

RECHERCHES BIOSYSTEMATIQUES SUR LE GENRE *Dactylis* L.

Par AMIROUCHE Nabila

Laboratoire de Génétique-Ecologique  
U.S.T.H.B. - I.S.N. - Bob Ezzouar ALGER

R E S U M E

Diverses **méthodes d'étude** et d'analyses **multidisciplinaires** sont **appliquées** à 26 **échantillons** de **dactyles récoltés** dans différentes conditions **éco-géographiques** de l'Algérie du Nord.

L'évaluation de **critères** diagnostiques et, en particulier, les analyses histotaxiques utilisant les moyens d'**investigations** de la microscopie **électronique à balayage** mettent en évidence toute la **complexité** de ce genre en Algérie.

Les analyses du **polymorphisme phénotypique** utilisant des méthodes informatiques de traitement de **données**, ont permis de dégager des **unités** définies principalement par les **caractères** de la panicule.

Certaines **unités** sont stables et **homogènes** d'autres, au contraire, sont **très polymorphes**.

Les analyses **cytogénétiques** montrent une **stabilité** apparente du **génome** de base. La **corrélation** entre le taux de **tétravalents** et le **degré** de **plasticité** phénotypique des populations est **établie**.

La distribution **éco-géographique** des deux cytotypes mis en **évidence** ( $2n = 14$ ;  $2n = 28$ ), restreinte et **spécialisée** chez les **diploïdes**, large chez les **tétraploïdes**, semble en rapport avec les conditions **mésoclimatiques**.

L'auto-incompatibilité quasi générale, la présence de pollen stérile mais surtout, l'allogamie préférentielle suggèrent des phénomènes d'adaptation, d'évolution et de spéciation inachevés dans ce complexe polyploïde.

#### 1. PROBLEMES ET BUTS POURSUIVIS

La valeur fourragère des dactyles suscite, dans le monde, de nombreuses études taxonomiques, génétiques, physiologiques, écologiques... Cette valeur représente pour notre pays un élément d'avenir sur le plan pastoral.

Les dactyles sont des Graminées vivaces rattachées, à la tribu des Festucées. Ils sont aujourd'hui rassemblés dans un complexe spécifique polyploïde: *Dactylis glomerata* L. Malgré ses multiples travaux dont il fait l'objet jusqu'à présent, il se présente comme un genre très difficile caractérisé par un polymorphisme phénotypique considérable. En outre, sa vaste aire de distribution géographique et son développement dans des conditions écologiques extrêmement variées incitent à l'étude et la connaissance de la structure de ses populations et des liens génétiques et écologiques qui les unissent.

La mise en évidence d'entités génétiques, les écotypes notamment, adaptées à des conditions écologiques données, permettraient d'envisager l'utilisation et l'extension des dactyles dans les plans d'aménagement pastoraux.

Parmi les nombreuses études réalisées jusqu'ici, très peu d'entre elles prennent en référence des dactyles algériens. Il s'agit dans la majorité des cas, de quelques échantillons récoltés dans des localités isolées, ce qui souligne toute la

complexité des dactyles de notre territoire. C'est pourquoi nous avons pensé qu'une première étude globale menée sur le genre *Dactylis* en Algérie, devrait tenir compte de la préoccupation suivante "Accumuler de nouvelles données de base pour établir Les fluctuations et Les caractéristiques phénotypiques des populations": Une telle préoccupation ne peut être satisfaite, dans un premier temps, que par des analyses biosystématiques appliquées à des populations naturelles récoltées dans divers biotopes.

Nos analyses sont appliquées à vingt six (26) populations récoltées en Algérie du Nord. Les récoltes sont effectuées dans diverses formations végétales localisées dans Les étages bioclimatiques humide, sub-humide et semi-aride (Fig. 1).

La méthodologie développée s'applique aux populations récoltées dans la nature et à leurs descendants cultivés en milieu expérimental homogène. Elle fait appel à des méthodes d'étude et d'analyses de diverses disciplines. : Evaluation de caractères diagnostiques classiques, recherches histologiques notamment par des moyens d'investigations utilisant la microscopie électronique à balayage, analyse de polymorphisme morphologique, utilisant des méthodes multivariées de traitement de données, analyses caryologiques, cytogénétiques et de biologie de La reproduction.

## 2. CONSIDERATIONS CRITIQUES SUR LES CRITERES DIAGNOSTIQUES

En retraçant l'aperçu historique des classifications du genre *Dactylis*, il en est ressorti toutes les difficultés rencontrées par les spécialistes. On dénombre, en effet, plus de 200 dénominations spécifiques et intra-spécifiques attribuées

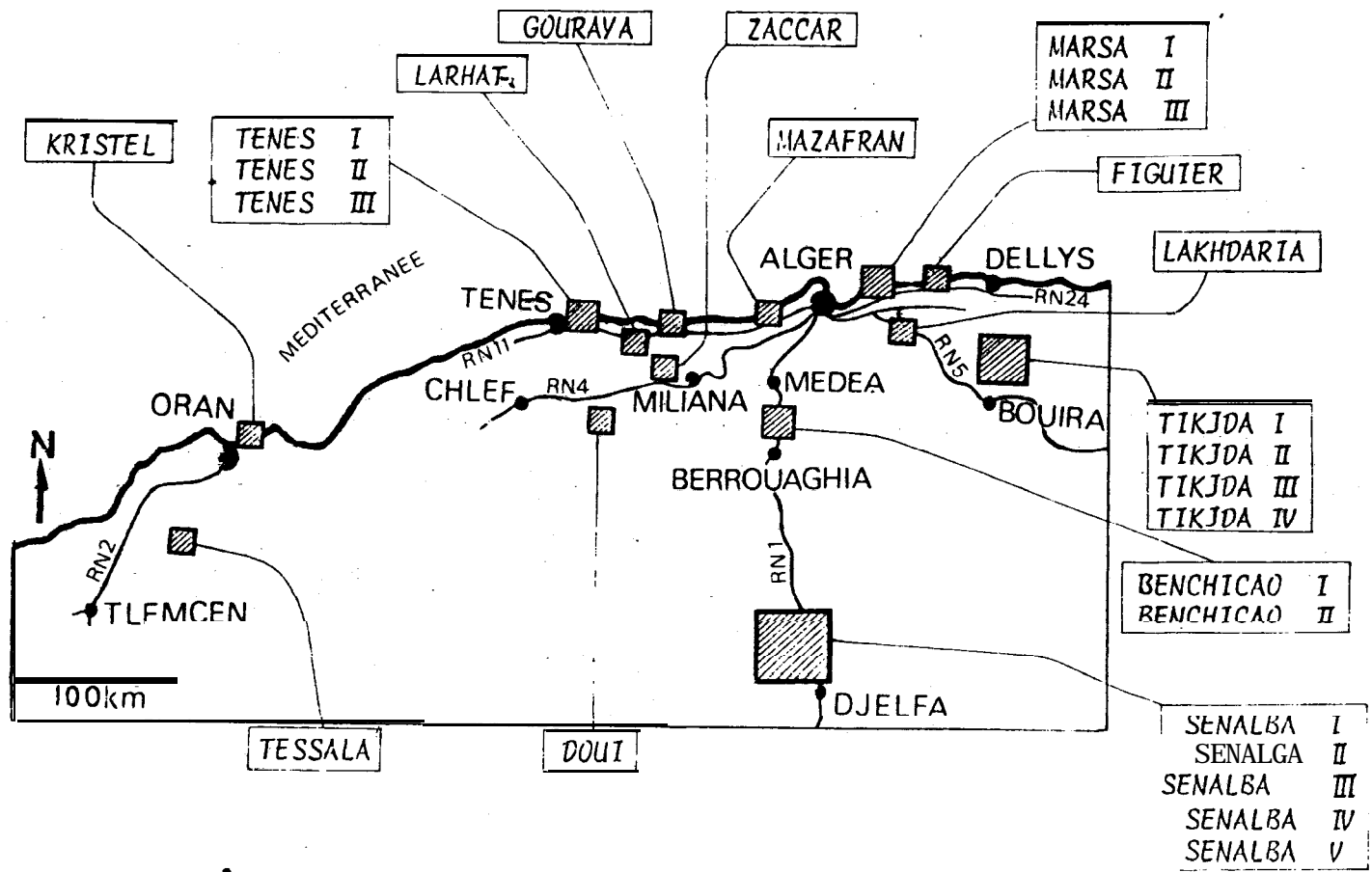


FIGURE 1 LOCALISATION GEOGRAPHIQUE DES 26 ECHANTILLONS DE DACTYLES ETUDIES.

à ce genre. Aujourd'hui, à l'issue du travail synthétique de BORRIL (1978), on admet dans ce complexe 15 taxons diploïdes, ( $2n = 14$ ), 5 taxons tétraploïdes ( $2n = 28$ ) et un cytotype hexaploïde ( $2n = 42$ ). Parmi Les dactyles d'Algérie, MAIRE (1955) reconnaît une seule espèce, *Dactylis glomerata*, qu'il subdivise en 5 variétés et 8 formes. QUEZEL et SANTA (1962) n'évoquent qu'une seule espèce au sens large soulignant son caractère très polymorphe. Depuis les travaux de STEBBINS et ZOHARY (1959) repris et complétés par le travail synthétique de BORRILL (1978), on reconnaît en Algérie 5 sous-cspbccs de *Dactylis glomerata* :

- . Diploïdes:
  - *D. g.* ssp. *santal* STEBBINS et ZOHARY (1959)
  - *D. g.* ssp. *mairei* STEBBINS et ZOHARY (1959)
  - *D. g.* ssp. *castellata* PARKER et BORRILL (1972)
- . Tétraploïdes:
  - *D. g.* ssp. *hispanica* Roth.
  - *D. g.* *marina* (Hayek) BORRILL (1978)

De toutes Les flores et ouvrages spécialisés récents que nous avons pu consulter, et qui \*prennent en référence des échantillons algériens, les variétés et formes décrites par MAIRE ne sont plus adoptées. Dans les diagnoses de ces flores, Les caractères qualitatifs particulièrement les caractères floraux occupent une place prépondérante. (Fig.2).

La forme et l'aspect de l'extrémité de la lemme demeurent Les plus utilisés depuis le travail pionnier de DOMIN en 1943. Cependant, les termes descriptifs qui se rapportent à ces caractères sont peu précis et parfois équivoques.

Les examens que nous avons effectués sur tes lemmes de 26 populations de terrain, à partir d'un ensemble de paramètres,

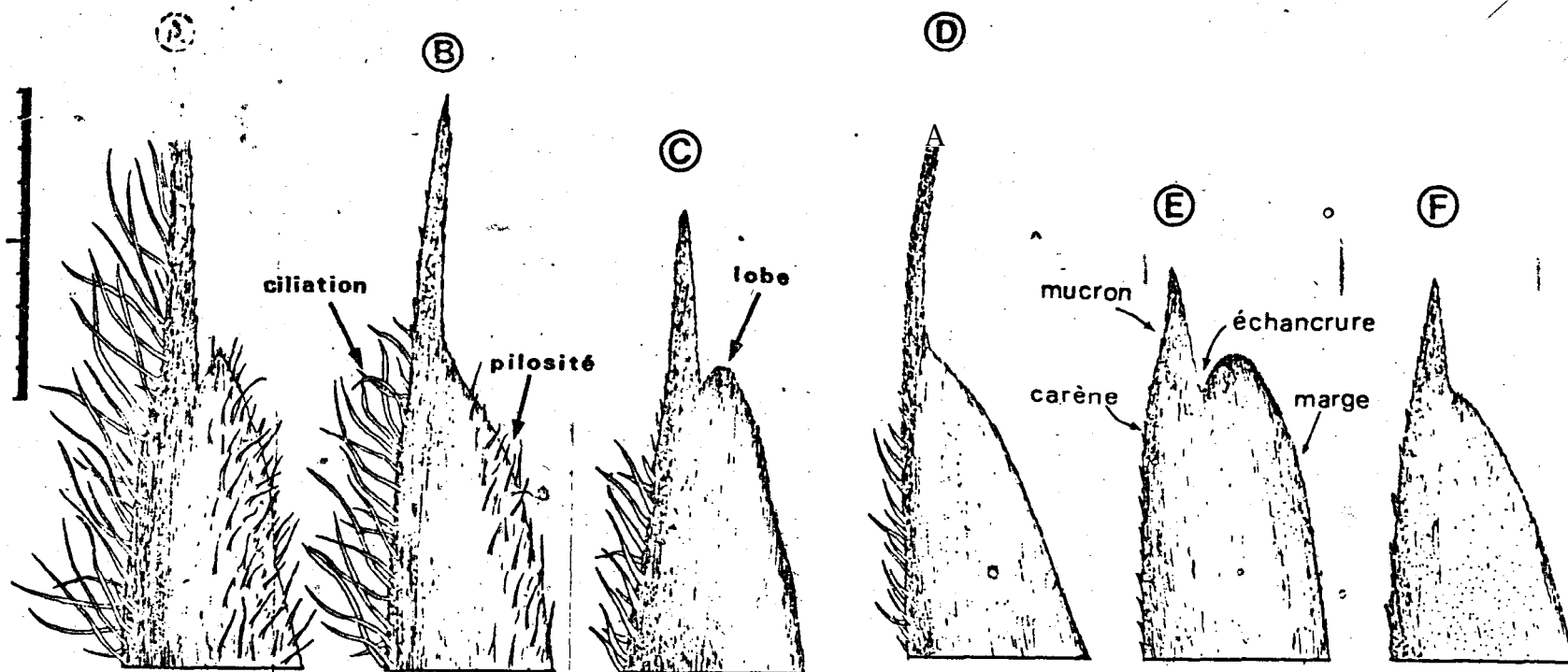


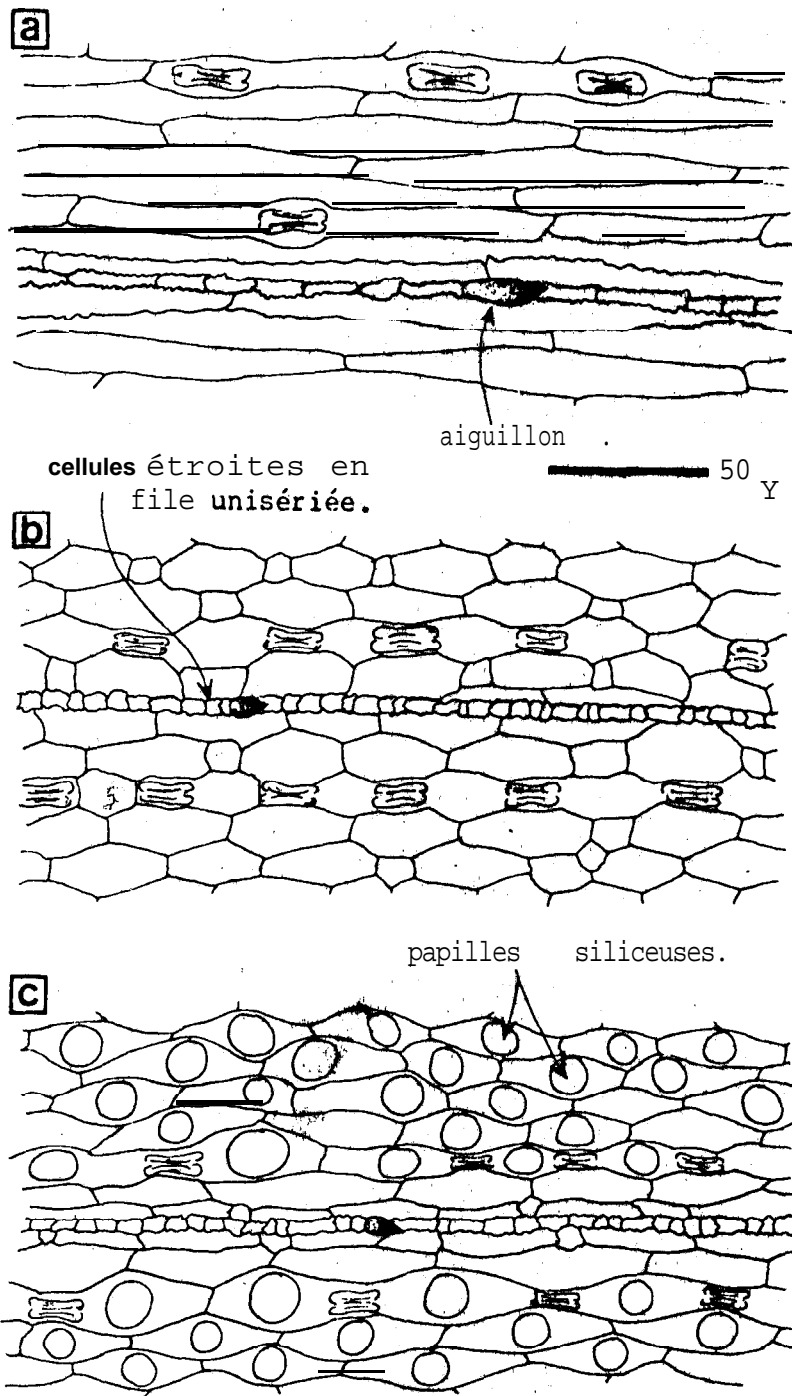
FIGURE 2 : Représentation des principaux types de lemmes des échantillons algériens de Dactyles.

( les six types proposés, A, B, C, D, E & F, ont été définis et rangés selon l'importance de la ciliation sur la carène et de la pilosité sur les marges. Les lobes, expansions terminales des marges et dont la profondeur de l'échancrure est très variable, sont observés dans les lemmes de type A, C & E ; les autres lemmes en sont dépourvus.)

principalement qualitatifs soulignent pour **les** échantillons diploïdes et tétraploïdes une **hétérogénéité** très forte qui rend **difficile** Leur caractérisation taxonomique.

Nous avons décrit, par rapport à ces **caractères** qualitatifs, six types principaux de **lemmes**. La **difficulté** principale **découle** du fait que nos échantillons **présentent**, presque tous, **les 6** types de **lemmes**. En outre, **ils** sont constitués d'un minimum de **25%** d'individus à lemme non-lobée; type de **lemme** qui caractérise **la** sous-espèce *glomerata* au sens strict, pourtant non reconnue en Afrique du Nord. **De plus, les fréquences** des différents types de **lemmes** dans nos échantillons ne sont pas **correlées** à un quelconque gradient **bioclimatique** comme cela est postulé pour certaines populations **méditerranéennes** (FALCINELLI et **Coll.**, 1983). **Dans** l'ensemble, **les** diploïdes paraissent plus homogènes que **les** tétraploïdes.

Au plan histotaxique **Ces observations** effectuées sur Les échantillons de terrain et de cultures expérimentales, tant en microscopie photonique qu'en microscopie **électronique** à balayage, nous ont permis de **décrire trois(3)** types fondamentaux d'épidermes (Fig. 3), à cellules cubiques longues, à **cellules hexagonales** de **taille** moyenne et à cellules courtes pourvues de papilles **silicieuses**. Ce dernier type d'épiderme est caractéristique de populations **tétraploïdes** se **développant** sur falaises maritimes à Ténés, **Ca Marsa**, Le Figuiier. La stabilité de ce type d'épiderme, après culture, autorise d'identifier ces populations comme appartenant **au** type Marina' **décrit** par **BORRILL** (1957, 1961). Les autres **populations** **montrent**, par rapport au changement de milieu, une **sensibilité** plus importante. C'est cependant, **le** groupe **tétraploïde** de montagne et de l'intérieur (Tikjda, Zaccar, Senalba)



**FIGURE 3 :** Représentation schématique des trois types fondamentaux d'épidermes de dactyles algériens.

- a-** Epiderme à cellules longues sans papille .
- b-** Epiderme à cellules moyennes sans papille.
- c-** Epiderme à cellules courtes avec papilles



qui montrent le plus de stabilité. Néanmoins, l'apparenté de ce groupe avec le type *Hispánico* très large est difficile à établir. Pour ce qui concerne les diploïdes, la variabilité importante qui les caractérise, empêche de les rattacher à tel ou tel taxon connu.

Des examens complémentaires de l'ultrastructure des cires épicuticulaires ont été effectués. IL ne nous ont pas permis, au stade actuel de nos investigations, d'établir une corrélation entre, d'une part, les types de cristaux de cire et le taux d'encroûtement et, d'autre part, les principaux facteurs de l'environnement.

### 3. ETUDE MULTIVARIEES DE LA PLASTICITE MORPHOLOGIQUE

L'analyse de la diversité phénotypique, Les relations et affinités qui unissent les populations sont abordées par un ensemble de méthodes numériques multivariées: Analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales, classification ascendante hiérarchique. Ces méthodes sont complétées, pour l'étude des caractères, par le calcul de ESCOFIER (1979).

Les études sont réalisées en plusieurs étapes successives relatives à des analyses globales ou partielles des populations naturelles et de cultures.

Nos analyses prennent en considération 15 caractères morphologiques de chaume, de la panicule et de l'épillet. Ces caractères ont été sélectionnés en évitant ceux qui nous semblaient invariants ou ceux déjà inclus dans une mesure et pouvant entraîner des phénomènes de redondance; cette démarche

est préconisée par les spécialistes de taxonomie numérique (SOKAL et SNEATH, 1973; BENZECRI et coll., 1973); (BENZECRI et BENZECRI, 1984).

a. Importance et hiérarchie des caractères étudiés

Les résultats obtenus par les diverses méthodes numériques font ressortir une nette concordance des différentes études de populations naturelles et de culture.

D'un point de vue synthétique, une forte hiérarchisation des caractères utilisés se dégage. Elle met en évidence 3 groupes de caractères distincts correspondant chacun à une partie de la plante et qui sont, par ordre d'importance décroissant, relatifs à la panicule, au chaume et à l'épillet.

- Pour la panicule, les caractères les plus discriminants sont ceux qui traduisent l'ampleur et la structure spatiale de la panicule. Ils se présentent en un groupe homogène linéairement corrélés les uns aux autres. Ces caractères expriment pour la panicule une forme pyramidale ou spiciforme.

- Pour le chaume, les caractères montrent par contre une grande sensibilité aux conditions du milieu. En importance, ils succèdent aux caractères de la panicule avec relativement une homogénéité moindre et une indépendance les uns vis à vis des autres plus élevée. Parmi eux, la longueur du limbe de la feuille culmaire supérieure est le plus discriminant.

- Pour l'épillet, les caractères se présentent comme les moins variables et forment un groupe indépendant de la panicule et du chaume.

En définitive, les caractères de la **panicule** apparaissent comme des **critères** très importants dans la **différenciation** des **dactyles** algériens. Ces caractères sont pourtant très peu utilisés dans les flores actuellement en usage; contrairement à ceux de **l'épillet** qui se présentent à l'issue de nos analyses, comme ayant très peu d'intérêt dans la **différenciation** des **populations**.

b. **Les populations**: Amplitude de variation, relation et différenciation phénotypique.

Toutes Les analyses **multivariées** prennent en compte les individus sans tenir compte de leur appartenance, au préalable, à tel ou tel taxon et de Leur niveau de ploïdie.

Globalement, il ressort de nos analyses, des ensembles qui peuvent être définis par rapport à leur origine biogéographique. Ces ensembles phénotypiques sont constitués de populations dont **l'amplitude** de variation est tantôt large, tantôt restreinte. La figure 4 illustre en A.F.C. cette amplitude de variation et Les **continuités** et discontinuités parmi Les échantillons de terrain. Les déterminations **phénotypiques** de ces ensembles découlent des **synthèses** avec L'étude des **caractères**. Leur stabilité relative et leurs liaisons sont appréhendées par comparaison entre les résultats **d'études** des populations naturelles et de cultures expérimentales'..'

\* Les... di ploïdes

Les populations **diploïdes** constituent un ensemble très distinct du groupe des **tétraploïdes**, (Fig. 5). El les sont **caractérisées** par des tailles moyennes à élevées des caractères de La **panicule** et du chaume avec une **homogénéité** et une stabilité assez forte. Elles ne présentent pas entre-elles des **différences** significatives dans les analyses de terrain.

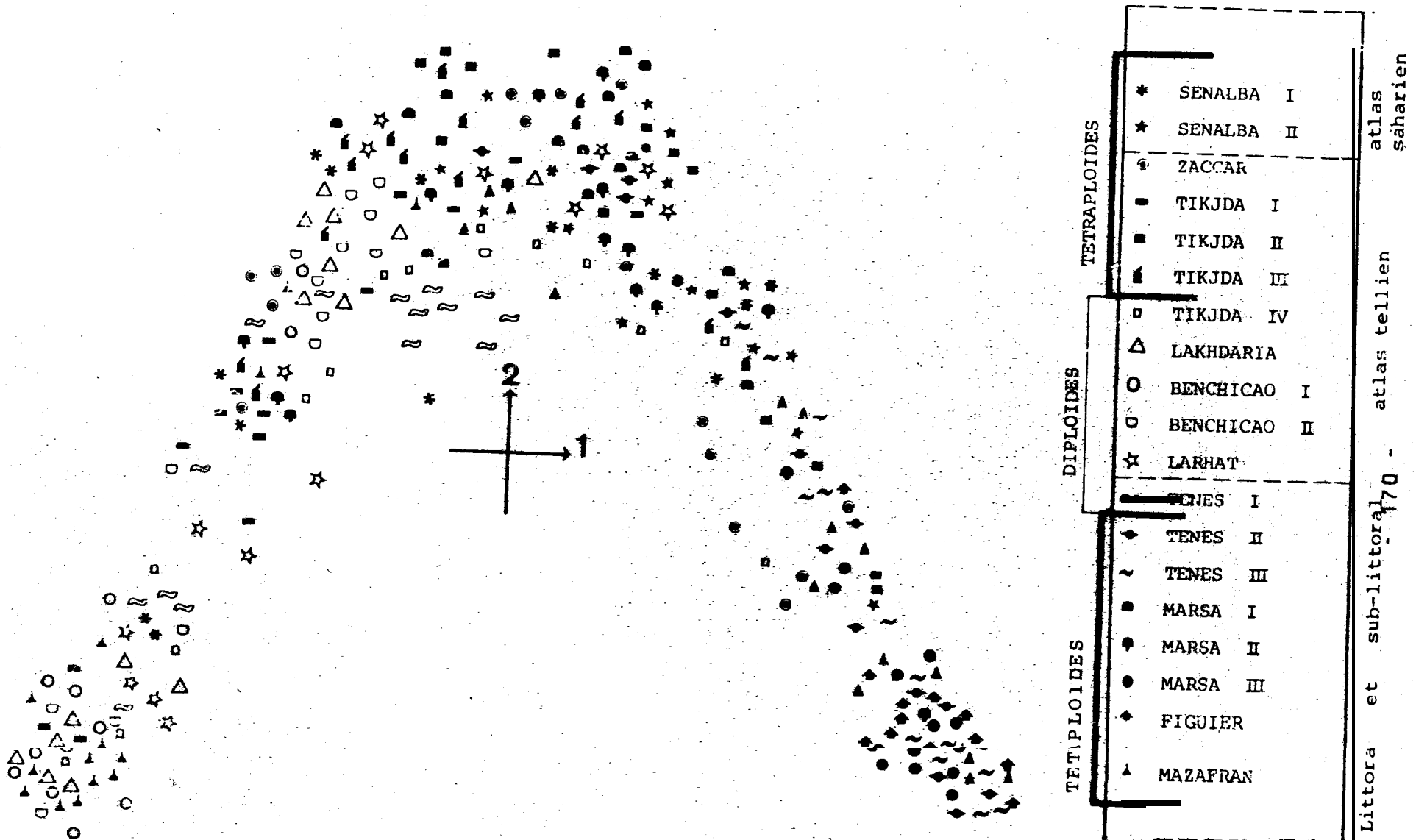


FIGURE 4 : Etude I de l'ensemble des populations naturelles.  
Répartition des points-individus sur le plan des axes 1-2 de  
l'analyse factorielle des correspondances.

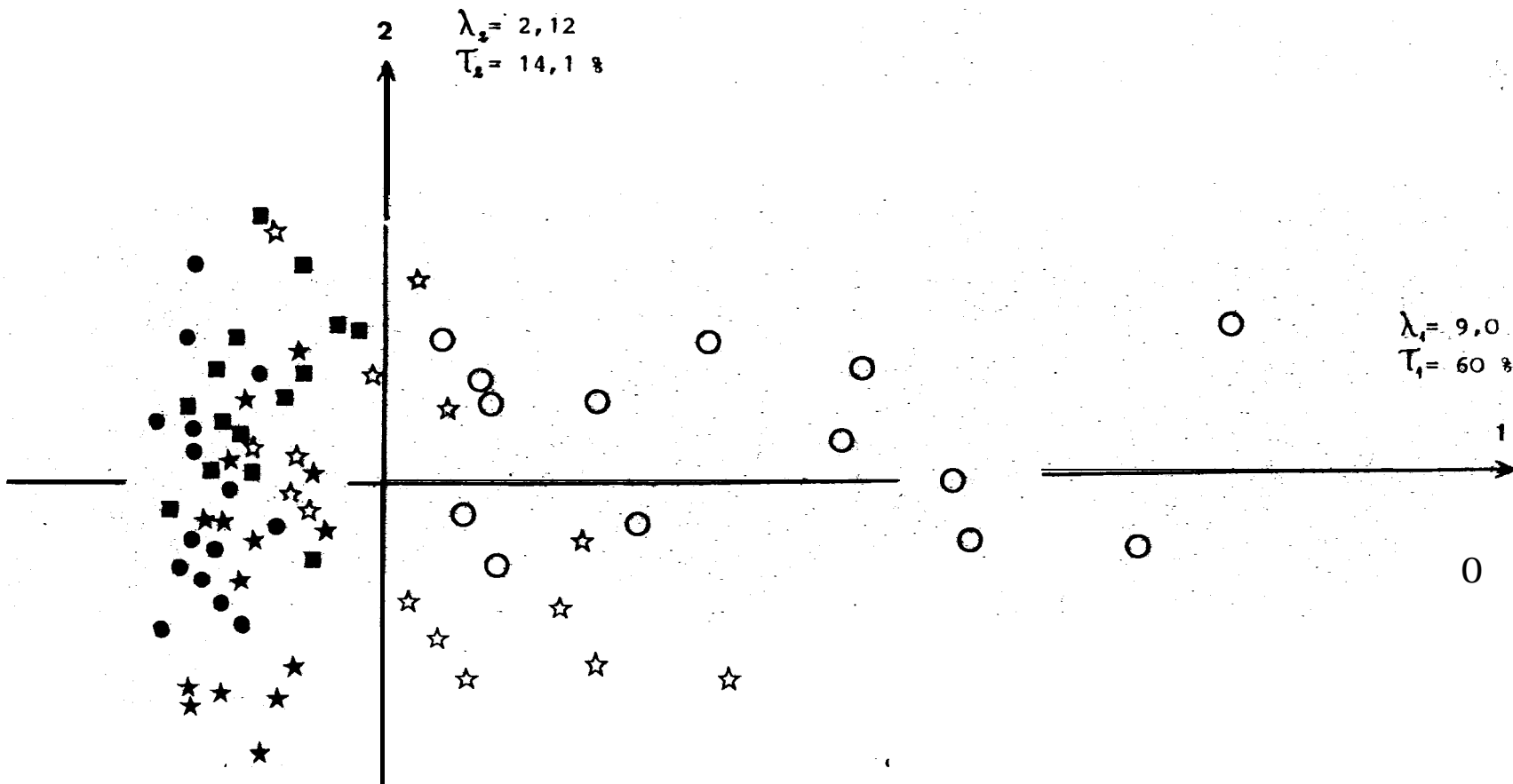


FIGURE 5 : Etude partielle de cinq populations naturelles :  
Répartition des points individus sur le plan des axes 1-2  
de l'analyse en Composantes Principales.'

- Populations diploides:

- BENCHICAO I
- ☆ LARHAT

- populations tétraploides:

- MARSÀ III
- TIKJDA II
- ★ SENALBA II

Après culture, deux groupes de populations au comportement opposé se dégagent des analyses:

. Le premier caractérise par une tendance à l'augmentation de la taille de la panicule et du chaume, concerne en particulier une population de Tikjda et celle de Lakhdaria.

. Le deuxième se distingue par une tendance à une diminution de la taille de la panicule et du chaume, de façon significative, et concerne une population de Benchicao et celle de Larhat.

#### \* Les tétraploïdes

Les populations **tétraploïdes** constituent un ensemble large et polymorphe dans lequel on distingue des populations plus stables et plus **homogènes** que d'autres, formant des **unités** phénotypiques plus ou moins restreintes.

Les **échantillons** littoraux poussant sur falaises et dunes maritimes (**Ténès, Marsa, Figuer**), se regroupent en une unité **phénotypique** particulièrement stable et peu plastique. Les échantillons de cette **unité** se distinguent au plan **phénotypique** par des tailles extrêmement réduites de la panicule et du chaume.

Les **échantillons** de montagne et de l'intérieur **apparaissent** comme des **éléments** d'une **unité** phénotypique plus large **caractérisée** par des tailles moyennes du chaume et de la panicule. Ceux de l'atlas saharien (**Senalba**) sont relativement plus variables que ceux de l'atlas tellien (**Tikjda, Zaccar**), mais sans signification **particulière**.

Les populations **tétraploïdes** sub-littorales, non exposées directement aux embruns, sont **très hétérogènes**. Elles occupent une position **intermédiaire** aux deux **unités** précédentes et montrent des affinités beaucoup plus **marquées** avec les populations de falaises maritimes.

#### 4. ANALYSES CYTOGENETIQUES

Les numérations chromosomiques réalisées sur les échantillons de terrain nous ont permis de confirmer l'existence de deux cytotypes; diploïdes à  $2n = 2X = 14$  et tétraploïdes à  $2n = 4X = 28$ . Ces nombres, sont constants dans toutes les numérations et nous n'avons pas observé de phénomène particulier d'aneuploidie.

Les caryogrammes établis pour certaines populations dégagent une stabilité apparente déjà connue dans ce genre (STEBBINS, 1971). Au plan morphologique, tous Les échantillons étudiés -montrent des chromosomes métacentriques à sub-métacentriques avec une majorité de métacentriques.

Les comportements des méioses polliniques sont analysés surtout au stade diacynèse.

Pour les diploïdes, les principales configurations montrent des appariements en bivalents droits et en anneaux.

Chez les tétraploïdes, de nombreuses configurations sont observées associant des bivalents et des multivalents dont les plus fréquents sont des tétravalents. Mais, en général, on note une régularité dans les différents stades de la méiose. En définitive, la régularité des méioses et la constance des génomes de base confirment les premiers travaux de cytogénétiques sur ce genre (MUNTZING, 1973), Mc COLLUM, 1958).

La seule concordance de nos résultats avec les types morphologiques que nous avons définis concerne les populations tétraploïdes sub-Littorales: Mazafran, Gouraya, Ténès II, Marsa 1 qui se distinguent par un taux élevé de tétravalents. Ceci suggère, des hybridations fréquentes dans ces zones et donc un processus de spéciation en cours. Dans ce-

sens, deux éléments nous font penser que les dactyles tétraploïdes se structurent en populations plus ou moins stables et qui développeraient des stratégies adaptatives différentes:

- L'altofécondation stricte qui ressort de nos tests expérimentaux avec une orientation probablement préférentielle, est en rapport, d'une part, avec ce taux élevé de tétravalents et, d'autre part, L'ampleur de La panicule qui caractérise les populations sub-Littorales mettant en relief leurs capacités de fécondité et de production de semences.

- De plus ces populations se développent dans des conditions écologiques relativement les plus instables.

Les autres populations tétraploïdes prélevées dans des conditions écologiques plus stables (sur falaises maritimes, en montagnes humide et semi-aride) sont sur un plan phénotypique, plus homogènes et plus facilement définissables. Elles montrent un taux réduit de tétravalent et une panicule plus petite et plus compacte.

Contrairement à La Large répartition biogéographique des tétraploïdes, Les diploïdes se localisent dans des enclaves plus ou moins spécialisées de l'étage bioclimatique sub-humide: sous des formations boisées à pins d'Alep et à Chênes verts à des attitudes allant de 300 à 1000 mètres.

## 5. C O N C L U S I O N

Cette première approche biosystématique des dactyles algériens souligne la complexité de ce genre. Cependant, les données que nous avons accumulées sur le plan diagnostique, histotaxique, morphologique et cytogénétique ont permis:



La mise en évidence des deux cytotypes et l'estimation de leur répartition dans les différentes conditions biogéographiques de l'Algérie du Nord.

• les diploïdes apparaissent comme des populations isolées les unes des autres avec probablement des différenciations génétiques non-apparentes. Ils occupent préférentiellement des habitats particuliers de l'étage bioclimatique sub-humide.

• les tétraploïdes se présentent en unités phénotypiques se succédant dans une large amplitude de variation sans discontinuité. Leur stabilité et homogénéité relatives sont corrélées à l'importance des fluctuations écologiques stationnelles. Les plus polymorphes se rencontrent dans les zones sublittorales où les fluctuations climatiques et les activités anthropiques sont importantes. Les unités phénotypiques les plus homogènes se rencontrent dans les conditions écologiques stables.

En définitive, il existerait chez le dactyle des différenciations génétiques cryptiques traduisant des phénomènes d'adaptation, d'évolution et de spéciation inachevés dans ce complexe polytypique.

#### B I B L I O G R A P H I E

BENZECRI, J.P. et COLL., 1973 - L'analyse des données. Tome I - La taxonomie. Dunod, Paris (1973), 615 p.

BENZECRI, F et BENZECRI J.P., 1984 - Pratique de l'analyse des données. Analyse des correspondances - Exposés élémentaires. Dunod (Paris, 1984). 456 p.

BORRILL M., 1957 - A morphological distinct ecotype of *Dactylis glomerata* L., Nature, 179, 544-545.

- BORRILL M., 1961 - *Dactylis marina* sp. nov. A natural group of related tetraploids forms. J. Linn. Soc. 56, 368, 431 - 439.
- BORRILL M., 1-978 - Evolution and genetic resources in cocks foot. Welsh Plant Breed Stat Ann. Rep. 190 - 209.
- BORRILL M et LINDNER R., 1971 - Diploide tetraploid sympathy in *Dactylis glomerata* New phyt. 70, 6, 1111 - 1124.
- DOMIN K., 1943 - Monograficka studie o rodu *Dactylis* L Acta Bot. Bohema, 14, 3 - 147.
- ECOFFIER B., 1979 - Une représentation des variables dans t'analyse des correspondances multiples ? Rev. Stat. Appl. 27, 4, 37 - 47.
- FALCINELLI M., et coll., 1983 - Valutazione di ecotipi du *Dactylis glomerata* L. I. caratteri botanici. Rev. Di. Agron. 17, 305 - 314.
- GUIGNARD G., 1980 - Contribution à l'étude du genre *Dactylis* dans le massif armoricain. Thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle. Rennes 169 p.
- LUMARET R., 1981 - Structure génétique d'un complexe polyploide: *Dactylis glomerata*. Thèse de Doctorat d'Etat. Montpellier. 168 p.
- Mc COLLUM G. D., 1958 - Comparative studies of chromosomes pairing in natural and induced tetraploid *Dactylis*. Chromosoma. 9, 571 - 605.
- MAIRE R., 1955 - Flore de L'Afrique du Nord. Vol. III Ed. P. Le Chevalier. Paris 1955.
- MUNTZING A., 1937 - The effect of chromosomat variation in *Dactylis*. Hereditas 23, 113 - 235.
- PARKER P. F. et BORRILL M., 1972 - Studies in *Dactylis*. I Fertility relationships in some diploid subspecies. New Phyt. 67, 3, 649 - 662.
- STEBBINS G. L. et ZOHARY D., 1959 - Cytogenetic and evolutionary studies in the genus *Dactylis*. I. Morphology, distribution and inter relationship of the diploid subspecies. Univ. California Publ. Bot. 31, 1, 39 p.

- STEBBINS G.L., 1971 ■ Chromosomal évolution in higher plants.  
Arnold London. 216 p.
- SOKAL R.R. et SNEATH P.H.A., 1973 ■ Principles of numerical  
taxonomy. Freeman et Co., San Francisco., 359 p.
- QUEZEL et SANTA S., 1962 ■ Nouvelle flore de L'Algérie et des  
régions désertiques méridionales. Tome 1 et Tome 2.,  
Paris, Edition du C. N. R. S. 1170 p.