HAL
open science

Les lignées d'addition blé - Aegilops ventricosa. III. - Extraction et identification des lignées sur cytoplasme Aegilops ventricosa

Francoise F. Dosba

To cite this version:

Francoise F. Dosba. Les lignées d'addition blé - Aegilops ventricosa. III. - Extraction et identification des lignées sur cytoplasme Aegilops ventricosa. Agronomie, 1982, 2 (5), pp.469-478. hal-02723573

HAL Id: hal-02723573

https://hal.inrae.fr/hal-02723573v1

Submitted on 2 Jun 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.

Agronomie, 1982, **2** (5), 469-478.

Les lignées d'addition blé - *Aegilops ventricosa*. III. - Extraction et identification des lignées sur cytoplasme *Aegilops ventricosa*

Françoise DOSBA (*)

avec la collaboration technique de Anne-Marie TANGUY

I.N.R.A., Station d'Amélioraion des Plantes. Centre de Recherches de Rennes. F 35650 Le Rheu.

RÉSUMÉ

Triticum aestivum, Aegilops ventricosa, *Lignée d'addition, Analyse cytogénétique.*

Les lignées d'addition des chromosomes M^v d'*Aegilops ventricosa* (2 n = 28, génomes $D^v M^v$), ont été extraites dans le génotype du blé tendre à partir du croisement (*Ae. ventricosa,* n° 11 × *T. aethiopicum,* n° 1A) × *T. aestivum* cv. « Moisson » [3], suivi de 8 générations d'autofécondation (fig. 1).
L'analyse du comportement méiotique des plantes au cours des premières générations, révèle un taux important d'irrégularités méiotiques qui peut s'expliquer par des différences de structure chromosomique entre les géniteurs mis en présence (tabl. 1 et 2). La sélection, au cours des générations à partir du premier rétrocroisement par « Moisson », a porté essentiellement sur la fertilité et la régularité méiotique (tabl. 3). Cependant, la stabilisation, au niveau 44 chromosomes, s'est effectuée différemment selon les lignées (fig. 2). Le comportement méiotique des lignées est régulier depuis la génération F_4 de R_2 et le taux d'asyndèse est faible (tabl. 6) ; cependant, à la génération F_8 de R_2, un pourcentage non négligeable d'univalents a été observé chez les plantes à 2 n = 44 (fig. 3).
Les lignées d'addition obtenues ont été regroupées en 9 types d'après leurs caractéristiques morphologiques, agronomiques ou biochimiques. L'analyse en méiose des hybrides intra ou inter types met en évidence les types 5, 7, 8, 9 (tabl. 4 et 5). Quant aux types 4 et 6, ils seraient issus respectivement des types 8 et 9, après remaniements chromosomiques (tabl. 5). Les types 1 et 3 ont été regroupés dans le type 4 et le type 2 est constitué de lignées d'addition ditélosomique. L'analyse des caractères cytologiques des lignées révèle :
— un fort taux d'asyndèse chez les lignées du type 7 (tabl. 6),
— un taux de transmission du chromosome ajouté généralement plus élevé du côté femelle que du côté mâle (tabl. 7),
— une stabilité chromosomique moins grande chez les lignées des types 7 et 9 que chez les autres lignées (tabl. 8).
Les difficultés rencontrées au cours de l'extraction des lignées ainsi que leurs possibilités d'utilisation sont discutées.

SUMMARY

Triticum aestivum, Aegilops ventricosa, *Addition lines, Cytogenetical analysis.*

Wheat - Aegilops ventricosa *addition lines. III. - Extraction and identification of lines with* Aegilops *cytoplasm.*

The M^v addition lines wheat - *Ae. ventricosa* have been extracted on *Aegilops* cytoplasm from (*Ae. ventricosa,* n° 11 × *T. aethiopicum,* n° 1A) × *T. aestivum* cv. « Moisson »[3] followed by 8 self-pollinated generations (fig. 1).
During the early generations, mean meiotic pairing showed many univalents and multivalents, probably due to the translocations which differentiate the parents (tables 1-2). At this stage, selection was carried out for fertility and meiotic regularity (table 3). However, stabilization at the 44-chromosome level occurred differently according to the lines (fig. 2). Since 1976, mean meiotic pairing has been regular, but a high percentage of univalents was observed in 1980, with a majority of 44-chromosome plants (fig. 3).
The addition lines obtained could be arranged in 9 types according to morphological, agronomical and biochemical characteristics. Analysis of meiotic pairing in the hybrids within or between types distinguishes types 5, 7, 8 and 9 (tables 4 and 5). Types 4 and 6 seem to be derived from types 8 and 9 respectively, after chromosomal changes (table 5).
Types 1 and 3 can be regrouped with type 4, while type 2 includes two ditelosomic addition lines.
Cytological analysis shows :
— an high asyndesis rate in lines of type 7 (table 6),
— a higher transmission rate in the female than in the male gametes (table 7),
— a relatively low chromosomal stability in lines of types 7 and 9 (table 8).
The difficulties encountered in obtaining the addition lines are discussed, together with the possibilities for their practical use.

(*) Adresse actuelle : I.N.R.A., Centre de Recherches de Bordeaux, Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, 33140 Pont de la Maye.

I. INTRODUCTION

Le blé tendre, *Triticum aestivum* (L.). Thell *ssp. vulgare* Vill. M.K. (2 n = 6 x = 42), les blés tétraploïdes, *T. turgidum* L. (2 n = 4 x = 28) et les espèces apparentées de la tribu des *Triticeae* constituent un matériel de choix pour la création d'aneuploïdes par hybridation interspécifique. Divers jeux de lignées d'addition monosomique ou disomique ont ainsi été obtenus à partir de croisements blé × seigle, blé × *Agropyron,* blé × *Aegilops,* etc. Parmi les lignées d'addition constituées à partir d'*Aegilops* diploïdes, on peut citer les lignées blé 6 x × *Ae. umbellulata* (KIMBER, 1967*a*), blé 6 x × *Ae. comosa* (RILEY, 1968), blé 4 x × *Ae. squarrosa* (ALSTON, 1970). L'espèce tétraploïde *Ae. variabilis* Eig a été utilisée avec succès par DRISCOLL (1972). *Ae. ventricosa* Tausch a été employé dans de nombreuses hybridations interspécifiques en raison de ses relations d'homologie génomique avec le blé et de ses caractéristiques agronomiques (SIMONET, 1952 ; SIDDIQUI & JONES, 1967 ; KIMBER, 1967*b* ; MANN, 1979).

L'analyse génomique réalisée par LILIENFELD & KIHARA (1951) montre que l'un des génomes de cette espèce est voisin de celui d'*Ae. squarrosa* L. (génome D) et, par là-même, de celui du blé tendre, dont *Ae. squarrosa* est l'un des progéniteurs. L'analyse méiotique de l'hybride *T. aestivum* × *Ae. ventricosa* obtenu en 1970 (DOSBA & CAUDERON, 1972), confirme cette parenté génomique qui ne traduit cependant pas une homologie stricte, ainsi que l'avaient également noté SIDDIQUI & JONES (1967). Le 2e génome d'*Ae. ventricosa* est proche de celui d'*Ae. comosa* (génome M) et ne présente pas d'homologie avec ceux du blé. La formule génomique $D^v M^v$ a donc été adoptée pour *Ae. ventricosa.*

L'analyse de ces relations d'homologie génomique permet de penser que l'information génétique contrôlée par les chromosomes du génome M^v n'est normalement pas transmissible par appariement et recombinaison homologue chez le blé. Cette hypothèse est à l'origine de la création des lignées d'addition blé × *Ae. ventricosa,* où l'on a cherché à ajouter aux génomes du blé tendre les différents chromosomes M^v de l'*Aegilops.*

Cette démarche a été entreprise pour analyser le déterminisme des caractères apportés par le génome M^v et notamment celui de la résistance au piétin-verse (DOSBA & DOUSSINAULT, 1981). Dans le cadre de cette étude et à partir des analyses cytologiques effectuées, nous présentons l'extraction des lignées d'addition, l'évolution cytologique du matériel et l'identification des différents types de lignées sur cytoplasme *Aegilops* et dans le contexte génétique d'un blé tendre.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Trois espèces sont à l'origine des lignées d'addition :

— *Ae. ventricosa,* n° 11, souche reçue de KIHARA, en 1969, et présentant un bon niveau général de résistance aux parasites (DOSBA *et al.,* 1978).

— *T. aethiopicum* Jakubz n° 1A, blé tétraploïde, à tendance allogame, utilisée comme espèce pont et étudiée par ECOCHARD (1963).

— *T. aestivum,* cv. « Moisson », choisi comme parent récurrent en raison de sa sensibilité au piétin-verse, ce qui devrait permettre une analyse plus facile de la résistance apportée par *Ae. ventricosa.*

Les hybrides (*Ae. ventricosa* n° 11 × *T. aethiopicum* n° 1A) × « Moisson »[3] ont été menés en autofécondation depuis 1973 (fig. 1) et sont à l'origine des différents types de lignées d'addition sur cytoplasme *Aegilops* (lignées v).

On utilisera le terme de « lignées » pour exprimer la filiation des plantes à partir du moment où le comportement méiotique des individus à 2 n = 43 ou 44 retenus est devenu régulier (génération F_2 de R_2). Ainsi, les lignées retenues à la génération F_3 de R_2 ont donné des familles à la génération F_4 de R_2.

Le terme « lignée d'addition mono- ou disomique » sera employé lorsqu'un chromosome additionnel (21″ + 1′) ou une paire de chromosomes additionnelle (22″) sera présent de manière régulière dans le génotype de « Moisson ».

Les dénombrements chromosomiques sont réalisés sur toutes les plantes à partir des méristèmes de racines placés pendant 16 h dans une solution saturée d'α bromonaphtalène à 5 °C, fixés dans l'acide acétique (90 p. 100) et colorés selon la réaction nucléale de Feulgen, après hydrolyse dans HCL 1N (12 mn à 60 °C).

Selon l'état de stabilité chromosomique du matériel, 10 à 30 plantes par lignée retenue ont été analysées à chaque génération.

Les observations méiotiques sont effectuées à la métaphase réductionnelle (M_I) après dissection des anthères dans le carmin acétique ferreux de Belling, fixées dans le Carnoy 6 : 3 : 1 et stockées dans l'alcool à 70°. Les analyses ont porté essentiellement sur les plantes (2 à 5 par lignée) présentant un chromosome ou un télosome additionnel à l'état mono- ou disomique.

L'analyse de la structure chromosomique des blés ou de l'*Aegilops* impliqués dans l'extraction des lignées d'addition est déduite comparativement à celle de « Chinese Spring ». Cette variété sert de témoin de référence pour l'étude des translocations (LARSEN, 1973). La détection et l'appréciation de l'importance des translocations sont effectuées selon la méthode habituellement utilisée (RILEY *et al.,* 1967, BAIER *et al.,* 1974). Les blés et l'*Aegilops* sont aussi étudiés les uns par rapport aux autres du point de vue de leur structure chromosomique.

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

A. Extraction des lignées d'addition

L'extraction des lignées d'addition s'est effectuée selon le schéma présenté dans la figure 1. Les effectifs analysés ont été limités au cours des premières générations, en raison de la létalité et/ou de la stérilité des plantes.

1. *Génération F_1*

En 1970, 14 plantes hybrides ont été obtenues à partir du croisement *Ae. ventricosa* n° 11 × *T. aethiopicum* n° 1A. L'ensemble des plantes F_1 analysées (6 plantes, 215 cellules) présente en moyenne un taux d'asyndèse très élevé (27,74 univalents) avec toutefois quelques rares bivalents droits (0,13). Un taux d'association analogue (0,06 à 0,62 bivalents) a été observé chez d'autres hybrides F_1 entre ces 2 espèces et signalé également par SIMONET (1952) chez des hybrides F_1 (*Ae. ventricosa* × blés tétraploïdes), où il oscille entre 0,08 et 0,63. Ceci peut traduire une faible homologie entre les chromosomes d'un même génome ou de génomes différents.

2. *Génération F_1'*

Une seule plante hybride F_1, croisée par « Moisson » a donné, en 1971, par fécondation de gamètes femelles non

Ae. ventricosa n° 11 × *T. aethiopicum* n° 1A — 1969
2 n = 28 $D^v M^v/D^v M^v$ ↓ 2 n = 28 AB/AB

F_1 × *T. aestivum* cv. « Moisson » — 1970
2 n = 28 $ABD^v M^v$ ↓ 2 n = 42 ABD/ABD
1 plante

F_1 × « Moisson » — 1971
2 n = 49 $ABD^v M^v$/ABD
2 plantes

F_1 de R_1 × « Moisson » — 1972
2 n = 42 à 47
69 plantes

F_1 de R_2 — 1973
2 n = 39 à 46
320 plantes

F_2 de R_2 — 1974
2 n = 40 à 45
2 950 plantes

F_3 de R_2 — 1975
2 n = 42 à 44
44 lignées, 1 380 plantes (b)

F_4 de R_2 — 1976
2 n = 42 à 44
26 familles, 37 lignées, 850 plantes (b)

F_5 de R_2 — 1977
2 n = 42 à 44
41 familles, 50 lignées, 1 010 plantes (b)

F_6 de R_2 — 1978
2 n = 42 à 44
45 familles, 70 lignées, 1 020 plantes (b)

F_7 de R_2 — 1979
2 n = 42 à 44
45 familles, 57 lignées, 920 plantes (b)

F_8 de R_2 — 1980
2 n = 42 à 44
28 familles, 30 lignées, 310 plantes

(b) analyse des lignées pour des caractéristiques morphologiques, agronomiques ou biochimiques.

Figure 1
Schéma d'extraction des lignées d'addition blé-Ae. ventricosa.
Scheme for obtaining the M^v addition lines T. aestivum-Ae. ventricosa.

réduits, 2 plantes F_1' à 2 n = 49, possédant les 3 génomes ABD à l'état diploïde et le génome M^v à l'état haploïde (fig. 1 et tabl. 1). Par rapport aux 21 bivalents et 7 univalents attendus, nous observons en moyenne un excès d'univalents et de multivalents au détriment des bivalents. Une asyndèse accidentelle de chromosomes homologues, une certaine affinité observée entre chromosomes « différents », mise en évidence à la génération précédente, ou encore la présence de remaniements chromosomiques, peuvent expliquer ces déviations.

3. *Génération F_1 de R_1*

Les 2 plantes F_1', recroisées par « Moisson » ont produit une descendance de 69 plantes dont les nombres chromosomiques s'échelonnaient entre 42 et 47. L'effectif retenu peut paraître faible pour l'extraction des 7 types de lignées d'addition : en effet, en supposant que les chromosomes additionnels se transmettent avec la même fréquence (ce qui n'est d'ailleurs généralement pas le cas), la probabilité calculée d'obtenir chacun de ces chromosomes sous forme d'addition monosomique est de 0,99, à partir de 50 plantes. Pour que cette probabilité égale 0,999, il aurait fallu 104 plantes (Probabilités calculées par G. DOUAIRE). On doit cependant remarquer que l'ensemble des plantes à 2 n > 43 correspond vraisemblablement à des additions de 2 ou plusieurs chromosomes différents, étant donné l'importance du nombre moyen d'univalents (tabl. 1).

Au stade MI de la méiose de ces plantes F_1 de R_1, on observe également un taux élevé de multivalents qui sont présents chez toutes les plantes analysées, quel que soit leur nombre chromosomique, et qui sont d'autant plus nombreux que le nombre de bivalents est plus faible ; ils n'apparaissent jamais dans les cellules avec 21 bivalents. Des différences de structure chromosomique entre les parents des lignées d'addition pourraient expliquer ces anomalies méiotiques. En effet, des études antérieures (BOURGEOIS *et al.*, 1978 ; DOSBA & DOUSSINAULT, 1978), ont montré que *T. aethiopicum* n° 1A et « Moisson » diffèrent de « Chinese Spring » par 1 et 2 translocations réciproques importantes. Celles qui différencient « Moisson » de « Chinese Spring » ont été identifiées par analyse monosomique : elles portent sur les couples de chromosomes *5B-7B* et *1B-6B*. L'analyse du tableau 2 fait apparaître une différence de structure chromosomique entre « Moisson » et *T. aethiopicum* n° 1A portant sur 3 translocations réciproques. Ceci indique que la translocation qui différencie *T. aethiopicum* n° 1A de « Chinese Spring » est différente de celles identifiées dans le couple « Moisson » - « Chinese Spring ». On peut noter aussi que, chez l'hybride « Moisson » × *Ae. ventricosa* n° 11, les chromosomes appariés ne mettent en évidence qu'une très faible différence de structure chromosomique. Par contre, les hybrides entre « Chinese Spring » ou « Courtôt » (qui a la même structure chromosomique que « Chinese Spring ») et *Ae. ventricosa* n° 11 font apparaître un pourcentage non négligeable de cellules avec un trivalent et même 2 trivalents, dans le cas de l'hybride « Courtôt » × *Ae. ventricosa* n° 11. Un hybride réalisé entre « Chinese Spring » et une autre souche (n° 10) d'*Ae. ventricosa* présente 17,30 p. 100 de cellules avec un trivalent. Ceci semble indiquer que cette situation est classique et c'est ce qui avait amené LILIENFELD & KIHARA (1951) à admettre une homologie partielle entre les génomes D^v et M^v.

Les différences de structure chromosomique, observées notamment entre « Moisson » et *T. aethiopicum* n° 1A, expliquent aisément les perturbations des comportements méiotiques constatées après le 1er et le 2e croisements par « Moisson ». D'autres facteurs, tels que les systèmes génétiques de régulation méiotique des différents parents, pourraient, en outre, intervenir.

4. *Autres générations*

Afin d'assurer un retour rapide à l'homozygotie structurale, sans trop de perte de matériel, les grains issus du 2e croisement par « Moisson », ont été semés jusqu'à concurrence de 25 grains par croisement. Ce 2e rétrocroisement par « Moisson », suivi d'autofécondation, a permis de diminuer considérablement le taux d'univalents et de multivalents au cours des générations suivantes, par une sélection portant essentiellement sur la régularité méiotique et sur la fertilité (tabl. 3). Une seule génération d'autofécondation,

TABLEAU 1

Comportement méiotique des plantes analysées au cours des premières générations d'extraction des lignées d'addition.
Meiotic behaviour of plants analysed during the first generations of extraction of addition lines.

Hybride	Nb. de plantes	Nb. de cellules	2 n	Nombre moyen et extrêmes					Pourcentage de cellules avec		
				I	II	III	IV	Autres	1 multi	2 multi	3 multivalents
F_1 *Ae. vent.* 11 × *T. ae* 1A	1	50	28	(*) 27,40 (**) 24-28	0,30 0-2						
F_1 (*Ae. vent.* 11 × *T. ae.* 1 A × « Moisson »)	2	61	49	9,64 3-19	17,52 13-22	0,58 0-3	0,51 0-2	0,09 0-1	49,18	29,50	6,55
F_1 de R_1 (*Ae. vent.* 11 × *T. ae.* 1A) × « Moisson »[2]	1	25	47	5,44 4-11	18,56 18-21	0,72 0-2	0,45 0-2	0,08 0-1	36,00	36,67	3,33
	1	25	46	5,72 3-12	19,12 15-21	0,44 0-2	0,12 0-1	0,04 0-1	40,00	4,00	4,00
	1	25	45	5,12 3-10	19,64 16-21	0,20 0-3			20,00		
	1	25	45	4,48 3-9	20,00 18-21	0,12 0-1	0,04 0-1		12,00		
	1	25	45	3,12 2-5	20,08 18-21	0,36 0-1	0,16 0-1		44,00	4,00	
	7 (a)	260	44	3,60 1-12	19,33 14-21	0,39 0,2	0,14 0-2	0,003 0-1	35,38	6,92	0,76
	6 (a)	174	43	4,27 1-13	18,98 16-21	0,18 0-2	0,05 0-1	0,006 0-1	20,11	1,15	
	6 (a)	122	42	2,01 1-12	19,52 15-21	0,10 0-2	0,14 0-2	0,01 0-1	18,85	2,46	0,82

I : univalent — III : trivalent
II : bivalent — IV : quadrivalent.
(*) Moyenne (mean) — (**) Extrêmes (range).
(a) Plantes regroupées car leur comportement méiotique n'est pas significativement différent.

après le dernier rétrocroisement, suffit à réaliser un retour rapide vers un comportement méiotique régulier ; le pourcentage de chromosomes impliqués dans des associations multivalentes, ou restant à l'état d'univalents, est très faible chez les plantes retenues dès la génération F_2 de R_2, mais il traduit aussi l'évolution générale de la population.

Un comportement méiotique régulier des plantes à la génération F_3 de R_2 a permis d'effectuer une sélection plus efficace, portant non seulement sur les critères cytologiques, mais aussi sur les critères morphologiques et agronomiques. Cependant, le nombre de familles et de lignées reste élevé jusqu'à la génération F_8 de R_2 en raison du matériel venant de pépinières de sélection ou de tests piétin-verse (fig. 1).

Si, dès la génération F_2 de R_2, les plantes retenues à 2 n = 43 ou 44 ont un comportement méiotique régulier, elles n'engendrent pas nécessairement un nombre élevé de plantes à 2 n = 44 dans leur descendance. La figure 2 illustre la fixation au niveau 44 chromosomes qui s'est effectuée différemment selon les lignées d'addition. Un 1er groupe de lignées (v 246, v 372, v 52, v 86 et v 157) est fixé dès la génération F_3 de R_2. Un 2e groupe (v 208, v 278, v 121), se fixe au cours des générations F_4 de R_2 et F_5 de R_2, tandis qu'un 3e groupe illustré par v 261, v 183, v 115, ne s'est fixé que tardivement (F_6 de R_2).

Ces différences peuvent être liées à l'importance et au type des contrôles cytologiques effectués (mitose, méiose), à la pression de sélection appliquée à chaque génération, au nombre de plantes analysées. Mais elles peuvent aussi dépendre de qualités intrinsèques de la lignée, telles que le taux de transmission du chromosome additionnel. Ainsi, les lignées d'addition que nous rassemblons dans le type 7 (v 278, v 208, v 121), dont le chromosome additionnel se transmet bien, se sont fixées rapidement. D'autres lignées ne sont pas encore fixées après 8 générations d'autofécondation.

L'évolution du comportement méiotique des plantes à 2 n = 43 ou 44, au cours des générations d'autofécondation, traduit la sélection de plantes présentant un faible pourcentage de chromosomes univalents (fig. 3). Dès la génération F_4 de R_2, il se situe en dessous de 1 p. 100. Si les générations F_6 et F_7 de R_2 indiquaient une bonne stabilité du matériel chez une majorité de plantes à 44 chromosomes, en 1980 (génération F_8 de R_2), le pourcentage de chromosomes univalents est à nouveau élevé, alors que la plupart des plantes (93 p. 100) avaient 44 chromosomes. Il est possible que les conditions de température anormalement basses, lors de la méiose, expliquent cette augmentation d'asyndèse. L'influence de la température sur les appariements méiotiques a été démontrée clairement chez le blé par BENNET *et al.* (1972).

B. Identification des lignées d'addition

L'identification des lignées d'addition correspond à la constitution de groupes établis sur la base de ressemblances morphologiques, physiologiques, cytologiques ou biochimi-

TABLEAU 2

Comportement méiotique et pourcentage de cellules avec des multivalents chez des hybrides faisant intervenir « Chinese Spring » et les parents des lignées d'addition.

Meiotic behaviour and percentage of cells showing multivalents in hybrids between the addition lines parents and « Chinese Spring ».

Hybride	Nb. de plantes	Nb. de cellules	2 n	Nombre moyen et extrêmes					Pourcentage de cellules avec		
				I	II	III	IV	Autres	1 multi	2 multi	3 multivalents
Ae. vent. 11 × *T. ae.* 1A	6	215	28	(*) 27,74 (**) 24-28	0,13 0-2						
« Moisson » × *Ae. vent.* 11	2	200	35	24,92 20-33	5,03 1-7	0,005 0-1			0,5		
« Chinese Spring » × *Ae. vent.* 11	2	80	35	23,15 20-27	5,79 4-7	0,09 0-1			8,75		
« Courtot » × *Ae. vent.* 11	2	80	35	23,19 15-31	5,62 2-7	0,19 0-2			13,75	2,50	
T. ae. 1A × « Moisson »	2	80	35	7,94 5-11	10,26 8-15	0,29 0-2	1,40 0-3	0,012 0-1	35,25	51,25	12,50
T. ae. 1A × « Chinese Spring »	3	240	35	7,65 5-13	11,95 10-14	0,07 0-1	0,81 0-2		86,67	0,84	
« Moisson » × « Ch. Spring » et réciproque	20	644	42	0,72 0-8	18,04 13-21	0,15 0-3	1,15 0-3	0,03 0-1	59,62	33,67	2,79
Ae. ventricosa n° 11	3	200	28		14,00						
T. aethiopicum n° 1A	1	50	28		14,00						
« Moisson »	9	425	42	0,20 0-4	20,90 19-21						
« Chinese Spring »	6	278	42	0,08 0-2	20,96 20-21						
« Courtot »	1	50	42		21,00						

(*) Moyenne (mean) (**) Extrêmes (range).

TABLEAU 3

Comportement méiotique et pourcentage de plantes sélectionnées au cours des premières générations.

Meiotic behaviour and percentage of selected plants in the early generations.

Générations		Nombre de plantes	Nombre de cellules	2 n	% de chromosomes sous forme de :					Pourcentage de plantes sélectionnées (*)
					I	II	III	IV	Autres	
F_1 de R_1	(a)	5	155	43	10,19	88,46	1,04	0,19	0,12	
		5	185	44	8,41	86,44	3,40	1,64	0,11	
		1	25	45	12,80	81,60	3,47	2,13		35
	(b)	24	636	43 à 47	11,29	83,70	3,17	1,76	0,08	
F_1 de R_2	(a)	50	1 084	43 ou 42 + t	4,71	90,89	3,21	1,00	0,19	
		12	480	44 ou 43 + t	6,51	88,11	2,86	2,52		27
	(b)	63	1 440	43 ou 42 + t	4,70	90,81	3,09	1,30	0,19	
		16	606	44 ou 43 + t	6,76	87,37	2,75	3,12		
F_2 de R_2	(a)	19	952	43 ou 42 + t	3,13	96,48	0,37	0,02		
		22	1 072	44 ou 43 + t	1,93	97,80	0,07	0,20		14
	(b)	70	2 147	43 ou 42 + t	3,43	94,70	1,48	0,30	0,09	
		124	3 010	44 ou 43 + t	3,81	93,44	1,82	0,85	0,08	
F_3 de R_2	(a)	9	450	43 ou 42 + t	2,85	97,12	0,03			
		21	1 035	44 ou 43 + t	1,56	98,42	0,01	0,01		4
	(b)	36	1 443	43 ou 42 + t	2,95	96,71	0,28	0,05	0,01	
		109	3 708	44 ou 43 + t	1,78	98,02	0,10	0,10		

(a) Plantes retenues (b) Somme des plantes analysées en méiose.
(*) Tous nombres chromosomiques groupés.

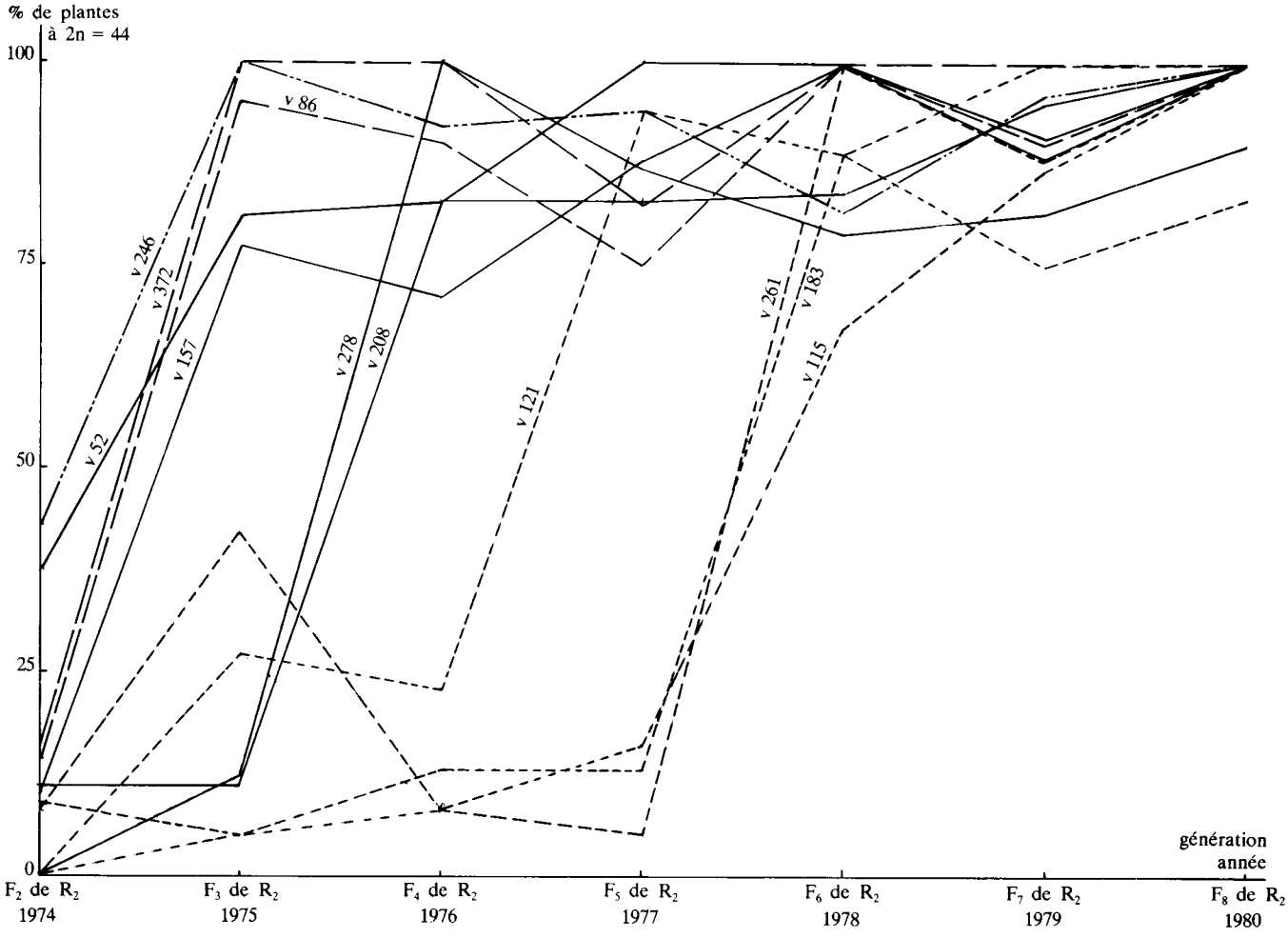

Figure 2

Evolution du pourcentage de plantes à 2 n = 44 chez 15 lignées de la génération F_2 de R_2 à la génération F_6 de R_2.

Percentage of 44 chromosome plants in 15 addition lines from the 2nd to the 8th generation after the 2nd backcross.

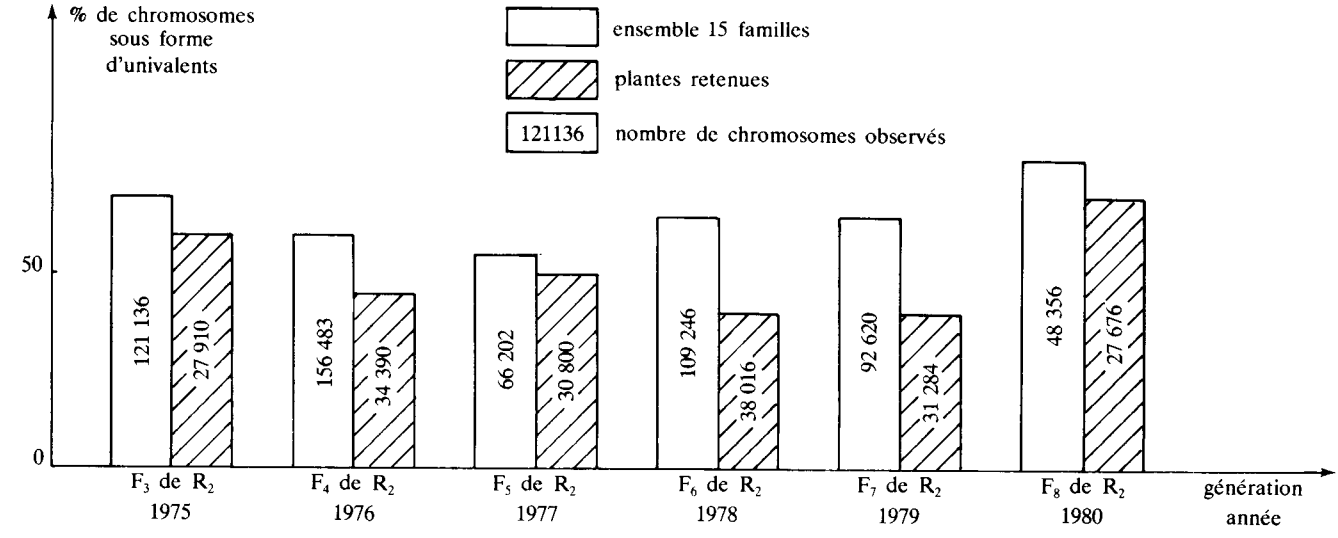

Figure 3

Comparaison du pourcentage de chromosomes sous forme d'univalents chez les plantes retenues et chez l'ensemble des plantes analysées, au cours des années d'autofécondation.

Comparison of the percentage of univalents in the selected plants and in all the analysed plants during the years of self-pollination.

ques. On a placé dans le même groupe celles des familles de plantes qui se ressemblent plus entre elles qu'à n'importe quelle famille ne faisant pas partie du groupe. Cette classification en groupes a été envisagée à partir de :

— l'étude des différences, au niveau morphologique, physiologique ou biochimique. Une quarantaine de caractères différents a été ainsi mesurée ou observée au cours des générations F_5, F_6 et F_7 de R_2, sur des lignées implantées en pépinière de sélection et a permis un 1er regroupement des lignées en 9 types, numérotés de 1 à 9, selon leur ordre d'identification. Les données recueillies font l'objet d'une analyse multivariante afin de préciser les caractéristiques discriminantes chez les différents groupes constitués et seront publiées ultérieurement ;

— l'analyse, en MI, des hybrides F_1 entre les lignées appartenant à l'un des 9 types définis ci-dessus ; elle permet de définir des groupes de lignées ayant le même chromosome additionnel et ne présentant pas de remaniement chromosomique.

L'analyse comparée des F_1 a permis de définir 5 groupes (tabl. 4). A l'intérieur de chaque groupe, les plantes F_1 ne présentent jamais plus d'un univalent en moyenne par cellule et elles ont le même type de comportement méiotique que celui des plantes dont elles sont issues. On peut remarquer que les lignées d'addition de type 6 ou 9, ainsi que les hybrides 6 × 6 ou 9 × 9 ont au moins 80 p. 100 de cellules présentant 22 bivalents.

Les hybrides réalisés entre les lignées d'addition appartenant aux différents groupes ainsi définis font apparaître le type 8, représenté seulement par 2 lignées qui n'ont pas été croisées entre elles (tabl. 5). Les chromosomes additionnels des lignées appartenant aux groupes 5, 7, 8 et 9 ne s'associent pas entre eux ; ils sont différents les uns des autres et différents de ceux du blé. Par contre, ceux des groupes 4 et 6 sont capables de s'associer à l'une des paires de chromosomes du blé. Ce comportement apparaît très rarement lorsque ces chromosomes additionnels sont présents à l'état disomique (tabl. 4) ; il paraît typique des plantes ayant ces chromosomes à l'état monosomique. Ainsi, chez les hybrides entre les lignées du type 4 et « Moisson » et chez ceux qui font intervenir le type 4 et un autre type, un pourcentage important de cellules présentant un trivalent est observé (tabl. 5). Ceci pourrait s'expliquer en termes d'homéologie avec appariement préférentiel entre le chromosome additionnel et une paire de chromosomes du blé. S'il s'agissait d'une translocation réciproque importante, entre ce chromosome additionnel et un chromosome de blé, on devrait rencontrer un pourcentage non négligeable de quadrivalents lorsque le chromosome additionnel est présent à l'état disomique. Cependant, l'observation d'un hybride entre une lignée de type 4 et une du type 8 laisse penser que les 2 types de chromosomes additionnels sont proches et qu'une différence de structure chromosomique les distingue. Ainsi, le type 4, qui est par ailleurs bien caractéristique, serait issu du type 8 par suite de remaniements chromosomiques. Le type 6 semble par contre distinct du type 8, car leur hybride présente une majorité de cellules avec 21 bivalents + 2 univalents : il se distingue, par sa structure, des types 4, 5, 7 et 9. L'analyse de marqueurs biochimiques spécifiques du génome M^v semble indiquer que le chromosome additionnel du type 6 possède au moins une partie de l'information génétique du chromosome additionnel présent dans le type 9 et que le chromosome additionnel de ce type appartiendrait au groupe 4 d'homéologie des blés (DELIBES *et al.*, 1981).

Les types 1 et 3 définis d'après les critères de hauteur de plante et de caractères de l'épi ont été regroupés avec le type 4, tandis que le type 2 est constitué de 2 lignées d'addition ditélosomique, le télosome de l'une d'entre elles (v 9) possède le marqueur biochimique spécifique du chromosome additionnel des lignées du type 7 (DELIBES *et al.*, 1981).

En définitive, pour le moment, 4 types de lignées d'addition présentant un chromosome additionnel différent et n'ayant pas de relation d'homologie avec les autres chromosomes du blé ont été identifiés ; ce sont les types 5, 7, 8 et 9, qui correspondent respectivement aux types A, B, C et D définis par DOSBA *et al.* (1978).

C. Caractéristiques cytologiques des lignées d'addition

L'effet du chromosome additionnel peut être évalué par :

— le comportement méiotique, qui traduit un certain taux d'asyndèse,

— le taux de transmission du chromosome ajouté,

— la stabilité chromosomique.

TABLEAU 4

Comportement méiotique des lignées d'addition et des hybrides entre lignées présentant un chromosome additionnel identique.
Mean meiotic behaviour of addition lines and hybrids between lines showing an identical additional chromosome.

Groupe	Nb. de F_1 ou de lignées	Nombre de plantes	Nombre de cellules	Nombre moyen				Pourcentage de cellules avec					
				I	II	III	IV	22 II	21 II 2 I	20 II 1 I 4 I	20 II 1 III	20 II 1 IV	Autres
4 × 4	20	41	1 653	0,65	21,67	0,002	0,001	71	25,2	3,3	0,01		0,4
5 × 5	4	4	141	0,51	21,74	0,003		76	22	1			1
6 × 6	1	1	50	0,28	21,86			86	14				
7 × 7	7	17	706	0,48	21,76			78	20	2			
9 × 9	1	1	70	0,21	21,88	0,01		90	9		1		
4	8	9	413	0,52	21,72		0,01	76	20	3	0,5		0,5
5	2	2	110	0,48	21,72		0,02	76	20	2		2	
6	2	2	105	0,35	21,81	0,01		83	15	1	1		
7	5	5	225	0,52	21,73		0,005	77	18	4		1	
9	2	3	154	0,44	21,78			80	19	1			

TABLEAU 5

Comportement méiotique des hybrides entre lignées appartenant à différents groupes.
Mean meiotic behaviour of hybrids between addition lines of different types.

Groupe	Nb. de F_1	Nb. de plantes	Nb. de cellules	2 n	Nombre moyen I	II	III	IV	Pourcentage de cellules avec 22 II	21 II 2 I	20 II 4 I	20 II 1 I 1 III	19 II 3 I 1 III	20 II 1 IV	Autres
4 × 5	12	21	908	44	1,41	19,88	0,93	0,01		5	2	78	13		2
4 × 6	4	8	276	44	1,34	20,18	0,76	0,005	9	15	1	63	10		2
4 × 7	4	8	247	44	1,58	19,90	0,86	0,01		9	3	70	15		3
4 × 8 (v 166)	1	4	51	44	0,81	20,51	0,35	0,28	25	12		29	6	22	6
4 × 9	2	5	180	44	1,74	19,81	0,88			9	3	63	23		
4 × « Mois. »	2	10	332	43	0,43	19,91	0,91	0,005							
5 × 6	2	4	162	44	1,60	20,12	0,72			26	2	58	12		2
5 × 7	4	10	348	44	2,48	20,76				79	19				2
5 × 8 (v 166)	1	2	75	44	2,80	20,60				69	23				8
5 × 9	2	5	250	44	2,56	20,72				76	24				
5 × « Mois. »	1	7	370	43	1,40	20,80									
6 × 7	2	5	190	44	1,70	20,32	0,54	0,01	2	38	5	47	6		2
6 × 8 (v 172)	2	3	150	44	2,26	20,69	0,12			74	13	9	1		3
6 × 9	1	3	90	44	1,79	20,18	0,59	0,02	1	29	10	47	11	1	1
7 × 8 (v 172)	1	2	100	44	2,48	20,74		0,01		76	22				2
7 × 9	2	4	210	44	2,20	20,90				90	10				
7 × « Mois. »	2	10	390	43	1,32	20,84									
8 × 9	1	3	150	44	2,23	20,87	0,01			89	9	1			1

TABLEAU 6

*Taux d'asyndèse en MI chez quatre types de lignées d'addition blé-*Aegilops.
*Asyndesis rate in 4 types of Wheat-*Aegilops *addition lines.*

Type	Nombre de familles	Nombre de plantes	Nombre de cellules	Pourcentage de cellules avec 0 I	2 I	4 I	6 I ou plus	Taux d'asyndèse
5	(a) 4	10	445	81	15	4		19
	(b) 3	8	260	76	22	2		24
7	(a) 7	31	1 482	77	19	3	1	23
	(b) 3	5	169	67	25	4	2	31
8	(a) 2	4	195	83	16	1		17
	(b) 1	2	100	76	19	4	1	24
9	(a) 4	8	371	87	12	1		13
	(b) 2	3	140	76	21	3		24
« Moisson »	(a)	3	150	91	7	2		9

(a) analyse 1979
(b) analyse 1980.

La fréquence de cellules mères du pollen présentant 2 univalents ou plus en MI permet d'apprécier le taux d'asyndèse des lignées d'addition aux générations F_7 de R_2 et F_8 de R_2 (tabl. 6). Chez toutes les lignées analysées, le taux d'asyndèse est supérieur à celui de « Moisson ». A ce niveau de sélection, on peut donc admettre que les déviations observées sont liées à la présence du ou des chromosomes additionnels. Seules, les lignées du type 7 présentent un taux d'asyndèse plus élevé que l'ensemble des lignées ($P\chi^2 < 0{,}20$). On peut également remarquer l'effet significatif de l'année 1980 sur le taux d'asyndèse. Par ailleurs, chez les lignées d'addition mono- ou ditélosomique qui ont

pu être analysées, le taux d'asyndèse est toujours plus élevé que lorsque l'addition porte sur un chromosome entier.

Le taux de transmission est très variable, d'un type à l'autre. Il est estimé par la méthode du maximum de vraisemblance à partir du nombre de plantes à 2 n = 42, 43 ou 44 en F_2 (lignée d'addition × « Moisson »), et en F_1 de R_1 « Moisson » × (lignée d'addition × « Moisson ») ou (lignée d'addition × « Moisson ») × « Moisson ». (méthode adaptée pour ce type de calcul par G. DOUAIRE.) Le taux de transmission du chromosome ajouté diffère chez les gamètes mâles et femelles et entre les différents types de lignées (tabl. 7). Du côté femelle, le taux de transmission avoisine 0,40, alors qu'il varie beaucoup plus du côté mâle et qu'il est généralement plus faible que du côté femelle. Les lignées v 246 et v 260, qui sont regroupées dans le type 5, ont des taux de transmission similaires, que ce soit du côté mâle ou du côté femelle. La lignée v 208, qui représente le type 7, a un taux de transmission élevé du côté mâle. Les lignées v 22 et v 394, qui appartiennent au type 4, ont des taux de transmission assez faible du côté mâle. Les faibles divergences entre sous-groupes peuvent être dues au fait que les analyses n'ont pas toutes été réalisées la même année.

TABLEAU 7

Taux de transmission du chromosome ajouté chez 5 lignées d'addition monosomique appartenant à trois types.

Transmission rate of additionnal chromosomes in fire wheat - Aegilops *monosomic addition lines belonging to 3 types.*

Type		4		5		7
lignées		v 22	v 394	v 246	v 260	v 208
gamète ♀	n = 21	0,50	0,64	0,60	0,66	0,75
	n = 22	0,50	0,36	0,40	0,34	0,25
gamète ♂	n = 21	0,80	0,84	0,84	0,76	0,73
	n = 22	0,20	0,16	0,16	0,24	0,27

Le taux de transmission du chromosome ajouté constitue un élément important dans la stratégie à adopter lors de l'introduction des lignées d'addition dans les programmes de sélection.

La stabilité chromosomique est observée sur la descendance de plantes présentant un comportement méiotique régulier et dérivant d'au moins 6 générations d'autofécondation après le dernier rétrocroisement (tabl. 8). La proportion de plantes à 2 n = 44 (comparée à celle des plantes ayant 42, 43 ou 45 chromosomes) est moins élevée chez les lignées de types 7 et 9, que pour les autres types ($P\chi^2 < 0.40$). Ce pourcentage de plantes à 44 chromosomes avoisine 80, alors qu'il est de l'ordre de 90 pour les 4 autres types.

Le comportement méiotique et, notamment, le taux d'asyndèse ne suffisent pas pour expliquer ces différences. Il en est de même du taux de transmission calculé à partir des gamètes fonctionnels mâles ou femelles d'une lignée d'addition monosomique, qui reflète la compétition entre les gamètes à n = 21 et n = 22. La stabilité chromosomique d'une lignée d'addition traduit également des phénomènes de compétition entre les gamètes normalement formés, à n = 22, et les gamètes non conformes, à n = 21, pouvant

TABLEAU 8

Stabilité chromosomique des lignées d'addition disomique identifiées.

Chromosome stability in the identified disomic addition lines.

Type	Nombre de lignées	Nombre de plantes dénombrées	Nombre de plantes à 2 n =			
			42	43	44	autres
4	22	526	8	32	476	10
5	4	123	3	10	108	2
6	3	70	1	5	63	1
7	11	310	9	47	251	3
8	2	31		2	28	1
9	6	127	4	22	101	

résulter d'un certain taux d'asyndèse. Le manque de stabilité chromosomique des types 7 et 9 semble différent. Chez les lignées du type 7, il peut s'expliquer par un taux d'asyndèse plus élevé, alors que le taux de transmission du chromosome additionnel est, par rapport aux autres types, élevé du côté mâle mais faible du côté femelle (tabl. 6 et 7). Chez les lignées du type 9, le taux d'asyndèse est faible, mais le taux de transmission n'a pas été calculé.

En définitive, il apparaît que chaque chromosome additionnel a un effet plus ou moins marqué au niveau cytologique qui s'ajoute aux effets génétiques propres.

IV. CONCLUSION

La création des lignées d'addition qui a pour but d'introduire, dans un génotype donné, un ou une paire de chromosomes étrangers, présente des difficultés. Dans le cas présent, l'utilisation de 2 espèces « receveuses » (*T. aethiopicum* et *T. aestivum*) ainsi que les recombinaisons survenant entre les génomes D et D^v de *T. aestivum* et d'*Ae. ventricosa* ont compliqué singulièrement l'extraction et l'identification des lignées d'addition. L'hétérogénéité structurale de départ n'a pu être totalement éliminée, en raison du nombre limité de rétrocroisements par « Moisson », qui ont pu être réalisés (fig. 1). Huit générations d'autofécondations ont assuré un retour à l'homozygotie sans toutefois aboutir à un fond génétique homogène pour l'ensemble des lignées. L'information génétique codée par *T. aethiopicum* ou par le génome D^v d'*Ae. ventricosa* (anthocyane de glumes ou de glumelles, présence de barbes, sensibilité à la rouille jaune, résistance au piétin-verse), se trouve incluse dans le génome receveur de certaines lignées d'addition.

Par ailleurs, la possibilité de recombinaisons entre le chromosome additionnel M^v et le génome receveur n'est pas à exclure (DELIBES *et al.*, 1977). Ceci confirme que, dans un croisement interspécifique, un chromosome ajouté n'est pas totalement à l'abri des remaniements ou des recombinaisons. Une introgression fortuite est donc toujours possible. Elle est quelquefois prévisible (cf. les générations F_1 et F_1'). Il se peut également que les différences de structure chromosomique entre les partenaires aient une influence sur les recombinaisons entre chromosomes homéologues.

Il faut encore souligner la relative instabilité chromosomique des lignées d'addition qui, sans contrôle cytologique ou sans sélection pour un caractère apporté par le chromosome additionnel, aboutit généralement à sa perte.

Quoi qu'il en soit, le matériel obtenu présente un intérêt incontestable par :

— la création d'une diversité génétique importante ;

— la possibilité d'études, aussi bien au niveau des processus évolutifs impliquant les espèces concernées que du déterminisme génétique des caractères, ou de l'élaboration des méthodes de sélection adaptées à ce matériel ;

— l'apport, chez le blé tendre, de caractéristiques intéressantes que l'on sait aujourd'hui transférer dans les chromosomes du blé.

Reçu le 2 juin 1981.
Accepté le 18 janvier 1982.

REMERCIEMENTS

Nous remercions toutes les personnes qui ont contribué à ce travail et toutes celles qui ont aidé à sa publication.

Nous remercions particulièrement Y. CAUDERON et C. POISSON, qui ont accepté d'être les lecteurs de cet article et ont apporté leurs critiques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alston F. H., 1970. The addition of individual chromosomes of *Aegilops squarrosa* to *Triticum durum*. *Cytologia*, **35** (3), 402-409.

Baier A. C., Zeller F. J., Fischbeck G., 1974. Identification of three chromosomal interchanges in common wheat *T. aestivum* L., *Can. J. Genet. Cytol.* **16**, 349-354.

Bennet M. D., Smith J. B., Kemble R., 1972. The effect of temperature on meiosis and pollen development in wheat and rye. *Can. J. Genet. Cytol.*, **14** (3), 615-624.

Bourgeois F., Dosba F., Douaire G., 1978. Analyse et identification des translocations réciproques présentes chez le géniteur V.P.M. et les variétés « Marne », « Moisson » et « Roazon ». *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (4), 411-429.

Delibes A., Dosba F., Otero C., Garcia Olmedo, F., 1981. Biochemical markers associated with two M^v chromosomes from *Aegilops ventricosa* in wheat-*Aegilops* addition lines. *Theor. appl. Genet.* **60**, 5-10.

Delibes A., Sanchez-Monge R., Garcia Olmedo F., 1977. Biochemical and cytological studies of genetic transfer from the M^v genome of *Ae. ventricosa* into hexaploid wheat. A progress Report. *Proc. 8th. Eucarpia Congress.* Madrid. 81-89.

Dosba F., Cauderon Y., 1972. A new interspecific hybrid : *T. aestivum* ssp. *vulgare* × *Aegilops ventricosa*. *Wheat Inf. Serv.*, **35**, 22-24.

Dosba F., Doussinault G., 1978. Création de lignées de blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Ae. ventricosa*. *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (1), 27-44.

Dosba F., Doussinault G., 1981. Les lignées d'addition blé-*Aegilops ventricosa*. I. Etude du comportement vis-à-vis du piétin-verse des différentes lignées obtenues. *Agronomie*, **1** (6), 503-511.

Dosba F., Doussinault G., Rivoal R., 1978. Extraction, identification and utilization of the addition lines *T. aestivum* - *Ae. ventricosa*. *Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp.* New Delhi, 332-337.

Dosba F., Tanguy A. M., Douaire G., 1980. Study of the characteristics linked to an M^v chromosome of *Aegilops ventricosa* in an addition line wheat × *Aegilops*. *Cereal Res. Commun.*, **8** (3), 501-507.

Driscoll C. J., 1972. Wheat-*Triticum kotschyi* (*Aegilops variabilis* 2 n = 28) addition lines. *Aust. Wheat Cytogenet. Newsletter*, **5**, 2.

Ecochard R., 1963. Caractéristiques génétiques de certains *Triticum* d'Ethiopie résistants à *C. herpotrichoides* et à *P. graminis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **13** (1), 5-25.

Kimber G., 1967*a*. The addition of the chromosomes of *Ae. umbellulata* to *T. aestivum* var. « Chinese Spring ». *Genet. Res.* Camb., **9**, 111-114.

Kimber G., 1967*b*. The incorporation of resistance of *Aegilops ventricosa* to *Cercosporella herpotrichoides* into *Triticum aestivum*. *J. agric. Sci.*, **68** (3), 373-376.

Larsen J., 1973. The role of chromosomal interchanges in the evolution of hexaploid wheat *Triticum aestivum*. *Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Mo. agric. Exp. Stn*, Columbia, 87-93.

Lilienfeld F. A., Kihara H., 1951. Genome-analysis in *Triticum* and *Aegilops*. X. Concluding review, *Cytologia*, **16**, 101-123.

Maan S. S., 1979. Cytoplasmic relationships among the C and M genome *Aegilops* species. *Proc. 5th Int. Wheat. Genet. Symp.* New Delhi. **1**, 231-260.

Riley R., 1968. The basic and applied genetics of chromosome pairing. *3rd Int. Wheat Genet. Symp.* Canberra, 185-195.

Riley R., Coucoli H., Chapman V., 1967. Chromosomal interchanges and the phylogeny of wheat. *Heredity*, **22**, 233-248.

Siddiqui K. A., Jones J. K., 1967. Cytogenetic studies of intergeneric hybrids involving *Ae. ventricosa* and species of *Triticum*. *Can. J. Genet. Cytol.*, **9**, 776-784.

Simonet M., 1952. Sur l'étude méiotique des hybrides *Aegilops ventricosa* avec des blés tétraploïdes et de leurs trihybrides *Ae. ventricosa* × *T. durum* et *Ae. ventricosa* × *T. dicoccum* avec *Triticum vulgare*. *Ann. Amélior. Plantes*, **2**, 175-189.