

L'amélioration génétique de la qualité technologique du blé tendre

Gérard Branlard, Jean-Claude Aufran

LE foyer d'origine et principal centre de diversification des blés se situe dans l'Asie du Sud-Ouest et plus particulièrement dans les parties montagneuses du Croissant fertile : de la côte méditerranéenne à l'ouest jusqu'à la plaine du Tigre et de l'Euphrate à l'est, en passant par le désert de Syrie. C'est dans cette région que se sont concentrées de nombreuses espèces de *Triticum* diploïdes et que s'est formé, il y a 8 000 ans, l'hybride hexaploïde *Triticum aestivum*, notre blé tendre. Depuis le néolithique, le blé tendre a supplanté les différentes espèces de blés domestiquées par l'homme (*T. monococcum*, *T. timopheevi* et *T. turgidum dicoccum*) pour devenir, peu à peu, la céréale la plus largement cultivée. La consommation de cette céréale comme sa production n'ont cessé d'augmenter.

Au néolithique, l'homme s'est nourri de céréales crues ou cuites sous forme de décoctions et de bouillies. Les premiers procédés de panification fondés sur la fermentation sont ensuite apparus, et il faut remonter 3 000 ans avant notre ère pour trouver des écrits concernant le pain (galette de pâte épaisse cuite entre deux couches de cendre chaude).

A l'occasion de leurs voyages, les Grecs apprirent à faire le pain, puis ce furent les Romains, vers 500 ans avant notre ère. La conquête de la Gaule, par Jules César, permit aux peuples de Gaule d'apprendre à confectionner des pains.

Au Moyen Age, en France, la boulangerie s'organisa peu à



Champ de culture d'une sélection de blé Pesnel

peu en corparation avec ses règles et son métier (les panetiers). Les pains, sorte de galettes plates que l'on rompait, étaient souvent faits de mélanges de seigle et de sarrasin, ou de blé et de seigle, ou parfois d'autres céréales comportant toujours une bonne partie des enveloppes des grains.

En 1670, le Parlement autorisa la panification à la levure, mais ce n'est seulement qu'au XIX^e siècle que le pain prit la forme et la texture que nous lui connaissons (Godon, 1981).

Vers 1800, les blés cultivés étaient des populations régionales, c'est-à-dire des mélanges de types possédant en commun quelques caractères physiologiques résultant d'une sélection naturelle par le milieu. Parmi ces populations d'un rendement peu élevé et d'une faible qualité (force boulangère : W moyen proche de 70, estimée vers 1932 par les Etablissements Vilmorin), on peut citer Bladette, Barbu d'hiver, Blé Seigle, Marselage, Mouton, Saisette, Rouge sans barbe, Touzelle, etc.

Vers 1820-1830, quelques variétés-populations anglaises firent leur apparition dans le nord de la France et la Région parisienne. A cause de leur rendement plus élevé et de leur résistance à la verse, ces variétés telles Chiddam, Standard de Webb, Essex Conqueror, Reversion, Yeoman, s'imposèrent vers 1850, tandis que Noé, un blé d'origine russe et les sélections qui en sont issues : Japhet, Gros bleu, Bordeaux, se répandirent dans le sud-ouest et le centre de la France. On constate alors une diminution de la force boulangère (W moyen proche de 60). Les premiers hybrideurs, tels que les Vilmorin, ont utilisé ces deux séries de blé, mais, dès 1875, les premiers hybrides obtenus : Dattel, Par-

sel, Japhet x Parxel, ne sont pas de bonne qualité boulangère. Ce qui n'empêche pas, cependant, une importante consommation du pain blanc par habitant jusqu'à la fin du siècle. A partir de 1870, la consommation du pain, qui représente 50 % de l'apport calorique des populations urbaines, va progressivement décroître. De 800 g par personne et par jour vers les années 1880, cette consommation se situe aujourd'hui entre 165 et 170 g (Roland, Chabert, Serville, 1977).

Avec la révolution industrielle, la meunerie abandonne les meules pour utiliser les appareils à cylindres. Le pétrin mécanique, mû par un moteur à essence ou électrique, ne s'impose qu'au cours de la Première Guerre mondiale, à cause du départ au front des ouvriers boulangers. Les blés mis en commerce pendant la décennie 1920-1930 dérivent presque tous de Noé et vont progressivement se substituer aux variétés cultivées et étrangères notamment. Ce sont surtout Vilmorin 23, Blé des Alliés, Bon Fermier, Institut Agronomique, Préparateur Etienne, Hatif Inversible. Ces blés sont d'une qualité jugée moyenne pour l'époque (W moyen = 80), bien que leur teneur en protéines ne soit pas supérieure à celle des blés les ayant précédés.

A cette époque, les méthodes d'appréciation de la qualité des blés sont peu nombreuses. La détermination de la teneur en protéines du grain, de la quantité de gluten, puis de quelques caractéristiques physiques de la pâte données par l'extensimètre Chopin, constituait le principal outil des sélectionneurs pour procéder à un classement dans leurs collections et évaluer de manière indirecte la qualité dans les générations avancées de leurs

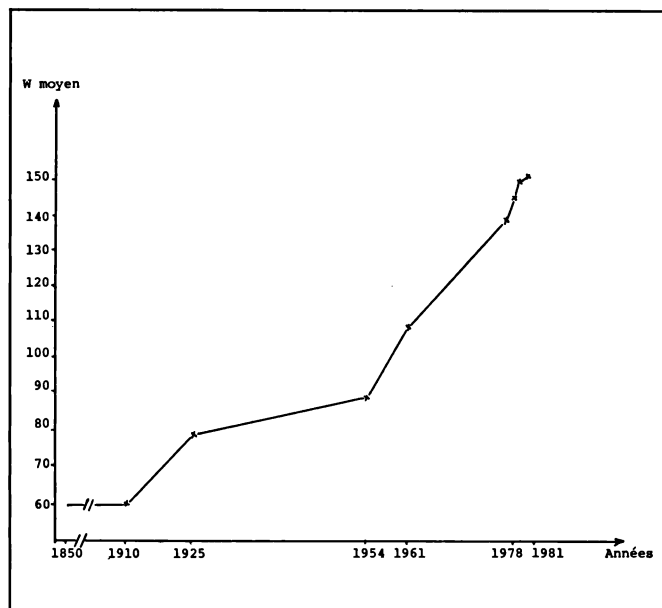


Figure 1. Evolution de la force moyenne (W) des blés cultivés en France depuis 1850 (source : ONIC).

lignées de blé. Mais la qualité n'étant pas un objectif majeur, le sélectionneur a porté son effort sur les critères de productivité et de régularité du rendement de sorte que les tris effectués pour une valeur boulangère améliorée étaient peu nombreux et généralement en fin de sélection.

Depuis 1930, grâce aux campagnes menées en faveur des blés de qualité auprès des producteurs de semences, des négociants en grain et des professionnels, grâce aussi aux efforts de nombreux sélectionneurs et en particulier ceux des Stations officielles d'amélioration des plantes, plusieurs variétés apparaissent telles que Vilmorin 27, Blé des Dômes. Peu à peu, les blés des périodes précédentes cèdent le pas aux nouveautés et, vers 1950, la force moyenne des blés français est de 90. Par le développement des techniques culturales, l'emploi généralisé de la fertilisation azotée et l'apparition de nouvelles variétés, Cappelle (1946), Magdalena (1949), Champlain (1959), Florence-Aurore (sélectionné dans les années 30 mais inscrit en 1963), Capitole (1964), Hardi (1969), le rendement en grain et surtout la qualité moyenne des blés croissent de façon importante (voir figure 1).

Parallèlement, les techniques de panification évoluent grâce notamment aux travaux incités par le Centre national de coordination des études et des recherches sur la nutrition et l'alimentation (CNERNA) créé en 1946. La technique de panification classique utilisée jusque vers les années 50, avec un pétrissage de 35 à 40 tr/mn pendant 15 mn, suivie des fermentations de 3 heures et 1 heure, a été remplacée par un pétrissage intensifié (80 tr/mn pendant 15 à 20 mn), suivi des fermentations de 1 heure et 2 heures. Les pains sont moins denses, la mie est blanche et moins odorante. Cette technique, à laquelle s'ajoutent la division volumétrique, la fermentation contrôlée par le froid et la congélation des pâtes, exige des farines de qualité améliorée, donnant une pâte non collante, élastique, présentant une bonne consistance et surtout régulière dans ses caractéristiques au cours du temps. Or, la qualité d'un blé résulte d'un ensemble de facteurs génétiques, biochimiques, agronomiques, climatologiques, technologiques, voire socio-économiques qui, seuls ou en interaction, influent à des degrés divers sur les caractéristiques du produit consommé. Pour pallier les insuffisances ou les variations de la qualité des lots de blés récoltés d'un lieu ou d'une année à

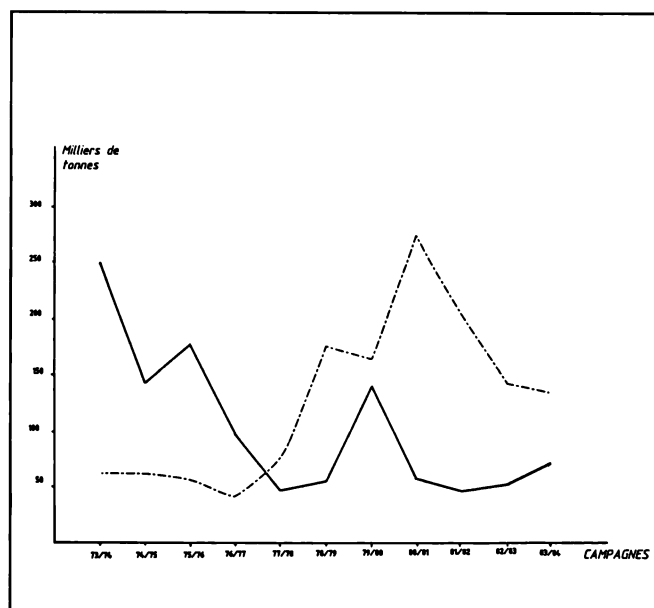


Figure 2. Evolution des tonnages des blés de force produits en France (trait plein) et importés (trait interrompu) (source : ONIC).

l'autre, les meuniers ont recours à l'adjonction d'améliorants, tels la farine de fève, l'acide ascorbique, et peuvent incorporer des farines de blés de force. La production de blé de force est insuffisante en France, ce qui oblige les minotiers à l'importation de blés nord-américains de type Canada Western Red Spring (CWRS). L'évolution de cette importation a été fonction de la qualité moyenne des blés récoltés en France et, après un maximum vers les années 80 (voir figure 2), cette importation est maintenant décroissante, grâce notamment à l'incorporation de gluten, aujourd'hui produit industriellement.

Ainsi, depuis plus d'un siècle, par le recours à la génétique, aux techniques agronomiques, à l'emploi de tests technologiques plus performants, la qualité des blés, contrairement à une opinion largement répandue, n'a cessé de croître. Mais le travail de sélection est rendu complexe par le fait que les produits consommés sont diversifiés et les technologies de fabrication, sans cesse en évolution, exigent des farines de force de plus en plus élevées. Ainsi, la quantité de farine destinée à la panification en France a diminué de 9 % entre 1970 et 1980 ; dans le même temps, d'autres utilisations sont en nette progression : + 32 % pour les industries de cuisson, + 57 % pour les ventes en sachet. La panification constitue néanmoins encore la principale transformation des blés consommés en France ou exportés (respectivement 18 % et 58 % de la collecte de 21,2 millions de tonnes en 1983). Les techniques de panification, qui sont elles-mêmes très variées, exigent des qualités de blés qui sont différentes des caractéristiques requises en biscotterie ou en biscuiterie.

Cette diversification des produits d'utilisation du blé tendre n'a pas eu, jusqu'ici, des conséquences importantes sur les orientations de sélection. Chaque type de fabrication (panification, biscuit, etc.) s'efforce de n'utiliser, dans l'ensemble des blés cultivés, que ceux qui sont les plus aptes à répondre aux exigences technologiques dans l'obtention du produit. Mais l'apparition sur le marché de blés impanifiables a révélé le rôle important et prépondérant que joue la sélection dans la qualité des blés. Les sélectionneurs ont bien montré qu'ils maîtrisaient l'outil génétique pour améliorer les caractéristiques de productivité et de régularité du rendement (résistance aux maladies, aux adversités climatiques) ; en revanche, les critères de qualité multiples, diffi-

ciles à apprécier dans leur globalité, sont par conséquent peu aisés à sélectionner. Les diverses utilisations du blé impliquent que le sélectionneur soit en mesure d'apprécier une gamme très large de qualités par des tests de technologie particulièrement aptes à évaluer les caractéristiques recherchées. La connaissance des tests et des relations existant entre eux, de leur aptitude à juger la variabilité génétique ou l'influence du milieu de la culture, devrait permettre d'améliorer l'efficacité de la sélection. En outre, le choix du sélectionneur sera de plus en plus guidé par les acquis des recherches en biochimie et génétique des principaux constituants du grain, responsables de la qualité. Les progrès en cette matière ont été très importants depuis une dizaine d'années. La réalisation des objectifs de sélection devrait en bénéficier.

I. LES OBJECTIFS DE SÉLECTION POUR LA QUALITÉ DES BLÉS

Les blés sont généralement classés en catégories de valeurs technologiques bien définies dans le but d'en moduler le prix, aussi précisément que possible, en fonction des utilisations auxquelles ils sont aptes. On distingue :

- 1) les blés de force,
- 2) les blés de bonne valeur boulangère,
- 3) les blés courants,
- 4) les blés présentant quelques défauts corrigibles,
- 5) les blés biscuitiers,
- 6) les blés fourragers.

Selon l'année et le lieu de culture, les blés de chacune de ces catégories peuvent passer d'une classe à l'autre. La majorité des blés produits en France appartient aux classes 3 et 4. La France et la Communauté économique européenne sont déficitaires en blé de force et même en blé de bonne valeur boulangère. Les blés de force ont une teneur en protéines généralement plus élevée que les blés ordinaires (13-14 % contre 11-12 %). De par l'antagonisme entre le rendement et la teneur en protéines du grain, les blés de force ont une productivité généralement moins élevée. Leur culture serait sans doute plus largement répandue s'ils bénéficiaient de prix plus incitatifs. Compte tenu du fait que plus de 18 % des blés collectés en France sont destinés à la boulangerie, d'une part, et que plus de 55 % de cette collecte sont, d'autre part, exportés en vue de faire du pain, l'objectif de création de blé de bonne valeur boulangère apparaît logique et primordial pour le sélectionneur. Les objectifs de création de blés de force ou de blés impanifiables ne sont pas recherchés par la majorité des sélectionneurs. Lorsque l'un ou l'autre de ces blés est produit, la nouvelle variété est considérée jusqu'ici comme une aubaine ou un accident.

Le minotier dispose de plusieurs possibilités pour aboutir à une farine d'une qualité donnée : mélange de blés de qualités différentes, extraction plus ou moins poussée, adjonction d'améliorants (farine de fève, gluten, acide ascorbique) ; en conséquence, trois objectifs suffisent pour couvrir l'ensemble des catégories ci-dessus. Ce sont en particulier ceux qui ont été développés à la Station d'amélioration des plantes de l'INRA de Clermont-Ferrand (Rousset et Autran, 1977).

Les méthodes de sélection employées

Bien évidemment, le sélectionneur ne peut agir que sur les caractéristiques de la valeur technologique d'un blé qui correspondent à une variabilité génétique. Celle-ci n'est pas toujours facile à dégager car, pour de nombreux critères et en particulier

Objectifs	Hierarchie des critères de sélection
Obtention de variétés de bonne valeur en panification en l'état présentant une bonne régularité de rendement.	<ul style="list-style-type: none"> - Bonne productivité et bonne valeur agronomique. - Bonne valeur en panification directe (sans avoir recours à des mélanges). Caractéristiques technologiques voisines de celles de Capitole et Hardi. W = 150 à 180 et P/L = 0.5 à 0.6
Obtention de variétés « de force » (à rythme de développement de type hiver ou alternatif).	<ol style="list-style-type: none"> 1 - Caractéristiques de qualités élevées (gluten fort) W 300. 2 - Productivité pas nécessairement très élevée allée à une bonne valeur agronomique.
Obtention de variétés fourragères (*).	<ol style="list-style-type: none"> 1 - Bonne valeur agronomique allée à une productivité élevée. 2 - Eventuellement, valeur énergétique et valeur protéique améliorées pour l'alimentation animale.
(*) La plupart des blés fourragers sont issus de croisement interspécifiques.	

les tests technologiques utilisés en sélection, la valeur phénotypique appréciée sur un lot de blé dépend :

- du cultivar (génotype),
- du milieu de culture (environnement sol-climat, techniques culturales),
- de l'interaction milieu x cultivar.

Quels sont les critères qui peuvent permettre une sélection pour la valeur technologique du blé ? Notons d'emblée que cette valeur technologique comprend deux aspects : la valeur meunière et la valeur d'utilisation proprement dite : panification, biscotterie, biscuiterie, etc.

1. La valeur meunière

Elle comprend, outre les aspects de taux d'impureté et d'humidité d'un lot de grain, les principaux éléments suivants :

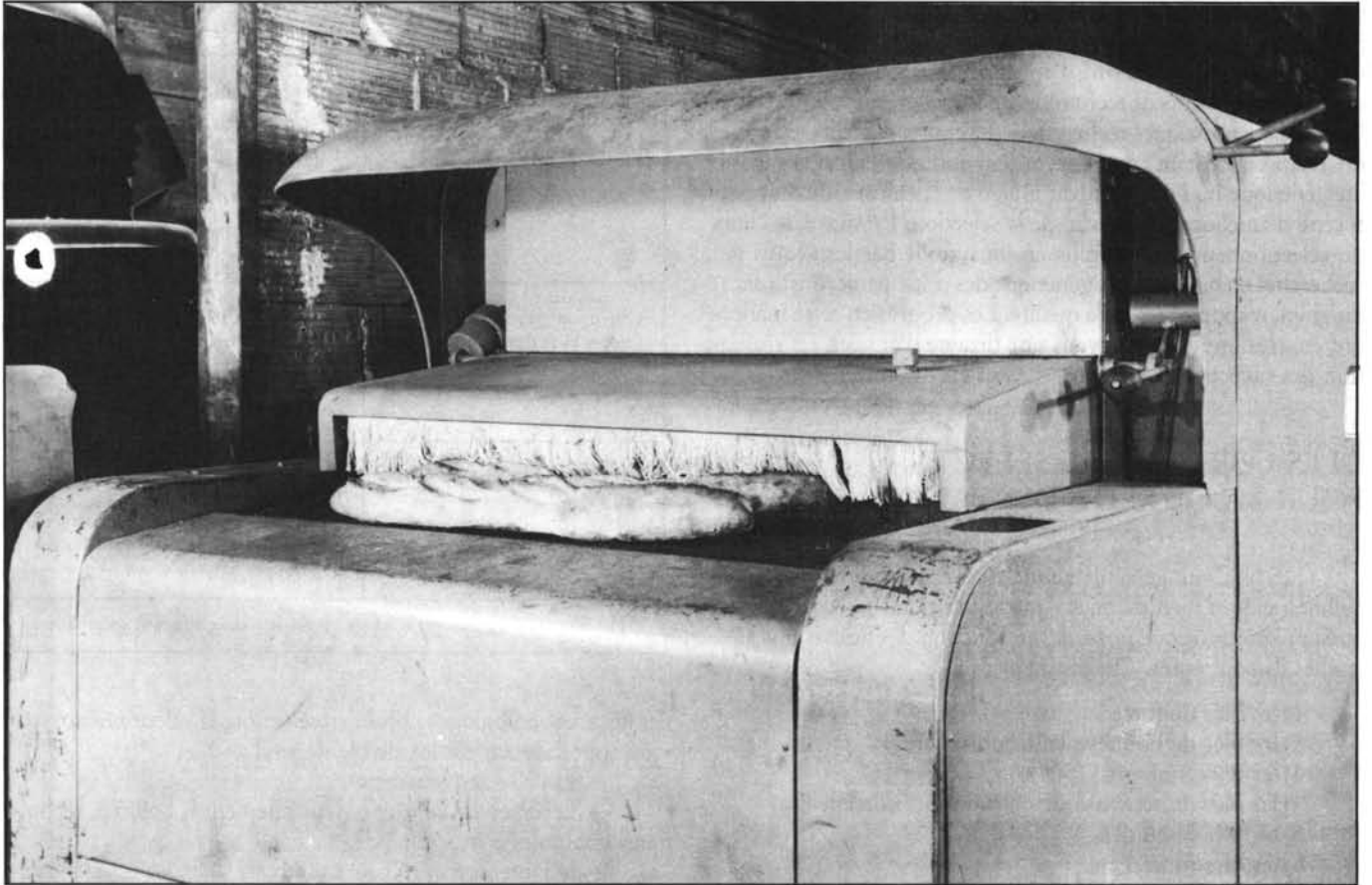
a. Le pourcentage relatif d'amande et de téguments dans le grain. La quantité de farine obtenue à partir d'un lot de grains échaudés peut être considérablement diminuée par rapport à celle issue d'un lot dont les grains sont normaux. Ce critère d'échaudage est pris en compte dans la sélection pour la productivité.

b. Le poids de 1 000 grains. Ce critère, ainsi que la forme et la taille du grain interviennent sur le rendement en farine. Dans la sélection pour la productivité, le poids de 1 000 grains est généralement pris en compte.

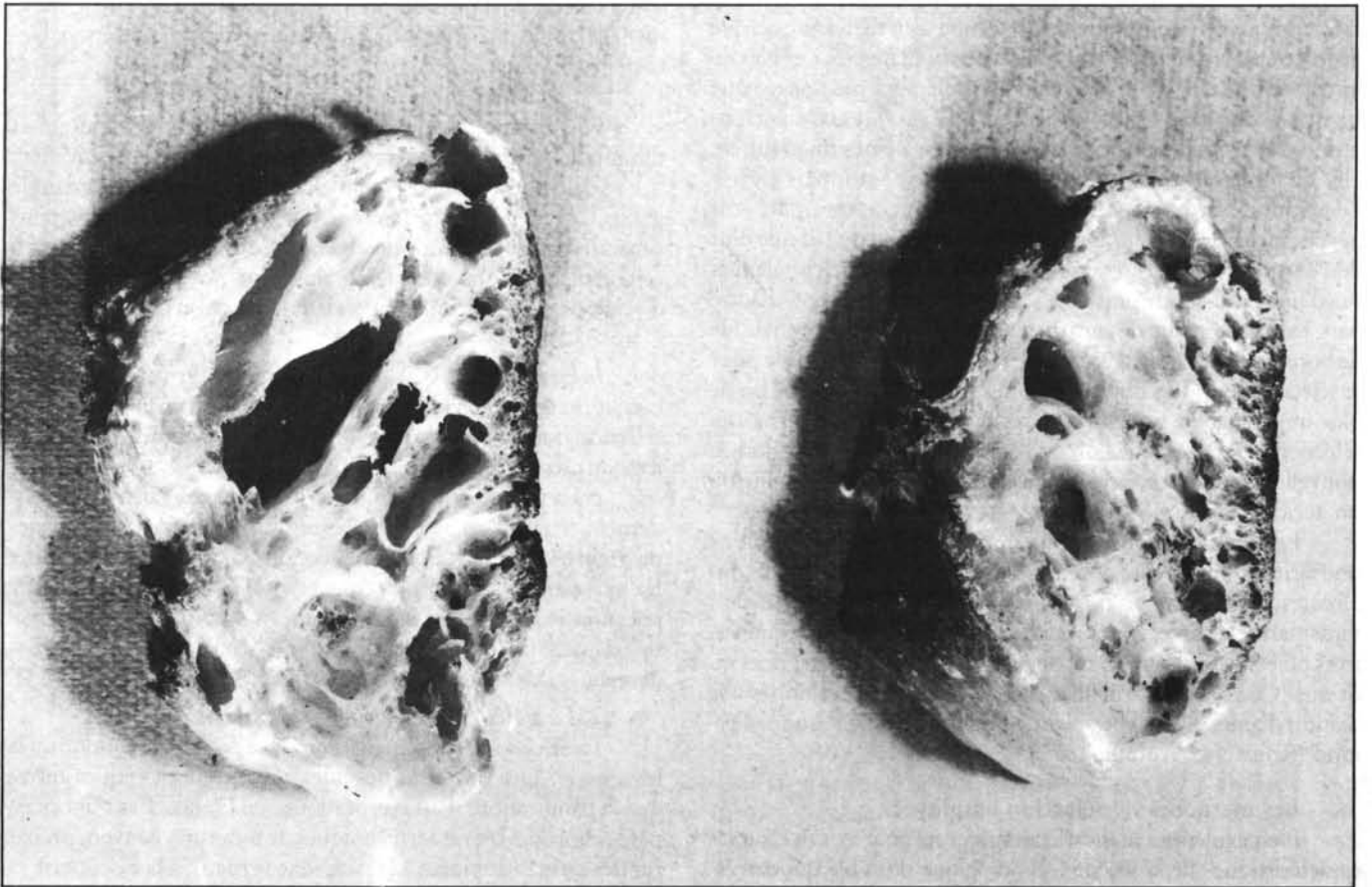
c. La vitrosité du grain. Ce critère affecte également le rendement en farine ; il demeure très corrélé à la teneur en protéines du grain et varie en fonction des conditions de milieu de culture. La vitrosité du grain est rarement prise en considération par le sélectionneur. Les blés tendres français sont généralement peu ou pas vitreux. Les blés de force le sont souvent plus et leur rendement en farine est plus faible.

2. La valeur d'utilisation proprement dite

La sélection proprement dite de blé pour la biscotterie ou la biscuiterie, ainsi que pour des utilisations technologiques autres que la panification, n'est pas pratiquée en France. Les minotiers, par le choix des blés et les techniques de mouture, peuvent préparer des farines destinées à la pâtisserie (gruau), à la biscotterie et au pain de mie, aux usages ménagers et aux gaufrettes. Cet ensemble représente environ 20 % de la production de farine, soit



Sortie des pains du four dans une boulangerie industrielle en 1956.



Une tranche de pain cuite par haute fréquence accélérée.

près de 7 % de la collecte en 1983. La valeur d'utilisation essentiellement sélectionnée en France concerne donc la qualité boulangère.

Quels critères de sélection peuvent y être appliqués ?

Pour Calvel (1973), « la valeur boulangère représente les aptitudes d'un blé ou d'une farine à donner du beau et du bon pain ». Cette définition suppose une connaissance parfaite de la technologie boulangère et comprend les habitudes subjectives du consommateur. Le bon pain est difficile à définir car variable selon les pays et les régions. Le beau pain, en France, est généralement bien développé, léger (densité 0,15 à 0,30), ayant une mie de couleur blanc crème. La qualité du pain exige un bon déroulement de la fermentation panair qui doit assurer un dégagement de gaz carbonique suffisant pour développer le pain au maximum, mais qui doit aussi améliorer les caractéristiques organoleptiques (Bure, 1980). Ces aptitudes d'un blé sont aussi fonction des facteurs, non subjectifs cette fois, qui regroupent :

- la force boulangère,
- les propriétés fermentatives de la pâte.

Les propriétés fermentatives sont dues au stock glucidique fermentescible préexistant, à l'amidon amylolysable, ainsi qu'à l'importance des amylases. Le milieu, en particulier les conditions climatiques à la récolte, peut entraîner des fluctuations de ces propriétés fermentatives, de sorte que sont généralement écartées les lignées sensibles à ces conditions qui peuvent causer une germination sur pied. Mais, étant donné les conditions climatiques de récolte en France, ces propriétés fermentatives ne font pas l'objet d'une sélection génétique sévère, contrairement à ce qui est fait dans les pays plus septentrionaux.

La force boulangère, qui est étroitement liée à la quantité et à la qualité du gluten, est le facteur de la qualité pour lequel il existe une variabilité génétique importante dans la seule espèce de blé tendre. Étant donné que la plupart des autres caractéristiques qualitatives du blé sont soit prises en compte dans la sélection pour le rendement, soit génétiquement peu utilisables dans nos conditions, il ressort que la force boulangère est devenue, dans notre pays, synonyme de valeur boulangère. Cette force boulangère est d'ailleurs le principal facteur évalué à l'aide de tests indirects de technologie (décrits ci-après) au cours des générations de sélection.

Le délai nécessaire pour la sélection et l'obtention d'une variété de blé est en moyenne de dix ans. Pour que cette variété à caractéristiques technologiques particulières soit cultivée, il est nécessaire qu'au cours des générations successives le sélectionneur prenne en compte un grand nombre de caractères, tels que la taille, le tallage, la précocité, la résistance aux maladies et aux adversités climatiques, la productivité, etc. Les méthodes de sélection utilisées ne sont donc pas spécifiques à l'obtention de blé de haute qualité boulangère. Elles intègrent généralement cet objectif à l'ensemble des autres développés dans la création variétale. L'objectif étant de produire une variété qui se vend, c'est-à-dire qui donne un rendement régulièrement élevé dans les champs de l'agriculteur, il n'apparaît pas nécessaire au sélectionneur de mettre en œuvre une stratégie d'amélioration qui ne lui garantit pas la possibilité de commercialiser le produit obtenu. La pérennité d'une variété est d'autant mieux assurée si elle donne, d'abord, *des rendements régulièrement élevés* et qu'elle possède *une qualité boulangère satisfaisante*, voire excellente.

La connaissance de la manière dont sont transmis les caractères à améliorer permet de choisir la méthode la mieux adaptée à l'objectif. La valeur boulangère, qui comprend, comme nous venons de le voir, la force boulangère, est un caractère à hérité hautement polygénique. L'obtention de génotypes homozygo-

tes pour les gènes gouvernant la force boulangère demande souvent six à huit générations d'autofécondation. Or, parmi les méthodes suivantes, toutes ne sont pas particulièrement adaptées à l'exploitation de la variabilité génétique pour ce caractère :

– La sélection massale

Elle consiste à choisir des plantes dans la masse des individus d'une population d'après leur aspect phénotypique. Longtemps pratiquée par les agriculteurs qui gardaient les semences et plants de leurs plus beaux végétaux et fruits, cette méthode est aujourd'hui peu pratiquée. Elle n'est pas adaptée à la sélection pour la qualité boulangère car la quantité de grain disponible au niveau d'une plante (3-6 g) est inférieure à celle requise pour la plupart des tests de technologie. De plus, on sait que cette méthode avantage les plantes qui présentent le caractère à l'état hétérozygote (luxuriance de l'hybride) ou les caractères à hérité simple et additive, ce qui n'est pas le cas de la force boulangère.

– La sélection généalogique ou pedigree

À partir d'un croisement entre deux ou plusieurs parents, cette méthode consiste à retenir les individus issus de plantes, des lignées ou des familles qui, au cours des descendance successives, satisfont aux divers tests de sélection. Le choix des lignées se fait sur leur valeur propre et surtout sur le comportement de leurs descendance par l'individualisation de chacune d'elles. Une représentation schématique de cette sélection généalogique est donnée à la figure 3. Cette méthode, largement utilisée en France, est relativement simple et offre à chaque génération la possibilité d'opérer des choix sur les descendants des plantes retenues à la génération précédente. Cette méthode n'est pas particulièrement adaptée à la sélection pour la qualité boulangère. Elle peut cependant donner de bons résultats si les tests classiques d'appréciation de la qualité ne sont pas employés trop tôt et si les tris dans les générations F3 ou F4 ne sont pas trop sévères.

– La sélection bulk

Les plantes issues d'un croisement ne font pas ou peu l'objet d'une pression de sélection au cours des premières années d'autofécondation. Dans cette méthode, largement employée dans les pays anglo-saxons, les filiations plante-lignée-famille ne sont pas réalisées et les plantes retenues à chaque génération sont récoltées en mélange. Après quatre ou cinq années d'autofécondation, la sélection réalise un tri plus sévère puisque, à ce stade, de nombreuses plantes sont homozygotes pour plusieurs caractères. Cette seconde phase est souvent réalisée selon la méthode généalogique. La sélection bulk, qui n'exige pas un suivi important dans les premières générations, offre l'avantage de fournir des lignées qui ont atteint un taux d'homozygotie suffisant pour procéder à une évaluation satisfaisante des caractères polygéniques. C'est une méthode qui, de ce fait, est mieux adaptée à la sélection pour la valeur boulangère à condition toutefois de disposer des moyens nécessaires pour procéder à l'analyse technologique d'un nombre important de lignées en F5 ou F6.

– La sélection récurrente

La sélection récurrente regroupe un ensemble de méthode d'amélioration des populations qui reposent sur l'identification des meilleurs individus dans les populations de départ hétérogènes et l'interfécondation de ces génotypes sélectionnés pour former des populations améliorées. La sélection récurrente procède par cycles successifs. Chaque population améliorée peut être directement utilisée comme base de départ d'une sélection variétale (par la méthode généalogique par exemple) ou bien servir de matériel génétique de départ pour le cycle suivant. La sélection récurrente a pour but de concentrer progressivement les allèles favorables en augmentant leur fréquence dans les individus sélec-

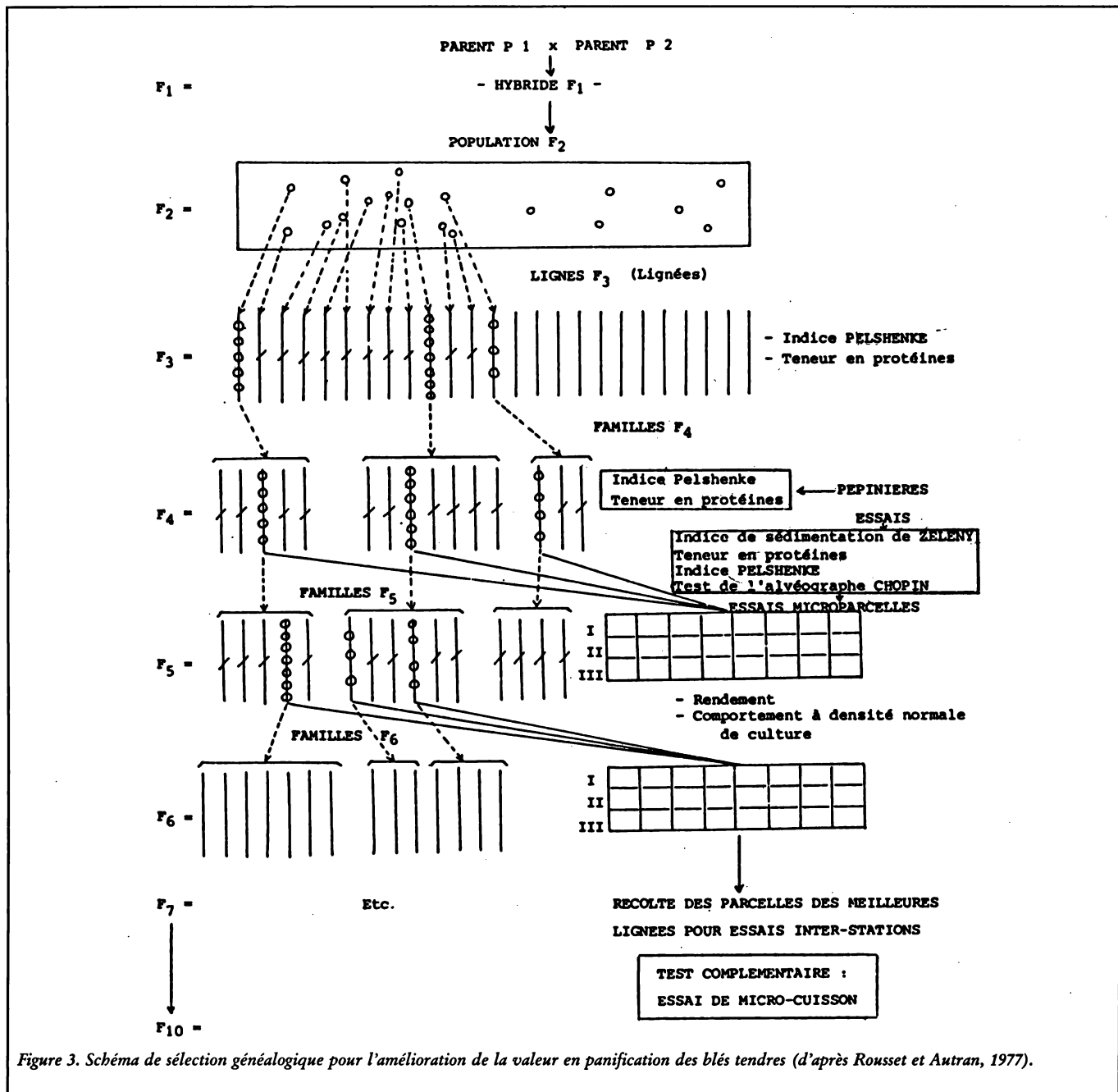


Figure 3. Schéma de sélection généalogique pour l'amélioration de la valeur en panification des blés tendres (d'après Rousset et Autran, 1977).

tionnés tout en préservant la variabilité génétique. Cette sélection récurrente est vraisemblablement la mieux adaptée pour accroître progressivement le niveau moyen de la force boulangère (caractéristique polygénique) d'une population de blé. L'amélioration de la qualité des blés produits en France peut être obtenue avec succès par cette méthode à condition d'avoir recours à des géniteurs de qualité d'origine génétique très diversifiée et d'utiliser des tests de technologie particulièrement aptes à évaluer la qualité potentielle ou intrinsèque des génotypes ayant parfois un niveau d'hétérozygotie encore élevé. Or, comme nous le verrons ci-dessous, les tests classiquement utilisés répondent peu à cette caractéristique. L'emploi de tests biochimiques devrait, à cet égard, apporter un bon complément dans l'évaluation des individus de bonne qualité potentielle.

Ce bref aperçu des méthodes de sélection (pour plus d'information sur les méthodes de sélection, voir l'article de Max Rives), loin d'être exhaustif, révèle cependant les deux ten-

dances auxquelles sont confrontés les sélectionneurs : l'amélioration à court ou à long terme. La création de variétés de blé à long-temps procédé en privilégiant les objectifs immédiats de productivité, d'adaptation sans se prémunir de la décroissance de variabilité génétique causée par les croisements entre blés souvent très apparentés. Cette diminution de la variabilité génétique des blés cultivés (Branlard, Chevallet, 1984) provoque une érosion du patrimoine génétique de demain, qui ne sera enravée que si le sélectionneur a recours à la conservation (banque de gènes) et à la création de populations avec des méthodes assurant la préservation de cette diversité. Cette faible diversité des origines génétiques des blés français est une des raisons qui, jointe à la difficulté d'apprécier la qualité par des tests de technologie suffisamment représentatifs du génotype, expliquent, pour une large part, la qualité généralement peu élevée de nos blés produits encore actuellement.

Les tests de technologie utilisés en sélection

Depuis la fin du siècle précédent, devant la nécessité de maîtriser les farines de différentes qualités pour en faire du pain, les professionnels ont été conduits à concevoir des appareils pour évaluer les caractéristiques des produits de mouture et de la pâte. Dans plusieurs pays, des approches empiriques tentent d'apprécier le pouvoir d'absorption d'eau de la farine et la consistance de la pâte pour s'orienter, peu à peu, vers des recherches de technologie, grâce notamment aux travaux de Scott Blair, l'un des fondateurs de la rhéologie. La présentation de ces approches empiriques, puis scientifiques, très bien étudiées par le professeur J. Bure (1980), ne peut être abordée en détail ici. Notons l'existence du premier pétrin enregistreur de Hogarth de Kircadly (Ecosse) dès 1889, de l'extensimètre de Chopin (en France), 1920. Divers pétrins ont été imaginés par Hankoczy vers 1928 en Hongrie, dont l'un d'entre eux sera repris et amélioré par Brabender en Allemagne et deviendra le Farinographe (1932), appareil aujourd'hui largement utilisé dans le monde pour apprécier au cours du pétrissage les critères d'absorption d'eau, de stabilité et d'élasticité de la pâte. Les Hongrois ont, depuis, automatisé un appareil semblable, le Valorigraphe. En 1937, Chopin propose l'Alvéographe qui, pendant près de quarante ans, fera l'objet d'améliorations et deviendra un appareil très utilisé en France, mais aussi dans de nombreux pays pour évaluer la ténacité (P), l'extensibilité (G) et la force (W) des farines (voir figures 4 et 5).

Le Mixographe, mis au point aux U.S.A. (1939) selon le principe du pétrin enregistreur, est aujourd'hui encore très utilisé. Beaucoup d'autres appareils ont été conçus : des plastromètres, des pénétromètres (en U.R.S.S.), des extrudomètres (citons celui du « temps de chute » d'Hagberg, 1957), des viscosimètres, dont l'amylographe Brabender, et, dans l'ensemble, c'est dans les pays où les blés sont de plus faible qualité, là où il a fallu résoudre les problèmes d'amélioration et d'utilisation, que les chercheurs en la matière ont été les plus inventifs.

Mais ces appareils sont, pour la plupart, destinés aux professionnels de la panification et des industries céréalières afin d'évaluer les caractéristiques technologiques des lots de blés commercialisés. Aucun de ces appareils n'a été conçu avec et pour le sélectionneur. Les caractéristiques essentielles d'un test utilisable par le généticien seront données ci-dessous ; parmi celles-ci, la faible quantité de grain disponible pour le jugement de chacun des génotypes dans les générations précoces de sélection est une contrainte très importante. Aussi, des adaptations ont été apportées ; Chopin a conçu, en 1957, un micropétrin permettant de réaliser des alvéogrammes sur 50 g de farine au lieu de 250 ; le Mixographe dispose maintenant d'un pétrin pour des échantillons de 30 g, et le Petrinx utilise 32,5 g de mouture complète. De même, le test de panification mis au point et normalisé par le CNERNA en 1969, qui exige 3 kg de grain, a été miniaturisé et, par conséquent, modifié dans le test de cuisson de Bourdet (100 g) et de micropanification de Godon (400 g). D'autres approches ont, cependant, été conduites à partir des recherches sur le gluten, qui est la fraction obtenue par lixiviation de la farine sous un mince filet d'eau. Les travaux de Berliner, en Allemagne, qui étudiait le gonflement du gluten dans l'acide lactique N/50, ont inspiré son compatriote Zeleny, qui cherchait à favoriser la sélection des blés de type nord-américain grâce à une méthode simple d'appréciation de leur force.

Dans la méthode de Zeleny (1947), le gluten n'est pas extrait, mais il participe au gonflement de 3,2 g de farine (obtenue à partir de 100 g de grain) en présence d'acide lactique et d'isopropanol ; gonflement qui est mesuré au bout d'un temps de sédimentation. Ce test a été remplacé par les Anglo-Saxons, en

1979, par le SDS sédimentation test. Son principe demeure identique à celui du Zeleny, l'extraction et le gonflement des protéines d'une farine complète se faisant avec un détergent très actif : le sodium dodécyl sulfate. En fait, ces deux tests, qui demeurent très influencés par la teneur en protéines du grain, permettent néanmoins d'apprécier indirectement un aspect de la qualité, car ils sont corrélés à la force boulangère.

L'ancien directeur de l'Institut des céréales de Detmold (R.F.A.), Pelshenke, proposa un test simple qui est fonction de la qualité du gluten et de celle des sucres fermentescibles. A 5 g d'une mouture grossière de blé, on ajoute 3 cm³ d'une suspension contenant 0,25 g de levure. La boule formée est laissée à fermenter dans un verre d'eau à 32 °C. L'indice de Pelshenke, qui est le temps nécessaire pour obtenir la rupture de la boule, est d'autant plus élevé que le blé est de force. Ce test, assez largement utilisé par les sélectionneurs en Europe, s'est révélé particulièrement apte à refléter des différences de qualité attribuables à la composition en gluténines de la farine (Branlard et al., 1984).

Plusieurs autres tests de technologie ont été réalisés, à la fois en vue de mieux servir les impératifs de sélection et de cerner les constituants biochimiques pouvant jouer un rôle dans la qualité boulangère. Parmi ceux-ci, le test du gel protéique (Jeanjean et Feillet, 1980) est obtenu à partir de 5 g de farine que l'on traite de façon suivante : deux extractions à l'eau, puis une extraction au chloro-2-ethanol 70 %. Il se forme alors, dans ce dernier solvant, une couche de gel dont les matières sont essentiellement de type gluténines, et dont l'épaisseur est positivement reliée à la valeur boulangère.

Les recherches conduites aujourd'hui sur la nature des protéines du gluten et les liaisons que ces protéines établissent entre elles et avec les autres constituants du gluten devraient également aboutir à la proposition de tests, comme nous le verrons ci-dessous, particulièrement efficaces pour le sélectionneur.

Efficacité des tests

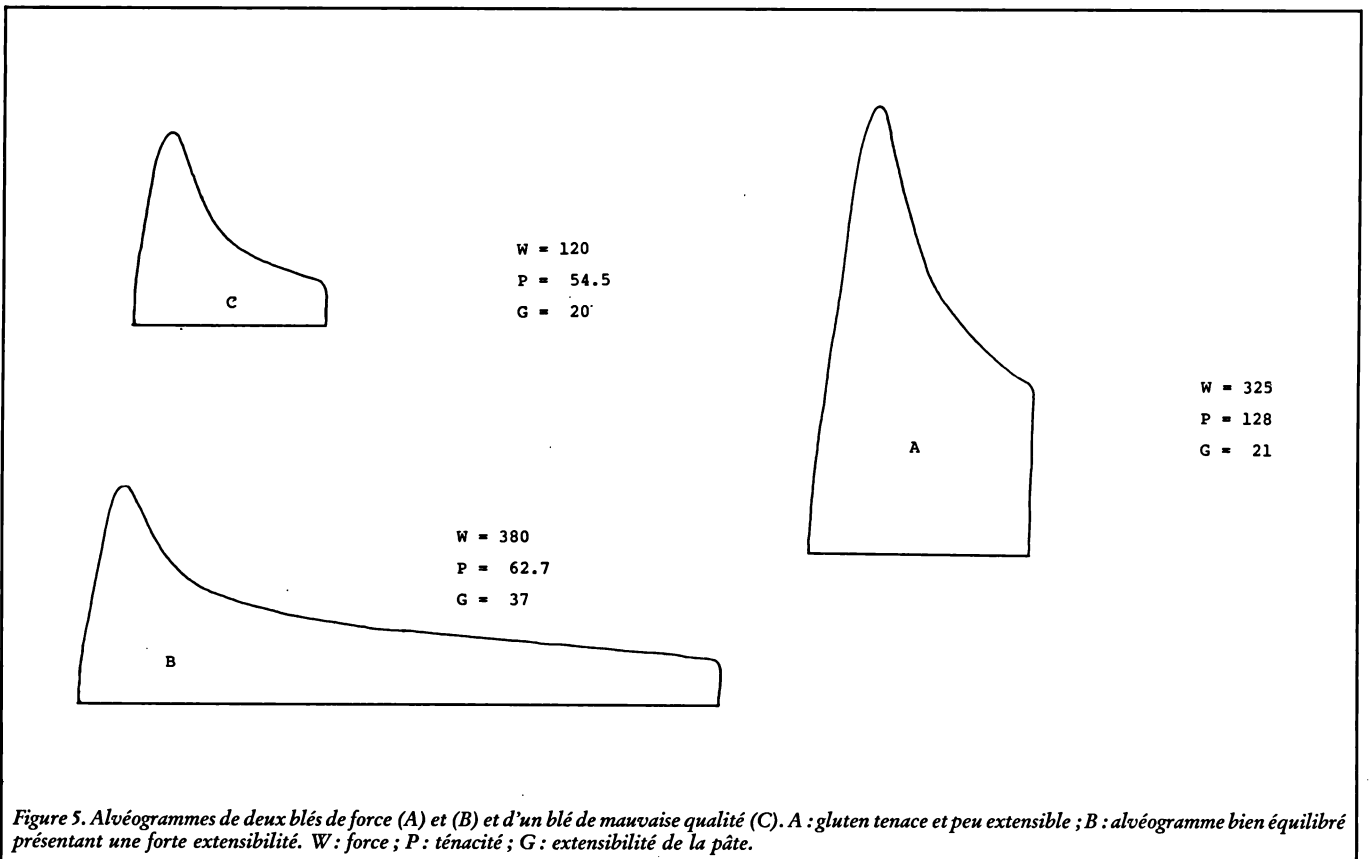
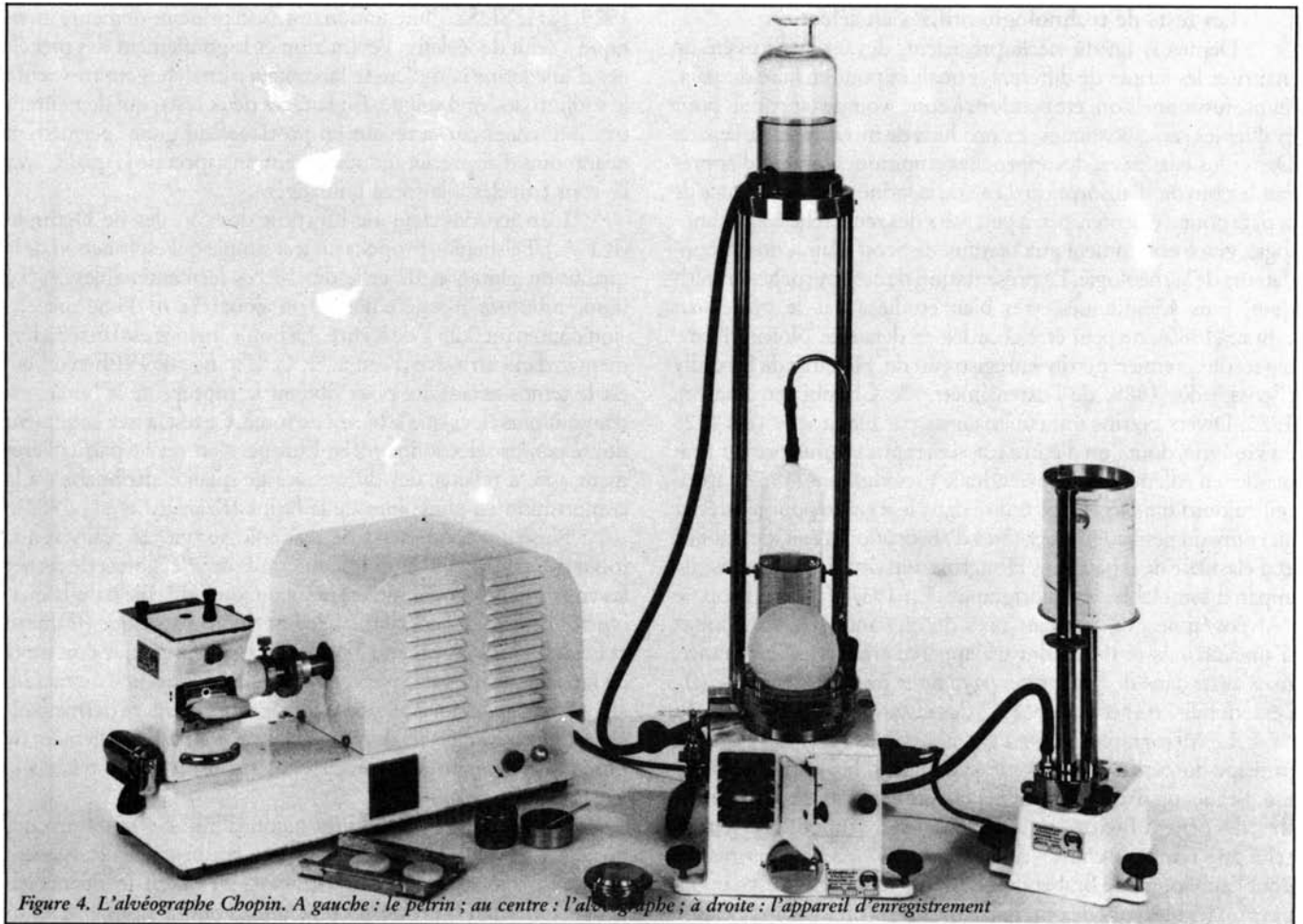
Pour un meunier, un boulanger ou un biscuitier, il n'existe certainement pas de meilleure méthode pour apprécier la qualité d'un échantillon de blé que de le soumettre à une transformation identique à celle pour laquelle cet échantillon est destiné. Ce sont les *tests directs* de panification, de fabrication de biscuits, etc., qui nécessitent une quantité de grain généralement de 3 à 5 kg et qui ne peuvent être, de ce fait, pratiqués qu'en fin de sélection. Comme on l'a vu ci-dessus, la lourdeur de ces méthodes a toutefois conduit au développement de *tests indirects* dont les résultats sont plus ou moins corrélés à ceux des tests directs et qui peuvent suffire dans certains cas pour mesurer les caractéristiques des blés.

Avec ces tests, les généticiens apprécient en fait l'expression phénotypique des blés en cours de sélection, qui est fonction :

- du génotype des variétés auquel correspond ce que nous appelons la qualité intrinsèque, notion par définition indépendante des facteurs agro-pédo-climatiques,
- des conditions de développement de la plante auxquelles les variétés ne réagiront pas nécessairement de la même manière.

Pour juger de la qualité intrinsèque ou de la valeur potentielle de leur lignées, les sélectionneurs sont obligés de multiplier les lieux et les années d'essais (voir par exemple figure 3). Aux premiers stades de la sélection, ils doivent se contenter d'un seul lieu de culture et de tests indirects, ce qui conduit à une grande incertitude sur la signification des résultats. Cette incertitude se trouve accrue à cause des raisons suivantes :

1. Les tests indirects n'expriment qu'un aspect de la qualité du blé.



2. L'expression des tests indirects est généralement très influencée par la teneur en protéines du grain qui est elle-même un caractère très fluctuant en fonction du milieu de culture et hautement polygénique.

3. Les tests indirects actuels mettent en valeur une caractéristique de la qualité qui ne correspond pas à un déterminisme génétique simple : le gonflement des protéines en milieu acide ; la ténacité et la force du gluten, par exemple, résultent de l'interaction entre multiples protéines et autres constituants de la pâte, donc de l'expression de gènes très nombreux. Or, aux générations F3, F4, l'homozygotie n'étant pas atteinte pour 12 à 25 % de ces gènes, la probabilité de retrouver, dans les descendants d'une lignée de haute valeur les blés d'un niveau équivalent, est généralement très faible. L'héritabilité des tests est, par conséquent, faible. Il en est de même pour leur efficacité.

Il est donc clair que les sélectionneurs ont besoin de tests qui leur permettent de prédire, dès les stades précoces de la sélection, la valeur intrinsèque de leurs génotypes. Ces tests de type « sélection », utilisables dans les générations précoces, sont nécessairement autres que les tests de type « commercial », mis au point par les industries utilisatrices et qui, du fait de leur aptitude à intégrer l'influence du milieu et du génotype, ne peuvent guère être employés qu'en fin de sélection. Comment découvrir et développer de tels tests de sélection ?

Selon nous, c'est en se fondant sur les caractéristiques biochimiques du grain qu'on sera le mieux à même d'y parvenir. Selon Feillet (1980), un certain nombre de critères biochimiques possèdent précisément les caractéristiques vers lesquelles doit tendre un test de sélection :

- fournir des résultats provenant directement de l'expression du génotype, c'est-à-dire aussi indépendant que possible des facteurs agro-climatiques,

- être corrélé avec le classement hiérarchique des variétés, tel qu'il aurait pu être établi après expérimentation classique (tests directs appliqués sur des échantillons en provenance de plusieurs lieux et années),

- posséder un déterminisme génétique simple,

- ne nécessiter que de faibles quantités de farine (travail sur un grain ou un demi-grain) afin d'être utilisable dans les générations précoces de sélection,

- se prêter à l'analyse en série (facilité de mise en œuvre et rapidité d'expression). Pour ne pas réaliser une pression de sélection trop élevée dans les générations précoces, ce qui limiterait les possibilités de tri sur les autres caractères dans les stades ultérieurs, il est en effet nécessaire d'analyser un grand nombre de génotypes.

La compréhension des bases biochimiques et moléculaires de la qualité va permettre de préciser les caractéristiques qu'il convient de prendre en considération pour un test de sélection. Pour avancer dans le progrès génétique de la qualité, il est donc important de poursuivre les recherches sur ses bases biochimiques et physico-chimiques.

On connaît, depuis longtemps, le rôle des principaux constituants biochimiques du grain de blé au cours des processus technologiques. Toutefois, dès lors qu'il s'agit de recherches des critères de qualité en sélection, il convient de bien distinguer, parmi les constituants du grain indispensables à l'expression de la qualité, ceux qui ne sont pas, à première vue, explicatifs des différences variétales (amidon, protéines de type albumines-globulines, certains lipides) de ceux qui le sont (protéines de réserve, certaines enzymes et lipides). Ce sont, évidemment, ces derniers constituants, notamment les protéines de réserve du grain (ou protéines du gluten : gliadines et gluténines), qui ont fait l'objet

du plus grand nombre de travaux en vue de rechercher les *marqueurs de la qualité* utilisables en sélection. Un certain nombre de fractions protéiques [résidus insolubles dans l'acide acétique, fraction « gel protéique », fractions extractibles par les détergents (Kobrehel, 1980)] ont pu ainsi être associées au potentiel de la qualité boulangère et ont été proposées comme critères en sélection variétale. Il en est de même des constituants gliadines et gluténines dont la diversité est révélée par les techniques d'électrophorèse.

II. L'ÉLECTROPHORÈSE : POSSIBILITÉS ET LIMITES EN MATIÈRE DE CONNAISSANCE DES BASES BIOCHIMIQUES DE LA QUALITÉ

Dans l'ensemble des techniques de fractionnement (chromatographie, électrophorèse, électrofocalisation, ultracentrifugation...), c'est certainement l'électrophorèse, en raison de ses possibilités de révéler les protéines à faible coût sur les grandes séries et avec une faible quantité d'échantillons, qui semble aujourd'hui la mieux adaptée aux problèmes du sélectionneur en matière de qualité des blés.

Le principe de la technique électrophorétique est simple. Les molécules protéiques possèdent conjointement des acides aminés acides et basiques qui leur confèrent des charges électriques différentes selon le pH du milieu environnant. Les protéines (qui proviennent directement de l'information génétique), une fois solubilisées, vont, sous l'influence d'un champ électrique, se comporter comme des particules chargées et se déplacer vers l'anode ou la cathode selon leur charge propre sur un support d'amidon, d'agarose, ou plus généralement d'acrylamide.

Utilisation de la technique d'électrophorèse

Identification variétale

Depuis l'apparition en France et en Europe de variétés de blé tendre impropres à la panification (Maris Huntsman, Clément, Corin) et qui sont venues remettre en cause les critères de classement utilisés jusqu'alors, les industriels ont attaché un intérêt croissant à l'aspect variétal de la matière première. Le rôle important du facteur variétal dans la qualité des blés, la présence de blés indésirables dans un lot commercial ont amené la meunerie à acheter ses blés selon le critère variétal et cette notion a, précisément, pu être retenue grâce à la possibilité d'identifier les variétés par électrophorèse. La catégorie de protéines dont les électrophorégrammes présentent chez les céréales le polymorphisme intervariétal le plus élevé reste, à l'heure actuelle, celui des prolamines (gliadines chez le blé). Dans la plupart des cas, on obtient des diagrammes spécifiques, véritables « empreintes digitales » de la variété (voir figure 6). Cette caractéristique des gliadines a été exploitée en France depuis 1973 et largement développée ensuite de par le monde. La procédure, initialement développée sur gel d'amidon, a été réalisée de la manière suivante (Autran et Bourdet, 1975) :

- schématisation de l'électrophorégramme variétal en repérant chaque bande par sa mobilité relative (de 0 à 100) et sa concentration relative approximative (0, trace, +, ++, +++),

- constitution d'un répertoire de composants significativement différenciables (actuellement : 50 bandes),

- établissement d'une clé de détermination des variétés, document officiel remis à jour chaque année.

Des recherches sont également conduites pour accroître les possibilités d'identification des cultivars, qui sont souvent très

apparentés. D'autres recherches ont été réalisées pour approfondir nos connaissances sur la diversité et sur le déterminisme génétique des protéines du gluten, ce qui va nous permettre d'avancer.

Visualisation de la diversité et étude du déterminisme génétique des protéines du gluten

Les protéines du blé sont, comme toutes les protéines naturelles, constituées d'un ensemble complexe de polypeptides. Dans le cas des protéines de réserve, gliadines et gluténines, la diversité des constituants est cependant exceptionnellement élevée, probablement en raison :

- de l'origine polyploïdique des blés,
- des processus de duplication de gènes, suivis de modifications par mutation ponctuelle ou crossing-over asymétrique,
- et peut-être aussi d'une tolérance aux mutations plus élevée chez ces protéines de réserve que chez des protéines enzymatiques (Kasarda).

La connaissance du déterminisme génétique des constituants protéiques apparaît, par ailleurs, très utile pour l'emploi de ceux-ci comme témoins de l'évolution génétique de populations que l'on désire étudier. Elle est, d'ailleurs, indispensable, dès lors qu'on envisage d'utiliser des critères électrophorétiques en sélection.

L'analyse de la descendance F1 et F2 de croisements intervariétaux a ainsi permis de préciser l'hérédité de la plupart des constituants gliadines et gluténines détectés par électrophorèse. Il est ainsi admis aujourd'hui que cette hérédité est de type codominant et que la présence (ou l'absence) d'un constituant correspond à un caractère monogénique, plus rarement bigénique. Ce résultat est cependant lié au pouvoir de résolution des bandes de la technique utilisée. L'introduction d'une électrophorèse davantage résolutive, notamment électrophorèse bidimensionnelle, a en effet permis, dans plusieurs cas, de subdiviser une bande de deux constituants eux-mêmes contrôlés par des gènes différents.

A la suite de travaux de Sozinov, de Branlard et de Payne, on considère actuellement que ces différentes protéines de réserve du grain sont codées par des gènes situés en 9 loci complexes au sein du génome du blé, comme l'indique le tableau ci-après :

Catégorie de protéines de réserve	Chromosome	Bras
Gluténines de haut poids moléculaire	1A 1B 1D	long
Gluténines de faible poids moléculaire gliadines gliadines quelques gliadines	1A 1B 1D	court
quelques gliadines gliadines gliadines	6A 6B 6D	court

Chacun de ces 9 loci complexes semble déterminer un « bloc » protéique dans son ensemble, car aucune recombinaison au sein d'un bloc n'est, en principe, observée. Le polymorphisme des constituants protéiques de réserve semblerait alors avoir pour origine la présence de gènes allèles à chacun des 9 loci.

Comme il a été suggéré que certaines différences de qualité technologique du grain pouvaient être dues à la présence ou à la combinaison de certains de ces allèles et que, d'autre part, certains gènes codant pour les protéines de réserve sont des marqueurs d'autres caractères (résistance à la rouille jaune, restauration de la stérilité mâle, etc.), on conçoit pourquoi il est fonda-

mental de pouvoir analyser la diversité de ces protéines.

Il convient toutefois d'être conscient des limites de la technique électrophorétique. En particulier, tout diagramme ne constitue qu'une image très partielle de la diversité génétique des protéines, car la plupart des différences portant sur des acides aminés non chargés ne sont pas détectées. D'autres techniques complémentaires peuvent, à cet égard, être d'un grand intérêt dans la connaissance de cette diversité : électrofocalisation, chromatographie liquide à haute performance (HPLC), etc.

III. CORRÉLATION ENTRE LA DIVERSITÉ DES PROTÉINES ET LA QUALITÉ TECHNOLOGIQUE

Plusieurs études ont été conduites, de par le monde, pour tenter de relier le polymorphisme des gliadines aux caractéristiques de la qualité du blé tendre. D'abord sans succès. Mais très vite, une équipe russe indiqua que des groupes de bandes de gliadines pouvaient être associés aux valeurs de gonflement des farines dans l'acide acétique (test de Zeleny modifié) de plusieurs descendance en disjonction. Par l'analyse des diagrammes de gliadines d'un ensemble de blés d'origine française cultivés deux années de suite dans six grandes régions céréalières, et sur lesquels plusieurs tests indirects et directs de technologie avaient été appliqués, il nous a été possible de montrer que plusieurs bandes de gliadines étaient corrélées positivement et d'autres négativement à des caractéristiques de qualité. Parallèlement, des travaux entrepris par Payne au Plant Breeding Institute (Cambridge) montraient que certaines sous-unités des gluténines de haut poids moléculaire étaient corrélées aux valeurs du test de sédimentation SDS. Des travaux australiens et français devaient confirmer l'incidence de l'hétérogénéité qualitative des gliadines et des gluténines sur les classes de qualité de blés qui étaient hélas ! dans de nombreux cas très apparentés. Ceci peut en effet introduire un biais considérable sur l'origine et la signification des corrélations observées.

A partir d'une collection très diversifiée, de par ses origines génétiques (14 pays) et ses caractéristiques agronomiques et technologiques, cultivée à l'INRA de Clermont-Ferrand, nous avons repris ces études de corrélation en prenant soin, notamment, d'évaluer la quantité de protéines présentes au niveau de chacune des bandes électrophorétiques. La qualité des 70 blés utilisés a été évaluée, notamment par les tests de l'alvéographe Chopin, de Pelshenke, de Zeleny. La figure 7 présente les bandes de gliadines et les sous-unités gluténines de haut poids moléculaire qui se sont révélées corrélées positivement (et négativement) avec les critères de technologie étudiés (Branlard et Dardevet, 1985 a, b). Le déterminisme génétique de ces bandes protéiques est connu maintenant pour la plupart d'entre elles. Les 9 loci précédemment évoqués sont impliqués dans l'hérédité de ces bandes dont plusieurs d'entre elles sont transmises en groupes. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ces corrélations :

1. Les gènes responsables de la qualité seraient sur les chromosomes très proches de ceux qui gouvernent la synthèse de ces bandes (corrélation génétique).

2. Ces bandes corrélées positivement (négativement) jouent un rôle favorable (défavorable) dans les processus technologiques (corrélation fonctionnelle).

Ces hypothèses ne seront pas discutées ici, mais il est évident que la seconde, qui s'appuie sur l'aspect fonctionnel de ces

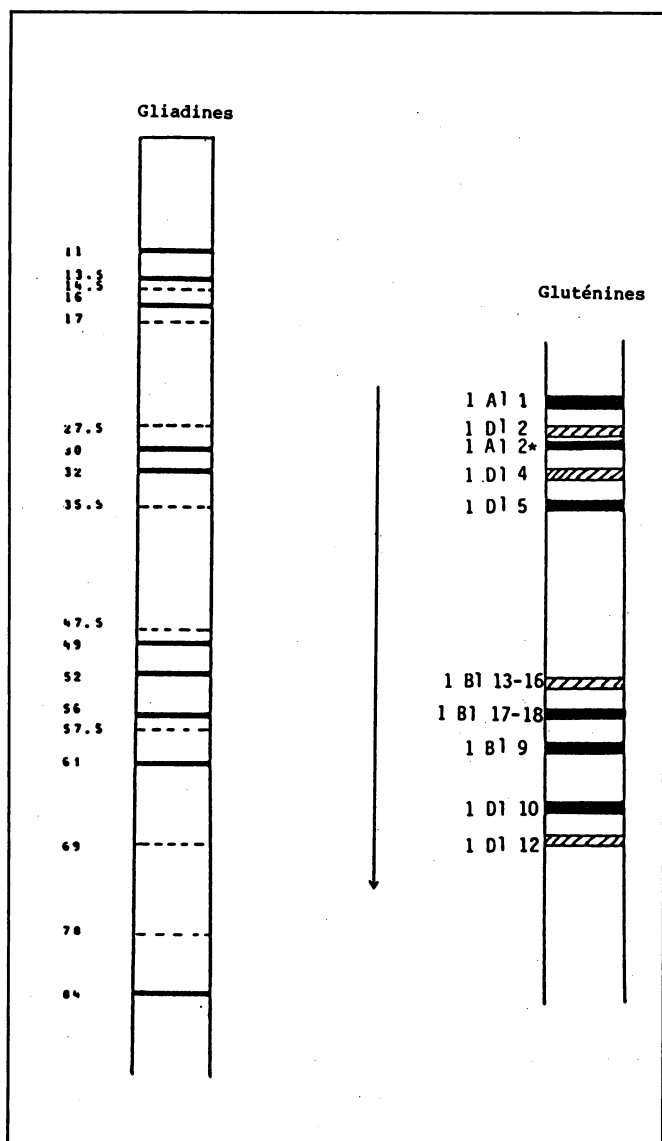


Figure 7. Diagrammes des protéines corrélées à la qualité favorablement (trait plein), défavorablement (trait interrompu ou hachuré).

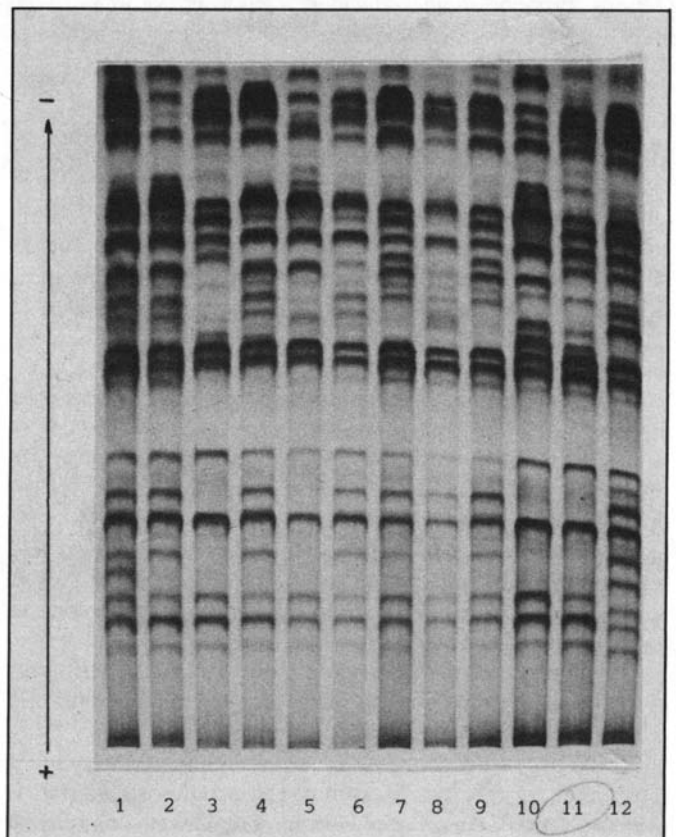


Figure 6. Diagramme des gliadines de quelques cultivars de blé tendre. 1 : Corin ; 2 : Gala ; 3 : Caton ; 4 : Top ; 5 : Castan ; 6 : Capitole ; 7 : Camp Remy ; 8 : Festival ; 9 : Hardi ; 10 : Arminda ; 11 : Talant ; 12 : Fidel.

protéines constitutives de gluten, apparaît plus vraisemblable que la première.

Nous avons montré, par ailleurs, que plusieurs de ces bandes correspondent à des allèles qui sont rares dans les blés d'origine française. La combinaison des différents allèles responsables des bandes favorables à la qualité n'est pas réalisée, même chez les meilleurs de nos blés actuels. Leur amélioration est donc possible.

La connaissance de ces marqueurs génétiques de la qualité ouvre en effet des possibilités nouvelles pour l'amélioration génétique du blé tendre :

- en analysant tout d'abord le polymorphisme des protéines de réserve, on détermine la composition allélique correspondante pour chacun des génotypes. Ces observations aideront au choix judicieux des parents devant entrer dans les croisements afin d'obtenir, dans les descendance, une ou plusieurs combinaisons génétiques favorables, notamment aux critères de ténacité et d'extensibilité ;

- en réalisant par électrophorèse une sélection dans les générations précoces. La technique électrophorétique est à cet égard fort intéressante puisque, à partir d'un demi-grain, il est possible de suivre les disjonctions et de savoir si chacune des bandes observées correspond ou non à un gène homozygote. L'efficacité de l'amélioration génétique de la qualité des blés devrait être accrue.

L'application de cette méthode a été entreprise sur plusieurs descendance à l'INRA de Clermont-Ferrand dès 1981, et les premiers résultats (non publiés) nous montrent que l'effet des bandes correspond bien aux résultats attendus. D'autres méthodes, basées sur les recherches mettant en évidence l'effet des inte-

ractions protéines-lipides-glucides, viendront vraisemblablement accroître ces possibilités de choisir les génotypes indépendamment des effets agro-climatiques.

CONCLUSION

La création de variétés de blé à la fois attractives pour l'agriculture et satisfaisant les besoins des utilisateurs constitue pour la France un objectif particulièrement prioritaire. De l'amélioration génétique de la qualité technologique dépendent, en effet, la réduction de nos importations et le maintien ou l'accroissement de nos exportations.

Il est certain que la réalisation de cet objectif n'est pas aisée car :

— la notion de qualité technologique est très complexe ; sa prédiction dans les milliers de génotypes en cours de sélection est difficile et demande d'importants moyens,

— la sélection d'une variété demande plusieurs années et le sélectionneur ne peut agir qu'en vue d'objectifs pérennes ; sa tâche est donc particulièrement difficile lorsque la technologie et les produits finis changent trop rapidement,

— l'introduction de génotypes nouveaux induit parfois un comportement nouveau des variétés et une remise en cause des critères de qualité utilisés précédemment.

On peut cependant penser que l'utilisation des techniques biochimiques performantes, comme l'électrophorèse, va contribuer désormais à ces progrès génétiques rapides et conséquents.

Il faut toutefois rester conscient des possibilités et des limites de toute nouvelle méthode. Ainsi, si l'électrophorèse constitue un bon moyen pour identifier des *marqueurs génétiques*, il n'est pas certain qu'elle permette à elle seule d'expliquer les bases physico-chimiques de la qualité. Celle-ci semblant reposer davantage sur une aptitude des protéines à former des liaisons, il est probable qu'une technique — telle que la HPLC — qui puisse préserver les agrégats et les complexes apparus au cours des transformations technologiques, se révèle plus efficace pour la mise en évidence de *marqueurs fonctionnels de la qualité*. L'identification de ces marqueurs sera d'ailleurs indispensable lorsqu'il s'agira, un jour, de mettre à profit les découvertes de la biologie moléculaire et du génie génétique pour transférer, chez les blés, les gènes intervenant directement sur la qualité technologique. Mais ceci est une autre histoire...

Références bibliographiques.

AUTRAN J.-C., BOURDET A., « L'identification des variétés de blé : établissement d'un tableau général de détermination fondé sur le diagramme électrophorétique des gliadines du grain », *Ann. Amélior. Plantes*, 25 (3), 277-301, 1975.

BRANLARD G., ROUSSET M., VILLEMONT P., MOUSSET C., « Prediction of the technological quality of bread wheat from the gliadin and glutenin polymorphism », *Second workshop on gluten proteins*, Wageningen, 1-3 may 1984.

BRANLARD G., CHEVALLET C., « Sur la diversité des blés tendres cultivés en France », *Agronomie*, 1984, 4 (10), 933-938.

BRANLARD G., DARDIVET M., « Diversity of grain proteins and bread wheat quality. I - Correlation between gliadin bands and technological quality », *J. Cereal Sci.*, (1985 a), n° 3, 1985, p. 345 à 354.

BRANLARD G., DARDEVET M., « Diversity of grain proteins and bread wheat quality. II - Correlation between high molecular weight glutenin subunits and flour quality characteristics », *J. Cereal Sci.*, (1985 b), n° 3, p. 329-343.

BURE J., « La Pâte de farine de froment », in *La Chimie du blé*, SEPAIC Ed., p. 148, 1980.

CALVEL R., « L'Évolution de la qualité du pain français », *Bull. Anciens Elèves EFM*, 254, 59-71, 1973.

FEILLET P., « Wheat proteins : evaluation and measurements of wheat quality », in *Cereals for food and beverages*, Acad. Press, 183-200, 1980.

GODON B., « le Pain », *Pour la science*, 50, 74-87, 1981.

JEANJEAN M.-F., FEILLET P., « Properties of wheat gel proteins », *Ann. Technol. Agric.*, 29 (2), 295-308, 1980.

KOBREHEL K., « Extraction of wheat proteins with salts of fatty acids and their electrophoretic characterization », *Ann. Technol. Agric.*, 29 (2), 125-132, 1980.

ROLLAND M.-F., CHABERT C., SERVILE Y., « les Consommateurs et le pain », in *le Pain*, CNRS Ed., 201-216, 1977.

ROUSSET M., AUTRAN J.-C., « la Qualité des blés », in *le Pain*, CNRS Ed., 15-42, 1977.

ZELENY L., « A simple sedimentation test for estimating the breadbaking and gluten qualities of wheat flour », *Cereal Chem.*, 24, 465-475, 1947.

Glossaire

Allèle : une des formes de mutation possible d'un gène donné. Lorsque plusieurs formes alléliques existent pour un gène donné (ex. : allèles A1, A2, A3, A4), on parle de multiallélisme.

Cultivar : plante obtenue par sélection dirigée.

F1 : plantes (ou génération) issues du premier croisement entre deux cultivars ou parents.

F2 : descendance obtenue par autofécondation des individus de la génération F1.

F_n : descendance obtenue par autofécondation des individus de la génération F_{n-1}.

Gène : partie héréditaire située en un endroit donné (ou locus) du chromosome et qui, lorsqu'elle s'exprime, a une action spécifique sur le phénotype. Sous l'action de mutations, le gène peut changer en formes allèles.

Génome : ensemble de gènes portés par un représentant de chacune des paires de chromosomes homologues.

Génotype : constitution génétique d'un individu par opposition à son apparence physique ou phénotype.

Homozygote : se dit d'un individu qui possède des allèles identiques sur chacun des loci homologues. Exemple un caractère A est contrôlé par un gène qui possède les allèles A1 et A2 ; les individus de constitution génétique A1A1 ou A2A2 sont dits homozygotes et les individus A1A2 sont dits hétérozygotes pour ce caractère. On considère qu'il faut pratiquement dix générations d'autofécondation pour que la totalité des caractères d'un individu corresponde à des gènes à l'état homozygote.

Locus (pluriel *loci*) : position qu'un gène occupe sur le chromosome.

Monogénique : se dit de l'hérédité d'un caractère dont l'expression est contrôlée par un seul gène. Lorsqu'un caractère est gouverné par plusieurs gènes, son hérédité est dite polygénique.

Phénotype : caractéristiques observables d'un individu (ou d'un organisme) produites par le génotype et par l'action conjointe du génotype et du milieu.

Population hybride : ensemble formé par les individus issus d'un ou plusieurs croisements entre génotypes différents.