

DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DE POPULATIONS DIPLOÏDES ET TÉTRAPLOÏDES DE *DACTYLIS GLOMERATA* L. (POACEAE)

N. AMIROUCHE

Université des Sciences et de Technologie Houari Boumediene (USTHB), Faculté des Sciences Biologiques, Laboratoire de Biologie et de Physiologie des Organismes - Equipe de Taxonomie, Physiologie et Microbiologie végétales. BP n° 32 El Alia, Bab Ezzouar, 16111 Alger.

RÉSUMÉ

Le dactyle, *Dactylis glomerata* L., est une graminée fourragère naturelle, largement répandue en Afrique du Nord. C'est un complexe spécifique qui comprend des cytotypes diploïdes ($2n=2x=14$) et tétraploïdes ($2n=4x=28$). Cette étude tente d'appréhender, par l'analyse du polymorphisme enzymatique, la diversité et la structure génétique de populations naturelles récoltées en Algérie. Des échantillons de référence, du pourtour méditerranéen, sont pris en considération. Les fréquences alléliques ont été obtenues à partir de 6 loci polymorphes. Les indices de diversité génétique des populations diploïdes sont plus élevés ($P=0.68$; $A=1.86$; $H=0.31$) que ceux des populations tétraploïdes ($P=0.38$; $A=1.65$; $H=0.28$). La diversité génétique totale ($H_t = H_s + D_{st}$) est plus importante à l'intérieur des populations diploïdes ($H_s=0.31$) et tétraploïdes ($H_s=0.20$). Le coefficient de différenciation inter-populations (G_{ST}) est relativement faible avec 0.22 et 0.34 pour les diploïdes et les tétraploïdes respectivement. Ce modèle de diversité génétique est prometteur pour la biologie de la conservation de ce complexe spécifique.

Mots clés : *Dactylis glomerata*, Polyploïdie, Différenciation allozymique, Flux de gènes.

SUMMARY

Cooksfoot, *Dactylis glomerata* L., is natural forage grasses, widespread in North Africa. This specific complex includes two cytotypes, diploid ($2n=14$) and tetraploid ($2n=28$). The aim of this study is to examine, on the basis of allozyme variability, the diversity and the genetic structure of natural populations sampled in Algeria. In order to attempt the whole of genetic diversity, some mediterranean accessions are taken into account. Allelic frequencies were obtained from 6 polymorphic loci. Genetic diversity parameters for diploid are higher ($P=0.68$; $A=1.86$; $H=0.31$) than those of tetraploid taxa ($P=0.38$; $A=1.65$; $H=0.28$). Total genetic diversity ($H_t = H_s + D_{st}$) is more important within than among populations, $H_s=0.31$ for diploïds and $H_s=0.20$ for tetraploïds. Differentiation among populations (G_{ST}) is 0.22 and 0.34 in diploïds and in tetraploïds respectively. This pattern of genetic diversity has encouraging implications for conservation purpose.

Key words : *Dactylis glomerata*, Polyploidy, Allozymic differentiation, Gene flow.

INTRODUCTION

Le dactyle, *Dactylis glomerata* L., est une graminée pérenne dont l'importance fourragère suscite de nombreux travaux biologiques, physiologiques et écologiques. C'est aussi un modèle d'un grand intérêt pour les systématiciens et les évolutionnistes. Ce genre, d'origine eurasiatique et nord-africaine, comprend quinze taxons diploïdes ($2n = 2x = 14$), trois tétraploïdes ($2n = 4x = 28$) et des cytotypes hexaploïdes (BORRILL, 1978). L'autopolyploïdie serait à l'origine de la polyploïdie dans ce complexe (LUMARET, 1989 ; SOLTIS et SOLTIS, 1993).

En Algérie, deux sous-espèces tétraploïdes sont reconnues, *marina* qui est restreinte à la bordure littorale et *hispanica* qui est largement répandue depuis les régions côtières jusqu'à l'Atlas saharien. Trois autres sous-espèces diploïdes sont endémiques en Algérie : *santai*, *castellata* et *mairei* (STEBBINS et ZOHARY, 1959 ; BORRILL, 1978 ; LUMARET, 1981). Les populations diploïdes sont surtout localisées dans des habitats particuliers de la région tellienne comme les gorges et les sous-bois entre 200 m et 800 m d'altitude (AMIROUCHE, 1988).

Des situations de sympatrie entre diploïdes et tétraploïdes sont connues comme dans les gorges de Kherrata (BORRILL, 1978). Dans ces sites, les identifications taxonomiques sont rendues incertaines du fait de la présence de formes intermédiaires aux types. Des résultats d'études morphologiques, cytologiques et de biologie de la reproduction, acquis sur un grand nombre d'échantillons algériens (AMIROUCHE 1988, 1996), nous ont permis de mettre en évidence des unités phénotypiques différentes de celles reconnues dans les flores.

Le présent travail a pour objectif l'étude de la différenciation des populations et les relations

diploïdes-tétraploïdes à partir de données du polymorphisme enzymatique. Il est focalisé sur des échantillons diploïdes échantillonnés sur quelques sites enclavés et niches écologiques de la région tellienne. Il permettra d'appréhender la distribution de la diversité dans un souci de conservation des ressources phytogénétiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Origine du matériel

Cette étude porte sur 15 échantillons de dactyle : 8 populations naturelles ($2x$) et ($4x$) récoltées en Algérie dans la partie septentrionale et 7 accessions de l'USDA*.

Le niveau de ploïdie des populations et les caractéristiques bioclimatiques des stations de récolte, sont données dans le tableau I. Les monts des Babors et les gorges de Kherrata sont des stations bioclimatiques humides. Celles de Lakhdaria, Berrouaghia, Ténès et Ziama, situées entre l'Atlas tellien et le littoral, font partie de l'étage bioclimatique sub-humide. Les plantes mères sont maintenues en culture au jardin expérimental depuis plusieurs années. Elles sont issues de graines ou proviennent d'individus transplantés.

Les échantillons de la collection de l'USDA, utilisés dans cette étude, proviennent du pourtour méditerranéen (Algérie, Maroc, Espagne, Portugal, Turquie). Ils correspondent aux sous-espèces *santai*, *smithii* et *hispanica* (tableau II).

Extraction des protéines enzymatiques

Les enzymes sont extraites à partir de feuilles selon la procédure modifiée de GOTTLIEB (1981).

De jeunes feuilles sont prélevées sur des plants âgés d'environ 2 mois obtenus à partir de semences des cultures expérimentales. L'extraction nécessite 100 mg à 200 mg de feuilles. Elle est réalisée dans une solution tampon à pH 7.5 contenant 0.1 M Tris-HCl, 1 mM EDTA, 10 mM MgCl₂, 10 mM KCl, 4 mM 2-Mercaptoéthanol, 0.02 M acide ascorbique, 0.2% saccharose et 2% de PVP. Les électrophorèses sont réalisées sur des gels de polyacrylamide à 10%. La migration est réalisée dans un tampon Tris-Glycine pH 8,8. Pour les révélations, nous avons suivi les procédures standards de WENDEL et WEEDEN (1989). Quatre systèmes enzymatiques sont traités dans cette étude. Ils présentent des bandes reproductibles, nettes et interprétables. Il s'agit de la phosphoglucomutase (PGM, E.C 2.7.5.1), de la shikimate deshydrogénase (SKH, E.C 1.1.1.25), de la superoxyde dismutase (SOD, E.C 1.15.1.1) et des phosphatases acides (ACP, E.C.3.1.3.2.).

Interprétation des zymogrammes et traitement des données

L'interprétation des zymogrammes a été faite conformément aux ouvrages de référence sur le déterminisme génétique des isoenzymes (WENDEL et WEEDEN, 1989 ; SOLTIS et SOLTIS, 1989) et à partir des travaux spécifiques au genre *Dactylis* (LUMARET, 1981).

Les indices du polymorphisme et la répartition de la diversité génétique intra et inter-populations de NEI (1973) sont calculées à l'aide du logiciel Genestat PC 3.3 (LEWIS, 1992). Le dendrogramme des distances génétiques de NEI basé sur la méthode UPGMA est construit avec le logiciel NTSYS-PC (ROHLF, 1990).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Diversité allozymique

Les systèmes enzymatiques étudiés comme les phosphoglucomutases (PGM), les shikimates deshydrogénases (SKD) et les phosphatases acides (ACP) sont monomères. Les super oxydes dismutases (SOD) sont dimères. Ces 4 systèmes enzymatiques montrent 8 loci polymorphes et monomorphes notés PGM, SKD1, SKD2, ACP1, ACP2, ACP3, SOD1, SOD2 (figure 1) avec un total de 15 allèles.

Les PGM (figure 1a), produisent 7 phénotypes enzymatiques. Les 2 loci de la shikimate deshydrogénase, SKD1 et SKD2, sont polymorphes avec chacun 2 allèles, et engendrent 7 phénotypes enzymatiques (figure 1b). Les ACP, avec 2 loci polymorphes, ACP1 et ACP2 et un locus monomorphe, sont caractérisés par une grande variabilité (Figure 1c). Pour ce système 10 phénotypes sont dénombrés. Les SOD (figure 1d) sont déterminées par 2 loci, SOD1 et SOD2. Le locus SOD1, polymorphe avec 3 allèles et le locus SOD2, monomorphe, produisent 6 phénotypes enzymatiques.

Dans le tableau III, nous donnons les indices de diversité calculés pour ces 8 loci. Le nombre moyen d'allèles par locus (A) chez les populations diploïdes, varie de 1.38 (Smithii d'Espagne) à 2.13 (échantillon de Ténès). Chez les tétraploïdes, ces valeurs sont comprises entre 1.50 et 2.00.

En ce qui concerne le pourcentage de loci polymorphes (P), il est assez stable chez tous les taxons diploïdes avec une moyenne de 68 %. Seule la sous-espèce smithii d'Espagne montre un taux relativement très faible (0.25). Chez les taxons tétraploïdes, les valeurs de P sont bien

plus faibles, en moyenne de 0.38, à l'exception de la population de Kherrata qui se distingue par un taux de polymorphisme important.

L'indice H de diversité génétique de Nei, équivalent au taux d'hétérozygotie observée, varie de 0.14 à 0.34 pour les diploïdes et de 0.14 à 0.38 pour les tétraploïdes. Des allèles rares sont distingués dans les populations 2x de Lakhdaria et de Ténès.

Répartition de la diversité intra et inter-populations

La répartition de la diversité génétique à l'intérieur des populations et des taxons, le coefficient de différenciation et les flux de gènes, sont données dans les tableaux IV et V.

Le taux de diversité totale (H_T) est de 0.39 pour les diploïdes et de 0.28 pour les tétraploïdes (tableau IV). Respectivement chez ces 2 cytotypes, les taux moyens de diversité intra-populations (H_S) sont de 0.31 et 0.20. Quand on compare la proportion de la diversité intra-population (H_S) selon les loci, on constate que celle-ci est, chez les diploïdes, à peu près, équivalente (0.30 à 0.54) pour tous les loci polymorphes. Par contre, chez les tétraploïdes, H_S est élevée dans les loci PGM (0.62) et SOD1 (0.55) et est très faible dans les autres loci ACP2, SKD1, ACP1 et SKD2 (0.07 à 0.16).

Le coefficient de différenciation inter-population (G_{ST}) chez les diploïdes est de 22 %. Ceci signifie que chaque population recèle en moyenne 78 % de la diversité génétique. Ces valeurs, attendues, sont comparables à celles trouvées pour les plantes préférentiellement allogames, pérennes, à pollinisation anémophile et à large répartition géographique (HAMRICK et GODT, 1989).

Par contre, pour les tétraploïdes, la différenciation inter-populations est plus élevée ($G_{ST} = 0.34$). Cette valeur s'écarte de celles indiquées dans les synthèses effectuées par BROWN et SCHOEN (1992) et HAMRICK et GODT (1989, 1996). Elles se rapprochent, sans toutefois les atteindre, des limites habituellement rencontrées chez les plantes autogames et géographiquement localisées.

Le flux de gènes calculé à partir du G_{ST} , est relativement plus important chez les diploïdes ($N_m = 0.88$) que chez les tétraploïdes ($N_m = 0.48$). Les valeurs de N_m dans les populations naturelles sont généralement inférieures à 2. Cependant, elles ne sont pas suffisamment élevées (moins d'un migrant par génération) pour jouer un rôle dans la diversification des populations. Ceci pourrait expliquer la multitude de formes chez les populations diploïdes du genre *Dactylis* avec une différenciation phénotypique continue.

Le dendrogramme de la figure 2, établi à partir des distances génétiques de NEI (1973) sépare nettement les 2 cytotypes. Les populations diploïdes d'Algérie y compris les taxons de référence comme la ssp. *santai*, forment un premier groupe distinct avec des distances génétiques faibles, inférieures à 0.06. La population tétraploïde de Kherrata s'y rapporte. Le deuxième groupe, concerne exclusivement des taxons tétraploïdes de la sous-espèce *hispanica* du Maroc, du Portugal et de Turquie. La population tétraploïde algérienne de Ziama (*hispanica*) s'y rattache à une distance supérieure à 1.2. Remarquons l'isolement particulier de la sous-espèce *smithii* de l'ensemble des autres taxons. Cet isolement peut s'expliquer par son appartenance au groupe subtropical, tous les autres taxons étudiés appartiennent au groupe méditerranéen (STEBBINS et ZOHARY, 1959 ; BORRILL, 1978).

CONCLUSION

Cette étude de la variabilité allozymique a permis de mettre en évidence chez les diploïdes d'Algérie, une variabilité intra-populations beaucoup plus importante qu'une variabilité inter-populations. Cependant, la différenciation génétique relativement faible entre les populations et un flux de gènes modéré ne permet pas d'envisager des remaniements taxonomiques. Le régime allogame, le mode de pollinisation anémophile et le flux de gènes contribuent sans doute fortement au maintien de la variabilité des populations. Ce modèle de diversité génétique se présente donc comme un modèle encourageant pour la biologie de la conservation des plantes pérennes.

Références bibliographiques

- AMIROUCHE N., 1988. Recherche biosystématique sur le genre *Dactylis* L. Ann. Inst. Nat. Agro. (El-Harrach, Alger), 12 (1) : 159-177.
- AMIROUCHE-HAMZA N., 1996. Biologie de la reproduction et structuration des populations diploïdes du genre *Dactylis* L. en Algérie. In : Abstract of Conference on Plant Taxonomy; Blanché C., Simon J., Vallès J. (eds). Barcelone, Espagne, 19-22 sept. 1996. p 70.
- BORRILL M., 1978. Evolution and genetic resources of cocksfoot, Ann. Report welsh Plant Breeding Station, 1977, Aberystwyth, 190.
- BROWN A.H.D., SCHOEN D.J., 1992. Plant population genetic structure and biological conservation. In: Sandlund O.T., Hindar K., Brown A.H.D., (eds), Conservation of biodiversity for sustainable development. Scandinavian University Press, Oslo. Pp. 88-104.
- CHAUMONT M., PAQUIN C., 1971. Notice explicative de la carte pluviométrique de l'Algérie au 1/500.000 ème. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord. 24 p.
- HAMRICK J.W., GODT M., 1989. Allozymes diversity in plant species. In : Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L., Weir B.S., (eds.), Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA. Pp. 43-63.
- HAMRICK J.W., GODT M., 1996. Effects of life histories traits on genetic diversity in plant species. In: Silvertown J., Franco M., Harper J.L., (eds) Plant Life Histories. Cambridge University Press. Pp. 103-118.
- LEWIS P.O., 1992. Genestat PC 3.3. Department of statistics. North Carolina University Raleigh, USA.
- LUMARET R., 1981. Structure génétique d'un complexe polyploïde : *Dactylis glomerata* L. (Fam. Graminacées). Relations entre le polymorphisme enzymatique et certains aspects de la Biologie, de l'Ecologie et de l'Evolution de l'espèce. Thèse de doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- LUMARET R., BOWMAN C.M., DYER T.A. 1989. Autopolyploidy in *Dactylis glomerata* L. : further evidence from studies of chloroplast DNA variation. Theoretical and Applied Genetic, 78, 393-399.
- NEI M., 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Nat. Acad. Sci., USA., 70: 3321-3323.
- ROHLF F.J., 1990. Numerical taxonomy and multivariate analysis system (NTSYS-Pc, Version 1.60), Exeter Software, New York.

SELTZER P., 1946. Le climat de l'Algérie. Inst. Météo. Phys. du Globe. Université d'Alger. 219 p.

SOLITS D.E., SOLITS P.S., 1989. Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland, Oregon, USA.

SOLITS D. E., SOLITS P.S., 1993. Molecular data and the dynamic of polyploidy. Critical Reviews in Plant Sciences 12 : 243-273.

STEBBINS G.L., Zohary D., 1959. Cytogenetic and evolutionary studies in the genus *Dactylis*. I Morphology, distribution and inter relationships of the diploid subspecies. Univ of California Press. Publications in Botany. Vol 31.

WENDEL J.F., WEEDEN N.F., 1989. Visualisation and interpretation of plant isozymes. In: Soltis D.E., Soltis P.S., (Eds), Isozymes in plant biology, Dioscorides Press, Portland, Oregon. USA. Pp. 5-45.

REMERCIEMENTS

L'auteur adresse ses remerciements à M^{me} le professeur Marie-Thérèse MISSET du laboratoire de Botanique de l'université de Rennes 1, pour l'accueil dans son laboratoire et l'aide à la réalisation des expérimentations ainsi que pour l'accès aux logiciels spécialisés en génétique des populations.

Listes des figures et des tableaux

Figure 1 : Les différents phénotypes des 4 systèmes enzymatiques observés chez les taxons diploïdes et tétraploïdes.

Les lettres minuscules sont attribuées pour les allèles.

Figure 2 : Distance génétique de NEI pour les populations algériennes et les échantillons de référence.

Diploïdes (*) et Tétraploïdes (O)

Tableau I : Niveau de ploïdie des populations et données bioclimatiques des stations de récoltes.

Alt.=. Altitude en mètres ; P= pluviosité moyenne annuelle en millimètres ; M et m sont respectivement la température maximale du mois le plus chaud et la température minimale du mois le plus froid exprimées en degrés Celsius. Les données météorologiques sont celles de Seltzer (1948) pour la période 1913-1948, de Chaumin et Pacquin (1971) pour la période 1948-1963 et de l'Office National de la Météorologie, Dar El Beida, Alger.

Tableau II : Références des échantillons de l'USDA* introduits dans les analyses.

* Références PI des semences fournies par la station de l'USDA, Western Regional Plant Introduction Station, 59 Johnson Hall, Pullman, Washington, 99164, USA.

Tableau III : Indices du polymorphisme des populations algériennes de dactyle et d'échantillons de l'USDA*.

A = nombre moyen d'allèles par locus ; P = nombre moyen de locus polymorphe ; H = indice de diversité génétique de Nei ; P(1) = fréquence de ces allèles uniques.

* Echantillons de référence de l'USDA, voir tableau II.

Tableau IV : Paramètres de la diversité génétique des six loci polymorphes.

H_T , diversité génétique totale, = $H_S + D_{ST}$ avec H_S = diversité intrapopulation ; G_{ST} , coefficient de différenciation interpopulations, = D_{ST} / H_T ; D_{ST} = diversité inter-populations.

Tableau V : Répartition de la diversité génétique et flux de gènes des taxons diploïdes et tétraploïdes.

*Nm, flux de gènes estimé, = nombre de migrants par génération, $Nm = (1 - G_{ST}) / 4G_{ST}$.

Tableau I : Niveau de ploïdie des populations et données bioclimatiques des stations de récoltes.

Stations	Ploïdie	Alt.	P	M	m	Etage bioclimatique	Formation végétale
Ténès	2x	150	513	30.9	8.6	SH	Forêt à <i>Pinus halepensis</i> , <i>Callitris articulata</i> , <i>Pistacia lentiscus</i> .
Ziama	4x	30	1181	30.2	8.3	H	Formation sub-littorale avec <i>Quercus ilex</i> .
Lakhdaria	2x	650	814	33.8	6.3	SH	Dans les gorges à <i>Olea europea</i> , <i>Ceratonia silica</i> .
Kherrata 1	2x	470	1103	300	6.0	H	Crevasses ombragées des gorges calcaires.
Kherrata 2	4x						
Babors 1	2x	1450	1668	32.0	1.6	H	Forêt humide de <i>Quercus ilex</i> .
Babors 2	2x	1500	1668	32.0	1.6	H	Clairière sous forêt de <i>Quercus ilex</i> .
Berrouaghia	2x	980	570	34.2	0.6	SH	Forêt clairsemée de <i>Pinus halepensis</i> et <i>Quercus ilex</i> .

* Alt. = altitude en mètre ; P = pluviosité moyenne annuelle en mm; M et m sont respectivement la température maximale du mois le plus chaud et la température minimale du mois le plus froid exprimées en degré Celsius. Les données météorologiques sont celles de Seltzer (1948) pour la période 1913-1948, Chaumont et Paquin (1971), pour la période 1948-1963, et de l'Office National de la Météorologie, Dar El Beïda, Alger.

Tableau II : Références des échantillons de l'USDA * introduits dans les analyses.

Taxon	Origine	Référence PI *
ssp. <i>santai</i> Stebbins et Zohary	Algérie Maroc	PI 237605 87i PI 237606 78i
ssp. <i>smithii</i> (Link.) Stebbins et Zohary	Espagne	PI 237207 87i
ssp. <i>hispanica</i> (Roth.) Koch.	Turquie 1 Turquie 2 Portugal Maroc	PI 170344 78i PI 170345 84i PI 231525 87i PI 231524 87i

* Références PI des semences fournies par la station de l'USDA, Western Regional Plant Introduction Station, 59 Johnson Hall, Pullman, Washington, 99164, USA.

Tableau III : Indices du polymorphisme des populations algériennes de dactyle et d'échantillons de l'USDA*.

Diploïdes	A	P	H	p (1)
Babors 1	1.88	0.75	0.34	*****
Babors 2	1.88	0.75	0.34	*****
Lakhdaria	2.00	0.75	0.34	0.05
Ténès	2.13	0.75	0.32	0.04
Berrouaghia	2.00	0.75	0.27	*****
Kherrata 1	1.88	0.75	0.34	*****
<i>Santai</i> Algérie *	1.75	0.63	0.32	*****
<i>Santai</i> Maroc *	1.88	0.75	0.34	*****
<i>Smithii</i> Espagne *	1.38	0.25	0.14	*****
<i>Moyenne</i>	1.86	0.68	0.31	0.01
Tétraploïdes				
Kherrata 2	2.00	0.75	0.38	*****
<i>Hispanica</i> Maroc *	1.63	0.38	0.21	*****
<i>Hispanica</i> Turquie 1 *	1.80	0.40	0.19	*****
<i>Hispanica</i> Portugal *	1.50	0.25	0.15	*****
<i>Hispanica</i> Turquie 2*	1.50	0.25	0.16	*****
Ziama	1.50	0.25	0.14	*****
<i>Moyenne</i>	1.65	0.38	0.28	*****

A = nombre moyen d'allèles par locus ; P = nombre moyen de locus polymorphe ; H = indice de diversité de Nei (1973) = taux d'hétérozygotie ; P (1) = fréquence des allèles uniques.

* Les références des échantillons de l'USDA, sont données dans le tableau II.

Tableau IV : Paramètres de la diversité génétique des six loci polymorphes.

Locus	Diploïdes			Tétraploïdes		
	H _T	H _S	G _{ST}	H _T	H _S	G _{ST}
PGM	0.67	0.54	0.18	0.64	0.62	0.02
SKDI	0.48	0.35	0.27	0.13	0.08	0.39
SKD 2	0.45	0.30	0.33	0.22	0.16	0.30
SOD 1	0.58	0.48	0.16	0.61	0.55	0.10
ACP 1	0.46	0.34	0.26	0.16	0.10	0.38
ACP 2	0.47	0.43	0.09	0.46	0.07	0.85
Moyenne	0.39	0.31	0.22	0.28	0.20	0.34
Erreur standard	0.09	0.07	0.04	0.09	0.09	0.12

H_T, diversité génétique totale, = H_S + D_{ST} avec H_S = diversité intrapopulation ; G_{ST}, coefficient de différenciation inter-population, = D_{ST} / H_T ; et D_{ST} = diversité inter-populations.

Tableau V : Répartition de la diversité génétique et flux de gènes des taxons diploïdes et tétraploïdes.

	H _T	H _S	D _{ST}	G _{ST}	Nm*
Diploïdes	0.39	0.31	0.08	0.22	0.88
Tétraploïdes	0.28	0.20	0.08	0.34	0.48

* Nm, flux de gènes estimé = nombre de migrants par génération, Nm = (1 - G_{ST}) / 4 G_{ST}.

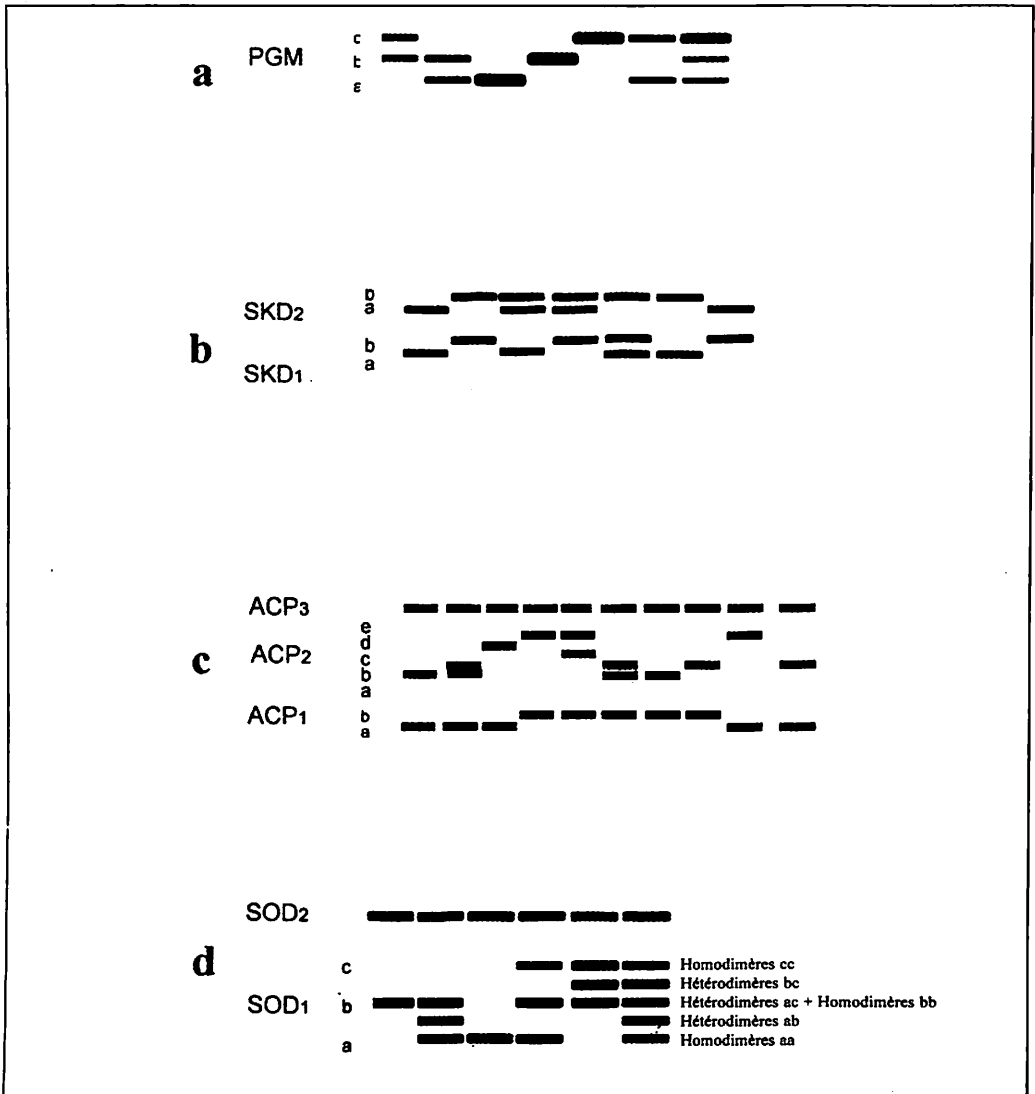


Figure 1 : Les différents phénotypes des 4 systèmes enzymatiques étudiés chez les taxons diploïdes et tétraploïdes.

Les lettres minuscules sont attribuées aux allèles.