



ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Biologies 327 (2004) 371–380



Écologie / Ecology

Variabilités phénotypique et génétique de trois populations naturelles d'*Atriplex halimus*

Abdelaziz Abbad*, Mohamed Cherkaoui, Nadia Wahid, Abdelbasset El Hadrami, Abderazzak Benchaabane

Département de biologie, faculté des sciences Semlalia, université Cadi-Ayyad, BP 2390, Marrakech, Maroc

Reçu le 11 septembre 2003 ; accepté le 13 janvier 2004

Présenté par Henri Décamps

Résumé

Trois populations naturelles d'*Atriplex halimus*, situées dans trois contextes climatiques différents, ont été analysées à l'aide des caractéristiques foliaires (surface et rapport foliaires, largeur moyenne des feuilles et rapport feuilles sur rameaux) et des marqueurs isoenzymatiques. L'étude a montré l'existence d'une variabilité phénotypique hautement significative, qui est d'autant plus importante que les populations sont éloignées géographiquement et situées dans des climats différents. Le caractère graduel de cette variabilité morphologique, le long d'un gradient climatique, indique qu'il s'agit d'une différenciation clinale. D'autre part, des clones obtenus à partir de boutures semi-ligneuses prélevées au niveau de chaque population et placés dans une parcelle commune ont maintenu les mêmes caractéristiques foliaires que les populations sources, suggérant l'existence d'une base génétique à cette variabilité. L'étude de quatre systèmes isoenzymatiques confirme l'existence de cette variabilité. Ainsi, le pourcentage de locus polymorphes (P), le taux d'hétérozygote théorique (He) et le nombre moyen d'allèles par locus (A) ont été estimés respectivement à 77,52 %, 0,319 et 1,99. L'indice de diversité génétique (Fst) obtenu est de 0,089. **Pour citer cet article :** A. Abbad et al., C. R. Biologies 327 (2004).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Phenotypic and genetic variability of three natural populations of *Atriplex halimus*. Three natural populations of *Atriplex halimus*, located in three different climatic contexts, were studied using leaf characteristics (leaf area, leaf length-to-maximum-width ratio, average width of the leaves and leave-to-branch ratio) and isoenzymatic markers. The study showed the existence of a highly significant phenotypical variability. This variability is all the more significant, as populations are geographically distant and located in different climates. The gradual character of this morphological variability, along a climatic gradient, indicates that it is almost a clinal differentiation. Clones obtained from semi-woody cuttings taken on the level of each population and placed in a common parcel have maintained the same leaf characteristics as the population sources, suggesting the genetic origin of this variability. The study of four isoenzymatic systems confirms the existence of this variability. Thus, the percentage of polymorphic loci (P), the expected heterozygosity (He) and the mean number of alleles per locus (A) are of 77.52%, 0.319,

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : abbad@ucam.ac.ma (A. Abbad).

and 1.99, respectively. The genetic diversity index (*Fst*) obtained is 0.089. **To cite this article:** A. Abbad et al., C. R. Biologies 327 (2004).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots-clés : *Atriplex halimus* ; gradient climatique ; caractéristiques foliaires ; différenciation clinale

Keywords : *Atriplex halimus*; climate gradient; leaf characteristics; clinal differentiation

Abridged English version

Atriplex halimus (Chenopodiaceae) is a spontaneous, perennial species of the arid and semi-arid Mediterranean regions. Owing to its ecological (reducing erosion), energetic (firewood) and fodder qualities, *A. halimus* is a choice shrub material for the rehabilitation of the degraded lands in arid and semi-arid areas. The species is characterized by an important polymorphism. Few studies have been conducted until now on the evaluation of this polymorphism, which is necessary for a good management and valorisation. In that way, an analysis was carried out on the phenotypic and genetic variability of three natural populations of *A. halimus* located in three different climatic contexts: semi-arid bioclimate (Sidi Bouzid in the Safi region), arid bioclimate (Marrakech region) and Saharan bioclimate (Idelssen in the Ouarzazate region). In each population, individuals were sampled randomly with 28, 16, 16 individuals for the population of Sidi Bouzid, Idelssen and Marrakech, respectively. The leaf area (*SF*), the leaf length-to-maximum-width ratio (*RF*), the average width of the leaf (*lm*) and the leaves to branches ratio (*F/R*) were determined. The same data were analysed on three-year-old clones resulting from semi-woody cuttings taken from the three natural populations and placed in a common garden in Marrakech. The genetic variability was evaluated by an isoenzymatic analysis with four systems on 36 seedlings for each population.

The study showed a highly significant phenotypic variability between individuals of the three studied populations. This variability is all the more significant as the populations are distant geographically and located in different climates. The Sidi Bouzid population individuals showed the highest leaf area and leaf length-to maximum-width ratio. Their leaves were longer and less broad, giving a typically lanceolate form. The leave-to-branch ratio was also higher. For the population of Idelssen station, the individuals

have presented the smallest leaf area and leaf length-to-maximum-width ratio: the leaves are broader and shorter, giving a generally ovate to obovate form and the leave-to-branch ratio is very low. The Marrakech population individuals showed intermediate values for all the studied parameters. The gradual character of this morphological variability along this climatic gradient suggested a clinal differentiation. The clones of each population, placed in a common garden, have maintained the same leaf characteristics as the population sources, suggesting a genetic fond of this variability. The study of the isoenzymatic markers confirmed this variability ($P = 77.52\%$; $He = 0.319$; $A = 1.99$ and $Fst = 0.089$).

1. Introduction

A. halimus (Chenopodiaceae) est une espèce spontanée, pérenne des régions méditerranéennes arides et semi-arides. L'espèce présente une palatabilité et une appétabilité très satisfaisantes [1]. Riche en protéines brutes, elle constitue une source importante pour le cheptel en matière azotée, essentiellement en période de disette [2,3]. Dotée d'une biomasse aérienne et racinaire assez importante, elle constitue un outil efficace et relativement peu coûteux dans la lutte contre l'érosion et la désertification et dans la réhabilitation des terres dégradées [4–6]. Ces caractéristiques font de *A. halimus* une excellente espèce pour la réhabilitation des zones dégradées pastorales.

A. halimus a été souvent citée comme une espèce très polymorphe [1,7,8], probablement en relation avec sa grande amplitude écologique et à sa reproduction allogame dominante [9]. Cependant, peu d'études ont porté jusqu'à présent sur l'évaluation de ce polymorphisme, donnée nécessaire pour sa bonne gestion et sa valorisation. Le présent travail constitue une contribution à l'étude de cette variabilité. Nous donc avons étudié le polymorphisme phénoty-

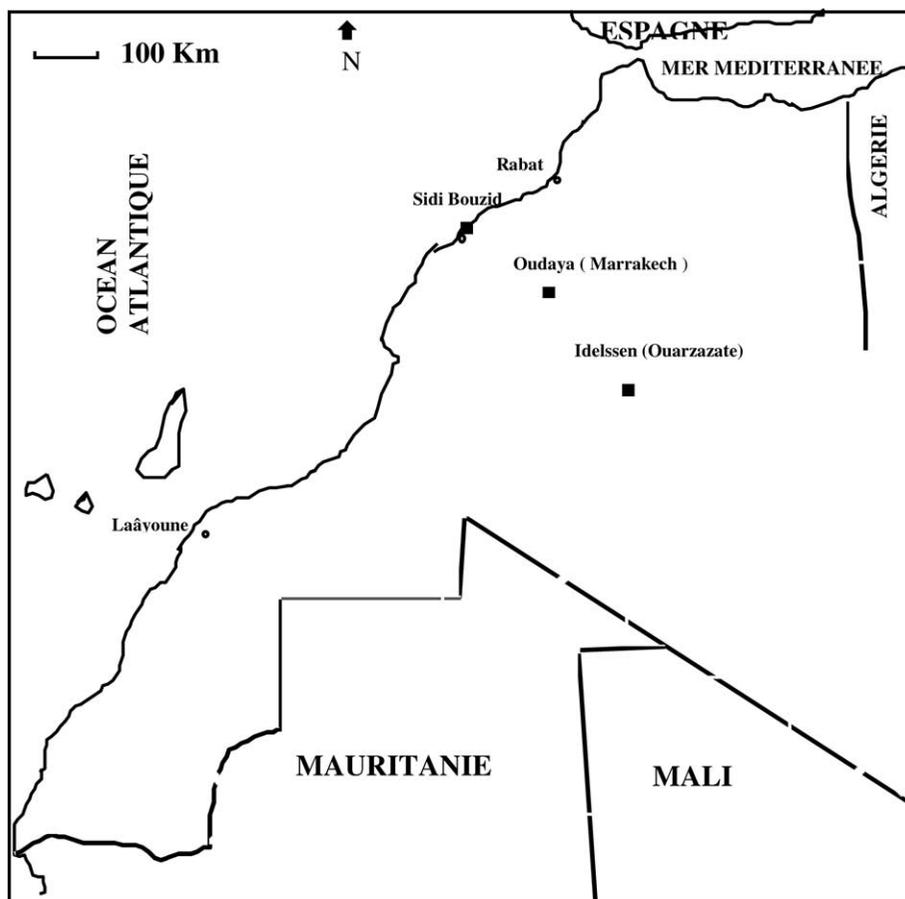


Fig. 1. Situation géographique des stations des populations naturelles d'*A. halimus* échantillonnées (■).

pique et génétique de trois populations naturelles choisies dans trois contextes climatiques différents : semi-aride, aride et saharien (Sidi Bouzid dans la région de Safi, région de Marrakech et Idelssen dans la région de Ouarzazate). Dans l'étude phénotypique, l'intérêt s'est porté essentiellement sur l'aspect morphologique des feuilles et sur l'importance de leur développement, compte tenu de leur contribution à l'expression phénotypique et à la valeur fourragère de l'individu [10,11].

2. Matériel et méthodes

Les populations d'*A. halimus* étudiées ont été choisies dans trois localités (stations) différentes, retenues suivant un gradient d'aridité croissant et selon un axe d'orientation nord-ouest–sud-est. Il s'agit de la station

de Sidi Bouzid, située dans la région de Safi, à climat semi-aride, de la station de l'Oudaya, dans la région de Marrakech, à climat aride, et de la station d'Idelssen, dans la région de Ouarzazate, à climat saharien (Fig. 1).

Dans le but d'évaluer la variabilité morphologique de ces populations, nous avons pris au hasard 28 individus dans la station Sidi Bouzid (Safi), 16 individus dans la station de l'Oudaya (Marrakech) et 16 individus dans la station de Idelssen (Ouarzazate). Sur chaque pied, 20 rameaux feuillus (des deux dernières années), d'orientations différentes, ont été prélevés. Ces rameaux ont été enroulés dans des bandes de jute imbibées d'eau et placés dans des glaciaires afin de maintenir l'état hydraté des feuilles et des rameaux. En laboratoire, la surface foliaire (SF), le rapport de la longueur de la feuille sur sa largeur maximale (RF ,

rapport foliaire) et la largeur moyenne des feuilles (lm) ont été déterminés. Ces données ont été obtenues à l'aide d'un planimètre (Portable Area Meter, LI-COR Inc., USA). Le rapport du poids sec moyen des feuilles sur le poids sec moyen des rameaux correspondants (F/R) a été également déterminé pour chaque individu. Ces paramètres ont été extraits des études morphométriques réalisées sur des espèces du genre *Atriplex* [12–14].

Afin d'évaluer le fondement génétique de cette variabilité morphologique, des boutures semi-ligneuses ont été prélevées au niveau de chaque population pendant le mois de mars 1999. Le choix des boutures a été fait dans l'objectif de conserver l'identité génétique de chaque population [10]. Après pré-traitement à l'acide indole butyrique (AIB à 4 g l^{-1}), les boutures ont été placées dans une serre à l'Inra (Institut national de recherche agronomique) de Marrakech pour une phase de rhizogenèse. Après deux mois, les jeunes plantules ont été transplantées dans des sachets en polyéthylène contenant du sable et du terreau (2 : 1, v/v) et placées dans une ombrière pour une phase d'acclimatation. Au mois de septembre de la même année, les jeunes plants ont été transplantés au hasard dans une parcelle aménagée à la faculté des sciences Semlalia de Marrakech. Après trois années de mise en place (au mois de septembre de l'année 2002), deux rameaux émergents de la base de chaque arbuste (clones) ont été prélevés, selon les quatre orientations cardinales. Sur l'ensemble des rameaux, nous avons déterminé la SF , RF , lm et le rapport F/R . Les données morphologiques ont fait l'objet d'une analyse de variance (ANOVA). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS Windows 6.0.1 (*Advanced Statistics*).

Pour l'étude de la variabilité génétique, 36 graines par population, prélevées au hasard, ont été mises en germination dans une ombrière. Les feuilles des jeunes semis ont été par la suite prélevées pour une analyse électrophorétique. Quatre systèmes isoenzymatiques constituant des marqueurs neutres ont été utilisés : L-alanine aminopeptidase (Aap), L-leucine aminopeptidase (Lap), glutamate oxaloacétate transaminase (Got) et shikimate déhydrogénase (Skdh). Les méthodes d'extraction et d'électrophorèse utilisées ont été celles développées par [9,15]. Neuf locus (Lap-1, Lap-2, Got-1, Got-2, Skdh-1, Skdh-2, Aap-1, Aap-2, Aap-3) ont été révélés (Tableau 4). Afin de minimiser les erreurs de lecture des gels, les zymo-

grammes ainsi obtenus ont été examinés par deux lecteurs indépendants et leurs résultats ont été confrontés. Les individus ayant présenté des difficultés de lecture ont été soumis à une nouvelle électrophorèse. Pour l'analyse génétique, seules ont été pris en considération les révélations jugées satisfaisantes. Ainsi, sur un total de 72 allèles révélés par locus et par population, l'analyse génétique a été faite sur une moyenne de 62, 58 et 54 allèles par locus, pour les populations de Marrakech, d'Idelssen (Ouarzazate) et de Sidi Bouzid (Safi), respectivement. La variabilité génétique de chaque population a été appréciée par les paramètres suivants : le nombre moyen d'allèles par locus, qui exprime la richesse allélique des locus ($A = \text{nombre d'allèles}/\text{nombre de locus}$), la proportion de locus polymorphes ($P = \text{nombre de locus polymorphes}/\text{nombre total de locus}$) et le taux d'hétérozygotie théorique, qui renseigne sur les fréquences alléliques des locus ($He = 1/L[\sum_L(1 - \sum_n p_i^2)]$), où L est le nombre de locus, n le nombre d'allèles et p la fréquence de l'allèle i). La diversité génétique inter- et intra-populations a été évaluée par les indices Fis , Fit et Fst de Wright [16]. Les données ont été analysées à l'aide du logiciel Popgene version 1.31 [17].

3. Résultats

3.1. Variabilité phénotypique

Les individus des trois populations ont montré une variabilité phénotypique très importante. Les effets de l'origine géographique (station) de l'arbuste et des interactions (origine \times arbuste), obtenus par analyse de variance des paramètres foliaires mesurés, sont hautement significatifs ($P < 0,001$; Tableau 1). Au niveau de la population de Sidi Bouzid, les individus ont montré en moyenne la surface et le rapport foliaire les plus élevés (Tableau 2) : feuilles plus longues et moins larges, donnant une forme typiquement lancéolée, avec un rapport feuilles sur rameaux qui exprime un développement foliaire très important (Tableau 3). Pour la population de la station de Idelssen (station saharienne), les individus ont présenté, en moyenne, la surface et le rapport foliaire les plus faibles : feuilles plus larges et moins longues, donnant une forme généralement ovale à obovale, dont le rapport feuilles sur rameaux est très faible. Les individus de la population de Marrakech ont présenté des valeurs intermédiaires.

Tableau 1

Résultats de l'analyse de la variance des paramètres foliaires de trois populations naturelles d'*A. halimus* (a) et de leurs clones placés dans une parcelle commune (b)

Source de variation	F			
	ddl	SF	RF	Lm
(a) Populations				
Origine	2	236,26***	281,11***	24,05***
Arbuste	27	14,27***	4,38***	4,71***
Origine × arbuste	30	5,81***	4,45***	4,71***
(b) Clones				
Origine	2	4062,4***	1483,4***	418,5***
Arbuste	44	3,84***	7,29***	3,77***
Origine × arbuste	88	3,87***	6,46***	4,019***

ddl : degré de liberté ; SF : surface foliaire ; RF : rapport foliaire ; lm : largeur moyenne des feuilles.

*** probabilité significative à $P < 0,001$.

Tableau 2

Paramètres foliaires moyens de trois populations naturelles d'*A. halimus* (a) et de leurs clones, placés dans une parcelle commune (b)

	SF (cm)	RF	Lm (cm)
(a) Populations			
Sidi Bouzid (Safi)	1,42 ± 0,61 a	2,268 ± 0,41 a	0,628 ± 0,145 a
Marrakech	1,00 ± 0,29 b	2,00 ± 0,29 b	0,639 ± 0,12 a
Idelssen (Ouarzazate)	0,958 ± 0,35 b	1,55 ± 0,399 c	0,57 ± 0,08 b
(b) Clones			
Sidi Bouzid (Safi)	3,82 ± 0,71 a	1,9 ± 0,23 a	1,139 ± 0,29 a
Marrakech	3,438 ± 0,631 b	1,76 ± 0,24 b	1,187 ± 0,15 b
Idelssen (Ouarzazate)	1,73 ± 0,25 c	1,42 ± 0,23 c	0,9 ± 0,14 c

Les valeurs de la même colonne d'un même facteur (populations ou clones) avec des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %. SF : surface foliaire, RF : rapport foliaire, lm : largeur moyenne des feuilles.

Tableau 3

Rapport feuilles sur rameaux (F/R) au niveau de trois populations naturelles d'*A. halimus* et de leurs clones placés dans une parcelle commune

Stations	Rapport feuilles sur rameaux (F/R)	
	Populations	Clones
Sidi Bouzid (Safi)	0,631 ± 0,109 a	1,17 ± 0,317 a
Marrakech	0,33 ± 0,087 b	0,73 ± 0,3 bc
Idelssen (Ouarzazate)	0,23 ± 0,066 c	0,69 ± 0,206 c

Les valeurs de la même colonne avec des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

Placés dans les mêmes conditions, les clones des trois populations ont montré également une variabilité très importante des caractères foliaires. Cette variabilité est liée de façon hautement significative ($P < 0,001$) à l'origine géographique du matériel végétal, à l'arbuste et à leur interaction (Tableau 1). Bien que les valeurs enregistrées soient relativement plus importantes, les clones ont gardé les mêmes caractéristiques foliaires que leurs populations sources. Ainsi, les clones provenant de la population d'Idelssen (station saharienne) ont présenté les valeurs de surface fo-

liaire, du rapport foliaire et du rapport feuilles sur rameaux les plus faibles, alors que les clones originaires de la population de Sidi Bouzid (station semi-aride) ont présenté les valeurs les plus élevées. Les clones originaires de la population de Marrakech ont montré des valeurs intermédiaires (Tableaux 2 et 3).

3.2. Variabilité isoenzymatique

Des exemples de zymogrammes pour les quatre systèmes enzymatiques étudiés ainsi qu'un diagramme

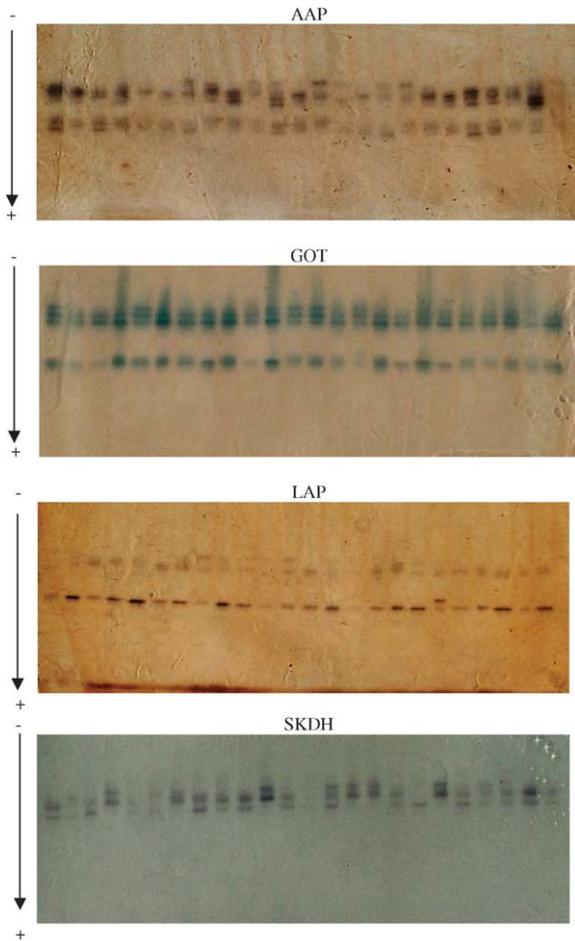


Fig. 2. Exemple de Zymogrammes des quatre systèmes enzymatiques étudiés (glutamate oxaloacétate transaminase (GOT), L-Leucine aminopeptidase (LAP), L-alanine aminopeptidase (AAP) et shikimate désydrégénase (SKDH)).

synthétique des allozymes produits pour les locus révélés sont présentés dans les Figs. 2 et 3.

À l'exception du locus *Skdh-1* (locus monomorphe pour les trois populations) et du locus *Got-1* (monomorphe pour les populations de l'Oudaya et de Sidi Bouzid), les sept autres locus se sont révélés très polymorphes (Tableaux 4 et 5). Le pourcentage moyen de locus polymorphes (P) obtenu pour les trois populations étudiées a été estimé à 77,52 %, avec des maxima pour la population d'Idelssen (88,89 %). Le nombre moyen d'allèles par locus varie entre 1,77 pour la population de Marrakech et 2,22 pour la population de Idelssen (Ouarzazate). Le taux d'hétérozygotie théo-

Tableau 4

Fréquences alléliques de neuf locus enzymatiques, déterminées pour trois populations naturelles d'*A. halimus*

Locus	Populations		
	Oudaya (Marrakech)	Idelssen (Ouarzazate)	Sidi Bouzid (Safi)
<i>Lap-1</i>			
a	0,000	0,139	0,000
b	1,000	0,778	0,944
c	0,000	0,083	0,056
<i>Lap-2</i>			
a	0,500	0,653	0,656
b	0,500	0,347	0,344
<i>Got-1</i>			
a	1,000	0,806	1,000
b	0,000	0,194	0,000
<i>Got-2</i>			
a	0,500	0,071	0,015
b	0,200	0,500	0,515
c	0,300	0,429	0,470
<i>Skdh-1</i>			
	1,000	1,000	1,000
<i>Skdh-2</i>			
a	0,726	0,917	0,691
b	0,274	0,083	0,309
<i>Aap-1</i>			
a	0,000	0,171	0,029
b	0,764	0,629	0,471
c	0,236	0,200	0,500
<i>Aap-2</i>			
a	0,500	0,111	0,250
b	0,500	0,889	0,750
<i>Aap-3</i>			
a	0,500	0,833	0,456
b	0,500	0,167	0,544

Les allèles a, b et c ont été définis dans le sens inverse de la migration des bandes.

rique moyen (He) a été évalué à 0,319. L'indice de fixation F de Wright (Tableau 6) montre que, sur les huit locus polymorphes, six ont un indice de fixation très faible (Fis et $Fit < 0$). L'indice moyen de diversité génétique (Fst) observé a été de 0,089. Les valeurs de Fst les plus élevées sont celles qui ont été détectées au niveau des locus *Got-1*, *Got-2*, *Aap-1* et *Aap-2*.

4. Discussion

Cette étude confirme l'existence, au sein de l'espèce *A. halimus*, d'un grand polymorphisme (phénotypique et génétique) et d'une différenciation qui est d'autant plus importante que les populations sont éloi-

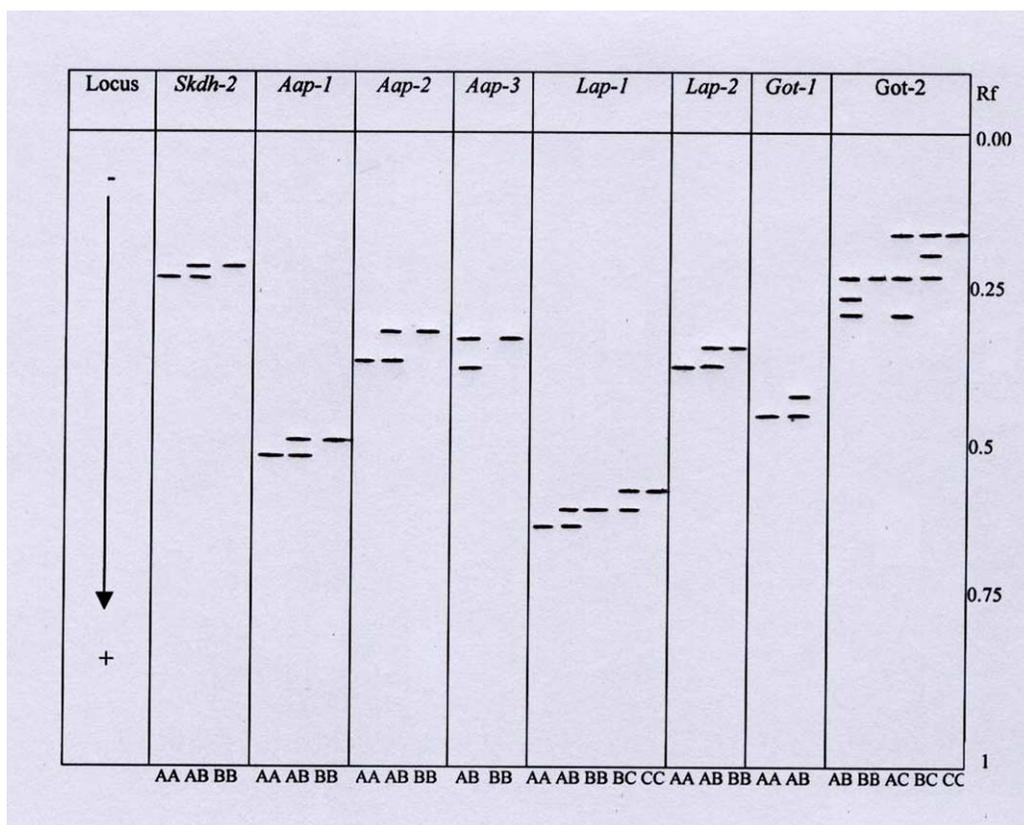


Fig. 3. Diagramme synthétique des allozymes produits au niveau des locus des quatre systèmes enzymatiques étudiés.

Tableau 5

Variabilité génétique de trois populations naturelles d'*A. halimus* étudiées, estimée à l'aide de neuf locus enzymatiques

Populations	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i> (%)	<i>He</i>	<i>H₀</i>
Marrakech	62	1,778 (0,667)	66,67	0,3199 (0,2505)	0,5208 (0,4846)
Idelssen	58	2,222 (0,667)	88,89	0,3178 (0,1844)	0,4123 (0,2949)
Sidi Bouzid	54	2,000 (0,707)	77,78	0,3217 (0,2220)	0,3383 (0,3213)
Moyenne		1,99 (0,679)	77,52	0,319 (0,219)	0,4279 (0,3706)

A : nombre moyen d'allèles par locus ; *P* : pourcentage de locus polymorphes au seuil de 95 % ; *He* et *H₀* : hétérozygotie théorique et observée ; *N* : moyenne par locus du nombre d'allèles révélés sur les 36 individus étudiés. Les erreurs standard sont données entre parenthèses.

gnées géographiquement et croissent sous un climat différent. Ce résultat est comparable à celui obtenu, pour la même espèce, en Tunisie, pour des populations naturelles situées dans un axe d'orientation nord-sud [8] ainsi qu'à ceux obtenus pour de nombreuses autres espèces végétales [18–21]. Ces auteurs ont évoqué la notion d'écotypie pour ces populations naturelles, morphologiquement et géographiquement distinctes. Dans cette différenciation phénotypique, l'en-

vironnement occupe une place très importante. En effet, parallèlement au gradient d'aridité climatique, une réduction de la surface et de la densité foliaire a été relevée, donnée qui a été interprétée comme une adaptation morphologique aux conditions d'aridité climatique chez plusieurs espèces végétales [22–25]. Dans notre étude, la reproductibilité des caractères morphologiques au niveau des clones des trois populations, placés dans une parcelle commune, laisse supposer

Tableau 6

Indices de diversité génétique (F de Wright) estimés sur neuf locus enzymatiques au niveau de trois populations naturelles d'*A. halimus*

Locus	F de Wright		
	F_{is}	F_{it}	F_{st}
<i>Lap-1</i>	0,1792	0,2478	0,0836
<i>Lap-2</i>	-0,2559	-0,2280	0,0222
<i>Got-1</i>	-0,2414	-0,0693	0,1386
<i>Got-2</i>	-0,7182	-0,5210	0,1148
<i>Skdh-2</i>	-0,2428	-0,1721	0,0569
<i>Aap-1</i>	0,1294	0,1937	0,0739
<i>Aap-2</i>	-0,6058	-0,4026	0,1265
<i>Aap-3</i>	-0,4222	-0,2546	0,1177
Moyenne	-0,325	-0,2079	0,089

F_{is} : indice de fixation intra-population ; F_{it} : indice de fixation total ; F_{st} : indice de différenciation inter-populations.

qu'il s'agit beaucoup plus d'une différenciation génétique que d'une plasticité phénotypique. En effet, plusieurs auteurs ont rapporté que la variabilité phénotypique causée par la plasticité est limitée par l'utilisation de la parcelle commune [26–28]. Ceci permet de supposer que cette différenciation entre les trois populations est probablement induite par une pression sélective de l'environnement en faveur de génotypes (phénotypes) adaptés aux conditions climatiques locales. Cette hypothèse a été également émise pour d'autres espèces animales et végétales présentant une grande amplitude écologique [29–36]. Le caractère graduel de la variabilité, observée suivant un gradient climatique, suggère que cette différenciation est beaucoup plus de type clinale qu'écotypique. Notons que le concept de cline est attribué généralement à des populations qui présentent des variations morphologiques continues, en relation avec un changement environnemental le long d'un transect [37]. Cette variation clinale a été observée chez de nombreuses espèces [34,38,39]. Les hypothèses émises dans la présente étude trouvent leur soutien dans les résultats des analyses isoenzymatiques. En effet, ces analyses ont montré des taux de locus polymorphes et d'hétérozygotie moyenne assez élevés, exprimant un polymorphisme important des gènes. L'indice de fixation moyen des locus est très faible, ce qui exprime la présence en excès d'individus hétérozygotes dans les populations. Par ailleurs, les trois populations étudiées ont présenté une variabilité génétique assez appréciable et un niveau de différenciation assez marqué ($F_{st} = 0,089$), similaire à celui obtenu dans les travaux de Haddioui [9] pour d'autres populations naturelles d'*A. halimus* au Maroc.

Cette étude préliminaire a permis d'avancer quelques hypothèses sur la triple relation entre la variabilité phénotypique, le polymorphisme génétique et l'amplitude écologique d'*A. halimus*. L'analyse génétique et phénotypique d'un réseau dense de populations le long de ce gradient climatique et l'étude des relations entre des marqueurs moléculaires (RAPD, AFLP, RFLP, ...) et des caractères quantitatifs sélectionnés (Q_{st}) peuvent sans doute apporter des arguments qui peuvent soutenir ou contredire ces hypothèses.

Remerciements

Ce travail s'inscrit dans le cadre du projet INCO (ERB IC18 CT98 0390), financé par l'Union européenne.

Références

- [1] J.-M. Kinet, E. Benrebaha, S. Bouzid, S. Laihacar, P. Duituit, Biodiversity study on *Atriplex halimus* for *in vitro* and *in vivo* detection of plants resistant to harsh environmental conditions and for potential micropropagation, Cah. Agric. 7 (6) (1998) 505–509.
- [2] R. Choukr-Allah, The use of halophytes for the agriculture development of the south of Morocco, in: R. Choukr-Allah (Ed.), Proc. Int. Conf. Agricultural Management of Salt-Affected Areas, Agadir, Morocco, 25 April 1991, pp. 377–386.
- [3] M.J. El-Shatnawi, Y. Mohawesh, Seasonal chemical composition of saltbush in semiarid grassland of Jordan, J. Range Manage 53 (2000) 211–214.
- [4] G. Chisci, L. Stringi, V. Martinez, G. Amato, L. Gristina, Ruolo degli arbusti foraggeri nell'ambiente semi-arido sici-

- liano. 2. Funzione protettiva contro l'erosione idrometeorica, Riv. Agron. 25 (2) (1991) 332–340.
- [5] H.N. Le Houerou, The role of saltbushes (*Atriplex* spp.) in arid grazing land rehabilitation in the Mediterranean Basin: a review, Agrofor. Syst. 18 (1992) 107–148.
- [6] B.J. Wills, J.S.C. Begg, M. Brosnan, Forage shrubs for the south Island dry hill country. 1. *Atriplex halimus* L. (Mediterranean Saltbush), Proc. N.Z. Grassland Assoc. 52 (1990) 161–165.
- [7] O.H. Ferchichi, H. Harzallah, S. Bouzid, N. Rejeb, Contribution à l'étude de la biologie florale chez *Atriplex halimus* : influence des facteurs environnementaux sur la phénologie de la floraison, in : Étude de la diversité biologique de l'*Atriplex halimus* pour le repérage *in vitro* et *in vivo* d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones, rapport annuel du projet STD 3 n° TS 3 CT 940264, Paris, 1997, 6 p.
- [8] N. Chalbi, M.A. Bezzaouia, M. El Gazzah, Résultats préliminaires sur le polymorphisme morphogénétique et la répartition des populations naturelles de l'espèce *Atriplex halimus* en Tunisie, in : Étude de la diversité biologique de l'*Atriplex halimus* pour le repérage *in vitro* et *in vivo* d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones, Rapport annuel du projet STD3 n° TS 3 CT 940264, Paris, 1997, 12 p.
- [9] A. Haddioui, M. Baaziz, Genetic diversity of natural populations of *Atriplex halimus* L. in Morocco: an isoenzyme-based overview, Euphytica 121 (2001) 99–106.
- [10] R. Gorenflot, Biologie végétale, plantes supérieures. 1. Appareil végétatif, Paris, 1994.
- [11] A. Lapeyronie, Les productions fourragères méditerranéennes, in : Techniques agricoles et productions méditerranéennes. Généralités, caractères botaniques et biologiques, Maisonneuve et Larose, Paris, 1982.
- [12] P. Martiniello, G. Baviello, N. Lamascese, Phenotypic variability for morphological and yield parameters in woody forage accessions of saltbush (*Atriplex halimus* L.) and tree-medic (*Medicago arborea* L.), J. Genet. Breed. 48 (1994) 175–182.
- [13] B.K. Pendleton, D.C. Freeman, E.D. Mc Arthur, R.L. Pendleton, Life history features of three sexual morphs of *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) clones grown in common garden, Am. J. Bot. 79 (1992) 376–382.
- [14] L. Stringi, D. Giambalvo, A. Accardo, G. Amato, Characterization of progeny clones belonging to natural Sicilian *Atriplex halimus* population, in : V.R. Squires, A.T. Ayoub (Eds.), Halophytes as a Resource for Livestock and for Rehabilitation of Degraded Lands, Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, 1994.
- [15] K. Bendiab, M. Baaziz, Z. Brakez, H. Sedra, Correlation of isoenzyme polymorphism and Bayoud-disease resistance in date palm cultivars and progeny, Euphytica 65 (1993) 23–32.
- [16] S. Wright, Evolution and the Genetics of Populations, in : Variability within and among Natural Populations, vol. 4, University of Chicago Press, Chicago, IL, 1978.
- [17] F.C. Yeh, T.J.B. Boyle, Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits, Belg. J. Bot. 129 (1997) 157.
- [18] H.C. Hopkins, The taxonomy, reproductive biology and economic potential of *Parkia* (Leguminosae, Mimosoidae) in Africa and Madagascar, Bot. J. Linn. Soc. 87 (1983) 135–167.
- [19] S.C. Sanderson, H.C. Stutz, E.D. Mc Arthur, Geographic differentiation in *Atriplex confertifolia*, Am. J. Bot. 77 (4) (1990) 490–498.
- [20] S. Volis, S. Mendlinger, D. Ward, Adaptive traits of wild barley plants of Mediterranean and desert origin, Oecologia 133 (2002) 131–138.
- [21] S. Volis, S. Mendlinger, Y. Turuspekov, U. Esnazarov, Phenotypic and allozyme variation in Mediterranean and desert populations of wild barley, *Hordeum spontaneum* Koch, Evolution 56 (7) (2002) 1403–1415.
- [22] B. Mandak, P. Pysek, History of spread and habitat preferences of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae) in the Czech Republic, in : U. Starfinger, K. Edwards, I. Kowarik, M. Williamson (Eds.), Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 1998, pp. 209–224.
- [23] Z. Ristic, D.D. Cass, Leaf anatomy of *Zea mays* L. in response to water shortage and high temperatures: a comparison of drought-resistant and drought-sensitive lines, Bot. Gaz. 152 (1991) 173–185.
- [24] J.F. Sutcliffe, Plants and Water, second ed., Edward Arnold, London, 1979.
- [25] Z. Teklehaimanot, J. Lanek, H.F. Tomlinson, Provenance variation in morphology and leaflet anatomy of *Parkia biglobosa* and its relation to drought tolerance, Trees 13 (1998) 96–102.
- [26] P. Lorenzon, J. Clobert, M. Massot, The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*, Evolution 55 (2001) 392–404.
- [27] E.T. Shultz, K.E. Reynolds, D.O. Conover, Countergradient variation in growth among newly hatched *Fundulus heteroclitus*: geographic differences revealed by common environment experiments, Funct. Ecol. 10 (1996) 366–374.
- [28] G. Sorci, J. Clobert, S. Belichon, Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*, J. Anim. Ecol. 65 (1996) 781–790.
- [29] C.C. Bennington, J.B. Mc Graw, Environment-dependence of quantitative genetic parameters in *Impatiens pallida*, Evolution 50 (1996) 1083–1097.
- [30] J.-P. Jaramillo-Correa, J. Beaulieu, J. Bousquet, Contrasting evolutionary forces driving population structure at expressed sequence tag polymorphisms, allozymes and quantitative traits in white spruce, Mol. Ecol. 10 (2001) 2729–2740.
- [31] N. Jordan, Path analysis of local adaptation in two ecotypes of the annual plant *Diodia teres* Walt (Rubiaceae), Am. Nat. 140 (1992) 149–165.
- [32] A. Karhu, P. Hurme, M. Karjalainen, P. Karvonen, K. Karkkainen, D. Neale, O. Savolainen, Do molecular markers reflect patterns of differentiation in adaptive traits of conifer?, Theor. Appl. Genet. 93 (1996) 215–221.
- [33] H. Kuittinen, A. Mattila, O. Savolainen, Genetic variation at marker locus and in quantitative traits in natural populations of *Arabidopsis thaliana*, Heredity 79 (1997) 144–152.
- [34] A.D. Long, R. Singh, Molecules versus morphology: the detection of selection acting on morphological characters along

- a cline in *Drosophila melanogaster*, *Heredity* 74 (1995) 569–581.
- [35] T. Prout, J.S.F. Barker, F-statistics in *Drosophila buzzatii*: selection, population size and inbreeding, *Genetics* 134 (1993) 369–375.
- [36] M.L. Stanton, C. Galen, Life on the edge: adaptation versus environmentally mediated gene flow in the snow butter-cup, *Ranunculus adoneus*, *Am. Nat.* 150 (1997) 143–178.
- [37] E. Lundqvist, Genetics and ecology of natural populations, Division of Genetics, Department of Molecular Biology, Umea University, Sweden, 2002.
- [38] S. Kalisz, G.M. Wardle, Life history variation in *Campanula americana* (Campanulaceae): population differentiation, *Am. J. Bot.* 81 (1994) 521–527.
- [39] B. Li, J.I. Suzuki, T. Hara, Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*, *Oecologia* 115 (1998) 293–301.