs parents. En effet, l'aspect générale des demi-frères M15 et M36 installés à Meknès et A22 installé à Agadir montre une ressemblance très frappante.

L'analyse de la variance des paramètres quantitatifs a montré une différence significative indiquant ainsi que la majorité des graines et fruits des parents sont de taille plus grande que ceux de la descendance. Cette différence est peut-être justifiée par l'âge des arbres qui dépasse 20 ans chez les parents et qui est de 6 ans chez les demi-frères. Nakorn et Chalumpak (2016) ont comparé le poids des fruits de *Pummelo Var. Taptim Siam* de différents âges, ils ont déduit que les arbres de 6 ans et 8 ans ont des fruits de taille et qualité supérieures aux arbres de 4 ans.

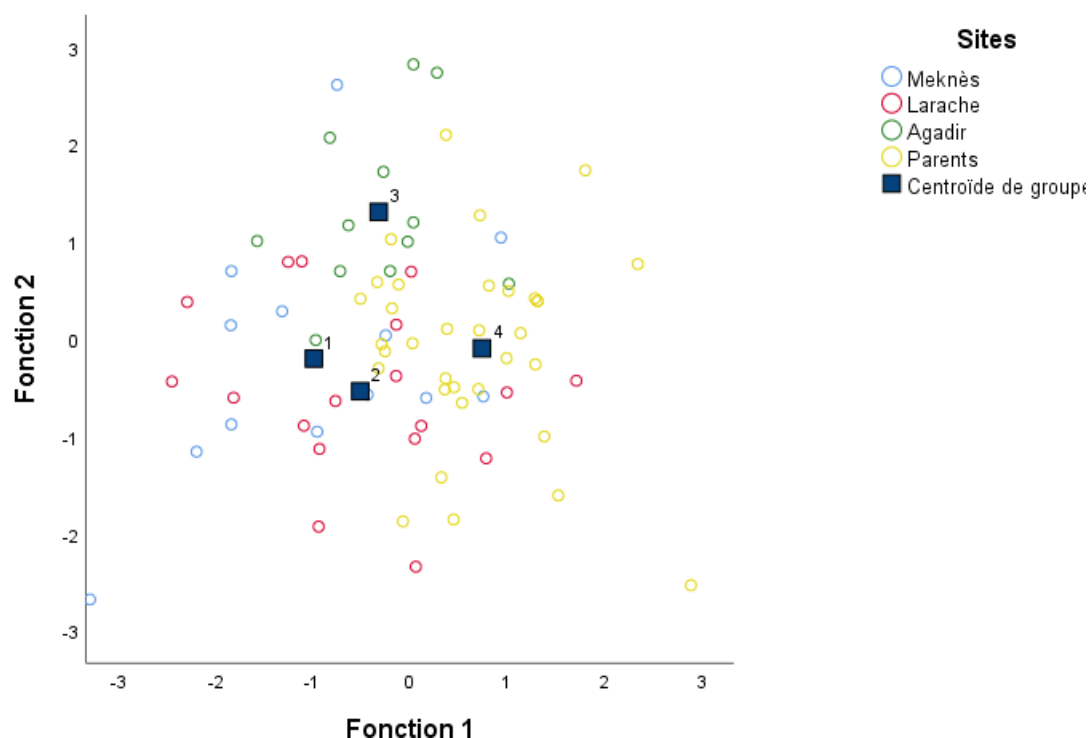


Figure 80 : Projection des génotypes de chaque station et de leurs parents selon l'Analyse Factorielle Discriminante basée sur 8 caractères quantitatifs liés à la taille des feuilles et les dimensions des fruits et graines. Les axes 1 et 2 expliquent 100 % de variance totale.

La variation de la morphologie et phytochimique d'arganier entre les sites reflète le pouvoir adaptatif de l'espèce à différents endroits. Ceci peut fournir de nouvelles informations sur le potentiel adaptatif et les réponses de l'écosystème forestier aux changements climatiques ainsi que l'aptitude des génotypes sélectionnés à la plantation dans des vergers hors forêt arganière.

La combinaison des résultats des interactions génotype x environnement avec ceux des analyses moléculaires et qualitatives a contribué au développement et à l'inscription au catalogue officiel des six premières variétés de l'arganier à l'échelle internationale.



Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale et perspectives

L'arganier (*Argania spinosa* L. Skeels) est une espèce à usages multiples et d'un grand intérêt socioéconomique au Maroc. Ses usages à la fois culinaires, cosmétiques et pharmaceutiques et sa contribution dans la préservation de l'écosystème forestier font d'elle une plante d'importance capitale aussi bien pour l'homme que pour l'agro-système. Cependant, l'explosion de la demande pour son huile au niveau national et international a augmenté la pression anthropologique sur les arganeraies, ce qui a contribué à sa dégradation.

Dans ce contexte, la présente étude a été entreprise pour contribuer à relever ces défis actuels, par la valorisation et la sélection des génotypes élites pour le développement de la filière d'arganier et l'arganiculture par la création des vergers modernes et productifs. Les objectifs principaux fixés dans le cadre du présent travail étaient : (i) d'évaluer la diversité génétique des génotypes sélectionnés dans différentes régions, (ii) de sélectionner des génotypes demi-frères proches sur la base des analyses morphologiques et moléculaires, et finalement (iii) d'identifier l'impact des interactions génotype x environnement sur la morphologie et la phytochimie des demi-frères sélectionnés.

Au cours de cette étude, les résultats de l'étude morphologique des 60 génotypes parents ont mis en exergue une forte diversité phénotypique et génétique. Cette diversité a été accompagnée par des corrélations significatives entre des caractères végétatifs et des traits des fruits ce qui pourrait avoir des implications dans la sélection précoce des génotypes productifs. La diversité génétique a été également révélée au niveau moléculaire. En effet, l'étude moléculaire de 300 descendants par l'utilisation des marqueurs SSR a montré une variabilité génétique assez importante entre les familles de demi-frères. Pourtant, les indices de la diversité génétique ont mis en évidence une faible variabilité au sein des familles. L'analyse la variance AMOVA a révélé que la majeure proportion de la variabilité est due à l'effet famille (79%). La structuration génétique des génotypes confirme ce résultat car chaque famille de demi-frères forme un groupe génétique distinct, traduisant ainsi la très forte divergence entre les têtes de famille et le rapprochement entre les demi-frères. Les résultats morphologiques et moléculaires ont été combinés pour la sélection de 180 génotypes menés en essais exclusifs pour l'évaluation de l'impact des interactions génotype x environnement.

L'étude de l'adaptation de l'arganier à différents environnements a été établie par l'installation des 180 géotypes dans trois sites contrastés et l'évaluation de leurs comportements morphologique et phytochimique dans chaque site.

Au niveau morphologique, plusieurs caractères ont montré une variabilité considérable entre les différents polycross, sites et familles de demi-frères. En effet, l'analyse des caractères définissant l'aspect de l'arbre révèle que la vigueur forte a été le caractère abondant chez les individus étudiés et qui ne dépend pas des parents d'origine. En revanche, la ramification des géotypes a été moyenne à Larache et Agadir contrairement à Meknès dont la faible ramification était majoritaire. En ce qui est de la spinosité, les géotypes au site d'Agadir ont été les plus épineux. Les résultats phénologiques ont montré que la floraison des géotypes situés au site de Larache est précoce et abondante durant les années 2017, 2018 et 2019. A l'échelle pomologique, l'examen de la variance de poids et des dimensions des fruits et des graines chez les géotypes demi-frères a révélé une variance significative pour le géotype et le site ce qui signifie que la taille des fruits et des grains sont sensibles à la variabilité génétique et environnementale.

Au niveau phytochimique, nos résultats ont nettement démontré que les teneurs phénoliques ainsi que le pouvoir antioxydant dans l'extrait des feuilles d'arganier étaient assez élevés et influencés par le géotype et l'environnement.

Notre étude a mis en évidence le fait que l'environnement joue un rôle majeur dans l'accumulation des composés secondaires dans les feuilles. En effet, dans les sites de Meknès et Agadir caractérisés par les conditions climatiques les plus extrêmes, les taux en polyphénols ont été les plus élevés. En revanche, pour l'activité antioxydante, la région de Larache caractérisée par les teneurs les plus faibles en polyphénols a été comparable à celle de Meknès. Ce résultat est expliqué par la nature et la structure chimique des composés secondaires synthétisés dans chaque région.

Les résultats des interactions géotype x environnement ont révélé une large plasticité phénotypique et phytochimique conférant à l'arganier un grand pouvoir adaptatif. Ainsi, la compréhension des interactions géotype x environnement permettront d'envisager des plantations régulières et la mise en place de vergers modernes d'arganiers stables et productifs. En effet, l'arganier a montré une grande aptitude à la culture et a présenté un large spectre d'adaptation. Probablement, l'apport réguliers de l'eau et d'engrais ont contribué à l'assimilation chlorophyllienne et à l'accumulation de réserves nécessaires pour l'amélioration des performances agronomiques des géotypes cultivés, contrairement aux géotypes naturels assujettis aux différents stress biotiques et abiotiques.

En dépit de la grande variabilité révélée par les descripteurs agronomiques, la question reste celle de leur stabilité et leur interaction avec d'autres environnements que ceux d'Agadir, Larache et Meknès. Cela nécessite donc la conduite des essais couvrant autant d'environnements que possibles, où la culture pourrait être adoptée à grande échelle. La caractérisation agronomique des différents génotypes est cependant une tâche très laborieuse et longue. Dans cette optique, l'utilisation de la sélection assistée par marqueurs moléculaires pourrait trouver un intérêt notable, pour accélérer et alléger le processus de sélection.

La recherche de l'optimum entre les différents paramètres chimiques, génétiques et agronomiques est d'une grande utilité afin de sélectionner les génotypes les plus performants et adaptés au contexte agro-climatique et économique de notre pays. Les différents niveaux de variabilité génétique et comportements de croissance et productivité révélés dans cette étude, laissent envisager des processus de sélection pour différentes utilisations. Ils constituent un atout primordial pour la conservation et valorisation des ressources génétiques existantes, fournissant un matériel de base de choix pour la sélection dans les programmes de domestication et d'amélioration d'arganier. D'ailleurs, tous les outils présentés ici sont complémentaires les uns des autres, et leur combinaison optimale reste le moyen le plus sûr afin d'évaluer avec justesse la diversité.

En guise de conclusion, les résultats de ce travail ont permis d'élucider pour la première fois le comportement d'arganiers en dehors de sa zone de répartition. Ils ont également contribué à la création des six premières variétés marocaines d'arganiers non seulement à l'échelle nationale mais également à l'échelle internationale.

Le présent travail a touché plusieurs axes de l'amélioration génétique d'arganier. Cependant, il devra être complété par d'autres études pour proposer une méthode appropriée pour l'arganiculture, telles que :

- La conduite d'essais dans plusieurs sites et au cours de plusieurs années pour une meilleure évaluation des paramètres agronomiques et chimiques ainsi que leurs stabilités.
- Le développement de marqueurs moléculaires liés à des caractères qualitatifs de l'espèce peut aider dans l'accélération des travaux de sélection.

- L'étude des pratiques agricoles et les besoins de la plante (irrigation, fertilisation, taille, traitement....)
- L'hétérostylie observée chez l'espèce nécessite une étude de la compatibilité entre arbre pollinisateur et arbres producteurs et celle de l'effet de la durée du cycle floraison-fructification sur le rendement et sa stabilité.
- L'étude de la composition chimique des feuilles et de l'huile devraient être détaillée par d'autres travaux portant sur l'identification et la variation de chaque composé selon le géotype et l'environnement.

Références bibliographiques

Adam, A. F., & Dron, M. (1993). Les outils moléculaires et leurs applications à l'amélioration des plantes. *Le progrès génétique passe-t-il par le repérage et l'inventaire et des gènes*, 23-46.

Adlouni, A. (2010). L'huile d'argan, de la nutrition à la santé. *Phytothérapie*, 8(2), 89-97.

Ait Aabd, N., El Ayadi, F., & Ms, F. (2011). Evaluation of agromorphological variability of argan tree under different environmental conditions in Morocco: implication for selection. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 3(3), 73-82.

Ait Aabd, N., Msanda, F., El mousadik, A. (2012). Univariate and Multivariate Analysis of Agronomical Traits of Preselected Argan Trees. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 40(2), 308-316.

Ait Aabd, N. A., Msanda, F., & El Mousadik, A. (2014). Evaluation of variability in argan oil content through different environments and preselection of elite genotypes. *Euphytica*, 195(2), 157-167.

Albert, A., Sareedenchai, V., Heller, W., Seidlitz, H. K., & Zidorn, C. (2009). Temperature is the key to altitudinal variation of phenolics in *Arnica montana* L. cv. ARBO. *Oecologia*, 160(1), 1-8.

Alameda, D., Anten, N. P., & Villar, R. (2012). Soil compaction effects on growth and root traits of tobacco depend on light, water regime and mechanical stress. *Soil and Tillage Research*, 120, 121-129.

Allard, R. W. (1960). Principles of plant breeding. John Willey and Sons. Inc. New York, 485.

Amaral, J. S., Seabra, R. M., Andrade, P. B., Valentao, P., Pereira, J. A., & Ferreres, F. (2004). Phenolic profile in the quality control of walnut (*Juglans regia* L.) leaves. *Food Chemistry*, 88(3), 373-379.

Anderberg, A. A., Rydin, C., & Källersjö, M. (2002). Phylogenetic relationships in the order Ericales: analyses of molecular data from five genes from the plastid and mitochondrial genomes. *American Journal of Botany*, 89(4), 677-687.

Angiosperm Phylogeny Group APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, (161), 105-121.

Akanni, O. O., Owumi, S. E., & Adaramoye, O. A. (2014). In vitro studies to assess the antioxidative, radical scavenging and arginase inhibitory potentials of extracts from *Artocarpus altilis*, *Ficus exasperate* and *Kigelia africana*. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, 4, S492-S499.

Azizi-Gannouni, T., Sghaier, T., & Ammari, Y. (2020). Behavior and morphometric characterization of local and introduced cultivars of sweet cherries (*Prunus avium*), tested in a multi-site trial in Tunisia. *Scientia Horticulturae*, 270, 109455.

Badreddine, A. (2016). Préparation et caractérisation d'extraits d'*Argania spinosa* et d'huile d'argan et évaluation de leurs effets neuroprotecteurs in vivo et in vitro (Doctoral dissertation, Dijon).

Bani-Aameur, F. (2000). Phenological phases of *Argania spinosa* (L. Skeels) flower. *Forest Genetics*, 7(4), 329-334.

Bani-Aameur, F. (2004). Morphological diversity of argan (*Argania spinosa* (L.) Skeels) populations in Morocco. *Forest Genetics*, 11(3/4), 311.

- Bani-Aameur, F., & Alouani, M. (1999). Viabilité et dormance des semences d'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels). *Ecologia Mediterranea*, 25(1), 75-86.
- Bani-Aameur, F., & Benlahbil, S. (2004). Variation in RAPD markers of *Argania spinosa* trees and their progenies. *Forest Genetics*, 11(3- 4), 337-342
- Bani-Aameur, F., Ferradous, A., & Dupuis, P. (1999). Typology of *Argania spinosa* (Sapotaceae) fruits and stones. *Forest Genetics*, 6(1), 213-219.
- Bani-Aameur, F., Ferradous, A., & Dupuis, P. (2001). Fruit and stone variability in three argan (*Argania spinosa* (L.) Skeels) sites. *Forest Genetics*, (8), 39-45.
- Banu, K. S., & Cathrine, L. (2015). General techniques involved in phytochemical analysis. *International Journal of Advanced Research in Chemical Science*, 2(4), 25-32.
- Bakali, A. H. (2011). Essai d'installation et de suivi de comportement de l'arganier (*Argania spinosa*) dans le contexte aride de Tafilalet. Actes du Premier Congrès International de l'Arganier.
- Barrett, S. C., & Cruzan, M. B. (1994). Incompatibility in heterostylous plants. In *Genetic Control of Self-incompatibility and Reproductive development in flowering plants* (pp. 189-219). Springer, Dordrecht.
- Barrett, S. C. H. (1992). Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. *Evolution and Function of Heterostyly* (pp. 1-29). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Bassi, D., Dima, A., & Scorza, R. (1994). Tree structure and pruning response of six peach growth forms. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 119(3), 378-382.
- Bassi, D., & Rizzo, M. (2000). Peach breeding for growth habit. *Acta Horticulturae*, 538 (1), 411-414.
- Batubara, I., Komariah, K., Sandrawati, A., & Nurcholis, W. (2020). Genotype selection for phytochemical content and pharmacological activities in ethanol extracts of fifteen types of *Orthosiphon aristatus* (Blume) Miq. leaves using chemometric analysis. *Scientific Reports*, 10(1), 1-11.
- Bell, R. L., & Zimmerman, R. H. (1990). Combining ability analysis of juvenile period in pear. *HortScience*, 25(11), 1425-1427.
- Bellefontaine, R. (2010). De la domestication à l'amélioration variétale de l'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels)? *Science et Changements Planétaires/Sécheresse*, 21(1), 42-53.
- Bellefontaine, R., Pioch, D., & Palu, S. (2012). Un nouveau départ pour la recherche relative à l'arganier. *Science et Changements Planétaires/Sécheresse*, 23(1), 57-61.
- Benlahbil, S. (2003). Pollinisation naturelle et artificielle de l'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels). *Agadir Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences, Université Ibnou Zohr*.
- Benlahbil, S., and Bani-Aameur, F. (2002). At what phenological phase is the stigma of argan (*Argania spinosa* (L.) Skeels) flower receptive to pollen adhesion and germination?. *Forest Genetics*, 9(4), 257-262.
- Bennett, J. H., Leach, C. R., & Goodwins, I. R. (1986). The inheritance of style length in *Oxalis rosea*. *Heredity*, 56(3), 393-396.

- Benzyane M., (1995). Le rôle socio-économique et environnemental de l'Arganier In BERRER D et BOUGUEDOURA N., 2000. Essai de germination de l'olivier de Laperrine (*Olea laperrini* Batt).et : Redécouvrir et réinventer une sylviculture en zone arides. Djanet 27-29 Octobre 2000.100-105cha
- Bernal, M., Llorens, L., Julkunen-Tiitto, R., Badosa, J., & Verdaguer, D. (2013). Altitudinal and seasonal changes of phenolic compounds in *Buxus sempervirens* leaves and cuticles. *Plant Physiology and Biochemistry*, 70, 471-482.
- Blanco, A., Simeone, R., & Gadaleta, A. (2006). Detection of QTLs for grain protein content in durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 112(7), 1195-1204
- Boe, A., & Beck, D. L. (2008). Yield components of biomass in switchgrass. *Crop Science*, 48(4), 1306-1311.
- Borel, P., Preveraud, D., & Desmarchelier, C. (2013). Bioavailability of vitamin E in humans: an update. *Nutrition Reviews*, 71(6), 319-331.
- Botstein, D., White, R. L., Skolnick, M., & Davis, R. W. (1980) Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetics*, 32 (3), 314-331.
- Boudy, P. (1950). Economie forestière Nord-africaine-Tome 2 : monographies et traitements des essences forestières.
- Bourhim, T., Villareal, M. O., Couderc, F., Hafidi, A., Isoda, H., & Gadhi, C. (2021). Melanogenesis Promoting Effect, Antioxidant Activity, and UPLC-ESI-HRMS Characterization of Phenolic Compounds of Argan Leaves Extract. *Molecules*, 26(2), 371.
- Bozin, B., Mimica-Dukic, N., Samojlik, I., Goran, A., & Igc, R. (2008). Phenolics as antioxidants in garlic (*Allium sativum* L., Alliaceae). *Food Chemistry*, 111(4), 925-929.
- Bradshaw Jr, H. D., & Strauss, S. H. (2001). Breeding strategies for the 21st century: domestication of poplar. *Poplar Culture in North America*, (Part B), 383-394.
- Bryan, G. J., Collins, A. J., Stephenson, P., Orry, A., Smith, J. B., & Gale, M. D. (1997). Isolation and characterisation of microsatellites from hexaploid bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 94(5), 557-563
- Brettell, R. I., Johnson, P. R., Kulkarni, V. J., Müller, W., & Bally, I. S. (2002). Inheritance of fruit characters in hybrid mangoes produced through controlled pollination. In *VII International Mango Symposium*, 645, (pp. 319-326).
- Brito, V. L., Mori, G. M., Vigna, B. B., Azevedo-Silva, M., Souza, A. P., & Sazima, M. (2016). Genetic structure and diversity of populations of polyploid *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae) under different environmental conditions in extremes of an elevational gradient. *Tree Genetics & Genomes*, 12(6), 1-12.
- Brown, G. R., Bassoni, D. L., Gill, G. P., Fontana, J. R., Wheeler, N. C., Megraw, R. A., ... & Neale, D. B. (2003). Identification of quantitative trait loci influencing wood property traits in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). III. QTL verification and candidate gene mapping. *Genetics*, 164(4), 1537-1546.

- Brown, J. S., Schnell, R. J., Ayala-Silva, T., Moore, J. M., Tondo, C. L., & Winterstein, M. C. (2009). Broad-sense heritability estimates for fruit color and morphological traits from open-pollinated half-sib mango families. *HortScience*, 44(6), 1552-1556.
- Buba, T. (2013). Relationships between stem diameter at breast height (DBH), tree height, crown length, and crown ratio of *Vitellaria paradoxa* CF Gaertn in the Nigerian Guinea Savanna. *African Journal of Biotechnology*, 12(22).
- Burits, M., & Bucar, F. (2000). Antioxidant activity of *Nigella sativa* essential oil. *Phytotherapy Research*, 14(5), 323-328.
- Cabrera-Vique, C., Marfil, R., Giménez, R., & Martínez-Augustin, O. (2012). Bioactive compounds and nutritional significance of virgin argan oil—an edible oil with potential as a functional food. *Nutrition Reviews*, 70(5), 266-279.
- Cao, H., Wang, F., Lin, H., Ye, Y., Zheng, Y., Li, J., ... & Yue, C. (2020). Transcriptome and metabolite analyses provide insights into zigzag-stem formation in tea plants (*Camellia sinensis*). *BMC Plant Biology*, (2020)20, 98
- Cao, Y., Fang, S., Shang, X., Deng, B., Fu, X., & Yang, W. (2018). Genotypic variation in tree growth and selected flavonoids in leaves of *Cyclocarya paliurus*. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 80(1), 67-74.
- Cardenas, E., & Ghosh, R. (2013). Vitamin E: a dark horse at the crossroad of cancer management. *Biochemical Pharmacology*, 86(7), 845-852.
- Chahboun, J. E. (1993). La filière triterpénique dans les lipides de feuilles d'*Argania Spinosa*, L (Doctoral dissertation, Toulouse, INPT); Univ de Perpignon. France.
- Charrouf, Z. (2011). Détection de l'adultération de l'huile d'argane par des huiles végétales vierges et raffinées. *Premier Congrès International sur l'Arganier*, 15-17.
- Charrouf, Z., Fkih-Tétouani, S., Charrouf, M., & Mouchel, B. (1991). Triterpènes et stérols extraits de la pulpe d'*Argania spinosa* (L.), Sapotaceae. *Plantes médicinales et phytothérapie*, 25(2-3), 112-117.
- Charrouf, Z., & Guillaume D. (1999). Ethnoeconomical, ethnomedical and phytochemical study of *Argania spinosa* (L.) Skeels. *Journal of Ethnopharmacology*, (67) 7-14.
- Charrouf, Z., & Guillaume, D. J. A. J. F. T. (2007). Phenols and polyphenols from *Argania spinosa*. *American Journal of Food Technology*, 2(7), 679-683.
- Charrouf, Z., Guillaume, D., & Driouich, A. (2002). The argan tree, an asset for Morocco. *Biofutur*,(220),54-57.
- Charrouf, Z., Tétouani, F., & Rouessac, F. (1990). Occurrence of erythrodiol in *Argania spinosa* (Sapotaceae). *Al-Biruniya*, 6(2), 135-139.
- Chevalier, A. (1948). Nouvelles recherches sur l'arbre à beurre du Soudan *Butyrospermum parkii*. *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 28(307), 241-256.
- Cheyrier, V., Comte, G., Davies, K. M., Lattanzio, V., & Martens, S. (2013). Plant phenolics: recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. *Plant Physiology and Biochemistry*, 72, 1-20.

- Chitwood, D. H., Kumar, R., Headland, L. R., Ranjan, A., Covington, M. F., Ichihashi, Y., ... & Sinha, N. R. (2013). A quantitative genetic basis for leaf morphology in a set of precisely defined tomato introgression lines. *The Plant Cell*, 25(7), 2465-2481
- Coart, E., Vekemans, X., Smulders, M. J., Wagner, I., Van Huylenbroeck, J., Van Bockstaele, E., & Roldán-Ruiz, I. (2003). Genetic variation in the endangered wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) in Belgium as revealed by amplified fragment length polymorphism and microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 12(4), 845-857.
- Coleman, J. S., Mc Connaughay, K. D., & Ackerly, D. D. (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 187-191.
- Comstock, R. E., & Robinson, H. F. (1952). Estimation of average dominance of genes. *Heterosis*, 2, 494-516.
- Couranjou, J. (1995). Genetic studies of 11 quantitative characters in apricot. *Scientia Horticulturae*, 61(1-2), 61-75
- Csepregi, K., Neugart, S., Schreiner, M., & Hideg, É. (2016). Comparative evaluation of total antioxidant capacities of plant polyphenols. *Molecules*, 21(2), 208.
- Dakiche, H., Khali, M., Abu-el-Haija, A. K., Al-Maaytah, A., & Al-Balas, Q. A. (2016). Biological activities and phenolic contents of *Argania spinosa* L (Sapotaceae) leaf extract. *Tropical Journal of Pharmaceutical Research*, 15(12), 2563-2570.
- Darwin, C. D. (1877). The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray.
- Dawson, I., Harwood, C., Jamnadass, R., & Beniast, J. (2012). Agroforestry tree domestication: a primer. Nairobi, Kenya: World Agroforestry Centre (ICRAF).
- De Abreu, I. N., & Mazzafera, P. (2005). Effect of water and temperature stress on the content of active constituents of *Hypericum brasiliense* Choisy. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43(3), 241-248
- De Freitas, P. L., Zobel, R. W., & Synder, V. A. (1999). Corn root growth in soil columns with artificially constructed aggregates. *Crop Science*, 39(3), 725-730.
- De la Rosa, R., Kiran, A. I., Barranco, D., & León, L. (2006). Seedling vigour as a preselection criterion for short juvenile period in olive breeding. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57(4), 477-481.
- De Souza, V. A., Byrne, D. H., & Taylor, J. F. (1998). Heritability, genetic and phenotypic correlations, and predicted selection response of quantitative traits in peach: II. An analysis of several fruit traits. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123(4), 604-611.
- De Vienne, D., & Causse, M. (1998). La cartographie et la caractérisation des locus contrôlant la variation des caractères quantitatifs. 2 e éd. INRA Paris. 200 p
- De Waroux, Y. L. P., & Lambin, E. F. (2012). Monitoring degradation in arid and semi-arid forests and woodlands: the case of the argan woodlands (Morocco). *Applied Geography*, 32(2), 777-786.
- Dixon, R. A., & Paiva, N. L. (1995). Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *The plant cell*, 7(7), 1085-1097.

- Djeridane, A., Yousfi, M., Nadjemi, B., Boutassouna, D., Stocker, P., & Vidal, N. (2006). Antioxidant activity of some Algerian medicinal plants extracts containing phenolic compounds. *Food Chemistry*, 97(4), 654-660.
- Durel, C. E., Laurens, F., Fouillet, A., & Lespinasse, Y. (1998). Utilization of pedigree information to estimate genetic parameters from large unbalanced data sets in apple. *Theoretical and Applied Genetics*, 96(8), 1077-1085.
- Earl, D. A. (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359-361.
- Egigu, M. C., Ibrahim, M. A., Riikonen, J., Yahya, A., Holopainen, T., Julkunen-Tiitto, R., & Holopainen, J. K. (2014). Effects of rising temperature on secondary compounds of Yeheb (*Cordeauxia edulis* Hemsley). *American Journal of Plant Sciences*, 2014.
- Ehrig, F. R. (1974). The Argan tree. Character, ecology and economic importance of a Tertiary relict in Morocco. *Petermanns Geographische Mitteilungen*, 118(2), 117-125.
- El Aboudi, A., Carlier, G., & Peltier, J. P. (1991). Régime hydrique de l'arganier (*Argania spinosa* (L) Skeels) dans le Souss (Maroc). *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*, 389-403.
- El Aboudi, A., Peltier, J. P., & Doche, B. (1992). La carte de la végétation des Aït-Baha (Anti-Atlas occidental, Maroc) et son intérêt pour l'édaphologie. *Feddes Repertorium*, 103(1-2), 121-126.
- El Alaoui, N. (1999). Paysages, usages et voyages d'*Argania spinosa* (L.) Skeels (IXe-Xe siècles). *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 41(2), 45-79
- El Bahloul, Y., Dauchot, N., Machtoun, I., Gaboun, F., & Van Cutsem, P. (2014). Development and characterization of microsatellite loci for the Moroccan endemic endangered species *Argania spinosa* (Sapotaceae). *Applications in Plant Sciences*, 2(4), 1300071.
- El Idrissi, Y., El Moudden, H., Harhar, H., Zarrouk, A., Tabyaoui, M. (2021). Comparison and correlation of phytochemical content with antioxidant potential of different parts of Argan tree, *Argania spinosa* L.. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 19(2), 261-266.
- El Kabouss, A. (2002). Contribution à la valorisation de l'huile d'argan, étude phytochimique et activité antimicrobienne des métabolites secondaires des feuilles de l'arganier. *Skeels Sapotaceae, Soutenue en juillet*. Thèse de Doctorat National, Faculté des Sciences, Université Mohammed V-Agdal.
- El Monfalouti, H., Charrouf, Z., Belviso, S., Ghirardello, D., Scursatone, B., Guillaume, D., ... & Zeppa, G. (2012). Analysis and antioxidant capacity of the phenolic compounds from argan fruit (*Argania spinosa* (L.) Skeels). *European Journal of Lipid Science and Technology*, 114(4), 446-452.
- El Mousadik, A., & Petit, J. (1996). Chloroplast DNA phylogeography of the argan tree of Morocco. *Molecular Ecology*, 1996(5), 547-55.
- Emberger, L. (1925). Le domaine naturel de l'arganier. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 72(4), 770-774.
- Emberger L., 1938. - Les arbres du Maroc et comment les reconnaître. Larose. Paris.
- Emberger L. (1960). Traité de botanique systématique. Les végétaux vasculaires, Tomes (II), 852-855.

- Escofier, B. (1990). Analyse des correspondances multiples conditionnelle. *Monde des Util. Anal. Données*, 5, 13-28.
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611-2620.
- Fall, A. D., Sy, A. N., Fokou, J. B. H., Fomi, J. O. N., Dieng, M., Dieng, S. I. M., & Bassene, E. (2015). Phytochemical Screening, Polyphenol Content and Antioxidant Studies of Ethanol Leaf Extract of *Combretum aculeatum* vent. *European Journal of Medicinal Plants*, 1-7.
- Falush, D., Stephens, M., & Pritchard, J. K. (2003). Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 164(4), 1567-1587.
- Fellat-Zarrouk, K., Smoughen, S., & Maurin, R. (1987). Etude de la pulpe du fruit de l'arganier (*Argania spinosa*) du Maroc. Matière grasse et latex. *Actes Ins. Agro. Vet. Rabat*, 7, 17-22.
- Ferradous, A. (1995). *Genetic diversity of some morphological characters of the fruit and seed of argan tree (Argania spinosa .(Skeels))* (Doctoral dissertation, Thesis presented for graduation graduate of 3rd cycle. Ibn Zohr University, Faculty of Sciences, Agadir, Morocco).
- Fisher, R. A., & Mather, K. (1943). The inheritance of style length in *Lythrum salicaria*. *Annals of Eugenics*, 12(1), 1-23.
- Fuller, D. Q. (2007). Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany*, 100(5), 903-924.
- Gepts, P. (2002). A comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering. *Crop Science*, 42(6), 1780-1790.
- Giustina, L. D., Baldoni, A. B., Tardin, F. D., Gregolin, F. S., Tonini, H., Neves, L. G., ... & Teodoro, P. E. (2017). Genetic diversity between and within half-sib families of Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* bonpl.) originating from native forest of the Brazilian Amazon. *Genetics and Molecular Research*, 16(4).
- Glasel, J. A., & Deutscher, M. P. (Eds.). (1995). *Introduction to biophysical methods for protein and nucleic acid research*. Academic Press.
- González-Molina, E., Moreno, D. A., & García-Viguera, C. (2008). Genotype and harvest time influence the phytochemical quality of Fino lemon juice (*Citrus limon* (L.) Burm. F.) for industrial use. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(5), 1669-1675.
- Groover, A. (2016). Gravitropisms and reaction woods of forest trees—evolution, functions and mechanisms. *New Phytologist*, 211(3), 790-802.
- Guet, J., Fabbrini, F., Fichot, R., Sabatti, M., Bastien, C., & Brignolas, F. (2015). Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination in European populations of black poplar (*Populus nigra* L.). *Tree Physiology*, 35(8), 850-863.
- Hama-Ali, E. O., Alwee, S. S. R. S., Tan, S. G., Panandam, J. M., Ling, H. C., Namasivayam, P., & Peng, H. B. (2015). Illegitimacy and sibship assignments in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) half-sib families using single locus DNA microsatellite markers. *Molecular Biology Reports*, 42(5), 917-925
- Hammer, K. (1984). Das domestikations syndrom. *Die Kulturpflanze*, 32(1), 11-34.

- Hancock, J. F. (2005). Contributions of domesticated plant studies to our understanding of plant evolution. *Annals of Botany*, 96(6), 953-963.
- Harhar, H., Gharby, S., Kartah, B., El Monfalouti, H., Guillaume, D., & Charrouf, Z. (2011). Influence of argan kernel roasting-time on virgin argan oil composition and oxidative stability. *Plant Foods for Human Nutrition*, 66(2), 163-168.
- Harlan, J. R. (1971). Agricultural origins: centers and noncenters. *Science*, 174(4008), 468-474.
- Harlan JR (1975) Crops & man. Foundations for modern crop science series. American Society of Agronomy & the Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Harlan, J. R. (1992). *Crops and man* (No. Ed. 2). American Society of Agronomy.
- Hbirkou, C., Welp, G., Rehbein, K., Hillnhütter, C., Daub, M., Oliver, M. A., & Pätzold, S. (2011). The effect of soil heterogeneity on the spatial distribution of *Heterodera schachtii* within sugar beet fields. *Applied Soil Ecology*, 51, 25-34.
- He, J., Xu, M., Willmann, M. R., McCormick, K., Hu, T., Yang, L., ... & Poethig, R. S. (2018). Threshold-dependent repression of SPL gene expression by miR156/miR157 controls vegetative phase change in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genetics*, 14(4), e1007337.
- Hendrickson, L., Ball, M. C., Wood, J. T., Chow, W. S., & Furbank, R. T. (2004). Low temperature effects on photosynthesis and growth of grapevine. *Plant, Cell & Environment*, 27(7), 795-809.
- Hermas, H. (2021). Les projets de valorisation de l'arganier avancent à pas sûrs. <http://mapecology.ma/actualites/projets-de-valorisation-de-larganier-avance-a-pas-surs/>
- Hilali, M., Charrouf, Z., Aziz Soulhi, A. E., Hachimi, L., & Guillaume, D. (2005). Influence of origin and extraction method on argan oil physico-chemical characteristics and composition. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(6), 2081-2087
- Hollender, C. A., & Dardick, C. (2015). Molecular basis of angiosperm tree architecture. *New Phytologist*, 206(2), 541-556.
- Ibn Ridwan (xie s.), *Le Livre de la méthode du médecin de Ali b. Ridwan (998-1067)*, éd. J. Grand'henry, Louvain-la-Neuve, Université Catholique de Louvain, 1984
- Inoue, K., Araki, T., & Endo, M. (2017). Integration of input signals into the gene network in the plant circadian clock. *Plant and Cell Physiology*, 58(6), 977-982
- Inoue, K., Araki, T., & Endo, M. (2018). Circadian clock during plant development. *Journal of Plant Research*, 131(1), 59-66.
- Iwaizumi, R., Kaneda, M., & Iwahashi, O. (1997). Correlation of length of terminalia of males and females among nine species of Bactrocera (Diptera: Tephritidae) and differences among sympatric species of *B. dorsalis* complex. *Annals of the Entomological Society of America*, 90(5), 664-666.
- Jaakola, L., & Hohtola, A. (2010). Effect of latitude on flavonoid biosynthesis in plants. *Plant, Cell & Environment*, 33(8), 1239-1247.

- Jakobsson, M., & Rosenberg, N. A. (2007). CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14), 1801-1806.
- Jian-ping, H., Hong-ling, L., & Ying, C. (2012). Genome-wide analysis of ovate family proteins in Arabidopsis. *Journal of Northeast Agricultural University (English Edition)*, 19(3), 49-59.
- Kenny, L., & De Zborowski, I. (2007). Atlas de l'arganier et de l'arganeraie, *Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II*, Rabat, 190 p.
- Khallouki, F., Eddouks, M., Mourad, A., Breuer, A., & Owen, R. W. (2017). Ethnobotanic, ethnopharmacologic aspects and new phytochemical insights into Moroccan argan fruits. *International Journal of Molecular Sciences*, 18(11), 2277.
- Khallouki, F., Younos, C., Soulimani, R., Oster, T., Charrouf, Z., Spiegelhalder, B., ... & Owen, R. W. (2003). Consumption of argan oil (Morocco) with its unique profile of fatty acids, tocopherols, squalene, sterols and phenolic compounds should confer valuable cancer chemopreventive effects. *European Journal of Cancer Prevention*, 12(1), 67-75.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353-357.
- Klingenberg, C. P., & McIntyre, G. S. (1998). Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution*, 52(5), 1363-1375.
- Koopman, W. J. M., Li S, Coart E et al. (2007) Linked vs. unlinked markers: multilocus microsatellite haplotype-sharing as a tool to estimate gene flow and introgression. *Molecular Ecology*, 16, 243–256
- Kruglyak, L. (1997). The use of a genetic map of biallelic markers in linkage studies. *Nature genetics*, 17(1), 21-24.
- Kundu, S. K., & Tigerstedt, P. M. A. (1997). Geographical variation in seed and seedling traits of neem (*Azadirachta indica* A. Juss.) among ten populations studied in growth chamber. *Silvae Genetica*, 46(2), 129-136.
- Lakhoua, H., & Crabbe, J. (1975). [Shoot bending and gravimorphism in apple tree. 1. Effects of bending stress on branching habit and vigor. *Bulletin des Recherches Agronomiques de Gembloux*, 10(1), 43-54.
- Lang, G. A., Early, J., Martin, G. C., & Darnell, R. L. (1987). Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience*, 22(3), 371-377.
- Langlade, N. B., Feng, X., Dransfield, T., Copsey, L., Hanna, A. I., Thébaud, C., ... & Coen, E. (2005). Evolution through genetically controlled allometry space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(29), 10221-10226.
- Laughlin, J. C. (1993). Effect of agronomic practices on plant yield and anti-malarial constituents of *Artemisia annua* L. In *WOCMAP I-Medicinal and Aromatic Plants Conference: part 3 of 4 331* (pp. 53-62).
- Lauri, P. E., Lespinasse, J. M., & Laurens, F. (1997). What kind of morphological traits should be sought in apple seedling progenies in order to select regular bearing cultivars?. In *VI International Symposium on Integrated Canopy, Rootstock, Environmental Physiology in Orchard Systems*, 451,725-730.

Leach, C. R. (1983). Fluctuations in heteromorphic self-incompatibility systems. *Theoretical and Applied Genetics*, 66(3), 307-312.

Leakey, R. R. B., & Akinnifesi, F. K. (2008). Towards a domestication strategy for indigenous fruit trees in the tropics. *Indigenous fruit trees in the tropics: domestication, utilization and commercialization*. CAB International, Wallingford, UK, in association with the World Agroforestry Centre, Nairobi, Kenya, 28-49.

Leakey, R. R. B., Schreckenber, K. A. T. H. R. I. N., & Tchoundjeu, Z. A. C. H. A. R. I. E. (2003). The participatory domestication of West African indigenous fruits. *International Forestry Review*, 5(4), 338-347.

Leakey, R. R., & Simons, A. J. (1998). The domestication and commercialization of indigenous trees in agroforestry for the alleviation of poverty. In *Directions in Tropical Agroforestry Research* (pp. 165-176). Springer, Dordrecht.

Leakey, R. R., Tchoundjeu, Z., Smith, R. I., Munro, R. C., Fondoun, J. M., Kengue, J., ... & Ukafor, V. (2004). Evidence that subsistence farmers have domesticated indigenous fruits (*Dacryodes edulis* and *Irvingia gabonensis*) in Cameroon and Nigeria. *Agroforestry Systems*, 60(2), 101-111.

Lecerf JM. Phytostérols et phytostanols. Quel bénéfice cardiovasculaire ? Cholé-Doc. 2007 ; n°101 Mai-Juin. CERIN.

Lewalle J. (1991). L'arganier un arbre exceptionnel. Magazine royale Air Maroc. 53, 12-14

Lewis, D., & Jones, D. A. (1992). The genetics of heterostyly. In *Evolution and Function of Heterostyly*, Springer, Berlin, Heidelberg. (pp. 129-150).

Lfitat, A., Zejli, H., Bouselham, A., El Atki, Y., Lyoussi, B., Gourch, A., & Abdellaoui, A. (2020). Comparative Evaluation of *Argania spinosa* and *Olea europaea* Leaf Phenolic Compounds and their Antioxidant Activity. *Botanica*, 26(1), 76-87.

Li, X., Li, Y., Zhang, Z., & Li, X. (2015). Influences of environmental factors on leaf morphology of Chinese jujubes. *PLoS One*, 10(5), e0127825.

Liu, J., Van Eck, J., Cong, B., & Tanksley, S. D. (2002). A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 13302-13306.

Lindroth, R. L., & Peterson, S. S. (1988). Effects of plant phenols of performance of southern armyworm larvae. *Oecologia*, 75(2), 185-189.

Liu, D., Sun, W., Yuan, Y., Zhang, N., Hayward, A., Liu, Y., & Wang, Y. (2014). Phylogenetic analyses provide the first insights into the evolution of OVATE family proteins in land plants. *Annals of Botany*, 113(7), 1219-1233.

Lommen, W. J. M., Bouwmeester, H. J., Schenk, E., Verstappen, F. W. A., Elzinga, S., & Struik, P. C. (2008). Modelling processes determining and limiting the production of secondary metabolites during crop growth: the example of the antimalarial artemisinin produced in *Artemisia annua*. *Acta Horticulturae*, 765, 87-94.

Lybbert, T. J., Magnan, N., & Aboudrare, A. (2010). Household and local forest impacts of Morocco's argan oil bonanza. *Environment and Development Economics*, 15(4), 439-464.

M'Hirit O. 1989. L'arganier : une espèce fruitière-forestière a usages multiples. In : Les espèces ligneuses à usages multiples des zones arides et méditerranéennes, Zaragoza, Spain, 25-26 september 1987. Commission des Communautés européennes, Luxembourg, pp 141-168

M'Hirit, O., Benzyane, M., Benchekroum, F., El Yousfi, S. M., and Bendaanoun, M. (1998). L'arganier : une espèce forestière à usages multiples. *Editions Mardaga*, Sprimont, Belgique, 150 p. ISBN-13: 978-2870096840.

M'Hirit O., Benzyane M., Benchekroum F., El Yousfi S.M., Bendaanoun M. L'arganier. Une espèce fruitière-forestière à usages multiples. Sprimont (Belgique) : Mardaga, 1998, 280 p.

Ma, Y., Yang, C., He, Y., Tian, Z., Li, J., & Sunkar, R. (2017). Rice OVATE family protein 6 regulates plant development and confers resistance to drought and cold stresses. *Journal of Experimental Botany*, 68(17), 4885-4898.

Mabberley, D. J. (2008). Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classifications and uses. *Cambridge University Press*, 3rd edition, 1040 p.

Majourhat, K., Jabbar, Y., Araneda, L., Zeinalabedini, M., Hafidi, A., Martínez-Gómez, P. (2007) Karyotype characterization of *Argania spinosa* (L.) Skeel (Sapotaceae). *South African Journal of Botany*, (73), 661-663.

Mammadov, J., Aggarwal, R., Buyyarapu, R., & Kumpatla, S. (2012). SNP markers and their impact on plant breeding. *International Journal of Plant Genomics*, (2012),11

Marfil, R., Giménez, R., Martínez, O., Bouzas, P. R., Rufián-Henares, J. A., Mesías, M., & Cabrera-Vique, C. (2011). Determination of polyphenols, tocopherols, and antioxidant capacity in virgin argan oil (*Argania spinosa*, Skeels). *European Journal of Lipid Science and Technology*, 113(7), 886-893.

Meseret Egigu, M. C., Ibrahim, M. A., Riikonen, J., Yahya, A., Holopainen, T., Julkunen-Tiitto, R., & Holopainen, J. K. (2014). Effects of rising temperature on secondary compounds of Yeheb (*Cordeauxia edulis* Hemsley). *American Journal of Plant Sciences*, 2014.

Maurin R., Fellat-Zarrouck K., & Ksir M. (1992). Posionnel analysis and determination of triacylglycerol. *Journal of the American oil chemist's society*, 141-145.

Metougui, M. L., Mokhtari, M., Maughan, P. J., Jellen, E. N., & Benlhabib, O. (2017). Morphological variability, heritability and correlation studies within an argan tree population (*Argania spinosa* (L.) Skeels) preserved in situ. *International Journal of Agriculture and Forestry*, 7(2), 42-51.

Meyer, R. S., Du Val, A. E., & Jensen, H. R. (2012). Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, 196(1), 29-48.

Miller, A. J., & Gross, B. L. (2011). From forest to field: perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany*, 98(9), 1389-1414.

Mimouni, A. (2011). Effet de la fertilité des sols et de la fertilisation sur les jeunes plants de l'arganier après transplantation en milieu réel. *Actes du Premier Congrès International de l'ARGANIER*, 109-118.

Ministère de l'Agriculture, de la Pêche Maritime, du Développement Rural et des Eaux et Forêts (MAPMDREFDA). (2019). <https://www.agriculture.gov.ma/fr/actualites/ouverture-du-congres-international-et-inauguration-du-salon-international-de-larganier>

- Moore, B. D., Andrew, R. L., Külheim, C., & Foley, W. J. (2014). Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. *New Phytologist*, 201(3), 733-750.
- Moral, J., Díez, C. M., León, L., De la Rosa, R., Santos-Antunes, F., Barranco, D., & Rallo, L. (2013). Female genitor effect on the juvenile period of olive seedlings. *Scientia Horticulturae*, 156, 99-105.
- Morgante, M., & Olivieri, A. M. (1993). PCR-amplified microsatellites as markers in plant genetics. *The Plant Journal*, 3(1), 175-182.
- Mouhaddab, J., Ait Aabd, N., Achtak, H., Msanda, F., Zahidi, A., Filali-Maltouf, A., ... & El Mousadik, A. (2015). Patterns of genetic diversity and structure at fine scale of an endangered Moroccan endemic tree (*Argania spinosa* L. Skeels) based on ISSR polymorphism. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 43(2), 528-535.
- Mouhaddab, J., Ait Aabd, N., Msanda, F., Filali-Maltouf, A., Belkadi, B., Ferradous, A., ... & El Mousadik, A. (2017). Assessing genetic diversity and constructing a core collection of an endangered Moroccan endemic tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels]. *Moroccan Journal of*, 13, 1-12.
- Mouhaddab, J., Alaoui, I., Zahidi, A., & El Mousadik, A (2016). Etude du mode de reproduction et de dissémination du pollen chez l'arganier (*Argania spinosa* (L) skeels) breeding system and dissemination of pollen in the argan tree (*Argania spinosa* (L) skeels). *American Journal of Innovative Research and Applied Sciences*, 2(6), 257-264.
- Mpofu, A., Sapirstein, H. D., & Beta, T. (2006). Genotype and environmental variation in phenolic content, phenolic acid composition, and antioxidant activity of hard spring wheat. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(4), 1265-1270.
- Msanda, F. (1993). Ecologie et cartographie des groupements végétaux d'Anzi (Anti-Atlas occidental, Maroc) et contribution à l'étude de la diversité génétique de l'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) (Doctoral dissertation, Grenoble 1). *Doctorat université Joseph Fourier, Grenoble I*, 116 p.
- Msanda, F., El Aboudi, A., & Peltier, J. P. (2005). Biodiversité et biogéographie de l'arganeraie marocaine. *Cahiers Agricultures*, 14(4), 357-364.
- Naiki, A. (2012). Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology*, 27(1), 3-29
- Nakasone et Paull (1999). Selon ces auteurs, la variété des formes dépend des facteurs de modification affectant la morphologie des fleurs au cours de l'ontogénie.
- Nakorn, S., & Chalumpak, C. (2016). Effect of tree age and fruit age on fruit development and fruit quality of *Pummelo* var. *Tabtimsiam*. *Journal of Agricultural Technology*, 12(3), 637-645.
- Namkoong, G. (1966). Heritability and Gain Concepts for Evaluating Breeding Systems sudi as Seedling Orchards. *Silvae Genetica*. (15),76-84.
- Nei, M., & Feldman, M. W. (1972). Identity of genes by descent within and between populations under mutation and migration pressures. *Theoretical Population Biology*, 3(4), 460-465.
- Nouaïm, R., & Chaussod, R. (1997). Effet de la mycorhization contrôlée sur la croissance de l'arganier (*Argania spinosa*) après sa transplantation en sol non désinfecté. *Al Awamia*, 96, 65-76.

- Nouaïm, R., Chaussod, R., Aboudi, A. E., Schabel, C., & Peltier, J. P. (1991). L'arganier. Essai de synthèse des connaissances sur cet arbre. *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*, Groupe d'étude de l'arbre John Libbey Eurotext, : 373-388.
- Peakall, R. O. D., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1), 288-295
- Poethig, R. S. (2003). Phase change and the regulation of developmental timing in plants. *Science*, 301(5631), 334-336.
- Orak, H. H., Karamać, M., Amarowicz, R., Orak, A., & Penkacik, K. (2019). Genotype-related differences in the phenolic compound profile and antioxidant activity of extracts from olive (*Olea europaea* L.) leaves. *Molecules*, 24(6), 1130.
- Ornduff, R. (1972). The breakdown of trimorphic incompatibility in Oxalis section Corniculatae. *Evolution*, 52-65.
- Otaegui-Arazola, A., Menendez-Carreño, M., Ansorena, D., & Astiasarán, I. (2010). Oxysterols: A world to explore. *Food and Chemical Toxicology*, 48(12), 3289-3303.
- Ottmani, N. E. (1995). La problématique de l'arganier. *Actes des Journées d'étude sur l'arganier. Essaouira*, 29-30.
- Padda, M. S., & Picha, D. H. (2008). Effect of low temperature storage on phenolic composition and antioxidant activity of sweet potatoes. *Postharvest Biology and Technology*, 47(2), 176-180.
- Pakhrou, O., Medraoui, L., Yatrib, C., Alami, M., Souda-kouraichi, S. I., El mousadik, A., ... & Belkadi, B. (2016). Study of genetic diversity and differentiation of argan tree population (*Argania spinosa* L.) using AFLP markers. *Australian Journal of Crop Science*, 10(7), 990-999.
- Patil, R. M., Oak, M. D., Tamhankar, S. A., Sourdille, P., & Rao, V. S. (2008). Mapping and validation of a major QTL for yellow pigment content on 7AL in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. durum). *Molecular Breeding*, 21(4), 485-496.
- Pereira Silva, D. F. P., Silva, J. O. D. C., Matias, R. G. P., Ribeiro, M. R., & Bruckner, C. H. (2013). Correlação entre características quantitativas e qualitativas de frutos de pessegueiros na geração F2 cultivados em região subtropical. *Revista Ceres*, 60, 53-58.
- Pérez-Estrada, L. B., Cano-Santana, Z., & Oyama, K. (2000). Variation in leaf trichomes of *Wigandia urens*: environmental factors and physiological consequences. *Tree Physiology*, 20(9), 629-632.
- Potvin C., & Tousignant, D. (1996). Evolutionary consequences of simulated global change: genetic adaptation or adaptive phenotypic plasticity. *Oecologia*, 108, 683-693.
- Purugganan, M. D., & Fuller, D. Q. (2009). The nature of selection during plant domestication. *Nature* (457), 843-848.
- Qian, W., Ge, S., & Hong, D. Y. (2001). Genetic variation within and among populations of a wild rice *Oryza granulata* from China detected by RAPD and ISSR markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 102(2), 440-449.
- Quinlan, J. D., & Preston, A. P. (1971). The influence of shoot competition on fruit retention and cropping of apple trees. *Journal of Horticultural Science*, 46(4), 525-534.

- Radi, N. (2003). L'arganier arbre du sud-ouest Marocain, en péril, à protéger. *Université de Nantes, Faculté de Pharmacie, 58p.*
- Radix, P., Bastien, C., Jay-Allemand, C., Charlot, G., & Seigle-Murandi, F. (1998). The influence of soil nature on polyphenols in walnut tissues. A possible explanation of differences in the expression of walnut blight. *Agronomie, 18(10), 627-637.*
- Rahmani, M. (2005). Composition chimique de l'huile d'argane «vierge». *Cahiers Agricultures, 14(5), 461-465.*
- Rakonjac, V., Mratinic, E., Jovkovic, R., & FOTIRIC, A. M. (2014). Analysis of morphological variability in wild cherry (*Prunus avium* L.) genetic resources from Central Serbia. *Journal of Agricultural Science and Technology, 16(1), 151-162*
- Rao, P. S., Reddy, P. S., Rathore, A., Reddy, B. V., & Panwar, S. (2011). Application GGE biplot and AMMI model to evaluate sweet sorghum (*Sorghum bicolor*) hybrids for genotype× environment interaction and seasonal adaptation. *Indian Journal of Agricultural Sciences, 81(5), 438-444.*
- Rehfeldt, G. E., Wykoff, W. R., & Ying, C. C. (2001). Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change, 50, 355-376.*
- Ribéreau Gayon, P., Y. Glories, A. Maujean & D. Dubourdiou. (1998). *Traité d'Oenologie. Tome II : Chimie du vin. Stabilisation et traitements Editions La Vigne. Paris: Dunod*
- Riedacker, A., Dreyer, E., Pafadnam, C., Joly, H., & Bory, G. (1993). *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides. Edition John Libbey Eurotext, Paris, France.*
- Röder, M. S., Korzun, V., Wendehake, K., Plaschke, J., Tixier, M. H., Leroy, P., & Ganal, M. W. (1998). A microsatellite map of wheat. *Genetics, 149(4), 2007-2023.*
- Röder, M. S., Plaschke, J., König, S. U., Börner, A., Sorrells, M. E., Tanksley, S. D., & Ganal, M. W. (1995). Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat. *Molecular and General Genetics MGG, 246(3), 327-333.*
- Rohlf, F. J. (2000). On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix-the Italian Journal of Mammalogy, 11(1), 8-24.*
- Rohlf, F.J. (2010). *Tps Series. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York. Retrieved June 8, 2011.*
- Rosenberg, N. A. (2004). DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. *Molecular ecology notes, 4(1), 137-138.*
- Roshetko, J., & Verbist, B. (2000). *Tree domestication. International Centre for Research in Agroforestry.p.17*
- Rouhi R. (1991). Anatomie de l'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels). In : colloque international sur l'arganier. Agadir. Pp, 100 – 103
- Royer, D. L., McElwain, J. C., Adams, J. M., & Wilf, P. (2008). Sensitivity of leaf size and shape to climate within *Acer rubrum* and *Quercus kelloggii*. *New Phytologist, 179(3), 808-817.*
- Saghai-marooof, M.A. et al. (1984). Ribosomal DNA spacer length polymorphism in barley: Mendelian

inheritance, chromosomal location and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, (81), 8014-8018.

Santoni, S., Faivre-Rampant, P., Prado, E., & Prat, D. (2000). Marqueurs moléculaires pour l'analyse des ressources génétiques et l'amélioration des plantes. *Cahiers Agricultures*, 9(4), 311-327.

Santos-Antunes, F., León, L., de la Rosa, R., Alvarado, J., Mohedo, A., Trujillo, I., & Rallo, L. (2005). The length of the juvenile period in olive as influenced by vigor of the seedlings and the precocity of the parents. *HortScience*, 40(5), 1213-1215.

Sawadogo, M., Zombre, G., & Balma, D. (2006). Expression de différents écotypes de gombo (*Abelmoschus esculentus* L.) au déficit hydrique intervenant pendant la boutonnisation et la floraison. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 10 (1), 43–54

Sarr, S. O., Fall, A. D., Gueye, R., Diop, A., Diatta, K., Diop, N., ... & Diop, Y. M. (2015). Etude de l'activité antioxydante des extraits des feuilles de *Vitex doniana* (Verbenacea). *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 9(3), 1263-1269.

Slinkard, K., & Singleton, V. L. (1977). Total phenol analysis: automation and comparison with manual methods. *American journal of enology and viticulture*, 28(1), 49-55.

Snouffer, A., Kraus, C., & van der Knaap, E. (2020). The shape of things to come: ovate family proteins regulate plant organ shape. *Current Opinion in Plant Biology*, 53, 98-105

Southern, E. M. (1975). Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. *Journal molecular biology*, 98(3), 503-517.

Stride, G., Nylander, S., & Swenson, U. (2014). Revisiting the biogeography of *Sideroxylon* (Sapotaceae) and an evaluation of the taxonomic status of *Argania* and *Spiniluma*. *Australian Systematic Botany*, 27(2), 104-118.

Suárez, M. P., Casanova, L., Jiménez, R., Morales-Sillero, A., Ordovás, J., & Rallo, P. (2011). Variability of first flower to ground distance in olive seedlings and its relationship with the length of the juvenile period and the parent genotype. *Scientia horticultrae*, 129(4), 747-751.

Taga, M. S., Miller, E. E., & Pratt, D. E. (1984). Chia seeds as a source of natural lipid antioxidants. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 61(5), 928-931.

Tair, A., Weiss, E. K., Palade, L. M., Loupassaki, S., Makris, D. P., Ioannou, E., ... & Kefalas, P. (2014). *Origanum* species native to the island of Crete: in vitro antioxidant characteristics and liquid chromatography–mass spectrometry identification of major polyphenolic components. *Natural Product Research*, 28(16), 1284-1287

Telfer, A., Bollman, K. M., & Poethig, R. S. (1997). Phase change and the regulation of trichome distribution in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 124(3), 645-654.

Terfas, M. (1997). *Arganier (Argan en Amazigh)* (Doctoral dissertation, Thèse de Doctorat d'Etat. 1997, Université de Dakar).

Tian, F., Bradbury, P. J., Brown, P. J., Hung, H., Sun, Q., Flint-Garcia, S., ... & Buckler, E. S. (2011). Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nature Genetics*, 43(2), 159-162.

Taitano NK, Gonzalo MJ, Di'az A et al. (2018) A common genetic mechanism underlies morphological diversity in fruits and other plant organs. *Nat Commun* 2018(9),1-12.

Timell, T. E. (1986). *Compression wood in gymnosperms. V. 1: Bibliography, historical background, determination, structure, chemistry, topochemistry, physical properties, origin and formation of compression wood. V. 2: Occurrence of stem, branch and root compression woods, factors causing formation of compression wood, physiology of compression wood formation, inheritance of compression, wood. V. 3: Ecology of compression wood formation, silviculture and compression wood, mechanism of compression wood action, compression* Springer-Verlag.

Tounekti, T., Joubert, E., Hernández, I., & Munné-Bosch, S. (2013). Improving the polyphenol content of tea. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32(3), 192-215.

Treutter, D. (2001). Biosynthesis of phenolic compounds and its regulation in apple. *Plant Growth Regulation*, 34(1), 71-89.

Uribe-Salas, D., Saenz-Romero, C., González-Rodríguez, A., Tellez-Valdez, O., & Oyama, K. (2008). Foliar morphological variation in the white oak *Quercus rugosa* Née (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico: potential implications for management and conservation. *Forest Ecology and Management*, 256(12), 2121-2126.

Van der Knaap, E., Chakrabarti, M., Chu, Y. H., Clevenger, J. P., Illa-Berenguer, E., Huang, Z., ... & Wu, S. (2014). What lies beyond the eye: the molecular mechanisms regulating tomato fruit weight and shape. *Frontiers in Plant Science*, 5, 227.

Vavilov NI (1926) Studies on the origin of cultivated plants. Inst. Bot. Appl. Amelior. Plants, Leningrad

Vavilov, N. I., Vavylov, M. I., Vavílov, N. Í., & Dorofeev, V. F. (1992). *Origin and geography of cultivated plants*. Cambridge University Press.

Vencovsky, R., Ramalho, M. A. P., & Toledo, F. H. R. B. (2012). Contribution and perspectives of quantitative genetics to plant breeding in Brazil. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 12, 07-14.

Vernooy, R., & Song, Y. (2004). New approaches to supporting the agricultural biodiversity important for sustainable rural livelihoods. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 2(1), 55-66.

Viscosi, V., & Cardini, A. (2011). Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. *PloS one*, 6(10), e25630.

Visser, T. (1976). A comparison of apple and pear seedlings with reference to the juvenile period. II. Mode of inheritance. *Euphytica*, 25(1), 339-342

Von Ubisch, G. (1926). *Koppelung von Farbe und Heterostylie bei Oxalis rosea*. *Biol. Zentrab L*, 46, 633—645.

Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Lee, T. V. D., Hornes, M., ... & Zabeau, M. (1995). AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic acids research*, 23(21), 4407-4414.

Wagret, P. (1962). L'arganeraie du Sud Marocain relique du Tertiaire et providence des populations. *Nature Science Progrès*, (3329), 390-393

Wang, J. W., Park, M. Y., Wang, L. J., Koo, Y., Chen, X. Y., Weigel, D., & Poethig, R. S. (2011). miRNA control of vegetative phase change in trees. *PLoS Genetics*, 7(2), e1002012.

- Wang, S., Chang, Y., Guo, J., & Chen, J. G. (2007). Arabidopsis Ovate Family Protein 1 is a transcriptional repressor that suppresses cell elongation. *The Plant Journal*, 50(5), 858-872.
- Warren, C. R., Tausz, M., & Adams, M. A. (2005). Does rainfall explain variation in leaf morphology and physiology among populations of red ironbark (*Eucalyptus sideroxylon* subsp. *tricarpa*) grown in a common garden?. *Tree Physiology*, 25(11), 1369-1378.
- Welsh, J., Petersen, C., & McClelland, M. (1991). Polymorphisms generated by arbitrarily primed PCR in the mouse: application to strain identification and genetic mapping. *Nucleic Acids Research*, 19(2), 303-306.
- Werner, D. J., & Chaparro, J. X. (2005). Genetic interactions of pillar and weeping peach genotypes. *HortScience*, 40(1), 18-20.
- Wiersum, K. F. (1997). From natural forest to tree crops, co-domestication of forests and tree species, an overview. *NJAS Wageningen Journal of Life Sciences*, 45(4), 425-438.
- Williams, J. G., Kubelik, A. R., Livak, K. J., Rafalski, J. A., & Tingey, S. V. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic acids research*, 18(22), 6531-6535.
- Willmann, M. R., & Poethig, R. S. (2005). Time to grow up: the temporal role of smallRNAs in plants. *Current opinion in plant biology*, 8(5), 548-552.
- Wu, G., Park, M. Y., Conway, S. R., Wang, J. W., Weigel, D., & Poethig, R. S. (2009). The sequential action of miR156 and miR172 regulates developmental timing in Arabidopsis. *Cell*, 138(4), 750-759.
- Wu, S., Zhang, B., Keyhaninejad, N., Rodríguez, G. R., Kim, H. J., Chakrabarti, M., ... & Van der Knaap, E. (2018). A common genetic mechanism underlies morphological diversity in fruits and other plant organs. *Nature communications*, 9(1), 1-12.
- Xiao, H., Jiang, N., Schaffner, E., Stockinger, E. J., & Van Der Knaap, E. (2008). A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit. *science*, 319(5869), 1527-1530.
- Xiao, Y., Liu, D., Zhang, G., Tong, H., & Chu, C. (2017). Brassinosteroids regulate OFP1, a DLT interacting protein, to modulate plant architecture and grain morphology in rice. *Frontiers in plant science*, 8, 1698.
- Yamazaki, K., Okabe, M., & Takahashi, E. (1987). Inheritance of some characteristics and breeding of new hybrids in flowering peaches. *Bulletin of the Kanagawa Horticultural Experiment Station (Japan)*. 34, 46-53
- Yan, W., & Kang, M. S. (2002). *GGE biplot analysis: A graphical tool for breeders, geneticists, and agronomists*. CRC press. 288p. ISBN 0849313384
- Yatrib, C., Belkadi, B., Medraoui, L., Pakhrou, O., Alami, M., El Mousadik, A., ... & Filali-Maltouf, A. (2017). Genetic diversity and population structure of the endangered argan tree (*Argania spinosa* L. Skeels) in morocco as revealed by SSR markers: Implication for conservation. *Australian Journal of Crop Science*, 11(10), 1304-1314.

- Ye, Y. M., Zhang, J. W., Ning, G. G., & Bao, M. Z. (2008). A comparative analysis of the genetic diversity between inbred lines of *Zinnia elegans* using morphological traits and RAPD and ISSR markers. *Scientia Horticulturae*, 118(1), 1-7.
- Young, G., Andrew, I., Lee, K., Li, X., Robb, R., Robinson, I., ... & Sinclair, B. (2018). Analysing phenotypic variation in *Eucalyptus pauciflora* across an elevation gradient in the Australian Alps. *Field Studies in Ecology*, (1), 17–25.
- Yu, L., Perret, J., Harris, M., Wilson, J., & Haley, S. (2003). Antioxidant properties of bran extracts from “Akron” wheat grown at different locations. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(6), 1566-1570.
- Zahidi, A. (1997). Phenology, typology and genetic variability of characters in the branching and the foliation of the argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) (Doctoral dissertation, Thesis presented for graduation graduate of 3rd cycle. Ibn Zouhr University, Faculty of Sciences Agadir p 122).
- Zahidi, A., Bani-Aameur, F., & El Mousadik, A. (2013). Variability in leaf size and shape in three natural populations of *Argania spinosa* (L.) Skeels. *International Journal of Current Research and Academic Review*, 1(3), 13-25.
- Zahidi, A., Bani-Aameur, F., & Mousadik, E. (2013). Morphological variability of the fruiting branches in *Argania spinosa*: Effects of seasonal variations, locality and genotype. *Journal of Horticulture and Forestry*, 5(10), 168-182.
- Zhang, G., Sebolt, A. M., Sooriyapathirana, S. S., Wang, D., Bink, M. CAM, Olmstead, J. W., & Iezzoni, A. F. (2009). Fruit size QTL analysis of an F₁ population derived from a cross between a domesticated sweet cherry cultivar and a wild forest sweet cherry. *Tree genetics & genomes*, 6, 25-36.
- Zietkiewicz, E., Rafalski, A., & Labuda, D. (1994). Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*, 20(2), 176-183.
- Zine El Abidine, A. Z. (2003). Le dépérissement des forêts au Maroc : analyse des causes et stratégie de lutte. *Science et Changements Planétaires/Sécheresse*, 14(4), 209-218.
- Zohary, D. (2004). Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic botany*, 58(1), 5-10
- Zougagh, M., Salghi, R., Dhair, S., & Rios, A. (2011). Nanoparticle-based assay for the detection of virgin argan oil adulteration and its rapid quality evaluation. *Analytical and bioanalytical chemistry*, 399(7), 2395-2405.
- Zunzunegui, M., Ain-Lhout, F., Jáuregui, J., Barradas, M. D., Boutaleb, S., Álvarez-Cansino, L., & Esquivias, M. P. (2010). Fruit production under different environmental and management conditions of argan, *Argania spinosa* (L.). *Journal of Arid Environments*, 74(10), 1138-1145.
- Zuo, J., & Li, J. (2014). Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size. *Annual Review of Genetics*, 48, 99-118.

Résumé

L'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels), essence endémique et emblématique du Maroc joue un rôle socio-économique et éco-systémique majeur. Cependant, malgré son importance, l'arganeraie souffre de plusieurs facteurs physiques et anthropiques menaçant sa pérennité. La domestication et la création variétale représentent les meilleures options pour répondre à ces contraintes. Elles permettront la préservation de ce patrimoine national. A cet effet, l'objectif de ce travail a été d'exploiter la diversité génétique existante pour l'étude des interactions génotype x environnement à travers la caractérisation de 60 génotypes parents. Cinq demi-frères de chaque parent ont été évalués par les marqueurs SSR pour sélectionner 3 demi-frères proches génétiquement et morphologiquement. La descendance sélectionnée a été transplantée dans 3 stations contrastées (Larache, Meknès et Agadir). Le suivi et la caractérisation morphologique des demi-frères a mis en évidence une large plasticité phénotypique et un effet significatif du génotype, de l'environnement et des interactions génotype x environnement sur leur comportement. Globalement, les demi-frères de Larache ont été caractérisés par une floraison précoce et des feuilles elliptiques avec un apex obtus. Quant aux demi-frères d'Agadir, ils sont dotés de feuilles ovales et larges, un aspect plus épineux et une floraison tardive par rapport à ceux de Larache, et finalement les demi-frères de Meknès ont une floraison tardive et des petites feuilles ovales. La réponse phytochimique au niveau des feuilles a été aussi analysée. Les résultats ont indiqué que l'environnement joue un rôle primordial dans l'accumulation des composés phénoliques dans les feuilles. Les résultats de cette étude ont montré qu'il existe une importante diversité morphologique, génétique et phytochimique entre ces familles de demi-frères, révélées à travers les essais multilocaux. Ces derniers constituent une première dans les travaux d'analyse de la diversité et de sélection de l'arganier. La combinaison de ces résultats a contribué au développement et à l'inscription au catalogue officiel des six premières variétés marocaines d'arganier à l'échelle internationale.

Mots clés : *Argania spinosa*, génotype, environnement, agro-morphologique, SSR, activité antioxydante, polyphénols, interactions génotype x environnement, variétés

Abstract

Argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels), an endemic and emblematic species of Morocco, plays a major socio-economic and eco-systemic role. However, and despite its importance, Moroccan argan groves suffer from physical and anthropogenic factors. Domestication and plant breeding are the best options to overlap these constraints. Within this context, the objective of this research was to exploit the existing genetic diversity of argan for the study of genotype x environment interactions through the characterization of 60 parent genotypes. Five half-siblings genotypes, from each parent were evaluated by SSR markers to select the 3 most genetically and morphologically closest half-siblings. Selected progenies were transplanted at three contrasting experimental fields (Larache, Meknes and Agadir). The morphological characterization of the half-siblings revealed a wide phenotypic plasticity and a significant effect of genotype, environment and genotype x environment interactions on their behavior. Generally, Larache's half-siblings were characterized by an early flowering and elliptical leaves with an obtuse apex. Half-siblings of Agadir have oval and broad leaves, a thornier aspect and a late flowering compared to those of Larache, and finally the half-siblings of Meknes have a late flowering and small oval leaves. Phytochemical response at the leaf level was also analyzed to evaluate the impact of the environment on the genotypes at the molecular level. Results of this study show that there is a significant agro-morphological, genetic and phytochemical diversity between these half-sibling families, revealed through these multilocality trials, which constitute an innovation in the analysis of the diversity and breeding of argan tree species. The combination of these results contributed to the development of the first six Moroccan varieties of argan at an international level.

Keywords: *Argania spinosa*, genotype, environment, agro-morphological, phytochemical, SSR, antioxidant activity, polyphenols, varieties, genotype x environment interactions

