

ETUDE BIOCHIMIQUE ET GÉNÉTIQUE DE LA DIVERSITÉ DES SOUS UNITÉS GLUTÉNINES DE HUIT ESPÈCES DU GENRE AEGILOPS

O. Hamdi (1), S. Bechkri (1), H. Benmebarek (1), A. Zeghida (2), D. Khelifi (1)

(1) - Laboratoire de biochimie génétique et biotechnologies végétales, Université Mentouri Constantine

(2) - Institut Technique des grandes Cultures, El-Harrach, Alger.

RÉSUMÉ

Une collection de 60 accessions de *Aegilops umbellulata* (6), *Ae. caudata* (6), *Ae. comosa* (5), *Ae. tauschii* (7), *Ae. ventricosa* (10), *Ae. geniculata* (10), *Ae. triuncialis* (10) et *Ae. neglecta* (6) représentant 5 génomes (U, C, M, D, N) a été analysée pour apprécier le polymorphisme génétique des sous unités gluténines de haut et de faible poids moléculaire (SG-HPM et SG-FPM). Les accessions de cette collection proviennent en grande partie de l'ICARDA (Alep, Syrie) et elles sont d'une origine géographique très diversifiée (13 pays). L'analyse biochimique a été effectuée par électrophorèse monodimensionnelle. 96,66% des accessions de la collection sont homogènes. La diversité des SG-HPM et SG-FPM a été appréciée, plusieurs nouveaux allèles correspondants aux SG-HPM ont été décelés et une nomenclature allélique a été dressée dont un total de 16 allèles sont exprimés au locus Glu-U1, 13 au Glu-M1, 9 au Glu-C1, 6 au Glu-N1 et 10 au Glu-D1. Pour les SG-FPM (zone B) une typologie a été dressée.

Mots Clés : *Aegilops*, Accessions, Gluténines, Allèles, Variation, Électrophorèse.

SUMMARY

A collection of 60 accessions of *Aegilops umbellulata* (6), *Ae. caudata* (6), *Ae. comosa* (5), *Ae. tauschii* (7), *Ae. ventricosa* (10), *Ae. geniculata* (10), *Ae. triuncialis* (10) and *Ae. neglecta* (6) representing 5 genomes (U, C, M, D, N) was analysed for high and low-molecular-weight variation (HMW and LMW) glutenin subunits composition in order to appreciate the allelic variation. Seed samples were provided for the most part by the International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (Alep, Syria). They have a very diversified geographical origin (13 countries). The biochemical analysis was carried out by monodimensional SDS-PAGE. 96,66% of the collection was homogenous. The HMW and LMW glutenin subunit was appreciated. Several new alleles corresponding to HMW subunits were detected and an allelic nomenclature was drawn up in which a total of 16 alleles were expressed at the locus Glu-U1, 13 at Glu-M1, 9 at Glu-C1, 6 at Glu-N1 and 10 at the Glu-D1 locus. The new HMW and LMW glutenin variation found in this work suggests their possible utilisation in breeding for wheat quality.

Key Words : *Aegilops*, Accessions, Glutenin, Alleles, Variation, Electrophoresis.

INTRODUCTION

Depuis longtemps il a été établi que les aptitudes technologiques de la farine du blé sont conditionnées par la quantité et la qualité des protéines de réserve (gluténines et gliadines). Les sous-unités gluténines font partie des protéines polymériques liées par des ponts disulfures. La réduction de ces protéines et leur fractionnement par électrophorèse monodimensionnelle SDS-PAGE (Sodium dodécyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis) donnent des sous unités de haut poids moléculaire (SG-HPM : entre 80 et 140 Kda) et de faible poids moléculaire (SG-FPM entre 30 et 45Kda). En utilisant des lignées d'addition de "chinese spring" et quelques espèces de la tribu des triticeées entre autres celles du genre *Aegilops*, il a été démontré que les sous-unités gluténines sont codées par des gènes localisées sur les chromosomes du groupe 1 : les SG-HPM ont leurs gènes localisés sur les bras longs, les loci sont nommées Glu-1 et les SG-FPM ont leurs gènes sur les bras courts et les loci sont désignés par Glu-3 (LAWRENCE et SHEPHERD, 1981 ; PAYNE *et al.*, 1979 ; SINGH et SHEPHERD, 1990).

Le locus Glu-1 comporte deux gènes étroitement liés : Glu 1-1 et Glu 1-2 : le premier code pour une ou très rarement deux sous unités du type x-, le deuxième est responsable de l'expression d'une sous unité du type y- (RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001 ; MORRISON *et al.*, 2002). Les blés cultivés dérivent d'hybridations successives entre espèces sauvages apparentées diploïdes. Elles sont donc des géniteurs potentiels dans l'amélioration des blés cultivés et portent de nombreux gènes à fort potentiel économique qui interviennent dans des caractères tels que : résistance aux maladies, tolérance aux stress abiotiques, qualité technologique. (DAMANIA, 1993 ; JAUHAR, 1993 ;

RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001). Parmi les espèces connues porteuses de gènes contribuant dans l'amélioration de la qualité citons : *Aegilops umbellulata*, *Agropyrum elongatum*, *secale cereale*, (LAW *et al.*, 1984) et *Hordium chilense* (MARTIN et ALVAREZ, 2001).

Actuellement en dehors de quelques *Aegilops* diploïdes les caractéristiques biochimiques et génétiques des protéines de réserve sont insuffisamment ou presque pas connues. La connaissance de ces caractéristiques constitue une source d'information qui peut être utilisée dans le choix des meilleurs progéniteurs pour l'amélioration de la qualité des blés cultivés.

L'objectif de ce présent travail s'inscrit dans ce contexte, il s'agit d'analyser le polymorphisme des sous unités gluténines d'une collection de 8 espèces du genre *Aegilops* et d'établir une nomenclature allélique pour les SG-HPM et une typologie pour les SG-FPM.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

L'étude a porté sur huit espèces du genre *Aegilops* dont quatre diploïdes : 6 accessions de l'espèce *Aegilops umbellulata* (génome UU), 6 de *Ae. caudata* (génome CC), 5 de *Ae. comosa* (génome MM), 7 de *Ae. tauschii* (génome DD) et quatre tétraploïdes : 10 accessions de *Ae. ventricosa* (génome DDNN), 10 de *Ae. geniculata* (MMUU), 10 de *Ae. triuncialis* (génome UUC) et 6 de *Ae. neglecta* qui peut être un hexaploïde (génome UUMM ou UUMMNN). Les 60 accessions ont pour la plupart une origine géographique connue. En majorité ils sont de la région méditerranéenne mais on trouve des représentants d'une douzaine de pays. Cette collection provient en grande partie de l'ICARDA.

Extraction des gluténines et électrophorèse

Les sous unités gluténines sont extraites selon la méthode de SINGH *et al.*, (1991) adaptée de la méthode de MARCHYLLO *et al.*, (1989) qui consiste à une extraction séquentielle. La séparation des sous unités gluténines a été effectuée par la technique d'électrophorèse monodimensionnelle SDS-PAGE proposée par (LAEMELLI 1970) et modifiée par (PAYNE *et al.*, 1979). Le support d'électrophorèse est formé d'un gel de séparation à T=12,8% et d'un gel de concentration à T= 2,8%.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La technique SDS-PAGE a permis d'obtenir des profils très clairs ainsi trois groupes de bandes de différentes mobilités sont distingués : bandes

lentes correspondantes aux SG-HPM (zone A) et bandes intermédiaires et rapides correspondantes aux SG-FPM (zones B et C). Les analyses ont porté au moins sur cinq grains par accession. Les résultats montrent que seulement 2 accessions se sont avérées non homogènes, il s'agit de *Ae. caudata* (Grèce-Thessalia) et *Ae. neglecta* (Algérie-Khenchela) (Figure 1A). Seules les accessions homogènes ont été retenues.

La lecture des diagrammes concerne les zones A et B et consiste à faire une analyse descriptive (nombre de bandes et mobilités). Ensuite une nomenclature allélique a été dressée pour les SG-HPM et une typologie pour les SG-FPM (zone B). La nomenclature allélique des SG-HPM codées par les loci Glu-U1, Glu-M1 et Glu-D1 est établie selon celle proposée par (RODRIGUEZ - QUIJANO *et al.*, 2001). Pour les SG - HPM codées par.

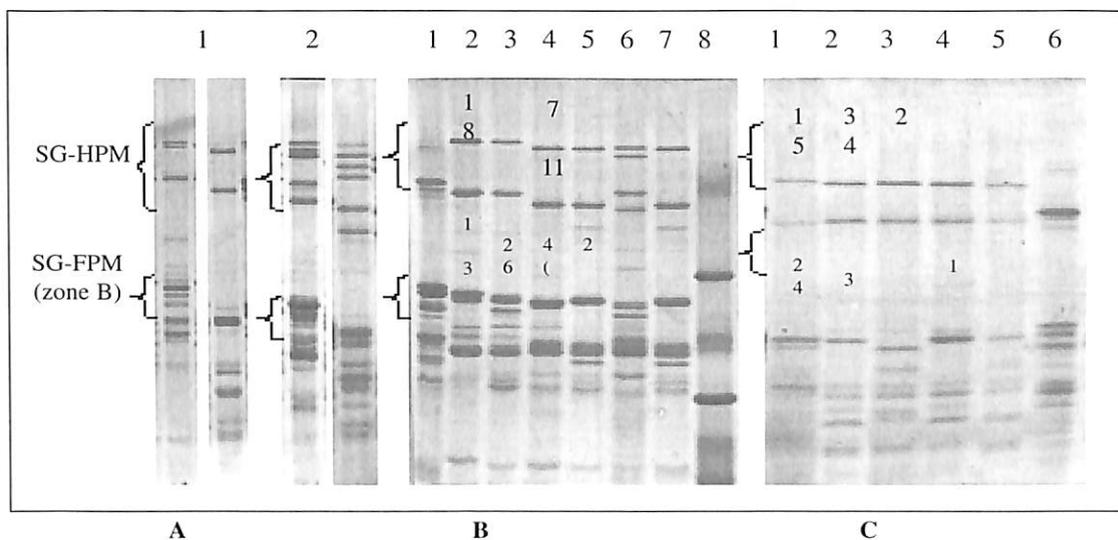


Figure 1 : A. Electrophorégrammes des accessions non homogènes : 1. Grèce-Thassalia 2. Algérie-Khenchela. B. Electrophorégrammes des accessions de *Ae. umbellulata* : 1. blé dur : MBB 2. Turquie-Diyarbakir 3. Turquie-Elazig 4. Liban 5. Syrie-El Hasakah 6. Syrie-Lattakia 7. Algérie 8. marqueur de poids moléculaire. C. Electrophorégrammes des accessions de *Ae. caudata* : 1. Grèce-Peloponnesus 2. Syrie-Damascus 3. Algérie-Constantine 4. Liban 5. Turquie-Edirne 6. blé dur : Mohamed Ben Bachir.

Les locus Glu-D1, la nomenclature de (BRANLARD *et al.*, 1990) a été appliquée. Et pour les SG-HPM codées par les locus Glu-N1 une nouvelle nomenclature a été proposée.

Espèces diploïdes

Aegilops umbellulata (Figure 1B)

Au niveau de la zone A chaque diagramme renferme deux SG-HPM différentes par leurs mobilités relatives : la première du type x- et la deuxième de type y-. Selon RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001 le poids moléculaire des bandes du type x-se situe entre 125 et 134 KDa et celui des bandes du type y-varie entre 90 et 98 KDa. Toutes les bandes du type x-sont localisées au dessus de la bande 2.2 du témoin utilisé (blé tendre florence aurore). RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001 ont trouvé que ces sous unités sont localisées dans le gel entre les bandes 1 et 2.2 des blés tendres variétés Danchi et Hope. Alors que les bandes du type y-se trouvent au dessous de la bande 12 de la variété

Danchi. Deux diagrammes seulement ont été répertoriés : le premier 1+8 correspond à l'allèle Glu-U1a et le second 7+11 à l'allèle Glu-U1h. Ces allèles ont été précédemment décrit par RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, (2001). Selon ces derniers auteurs la bande 1 exprimée par l'espèce *Ae. umbellulata* a la même poids moléculaire que la bande 2.2. Cette dernière est rarement exprimée chez les blés tendres (LAW et PAYNE, 1983) et joue un rôle important dans la qualité des blés (NAKAMURA *et al.*, 1999). Pour cela des espèces du genre *Aegilops* ayant cette bande peuvent être utilisées en vue de l'amélioration de la qualité. Au locus Glu-U3 une faible diversité génétique a été enregistrée au niveau de la zone B traduite par l'expression d'un nombre limité de bandes : entre 1 et 3 pour chaque diagramme (tableau 2). Cette variabilité est similaire à celle trouvée par RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, (1997) en analysant une collection de 3 espèces diploïdes du génome A : *Triticum boeoticum*, *T. urartu* et *T. monococcum*.

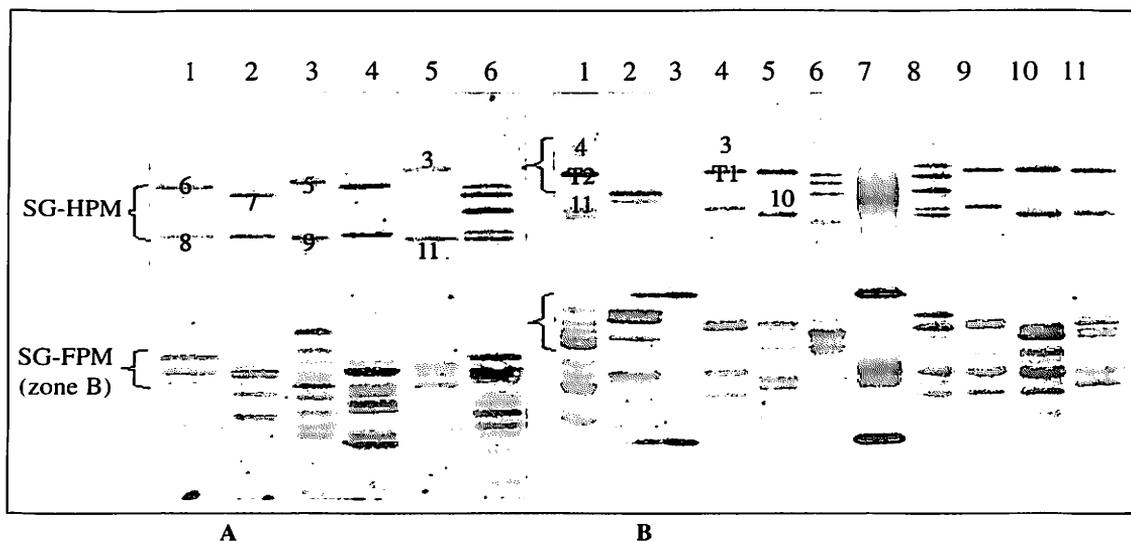


Figure 2 : A. Electrophorégrammes des accessions de *Ae.comosa* : 1.Turquie-Denizli 2. Grèce-Attica 3. Grèce- Epirus 4. Turquie-Izmir 5. Grèce-Peloponnesus 6. Blé tendre : Florence Aurore.

B. Electrophorégrammes des accessions de *Ae.tauschii* : 1. Algérie - Sétif 2. Blé dur : MBB 3. marqueur de poids moléculaire marqueur 4. Algérie - Constantine 5. Arménie-Sjunik 6. Syrie-Alep 7. marqueur de poids moléculaire 8. blé tendre : Ziad 9. TKM-Ashkhabad 10. Syrie-Raqqa 11. Pakistan - Balokistan.

***Aegilops caudata* (Figure 1C)**

Les sous unités codées par le locus Glu-C1 ont un poids moléculaire situé entre 123 et 129 KDa pour les bandes du type x- et entre 94 et 98 KDa pour les bandes du type y- (RODRIGUEZ-QUIJANO, 2001). Les accessions analysées présentent une faible variabilité génétique traduite par la présence de trois diagrammes distincts parmi les cinq obtenus : le premier (2+4) correspond à l'allèle Glu-C1b, le deuxième (1+5) correspondant à l'allèle Glu-C1a et le dernier (3+5) correspond à l'allèle Glu-C1c. les résultats obtenus sont similaires à ceux trouvés par RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, (2001). Au locus Glu-C 3 codant pour les SG-FPM une faible variabilité a été trouvée au niveau de la zone A. Chaque diagramme est composé par deux bandes au maximum et sur l'ensemble des sous unités exprimées quatre seulement sont de différentes mobilités (Tableau II).

***Aegilops comosa* (Figure 2A)**

Les diagrammes des accessions de l'espèce *Ae. comosa* sont complètement différents l'un de l'autre. Comparativement aux deux espèces décrites ci-dessus (*Ae. umbellulata* et *Ae. caudata*) celles d'*Ae.comosa* semblent plus diversifiées. Le locus Glu-M1 exprime deux sous unités l'une du type x- avec un poids moléculaire situé entre 120 et 137 KDa et l'autre du type y- dont le poids moléculaire varie entre 84 et 101 KDa (RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001). Sept types de bandes ont été observés. Ces résultats se rapprochent de ceux trouvés par Rodriguez-QUIJANO *et al.*, (2001) où sur les 33 accessions analysées, 11 types de bandes ont été dénombrés. Un nouveau allèle non décrit est recensé, il s'agit des sous unités 6+8 auquel on a attribué l'allèle Glu-M1q (Tableau I). Au locus Glu-M 3, une importante variabilité a été relevée, chaque diagramme renferme selon les accessions

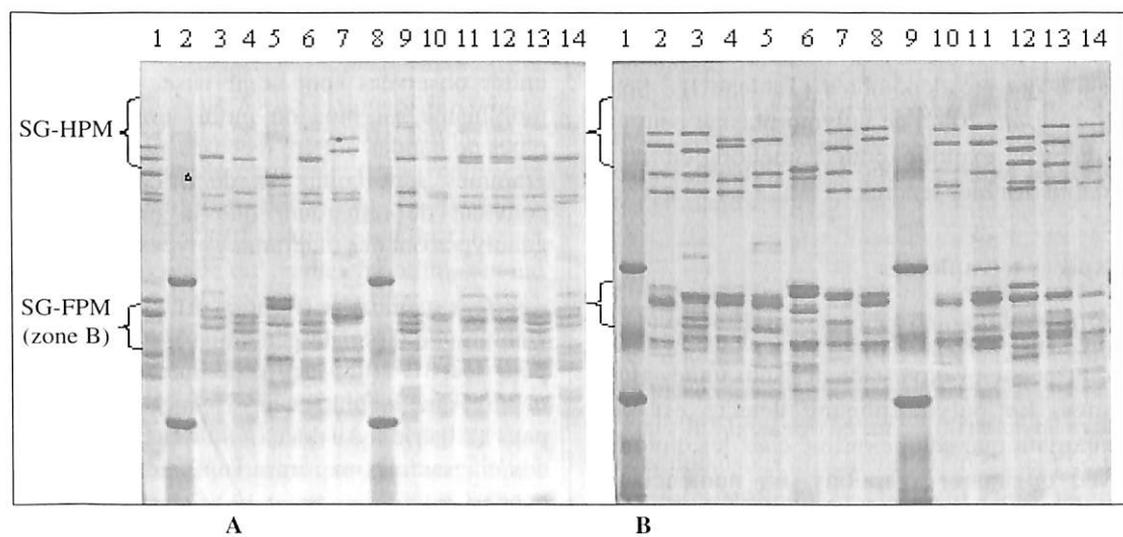


Figure 3 : A. Electrophorogrammes des accessions de *Ae.ventricosa* : 1. Blé tendre : Ziad 2. marqueur de poids moléculaire 3. Algérie-sétif 4. Algérie-Souk Ahras 5. Blé dur : MBB 6. Algérie-Constantine 7. Algérie-Tiaret 8. marqueur de poids moléculaire 9. Maroc-Oujda 10. Maroc-Fes 11. Libye-El Mardj 12. Algérie-Médéa 13. Egypte-Marsa Matruh 14. Algérie-Kenchela **B.** Electrophorogrammes des accessions de *Ae.geniculata* 1. marqueur de poids moléculaire 2. Algérie-Guelma 3. Algérie-Médéa 4. Algérie-Tiaret 5. Algérie-Oum ElBouagui 6. blé dur : MBB 7. Algérie-Constantine 8. Syrie-Damascus 9. marqueur de poids moléculaire 10. Liban- Baabdal 11. Libye-Ghryan 12. Blé tendre : Ziad 13. Algérie-Tizi Ouzou 14. Algérie-Tlemcen.

de 3 à 5 bandes. Sur l'ensemble des bandes exprimées 12 types ont été recensés (Tableau II). Selon (RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 1997) cette variabilité est rarement exprimée chez les espèces diploïdes de la tribu des triticiées et peut être largement exploitée pour l'amélioration de la qualité des blés cultivés.

Aegilops tauschii (Figure 2B)

Au locus Glu-D1, une faible variabilité génétique a été notée. Six bandes de différentes mobilités ont été dénombrées. Ce locus code pour 2 sous unités (types x- et y-) sauf l'accession *Ae. tauschii* (Algérie-Sétif) où 3 ont été dénombrées. Les sous unités qui n'ont pas été répertoriées chez les blés tendres sont symbolisées par T1 et T2. (LAGUDAH et HALLORAN 1988) et (WILLIAM *et al.*, 1993) ont décrit les sous unités 2+T1+T2. Au locus Glu-D3, le nombre de bandes varie entre 2 et 5 pour chaque diagramme. La diversité des SG-FPM est plus ou moins importante où 8 types de bande ont été dénombrés (Tableau II). Selon (YAN *et al.*, 2002) ce polymorphisme peut être largement exploité pour l'amélioration de la qualité des blés tendres.

Espèces tétraploïdes

Chez les espèces tétraploïdes, deux génomes contribuent à l'expression des sous unités gluténines. Le polymorphisme détecté est plus important que celui exprimé chez les diploïdes avec quelques exceptions. La nomenclature allélique a été réalisée par calcul des mobilités relatives et par comparaison des valeurs trouvées chez les accessions des espèces tétraploïdes à celles détectées chez les espèces diploïdes. De plus les positions de ces bandes sont comparées à celles des témoins utilisés pour identifier les allèles correspondants à chaque locus.

Aegilops ventricosa (Figure 3A)

Au locus Glu-D1, 5 types de bandes ont été dénombrés. Les différentes combinaisons ont fait ressortir 6 allèles, le plus fréquent est l'allèle Glu-D1k. Quatre nouvelles formes alléliques détectées jusqu'à présent dans le génome D des blés tendres sont apparues, les deux autres ont été précédemment décrites par (BRANLARD *et al.*, 1990). Au locus Glu-N1, les gènes exprimés généralement que la bande du type x-. Seulement les deux allèles Glu-N1b et Glu-N1 ont leurs diagrammes correspondants avec les deux types x- et y-. L'absence des bandes du type y- est déjà rencontré chez d'autres espèces tétraploïdes tels que *Ae. variabilis* (YANG *et al.*, 2001), et *Ae. cylindrica* (MORRISSON *et al.*, 2002). La non expression des sous unités du type x- ou du type y- est un phénomène très répandu chez les espèces polyploïdes alors que généralement pour les diploïdes ces deux sous unités sont toujours exprimées (PAYNE., 1987 ; GALILI *et al.*, 1988). Aux loci Glu-N3 et Glu-D3 codant pour les SG-FPM, les différentes sous-unités observées sont nombreuses et le polymorphisme est plus ou moins important. 10 types de bandes ont été recensées, tous les diagrammes sont composés de 3 bandes et il convient de remarquer que la majorité des génotypes ont des diagrammes types communs.

Aegilops geniculata (figure 3 B)

Une grande diversité génétique a été constatée pour les SG-HPM des différentes accessions malgré que la plupart proviennent du même pays (Algérie). Au locus Glu-M1, la majorité des diagrammes exprimés sont composés de 2 bandes :

L'une du type x- et l'autre du type y-, deux seulement sont caractérisés par la présence d'une seule bande : il s'agit de celui de l'accession *Ae. geniculata* (Algérie-Tiaret) et *Ae. geniculata* (Liban) où on constate l'absence du type y-. La non expression de la bande du type x- par le locus Glu-M1 est déjà rencontrée par l'analyse

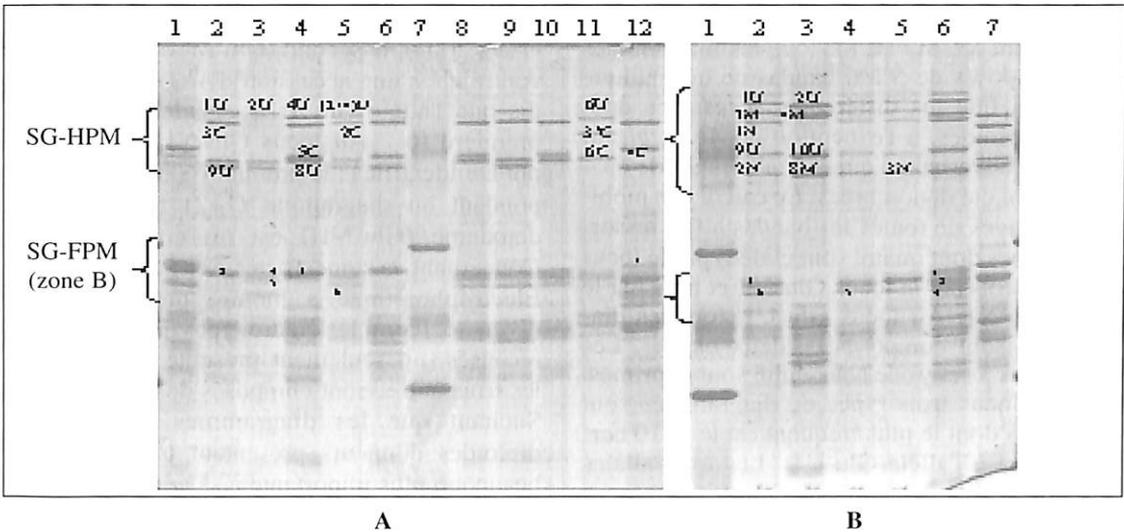


Figure 4 : **A.** Electrophorégrammes des accessions de *Ae. triuncialis* : 1. Blé dur : MBB 2. Pakistan-Balokistan 3. Liban 4. Syrie-Idlib 5. Maroc-Marrakech 6. Turquie-Diyarbakir 7.marqueur de poids moléculaire 8. Algérie-Tiaret 9. Algérie-M'sila 10. Algérie-Constantine 11. Algérie-Souk-Ahras 12. Algérie-Sétif **B.** Electrophorégrammes des accessions de *Ae. neglecta* 1. marqueur de pods moléculaire 2. Portugal-Setubal 3. Turquie-Diyarbakir 4. Bulgarie-Sofiya 5.Maroc-Meknes 6.Grèce-Peloponnesus 7. blé tendre : Ziad.

d'une collection de 33 accessions d'*Ae.comosa* (RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001). Sur ce locus sept allèles ont été exprimés, trois d'entre eux sont précédemment décrit par (RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001). Au locus Glu-U1, sept types de bandes de différentes mobilités ont été distingués. Sur l'ensemble des allèles répertoriés, six sont des nouvelles formes nommés : Glu-U1i, Glu-U1j, Glu-U1l, Glu-U1n, Glu-U1r, Glu-U1s. Les SG-FPM sont codées par les deux loci Glu-M3 et Glu-U3. les sept types de diagrammes recensés sont constitués d'un nombre limité de bandes (de 1 à 3) parmi les bandes exprimées sept sont de différentes mobilités. Ces résultats s'avèrent aberrants en comparaison aux diagrammes trouvés aux loci Glu-M3 et Glu-U3 des accessions des deux espèces *Ae.comosa* et *Ae.umbellulata* qui sont caractérisées par un polymorphisme beaucoup plus

important. Cela s'explique peut être par le phénomène de "overlapping" qui se manifeste entre les protéines qui ont des poids moléculaires similaires.

Aegilops triuncialis

Au locus Glu-U1 six bandes de mobilités différentes ont été décelées. Les sous unités exprimées par ce locus sont les mêmes trouvées par (RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001) mais avec des combinaisons différentes donnant sept nouvelles formes alléliques. Au locus Glu-C1 sept formes alléliques ont été observées. Pour les SG-FPM de la zone B. Un total de six bandes de différentes mobilités ont été dénombrées, chaque diagramme renferme de 1 à 3 bandes et tous les accessions ont des diagrammes types qui leurs sont propre.

Aegilops neglecta

Concernant les SG-HPM, tous les diagrammes sont composés de 5 à 6 bandes ce qui indique nettement que les différentes accessions ont des hexaploïdes, à l'exception de *Ae. neglecta* (Turquie-Diyarbakir) qui est un tétraploïde où 4 bandes ont été dénombrées. Le calcul des mobilités relatives de toutes les bandes a fait ressortir dix types dont quatre sont codées par le locus Glu-U1, trois par le locus Glu-M1 et trois par le locus Glu-N1. Au locus Glu-U1, tous les diagrammes sont composés de deux bandes. Les deux types x- et y- de sous unité sont exprimés. Pour ce locus trois types de diagrammes sont distingués dont le plus fréquent est le 1+10 correspondant à l'allèle Glu-U1r. Les trois allèles répertoriés sont des nouvelles formes. Au locus Glu-M1, la diversité est très faible, seulement trois sous unités de différentes mobilités ont été dénombrées. Notons aussi que chez tous les diagrammes à l'exception de celui de l'accession *Ae. neglecta* (Turquie-Diyarbakir), il y a l'absence de la bande du type y-. Trois allèles ont été identifiés : le premier (Glu-M1d) est

décrit précédemment par (RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, 2001), le second (Glu-M1o) est déjà rencontré chez une accession d'*Ae. geniculata* tandis que l'allèle Glu-M1q est identifié pour la première fois. Au locus Glu-N1, deux allèles ont été identifiés : le premier (Glu-N1a) correspondant au diagramme (1+2) tandis que le deuxième (Glu-N1f) est un nouveau allèle. Concernant la zone B des SG-FPM, l'analyse électrophorétique a montré une très faible diversité. Parmi les quatre types de diagrammes recensés, un seulement présente cinq bandes, les trois autres sont composés de 1 à 2 bandes. Sachant que les diagrammes des espèces diploïdes donneurs présentent une variabilité beaucoup plus importante à savoir : *Ae. umbellulata* (de 1 bande à 3), *Ae. comosa* (de 3 à 5 bandes) où il a été recensé chez ce dernier 12 types de bandes. Ceci pourrait être due soit à un problème de "overlapping" des protéines qui ont le même poids moléculaire, soit à un problème de polyploïdisation qui inhibe l'expression de quelques protéines.

Tableau I : nomenclature allélique des SG-HPM.

locus	diagramme	allèles	
Glu-U1	+8	a'	
	2+8	b'	
	7+11	h'	
	1+nul	i'''	
	1+9	j'''	
	1+10	k'''	
	2+9	l'''	
	Glu-M1	2+10	m'''
		2+11	n'''
		(2+4)+9	o'''
4+8		p'''	
6+nul		q'''	
7+8		r'''	
7+10		s'''	
nul+8		t'''	
nul+9		u'''	
2+10		b'	
3+11	c'		
4+8	d'		
4+9	e'		
7+8	h'		
5+9	k'		
3+nul	l'''		
3+10	m'''		
4+nul	n'''		
4+11	o'''		
nul+8	p'''		
Glu-C1	1+5	a'	
	2+5	b'	
	3+4	c'	
	3+6	d'	
	2+5	e'''	
	2+6	f'''	
	3+5	g'''	
	3'+6	h'''	
	nul+6	i'''	
	Glu-D1	4+12	c''
5+10		d''	
3+10		g'''	
3+T1		h'''	
3+nul		i'''	
4+10		j'''	
4+T1+11		k'''	
4+12		l'''	
5+11		m'''	
5+12		n'''	
Glu-N1	1+2	a'''	
	1+3	b'''	
	2+nul	c'''	
	2+4	d'''	
	nul+3	e'''	
	nul+4	f'''	

'allèles décrit par RODRIGUEZ-QUIJANO *et al.*, (2001).

''allèles décrit par BRANLARD *et al.*, (1990).

'''nouvelles formes alléliques.

Tableau II : Typologie des SG-FPM.

Espèces	diagrammes	types
<i>Ae. umbellulata</i>	1+2+3	FPM I
	2	FPM II
	2+3+6 4+5	FPM III FPM IV
<i>Ae. caudata</i>	1+2	FPM I
	2+4	FPM II
	3 4	FPM III FPM IV
<i>Ae. comosa</i>	1+3+8+9+11	FPM I
	2+4+6+8+10	FPM II
	3+7+11+12	FPM III
	4+6+8+10	FPM IV
	5+7+9	FPM V
<i>Ae. tauschii</i>	1+3+5+7+8	FPM I
	2+4	FPM II
	2+3+5+6	FPM III
	3+4	FPM IV
	4+7	FPM V
<i>Ae. ventricosa</i>	1+4+8	FPM I
	1+5+9	FPM II
	1+5+9	FPM III
	2+5+8	FPM IV
	3+5+10	FPM V
	3+6+10	FPM VI
	3+7+10	FPM VII
	4+7+9	FPM VIII
<i>Ae. geniculata</i>	1+4+5	FPM I
	2+3	FPM II
	2+4	FPM III
	2+5	FPM IV
	3	FPM V
	3+4+7	FPM VI
	4+6	FPM VII
<i>Ae. triuncialis</i>	1+5+6	FPM I
	2	FPM II
	3	FPM III
	3+5+6	FPM IV
	4+5	
<i>Ae. neglecta</i>	1+2+3+4+5	FPM I
	3	FPM II
	3+5	FPM III
	3+6	

Références bibliographiques

- G. BRANLARD, G.C. AUTRAN, M. ROUSSET, M. DARDEVET & J. KOENIG 1990. Catalogue des sous-unités de haut poids moléculaire des gluténines des blés (*T. aestivum* et *T. durum*). Ed. INRA, 60 P.
- A.B. DAMANIA, 1993. Biodiversity and wheat improvement. Wiley and Sons. UK.
- G. GALILI, T. FELSENBERG, A.A. LEVY, Y. ALTSCHULER, & M. FELDMAN. 1988. Inactivity of high molecular weight glutenin genes in wild diploid and tetraploid wheats. In : T.E. Miller and R.M.D. Koebner (Eds). Proceedings of the 7th International Wheat Genetics Symposium Cambridge pp. 81-86.
- P. P. JAUHAR, 1993. Alien gene transfer and genetic enrichment of bread wheat. In : Biodiversity Wheat Improvement, Damania , A. B. (ed). ICARDA - A Wiley Sayce Publication, Aleppo, pp : 103-119.
- U. K. LAEMLI, 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature 227 : 680-685.
- E.S. LAGUDAH, & G.M. HALLORAN. 1988. Phelogenetic relationships of *Triticum tauschii* the D genome donor to hexaploid wheat. 1. Variation in HMW subunits of glutenin and gliadins. Theor. Appl. Genet. 75 : 592-598.
- C.N. LAW, & P.I. PAYNE. 1983. Genetical aspects of breedings for improved grain proteins contents and type in wheat. J. Cereal. Sci. 1 : 79-93.
- C.N. LAW, & P.I. PAYNE, A.J. WORLAND, T.E. MILLER, & P.A. HARRIS & J.W. SNAPE. 1984. Studies of genetical variation affecting grain protein type and amount in wheat cereal grain protein improvement. IAEA, Vienna, pp : 279-300.
- G.J. LAWRENCE, & K.W. SHEPHERD. 1981. Chromosomal location of genes controlling seed proteins in species related to wheat : Theoretical and applied genetics. 59 : 25-31
- B.A. MARCHYLLO, J.F. KRUGER, & D.W. HATCHER. 1989. Quantitative reversed phase high performance liquid chromatography analysis of wheat storage proteins a potential quality prediction tool. J. Cereal.Sci 9 (2) : 113-130.
- L.A. MORRISON, O. RIERA-LIZARAZU, L. CRÉMIEUX, & C.A. MALLORY-SMITH. 2002. Jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica* Host) x Wheat (*Triticum aestivum* L.) Hybrids : Hybridation Dynamics in Oregon Wheat Fields. Crop Sci. 42 : 1863-1872.
- L.M. MARTIN, & J.B. ALVAREZ. 2001. use of interspecific hybridisation in quality improvement of cereals. In CIHEAM-Options Mediterraneanes pp 447-454.
- H. NAKAMURA, A. INAZU & H. HIRANO. 1999. Allelic variation in high-molecular-weight
- P.I. PAYNE, 1987. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread making quality. Annual Revue of Plant Physiology 38 :141-153.
- P.I. PAYNE, K.G. CORFIELD & G.A. Blackman. 1979. Identification of a high-molecular-weight subunit of glutenin whose presence correlates with bread-making quality in wheats of related pedigree. Theoretical and Applied Genetics 55 : 153-159.
- M. RODRIGUEZ-QUIJANO Nieto-Taladriz M T. & J.M. CARRILLO 2001. Polymorphism of high molecular weight glutenin subunits in three species of *Aegilops*. Genetic Resources and Crop Evolution 48 : 599-609.

M. RODRIGUEZ-QUIJANO M.T. NIETO-TALADRIZ & J.M. CARRILLO. 1997. Variation in B-LMW glutenin subunits in Einkorn wheats. *Genetic Resources and Crop Evolution* 44 : 539-543.

N.K. SINGH, & K.W. SHEPHERD. 1990. Linkage mapping of genes controlling endosperm storage proteins in wheat. 1. genes on the short arms of group 1 chromosomes. *Theor. Appl. Genet.* 75 (4) : 628-641

N.K. SINGH, K.W. SHEPHERD & G.B. CORNISH. 1991. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *J. Cereal. Sci* 14 : 203-208.

G.Z. WANG, N. MIYASHITA, & K. TSUNEWAKI. 1997. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94 : 14570-14577.

M.D.H.M. WILLIAM, R.J. PENA, & A. MUJEEB-KAZI. 1993. Seed protein and isozymes variations in *Triticum tauschii* (*Aegilops squarosa*). *Theo. Appl. Genet.* 87 : 60-63.

Y. M. YAN, S.L.K. HSAM, J.Z. YU, & Y. JIAG, F.G. ZELLER. 2002. Genetic polymorphisms at Gli-D t gliadin loci in *Aegilops tauschii* as revealed by acid polyacrylamide gel and capillary electrophoresis. *Plant breeding. Volume 122 Issue 2* : 120-124.