

Les lignées d'addition blé - *Aegilops ventricosa*.

IV. - Caractérisation des lignées et de leurs progéniteurs au moyen des électrophorégrammes des gliadines

Françoise DOSBA (1) & Jean-Claude AUTRAN (*)

avec la collaboration technique d'Anne-Marie TANGUY & Renée BERRIER (*)

I.N.R.A. - Station d'Amélioration des Plantes, Centre de Recherches de Rennes, B.P. 29, F 35650 Le Rheu
(*) I.N.R.A. - Laboratoire de Technologie des Céréales, 9 Place Viala, F 34060 Montpellier Cedex

RÉSUMÉ

La recherche de marqueurs biochimiques du génome M^e a été entreprise à partir des gliadines dans le cas de différentes espèces d'*Aegilops* (tabl. 1) et de lignées d'addition blé — *Aegilops ventricosa* (fig. 1). L'analyse des diagrammes électrophorétiques des *Aegilops ventricosa* ($2n = 28$, génome D^e M^e) et de leurs progéniteurs (fig. 2, 3 et 4) ne permet pas de distinguer avec certitude de marqueurs gliadines spécifiques des génomes D ou M en raison d'un polymorphisme inter et (ou) intraspécifique. La comparaison des diagrammes des géniteurs à l'origine des lignées d'addition sur cytoplasme *Aegilops* (lignées v) et sur cytoplasme blé tendre (lignées m) a permis dans les deux cas de définir les sites spécifiques de l'*Aegilops* (fig. 5a & b). La majorité des lignées v et m analysées présente des diagrammes de type blé tendre. Des diagrammes différents (fig. 6 et 7) n'ont été trouvés que chez un nombre réduit de lignées (tabl. 2 et 3). L'examen approfondi des différents types à partir de matériel déterminé chromosomiquement semble révéler une hétérogénéité structurale résultant de recombinaisons entre les chromosomes des différents génomes A, B ou D mis en présence plutôt qu'un marquage génétique des chromosomes des génomes D et M^e de l'*Aegilops ventricosa*.

Mots clés additionnels : Blé tendre, *Triticum aestivum*, *Aegilops*, Hybridations interspécifiques, Marquage chromosomique.

SUMMARY

Wheat-Aegilops ventricosa addition lines. IV. - Characterization of the lines and their ancestors through gliadin electrophoregrams

The association of biochemical markers with M^e genome was investigated through the use of gliadins in different *Aegilops* species (table 1) and in wheat-*Aegilops ventricosa* alien chromosome addition lines (fig. 1). The electrophoretic patterns of *Aegilops ventricosa* ($2n = 28$, genomes D^e M^e) and its ancestors (fig. 2, 3 and 4) did not allow the detection of unquestionable specific gliadin markers of D or M genomes owing to an inter and (or) intraspecific polymorphism. A comparison of the patterns of the genitors from which addition lines were extracted (on *Aegilops* cytoplasm, v lines and on wheat cytoplasm, m lines) made it possible in both cases to define the sites specific to *Aegilops* (fig. 5a and b). Most of the lines had soft wheat-type gliadin patterns but distinct patterns (fig. 6 and 7) could be found in a small number of lines (tables 2 and 3). An extensive analysis of the different types of patterns from chromosomically well defined material indicated structural heterogeneity associated with rearrangements between the A, B and D genomes rather than chromosomal characterization.

Additional key words : Soft wheat, *Triticum aestivum*, *Aegilops*, Interspecific hybridization, Chromosomal markers.

I. INTRODUCTION

Chez les Triticinées, de nombreux croisements interspécifiques ont été réalisés dans le double but de préciser les relations phylétiques entre les espèces et d'induire une variabilité nouvelle chez le blé.

La réalisation d'analyses génétiques à partir d'un tel matériel est facilitée par l'utilisation de marqueurs chromosomiques et ceux-ci sont, pour le moment, peu nombreux.

Chez les aneuploïdes dérivés de croisements blé × seigle ou blé × *Agropyron*, quelques études ont abouti à la découverte de marqueurs biochimiques utilisables (BERNARD *et al.*, 1977 ; CAUDERON *et al.*, 1978).

Dans le cas d'*Aegilops ventricosa* Tausch ($2n = 28$, génomes D^e M^e), différents marqueurs biochimiques appa-

(1) Adresse actuelle : Station d'Arboriculture fruitière, Centre de Recherches de Bordeaux, La Grande Ferrade, F 33140 Pont-de-La-Maye.

raissent spécifiques des génomes D ou M (DELIBES & GARCIA-OLMEDO, 1973 ; DELIBES *et al.*, 1977a). La spécificité des marqueurs pour l'un ou l'autre génome a été établie par comparaison des diagrammes électrophorétiques d'*Ae. ventricosa* avec, d'une part, ceux d'*Ae. uniaristata* Vis. (génome M^u) ou d'*Ae. comosa* Sibth et Sm. (génome M), d'autre part, ceux d'*Ae. squarrosa* L. (génome D) et du blé tendre ($2n = 42$, génomes ABD), ou du blé dur ($2n = 28$, génomes AB). Trois des marqueurs du génome M sont associés à 2 chromosomes M^v d'*Ae. ventricosa* chez des lignées d'addition blé — *Ae. ventricosa* (DELIBES *et al.*, 1981).

L'emploi des marqueurs biochimiques peut être utile à la fois pour l'identification de ces lignées d'addition (DOSBA, 1982) et pour leur utilisation dans les programmes de sélection. Nous avons donc été amenés à rechercher d'autres marqueurs biochimiques spécifiques du génome M en comparant les différents progéniteurs d'*Ae. ventricosa* à cet *Aegilops* et à détecter d'éventuels marqueurs chromosomiques dans le cas des lignées d'addition blé — *Ae. ventricosa*.

Les protéines de type gliadine possèdent un remarquable polymorphisme inter et intravariétal (KASARDA *et al.*, 1976) ; on a pu les utiliser avec succès pour identifier de nombreux cultivars et lignées de blé (AUTRAN & BOURDET, 1975) ; on a également identifié les chromosomes codant pour leurs différents constituants (WRIGLEY, 1973) et on les considère comme de précieux marqueurs biochimiques (BRANLARD & ROUSSET, 1980). Nous avons donc tenté d'exploiter dans ce travail le potentiel offert par les électrophorogrammes de gliadines ; plus précisément, nous avons cherché à caractériser les différents génomes d'*Ae. ventricosa* puis les chromosomes additionnels des lignées d'addition blé × *Ae. ventricosa* à l'aide des constituants électrophorétiques gliadines.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Matériel végétal

Parmi les *Aegilops*, 4 espèces différentes représentées par 64 souches, ont été analysées :

— *Ae. comosa* Sibth et Sm. ($2n = 14$, génome M) : 2 souches n° 1 et 3 ;

— *Ae. uniaristata* Vis. ($2n = 14$, génome M^u) : 4 souches n° 1, 2, 3, 4 ;

— *Ae. squarrosa* L. ($2n = 14$ ou 28, génome D ou DD) : 40 souches n° 1 à 22, 24 à 30 et 32 à 42. Ces souches appartiennent à différentes sous-espèces et variétés (tabl. 1).

— *Ae. ventricosa* Tausch. ($2n = 28$, génomes D^v M^v) : 18 souches, n° 1 à 8, 10, 11, 18 à 24, 41.

Deux lignées de blé utilisées dans les programmes d'extraction des lignées d'addition ont été étudiées.

— *Triticum aethiopicum* Jakubz. ($2n = 28$, génomes A, B). La souche n° 1 A employée a servi d'espèce « pont » dans le programme de création des lignées d'addition.

— *T. aestivum* (L.) Thell. ssp *vulgare* (Vill.) M.K. ($2n = 42$, génomes ABD). Le cultivar « Moisson » utilisé est le génotype receveur des lignées d'addition.

L'amphiploïde A₂ ($2n = 56$, génomes ABD^v M^v) issu du doublement chromosomique de l'hybride F₁ (*Ae. ventricosa* n° 11 × *T. aethiopicum* n° 1 A) a également été employé.

TABLEAU 1

Classification botanique des souches d'*Ae. squarrosa* analysées.
Botanical classification of *Ae. squarrosa* accessions used.

Souches n°s	2 n	ssp	var.
1, 2, 3, 4, 5	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>meyeri</i>
6	28	<i>strangulata</i>	<i>meyeri</i>
7	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>anathera</i>
8	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>meyeri</i>
9	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>typica</i>
10	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>typica</i>
11	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>typica</i>
13	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>anathera</i>
14	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>meyeri</i>
15	14	<i>strangulata</i>	<i>meyeri</i>
16, 17, 18	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>typica</i>
19	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>meyeri</i>
12, 20	28	<i>strangulata</i>	<i>meyeri</i>
21	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>meyeri</i>
22	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>anathera</i>
24	14	<i>eusquarrosa</i>	?
25	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>typica</i>
26	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>typica</i>
27, 28, 29, 32, 33	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>meyeri</i>
30	14	<i>eusquarrosa</i>	?
34, 35	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>typica</i>
36	14	<i>strangulata</i>	<i>typica</i>
37	14	<i>strangulata</i>	<i>typica</i>
38	14	<i>strangulata</i>	<i>typica</i>
33, 40	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>anathera</i>
41	14	<i>eusquarrosa</i>	<i>meyeri</i>
42	14	<i>strangulata</i>	<i>meyeri</i>

Les 139 lignées d'addition ($2n = 44$) étudiées à partir des récoltes de 1975 à 1979 se répartissent comme suit :

— 75 lignées sur cytoplasme *Aegilops* (lignées v), issues du croisement (*Ae. ventricosa* n° 11 × *T. aethiopicum* n° 1 A) × *T. aestivum* cv. « Moisson »³ suivi de 4 à 7 générations d'autofécondation selon l'année d'analyse (fig. 1). 18 de ces lignées ont été analysées à partir de 2 générations différentes, 5 à partir de 3, et 1 à partir de 4.

— 64 lignées sur cytoplasme blé tendre (lignée m), résultat de l'hybridation (*T. aestivum* cv. « Moisson » × *Ae. ventricosa* n° 11) × *T. aestivum* cv. « Moisson »⁴ et conduites ensuite en autofécondation pendant 1 à 4 générations selon l'année d'analyse (fig. 1). 18 de ces lignées ont été analysées à partir de 2 générations différentes, 5 à partir de 3 et 1 à partir de 4.

Ces 2 groupes de lignées (lignées v et m) diffèrent non seulement par leur cytoplasme mais aussi par le contexte génétique nucléaire. En effet, dans le cas des lignées v, seulement 2 rétrocroisements par « Moisson » ont pu être effectués ; le fond génétique, en dépit des années d'autofécondation qui ont suivi les rétrocroisements, n'est pas totalement équivalent à celui de « Moisson ». Chez les lignées m, malgré les recombinaisons possibles entre les génomes D d'*Ae. ventricosa* et du blé, le contexte génétique est proche de celui de « Moisson » en raison des 4 rétrocroisements par ce cultivar suivis de plusieurs générations d'autofécondation.

A l'intérieur de chacun des 2 groupes (lignées v et m), plusieurs types correspondant à des chromosomes ajoutés différents ont été définis en fonction de caractéristiques cytologiques, morphologiques, agronomiques ou biochimiques (DOSBA *et al.*, 1978 ; DOSBA, 1982).

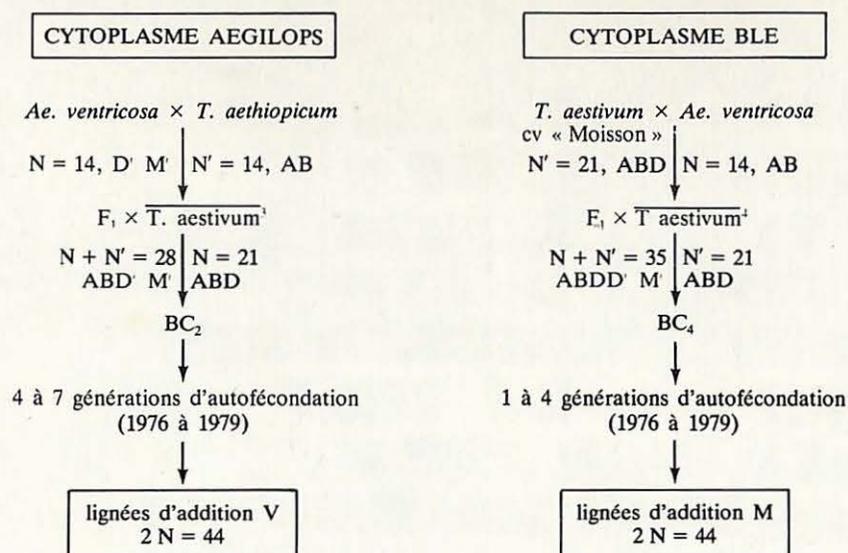


Figure 1

Schéma d'extraction des lignées d'addition v et m.

Scheme for obtaining v and m addition lines.

B. Méthodes

1. Méthodes cytologiques

La majorité des grains analysés de 1976 à 1979 est issue des plantes mères présentant une addition disomique ($2n = 44$) et montrant un comportement méiotique normal avec en moyenne 22 bivalents à la métaphase 1. Quelques plantes avaient une addition monosomique ($2n = 43$) et en moyenne 21 bivalents + 1 univalent en métaphase 1. En 1980, des dénombrements chromosomiques ont été effectués sur la descendance de plantes mères monosomiques pour le chromosome ajouté, afin de détecter le lien éventuel entre les chromosomes additionnels et le marquage biochimique.

Les dénombrements ont été réalisés à partir d'un demi-grain contenant l'embryon germé, l'autre demi-grain correspondant servant à l'analyse des gliadines. La détermination du nombre de chromosomes a été réalisée selon la technique précédemment décrite (DOSBA & DOUSSINAULT, 1978).

2. Extraction et fractionnement des gliadines

Chaque grain ou demi-grain, préalablement écrasé, est mis en suspension dans une solution aqueuse de chloro-2-éthanol à 25 p. 100 (8 μ l de solution par mg de grain) contenant en outre 30 p. 100 de saccharose. Après une nuit de repos à 20 °C, la suspension est centrifugée 10 mn à 3 000 t/mn et le surnageant renfermant la fraction gliadine est utilisé pour le dépôt des échantillons. Le saccharose introduit dans la solution est destiné à accroître la densité de celle-ci, de manière à améliorer la régularité des dépôts dans le gel d'électrophorèse.

Le support d'électrophorèse est un gel de polyacrylamide 6 p. 100 en milieu lactate d'aluminium — acide lactique, pH 3,1, préparé selon la technique de BUSHUK & ZILMAN (1978) et utilisé dans l'appareillage décrit par ces auteurs : gel de 254 \times 134 \times 6 mm.

Après dépôt des extraits gliadines (15 μ l par échantillon), la migration est réalisée pendant 5 h à 70 mA par gel (environ 13 V/cm). Le gel est alors découpé dans son épaisseur et la partie inférieure est colorée dans une solution de bleu de Coomassie R 250 (0,05 p. 100), en milieu trichloracétique 2 p. 100 et éthanol 5 p. 100.

Les bandes électrophorétiques peuvent être repérées grâce à leur mobilité relative (de 0 à 100), le constituant gamma-gliadine majeur de « Moisson » servant de marqueur (mobilité : 45). Leur concentration relative est notée visuellement selon l'échelle : tr., +, ++, +++ (AUTRAN & BOURDET, 1975).

III. RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

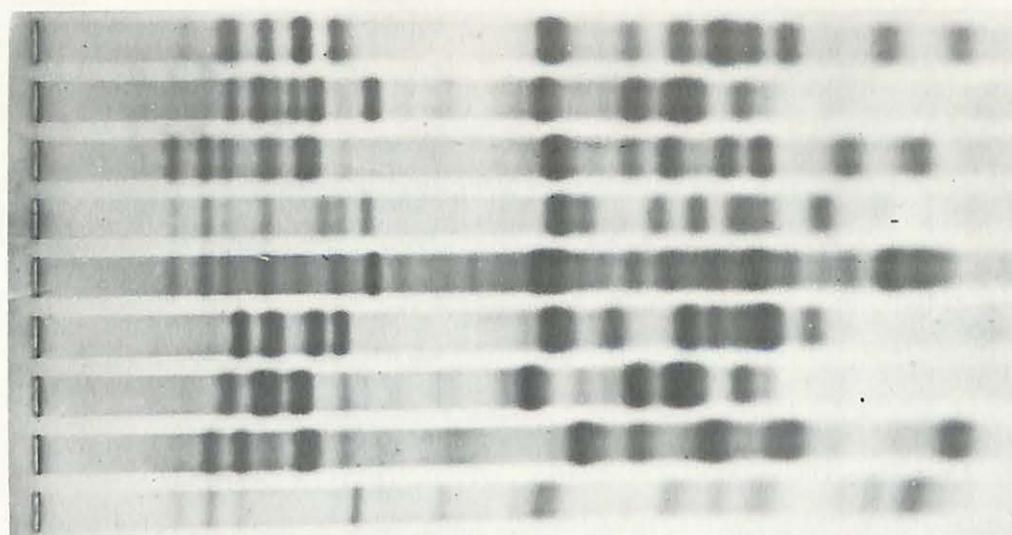
A. Analyse des Aegilops, des blés et de l'amphiploïde A 2

Les Aegilops diploïdes analysés sont des progéniteurs présumés d'*Ae. ventricosa* (génomes D' M').

1. Les Aegilops

Chez *Ae. squarrosa* (génome D), dont 40 souches ont été examinées, il est difficile de dégager un diagramme caractéristique de l'espèce. Comme cela a été déjà signalé (KONAREV, 1970), on peut évidemment remarquer que toutes ces souches ont en commun un plus faible nombre de bandes gliadines (10 à 15) que les blés tendres (20 à 25), ce qui est probablement lié à leur plus faible niveau de ploïdie. De même, la répartition des bandes dans le diagramme diffère de celle des blés. La plupart des souches ont en effet des diagrammes qui ne sont constitués de bandes intenses que dans les régions ω (mobilités 18 à 32) et β - γ (mobilités 45 à 65). Les 3/4 des souches sont d'ailleurs dépourvues de tout composant dans la région α (mobilité 70 à 85).

Dans l'ensemble cependant, comme l'illustre la figure 2, c'est l'extrême polymorphisme des gliadines de ces *Ae. squarrosa* qui retient l'attention et cela confirme de nombreuses observations antérieures sur les espèces diploïdes (KHAKIMOVA & GAVRILYUK, 1973; KHAKIMOVA, 1979; KONAREV, 1973; KONAREV *et al.*, 1976). Sur les 40 souches analysées ici, on peut ainsi dénombrer 31 diagrammes différents avec de nombreux composants présentant des mobilités jamais rencontrées chez les blés. On note, toutefois, des composants ω de faible mobilité (groupe 12-15-18 ou groupe 11-14-16), qui semblent s'identifier à ceux caractéristiques du génome D des blés tendres (WRIGLEY, 1973; SOZINOV & POPE-



Référence des souches

Ae. squarrosa N° 13

Ae. squarrosa N° 14

Ae. squarrosa N° 15

Ae. squarrosa N° 42

" Kolibri " (*)

Ae. squarrosa N° 16

Ae. squarrosa N° 19

Ae. squarrosa N° 20

" Maris Huntsman " (*)

* Blé tendre témoin

Figure 2

Electrophorégrammes des gliadines en gel de polyacrylamide observés chez quelques souches d'*Ae. squarrosa*.

Polyacrylamide gel electrophoregrams of gliadins from some *Ae. squarrosa* accessions.

RELLA, 1976 ; KONAREV *et al.*, 1979) mais seulement chez une très faible minorité de souches (n° 15, 20 et 42), (fig. 2).

Si l'on tente enfin de relier les électrophorégrammes à la classification de l'espèce *Ae. squarrosa* (tabl. 1), on aboutit aux conclusions suivantes :

— les souches d'*Aegilops* présentant des diagrammes identiques appartiennent toujours à la même sous-espèce ; par exemple les souches n° 1-2-3, n° 4-5, n° 16-17-18 sont classées *eusquarrosa*. Mais au sein d'une même sous-espèce, les souches ayant des diagrammes identiques peuvent être regroupées dans des variétés différentes : les souches n° 8-9-32 sont classées *eusquarrosa* var. *meyeri* (n° 8 et 32) ou var. *typica* (n° 9).

— les 2 souches tétraploïdes (n° 12 et 20) n'ont pas de diagramme spécifique par rapport aux souches diploïdes.

— sous réserve d'une exploitation informatique plus complète de la collection des diagrammes, il n'est pas apparu de véritable diagramme-type de l'une ou de l'autre sous-espèce, cela en raison même du polymorphisme intra sous-spécifique. Quelques particularités ont cependant été notées ; la plus importante est l'appartenance à la sous-espèce *strangulata* des 3 souches 15, 20 et 42 qui possèdent apparemment les bandes caractéristiques du génome D des blés tendres. Cette observation confirme certains résultats de LAWRENCE & SHEPHERD (1980) sur les gluténines d'*Ae. squarrosa* et surtout ceux de KONAREV *et al.* (1976) et KONAREV *et al.* (1979), pour qui l'origine du génome D des blés tendres se situerait dans la sous-espèce *strangulata* et non dans la sous-espèce plus primitive *eusquarrosa*.

Deux autres espèces diploïdes : *Ae. comosa* (génome M) et *Ae. uniaristata* (génome Mⁿ) ont été analysées. Comme le montre la figure 3, les 2 souches d'*Ae. comosa* possèdent des diagrammes très différents tandis que les 4 souches d'*Ae. uniaristata* révèlent des diagrammes identiques. Cette dernière espèce avait d'ailleurs été remarquée (KHAKIMOVA, 1979) pour l'absence de variabilité de ses gliadines. Dans l'ensemble, comme pour *Ae. squarrosa*, ces *Aegilops*

possèdent un grand nombre de constituants qui ne sont jamais observés chez les blés actuels.

Les 18 souches analysées chez *Ae. ventricosa* peuvent être regroupées d'après leurs diagrammes gliadines en 3 types principaux (fig. 4). Le 1^{er} de ces types ne comprend que la souche n° 7 dont la particularité est d'être sensible au piétin-verse. Le 2^e comprend 3 souches dont 2 (n° 10 et 11) sont résistantes au piétin-verse. Le 3^e regroupe les 14 autres souches sous un même diagramme. Bien que tous les *Ae. ventricosa* se caractérisent par une absence de constituant dans la zone des ω -gliadines lentes (mobilité 12 à 18) et une absence de composant majeur dans la zone des α -gliadines de blés tendres (mobilité 70-85), ce qui est en accord avec les diagrammes de KHAKIMOVA & MIGUCHOVA (1978), il est impossible de dire avec certitude quelles sont les bandes du diagramme se trouvant sous la dépendance du génome M.

La recherche de marqueurs spécifiques des génomes D et M n'apparaît donc pas aussi simple pour les gliadines que pour d'autres marqueurs biochimiques tels que les protéines U, les phosphatases alcalines, les alcools-déshydrogénases ou les peroxydases (DELIBES *et al.*, 1977b) et cela en raison d'un polymorphisme intraspécifique des gliadines qui peut, chez certaines espèces, se superposer à un polymorphisme interspécifique.

2. Les progéniteurs des lignées d'addition

La comparaison des diagrammes des gènes des lignées d'addition (*Ae. ventricosa* 11, *T. aethiopicum* 1 A et « Moisson ») révèle cependant de grandes différences (fig. 5a). Ainsi les ω -gliadines d'*Ae. ventricosa* diffèrent de façon significative (au sens défini par AUTRAN & BOURDET (1975), c'est-à-dire par au minimum 2 unités d'écart dans l'échelle des concentrations relatives) de celles de « Moisson » par la présence des bandes 20, 23, 25, 28, 34, 36 et l'absence des bandes 12, 15, 18, 24, 31, 38. Au niveau des β - et γ -gliadines, les bandes 47, 49, 51, 56, 59, 65 sont présentes uniquement chez *Ae. ventricosa* alors que cette

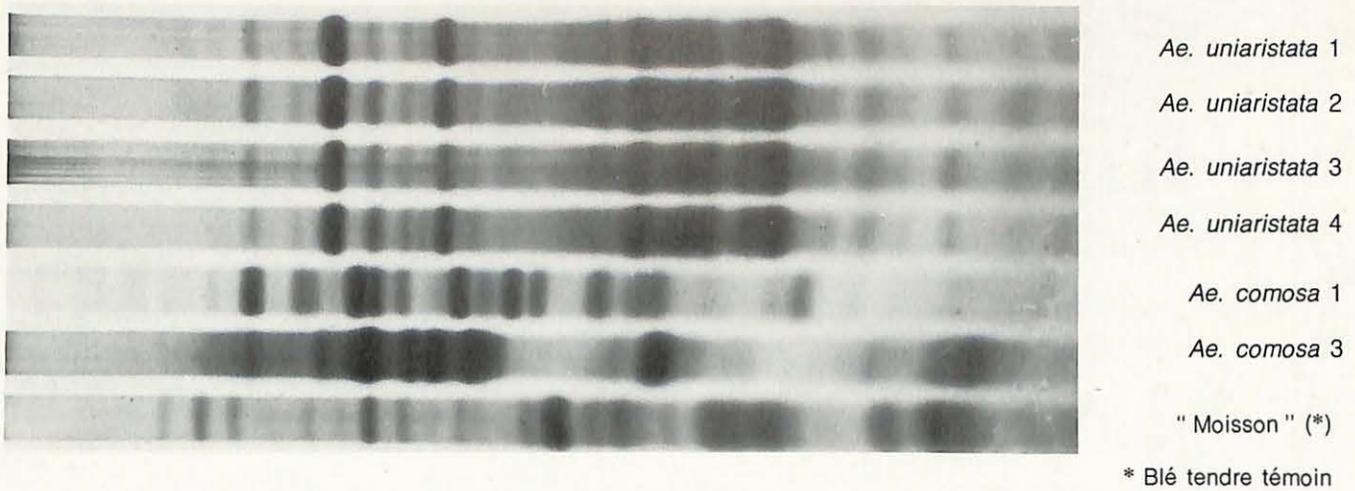


Figure 3

Electrophorégrammes des gliadines en gel de polyacrylamide observés chez quelques souches d'*Ae. uniaristata* et d'*Ae. comosa*.

Polyacrylamide gel electrophoregrams of gliadins from some *Ae. uniaristata* and *Ae. comosa* accessions.

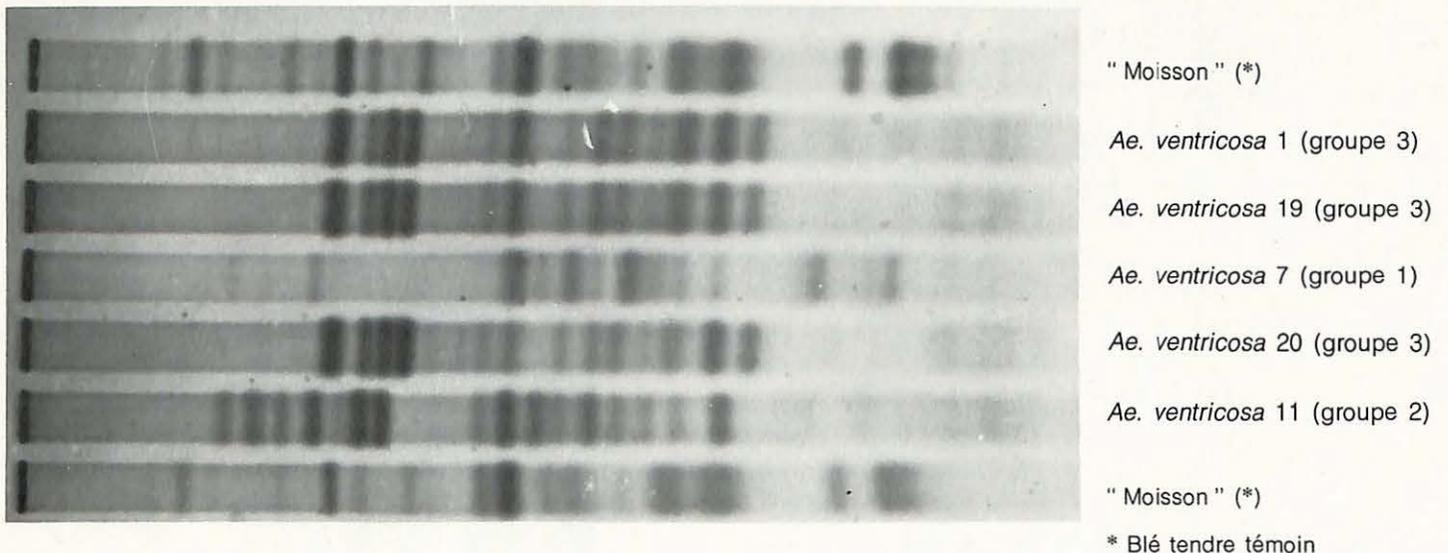


Figure 4

Electrophorégrammes des gliadines en gel de polyacrylamide observés chez quelques souches d'*Ae. ventricosa*.

Polyacrylamide gel electrophoregrams of gliadins from some *Ae. ventricosa* accessions.

espèce ne possède pas les bandes 45, 50, 52, 54, 58, 60, 64, 74, 77, 79, qui sont très communes chez les blés et que nous avons observées chez « Moisson ».

Ae. ventricosa 11 et *T. aethiopicum* 1 A diffèrent par ailleurs tous 2 de « Moisson » par l'absence des constituants de faible mobilité : 12, 15, 18, 24, 31, 38 et de mobilité élevée : 50, 52, 58, 60, 64, 74 ainsi que par la présence des bandes 49, 59, 65. Les bandes 37, 39, 46, 62, 69, 75 sont, quant à elles, typiques de *T. aethiopicum* 1 A.

L'amphiploïde A 2, résultant du doublement chromosomique de l'hybride F₁ (*Ae. ventricosa* 11 × *T. aethiopicum* 1 A) possède un diagramme qui paraît hérité à la fois de ceux de ses 2 parents (fig. 5). Ainsi, les bandes 20, 23, 25, 28, 34, 36, 44, 47, 51, 53, qui n'existent pas (ou qui existent à une concentration très faible chez *T. aethiopicum* 1 A) semblent provenir d'*Ae. ventricosa* 11, tandis que les bandes 37, 39, 45, 49 (+++), 62, 69, 75, 77, 79, qui n'apparaissent pas chez *Ae. ventricosa*, pourraient bien avoir *T. aethiopicum* pour origine. Enfin, il est à noter que certaines bandes

(42, 46, 54, 56, 57, 65, 71) sont présentes chez l'un ou l'autre parent, mais n'apparaissent pas chez l'amphiploïde, indiquant probablement certains effets de dominance par épistasie.

La confrontation de ces différents électrophorégrammes (fig. 5a) permet de définir les composants pouvant traduire, chez les lignées d'addition v sur cytoplasme *Aegilops*, l'expression de l'information génétique de l'*Aegilops*. Tout d'abord, l'absence des bandes 12, 15, 18, 24, 31, 38, 50, 52, 58, 60, 64, 74, chez l'*Aegilops*, le blé tétraploïde (et l'amphiploïde) ne permet pas de dire, chez une lignée d'addition, si un diagramme identique à ce niveau est lié à l'information génétique du blé tétraploïde ou à celle de l'*Aegilops*. Il en est de même pour les bandes 45, 77, 79, qui sont communes à *T. aethiopicum* et à « Moisson ». On peut dire, par contre, que les constituants spécifiques de l'*Aegilops* dans le contexte des lignées v sont, par leur présence (à l'exception du constituant 56, qui ne s'exprime pas chez l'amphiploïde A 2), les 9 bandes 20, 23, 25, 28, 34,

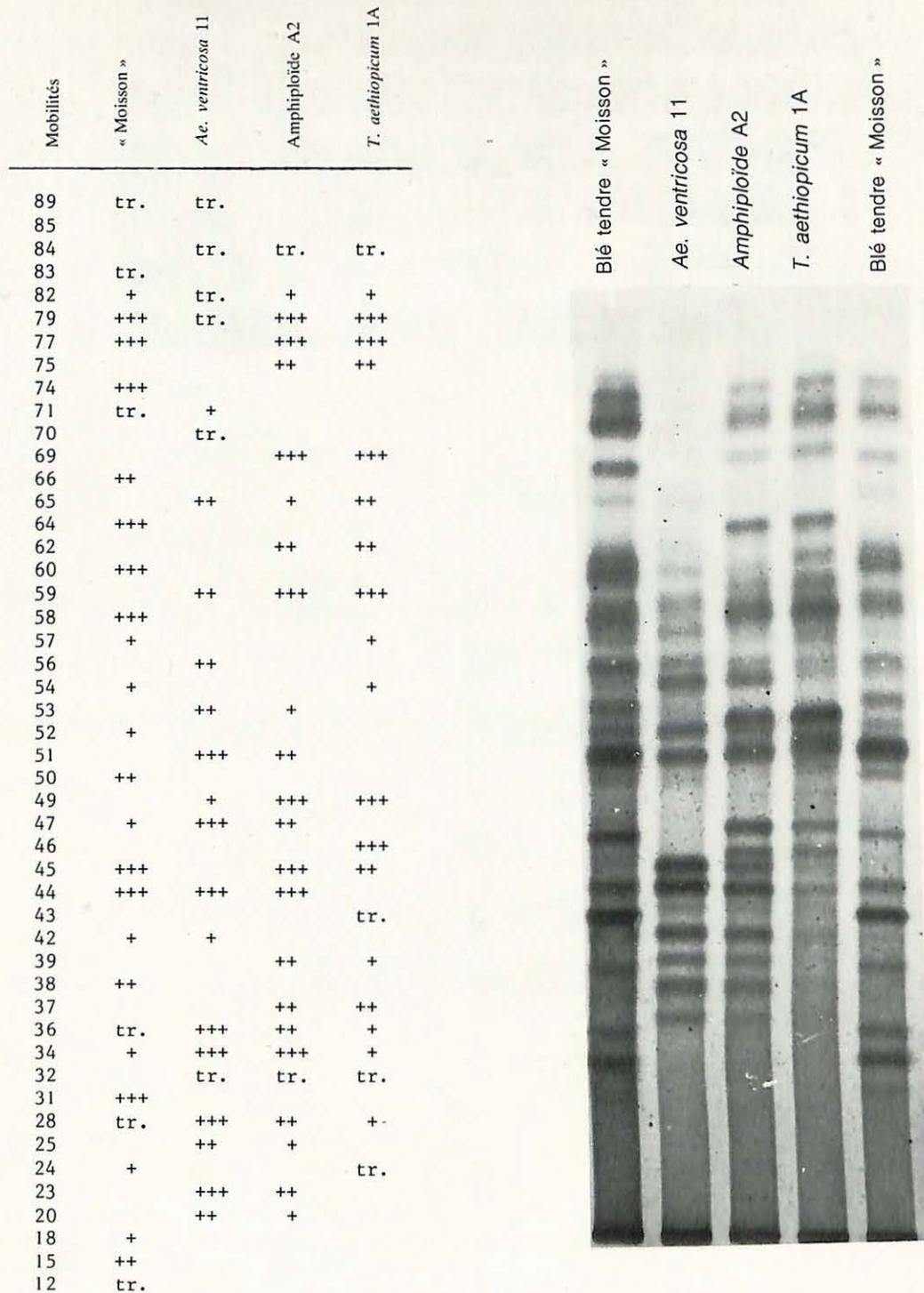


Figure 5a

Electrophorégrammes des gliadines en gel de polyacrylamide des géniteurs des lignées d'addition.

Polyacrylamide gel electrophoregrams of gliadins from the genitors of the addition lines.

36, 47, 51, 53 et, par leur absence, les 3 bandes 46, 54, 57, qui n'apparaissent pas chez l'amphiploïde alors qu'elles existent chez *T. aethiopicum* 1 A.

En définitive, comme cela ressort des schémas de la figure 5b, 12 sites peuvent caractériser *Ae. ventricosa* et 6 sites, (37, 39, 49 (+++), 62, 69, 75) *T. aethiopicum*, chez les lignées d'addition v sur cytoplasme *Aegilops*.

Chez les lignées d'addition m sur cytoplasme « Moisson », dans lesquelles *T. aethiopicum* n'est pas intervenu, la différence entre *Ae. ventricosa* 11 et « Moisson » fait intervenir un plus grand nombre de composants. Aux 12 définis pour les lignées v, on peut encore adjoindre la présence des composants 49 (+), 56, 59, 65 et l'absence des composants 12, 15, 18, 24, 31, 38, 45, 50, 52, 58, 60, 64, 66, 74, 77, 79.

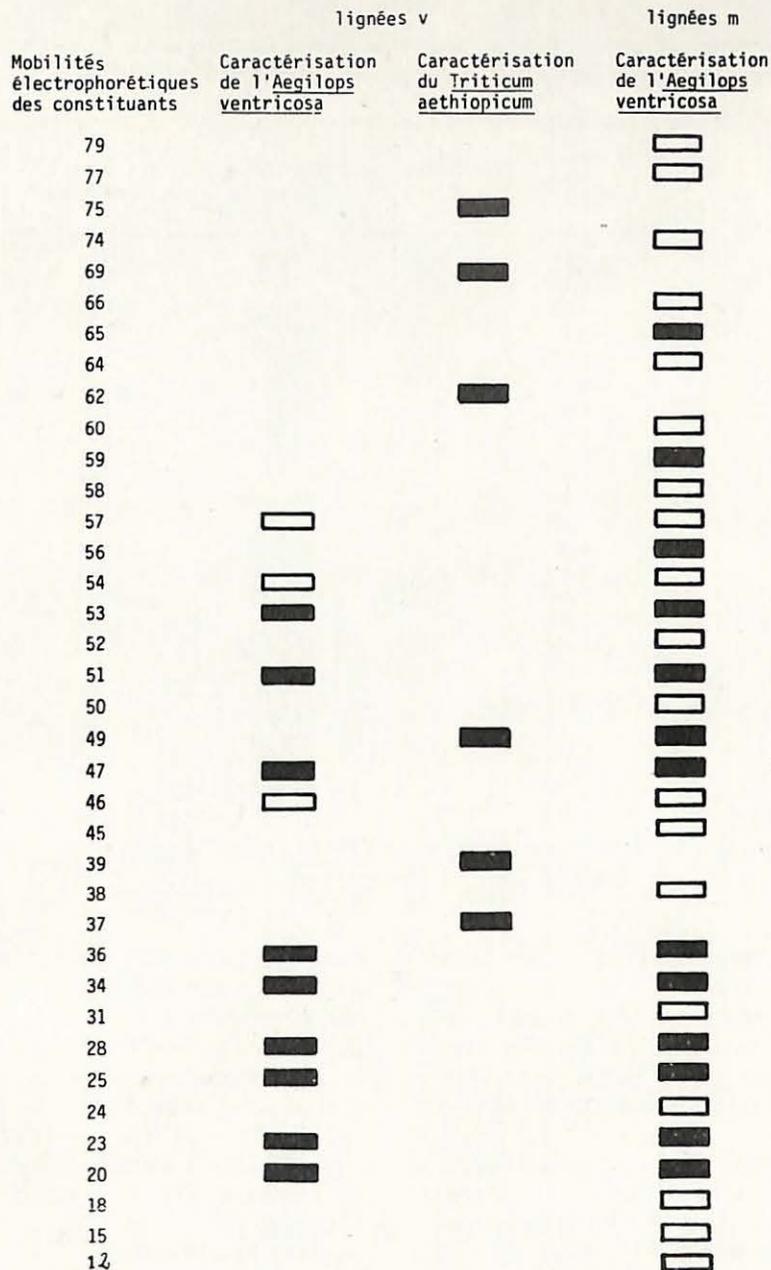


Figure 5b

Schémas des constituants gliadines pouvant, par leur présence (■) ou par leur absence (□), représenter des sites de caractérisation d'*Ae. ventricosa* et de *T. aethiopicum* dans les lignées d'addition.

Schemes of gliadin components that are likely to represent, by their presence (■) or their absence (□), characterization sites of *Ae. ventricosa* or *T. aethiopicum* in the addition lines.

On a donc, chez ces lignées d'addition m sur cytoplasme « Moisson », 32 critères distinctifs possibles.

Il convient enfin de souligner le fait qu'au cours des 5 années d'expérimentation, les électrophorégrammes de ces témoins se sont révélés identiques à eux-mêmes.

B. Analyse des lignées d'addition

1. Lignées sur cytoplasme *Ae. ventricosa* (lignées v)

D'une manière générale, les diagrammes définis sont indépendants de l'année d'observation et les lignées issues d'une même plante mère en 1974, ont des électrophorégrammes identiques (tabl. 2).

Au cours des différentes analyses, une vingtaine de lignées présentaient de légères différences par rapport à « Moisson » et notamment des fluctuations dans l'intensité

des composants. Nous n'en avons pas tenu compte pour l'établissement des types de diagrammes car elles se situent parfois à la limite des fluctuations d'origine expérimentale et seules les différences très nettes ont abouti à la définition des types de diagrammes.

5 types de diagrammes ont été détectés à partir de l'analyse des 75 lignées v (fig. 6) :

— Un type M, dont l'électrophorégramme est identique à celui de la variété « Moisson », a été observé chez 59 lignées.

— Un type v₁ qui est défini par rapport au type M par la perte des composants de faible mobilité 12, 15, 18 et du composant 45, l'atténuation du composant 38, la présence (++) du composant 37 qui semble indiquer un marquage du génome *T. aethiopicum* et le renforcement très net des

TABLEAU 2

Caractéristiques des lignées v ayant un diagramme gliadines différent de celui de « Moisson ».
 Characteristics of v lines with a gliadin pattern different from that of " Moisson ".

Origine (73) ou 74	2 n	Compt P.V. 73 ou 74	N°	Compt P.V.	Récolte(s) analysée(s)	Type gliadines	Groupe chromosomique
790-10 (73)	43	S	{ v 22	R	78-79	v3	4
			{ v 24	R	78-79	M	4
			{ v 49	S	75	v1	
791-9-10	44	S	{ v 51	S	75	v1	4
			{ v 52	S	77-78-79	v1	
			{ v 55	S	75	v1	
			{ v 64	S	77	M	
			{ v 65	S	78	M	
791-12-4	44	S	{ v 66	S	75	M	4
			{ v 69	S	77	M	
			{ v 70	S	77-78-79	v2/m	
			{ v 76	S	75	M	
797-9-1	44	S	v 157	S	76-77-79	v3	4
803-5-25	44	R	v 201	R	77-79	v1	4
805-8-21	44	S	v 269	S	78-79	v1	4
810-15-24	44	R	v 359	R	78	v3	4
803-7-7	44	R	{ v 204	R	75-78-79	v4	7
			{ v 205	R	78	v4	7
			{ v 276	S	76-79	v1	9
806-4-76	43	S	{ v 278	S	77-78-79	v1	9
794-9-15	43	R	v 130	R	78-79	v4	9 ?
804-2-2	44	S	v 225	S	75-76-77-79	v3	10
811-14-19	43	R	v 394	R	77-78-79	v3	4
809-6-5	44	S	v 333	S	76-79	v1	?

composants 34 et 36 qui semble indiquer en outre un marquage du génome *Ae. ventricosa*.

— Un type v_2 , qui se caractérise par la perte des composants 12, 15, 18 et du composant 45, sans autre changement du diagramme par rapport à « Moisson ». Peut-être ne s'agit-il dans ce cas que d'un marquage du génome de *T. aethiopicum*.

— Un type v_3 , qui est identifié par la perte des 2 composants 24 et 34 et la présence d'un composant 25 existant chez *Ae. ventricosa* ainsi que la présence (+++) du composant 49 caractéristique de *T. aethiopicum*.

— Un type v_4 , qui se distingue à la fois par des caractères typiques d'*Ae. ventricosa* (présence ou renforcement de 23, 25, 34, 47) et des caractères typiques de *T. aethiopicum* (présence de 37, 39, 69, et absence de 44).

Si l'on étudie les correspondances entre les groupes définis chez les lignées d'addition par différentes techniques cytologiques, morphologiques, agronomiques, d'une part, par les diagrammes gliadines, d'autre part, on détecte, à l'intérieur d'un même groupe, différents diagrammes gliadines.

Ainsi, le groupe 4 présente les diagrammes M, v1, v2, v3 (tabl. 2). Le diagramme M, chez les lignées v64 et v76 ainsi que chez d'autres lignées du groupe 4, laisse supposer qu'aucun composant des diagrammes v1, v2 ou v3 ne constitue un marqueur de chromosome additionnel. Le diagramme v2 ne se rencontre que chez certaines plantes de la lignée v70 dont le nombre chromosomique est pourtant stabilisé à 44 depuis 1977. Cet électrophorégramme pourrait être caractéristique d'un reliquat d'information génétique venant de *T. aethiopicum* et pour lequel la lignée v70 serait encore en disjonction. Le diagramme v1 est observé à partir des lignées v49 et v55 qui sont issues d'une même plante en 1974 et de la lignée v269 (tabl. 2). Si ce diagramme est

caractéristique d'*Ae. ventricosa*, notamment en raison de la présence du composant 51, il ne semble pas spécifique du chromosome additionnel car on le retrouve chez certaines lignées du type 9 (v276, v278). Ce diagramme peut traduire le résultat de recombinaisons entre les chromosomes d'*Aegilops* et ceux du blé. Le type v3 présent chez les lignées v22, v157, v359 appartenant au groupe 4, traduit sans doute des faits analogues à ceux mis en évidence avec le diagramme v_2 . On notera cependant que les lignées v22 et v24, issues d'une même plante mère en 1973, présentent des diagrammes différents.

Dans le groupe 7 comprenant 10 lignées, seules 2 d'entre elles (v204, v205) présentent le diagramme v4. Le diagramme correspondrait à un marquage du génome *Aegilops* et du génome blé tétraploïde et n'est pas caractéristique du génome M puisqu'il apparaît dans différents groupes de lignées et chez la lignée v127 à 42 chromosomes.

Le groupe 9, représenté par 9 lignées, a un diagramme de type M excepté pour les lignées v276, v278 et v130 qui donnent un diagramme v1 ou v4. Les différents niveaux chromosomiques (2 n = 42, 43, 44) de la lignée v276 analysés séparément, donnent des diagrammes identiques. Le diagramme v1 n'est donc pas spécifique du chromosome additionnel.

La lignée v394 diffère des lignées du groupe 4 par une translocation réciproque (DOSBA & DOUSSINAULT, résultats non publiés); elle offre un diagramme v3 qui traduit sans doute l'introgession chez le blé de l'information génétique de l'*Aegilops*.

La lignée v225 (type v3) est proche du point de vue chromosomique des lignées v136 et v137 (type M). La lignée v333 constitue peut-être un groupe à elle seule. Son diagramme v1, déjà rencontré dans d'autres groupes ne caractérise cependant pas le chromosome additionnel car les

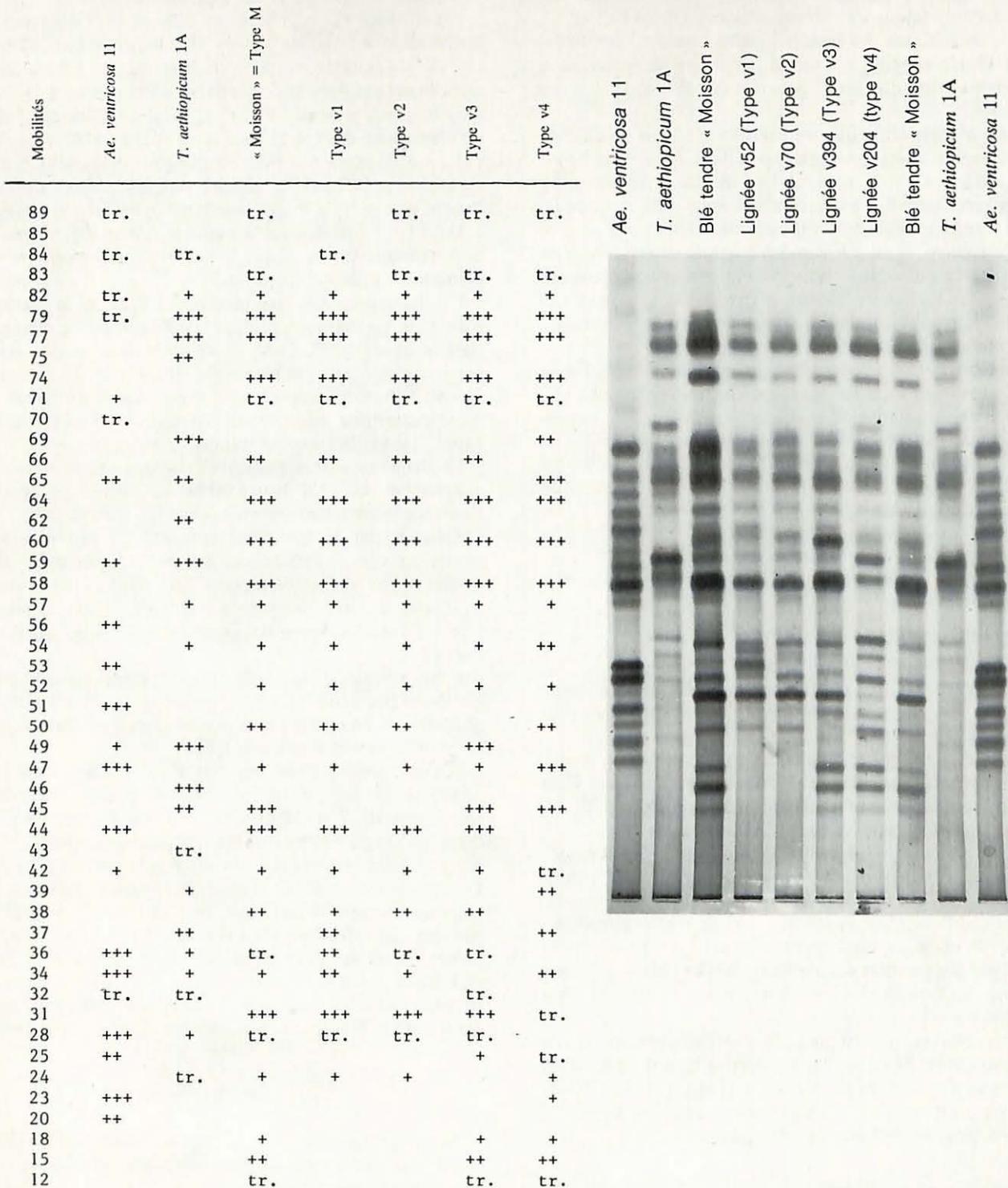


Figure 6

Différents types d'électrophorogrammes des gliadines en gel de polyacrylamide observés chez les lignées d'addition sur cytoplasme *Ae. ventricosa* (lignées v).

Different types of gliadin electrophoregrams in polyacrylamide gel from addition lines extracted on *Ae. ventricosa* cytoplasm (v lines).

demi-grains analysés, correspondant à des plantules à 42, 43 ou 44 chromosomes, ont des diagrammes gliadines identiques.

Les lignées d'addition appartenant aux groupes 5, 6 et 8 ont des diagrammes de type M. Les diagrammes observés dans les différents groupes de lignées v traduisent plutôt des phénomènes de recombinaison que d'addition. Les recom-

binaisons ont pu se produire entre les génomes A et B de « Moisson » et de *T. aethiopicum* 1A et entre le génome D du blé tendre et le génome D' d'*Ae. ventricosa*. Les électrophorogrammes décèlent une hétérogénéité structurale due notamment à l'utilisation de l'espèce-pont *T. aethiopicum* dont la rémanence n'est pas toujours détectée à l'aide des caractéristiques morphologiques ou physiologiques.

Bien que les gliadines constituent dans certains cas d'excellents marqueurs chromosomiques (BERNARD *et al.*, 1977), dans le cas des lignées *v*, elles révèlent essentiellement l'hétérogénéité structurale liée à des recombinaisons au niveau des différents génomes A, B ou D mis en présence.

Il est à noter enfin que les lignées *v* donnant un électrophorogramme de type *v4* (y compris dans le cas de la lignée *v127* à $2n = 42$) présentent un bon niveau de résistance au piétin-verse introduit par recombinaison ; mais réciproquement, toutes les lignées *v* résistantes au piétin-verse ne sont pas de type *v4*. Il est vraisemblable que le déterminisme de la résistance au piétin-verse soit complexe et non identique pour toutes les lignées (DOSBA & DOUSSINAULT, 1981). Les autres électrophorogrammes de types *v1* et *v3* ne semblent, par contre, aucunement liés à ce caractère.

En définitive, il apparaît que les marqueurs spécifiques d'*Ae. ventricosa* chez les lignées *v* sont plus vraisemblablement ceux du génome D^v que ceux du génome M^v. Cependant, il ne faut pas perdre de vue que des possibilités de recombinaison entre le génome M^v et les génomes du blé existent (KIYARA & LILIEFELD, 1951 ; DELIBES & GARCIA-OLMEDO, 1973).

2. Lignées d'addition sur cytoplasme « Moisson » (lignées *m*)

4 types d'électrophorogrammes ont été observés à partir de l'analyse de 64 lignées *m* (fig. 7) :

— un type *M* dont l'électrophorogramme est identique à celui de la variété « Moisson », a été observé chez 56 lignées ;

— un type *m₁* qui se caractérise par la perte des constituants de faible mobilité 12, 15, 18 et du constituant 45 et par l'apparition de bandes supplémentaires 20, 23, 25, 34, 36, 51, toutes caractéristiques d'*Ae. ventricosa* ;

— un type *m₂* qui se distingue par l'absence des constituants ω de faible mobilité (12, 15, 18) et des constituants 24, 34, 45, 47, 58, par l'apparition de bandes (32, 46, 65) existant chez *Ae. ventricosa*, par le renforcement des bandes 38 et 54, existant apparemment chez « Moisson » et enfin par l'apparition de plusieurs bandes (27, 68, 72, 85) qui ne sont présentes ni chez *Ae. ventricosa*, ni chez « Moisson » ;

— un type *m₃* qui est identifié par l'affaiblissement des composants 24, 34 et par l'apparition ou le renforcement de bandes se situant dans les régions γ , β et α (51, 53, 56, 84) toutes caractéristiques d'*Ae. ventricosa* et d'une bande 72, absente dans les diagrammes des parents.

Comme pour les lignées *v* les diagrammes observés sont généralement indépendants de l'année d'observation et les lignées issues d'une même plante mère en 1973 ont des électrophorogrammes identiques (tabl. 3).

Si l'on tente de faire des recoupements entre les groupes chromosomiques définis au sein des lignées et les types électrophorétiques observés, on constate tout d'abord que seules 7 lignées sur 64 présentent des diagrammes différents de celui de « Moisson » et sont réparties uniquement dans 3 groupes chromosomiques :

Le groupe 7 est représenté par 6 lignées de type *M* et 2 lignées, ayant une origine commune, de type *m1*. Cet électrophorogramme *m1* ne semble pas spécifique du groupe 7 mais dénote plutôt une hétérozygotie de structure car on le rencontre également chez 3 autres lignées (*m91*, *m121* et *m128*) n'appartenant pas au même groupe.

Au sein du groupe 4, les diagrammes sont de type *M*. Seule la lignée *m91* a présenté en 1978 et 1979 des types *m₁* ou *M* selon les plantes testées. Il semblerait que, dans ce cas, le diagramme *m₁* pourrait être lié au chromosome additionnel car dans la descendance d'une plante à 43 chromosomes, les plantules à 42 chromosomes correspondent à un diagramme de type *M* alors que celles à 44 chromosomes ont un diagramme *m₁*. Peut-être s'agit-il de l'addition d'un chromosome D^v, car les bandes supplémentaires trouvées dans le type *m₁* sont toutes caractéristiques d'*Ae. ventricosa*.

Dans le groupe 9, seule la lignée *m128* a un diagramme *m₁* et le présente toujours, que le nombre chromosomique des plantules soit de 42 ou de 43.

Un diagramme *m3*, très bien caractérisé par la présence d' α -, β - et γ -gliadines spécifiques de l'*Aegilops*, se rencontre chez la lignée *m396*. Cette lignée, très distincte des autres par son phénotype, est bien fixée. Il est possible que, dans ce cas, l'électrophorogramme corresponde à un marquage du chromosome additionnel, ce que nous n'avons pas encore pu vérifier avec certitude.

Le diagramme très particulier du type *m2* se rencontre uniquement chez la lignée *m146* au phénotype spécial. Plusieurs bandes non détectées chez les parents pourraient s'expliquer par le fait d'une conduite en pépinière sans autofécondation 2 années successives ; la lignée *m146* n'est d'ailleurs pas encore bien fixée. Son électrophorogramme n'est pas lié au chromosome additionnel car il est de type *m2* aussi bien pour des plantules à 42 qu'à 44 chromosomes.

Il faut signaler qu'aucun lien entre le comportement vis-à-vis du piétin-verse et les diagrammes électrophorétiques gliadines n'a pu être mis en évidence. Les 2 seules lignées *m* résistantes sont d'ailleurs de type *M*.

Si l'on compare enfin des diagrammes obtenus chez les lignées *v* et *m*, en faisant abstraction des composants spécifiques de *T. aethiopicum*, on remarque une analogie entre les diagrammes *v1* et *m1* qui paraissent traduire une hétérogénéité structurale ; les électrophorogrammes *m2* et *v2* sont également proches et démontrent que l'absence des composants γ -gliadines 12, 15, 18 peut traduire un effet du génome de l'*Aegilops*. Il existe également une certaine parenté entre les diagrammes *v3* et *m3*, lesquels diffèrent cependant par la présence, chez *m3*, des composants α -, β - et γ -gliadines de l'*Aegilops*. Ceux-ci sont peut-être impliqués dans le marquage chromosomique de la lignée *m396*.

IV. CONCLUSION

De cette étude, on tire un certain nombre d'enseignements à la fois au niveau des constituants gliadines et des lignées d'addition elles-mêmes.

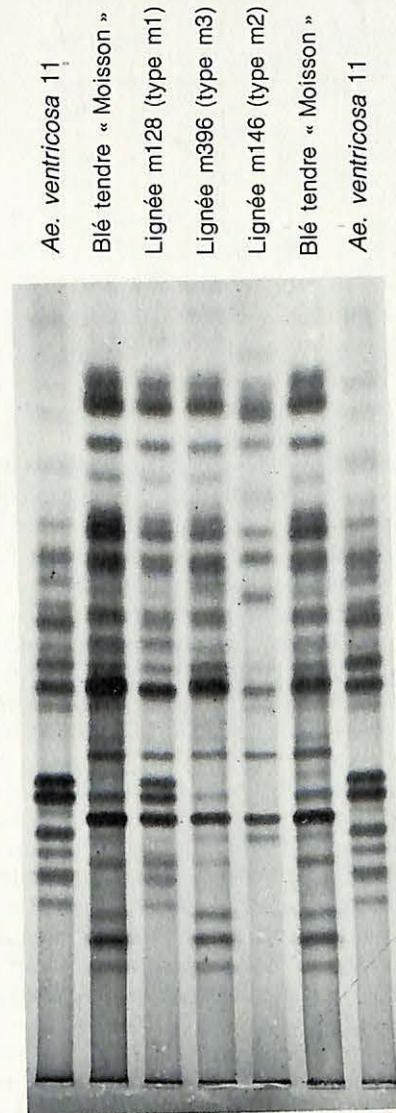
L'analyse des différents électrophorogrammes montre que certains composants de l'*Aegilops*, 28 (+++), 51 (+++), 53 (++), 59 (++) , apparus chez l'amphiploïde (*Ae. ventricosa* × *T. aethiopicum*) ne sont jamais mis en évidence chez les lignées d'addition (fig. 4, 5, 6). On peut penser que l'information génétique relative à ces bandes n'a pas été transmise ou bien qu'elle ne s'exprime pas dans le génotype d'un blé tendre. De la même manière, le caractère absence de bande chez l'*Aegilops* ne semble pas dominer le caractère présence de certaines bandes spécifiques de « Moisson » (52, 54, 57, 58, 60, 64, 66, 74) car ces constituants apparaissent chez toutes les lignées d'addition. Enfin les bandes 77 (+++) et 79 (+++) , qu'on rencontre à la fois chez *T. aethiopicum*, l'amphiploïde et « Moisson », mais qui sont absentes des diagrammes de l'*Aegilops*,

Mobilités	<i>Ae. ventricosa</i> 11	« Moisson » = Type M	Type m1	Type m3	Type m2
89	tr.	tr.	tr.	tr.	
85					++
84	tr.			tr.	
83		tr.	tr.	tr.	
82	tr.	+	+	+	++
79	tr.	+++	+++	+++	+++
77		+++	+++	+++	+++
75					
74		+++	+++	+++	+++
71	+	tr.	tr.	++(72)	++(72)
70	tr.				
69					+(68)
66		++	++	++	
65	++				+++
64		+++	+++	+++	
62					
60		+++	+++	+++	+++
59	++				
58		+++	+++	+++	
57		+	+	+	+
56	++			++	
54		+	+	+	+++
53	++			++	
52		+	+	+	+
51	+++		++	+	
50		++	++	++	++
49	+				
47	+++	+	+	+	
46				+	+
45		+++		+++	
44	+++	+++	+++	+++	+++
43					
42	+	+	+	+	+
39					
38		++	++	++	+++
37					
36	+++	tr.	+++	tr.	tr.
34	+++	+	+++	tr.	
32	tr.				tr.
31		+++	+++	+++	+++
28	+++	tr.	tr.	tr.	tr.
25	++		++		++(27)
24		+	+	tr.	
23	+++		++		
20	++		+		
18		+		+	
15		++		++	
12		tr.		tr.	

Figure 7

Différents types d'électrophorégrammes des gliadines en gel de polyacrylamide observés chez les lignées d'addition sur cytoplasme « Moisson » (lignées m).

apparaissent également dans toutes les lignées d'addition. Avec toutes les précautions qu'il convient de prendre lors de l'interprétation de ces électrophorégrammes (car l'identité des mobilités ne constitue qu'une présomption d'identification), l'analyse des marqueurs gliadines semble donc témoigner d'un certain effet de dominance, des régions de chromosomes se trouvant transmises préférentiellement à d'autres.



Different types of gliadin electrophoregrams in polyacrylamide gel from addition lines extracted on « Moisson » cytoplasm (m lines).

Il semble par ailleurs que certains constituants gliadines soient transmis (ou soient absents) simultanément. C'est particulièrement le cas du groupe 12-15-18-45 ou du groupe 24-34, à la fois chez les lignées m et les lignées v, et cela rejoint l'hypothèse des « blocs » gliadines (SOZINOV & POPERELLA, 1976) qui seraient codés par des groupes de gènes étroitement liés. Il apparaît également que certains composants ne s'expriment jamais simultanément mais

TABLEAU 3

Caractéristiques des lignées m ayant un diagramme gliadines différent de celui de « Moisson ».
 Characteristics of m lines with a gliadin pattern different from that of " Moisson ".

Origine 75	2 n	N°	Récolte(s) analysée(s)	Type gliadines	Groupe chromosomique
143-7-3	43	m 91	77-78-79	M-m1/M. ?/M	4
145-1-4	43	m 114	77-78-79	m1	7
145-3-6	43	m 121	77-78-79	m1	?
145-8-1	43	m 123	78-79	m1	7
145-9-3	44	m 128	77-78-79	m1	9
151-6-9	44	m 146	78-79	m2	?
186-9-5	43	m 396	77-78-79	m3	8 ?

apparaissent soit à un site, soit à un autre. C'est notamment le cas des bandes 37-39, 49, 65-69 de *T. aethiopicum* dont l'expression dans les lignées v₄ s'accompagne de la perte des bandes 38, 50 et 66, respectivement. Cela est moins visible lors de la transmission des constituants d'*Ae. ventricosa* dans les lignées m, ou il y a davantage superposition au diagramme de « Moisson » que substitution.

Chez des lignées d'addition, l'hétérogénéité révélée par l'analyse des gliadines était en partie insoupçonnée. On a pu observer que le nombre de lignées pouvant être marquées au moyen de différences dans l'électrophorogramme est plus faible chez les lignées m (7 sur 64) que chez les lignées v (18 sur 75). Cela tient sans doute au fait que le nombre de rétrocroisements par « Moisson » a été plus important chez les lignées m et aussi que l'utilisation d'une espèce-pont *T. aethiopicum* chez les lignées v a introduit une hétérogénéité structurale. Chez celles-ci, l'hétérogénéité mise en évidence par des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou cytogénétiques a été éliminée en vue d'obtenir des lignées fixées. Cette hétérogénéité réapparaît donc au travers des analyses électrophorétiques à l'intérieur d'un groupe homogène pour ses autres caractéristiques.

De tels résultats présentent donc un double intérêt : d'une part, détecter l'hétérozygotie structurale et, d'autre part, lorsqu'on dispose de marqueurs appropriés, sélectionner les chromosomes additionnels peu stables. Il est en effet

assez rare d'extraire des séries complètes de lignées d'addition.

Bien que les constituants gliadines ne soient codés qu'au niveau des groupes 1 et 6 (WRIGLEY, 1973), certains groupes d'homéologie des chromosomes additionnels peuvent enfin être précisés. Ainsi, sachant que les ω-gliadines sont codées au niveau du groupe 1 d'homéologie, toutes les modifications observées à ce niveau dans les diagrammes (m1, m2, v1, v2, v4) pourraient indiquer des recombinaisons entre les chromosomes du groupe 1 de l'*Aegilops* et ceux du blé. De même, compte tenu que les bandes les plus rapides (région α) sont codées au niveau du groupe 6 d'homéologie, la lignée m396 (type m2), qui présente des modifications profondes dans cette région α, pourrait avoir un chromosome additionnel appartenant au groupe 6.

Reçu le 17 mars 1982.

Accepté le 18 février 1983.

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 (I.N.R.A., Versailles) et J. LEFEBVRE (I.N.R.A., Nantes) de leurs critiques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Autran J. C., Bourdet A., 1975. L'identification des variétés de blé : établissement d'un tableau général de détermination fondé sur le diagramme électrophorétique des gliadines. *Ann. Amélior. Plantes*, 25, 3, 277-301.
- Bernard M., Autran J. C., Joudrier P., 1977. Possibilités d'identification de certains chromosomes du seigle à l'aide de marqueurs biochimiques. *Ann. Amélior. Plantes*, 27, 3, 355-362.
- Branlard G., Rousset M., 1980. Les caractéristiques électrophorétiques des gliadines et la valeur en panification du blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes*, 30, 2, 133-149.
- Bushuk W., Zillman R. R., 1978. Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. I. Apparatus, method and nomenclature. *Can. J. Plant. Sci.*, 58, 505-515.
- Cauderon Y., Autran J. C., Joudrier P., Kobrehel K., 1978. Identification des chromosomes d'*Agropyrum intermedium* impliqués dans la synthèse des gliadines, des bêta-amylases et des peroxydases à l'aide des lignées d'addition blé - *Agropyron*. *Ann. Amélior. Plantes*, 28, 3, 257-267.
- Delibes A., Garcia-Olmedo F., 1973. Biochemical evidence of gene transfer from the M⁶ genome of *Aegilops ventricosa* to hexaploid wheat. *Proc. 4th Int. Wheat Geneti. Symp.*, Columbia, MO USA, 161-166.
- Delibes A., Sanchez-Monge R., Garcia-Olmedo F., 1977a. Biochemical and cytological studies of genetic transfer from the M⁶ genome of *Aegilops ventricosa* into hexaploid wheat. *Proc. 8th Congress EUCARPIA*, Madrid, 81-89.
- Delibes A., Dosba F., Doussinault G., Garcia-Olmedo F., Sanchez-Monge R., 1977b. Resistance to eyespot and distribution of biochemical markers in hexaploid lines derived from a double cross (*Triticum turgidum* × *Aegilops ventricosa*) × *T. aestivum*. *Proc. 8th Congress EUCARPIA*, Madrid, 91-97.
- Delibes A., Otero C., Garcia-Olmedo F., Dosba F., 1981. Biochemical markers associated with two M⁶ chromosomes from *Aegilops ventricosa* in wheat *Aegilops ventricosa* in wheat - *Aegilops* addition lines. *Theor. appl. Genet.*, 60, 5-10.
- Dosba F., 1982. Les lignées d'addition blé × *Ae. ventricosa*. III. Extraction et identification des lignées sur cytoplasme *Ae. ventricosa*. *Agronomie*, 2, 5, 469-478.

- Dosba F., Doussinault G., 1978. Création de lignées de blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Aegilops ventricosa*. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 1, 27-44.
- 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., 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.
- Kasarda D. D., Bernardin S. E., Qualset C. O., 1976. Relationship of gliadin protein components to chromosomes in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Proc. natl. Acad. Sci.*, **73**, 3646-3650.
- Khakimova A. G., 1979. Immunochemical and electrophoretic analysis of ethanol soluble seed proteins of *Aegilops* L. species with D genome. *Tr. Prikl. Bot. Genet. Sel.*, **63**, 3, 38-49.
- Khakimova A. G., Gavrilyuk I. P., 1973. Composition antigénique et électrophorétique des gliadines de différents représentants d'*Ae. squarrosa* L. (en russe). *Tr. Prikl. Bot. Genet. Sel.*, **52**, 1, 193.
- Khakimova A. G., Miguchova A. G., 1978. Catalogue de la collection mondiale du V.I.R. : *Aegilops* possédant le génome D (en russe). *Vaskhnil V.I.R.*, **217**, 1-23.
- Kihara H., Lillienfeld F. A., 1951. Genome analysis in *Triticum* and in *Aegilops* : Concluding review. *Cytologia*, **16**, 101-124.
- Konarev V. G., 1970. Marqueurs protéiques des génomes du blé et de ses ancêtres sauvages. II. Analyse électrophorétique comparative des gliadines (en russe). *Vestn. Sel'sko-K. Nauk.*, **8**, 108-114.
- Konarev V. G., 1973. Le principe des marqueurs protéiques dans l'analyse des génomes (en russe). *Tr. Prikl. Bot. Genet. Sel.*, **49**, 3, 46-58.
- Konarev V. G., Gavrilyuk I. P., Peneva T. I., Konarev A. V., 1976. Nature et origine des génomes du blé à partir de données biochimiques et immunochimiques des protéines du blé (en russe). *Sel. skokhoz. Biol.*, **11**, 5, 656-665.
- Konarev V. G., Gavrilyuk I. P., Gubareva N. K., Peneva T. I., 1979. Seed proteins in genome analysis, cultivar identification and documentation of cereal genetic resources ; a review. *Cereal. Chem.*, **56**, 4, 272-278.
- Lawrence G. J., Shepherd K. W., 1980. Variation in glutenin protein subunits of wheat. *Aust. J. Biol. Sci.*, **33**, 221-233.
- Sozinov A. A., Poparella F. A., 1976. Polymorphisme des protéines de réserve dans la sélection et la génétique des blés (en russe). *Nauch. Trudy V.S.G.I. Bull. Odessa*, **13**, 10-24.
- Wrigley C. W., 1973. Electrofocusing of grain proteins from wheat genotypes. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **209**, 154-162.