



HAL
open science

Diversité enzymatique et vigueur dans une population naturelle de dactyles tétraploïdes (*Dactylis glomerata* L.)

Kodjo Tomekpe, Roselyne Lumaret, Georges Valdeyron

► To cite this version:

Kodjo Tomekpe, Roselyne Lumaret, Georges Valdeyron. Diversité enzymatique et vigueur dans une population naturelle de dactyles tétraploïdes (*Dactylis glomerata* L.). *Agronomie*, 1982, 2 (2), pp.107-112. hal-00884359

HAL Id: hal-00884359

<https://hal.science/hal-00884359>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Diversité enzymatique et vigueur dans une population naturelle de dactyles tétraploïdes (*Dactylis glomerata* L.)

Kodjo TOMEKPE, Roselyne LUMARET & Georges VALDEYRON

C.N.R.S., Laboratoire de Génétique écologique du Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis Emberger (C.E.P.E.), B.P. 5051, F 34033 Montpellier Cedex.

RÉSUMÉ

*Diversité enzymatique,
Structure génotypique,
Degré d'hétérozygotie,
Vigueur.*

Une population naturelle de dactyles tétraploïdes (*Dactylis glomerata* L.) dont l'effectif est en régression, a fait l'objet d'une expérience dans le but d'étudier l'influence du niveau d'hétérozygotie sur la « vigueur ». Le niveau d'hétérozygotie a été déterminé à partir des loci polymorphes mis en évidence par électrophorèse et la « vigueur » a été estimée à partir de la production de panicules et de l'aptitude à la survie. Les résultats obtenus indiquent une tendance qui irait dans le sens d'une relation positive entre le degré de diversité enzymatique et la « vigueur ». Cette tendance s'exprime essentiellement au locus codant pour une glutamate oxaloacétate transaminase (GOT₁) et pourrait être considérée comme une manifestation de l'hétérosis.

SUMMARY

*Enzyme diversity,
Genotypic structure,
Degree of heterozygosity,
Vigour.*

Enzyme diversity and plant vigour in Dactylis glomerata L.

We have studied the effect of degree of heterozygosity on vigour in a regressing, tetraploid, natural population of *Dactylis glomerata*. The degree of heterozygosity was determined from the genetic structure of a few polymorphic loci, as shown by gel electrophoresis, while vigour was estimated from panicle production and from the survival ability of the plants.

The results show a tendency towards a positive relationship between the degree of heterozygosity and vigour. This tendency is mainly expressed at the locus coding for a glutamate oxaloacetate transaminase (GOT₁) and could be considered as a demonstration of heterosis.

I. INTRODUCTION

Nos connaissances théoriques sur l'hétérosis ne sont pas définitives. Plusieurs types d'hypothèses sont généralement envisagés pour expliquer son origine :

— Les hypothèses qui concernent les systèmes structuraux : celle de la dominance selon laquelle la supériorité des hétérozygotes serait due à l'addition des effets favorables de plusieurs gènes dominants et celle de la superdominance selon laquelle cette supériorité serait inhérente à la structure hétérozygote elle-même.

— Les autres hypothèses concernent des niveaux d'organisation génétique plus élevés ; il s'agit notamment des effets d'épistasie, de la régulation ou de l'interaction entre le noyau et le cytoplasme (DEMARLY, 1977, p. 59-60).

De nombreux travaux font état de l'existence d'un lien entre la vigueur et l'hétérozygotie au sens large. La vigueur peut être définie, selon les cas, par l'aptitude à résister aux agressions du milieu et à survivre, par la longévité, la biomasse en général et le rendement en grain ou le nombre de descendants. Y. DEMARLY, qui a travaillé sur la luzerne, légumineuse autotétraploïde, a obtenu des résultats que l'on

peut interpréter en admettant que l'amplitude de l'hétérosis est fonction du degré d'hétérozygotie : les choses se passent comme s'il existait une relation directe entre la vigueur et le nombre d'allèles différents présents en un locus (DEMARLY, 1963). Ces résultats pourraient aussi s'interpréter en terme de dominance et de pléiotropie (GALLAIS, 1977).

Le présent travail a été réalisé sur le dactyle (*Dactylis glomerata* L.), graminée pérenne autotétraploïde, essentiellement allogame. Il a pour but d'établir une relation entre la vigueur générale et la variabilité génétique d'une population naturelle de dactyles dont l'effectif est en régression, à la suite de certaines contraintes du milieu. La vigueur est estimée à partir du nombre de panicules produites annuellement et de l'aptitude à la survie ; la variabilité génétique est estimée à partir de la diversité enzymatique mise en évidence par électrophorèse. Les enzymes sont choisis sur des critères surtout techniques mais certaines études éco-physiologiques faites sur le dactyle montrent que quelques-unes d'entre elles ont un rôle adaptatif important ; il a été montré, par exemple, que la fréquence de l'allèle « 1,00 » du locus GOT₁ augmente avec l'humidité du milieu alors que celle de l'allèle « 0,72 » au même locus diminue lorsque l'humidité augmente (LUMARET *et al.*, 1981).

II. MATÉRIEL & MÉTHODES

La population choisie est composée de dactyles appartenant à la sous-espèce *D. glomerata hispanica*. La station étudiée occupe une surface de 90 m² (6 m × 15 m) ; elle est située dans le bassin de St-Martin-de-Londres, à 25 km de Montpellier (Hérault). Il s'agit d'une ancienne friche actuellement recolonisée par des espèces ligneuses basses qui tendent à éliminer les espèces herbacées. Ainsi, la lavande (*Lavandula latifolia*) qui, dans la station, occupait une surface d'environ 12 m² (13 p. 100 de la superficie totale de la station) en 1976, couvrait près de 23 m² (ou 25 p. 100 de la superficie totale) en 1980 ; ces surfaces ont été estimées à partir du calcul de la projection des touffes de lavande sur le sol. Outre le dactyle, les principales espèces herbacées sont : *Bromus erectus*, *Sedum nicaeense* et *Brachypodium ramosum*.

Durant l'été 1976, 200 pieds de dactyles isolés sur les 261 plantes autochtones de cette espèce inventoriées dans la station ont été marqués : une étiquette métallique, solidement fixée à l'aide d'un clou au pied de chaque dactyle, permet de repérer facilement chacun des 200 individus marqués ; tous possédaient à cette époque au moins une panicule, ce qui indique que les plus jeunes d'entre eux étaient issus de graines ayant germé à l'automne de l'année précédente. Pour ces 200 pieds, la mortalité et le nombre de panicules produites chaque année ont été notées jusqu'en 1980 ; cette dernière valeur traduit assez bien la vigueur. Les résultats sont indiqués dans le tableau 1.

Les chiffres de la 1^{re} colonne montrent clairement une diminution générale du nombre de plantes pendant les 5 années d'observation. On constate que, pendant cette période, la mortalité globale des pieds marqués est importante (47 p. 100) si l'on compare ce taux à ceux obtenus pendant cette même période dans quelques autres populations d'effectifs analogues pour des stations de même surface, situées dans le même bassin (de 34 à 39 p. 100). La diminution brutale en 1978 du nombre de dactyles marqués paraît être en relation avec un envahissement de la station par une cuscute répartie sur l'ensemble de la station.

Parmi les 105 dactyles marqués, encore vivants en 1980, 50 seulement ont produit des graines rassemblées dans 1 à 12 panicules par plante et des feuilles en quantité suffisante pour être analysées ; ces pieds sont appelés vigoureux (V) ; le nombre moyen de panicules produites par plante et par année est de 2,43 pour cette catégorie pour la période de 1976 à 1980. Les 55 autres ne possédaient aucune panicule

et seulement 1 ou 2 tiges composées de feuilles jaunissantes ; ce sont des pieds dits « chétifs » ; ils ont produit en moyenne 0,57 panicule par plante et par année pendant la période allant de 1976 à 1980.

Pour les dactyles morts, le nombre moyen de panicules produites durant les 2 années précédant leur mort est indiqué ci-dessous :

Nombre moyen de panicules produites	0-0,99	1-1,99	2-3,99	≥ 4
Nombre de dactyles correspondant	70	9	7	5

Les 4 dactyles morts en 1977 n'ont pas été pris en compte.

Toutes ces données sur la production de panicules montrent d'une part, que les dactyles morts appartenaient surtout à la catégorie des chétifs, et d'autre part, qu'il ne semble pas y avoir de liaison directe entre le nombre de panicules et l'aptitude à survivre.

Les analyses enzymatiques ont été effectuées par électrophorèse horizontale en gel d'amidon. Trois loci ont été étudiés ; il s'agit des loci spécifiant des glutamate oxaloacétate transaminases (GOT₁), des phosphatases acides (AcPH₁) et des peroxydases (PX₁). Les techniques d'extraction et de mise en évidence des enzymes sont celles décrites par LUMARET & VALDEYRON (1978), LUMARET (1981) et LUMARET (en préparation). Le génotype de chaque plante dont les feuilles ont été analysées est enregistré pour chacun des 3 loci et des fréquences alléliques et génotypiques sont calculées pour chacune des 4 catégories de dactyles suivantes :

- Les dactyles « vigoureux » (V) ; dans ce cas, les prélèvements ont été faits *in situ* sur 48 plantes.
- Les descendants des « vigoureux » ou DV ; nous en avons analysés 46.
- Les descendants des « chétifs » ou DC ; 42 plantes ont été analysées.
- Les descendants issus de graines récoltées en 1976 sur des plantes qui disparurent ultérieurement ; ce sont des descendants de dactyles morts (DM) ; nous en avons analysés 59.

Tous les descendants résultent de graines issues de fécondation libre et récoltées en 1976 dans la station ; ils ont

TABLEAU 1

Mortalité et production de panicules entre 1976 et 1980 pour les 200 dactyles marqués.
Plant mortality and panicle production from 1976 to 1980 in 200 marked Dactylis plants.

Année	Nombre de dactyles marqués vivants	Nombre de dactyles marqués sans panicules	Nombre de dactyles marqués morts	Nombre total de dactyles de la station
1976	200	0	0	261
1977	196	10	4	—
1978	144	59	56	—
1979	123	43	77	—
1980	105	55	95	163

TABLEAU 2

Effectifs et fréquences alléliques (en p. 100) aux 3 loci étudiés par électrophorèse.
Frequencies and percentage frequencies of alleles at 3 loci studied by electrophoresis.

LOCI Catégorie de dactyles	GOT ₁				AcPH ₁				PX ₁					
	Allèles				Allèles				Allèles					
	1 <i>1,00</i>	2 <i>0,72</i>	3 <i>0,38</i>	4 <i>0,10</i>	1 <i>1,00</i>	2 <i>0,88</i>	3 <i>0,95</i>	4 <i>0,84</i>	1 <i>1,00</i>	2 <i>0,93</i>	3 <i>0,90</i>	4 <i>0,84</i>	7 <i>1,04</i>	0 <i>nul</i>
V ₁₉₂ *	28 (14,5)	70 (36,5)	82 (43)	12 (6)	149 (77,5)	36 (19)	3 (1,5)	4 (2)	100 (52)	69 (36)	6 (3)	4 (2)	4 (2)	9 (5)
DV ₁₈₄ *	33 (18)	53 (29)	83 (45)	15 (8)	153 (83)	23 (12,5)	6 (3,5)	2 (1)	99 (54)	54 (29)	7 (4)	7 (4)	3 (1,5)	14 (7,5)
DC ₁₆₈ *	20 (12)	53 (31,5)	88 (52,5)	7 (4)	137 (82)	27 (16)	2 (1)	2 (1)	90 (53,5)	62 (37)	2 (1)	6 (3,5)	0	8 (5)
DM ₂₃₆ *	28 (12)	76 (32)	117 (49,5)	15 (6,5)	196 (83)	38 (16)	1 (0,5)	1 (0,5)	119 (50,5)	95 (40,5)	5 (2)	5 (2)	0	12 (5)

— Les chiffres en italique marqués à la tête de chaque colonne sont les indices de migration, relativement à l'allèle 1 du locus considéré.

— Les chiffres indiqués entre parenthèses représentent les fréquences alléliques en p. 100.

* 192, 184, 168 et 236 sont respectivement le nombre total d'allèles à chaque locus des V, des DV, des DC et des DM.

— Italic numbers given at the head of each column indicate the distance of migration relative that of allele 1 for each locus.

— The numbers in parenthesis give the percentage frequency for each allele.

* 192, 184, 168 and 236 are the total numbers of alleles at each locus respectively for the V, the DV, the DC and the DM categories.

été cultivés en serre dans des conditions homogènes de manière à éviter les effets maternels. Un descendant par dactyle marqué a été analysé. Nous n'avons pas pu analyser tous les 200 descendants à cause du faible taux de germination des graines.

Notons que la période de floraison du dactyle méditerranéen est relativement courte (une semaine environ) et que les tardillons sont rares du fait même de l'arrivée brutale de la sécheresse estivale qui crée un arrêt complet de la croissance des plantes. Des études expérimentales (NAGHEDI-AHMADI, 1977) montrent que la majorité des grains de pollen de dactyle ne se déplacent pas à plus de quelques mètres; l'ouverture importante de la station étudiée, l'homogénéité du milieu, la proximité des plantes et la nature même de la polyploïdie contribuent cependant à favoriser le brassage des gènes. La répartition spatiale des allèles dans la station montre qu'il ne semble pas y avoir de sous-groupes au sein de la population étudiée.

III. RÉSULTATS

A. Fréquences alléliques

Le tableau 2 donne les effectifs et les fréquences alléliques à chacun des 3 loci pour chaque catégorie de dactyles. Des comparaisons effectuées à l'aide du test du χ^2 font apparaître les points suivants :

— Les différences entre les V et les DV ne sont pas significatives au seuil de 0,05 ; on peut donc considérer les fréquences alléliques des descendants comme une bonne estimation de celles des parents.

— Les fréquences alléliques des DV, des DC et des DM ne diffèrent pas significativement au seuil de 0,05, ce qui suggère que ces fréquences étaient globalement les mêmes pour les 3 catégories de dactyles vivants dans la station en 1976.

— Les différences entre, d'une part, l'ensemble des 3 catégories de descendants (DC, DM, DV) et, d'autre part, les V ne sont pas significatives au seuil de 0,05 ; ceci indique qu'il y a une stabilité des fréquences alléliques dans le temps. Le dactyle étant une plante pérenne, une répartition allélique diversifiée et assez stable constituerait, pour la population, un outil adaptatif qui pourra lui permettre de faire face aux multiples et perpétuelles pressions exercées par le milieu.

B. Compositions génotypiques

Le tableau 3 indique les effectifs et les fréquences génotypiques aux mêmes loci et chez les mêmes catégories de dactyles que ci-dessus.

— Comme pour les fréquences alléliques, les V et les DV présentent des compositions génotypiques très voisines surtout aux loci GOT₁ et PX₁, ce qui suggère qu'il est légitime de juger les parents d'après leurs descendants.

— Aucune différence significative au seuil 0,05 n'a pu être mise en évidence par le test χ^2 entre les 3 catégories de descendants. Toutefois, au locus GOT₁, les chiffres du tableau 3 tendent à montrer que la composition génotypique des DC est, d'une manière générale, plus hétérozygote que celle des DM (le χ^2 devient significatif à un seuil d'environ 0,12 ; $\chi^2 = 6,12$, ddl = 3). La même tendance, mais à un degré moindre, peut être signalée entre les DV et

TABLEAU 3

Effectifs et fréquences des classes génotypiques aux 3 loci étudiés par électrophorèse.
Frequencies and percentage frequencies of genotypes at the 3 loci studied by electrophoresis.

LOCI Catégorie de dactyles	GOT ₁				AcPH ₁				PX ₁			
	Composition génotypique				Composition génotypique				Composition génotypique			
	M	DS	DD	TRI	M	DS	DD	TRI	M	DS	DD	TRI
V ₄₈ *	2 (4)	18 (38)	14 (29)	14 (29)	20 (41,5)	20 (41,5)	7 (15)	1 (2)	5 (10,5)	13 (27)	14 (29)	16 (33,5)
DV ₄₆ *	2 (4)	15 (33)	13 (28)	16 (35)	26 (56,5)	12 (26)	7 (15)	1 (2)	3 (6,5)	12 (26)	16 (35)	15 (32,5)
DC ₄₂ *	6 (14,5)	16 (38)	9 (21,5)	11 (26)	25 (59,5)	9 (21,5)	8 (19)	—	3 (7)	19 (45,5)	11 (26)	9 (21,5)
DM ₅₉ *	6 (10)	29 (49)	14 (24)	10 (17)	34 (57,5)	11 (18,5)	14 (24)	—	6 (10)	23 (39)	17 (29)	13 (22)

* Les chiffres 48, 46, 42 et 59 représentent les effectifs des V, DV, DC et DM.

— M, DS, DD et TRI indiquent respectivement les proportions de monogéniques, de digéniques simplex, de digéniques duplex et de trigéniques. Aucun dactyle tétragénique n'a été observé aux loci étudiés.

— Les chiffres entre parenthèses représentent les pourcentages des génotypes.

* 48, 46, 42 et 59 are the numbers of plants for the V, the DV, the DC and the DM.

— M, DS, DD and TRI indicate respectively the monogenic, the digenic (simplex and duplex) and the trigenic genotypes. No tetragenic genotype has been observed at the loci studied by electrophoresis.

— The numbers in parenthesis give the percentage frequency for each genotype.

les DC au même locus et entre, d'une part, les DV et, d'autre part, les DC et les DM au locus PX₁.

La situation n'est pas la même au locus AcPH₁ où les structures génotypiques des DV, des DC et des DM ne sont que très peu différentes.

Nous avons calculé la proportion d'hétérozygotie dans les gamètes à partir de la formule

$$QL = \frac{1}{2} DS + \frac{2}{3} DD + \frac{5}{6} TRI + TET ; DS, DD, TRI \text{ et } TET$$

étant respectivement les proportions de digéniques simplex, de digéniques duplex, de trigéniques et de tétragéniques

TABLEAU 4

Proportions des gamètes « hétérogéniques » à chacun des loci pour les V, DV, DC et DM.

The proportion of heterogenic gametes at each locus for V, DV, DC and DM categories of Dactylis.

LOCI Catégorie de dactyles	GOT ₁	AcPH ₁	PX ₁
V	0,62	0,32	0,60
DV	0,64	0,25	0,63
DC	0,55	0,23	0,58
DM	0,54	0,25	0,57

observées au locus L (DEMARLY, 1963). L'examen de ces proportions qui sont indiquées dans le tableau 4, tend à montrer que les gamètes des DV seraient plus hétérogènes que ceux des DC et des DM, surtout au locus GOT₁ ; par conséquent, les DV auraient tendance à donner une descendance plus hétérozygote que les DC et les DM.

C. Test d'écart à la panmixie

Nous avons calculé, à partir des fréquences alléliques, les compositions génotypiques qu'on devrait obtenir si la population étudiée était panmictique et nous les avons comparées à celles effectivement observées chez les 4 catégories de dactyles à l'aide du test du χ^2 .

Les résultats de ces comparaisons indiquent des déviations significatives aux loci GOT₁ et AcPH₁ chez les DM, au locus AcPH₁ chez les DC et au locus PX₁ chez les DV. Aucune déviation significative n'a été enregistrée chez les V et aux autres loci des DV, des DC et des DM.

— Chez les DM, la différence entre la structure observée et la structure panmictique est très significative ($\chi^2 = 13,15$; ddl = 2) au locus GOT₁. Cette déviation qui est due à un excès des génotypes les plus homogènes (surtout digéniques simplex) et à un déficit de trigéniques pourrait confirmer la tendance observée entre les compositions génotypiques des DV et des DM. Au locus AcPH₁, la déviation est également très significative ($\chi^2 = 14,45$; ddl = 2) ; elle est due à un léger excès de monogéniques et essentiellement à un déficit de digéniques simplex et à un excès de digéniques duplex. L'une des explications de cette situation pourrait être que les types génotypiques asymétri-

ques (simplex et trigéniques) seraient désavantagés par rapport aux types symétriques (ou équilibrés) que sont les monogéniques, les digéniques duplex et les tétragéniques. Notons qu'une tendance dans le sens de cette déviation a été enregistrée au locus AcPH₁ chez près de 90 populations de dactyles (résultats non publiés).

— Chez les DC, la déviation significative observée au locus AcPH₁ va dans le même sens que celle enregistrée chez les DM et pourrait avoir la même explication.

La même déviation, mais non significative, a été observée chez les DV.

— Chez les DV, la déviation enregistrée au locus PX₁ est très significative ($\chi^2 = 10,88$; ddl = 2) ; elle est surtout due à un excès de digéniques duplex et à un déficit de digéniques simplex. L'une des explications de cette situation pourrait être l'existence d'allèles nuls qui rendent difficile la lecture du zymogramme, des simplex pouvant être pris pour des homozygotes, des trigéniques pour des duplex et vice versa.

IV. CONCLUSION

Le problème de la relation entre diversité enzymatique et « vigueur » est important, tant du point de vue de la

sélection naturelle que de l'amélioration des plantes. La présente expérience ne nous a pas permis de mettre en évidence des différences significatives entre les compositions génotypiques des classes de vigueur étudiées mais l'ensemble des résultats fait apparaître une tendance, surtout au locus GOT₁, où la classe de vigueur la plus faible (DM) présente une structure générale qui serait moins hétérozygote que les autres. Cette tendance peut être interprétée comme une manifestation de l'hétérosis, bien que la vigueur ne soit probablement pas déterminée en général par quelques loci mais plutôt par la structure du génome. Il est remarquable que le locus GOT₁, qui donne l'image la plus conforme à ce modèle, soit également celui qui paraît être le plus sensible aux effets sélectifs dans les observations précédentes (LUMARET *et al.*, 1981).

L'utilisation de marqueurs enzymatiques mis en évidence par électrophorèse dans l'étude des relations entre la vigueur et le degré d'hétérozygotie chez les polyploïdes semble avoir un intérêt qui mérite d'être souligné, même si elle nécessite encore des recherches.

Reçu le 30 juin 1981.
Accepté le 6 octobre 1981.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Demarly Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. Thèse Fac. Sciences, *Ann. Amélior. Plant.*, **13**, 307-400.
Demarly Y., 1977. *Génétique et Amélioration des Plantes*, Masson édit., Paris, 287 p.
Gallais A., 1977. *Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde*. Thèse Fac. Sciences, Centre d'Orsay, Université de Paris-Sud, 288-292.
Lumaret R., 1981. Etude de l'hérédité des phosphatases acides chez le dactyle (*Dactylis glomerata* L.) diploïde et tétraploïde. *Can. J. Genet. Cytol.*, **23**, 513-523.

Lumaret R., Roy J., Heim G., Jacquard P., 1981. Genetic and functional diversity between and within cocksfoot populations. *Br. Grassl. Soc. Rep.* (sous presse).
Lumaret R., Valdeyron G., 1978. Les glutamate-oxaloacétate transaminases du dactyle (*Dactylis glomerata* L.) ; génétique formelle d'un locus. *C.R. Acad. Sci. Fr. D.*, **287**, 705-708.
Naghedi-Ahmadi I., 1977. Zur Frageder Pollenflugweite bei *Dactylis glomerata* L. 2 - Pflanzen-Züchtg, **78**, 163-169.