



Faculté Sciences de la Nature et de la Vie
Département Sciences Biologiques de l'Environnement

THÈSE

Présentée par

DJAFRI- BOUALLAG Linda

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR EN SCIENCES

Filière : Biologie

Option : Biologie de la conservation et Eco-développement

Thème

**Etude cytogénétique des espèces du genre *Medicago* L. (Fabaceae)
rencontrées dans la Vallée de la Soummam et le Golfe de Béjaïa
(Nord –Est algérien)**

Soutenue le : 27 avril 2024

Devant le Jury composé de :

Nom et Prénom	Grade		
M ^{me} Boucherba Nawel	Professeur	Univ. de Béjaïa	Présidente
M. Benadjaoud Ali	MCA	Univ. de Béjaïa	Examineur
M. Boubellouta Tahar	Professeur	Univ. de Bordj Bou-arreridj	Examineur
M. Merzouki Youcef	MCA	Univ. de Bordj Bou-arreridj	Examineur
M. Missaoui Khaled	MCA	Univ. de Sétif 1	Examineur

Année Universitaire : 2023/2024

REMERCIEMENTS

Je souhaiterais tout d'abord, adresser tous mes remerciements à Madame Boucherba Nawel, Professeur à l'université A. Mira de Bejaïa, pour l'honneur qu'elle m'a fait en acceptant de présider le jury de ma soutenance de thèse. Je lui en suis très reconnaissante.

Je suis particulièrement sensible à l'honneur que me fait Monsieur Benadjaoud Ali, Maître de conférences classe A à l'université A. Mira de Bejaïa, en acceptant d'évaluer mon travail. Qu'il soit assuré de mes sincères remerciements.

J'exprime mes vifs remerciements à Monsieur Boubellouta Tahar, Professeur à l'université de Bordj Bou-arrerdj, à Monsieur Merzouki Youcef, Maître de conférences classe A à l'université de Bordj Bou-arrerdj, à Monsieur Missaoui Khaled, Maître de conférences classe A à l'université de Sétif 1. Je tiens à leur exprimer ici toute ma reconnaissance pour avoir accepté de faire partie du jury en tant qu'examinateurs.

La réalisation de cette thèse n'aurait jamais été possible sans la contribution ainsi que le dévouement qu'a eu à mon égard Madame Ourari Malika, Maître de conférences à l'université A. Mira de Béjaïa. Sa clairvoyance, sa lucidité et sa perspicacité m'ont permis, à travers les nombreuses discussions scientifiques que j'ai eues avec elle, de mieux cadrer mon travail de recherche et, par conséquent, de définir plus clairement les objectifs à atteindre. Le Dr Ourari a mis à ma disposition toutes ses compétences scientifiques et son savoir faire dans le domaine de la cytogénétique ainsi que les outils nécessaires (matériel et ouvrages) pour la concrétisation de ce travail. Les mots ne suffisent pas pour lui exprimer ma gratitude et ma reconnaissance pour sa gentillesse, sa générosité et son soutien psychologique dans les moments difficiles que j'ai eu à traverser durant cette période. Ces difficultés n'ont fait que renforcer grandement notre amitié et n'ont affecté en rien mon abnégation et ma ténacité quant à ce travail.

Je tiens à remercier vivement l'équipe du laboratoire pédagogique Biologie et Physiologie Végétales : Mme Benhamiche-Hanifi Samira, Mme Ourari Malika, M. Hamlat Mourad, M. Bakouri Yacine de m'avoir accueillie au sein de leur équipe et de m'avoir offert le cadre de travail idéal pour l'élaboration de cette thèse de doctorat.

Mes remerciements vont également vers M. Abbaci Hocine pour son aide dans les logiciels de traitement d'image et M. Bekdouche Farid pour m'avoir guidée dans les traitements statistiques.

J'aimerais exprimer ma reconnaissance et ma gratitude aux quelques personnes qui m'ont soutenue ces quatre dernières années : M. Guernane Hocine, M. Benberkane Ahmed, M. Benmerghid Tarik, M. Mohamed-Meziani Abdelkader, M. Bessaad Omar, M. Saou Rachid, M. Alitouche Karim, M. Azni Mohamed et M. Otmani Kamel.

Je souhaite également remercier le personnel du service de la formation doctorale, Mme le professeur Kharchi F. inspectrice pédagogique au Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique et les experts anonymes désignés par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique qui ont contribué à l'aboutissement de cette thèse.

Une pensée pour Mme Zebboudj Aicha et Atmaniou Nassima parties en retraite.

Sur le plan personnel, je voudrais dire un grand merci à ma famille, à mon mari et mes enfants pour leur soutien au cours de ces longues années de préparation de thèse et de m'avoir toujours poussée à aller plus loin.

Cette thèse représente l'aboutissement du soutien et des encouragements de mes copines Malika et Samira. La patience et l'encouragement de mon mari Karim m'ont aidée à surmonter toutes les difficultés rencontrées au cours de cette thèse. La compréhension et la sagesse de mes rayons de lumières Imène et Amine m'ont aidée à surmonter toutes les épreuves et m'ont poussée à travailler davantage pour leur donner l'exemple. D'ailleurs, je dédie ce travail principalement à eux et à tous ce qui luttent pour faire avancer les choses.

SOMMAIRE

Liste des abréviations

Liste des figures

Liste des tableaux

INTRODUCTION 1

ASPECTS CONCEPTUELS ET METHODOLOGIQUES

1. La cytogénétique	4
1.1. Apport de la cytogénétique à la systématique	5
1.2. Apport de la cytogénétique à l'amélioration des plantes	6
2. Le genre <i>Medicago</i> L.	8
2.1. Description du genre <i>Medicago</i> L.	8
2.2. Origine et aire de répartition des espèces du genre <i>Medicago</i> L.	8
2.3. Adaptations des espèces du genre <i>Medicago</i> L.	12
2.3.1. Adaptations morphologiques des espèces du genre <i>Medicago</i> L.	12
2.3.2. Adaptations physiologiques des espèces du genre <i>Medicago</i> L.	15
2.4. Systématique du genre <i>Medicago</i> L.	17
2.5. Cytogénétique du genre <i>Medicago</i> L.	24
2.6. Utilités des espèces du genre <i>Medicago</i> L.	24

MATERIEL ET METHODES

1. Matériel végétal	27
2. Méthodes d'analyse	30

2.1. Analyse des méioses	30
2.2. Analyse du pollen	31
2.2.1. Viabilité pollinique	31
2.2.2. Taille du pollen	31
3. Analyses statistiques	32
 RESULTATS	
1. Dénombrements chromosomiques	38
2. Comportement méiotique et anomalies méiotiques	40
2.1. Cytomixie	44
2.2. Ponts chromatiques	47
2.3. Divisions asynchrones	50
2.4. Micronoyaux	53
2.5. Cellules multipolaires	56
3. Viabilité pollinique	59
4. Taille du pollen	67
DISCUSSION	77
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	86
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	89

LISTE DES ABREVIATIONS

ADN : Acide DésoxyriboNucléique	MUR : <i>M. murex</i> ,
APG: Angiosperm Phylogeny Group	ORB : <i>M. orbicularis</i> .
Clones BAC : bacterial artificial chromosome	POL : <i>M. polymorpha</i> ,
CMS : stérilité mâle cytoplasmique	RUG : <i>M. rugosa</i> ,
CNGC5, β -cop : Cyclic nucleotide-gated channel 5, sous-unité β du complexe COP	SCU : <i>M. scutellata</i> ,
ETS : External transcribed spacer	SEC : <i>M. secundiflora</i> ,
FISH: Fluorescence In Situ Hybridization	TOR : <i>M. tornata</i> ,
GA3ox1: Gibberellin 3-beta-dioxygenase 1 gene	TRU : <i>M. truncatula</i> ,
GISH: Genomic In Situ Hybridization	Abo : Aboudaou,
GMS : stérilité mâle génique	Ade : Adekar,
IRLC clade : Inverted-Repeat-Lacking Clade	Aft : Aftis,
ITS : Internal transcribed spacer	All : Allaghan,
LPWG: Legume Phylogeny Working Group	Ami : Amizour,
matK : Maturase K (matK) est un gène plastidial végétal.	Ath : Ath Saâda.
MI: indice méiotique	Aze : Azekri,
NPAAA clade: Non-Protein–Amino-Acid-Accumulating clade	Bou : Boukhiama,
rpS 14-cob : ribosomal protein pseudogene 14, apocytochrome b gene (cob)	Cap : Cap Carbon,
trnK : gene chloroplastique trnK,	Gou : Gouraya,
ARA : <i>M. arabica</i> ,	Iha : Ihadadden ;
CIL : <i>M. ciliaris</i> ,	Khe : Kherrata,
DOL : <i>M. doliata</i> ,	Mds : Md Said Ouidir,
INT : <i>M. intertexta</i> ,	Pic : Pic des Singes,
LAC : <i>M. laciniata</i> ,	Tad : Taddart Tamokrante ;
LES : <i>M. lesinsii</i> ,	Tar : Targa Ouzemmour,
LIT : <i>M. littoralis</i> ,	Tha : Thamayelt,
LUP : <i>M. lupulina</i> ,	Vah : Vahloul,
MIN : <i>M. minima</i> ,	

LISTE DES FIGURES

N°	TITRE	PAGE
Fig. 1.	<i>Medicago minima</i> L. a- appareil végétatif, b- fleurs, c- gousses (photo Djafri-Bouallag L.).	9
Fig. 2.	Aire de répartition des <i>Medicago</i> annuelles (—) et pérennes (.....). Les introductions récentes sont indiquées par des flèches (Prosperi et al. 1995)	11
Fig. 3.	Position phylogénétique du genre <i>Medicago</i> L. à l'intérieur de la famille Leguminosae basée sur les séquences du gène plastidial matK (Cardoso et al. 2013, LPWG 2017). NPAAA clade (Non-Protein–Amino-Acid-Accumulating clade), IRLC (Inverted-Repeat-Lacking Clade).	18
Fig. 4.	Arbres phylogénétique des sections du <i>Medicago</i> L. a- arbre phylogénétique simplifié des 53 espèces du genre <i>Medicago</i> basé sur le gène nucléaire GA3ox selon Steele et al. (2010). b- arbre phylogénétique simplifié des 60 espèces du genre <i>Medicago</i> basé sur les ITS-1 et ITS-2 selon Downie et al. 1998	19
Fig. 5.	Arbre phylogénétique simplifié des sections du genre <i>Medicago</i> (Small 2011)	20
Fig. 6.	Répartition des populations du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien).	28
Fig. 7.	Configurations représentatives des cellules mères de pollen en métaphase I des échantillons analysés de <i>Medicago</i> L. dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). a: <i>M. truncatula</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); b: <i>M. littoralis</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); c: <i>M. tornata</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); d: <i>M. doliata</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); e: <i>M. lesinsii</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); f: <i>M. murex</i> (7 bivalents, $2n = 2x = 14$); g: <i>M. arabica</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); h: <i>M. laciniata</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); i: <i>M. minima</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); j: <i>M. polymorpha</i> (7 bivalents, $2n = 2x = 14$); k: <i>M. intertexta</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); l: <i>M. ciliaris</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); m: <i>M. scutellata</i> (15 bivalents, $2n=30$); n: <i>M. rugosa</i> (15 bivalents, $2n=30$); o: <i>M. lupulina</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); p: <i>M. secundiflora</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); q: <i>M. orbicularis</i> (8 bivalents, $2n = 2x = 16$). Barres d'échelle = 10 μ m.	39

N°	Titre	PAGE
Fig. 8.	Configurations représentatives des cellules mères de pollen montrant des irrégularités méiotiques chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). a: Cytomixie entre deux microméiocytes à la prophase I; b-d: cytomixie entre plusieurs microméiocytes à différents stades; e: cytomixie entre deux microspores; f: pont chromatique (flèche); g: division asynchrone; h-i: micronoyaux (flèches); j-l: cellules multipolaires. Barres d'échelle = 10 μ m.	41
Fig. 9.	Variation des taux de cytomixie (CM) entre les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : <i>M. ciliaris</i> , INT : <i>M. intertexta</i> , ARA : <i>M. arabica</i> , LAC : <i>M. laciniata</i> , MIN : <i>M. minima</i> , POL : <i>M. polymorpha</i> , DOL : <i>M. doliata</i> , TRU : <i>M. truncatula</i> , LIT : <i>M. littoralis</i> , TOR : <i>M. tornata</i> , LES : <i>M. lesinsii</i> , MUR : <i>M. murex</i> , RUG : <i>M. rugosa</i> , SCU : <i>M. scutellata</i> , LUP : <i>M. lupulina</i> , SEC : <i>M. secundiflora</i> , ORB : <i>M. orbicularis</i> . Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test χ^2 à P = 0,05.	44
Fig. 10.	Taux de cytomixie (CM) calculés pour les différentes populations du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiamia, Tar : Targa Ouzemmour, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante ; All : Allaghan, Iha : Ihadadden ; Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Pas de variation intraspécifique selon le Test Exact de Fisher à P = 0,05.	45
Fig. 11.	Variation du taux des ponts chromatiques (Chromatic Bridges CB) entre les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : <i>M. ciliaris</i> , INT : <i>M. intertexta</i> , ARA : <i>M. arabica</i> , LAC : <i>M. laciniata</i> , MIN : <i>M. minima</i> , POL : <i>M. polymorpha</i> , DOL : <i>M. doliata</i> , TRU : <i>M. truncatula</i> , LIT : <i>M. littoralis</i> , TOR : <i>M. tornata</i> , LES : <i>M. lesinsii</i> , MUR : <i>M. murex</i> , RUG : <i>M. rugosa</i> , SCU : <i>M. scutellata</i> , LUP : <i>M. lupulina</i> , SEC : <i>M. secundiflora</i> , ORB : <i>M. orbicularis</i> . Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes comme le montre le Test Exact de Fisher à P = 0,05.	47
Fig.12.	Variation intraspécifique du taux des ponts chromatiques (Chromatic Bridges CB) chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour ; Bou : Boukhiamia, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante ; All : Allaghan, Iha : Ihadadden; Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à P = 0,05.	48

N°	Titre	PAGE
Fig. 13.	Variation du taux des divisions asynchrones (AD) chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : <i>M. ciliaris</i> , INT : <i>M. intertexta</i> , ARA : <i>M. arabica</i> , LAC : <i>M. laciniata</i> , MIN : <i>M. minima</i> , POL : <i>M. polymorpha</i> , DOL : <i>M. doliata</i> , TRU : <i>M. truncatula</i> , LIT : <i>M. littoralis</i> , TOR : <i>M. tornata</i> , LES : <i>M. lesinsii</i> , MUR : <i>M. murex</i> , RUG : <i>M. rugosa</i> , SCU : <i>M. scutellata</i> , LUP : <i>M. lupulina</i> , SEC : <i>M. secundiflora</i> , ORB : <i>M. orbicularis</i> . Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.	50
Fig. 14.	Variation intraspécifique du taux des divisions asynchrones (AD) chez les espèces annuelles du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiamia, Abo : Aboudaou, Tha – Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.	51
Fig. 15.	Variation du taux des micronoyaux (MN) chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : <i>M. ciliaris</i> , INT : <i>M. intertexta</i> , ARA : <i>M. arabica</i> , LAC : <i>M. laciniata</i> , MIN : <i>M. minima</i> , POL : <i>M. polymorpha</i> , DOL : <i>M. doliata</i> , TRU : <i>M. truncatula</i> , LIT : <i>M. littoralis</i> , TOR : <i>M. tornata</i> , LES : <i>M. lesinsii</i> , MUR : <i>M. murex</i> , RUG : <i>M. rugosa</i> , SCU : <i>M. scutellata</i> , LUP : <i>M. lupulina</i> , SEC : <i>M. secundiflora</i> , ORB : <i>M. orbicularis</i> . Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.	53
Fig. 16.	Variation intraspécifique du taux de micronoyaux (MN) chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Ade : Adekar, Bou : Boukhiamia, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.	54
Fig. 17.	Variation du taux des cellules multipolaires (MC) chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : <i>M. ciliaris</i> , INT : <i>M. intertexta</i> , ARA : <i>M. arabica</i> , LAC : <i>M. laciniata</i> , MIN : <i>M. minima</i> , POL : <i>M. polymorpha</i> , DOL : <i>M. doliata</i> , TRU : <i>M. truncatula</i> , LIT : <i>M. littoralis</i> , TOR : <i>M. tornata</i> , LES : <i>M. lesinsii</i> , MUR : <i>M. murex</i> , RUG : <i>M. rugosa</i> , SCU : <i>M. scutellata</i> , LUP : <i>M. lupulina</i> , SEC : <i>M. secundiflora</i> , ORB : <i>M. orbicularis</i> . Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.	56

N°	Titre	PAGE
Fig. 18.	Variation intraspécifique du taux des cellules multipolaires (MC) chez les espèces annuelles du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiamia, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.	57
Fig. 19.	Variation du taux de viabilité pollinique chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum. INT : <i>M. intertexta</i> , CIL : <i>M. ciliaris</i> , ARA : <i>M. arabica</i> , LAC : <i>M. laciniata</i> , MIN : <i>M. minima</i> , POL : <i>M. polymorpha</i> , DOL : <i>M. doliata</i> , TRU : <i>M. truncatula</i> , LIT : <i>M. littoralis</i> , TOR : <i>M. tornata</i> , LES : <i>M. lesinsii</i> , MUR : <i>M. murex</i> , RUG : <i>M. rugosa</i> , SCU : <i>M. scutellata</i> , LUP : <i>M. lupulina</i> , SEC : <i>M. secundiflora</i> , ORB : <i>M. orbicularis</i> . Les différentes lettres en majuscule sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher ($P = 0.05$).	65
Fig. 20.	Variation intraspécifique du taux de viabilité pollinique chez les espèces du genre <i>Medicago</i> échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum, Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiamia, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les différentes lettres en majuscules sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher ($P = 0.05$).	66
Fig. 21.	Configurations représentatives des grains de pollen des espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien) après coloration au bleu de coton dans le lactophénol. a) <i>M. doliata</i> (pollen hétérogène); b) <i>M. murex</i> (pollen homogène); c) <i>M. lesinsii</i> (pollen homogène); d) <i>M. tornata</i> (pollen homogène); e) <i>M. littoralis</i> (pollen homogène); f) <i>M. truncatula</i> population Vahloul (pollen hétérogène); g) <i>M. truncatula</i> population Gouraya (pollen homogène); h) <i>M. laciniata</i> population Allaghan (pollen hétérogène); i) <i>M. laciniata</i> population Ihadadden (pollen homogène); j) <i>M. arabica</i> (pollen homogène); k) <i>M. polymorpha</i> (pollen homogène); l) <i>M. minima</i> (pollen homogène); m) <i>M. intertexta</i> (pollen hétérogène); n) <i>M. ciliaris</i> (pollen homogène); o) <i>M. scutellata</i> (pollen homogène); p) <i>M. rugosa</i> (pollen homogène); q) <i>M. lupulina</i> (pollen homogène); r) <i>M. secundiflora</i> (pollen homogène); s) <i>M. orbicularis</i> (pollen homogène). Les flèches indiquent les grains de pollen défectueux. Barres d'échelle = 10 μm .	68

N°	TITRE	PAGE
Fig. 22.	Variation interspécifique de la surface des grains de pollen chez les espèces du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum. INT : <i>M. intertexta</i> , CIL : <i>M. ciliaris</i> , ARA : <i>M. arabica</i> , LAC : <i>M. laciniata</i> , MIN : <i>M. minima</i> , POL : <i>M. polymorpha</i> , DOL : <i>M. doliata</i> , TRU : <i>M. truncatula</i> , LIT : <i>M. littoralis</i> , TOR : <i>M. tornata</i> , LES : <i>M. lesinsii</i> , MUR : <i>M. murex</i> , RUG : <i>M. rugosa</i> , SCU : <i>M. scutellata</i> , LUP : <i>M. lupulina</i> , SEC : <i>M. secundiflora</i> , ORB : <i>M. orbicularis</i> . Les différentes lettres en majuscule sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher (P = 0.05)	75
Fig. 23.	Variation intraspécifique de la surface des grains de pollen chez les populations du genre <i>Medicago</i> échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum, Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiam, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les différentes lettres en majuscule sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher (P = 0.05).	76

LISTE DES TABLEAUX

N°	TITRE	PAGE
Tableau I :	Classification infra générique et nombres chromosomiques des espèces du genre <i>Medicago</i> L. d'après Small (2011). *parfois bisannuelles ou pérennes	21
Tableau II :	Caractéristiques écogéographiques des sites d'échantillonnage des populations analysées du genre <i>Medicago</i> L.	29
Tableau III :	Taux d'anomalies méiotiques observées chez les espèces de <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien)	42
Tableau IV :	Taux d'anomalies méiotiques observées chez les populations naturelles de <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien)	43
Tableau V :	Tests d'association pour les taux de cytomixie calculés pour les différentes populations analysées de <i>Medicago</i> L. ND : Valeur non déterminée parce que le jeu de donnée est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel	46
Tableau VI :	Tests d'association pour les taux de ponts chromatiques calculés pour les différentes populations analysées de <i>Medicago</i> L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de données est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel ; NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul ; NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul	49
Tableau VII :	Tests d'association pour les taux de divisions asynchrones calculés pour les différentes populations analysées de <i>Medicago</i> L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de données est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel, NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul, NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul.	52
Tableau VIII :	Tests d'association pour les taux de micronoyaux calculés pour les différentes populations analysées de <i>Medicago</i> L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de donnée est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel, NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul, NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul	55
Tableau IX :	Tests d'association pour les taux de cellules multipolaires calculés pour les différentes populations analysées de <i>Medicago</i> L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de donnée est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel, NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul, NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul	58

N°	TITRE	PAGE
Tableau X :	Paramètres statistiques relatifs à l'étude de la viabilité pollinique estimés pour chaque espèce du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnée dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : Coefficient de variation.	60
Tableau XI :	Paramètres statistiques relatifs à l'étude de la viabilité pollinique estimés pour les populations naturelles du genre <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : Coefficient de variation.	61
Tableau XII :	Résultats de l'Anova réalisée sur les taux de viabilité pollinique des populations analysées de <i>Medicago</i> L. DDL : degré de liberté, F : rapport de Fisher, Pr : probabilité associée à F.	63
Tableau XIII :	Résultats du test LSD de Fisher réalisé pour les taux de viabilité pollinique des populations analysées de <i>Medicago</i> L. Moy : moyenne ; SD : erreur standard ; Les différentes lettres en majuscule montrent des résultats significativement différents	64
Tableau XIV :	Résultats du Test t réalisé sur les taux de viabilité pollinique des populations analysées de <i>Medicago</i> L. DDL : degré de liberté.	63
Tableau XV :	Paramètres statistiques relatifs à la surface des grains de pollen estimés pour les différentes espèces de <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : coefficient de variation.	69
Tableau XVI :	Paramètres statistiques relatifs à la surface des grains de pollen mesurés pour les populations naturelles des espèces de <i>Medicago</i> L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : coefficient de variation.	70
Tableau XVII :	Résultats de l'Anova réalisée sur la surface des grains de pollen des populations analysées de <i>Medicago</i> L. DDL : degré de liberté, F : rapport de Fisher, Pr : probabilité associée à F.	73
Tableau XVIII :	Résultats du test LSD de Fisher réalisé pour la surface des grains de pollen des populations analysées de <i>Medicago</i> L. Moy : moyenne ; SD : erreur standard ; Les différentes lettres en majuscule montrent des résultats significativement différents	74
Tableau XIX :	Résultats du Test z réalisé sur la surface des grains de pollen des populations analysées de <i>Medicago</i> L.	75

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Medicago L. est l'un des plus grands genres de la famille des Fabaceae comprenant plus de 87 espèces arbustives et herbacées (Small 2011). Les espèces du genre se caractérisent par des fleurs ayant un mécanisme de pollinisation explosif unique (Small 2011). Taxonomiquement, ce genre appartient à la tribu des Trifolieae et à la sous-tribu des Trigonellinae. En utilisant des séquences d'ADN de deux gènes nucléaires (CNGC5, β -cop) et d'un gène mitochondrial (rpS 14-cob), Maureira-Butler et al. (2008) ont estimé le temps de divergence entre *Medicago* et son groupe frère *Trigonella* à environ 15,9 millions d'années.

Les formes ancestrales du genre *Medicago* sont originaires d'Asie occidentale et des régions méditerranéennes. Elles sont supposées pérennes et préférentiellement allogames (Lesins et Lesins 1979). Les espèces annuelles considérées comme des espèces dérivées se seraient différenciées, il y a six à sept millions d'années (Prosperi et al. 1995). Elles ont actuellement des distributions très variables en fonction de l'intervention de l'homme. Les espèces annuelles telles que *M. truncatula*, *M. polymorpha*, *M. orbicularis* ou *M. minima* sont considérées comme des colonisatrices (Olivieri et al. 1991, Prosperi et al. 1995) et sont largement répandues dans les zones à climat méditerranéen. D'autres telle que *M. coronata* sont rares ou endémiques et limitées à des régions particulières.

Avec leur capacité à fixer l'azote atmosphérique, les espèces du genre *Medicago* présentent un réel intérêt dans l'amélioration de la fertilité des sols, principalement dans les zones arides et semi-arides. Ces espèces sont également utilisées dans les rotations de cultures et dans les plans de lutte antiparasitaire pour maintenir un sol productif. En plus de leurs intérêts agricole et écologique, les espèces de *Medicago* sont utilisées dans l'alimentation animale (fourrage) et dans la consommation humaine en raison de leur niveau élevé en protéines. De ce fait, elles sont les plantes les plus utilisées dans les pâturages (Heyn 1963). De plus, selon Small (2011), elles ont un potentiel dans la production de produits biopharmaceutiques, bioplastiques, de cellulose et de biocarburants.

En recherche fondamentale, l'espèce *Medicago truncatula* est utilisée comme plante modèle dans l'étude des légumineuses en raison de ses diverses caractéristiques biologiques, notamment la diploïdie, la petite taille du génome, l'autopollinisation et le cycle de reproduction rapide (Cannon et al. 2006).

La systématique du genre est basée principalement sur des caractères morphologiques, floraux (Heyn 1963, Lesins et Lesins 1979, Small 2011) et biochimiques (Classen et al. 1982, Jurzysta et al. 1992). La morphologie du pollen (Small 2011) et les hybridations interspécifiques (Simon 1965, Simon et Millington 1967, Lesins et Lesins 1979) sont également étudiés. Des études récentes en phylogénie moléculaire portant sur des séquences d'ADN chloroplastique (*matK*, *trnK* / *matK*), mitochondrial (*rpS14-cob*) et nucléaire (*GA3ox1*, *ITS*, *ETS*, *CNGC5*, β -*cop* (Steele et al. 2010, Hu et al. 2014, de Sousa et al. 2016) sont également menées. Cependant, la persistance d'homonymes et de similitudes conduisent toujours à des confusions dans la délimitation des espèces et dans l'identification des sous-espèces.

En Algérie, les études sur ce genre sont rares et concernent principalement l'autoécologie (Abdelguerfi et al. 1988b), la physiologie (Refoufi 1988, Amouri et Fyad-Lamèche 2012), la morphologie, la biochimie (Medoukali et al. 2015, Moulai et Fyad-Lamèche 2017), et les interactions symbiotiques *Rhizobia-Medicago* (Cheriet et al. 2014).

En cytogénétique, le genre reste très mal étudié en raison notamment de la petite taille des chromosomes et des difficultés techniques rencontrées lors des procédures de coloration. La plupart des études menées à ce jour restent limitées aux nombres chromosomiques en mitose (Heyn 1963, Simon et Simon 1965, Lesins et Lesins 1979, Schlarbaum et al. 1984, Mariani et al. 1996). Très peu d'études caryologiques impliquant des populations spontanées algériennes sont réalisées (Abdelguerfi et Guittonneau 1979, Abdelguerfi et al. 1988a, Fyad-Lamèche et al. 2016) ; et encore moins celles qui considèrent la phase haploïde, comme c'est généralement le cas dans l'ensemble du genre *Medicago* dans le monde entier.

Les espèces du genre *Medicago* présentent une grande diversité morphologique en raison des hybridations interspécifiques très communes (Heyn 1963). Les analyses méiotiques peuvent fournir de précieuses informations sur les causes génétiques ou génomiques de cette diversité. De telles études pourraient également fournir des informations importantes sur l'évolution cytologique d'espèces pouvant être utilisées dans l'amélioration génétique et dans la conservation des ressources génétiques (Kumar et Singhal 2011).

Dans la présente thèse, nous analysons 34 populations naturelles de 17 espèces annuelles du genre *Medicago* échantillonnées dans différentes localités de la vallée de la Soummam dans le Nord-Est de l'Algérie. L'objectif principal de cette étude, en plus de déterminer le nombre chromosomique, est d'examiner le cours de la méiose pollinique. Nous examinons également les effets éventuels des anomalies repérées au cours des différents stades de la méiose I et II, sur la taille des grains de pollen et sur leur viabilité.

Ce document s'articule de la façon suivante :

- Un premier chapitre présente les aspects conceptuels et méthodologiques liés à la cytogénétique, à l'amélioration et à la systématique du genre *Medicago*.
- Un deuxième chapitre présente le matériel végétal et les méthodes utilisées.
- Un troisième chapitre est consacré aux résultats.
- Un quatrième chapitre est consacré à la discussion des résultats.
- Enfin, un dernier chapitre est affecté à une conclusion générale et aux perspectives offertes par ce travail.

ASPECTS CONCEPTUELS ET METHODOLOGIQUES

ASPECTS CONCEPTUELS ET METHODOLOGIQUES

1. La cytogénétique

La cytogénétique est une approche méthodologique hybride qui rassemble la cytologie (notamment l'étude des chromosomes) et la génétique (étude de la transmission des caractères héréditaires). Elle a été conçue en 1903 quand Walter Sutton et Théodor Boveri ont proposé la théorie chromosomique de l'hérédité.

Elle s'intéresse au nombre, à la forme et à la structure des chromosomes (analyse du caryotype), aux nombreuses modifications de la structure en relation avec la recombinaison, la transmission et l'expression de gènes (Jahier et al 1992).

Deux approches majeures de cytogénétique sont utilisées de nos jours selon le niveau d'analyse : la cytogénétique conventionnelle et la cytogénétique moléculaire.

La cytogénétique traditionnelle ou conventionnelle s'intéresse à la détermination du nombre chromosomique, à l'analyse du caryotype, à l'observation du comportement méiotique et à l'évaluation de la viabilité du pollen. Cette approche offre également des techniques de colorations différentielles des chromosomes permettent la visualisation des portions d'ADN de coloration différenciée. Par conséquent, il est possible d'identifier notamment la distribution et la quantité de l'hétérochromatine constitutive (bandes C), de localiser les régions des organisateurs nucléolaires (bandes N) et de différencier des types d'hétérochromatine riche en AT ou en GC en utilisant des fluorochromes (Jahier et al 1992).

La cytogénétique moléculaire repose sur les propriétés de dénaturation et de renaturation de la molécule d'ADN en intégrant le concept de la complémentarité des séquences, permettant l'identification spécifique d'une partie de chromosome (FISH) ou de la totalité d'un génome (GISH).

L'Hybridation Fluorescente *In Situ* ou FISH (Fluorescent *In Situ* Hybridisation) consiste à hybrider une séquence d'ADN ou d'ARN marquée appelée sonde avec une séquence de nucléotides complémentaires situés dans le génome afin de déterminer la présence ou la localisation de cette séquence d'intérêt. Cette technique est largement utilisée

pour la détection des changements structuraux des chromosomes, pour la localisation physique de clones BAC sur des chromosomes, pour l'identification des délétions, de translocations ou pour la localisation des séquences d'ADN répétées. Elle est également utilisée pour la localisation de séquences spécifique d'ADN afin de comparer des caryotypes particulièrement dans les études cytotaxonomiques (Bouayed Abdelmoula 2004).

L'Hybridation Génomique *In Situ* (GISH) permet de localiser sur des chromosomes métaphasiques d'un organisme hybride, les molécules d'ADN complémentaires marquées du génome d'un autre organisme. Elle consiste à hybrider le génome entier marqué (sonde) d'un organisme donné avec les chromosomes d'un génome hybride d'un autre organisme. La technique de la GISH permet d'évaluer la composition génomique d'une espèce, contribuant ainsi à l'étude de l'évolution notamment des allopolyploïdes (Muleris et al 1997).

1.1. Apport de la cytogénétique à la systématique

L'étude du caryotype, c'est-à-dire le nombre de chromosomes, leurs morphologies ainsi que la gamme d'homologie entre les chromosomes nous renseigne sur les caractéristiques et les propriétés des organismes (Stace 2000). Cette branche, appelée cytotaxonomie (Peruzzi et Eroğlu 2013) ou caryosystématique (Joachimiak et al. 1997) comprend des études comparatives utilisées en taxonomie, en cytogéographie et en cytoécologie. Les résultats obtenus en cytogénétique sont utilisés pour expliquer le cours de l'évolution au sein des espèces, des genres et au sein des familles (Siljak-Yakovlev et Peruzzi 2012; te Beest et al. 2012). Parmi les réalisations notables en caryosystématique des plantes nous pouvons citer :

- La division phylogénétique de la famille des Poaceae en deux sous familles : S/F des Bambusoideae ($x = 12$ chromosomes) et S/F des Pooideae ($x = 7$ chromosomes) sur la base du nombre chromosomique de base (Stace 1993 *in* Stace 2000).
- Dans le genre *Crepis* (F. Asteraceae), *C. neglecta* ($2n = 2x = 8$ chrs) serait l'espèce parente de *C. fuliginosa* ($2n = 2x = 6$ chrs) après remaniements chromosomiques (Dimitrova et Greilhuber 2000).
- L'analyse de la symétrie des caryotypes, suggérée par Stebbins (1971), a permis de déterminer les directions de l'évolution dans certains groupes de plantes. Ainsi chez les

Ranunculaceae, les caryotypes symétriques des espèces primitives dans les genres *Trollius* et *Caltha* ont évolué vers des caryotypes asymétriques chez *Aconitum* et *Delphinium* (Yang, 2001).

- La structure des noyaux en interphase et le schéma de condensation des chromosomes au cours de la prophase divisent les palmiers en deux groupes : ceux ayant des noyaux réticulés et de gros chromosomes se condensant régulièrement dans la prophase (Coryphoideae - Thrinacinae), et ceux possédant des noyaux aréticulés ou semi-réticulés, avec de petits chromosomes précoces se condensant de manière proximale pendant la prophase (Coryphoideae - Livistonina, Nypoideae, Phytelphantoideae) (Röser 1994).

1.2. Apport de la cytogénétique à l'amélioration des plantes

La cytogénétique est l'une des nombreuses disciplines sur lesquelles s'appuie l'amélioration des plantes. L'amélioration génétique des plantes repose sur l'exploration et l'utilisation de la diversité naturelle des espèces afin d'associer des caractères d'intérêt. Pour augmenter la diversité et la productivité agricole et produire des cultures plus viables sur le plan économique, il est important de comprendre les mécanismes à l'origine de la variabilité et sa transmission (Harrison et al. 2010). L'étude cytogénétique fournit des informations pertinentes et détaillées sur le matériel végétal utilisé (nombre de chromosomes, niveau de ploïdie, le comportement des chromosomes, les recombinaisons génétiques, le taux des irrégularités méiotiques, le taux de viabilité pollinique) (Jahier et al. 1992). Les recombinaisons des gènes qui se produisent lors de la méiose est un événement important pour générer une variabilité. En général, la variabilité intraspécifique est moins importante pour une espèce cultivée. Par conséquent, le sélectionneur est dans l'obligation de réaliser des croisements avec des formes sauvages apparentées ou avec des espèces voisines. Les informations fournies par l'analyse des différents stades de la méiose tels que l'appariement des chromosomes, la recombinaison génétique, le degré d'irrégularités méiotiques et la viabilité des gamètes permettent d'orienter les hybridations inter et intraspécifiques dans les programmes de sélection végétale (Kihl et al. 2011) et sont importantes pour la planification de ces hybridations sur plusieurs générations (de Souza et al. 2003).

Chez les hybrides, la méiose constitue un processus clé qui détermine la fertilité. Un hybride ne sera fertile et ne produira des gamètes viables que lorsqu'il présente une méiose

régulière. La présence d'irrégularités méiotiques peut affecter de manière significative la stabilité génétique, l'indice méiotique (MI) et la viabilité du pollen chez les hybrides. De cette manière, l'étude de la méiose chez les hybrides peut accélérer un programme de sélection car elle fournit des informations sur la fertilité (Pagliarini 2000).

Dans les programmes de sélection, les croisements interspécifiques sont des outils précieux pour générer une variabilité chez les plantes cultivées (Pagliarini 2000). L'analyse méiotique associée à toute manipulation d'amélioration réduit le temps nécessaire à la production de nouveaux cultivars hybrides. En effet, tout hybride présentant des irrégularités méiotiques et / ou des graines de pollen non viables est rejeté et seuls les génotypes les plus stables sont sélectionnés (Pozzobon et al. 2011 *in* Lavinsky et al. 2017). Habituellement, les hybrides issus de croisements entre espèces à génomes similaires tendent à présenter un taux d'appariement des chromosomes homéologues élevé. En revanche, chez les espèces génétiquement distantes, il n'y a pas d'appariement entre chromosomes homéologues ou les appariements sont très faibles. Les hybrides présentent alors une méiose irrégulière avec une baisse de fertilité (Lee et al. 2011). Ainsi, la distance génétique peut être un facteur limitant dans la sélection. L'utilisation de données d'appariement des chromosomes est utile dans la sélection du génotype car le degré d'homologie parmi les chromosomes homéologues hybrides démontre le degré de relation entre les parents (Techio et al. 2006).

L'étude du comportement méiotique de différentes plantes a permis d'identifier des anomalies affectant la fertilité et certaines mutations pouvant être exploitées avec succès par les programmes de sélection, principalement celles conduisant à une stérilité mâle (Pagliarini, 2000).

La stérilité mâle cytoplasmique (CMS) ou la stérilité mâle génique (GMS) sont des caractères très recherchés par les sélectionneurs pour l'obtention de variétés hybrides pour éviter d'avoir recours à des castrations manuelles, mécanisées ou chimiques, qui sont coûteuses, parfois inefficaces, voire polluantes pour l'environnement.

2. Le genre *Medicago* L.

2.1. Description du genre *Medicago* L.

Le genre *Medicago* L. regroupe de nombreuses espèces herbacées annuelles ou vivaces et trois espèces arbustives : *M. arborea*, *M. strasseri* Greuter et *M. citrina* (Font-Quer) Greuter. Les plantes du genre présentent de fortes racines pivotantes pouvant atteindre plusieurs mètres de profondeur. Leurs tiges sont prostrées et portent des feuilles trifoliées à folioles finement dentés au sommet. Les feuilles sont dotées de deux stipules larges de forme allongée ou cordiforme et collées au pétiole. Les inflorescences pédonculées forment des grappes de une à 30 fleurs. Les fleurs sont pentamères de couleur mauve au jaune. Elles possèdent un calice soudé en cloche à 5 dents subégales. La corolle caduque et papilionacée est constituée d'un étendard, de deux pétales formant deux ailes libres et d'une carène formée par deux pétales inférieurs soudés. L'androcée est formé de deux cycles de cinq étamines dont neuf sont soudées pour former la colonne staminale et une dixième libre (androcée gamostémone, diadelphie). La corolle et la colonne staminale constituent le dispositif de déclenchement de la fleur, caractéristique du genre. Le gynécée est constitué par un seul carpelle à ovaire super et pluriovulé. Le fruit est une gousse plus ou moins enroulée, soit en forme de faucille, soit spiralée souvent épineuses (**Fig. 1**) (Quezel et Santa 1962, Prosperi et al. 1995, Small 2011).

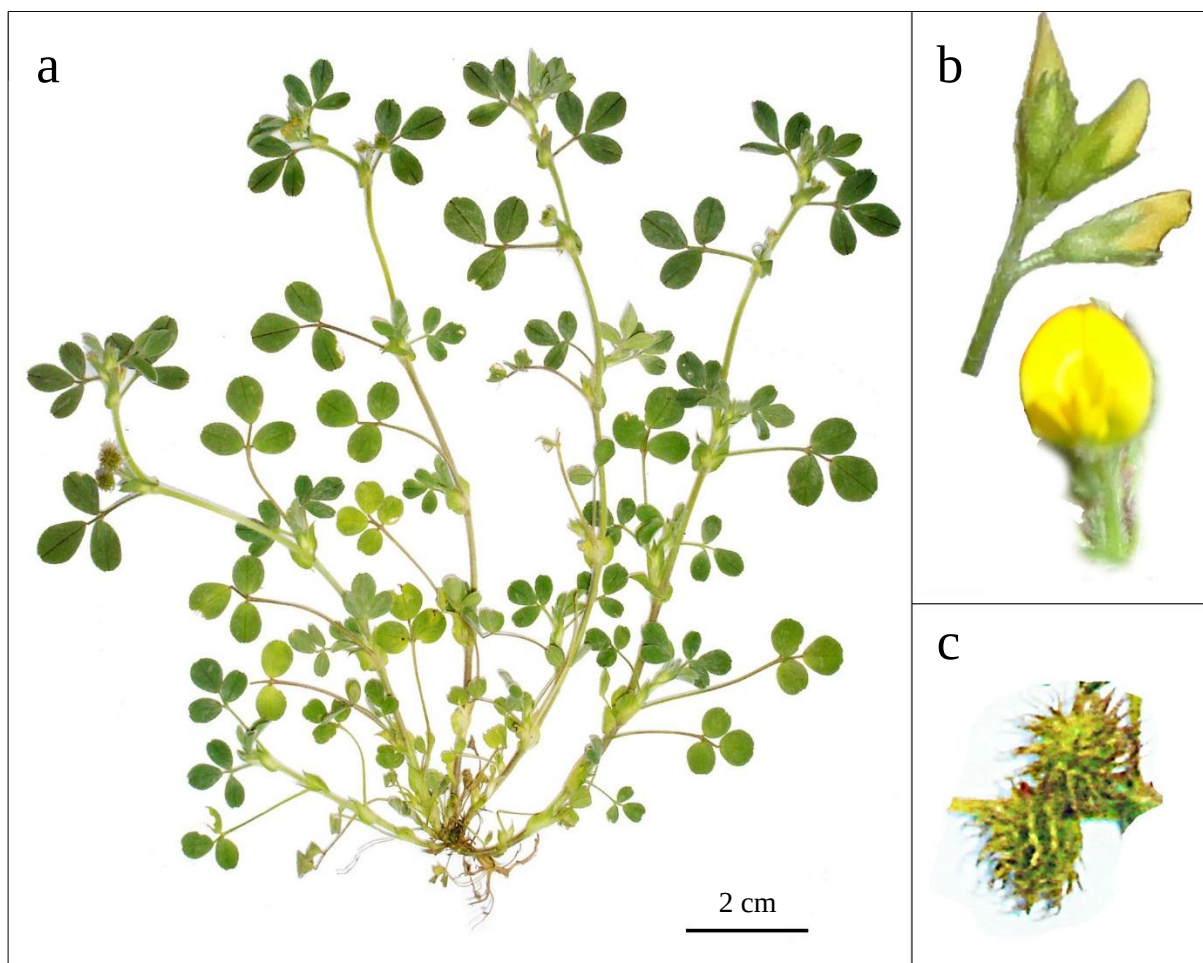


Fig. 1. *Medicago minima* L. a- appareil végétatif, b- fleurs, c- gousses (photo Djafri-Bouallag L.)

2.2. Origine et aire de répartition des espèces du genre *Medicago* L.

Le genre *Medicago* L. est natif du pourtour méditerranéen et de l'Eurasie. Il s'étend des Açores et des îles Canaries, en passant par l'Europe centrale et méridionale, l'Afrique du nord, l'Asie intérieure, l'Asie centrale et du sud-ouest et l'Inde. Quelques espèces ont atteint certaines parties de l'Asie orientale et les zones forestières du nord de l'Europe et de l'Asie (Bolton 1962).

L'origine et la répartition des espèces du genre *Medicago* sont fonction du type morphologique. Ainsi, les espèces arbustives originaires de la Grèce et des Îles de la mer

d'Egée, se retrouvent sous forme spontanée sur l'ensemble du pourtour méditerranéen. Cependant, elles se limitent aux zones méditerranéennes chaudes car elles sont sensibles aux gelées importantes (**Fig. 2**) (Prosperi et al. 1995).

Selon Vavilov (1924), les espèces herbacées pérennes seraient originaires de la large région comprenant l'Asie mineure, la Transcaucasie, l'Iran et les hauts plateaux du Turkménistan. Elles se rencontrent essentiellement sur les rives nord de la méditerranée et s'étendent jusqu'en Asie centrale. Quelques formes spontanées sont localisées sur les hauts plateaux des chaînes de l'Atlas nord-africain.

Sinskaya (1950 *in* Small 2011) subdivise le large centre de Vavilov (centre du proche orient) en deux centres distincts : la région montagneuse de Transcaucasie qui a donné naissance aux espèces européennes et nord africaines résistantes au froid qui forment actuellement un ensemble très diversifié. Le deuxième centre correspond actuellement à l'Asie centrale qui a donné naissance aux espèces eurasiatiques. Ces espèces sont sensibles aux maladies et moins tolérantes au froid et à la sécheresse. Grâce à l'étendue de son aire de culture *M. sativa*, espèce pivot des *Medicago* pérennes, a une expansion mondiale.

Quant aux espèces annuelles, elles se retrouvent dans tous les étages bioclimatiques, de l'humide au saharien du pourtour méditerranéen. Les unes sont à large spectre de répartition les autres ont une distribution spatiale plus délimitée. Ainsi, Prosperi et al. (1995) distingue :

- Les espèces colonisatrices et ubiquistes telles que *M. truncatula*, *M. orbicularis* et notamment *M. polymorpha*.

- Les espèces inféodées à des environnements particuliers, telles que *M. arabica*, commune en Corse, en Sardaigne et en Grèce, mais rare en Espagne et en Afrique du Nord et *M. aculeata*, fréquente en Espagne et en Afrique du Nord mais plutôt rare dans les autres pays méditerranéens.

- Les espèces rares ou endémiques telles que *M. scutellata* qui est restreinte au Liban, à l'Italie et à l'Algérie du Nord et *M. coronata* qu'on retrouve au Liban, en Turquie, et en Grèce.

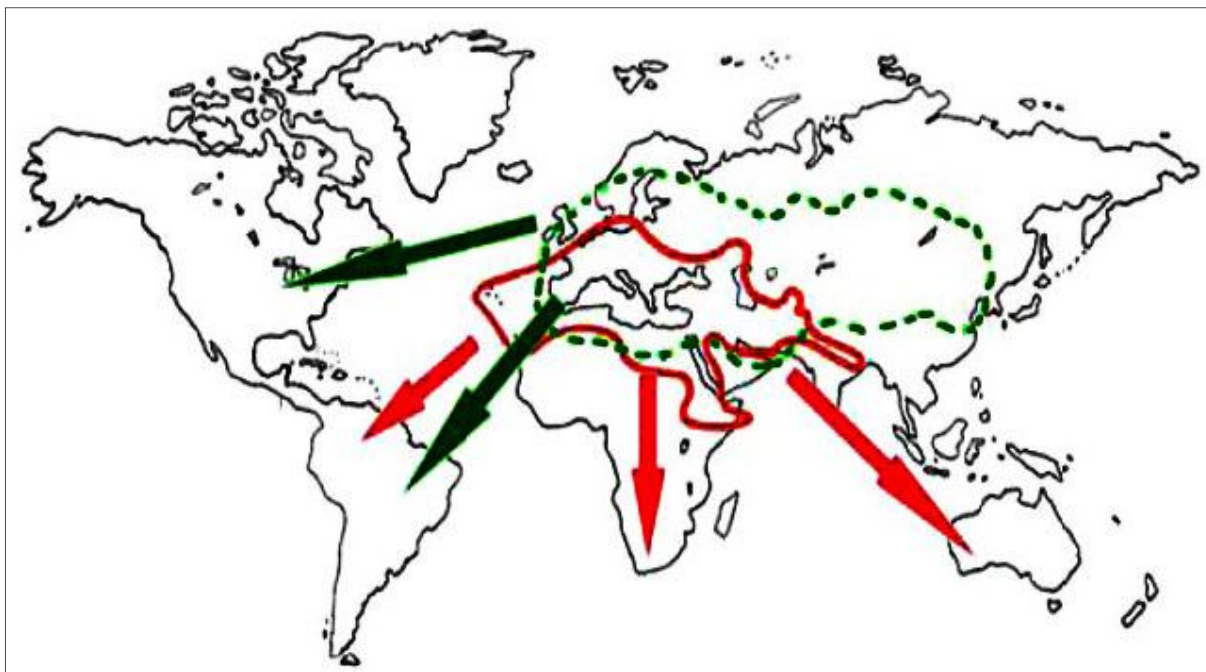


Fig. 2. Aire de répartition des *Medicago* annuelles (—) et pérennes (.....).
Les introductions récentes sont indiquées par des flèches (Prosperi et al. 1995)

2.3. Adaptations des espèces du genre *Medicago* L.

2.3.1. Adaptations morphologiques des espèces du genre *Medicago* L.

Les adaptations morphologiques sont définies comme étant des traits héréditaires favorables à la survie et à la reproduction dans un milieu donné. Ces caractères concourent à une utilisation optimale des ressources et à une protection efficace contre les facteurs (biotiques, abiotiques) défavorables.

- Les racines et les racines

La racine (racine principale) des espèces de *Medicago* se développe rapidement. Cette caractéristique permet aux espèces de pousser dans des zones arides à semi-arides recevant des pluies ordinairement en une saison. Les espèces annuelles ont un système racinaire très ramifié dans les 30 cm superficielles du sol et se développent rapidement pendant la saison fraîche et humide. Les espèces pérennes présentent un système racinaire exceptionnellement profond, utilisant l'eau des nappes phréatiques en été. Elles sont adaptées au climat méditerranéen caractérisé par un hiver frais et un été chaud et sec.

- Les Rhizomes

Medicago carstiensis est la seule espèce exclusivement à rhizomes, un mode de croissance qui protège les plantes, dans une certaine mesure, du pâturage (forme de résistance aux herbivores). Certaines populations de *M. sativa* subsp. *falcata* originaires des régions tempérées froides sont caractérisées par une croissance soit rhizomateuse, soit rampante. Ce type de croissance pourrait être une adaptation contre les herbivores ou une adaptation au climat ou aux deux facteurs à la fois (Small 2011). Les rhizomes pourraient constituer une stratégie compétitive interspécifique et/ou de colonisation pour accéder à l'espace. Ils pourraient également constituer une stratégie d'adaptation permettant d'éviter le gel qui provoque des lésions au niveau des organes aériens (Chesneaux 1974).

- Les tiges

Les plantes du genre *Medicago* produisent plusieurs tiges minces et ramifiées au port érigé ou prostré. Sur le plan anatomique, ces tiges possèdent des tissus hautement lignifiés.

Selon Brewer et al. (1986) et Sorensen et al. (1988), cette lignification précoce des tissus est une réponse aux insectes herbivores en dissuadant ou en empêchant mécaniquement ou chimiquement l'alimentation et la ponte. Le mode de croissance buissonnant et rampant des *Medicago* est une adaptation contre les mammifères herbivores qui préfèrent les tiges érectées et succulentes (Rossitor 1966 in Small 1996). Brummer et bouton (1991) signalent que les tiges minces étaient associées à la persistance de la luzerne lors de récoltes mécaniques régulières utilisées pour simuler le pâturage.

- Les feuilles

Chez les espèces du genre *Medicago*, comme chez la majorité des plantes, les feuilles ont tendance à être petites et épaisses dans les zones ensoleillées (sèches) et sur les sols pauvres. Elles sont grandes et fines dans les zones ombragées (humides) et sur les sols riches. Cependant, en général, les plantes arbustives et les herbacées pérennes du genre *Medicago* présentent des feuilles relativement grandes, alors que chez les annuelles, les feuilles tendent à être de taille moyenne à assez petites. Plusieurs espèces de *Medicago* notamment *M. laciniata* ont des feuilles incisées ou laciniées. Selon Brown et Lawton (1991), ce trait de caractère est une adaptation des plantes aux insectes herbivores. En effet, les feuilles ainsi découpées deviennent moins attrayantes et dissuadent les insectes limitant ainsi, les dommages.

- La pubescence

Toutes les espèces du genre *Medicago* présentent des poils épidermiques simples (unicellulaires) répartis sur les différentes parties de la plantes : tiges, feuilles, fleurs et gousses. La densité de la pilosité est variable et elle est considérée comme caractère taxonomique. Certaines espèces sont glabres et seule la face inférieure des feuilles est clairsemée de poils simples (*M. murex*). D'autres, au contraire, sont complètement velues (*M. marina*, *M. lanigera*, *M. arborea*). Certaines espèces sont dotées, en plus des poils simples, de poils glanduleux (poils multicellulaires avec des pointes collantes arrondies) ; c'est le cas de *M. minima*, *M. intertexta*, et de *M. scutellata* (Lesins et Lesins 1979).

Chez les plantes la pubescence épidermique est l'une des adaptations pour réduire les pertes en eau et pour se défendre contre les insectes herbivores (Levin 1973). Chez les *Medicago*, ces poils semblent n'avoir aucun effet sur les pertes en eau (Lenssen et al. 2001).

En effet, il a été démontré que les poils simples et glanduleux des trifoliées, en général, et des *Medicago* en particulier étaient défensifs contre divers insectes en les empêchant de se nourrir et de pondre leurs œufs (Small et al. 1981, Small 1986, Small et Brookes 1986, Goertzen et Small 1993). Small (1985) constate une densité plus élevée des poils glanduleux chez deux lignées du complexe *M. sativa* (*M. sativa* sous-espèce *falcata* var. *Viscosa*, *M. sativa* sous-espèce *glomerata*), principalement au niveau des fleurs et des fruits originaire des Caucase où vit le coléoptère du genre *Tychius* qui se nourrit principalement des graines de *M. sativa*. Cette densité de poils serait une évolution sympatrique à cet insecte granivore.

Selon Ranger and hower (2001), les poils glandulaires de *Medicago* offrent une résistance aux insectes de deux manières: (1) chimiquement par la production de métabolites secondaires tels que les terpénoïdes, les esters de saccharose et les composés phénoliques à effet insecticide et (2) mécaniquement, car l'exsudat sécrété emprisonne les nymphes et entrave la ponte.

- Les fleurs

Les espèces du genre *Medicago* sont caractérisées par un mécanisme de déclenchement explosif de la fleur. Ce mécanisme est une adaptation à la pollinisation entomophile. L'insecte pollinisateur adapté à ce mécanisme est une abeille connue sous le nom 'alfalfa leaf cutter bee' ou *Megachile rotundata* (Small et al. 1987).

- Les fruits

Les gousses des *Medicago* présentent plusieurs caractéristiques qui sont importantes sur le plan adaptatif et taxonomique.

~ Adaptations assurant la dissémination des graines :

Les espèces de *Medicago* ont deux types de gousses : (i) les gousses plates anémochores rencontrées dans les sections *Platycarpae*, *Lunatae*, *Pectinatae* et *Ovales*, (ii) les gousses épineuses zoochores retrouvées chez les autres sections (Lesins et Lesins 1979).

~ Adaptations assurant une protection des graines contre les herbivores et les insectes :

L'enroulement de la gousse et la présence d'épines sur la suture dorsale protègent les graines qui sont extrêmement nutritives pour les herbivores. Dans la section *Spirocarpos*, de nombreuses espèces présentent des graines séparées mécaniquement par des coussinets de tissus spongieux protecteurs contre les insectes. D'autres espèces notamment dans la section *Medicago*, les graines sont enveloppées d'un film rétractable assurant efficacement leur séparation.

~ La géocarpie

Medicago hypogaea est la seule espèce du genre à développer ses graines sous terre. Selon Lev-Yadun (2000), la géocarpie est adoptée par les espèces afin de **(i)** maintenir l'occupation d'un site avéré avantageux dans un environnement hétérogène; de **(ii)** surmonter les incertitudes de survie pendant la saison de croissance, liées à des menaces telles que le feu, le pâturage et la sécheresse; de **(iii)** protéger les graines contre les fluctuations extrêmes du microclimat à la surface du sol.

2.3.2. Adaptations physiologiques des espèces du genre *Medicago* L.

- Production de toxines anti-herbivores

Sur le plan biochimique, le genre *Medicago* se distingue des genres alliés *Melilotus* et *Trigonella* par les glycosides d'acide médicagénique (medicagenic acid glycosides) qui sont des saponines très rares chez les plantes. Ces saponines sont des facteurs antinutritionnels synthétisés surtout aux stades juvéniles de la plante à des fins de protection (D'Addabbo et al. 2020). Selon Small (2011), la présence de ces glycosides dans *Medicago* serait une adaptation contre les herbivores.

- Adaptation à la sécheresse

La grande variabilité génétique des luzernes leur permet d'occuper des milieux très contrastés allant des plus chauds aux plus froids. *M. sativa* provient des zones sèches où elle survit bien grâce à son enracinement profond. *M. falcata* présente une aire de répartition allant de la Sibérie occidentale à la Russie et à la Scandinavie pour occuper ensuite le reste de l'Europe. Elle est remarquablement résistante au froid (Mauriès 2003).

La plupart des espèces annuelles de *Medicago* sont adaptées au climat méditerranéen car elles peuvent éviter la sécheresse par la dormance des graines, leur germination tardive, la réduction du cycle de développement (2 mois pour *M. truncatula*), la réduction de la surface foliaire ou la présence de la pubescence. Parmi les espèces résistantes à la sécheresse nous citons *M. arborea*, *M. sativa*, *M. littoralis*, *M. truncatula*, *M. minima* et *M. laciniata* (Seklani et al. 1996).

- Adaptation à la salinité

La luzerne (*M. sativa*) est adaptée aux zones semi-arides gravement affectées par la salinité. Des formes sauvages de *M. sativa* subsp. *Caerulea* sont signalées sur les rives de la mer Caspienne. Ces formes sont tolérantes aux sols salins et très résistantes à la sécheresse (Bolton 1962). Compte tenu de leur aire de répartition sur les plages de la Méditerranée *M. marina*, *M. littoralis* et *M. italica* sont considérées comme étant des espèces résistantes au sel (Small 2011).

- La longévité des semences

La longévité correspond au temps pendant lequel la graine reste en vie sans perdre de sa vigueur germinative. Les espèces du genre *Medicago* comme toutes les Fabacées ont des graines orthodoxes ayant souvent une durée de vie très longue. En effet, Spira et Wagner (1983) ont pu obtenir des plantules à partir de la germination des graines de *M. polymorpha* âgées de 200 ans.

- La dormance des graines

Comme chez toutes les Légumineuses, la dormance des graines des *Medicago* est tégumentaire. En effet, les graines présentent un tégument dur, hydrophobe et imperméable à l'eau (Gachet et Elmir 1972, Ruiz et Devesa 1998). Christiansen et al. (1996) et Garcia et al. (2006) ont constaté chez certaines espèces de *Medicago* une dormance embryonnaire physiologique de plusieurs mois.

2.4. Systématique du genre *Medicago* L.

La taxonomie traditionnelle place le genre *Medicago* L. dans le règne des Plantae, sous-règne Tracheobionta, superdivision Spermatophyta, division Magnoliophyta, classe Magnoliopsida, sous-classe Rosidae, ordre des Fabales, famille des Fabaceae, tribu des Trifolieae, sous tribu des Trigonellinae (Lewis et al. 2005).

Les progrès de la reconstruction des relations phylogénétiques des organismes grâce au foisonnement des données moléculaires au cours de ces trente dernières années ont conduit à l'évolution de ce système de classification.

Les groupes de taxonomistes les plus importants engagés dans la réforme de la cette taxonomie sont Angiosperm Phylogeny Group : APGI (2001), APGII (2003), APGIII (2009), APGIV (2016) et, spécifiquement pour les légumineuses, Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2017). La classification en vigueur actuellement qui découle des travaux de APGIV (2016) et de LPWG (2017) place le genre *Medicago* L. dans les clades suivants : Angiospermes, Eudicots, Core Eudicots, Superrosids, Rosids, Fabids, Fabales, Leguminosae, Papilionoideae, 50 kb inversion clade, NPAAA clade (Non-Protein–Amino-Acid-Accumulating clade), Hologalegina clade, IRLC clade (Inverted-Repeat-Lacking Clade), Vicioids clade (**Fig. 3**).

Le genre *Medicago* L. est un groupe monophylétique formé de 87 espèces (**Tableau I**) (Small 2011). Ces espèces sont réparties dans quatre sous genres qui, à leur tour divisés en sections. Le nombre de sections et le nombre d'espèces par section varient selon les auteurs. Le genre a fait l'objet de plusieurs études phylogénétiques basées sur de nombreux caractères moléculaires notamment, les ITS, ETS et matK (Bena et al. 1998, Downie et al. 1998, Bena 2001, Maureira-Butler et al. 2008, Steele et al. 2010). Les différentes analyses aboutissent à des arbres très incongruents comme le souligne la figure 4. Les auteurs expliquent cette incongruence par le nombre d'espèces analysé à chaque fois différents, les espèces et les caractères analysés également différents d'une analyse à l'autre. D'un autre côté, les phénomènes d'hybridation et d'introgession très fréquents dans le genre peuvent également avoir un effet sur cette incongruence.

Small (2011) subdivise le genre en quatorze sections et synthétise les relations phylogénétiques entre elles comme le montre la figure 5.

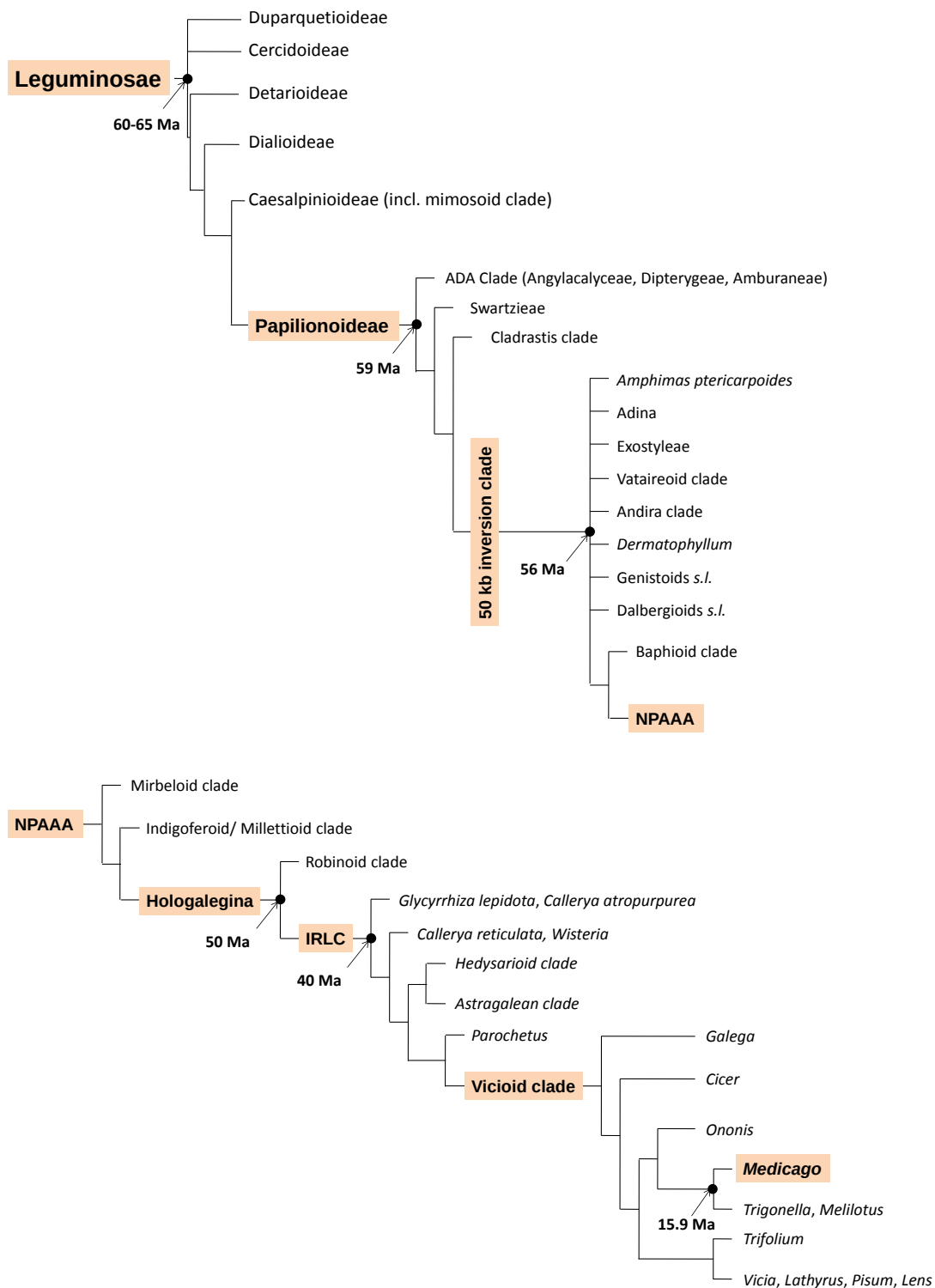


Fig. 3. Position phylogénétique du genre *Medicago* L. à l'intérieur de la famille Leguminosae basée sur les séquences du gène plastidial matK (Cardoso et al. 2013, LPWG 2017). NPAAA clade (Non-Protein–Amino-Acid-Accumulating clade), IRLC (Inverted-Repeat-Lacking Clade).

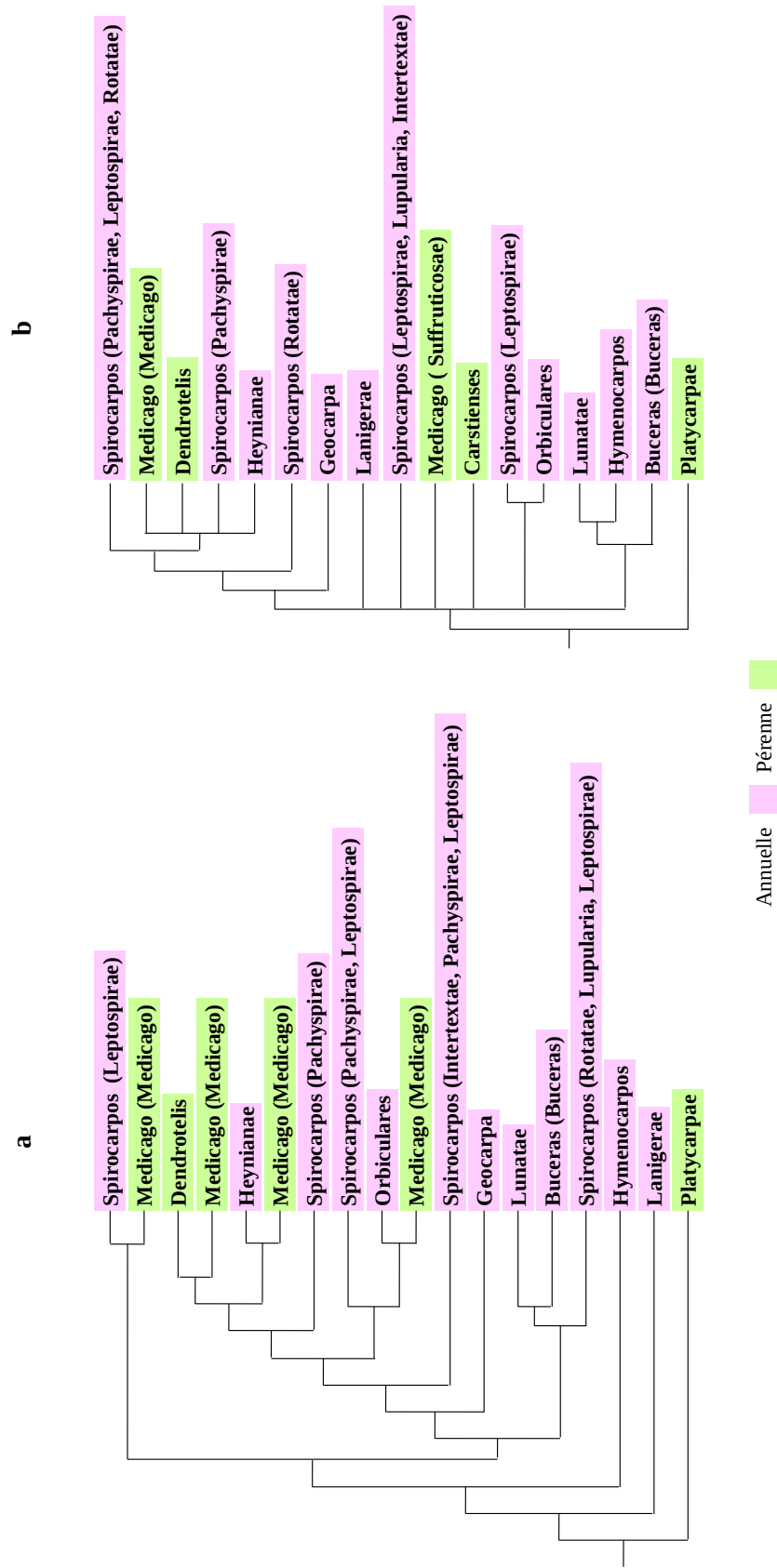


Fig. 4. Arbres phylogénétique des sections du *Medicago* L. a- arbre phylogénétique simplifié des 53 espèces du genre *Medicago* basé sur le gène nucléaire GA3ox selon Steele et al. (2010). b- arbre phylogénétique simplifié des 60 espèces du genre *Medicago* basé sur les ITS-1 et ITS-2 selon Downie et al.1998

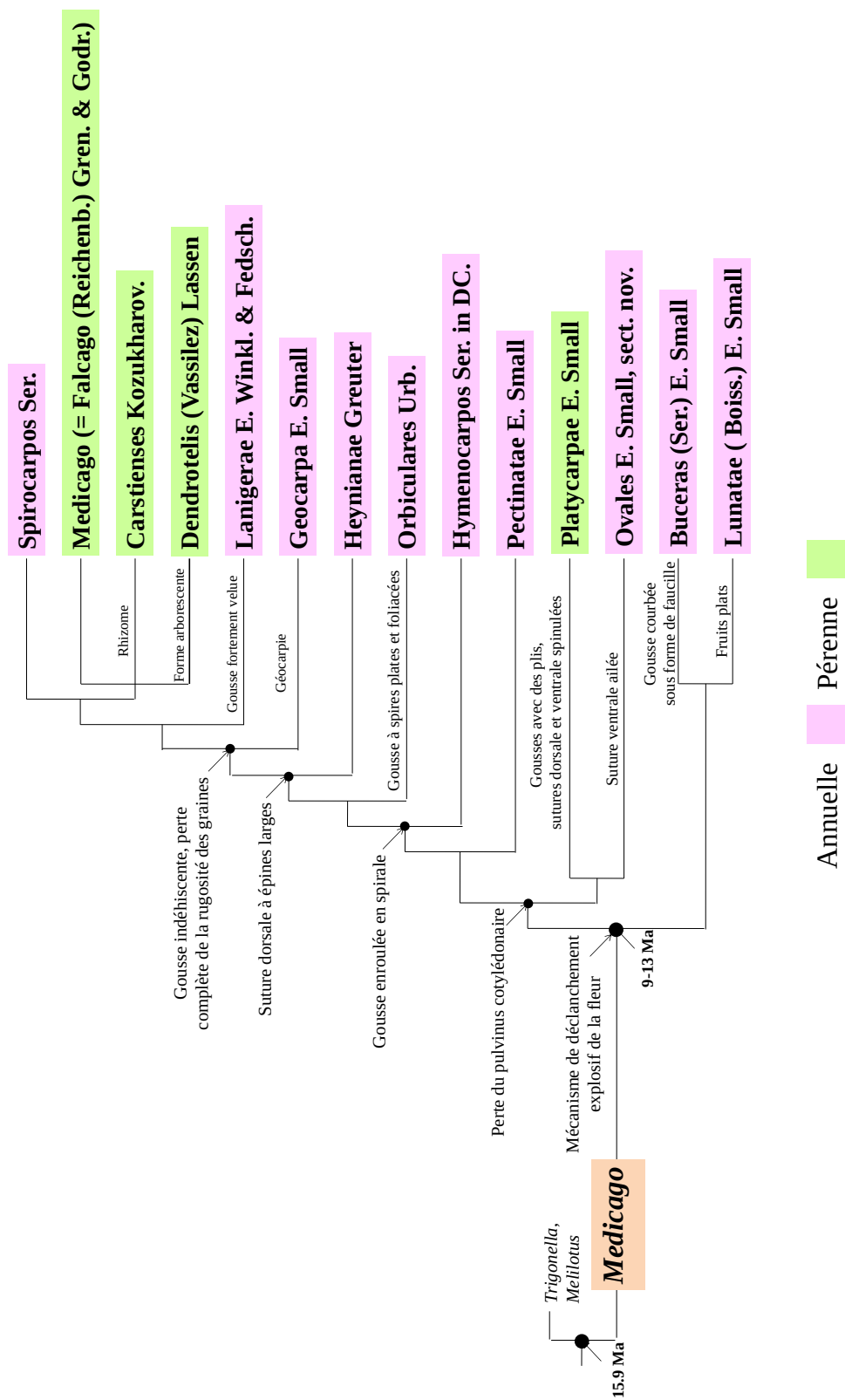


Fig. 5. Arbre phylogénétique simplifié des sections du genre *Medicago* L. (Small 2011).

Tableau I. Classification infra générique et nombres chromosomiques des espèces du genre *Médicago* L. d'après Small (2011). *parfois bisannuelles ou pérennes

	Sections	Sous-sections	Espèces	2n
Pérennes	<i>Dendrotelis</i> (Vassilez) Lassen		<i>M. arborea</i> L.	32
			<i>M. strasseri</i> Greuter, Matthäs & Risse	32
			<i>Medicago citrina</i>	48
	<i>Medicago</i> (= <i>Falcago</i> (Reichenb.) Gren. & Godr.)	<i>Medicago</i>	<i>M. cancellata</i> M. Bieb.	48
			<i>M. cretacea</i> M. Bieb.	16
			<i>M. daghestanica</i> Rupr.	16
			<i>M. marina</i> L.	16
			<i>M. papillosa</i> Boiss.	16, 32
			<i>M. pironae</i> Vis.	16
			<i>M. prostrata</i> Jacq.	16, 32
			<i>M. rhodopea</i> Velen.	16
			<i>M. rupestris</i> M. Bieb.	16
			<i>M. sativa</i> L.	16, 32
			<i>M. saxatilis</i> M. Bieb.	48
		<i>Suffruticosae</i> (Vassilez.)E. Small	<i>M. suffruticosa</i> Raymond ex DC.	16
			<i>M. hybrida</i> Trautv.	16
	Carstienses Kozukharov.		<i>M. carstiensis</i> Wulfen.	16
	Platycarpae E. Small		<i>M. archiducis-nicolai</i> Širj.	16
			<i>M. platycarpa</i> L.	16
			<i>M. popovii</i> Širj. Soviet	16
			<i>M. ruthenica</i> (L.) Ledebour	16
Annuelles	Lunatae (Boiss.) E. Small		<i>M. edgeworthii</i> * Širj.	16
			<i>M. biflora</i> E. Small	16
			<i>M. brachycarpa</i> * M. Bieb.	16
			<i>M. huberi</i> E. Small	16
			<i>M. rostrata</i> E. Small	16
	<i>Buceras</i> (Ser.) E. Small	<i>Buceras</i>	<i>M. arenicola</i> E. Small	16
			<i>M. astroites</i> Trautv.	16
			<i>M. carica</i> E. Small East	16
			<i>M. crassipes</i> E. Small Iran, Iraq,	16
			<i>M. fischeriana</i> Trautv.	16
			<i>M. halophila</i> E. Small	16
			<i>M. heldreichii</i> E. Small	16

Tableau I (suite). Classification infra générique et nombres chromosomiques des espèces du genre *Médicago* L. d'après Small (2011)

	Sections	Sous-sections	Espèces	2n
Annuelles	<i>Buceras</i> (Ser.) E. Small	Buceras	<i>M. medicaginoïdes</i> E. Small	16
			<i>M. monantha</i> Trautv.	16
			<i>M. monspeliaca</i> Trautv.	16
			<i>M. orthoceras</i> Trautv.	16
			<i>M. pamphylica</i> E. Small	16
			<i>M. persica</i> E. Small	16
			<i>M. phrygia</i> E. Small	16
			<i>M. polyceratia</i> Trautv.	16
			<i>M. rigida</i> E. Small	16
		<i>Deflexae</i> (Širj.) E. Small	<i>M. retrorsa</i> E. Small	16
		<i>Isthmocarpae</i> (Boiss.) E. Small	<i>M. isthmocarpa</i> E. Small	16
			<i>M. rhytidiocarpa</i> E. Small	16
	<i>Lanigeræ</i> E. Winkl. & Fedtsch.		<i>M. lanigera</i> C. Winkl.	16
	<i>Geocarpa</i> E. Small		<i>M. hypogaea</i> E. Small	14
	<i>Heyniana</i> Greuter		<i>M. heyniana</i> Greuter	16
	<i>Hymenocarpos</i> Ser. in DC.		<i>M. radiata</i> L.	16
	<i>Pectinatae</i> Boiss.		<i>M. plicata</i> Širj.	16
	<i>Ovales</i> E. Small, sect. nov.		<i>M. ovalis</i> Širj.	16
	<i>Orbiculares</i> Urb.		<i>M. orbicularis</i> L.	16
	<i>Spirocarpos</i> Ser.	<i>Pachyspirae</i> (Urb.) Heyn	<i>M. constricta</i> Durieu	14
			<i>M. doliata</i> Carmign.	16
			<i>M. italica</i> Mill. (= <i>M. tornata</i> (L.) Miller)	16
			<i>M. spherocarpos</i> Berth.	14
			<i>M. littoralis</i> Rohde	16
			<i>M. murex</i> Willd	16
			<i>M. rigidula</i> L.	14
			<i>M. rigiduloides</i> E. Small	14
			<i>M. sinskiae</i> Uljanova	14,16
			<i>M. soleirolii</i> Duby	16
			<i>M. syriaca</i> E. Small	16
			<i>M. truncatula</i> Gaertn.	16
			<i>M. turbinata</i> L.	16

Tableau I (suite et fin). Classification infra générique et nombres chromosomiques des espèces du genre *Médicago* L. d'après Small (2011) (suite et fin). *parfois bisannuelles ou pérennes

	Sections	Sous-sections	Espèces	2n
Annuelles	<i>Spirocarpos</i> Ser.	<i>Rotatae</i> (Urb.) Heyn	<i>M. bonarotiana</i> (= <i>M. blancheana</i> Boiss.	16
			<i>M. noeana</i> Boiss.	16
			<i>M. rotata</i> Boiss.	16
			<i>M. rugosa</i> Desr.	30
			<i>M. scutellata</i> L. Grasslands.	30
			<i>M. shepardii</i> Post	16
		<i>Intertextae</i> (Urb.) Heyn	<i>M. ciliaris</i> L.	16
			<i>M. granadensis</i> Willd.	16
			<i>M. intertexta</i> L.	16
			<i>M. muricoleptis</i> Tineo	16
		<i>Spirocarpos</i> (= <i>Leptospirae</i> (Urb.) Heyn)	<i>M. arabica</i> L.	16
			<i>M. coronata</i> L.	16
			<i>M. disciformis</i> DC.	16
			<i>M. laciniata</i> L.	16
			<i>M. laxispira</i> Heyn	16
			<i>M. minima</i> L.	16
			<i>M. polymorpha</i> L.	14
			<i>M. praecox</i> DC.	14
			<i>M. sauvagei</i> Nègre	16
			<i>M. tenoreana</i> Ser.	16
		<i>Lupularia</i> (Ser. in DC) E. Small	<i>M. lupulina</i> * L.	16, 32
			<i>M. secundiflora</i> Durieu	16

2.5. Cytogénétique du genre *Medicago* L.

Les espèces annuelles du genre *Medicago* sont caractérisées par la présence de deux nombres chromosomiques de base $x=7$ et $x=8$ chromosomes. Ces espèces annuelles sont toutes diploïdes à l'exception de *M. scutellata* et de *M. rugosa* qui sont des allotétraploïdes. Ces deux dernières espèces seraient issues d'une hybridation interspécifique entre les deux cytotypes différents ($x=7$, $x=8$) suivie d'un dédoublement chromosomique aboutissant enfin, à la formation d'hybrides tétraploïdes à $2n=30$ chromosomes (Bauchan et Elgin 1984, Falistocco et Falicinelli 1991, Mariani et al. 1996). Récemment, Zarabizadeh et al. (2022) ont mis en évidence dans les populations de *M. monantha* (espèce annuelle de la section *Buceras*) d'Iran le phénomène mixoploïdie (chimères) avec des nombres chromosomiques de 22, 28, 30, 32, 36 et 40.

Les espèces pérennes ont un nombre de base $x=8$ chromosomes avec trois niveaux de ploïdie différents (diploïde, tétraploïde, hexaploïde). Les polyploïdes sont soit des autopolyploïdes comme *M. sativa*, soit des allopolyploïdes comme *M. arborea* et *M. strasseri* (Eriksson et al. 2018). Le cytotype hexaploïde caractérise uniquement *M. cancellata*, *M. saxatilis* et *M. citrina* (Bauchan 2009).

2.6. Utilisation des espèces du genre *Medicago* L.

Comme toutes les Légumineuses, les espèces du genre *Medicago* présentent un intérêt majeur d'un point de vue agronomique, biologique et écologique. La luzerne (*M. sativa*) est l'une des plus anciennes cultures fourragères. Elle est connue sous le nom de «reine des fourrages» et servait de nourriture aux ruminants et aux chevaux. Actuellement, elle représente la culture fourragère la plus importante dans les régions tempérées et la quatrième culture en Amérique du Nord (Small 2011).

La luzerne est riche en protéines, vitamines et minéraux, fournissant du foin et des pâturages hautement nutritifs pour la production animale et laitière. Ses germes sont également consommés par l'homme. Ayant un nectar sucré, elle est également utilisée dans la production du miel. En plus de *M. sativa*, plusieurs espèces du genre sont utilisées en biotechnologie comme médicament, nourriture humaine, engrais vert et source d'enzymes

industrielles. Elles sont également utilisées comme biocarburant dans la production d'éthanol et d'autres matériaux industriels (Gholami et al. 2014).

L'intérêt agronomique des espèces du genre *Medicago* L. est connu depuis longtemps. Elles sont utilisées en rotation avec les céréales et ont un grand impact sur la production agricole. En effet, les espèces de ce genre, en particulier *M. sativa*, peuvent fournir un fourrage abondant et riche en protéines. Elles améliorent la fertilité des sols grâce à leur association symbiotique avec *Rhizobium meliloti*, bactérie fixatrice d'azote atmosphérique. De plus, par leur aptitude à la régénération naturelle, elles maintiennent un couvert végétal continu. Par ailleurs, leur système racinaire bien développé favorise la conservation du sol et assure une production de matière organique importante (Refoufi 1988, Rumbaugh 1990, Bouton 1996). Les luzernes en croissance ont un grand pouvoir de rétention des nitrates et elles contribuent à la dépollution du sol de ses matières azotées tout en produisant plus de matière végétale et en gardant leur contenu en nitrates acceptable (Duval 1995).

Par ailleurs, la grande plasticité écologique associée à la variabilité taxonomique du genre, offrent de grandes possibilités d'occupation et de valorisation de différents types de milieux (sols acides, alcalins, zones arides, semi-arides).

Les espèces du genre *Medicago* sont riches en métabolites secondaires tels que les saponines et les isoflavonoïdes de triterpènes. Les saponines peuvent être utilisées en lutte biologique contre les insectes herbivores (effets combinés dissuasifs et toxiques), contre les nématodes phytoparasites (activité nématocide) et contre les champignons phytopathogènes (notamment *Phytophthora capsici*). Les extraits de saponine de *M. sativa*, de *M. murex*, de *M. arabica*, de *M. arborea* et de *M. hybrida* ont révélé une activité élevée contre les bactéries à Gram positif tels que *Bacillus cereus*, *B. subtilis*, *Staphylococcus aureus* et *Enterococcus faecalis* (Gholami et al. 2014).

Les flavonoïdes sont des composants importants de l'alimentation humaine et possèdent de nombreuses propriétés pharmaceutiques. En médecine traditionnelle, de nombreuses infusions, baumes et épices contenant des flavonoïdes comme principes actifs, sont utilisés depuis des siècles. *M. sativa* a longtemps été utilisé comme médicament traditionnel dans de nombreux pays, tels que la Chine, l'Inde et l'Amérique (Gholami et al 2014).

Enfin, sur le plan fondamental, avec leur grande diversité, les espèces du genre constituent un matériel de choix pour l'étude des phénomènes de micro évolution et de la coévolution avec le symbiote *Rhizobium meliloti* et les insectes pollinisateurs (Small 2011). *M. truncatula*, pour son petit génome diploïde (500–550 Mbp), pour son temps de génération relativement court, pour son autofécondation, sa facilité relative de transformation et de régénération, est utilisée comme plante modèle dans les études de la génomique, des relations symbiotiques et dans l'étude du mécanisme moléculaire de production de métabolites secondaires (Gholami et al. 2014).

MATERIEL ET METHODES

MATERIEL ET METHODES

1. Matériel végétal

Notre étude porte sur trente-quatre échantillons de populations naturelles appartenant à dix-sept espèces du genre *Medicago* L. Les espèces retenues sont *M. truncatula* Gaertn., *M. littoralis* Rohde ex Lois., *M. intertexta* (L.) Miller, *M. ciliaris* (L.) Krockner, *M. arabica* (L.) Huds, *M. laciniata* (L.) Miller, *M. minima* (L.) et *M. polymorpha* L., *M. doliata* Carmign., *M. tornata* (L.) Miller, *M. lesinsii* E. Small, *M. murex* Willd., *M. rugosa* Desr., *M. scutellata* (L.) Miller, *M. orbicularis* (L.) Bart., *M. secundiflora* Durieu, *M. lupulina* L.. Ces espèces appartiennent aux sections *Spirocarpos* Ser. et *Orbiculares* Urb.. L'identification de ces taxons est réalisée à l'aide de la flore spécialisée dans le genre *Medicago* de Lesins et Lesins (1979). Les échantillons sont prélevés dans différentes stations dans la vallée de la Soummam dans le Nord-Est algérien (**Fig. 6**). Les caractéristiques géographiques de chaque site d'échantillonnage sont données dans le **tableau II**. Le matériel biologique prélevé consiste en des boutons floraux à différents stade de maturité. Des échantillons d'herbier constitués de plantes entières sont également récoltés et sont déposés au niveau de l'herbier du département de botanique de l'Ecole Nationale Supérieure de l'Agriculture d'Alger (ENSA).

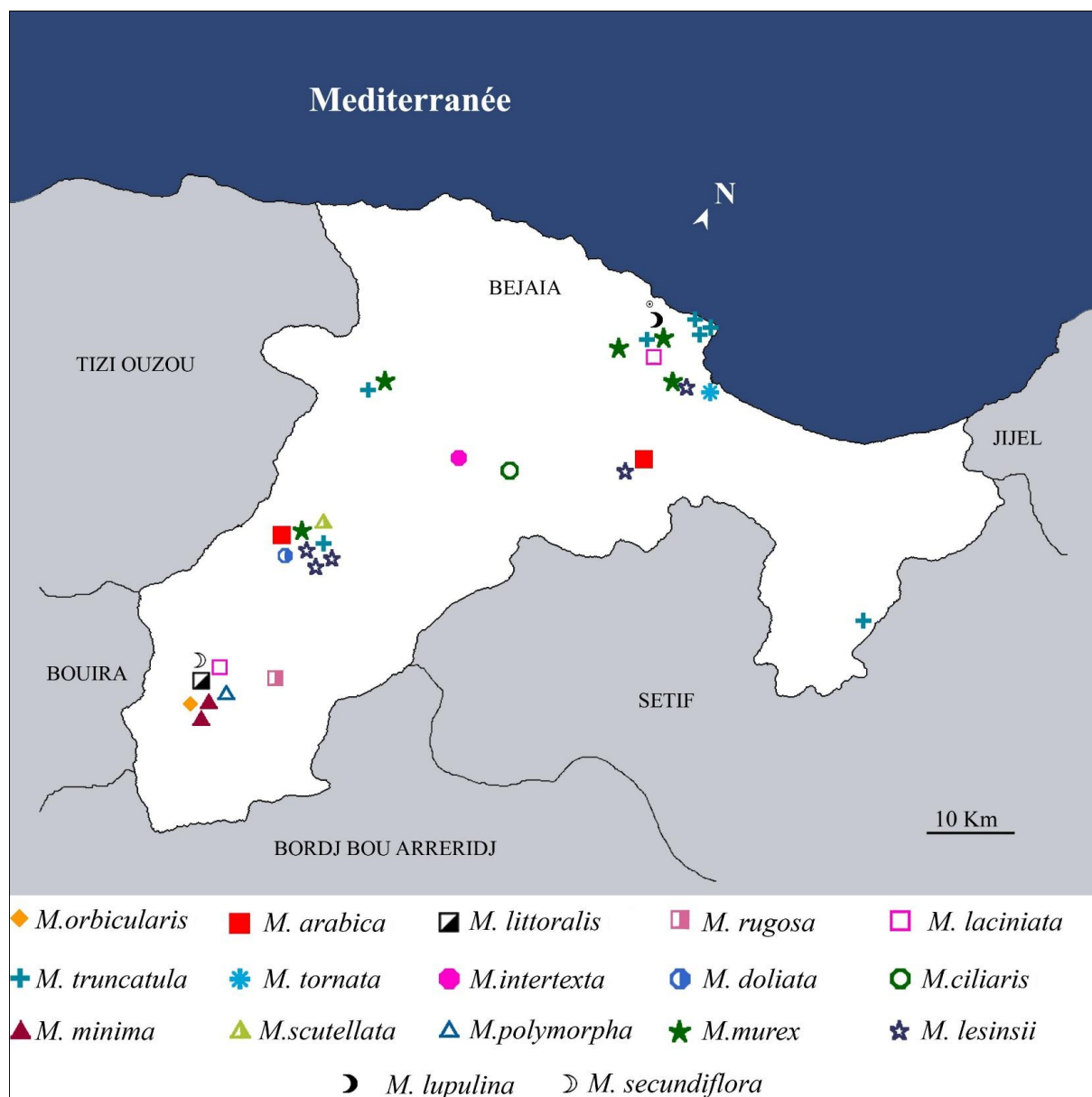


Fig. 6. Répartition des populations du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien).

Tableau II : Caractéristiques écogéographiques des sites d'échantillonnage des populations analysées du genre *Medicago* L.

Section	Espèce	Station	Coordonnées géographiques	Altitude (m)
<i>Spirocarpos</i>	<i>M. ciliaris</i>	El Ghaba (Smaoune)	36°36'53,79"N, 4°50'30,86"E	305
Subsec. <i>Intertextae</i>	<i>M. intertexta</i>	Ideraken (Timzrit)	36°37'48,78"N, 4°46'29,97"E	75
<i>Spirocarpos</i> Subsec. <i>Leptospirae</i>	<i>M. arabica</i>	Thamayelt	36°32'21,72"N, 4°33'41,09"E	686
		Taddart Tamokrante (Amizour)	36°37'6.30"N, 4°59'57.80"E	511
	<i>M. laciniata</i>	Allaghan (Soummam)	36°23'42,76"N, 4°27'43,13"E	206
		Ihaddaden (Béjaïa)	36°44'16.05"N, 5°02'48.05"E	28
	<i>M. minima</i>	Aftis (Boujellil)	36°23'7.85"N, 4°27'23.45"E	217
		Ath Saâda (Ighil Ali)	36°22'12.80"N, 4°26'53.37"E	275
	<i>M. polymorpha</i>	Allaghan (Soummam)	36°23'42,76"N, 4°27'43,13"E	206
<i>Spirocarpos</i> Subsec. <i>Pachyspirae</i>	<i>M. doliata</i>	Thamayelt (Ighzer Amokrane)	36°32'21,72"N, 4°33'41,09"E	686
	<i>M. truncatula</i>	Vahloul (Ighzer Amokrane)	36°32'03,65"N, 4°35'46,23"E	238
		Gouraya	36°46'13,59"N, 5°05'03,85"E	570
		Adekar	36°41'49,43"N, 4°39'27,94"	1106
		Pic des Singes (Parc de Gouraya)	36°46'09,48"N, 5°05'45,58"E	390
		Cap carbon (Parc de Gouraya)	36°46'30,35"N, 5°06'08,40"E	80
		Kherrata	36°27'35,17"N, 5°17'44,85"E	580
		Campus universitaire Targua Ouzemour	36°45'06,16"N, 5°02'08,67"E	32
	<i>M. littoralis</i>	Allaghan (Soummam)	36°23'42,76"N, 4°27'43,13"E	206
	<i>M. tornata</i>	Tichy	36°41'47,39"N, 5°05'55,91"E	2
	<i>M. lesinsii</i>	Vehloul (Ighzer Amokrane)	36°32'03,65"N, 4°35'46,23"E	238
		Campus universitaire Aboudaou	36°42'10,68"N, 5°03'19,45"E	2
		M ^d Said Ouidir (Ighzer Amokrane)	36°32'06,38"N,	540
		Azekri (Ighzer Amokrane)	36°31'54,27"N, 4°35'16,00" E	377
		Taddart Tamokrante (Amizour)	36°37'6.30"N, 4°59'57.80"E	511
	<i>M. murex</i>	Adekar	36°41'49,43"N, 4°39'27,94"	1106
		Boukhiana	36°44'34,35"N, 4°58'58,45"E	350
		Campus universitaire de Targua	36°45'06,16"N, 5°02'08,67"E	32
		Campus universitaire Aboudaou	36°42'10,68"N, 5°03'19,45"E	2
		Thamayelt (Ighzer Amokrane)	36°32'21,72"N, 4°33'41,09"E	686
<i>Spirocarpos</i> Subsec. <i>rotatae</i>	<i>M. rugosa</i>	Ighil Ali	36°21'40,06"N 4°27'28,03"E	380
	<i>M. scutellata</i>	Afergane (Ighzer amokrane)	36°31'47,53"N 4°35'43,98"E	213
<i>Spirocarpos</i> Subsec <i>Lupularia</i>	<i>M. lupulina</i>	Targua ouzemour	36°45'06,16"N 5°02'08,67"E	32
	<i>M. secundiflora</i>	Allaghan	36°23'42,76"N 4°27'43,13"E	206
<i>Orbiculares</i>	<i>M. orbicularis</i>	Aftis (Boujellil)	36°23'7.85"N 4°27'23.45"E	217

2. Méthodes d'analyse

Une analyse du déroulement de la méiose mâle depuis la prophase I jusqu'à la formation des tétrades et une analyse de la viabilité pollinique et de la taille (surface) des grains de pollen sont réalisées.

2.1. Analyse de la méiose

L'analyse de la méiose est effectuée sur des cellules mères des grains de pollen (PMCs) de très jeunes boutons floraux (fleurs avant l'anthèse). L'étude porte sur cinquante individus par population. Nous avons adopté dans cette étude un échantillonnage aléatoire. Environ, 1000 PMCs par population sont examinées. Tous les stades sont recherchés afin de suivre le déroulement de la méiose, d'établir le nombre chromosomique de chaque espèce et d'évaluer les fréquences des éventuelles irrégularités méiotiques. La coloration du matériel génétique (chromatine, chromatides, chromosomes) est inspirée de la méthode de Dyer (1963) qui utilise l'orcéine lactopropionique à 1%. Elle nécessite deux étapes :

- **Hydrolyse**

Les jeunes boutons floraux fixés *in situ* dans le Carnoy sont hydrolysés dans du HCl 1N à 60 ° C dans un bain-marie pendant trois minutes.

- **Coloration et écrasement**

Les anthères immatures sont colorées pendant trois minutes dans une goutte d'orcéine lactopropionique à 1%. Après dissection de la paroi de l'anthère et libération des CMPs sur une lame porte objet sous la loupe binoculaire, la préparation est ensuite recouverte d'une lamelle. Une petite pression avec le pouce exercée sur la lamelle permet l'obtention d'un bon étalement des cellules. L'observation des divisions cellulaires se fait au microscope optique et les meilleures préparations sont photographiées à l'aide d'un appareil photo numérique connecté à un microscope OPTIKA B-350.

2.2. Analyse du pollen

La viabilité pollinique et la taille des grains de pollen sont étudiées afin de montrer la variabilité inter et intraspécifique du genre *Medicago* L.

2.2.1. Viabilité pollinique

La viabilité pollinique est étudiée sur les grains de pollen mûrs des fleurs matures avant l'anthèse. Ils sont colorés par le bleu de coton dans du lactophénol (1% d'aniline bleue dans du lactophénol) selon le protocole de Mertens et Hammersmith (1998). Sur une lame porte objet, les fleurs sont disséquées pour libérer les grains de pollen de l'anthère. Une goutte de bleu de coton est ajoutée avant d'appliquer la lamelle. La coloration dure de 20 à 30 minutes. L'observation des grains de pollen se fait au microscope optique. Les grains de pollen viables sont colorés uniformément en bleu foncé. Les grains défectueux, légèrement colorés, apparaissent vacuolisés, plasmolysés et présentent des tailles et des formes atypiques. Quinze fleurs sont préparées pour chaque population et environ, 1000 grains de pollen par fleur sont analysés. Un taux de viabilité pollinique est estimé pour chaque fleur selon la formule suivante :

$$PV(\%) = \frac{N}{(N + AN)} \times 100$$

Avec :

PV: taux de viabilité pollinique (en %).

N: nombres de grains de pollen normaux (viables).

AN: nombres de grain de pollen anormaux (non viables)

2.2.2. Taille du pollen

La taille (surface) des grains de pollen est mesurée sur des photographies des grains de pollen viables, colorés au bleu de coton, en utilisant le logiciel d'analyse et de traitement d'images ImageJ 1,48v in Java (Rasband, 2016). La surface des grains de pollen est mesurée pour 100 grains de pollen viables pour chaque population.

3. Analyses statistiques

- Tests d'association pour variables nominales ou tests sur tableaux de contingences

Des tests d'association pour variables nominales ou tests sur tableaux de contingences (χ^2 , G^2 , exact de Fisher) sont calculés pour évaluer la variabilité inter et intraspécifique des fréquences des anomalies méiotiques selon les formules suivantes (Scherrer 2007) :

1- Le χ^2 (chi2, χ^2 de tendance)

Le Test χ^2 de tendance est un test statistique utilisé pour tester la liaison entre un pourcentage, variable binaire Y, et une variable X qualitative ordinaire ou quantitative discrète. Il est utilisé pour des effectifs attendus supérieurs ou égaux à 5. Ce test permet de conclure non seulement à une différence entre les pourcentages observés mais aussi à une relation entre l'augmentation ou la diminution du pourcentage en fonction de la variable X.

$$\chi^2_{obs} = \frac{N^3 \left[\sum_{j=1}^c x_j (o_{1j} - e_{1j}) \right]^2}{r_1 r_2 \left[N \sum_{j=1}^n (n_j x_j^2) - \sum_{i=0}^n (n_j x_j)^2 \right]} \quad \text{avec } ddl = c - 1$$

Avec :

x_j : modalité ou classe de la variable X. Si variable ordinaire, numéro d'ordre à chaque modalité

o_{1j} et o_{2j} : effectifs observés par modalité ou classe de la variable dans l'échantillon

r_1 et r_2 : total de chacune des 2 lignes

c_j : total de chaque colonne

N : effectif total général

e_{ij} : effectif attendu par modalité ou classe de la variable calculé selon la formule suivante :

$$e_{ij} = (r_i * c_j) / N$$

c : nombre de colonnes (modalités ou classes de la variable)

ddl : degré de liberté

Hypothèses testées

H_0 : pourcentages identiques

H_1 bilatérale : pourcentages varient en fonction de la variable X

Règles de décision et conclusion du test

H1 bilatérale valeur théorique critique $\chi^2(ddl) \alpha = 5\%$

$\chi^2_{obs} < \chi^2(ddl) \alpha = 5\%$: Non Rejet de H0 d'où pourcentages identiques

$\chi^2_{obs} \geq \chi^2(ddl) \alpha = 5\%$: Rejet de H0 d'où les pourcentages augmentent ou diminuent significativement en fonction de la variable X mais sans pouvoir affirmer une relation de causalité

2- Le G^2 (Le rapport de vraisemblance G^2)

$$G^2 = 2 \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m O_{ij} \ln \left(\frac{O_{ij}}{T_{ij}} \right)$$

Avec :

O_{ij} et T_{ij} sont les effectifs observés et théoriques de chaque cellule d'un tableau de contingence.

Le rapport de vraisemblance G^2 est comparé à la valeur de la table de χ^2 avec un $ddl = (r - 1)(c - 1)$ où r = nombre de ligne et c = nombre de colonne

Les règles de décision et conclusion du test se font de la même manière comme pour un χ^2

3- Le test exact de Fisher

Le Test exact de Fisher est un test statistique utilisé pour comparer deux proportions. Ce test est utilisé en général avec des faibles effectifs mais il est valide pour toutes les tailles d'échantillon. C'est un test qualifié d'exact car les probabilités peuvent être calculées exactement plutôt qu'en s'appuyant sur une approximation qui ne devient correcte qu'asymptotiquement comme pour le test du χ^2 .

Le calcul de la probabilité p exact de Fisher est donné par la formule suivante :

$$p = \frac{L_1! \cdot L_2! \cdot C_1! \cdot C_2!}{a! \cdot b! \cdot c! \cdot d! \cdot N!}$$

Avec :

L_1 et L_2 : les sommes des effectifs de chacune des 2 lignes

C_1 et C_2 : les sommes des effectifs de chacune des 2 colonnes

a, b, c, d : les effectifs directement tirés de chacune des 4 cases du tableau de contingence

N : la somme des effectifs totaux

- **Coefficient de corrélation de Pearson (r)**

Pour résumer les éventuelles liaisons qui existent entre le taux d'anomalies méiotiques et la viabilité pollinique, un coefficient de corrélation de Pearson (r) est calculé selon la formule :

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n x_i y_i - \frac{\sum_{i=1}^n x_i \sum_{i=1}^n y_i}{n}}{\sqrt{\left[\sum_{i=1}^n x_i^2 - \frac{(\sum_{i=1}^n x_i)^2}{n} \right] \left[\sum_{i=1}^n y_i^2 - \frac{(\sum_{i=1}^n y_i)^2}{n} \right]}}$$

Avec :

r : coefficient de corrélation de Pearson estimé pour l'échantillon

x_i et **y_i** : valeurs x et y d'un couple de données

n : nombre de couples dans l'échantillon

- **Coefficient de variation (RSD)**

L'écart type relatif ou coefficient de variation (*relative standard deviation*, RSD) pour les paramètres 'viabilité pollinique' et 'surface du grain de pollen' est estimé pour chaque population. Le coefficient de variation selon la formule :

$$RSD = \frac{\sigma}{\mu}$$

Avec :

σ : Ecart type

μ : moyenne

- **Analyse de la variance (ANOVA) et test de comparaisons multiples**

Une analyse de la variance (ANOVA) est réalisée pour estimer la variabilité intra et interspécifique des taux moyens de viabilité pollinique et des valeurs moyennes de la surface du grain de pollen dans les échantillons. Avant de lancer l'ANOVA, les données brutes sont divisées par l'erreur standard (SD) afin d'homogénéiser leurs variances.

Dans le cas où l'ANOVA révèle des différences significatives un test complémentaire LSD de Fischer (*LSD : Least Significant Difference*) est utilisé pour comparer les moyennes deux à deux. Ce test est plus libéral et permet de trouver plus de différences significatives.

- **Tests T et Z pour deux échantillons :**

Les tests t et z sont utilisés pour comparer les moyennes deux échantillons, indépendants. Avant de lancer les tests, les données brutes sont divisées par l'erreur standard (SD) afin d'homogénéiser leurs variances (données centrées réduites).

1. Le Test Z :

Le test z est réalisé pour estimer la variabilité intraspécifique des valeurs moyennes de la surface du grain de pollen dans deux échantillons.

- *Conditions d'application :*

- Effectif de chaque échantillon ≥ 30 ;
- Les distributions de la variable dans les populations d'où sont tirés les échantillons doivent être normales ;
- Les variances des deux populations d'où sont tirés les échantillons doivent être égales.

- *Hypothèses testées :*

- H_0 : les deux moyennes sont identiques ($\mu_1 = \mu_2$, $\Delta = m_1 - m_2 \approx 0$)
- H_1 bilatérale : les deux moyennes sont différentes ($\mu_1 \neq \mu_2$)

μ_1 et μ_2 : moyennes inconnues des deux populations d'où sont tirés les échantillons

- *Calcul :*

$$Z = \frac{\Delta}{S\Delta} = \frac{|m_1 - m_2|}{\sqrt{\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}}}$$

Avec :

- m_1 et m_2 : moyennes observées des 2 échantillons,
- S_1^2 et S_2^2 : variances des 2 échantillons,
- n_1 et n_2 : effectifs des 2 échantillons.

- *Interprétation :*

$Z_{\text{obs}} < 1,96 \rightarrow H_0$ non rejetée $\rightarrow \mu_1$ n'est pas significativement différent de μ_2

$Z_{\text{obs}} \geq 1,96 \rightarrow H_0$ est rejetée $\rightarrow \mu_1$ diffère significativement de μ_2

2. Le Test T :

Le test t est réalisé pour estimer la variabilité intraspécifique des taux moyens de viabilité pollinique dans deux échantillons ;

- *Conditions d'application :*

- Effectif de chaque échantillon < 30 ;
- Les distributions de la variable dans les populations d'où sont tirés les échantillons doivent être normales ;
- Les variances des deux populations d'où sont tirés les échantillons doivent être égales.

- *Hypothèses testées :*

- H_0 : les deux moyennes sont identiques ($\mu_1 = \mu_2$, $\Delta = m_1 - m_2 \approx 0$)
- H_1 bilatérale : les deux moyennes sont différentes ($\mu_1 \neq \mu_2$)

μ_1 et μ_2 : moyennes inconnues des deux populations d'où sont tirés les échantillons

- *Calcul :*

$$t = \frac{\Delta}{S\Delta} = \frac{|m_1 - m_2|}{\sqrt{\frac{S^2}{n_1} + \frac{S^2}{n_2}}}$$

Où :
$$S^2 = \frac{(n_1 - 1)S_1^2 + (n_2 - 1)S_2^2}{(n_1 + n_2 - 2)}$$

- m_1 et m_2 : moyennes observées des 2 échantillons,
- S_1^2 et S_2^2 : variances des 2 échantillons,
- n_1 et n_2 : effectifs des 2 échantillons.

- *Interprétation :*

$t_{\text{obs}} < t(ddl) \alpha = 5\% \rightarrow H_0$ non rejetée $\rightarrow \mu_1$ n'est pas significativement différent de μ_2

$t_{\text{obs}} \geq t(ddl) \alpha = 5\% \rightarrow H_0$ est rejetée $\rightarrow \mu_1$ diffère significativement de μ_2

ddl : degré de liberté, $ddl = (n_1 + n_2 - 2)$

Les tests d'association pour variables nominales ou tests sur tableaux de contingences sont réalisés à l'aide du logiciel R version 3.6.2 (2019-12-12) en utilisant les packages : DescTools, multcompView et rcompanion (Mangiafico 2016).

Le coefficient de corrélation de Pearson (r), l'analyse de la variance (ANOVA), le test LSD de Fisher et les tests t et z pour deux échantillons sont effectués à l'aide du logiciel XLSTAT (2014).

RESULTATS

RESULTATS

Le présent chapitre regroupe dans une première partie les résultats de l'analyse de la méiose réalisée sur trente quatre populations naturelles algériennes (Nord-Est de l'Algérie) du genre *Medicago* L. et dans un deuxième temps les résultats de l'étude du pollen. L'étude de la méiose consiste à déterminer le nombre de chromosomes des cellules mères de pollen en métaphase I, à suivre le déroulement du comportement méiotique et enfin à recenser les éventuelles anomalies méiotiques. L'analyse pollinique consiste à déterminer la taille (surface) des grains de pollen et de déterminer leur viabilité pour chaque population.

1. Dénombrements chromosomiques

Les dénombrements chromosomiques effectués sur les cellules mères des grains de pollen en métaphase de première division méiotique révèlent l'existence de trois cytotypes chez les populations étudiées. Un cytotype diploïde avec un nombre de base de sept chromosomes ($2n=2x=14$) est révélé chez *M. murex* Willd. et chez *M. polymorpha* L., un autre cytotype diploïde avec un nombre de base de huit chromosomes ($2n=2x=16$) est retrouvé chez *M. truncatula* Gaertn., *M. littoralis* Rohde ex Lois., *M. intertexta* (L.) Miller, *M. ciliaris* (L.) Krock, *M. arabica* (L.) Huds, *M. laciniata* (L.) Miller, *M. minima* (L.), *M. doliata* Carmign., *M. tornata* (L.) Mill., *M. lesinsii* E. Small, *M. secundiflora* Durieu, *M. lupulina* L. et *M. orbicularis* (L.) Bart. et enfin, un cytotype à $2n=30$ chromosomes (15 bivalents) est révélé chez *M. rugosa* Desr. et chez *M. scutellata* L. (**Fig. 7**)

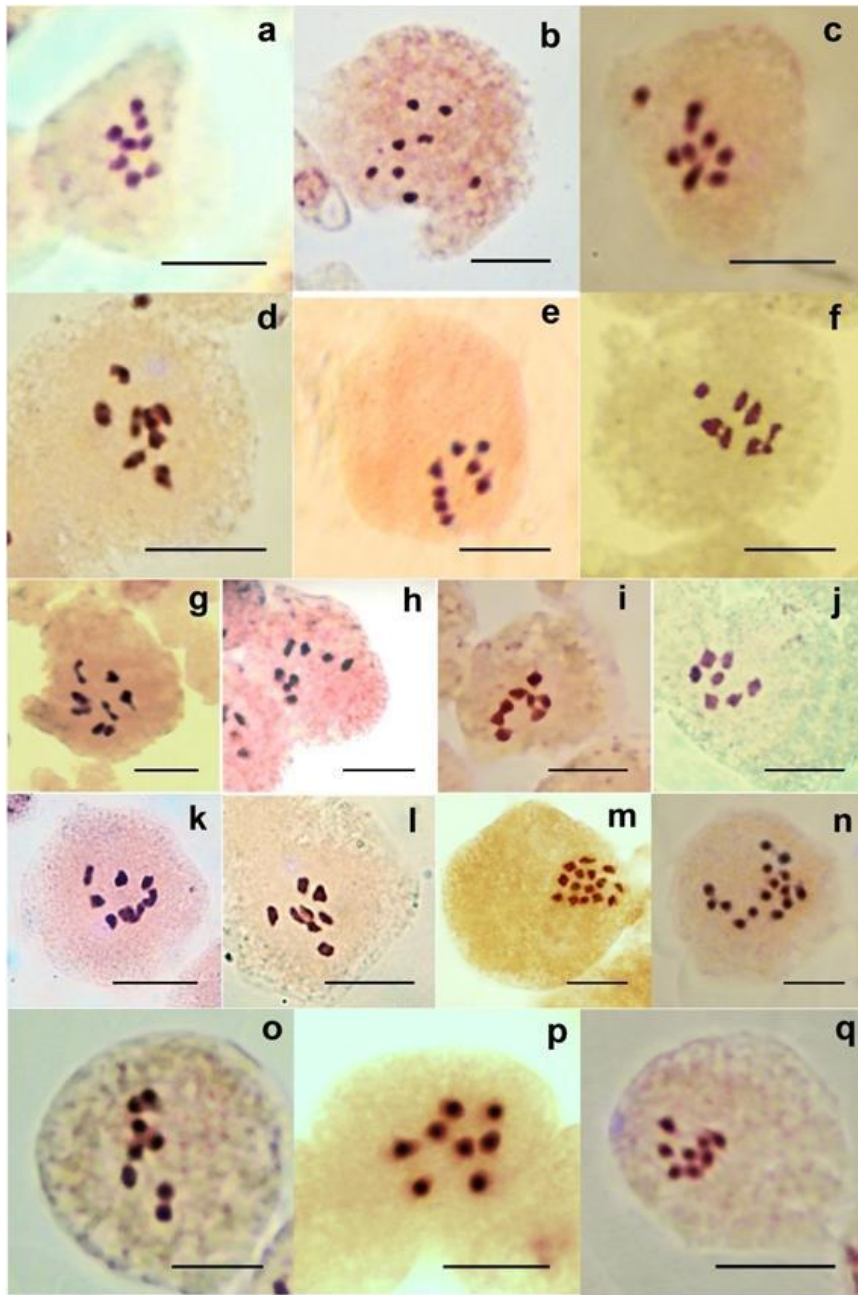


Fig. 7. Configurations représentatives des cellules mères de pollen en métaphase I des échantillons analysés de *Medicago* L. dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). **a:** *M. truncatula* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **b:** *M. littoralis* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **c:** *M. tornata* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **d:** *M. doliata* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **e:** *M. lesinsii* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **f:** *M. murex* (7 bivalents, $2n = 2x = 14$); **g:** *M. arabica* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **h:** *M. laciniata* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **i:** *M. minima* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **j:** *M. polymorpha* (7 bivalents, $2n = 2x = 14$); **k:** *M. intertexta* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **l:** *M. ciliaris* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **m:** *M. scutellata* (15 bivalents, $2n=30$); **n:** *M. rugosa* (15 bivalents, $2n=30$); **o:** *M. lupulina* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **p:** *M. secundiflora* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$); **q:** *M. orbicularis* (8 bivalents, $2n = 2x = 16$). Barres d'échelle = 10 μ m.

2. Comportement méiotique et anomalies méiotiques

Les espèces analysées montrent, en général, une méiose régulière avec un appariement exclusivement en bivalents. Aucune forme de multivalent ni d'univalent n'est observée (**Fig. 7**).

Malgré cette régularité dans l'appariement chromosomique, de nombreuses anomalies méiotiques sont détectées. Ces anomalies méiotiques se rapportent à la cytomixie, aux ponts chromatiques, aux divisions asynchrones, aux micronoyaux et aux cellules multipolaires (**Fig. 8**).

Le taux de chaque anomalie observée chez les espèces et chez les différentes populations naturelles de *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien) est reporté dans les tableaux **III** et **IV** respectivement. Des tests d'association (χ^2 , G^2 , exact de Fisher) sont calculés pour évaluer la variation inter et intraspécifique.

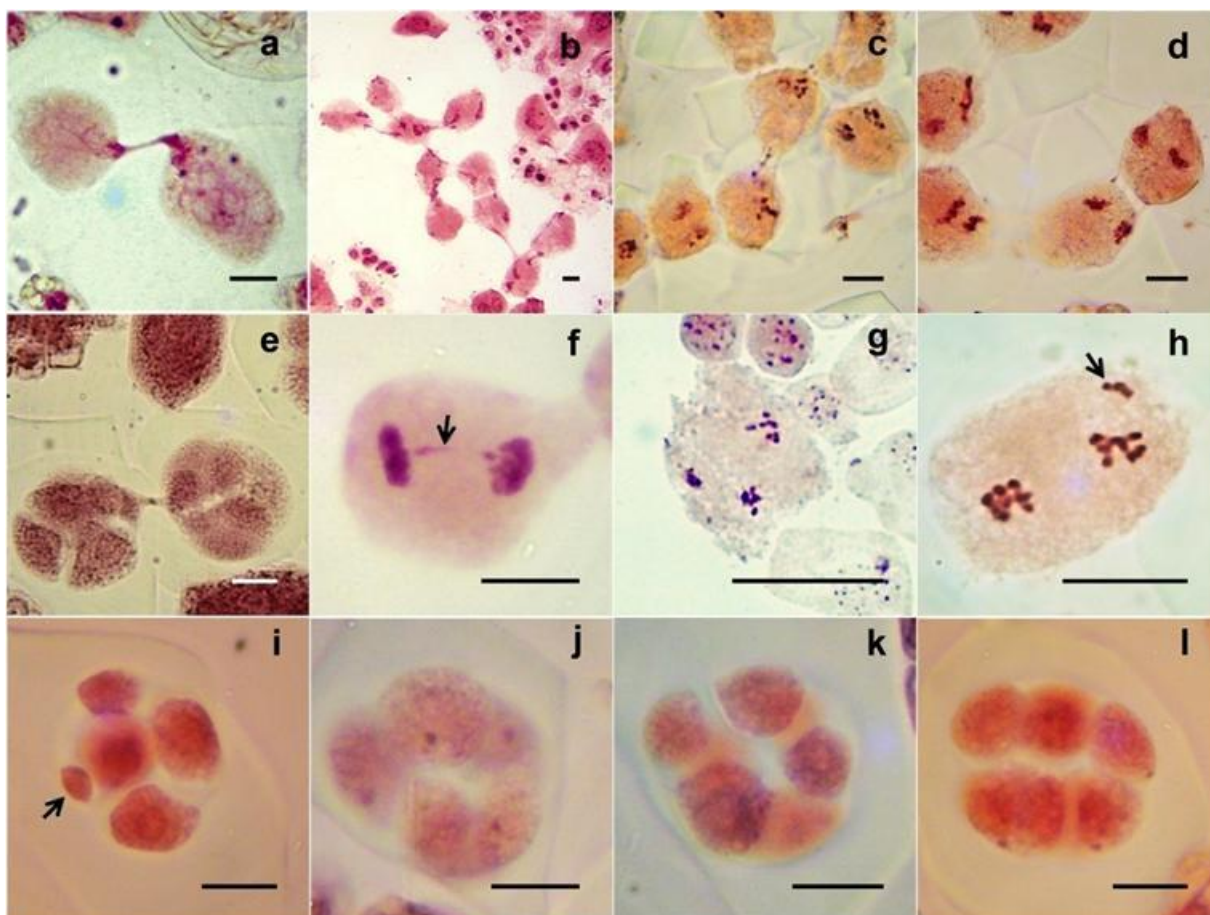


Fig. 8. Configurations représentatives des cellules mères de pollen montrant des irrégularités méiotiques chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). **a:** Cytomixie entre deux microméiocytes à la prophase I; **b-d:** cytomixie entre plusieurs microméiocytes à différents stades; **e:** cytomixie entre deux microspores; **f:** pont chromatique (flèche); **g:** division asynchrone; **h-i:** micronoyaux (flèches); **j-l:** cellules multipolaires. Barres d'échelle = 10 μ m.

Tableau III : Taux d'anomalies méiotiques observées chez les espèces de *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien)

Espèce	PMCs Total	Cytomixie		Ponts chromatiques		Divisions asynchrones		Micronoyaux		Cellules multipolaires		Taux d'anomalies cumulées	
		PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)
<i>M. ciliaris</i>	1035	153	14,78	15	1,45	0	0,00	0	0,00	0	0,00	168	16,23
<i>M. intertexta</i>	1137	171	15,04	12	1,06	15	1,32	9	0,79	9	0,79	216	19,00
<i>M. arabica</i>	2063	497	24,09	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	497	24,09
<i>M. laciniata</i>	1965	495	25,19	0	0,00	4	0,20	0	0,00	0	0,00	499	25,39
<i>M. minima</i>	2284	519	22,72	9	0,39	12	0,53	6	0,26	0	0,00	546	23,91
<i>M. polymorpha</i>	1323	297	22,45	9	0,68	15	1,13	0	0,00	0	0,00	321	24,26
<i>M. doliata</i>	790	127	16,08	16	2,03	0	0,00	6	0,76	0	0,00	149	18,86
<i>M. truncatula</i>	7122	1237	17,37	24	0,34	2	0,03	41	0,58	30	0,42	1334	18,73
<i>M. littoralis</i>	921	135	14,66	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	135	14,66
<i>M. tornata</i>	946	174	18,39	16	1,69	0	0,00	10	1,06	0	0,00	200	21,14
<i>M. lesinsii</i>	4837	848	17,53	6	0,12	6	0,12	16	0,33	0	0,00	876	18,11
<i>M. murex</i>	5287	963	18,21	10	0,19	4	0,08	10	0,19	7	0,13	994	18,80
<i>M. rugosa</i>	995	169	16,98	6	0,60	3	0,30	6	0,60	11	1,11	195	19,60
<i>M. scutellata</i>	1084	216	19,93	7	0,65	5	0,46	7	0,65	9	0,83	244	22,51
<i>M. lupulina</i>	1335	203	15,21	0	0,00	0	0,00	7	0,52	0	0,00	210	15,73
<i>M. secundiflora</i>	863	140	16,22	0	0,00	0	0,00	4	0,46	0	0,00	144	16,69
<i>M. orbicularis</i>	706	117	16,57	0	0,00	0	0,00	5	0,71	0	0,00	122	17,28

Tableau IV : Taux d'anomalies méiotiques observées chez les populations naturelles de *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien)

Espèce	Population	PMCs Total	Cytomixie		Ponts chromatiques		Divisions asynchrones		Micronoyaux		Cellules multipolaires		Taux d'anomalies cumulées	
			PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)	PMCs	Taux (%)
<i>M. truncatula</i>	Vahloul	1170	214	18,29	14	1,20	0	0,00	22	1,88	30	2,56	280	23,93
	Gouraya	810	137	16,91	2	0,25	0	0,00	4	0,49	0	0,00	143	17,65
	Adekar	986	174	17,65	0	0,00	0	0,00	3	0,30	0	0,00	177	17,95
	Pic des singes	1215	207	17,04	0	0,00	2	0,16	0	0,00	0	0,00	209	17,20
	Cap carbon	942	155	16,45	3	0,32	0	0,00	0	0,00	0	0,00	158	16,77
	Kherrata	969	168	17,34	5	0,52	0	0,00	7	0,72	0	0,00	180	18,58
	Targua ouzemour	1030	182	17,67	0	0,00	0	0,00	5	0,49	0	0,00	187	18,16
<i>M. lesinsii</i>	Vahloul	675	130	19,26	1	0,15	0	0,00	4	0,59	0	0,00	135	20,00
	Aboudaou	1141	214	18,76	3	0,26	0	0,00	7	0,61	0	0,00	224	19,63
	M ^d Said Ouidir	845	157	18,58	0	0,00	0	0,00	5	0,59	0	0,00	162	19,17
	Azekri	1210	177	14,63	0	0,00	6	0,50	0	0,00	0	0,00	183	15,12
	Amizour	966	170	17,60	2	0,21	0	0,00	0	0,00	0	0,00	172	17,81
<i>M. murex</i>	Adekar	1093	218	19,95	1	0,09	0	0,00	2	0,18	0	0,00	221	20,22
	Boukhiamia	859	135	15,72	6	0,70	3	0,35	5	0,58	7	0,81	156	18,16
	Aboudaou	1078	201	18,65	2	0,19	1	0,09	0	0,00	0	0,00	204	18,92
	Targua ouzamour	1097	200	18,23	0	0,00	0	0,00	3	0,27	0	0,00	203	18,51
	Thamayelt	1160	209	18,02	1	0,09	0	0,00	0	0,00	0	0,00	210	18,10
<i>M. arabica</i>	Thamayelt	939	226	24,07	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	226	24,07
	Taddart Tamokrante	1124	271	24,11	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	271	24,11
<i>M. laciniosa</i>	Allaghene	1270	328	25,83	0	0,00	4	0,31	0	0,00	0	0,00	332	26,14
	Ihaddaden	695	167	24,03	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	167	24,03
<i>M. minima</i>	Aftis	1437	318	22,13	9	0,63	12	0,84	6	0,42	0	0,00	345	24,01
	Ath saâda	847	201	23,73	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	201	23,73

2.1. Cytomixie

La cytomixie (**Fig. 8-a-b-c-d-e**) est l'anomalie méiotique la plus fréquente. Sa présence dans les échantillons analysés est enregistrée du début de la prophase I au stade microspore (**Fig. 8-a-e**). Le transfert de chromatine est effectué soit par un, soit par plusieurs canaux cytomictiques. Elle se produit également par contact direct entre deux ou plusieurs cellules (**Fig. 8-a-b**).

Elle est détectée au niveau de toutes les espèces analysées à des taux très variables et relativement élevés (**Tab. III**). Les échantillons montrent des taux de cytomixie variant de 14,66% chez *M. littoralis* à 25,19% chez *M. laciniata*. *M. arabica*, *M. polymorpha*, *M. laciniata* et *M. minima* (sous-sect. *Leptospirae*) présentent des taux de cytomixie supérieurs à 22,45%. Avec une valeur de χ^2 calculée de 197.7 (**Tab. V**) et au seuil de probabilité $P=0.05$, ces taux sont significativement plus élevés que ceux des espèces restantes dont les taux de cytomixie n'excèdent pas 20% (**Fig. 9, Tab. V**).

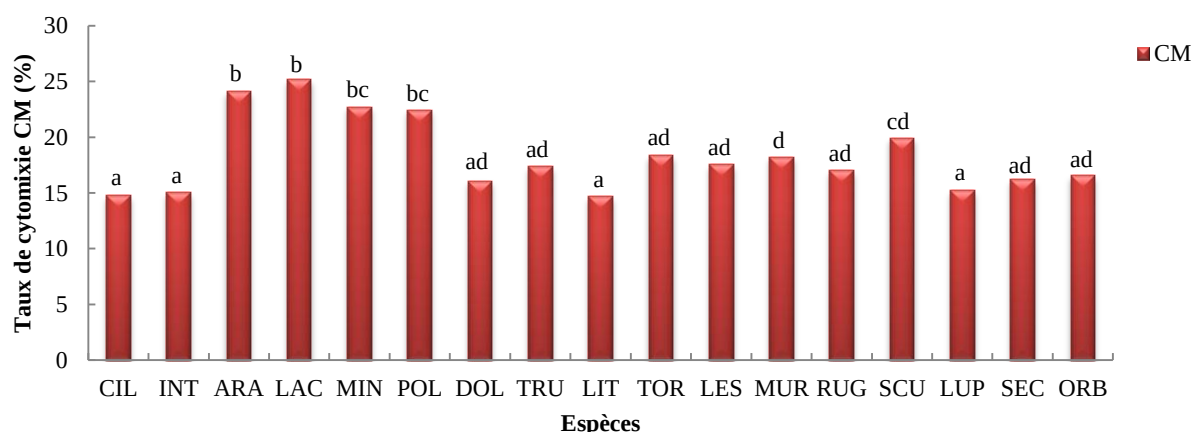


Fig. 9. Variation des taux de cytomixie (CM) entre les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : *M. ciliaris*, INT : *M. intertexta*, ARA : *M. arabica*, LAC : *M. laciniata*, MIN : *M. minima*, POL : *M. polymorpha*, DOL : *M. doliata*, TRU : *M. truncatula*, LIT : *M. littoralis*, TOR : *M. tornata*, LES : *M. lesinsii*, MUR : *M. murex*, RUG : *M. rugosa*, SCU : *M. scutellata*, LUP : *M. lupulina*, SEC : *M. secundiflora*, ORB : *M. orbicularis*. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test χ^2 à $P = 0,05$.

En revanche, aucune variation intraspécifique (**Tab. IV, Fig. 10**) n'est notée selon les valeurs calculées du χ^2 (**Tab. V**) qui n'excèdent pas 10.276 au seuil de 0.05.

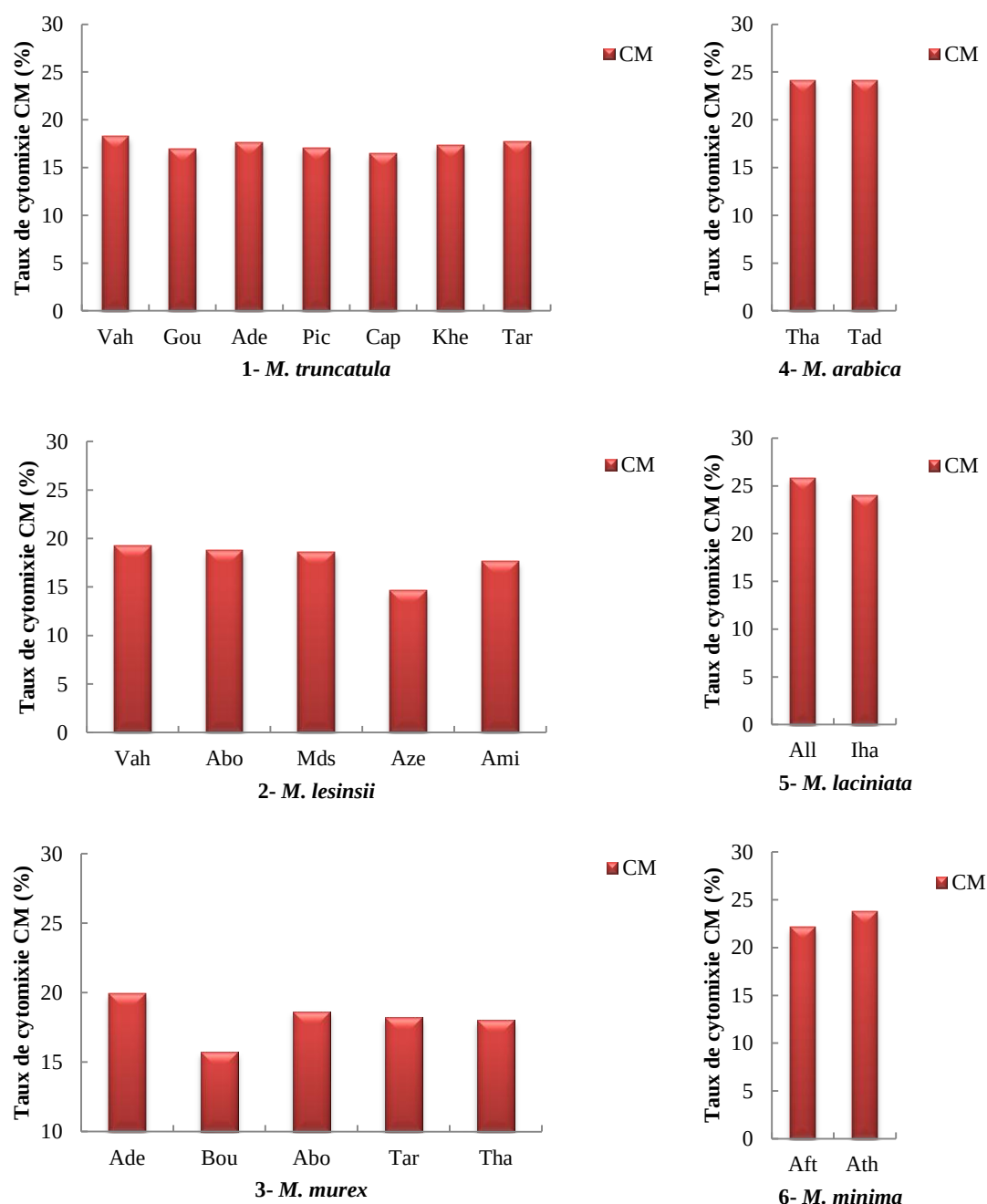


Fig. 10. Taux de cytomixie (CM) calculés pour les différentes populations du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhia, Tar : Targa Ouzemmour, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante ; All : Allaghan, Iha : Ihadadden ; Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Pas de variation intraspécifique selon le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Tableau V: Tests d'association pour les taux de cytomixie calculés pour les différentes populations analysées de *Medicago* L. ND : Valeur non déterminée parce que le jeu de données est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel

	χ^2				G ² de Wilks				Test Exact de Fisher	Test d'association par paires
	calculé	théorique	ddl	p-value	calculé	théorique	ddl	p-value	p-value	p-ajusté de Fisher = 0.05
17 espèces de <i>Medicago</i> analysées	197.7	26,296	16	< 2.2e-16	191,659	26,296	16	< 0,0001	ND	CIL a INT a ARA b LAC b MIN bc POL bc DOL ad TRU ad LIT a TOR ad LES ad MUR d RUG ad SCU cd LUP a SEC ad ORB ad
<i>M. truncatula</i>	1,571	12,592	6	0,955	1,57	12,592	6	0,955	ND	pas de différence significative.
<i>M. lesinsii</i>	10.276	9,488	4	0.03602	10,547	9,488	4	0,0321	ND	pas de différence significative.
<i>M. murex</i>	5.9623	9,488	4	0.202	6,048	9,488	4	0,196	ND	pas de différence significative.
<i>M. arabica</i>	8.3202e-30 calculé avec la correction de continuité de Yates	3,841	1	1	0,0005	3,841	1	0,982	1	pas de différence significative.
<i>M. lacinata</i>	0.6781 calculé avec la correction de continuité de Yates	3,841	1	0.4102	0,774	3,841	1	0,379	0.3852	pas de différence significative.
<i>M. minima</i>	0.68971 calculé avec la correction de continuité de Yates	3,841	1	0.4063	0,775	3,841	1	0,379	0.38	pas de différence significative.

2.2. Ponts chromatiques

Dans certaines cellules en anaphase I de la division méiotique, des ponts chromatiques (Fig. 8-f) reliant des chromosomes après leur séparation sont observés. Cette anomalie est enregistrée chez onze des dix sept espèces analysées : *M. lesinsii*, *M. rugosa*, *M. minima*, *M. scutellata*, *M. polymorpha*, *M. murex*, *M. intertexta*, *M. truncatula*, *M. ciliaris*, *M. tornata* et *M. doliata*. Leurs taux varient de 0,12 % chez *M. lesinsii* à 2,03% chez *M. doliata* (Tab. III, Fig. 11). Cette variation interspécifique s'est révélée significative selon les valeurs calculées du χ^2 et G^2 de Wilks avec $P < 0,0001$ et le test d'association par paires (Tab. VI). G^2 de Wilks est calculé dans le cas où le nombre de cellules par population présentant l'anomalie est inférieur à 5 ; dans ce cas la valeur approximative du χ^2 peut-être incorrecte.

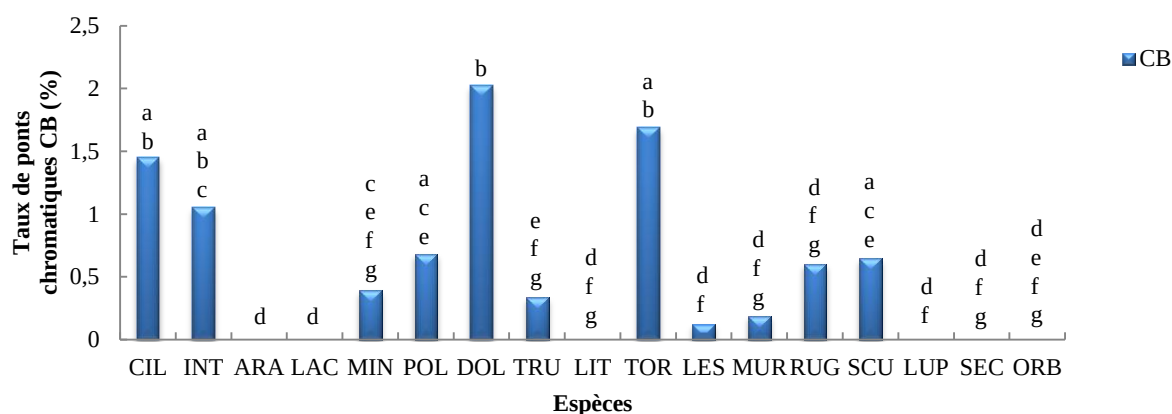


Fig. 11. Variation du taux des ponts chromatiques (Chromatic Bridges CB) entre les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : *M. ciliaris*, INT : *M. intertexta*, ARA : *M. arabica*, LAC : *M. laciniata*, MIN : *M. minima*, POL : *M. polymorpha*, DOL : *M. doliata*, TRU : *M. truncatula*, LIT : *M. littoralis*, TOR : *M. tornata*, LES : *M. lesinsii*, MUR : *M. murex*, RUG : *M. rugosa*, SCU : *M. scutellata*, LUP : *M. lupulina*, SEC : *M. secundiflora*, ORB : *M. orbicularis*. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes comme le montre le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Nous avons noté que certaines populations ne présentaient pas cette anomalie. En effet, les ponts chromatiques sont observés dans quatre des sept populations analysées de *M. truncatula* (Vahloul, Gouraya, Cap Carbon, Kharrata) avec des taux respectifs de 1,2%, 0,25%, 0,32% et de 0,52%, et dans quatre des cinq populations de *M. murex* (Adekar, Boukhiana, Aboudaou, Thamayelt) avec des taux respectifs de 0,09%, 0,70%, 0,19% et 0,09%. Chez *M. lesinsii*, les ponts chromatiques sont observés chez trois des cinq populations

étudiées (Vahloul, Aboudaou, Amizour) avec des taux respectifs de 0,15%, 0,26% et de 0,21%. Chez *M. minima*, cette irrégularité méiotique est détectée uniquement dans la population d'Aftis à un taux de 0,63%. En revanche, elle est complètement absente dans les méiocytes de *M. arabica* et *M. laciniata*. Chez *M. lesinsii* et *M. murex*, on n'observe pas de différence significative entre les populations analysées alors que chez *M. truncatula* et *M. minima*, cette différence est significative au seuil de probabilité de 0,05 (**Fig. 12, Tab. VI**).

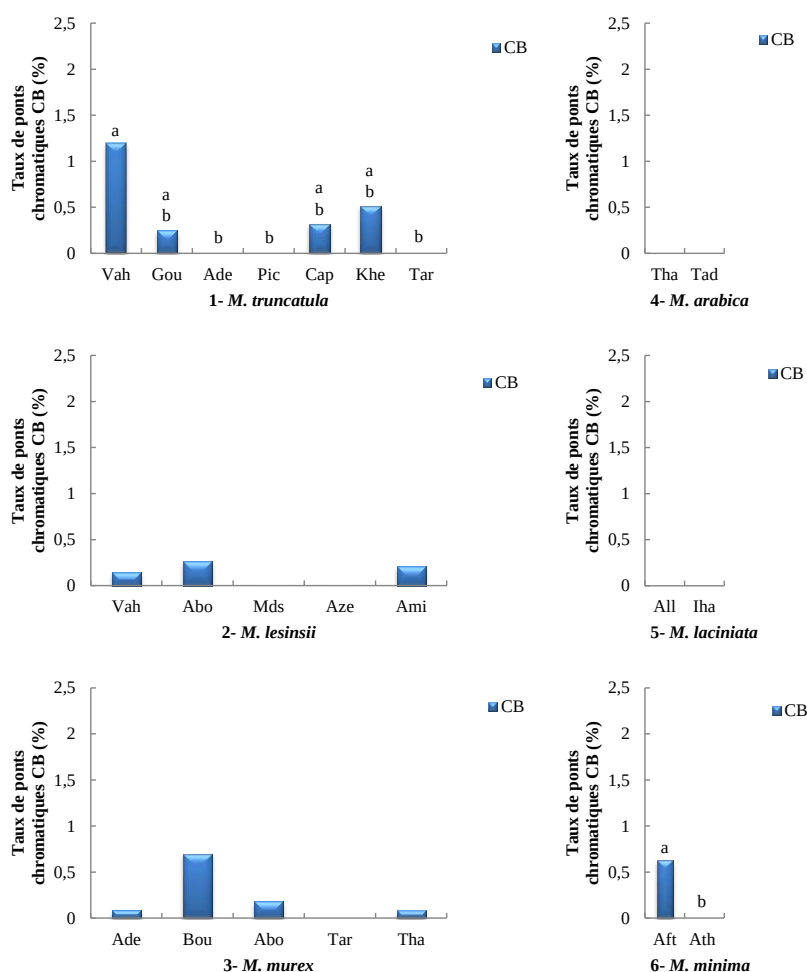


Fig. 12. Variation intraspécifique du taux des ponts chromatiques (Chromatic Bridges CB) chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour ; Bou : Boukhiam, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante ; All : Allaghan, Iha : Ihadadden; Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Tableau VI : Tests d'association pour les taux de ponts chromatiques calculés pour les différentes populations analysées de *Medicago* L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de données est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel ; NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul ; NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul.

	χ^2				G ² de Wilks				Test Exact de Fisher	Test d'association par paires
	calculé	théorique	ddl	p-value	calculé	théorique	ddl	p-value	p-value	p-ajusté de Fisher = 0.05
17 espèces de <i>Medicago</i> analysées	197.39	26,296	16	< 2.2e-16	161,329	26,296	16	< 0,0001	ND	CIL ab INT abc ARA d LAC d MIN cefg POL ace DOL b TRU efg LIT dfg TOR ab LES df MUR dfg RUG aceg SCU ace LUP df SEC dfg ORB defg
<i>M. truncatula</i>	37.796	12,592	12,592	1.231e-06	38,286	12,592	12,592	< 0,0001	ND	Vah a Gou ab Ade b Pic b Cap ab Khe ab Tar b
<i>M. lesinsii</i>	4.8975	9,488	4	0.298	4,897	9,488	4	0,298	0.2334	pas de différence significative.
<i>M. murex</i>	15.087	9,488	4	0.004524	12,604	9,488	4	0,013	0.007822	pas de différence significative.
<i>M. arabica</i>	NaN	3,841	1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
<i>M. laciniata</i>	NaN	3,841	1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
<i>M. minima</i>	3.8496 calculé avec la correction de continuité de Yates	3,841	1	0.04976	8,362	3,841	1	0,004	0.03103	Aft a Ath b
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									

2.3. Divisions asynchrones

Cette anomalie est observée durant le stade anaphase II de la méiose. Elle se manifeste par un décalage dans l'état d'avancement de la division méiotique de la diade : une des cellules est en anaphase II alors que l'autre reste bloquée en métaphase II (**Fig. 8-g**)

Des divisions asynchrones sont observées chez *M. intertexta*, *M. laciniata*, *M. minima*, *M. polymorpha*, *M. truncatula*, *M. lesinsii*, *M. murex*, *M. rugosa* et chez *M. scutellata*. Les taux enregistrés pour cette irrégularité dans les échantillons analysés varient de 0,03% chez *M. truncatula* à 1,32% chez *M. intertexta* (**Tab. III, Fig. 13**). Selon le Test exact de Fisher, cette différence dans les taux est significative au seuil de probabilité $P=0,05$ (**Tab. VII**).

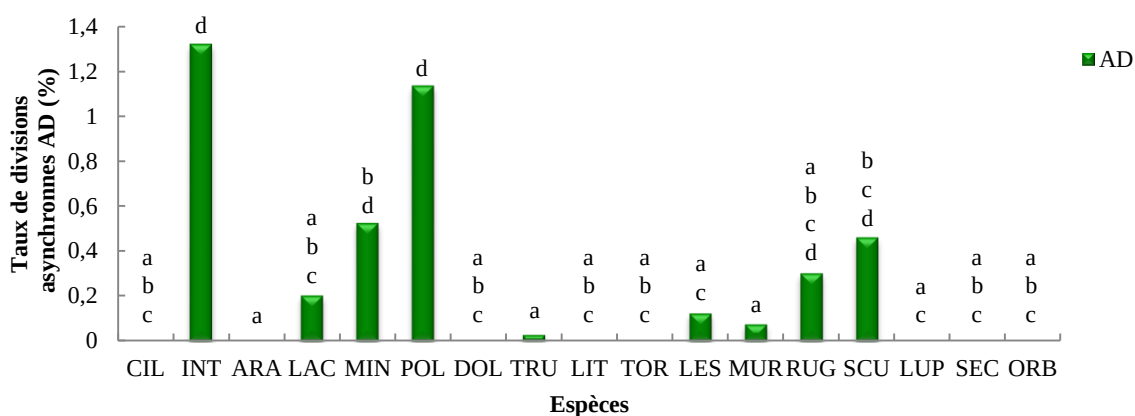


Fig. 13. Variation du taux des divisions asynchrones (AD) chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : *M. ciliaris*, INT : *M. intertexta*, ARA : *M. arabica*, LAC : *M. laciniata*, MIN : *M. minima*, POL : *M. polymorpha*, DOL : *M. doliata*, TRU : *M. truncatula*, LIT : *M. littoralis*, TOR : *M. tornata*, LES : *M. lesinsii*, MUR : *M. murex*, RUG : *M. rugosa*, SCU : *M. scutellata*, LUP : *M. lupulina*, SEC : *M. secundiflora*, ORB : *M. orbicularis*. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Pour la variation entre les populations, nous avons détecté des divisions asynchrones dans deux des cinq populations analysées de *M. murex* (Boukhiana, Aboudaou) avec des taux respectifs de 0,35% et 0,09%, dans une seule population chez les espèces *M. truncatula* (Pic des Singes), *M. lesinsii* (Azekri), *M. laciniata* (Allaghan) et *M. minima* (Aftis) avec des taux respectifs de 0,16%, 0,5%, 0,31% et 0,84% (**Tab. IV, Fig. 14**).

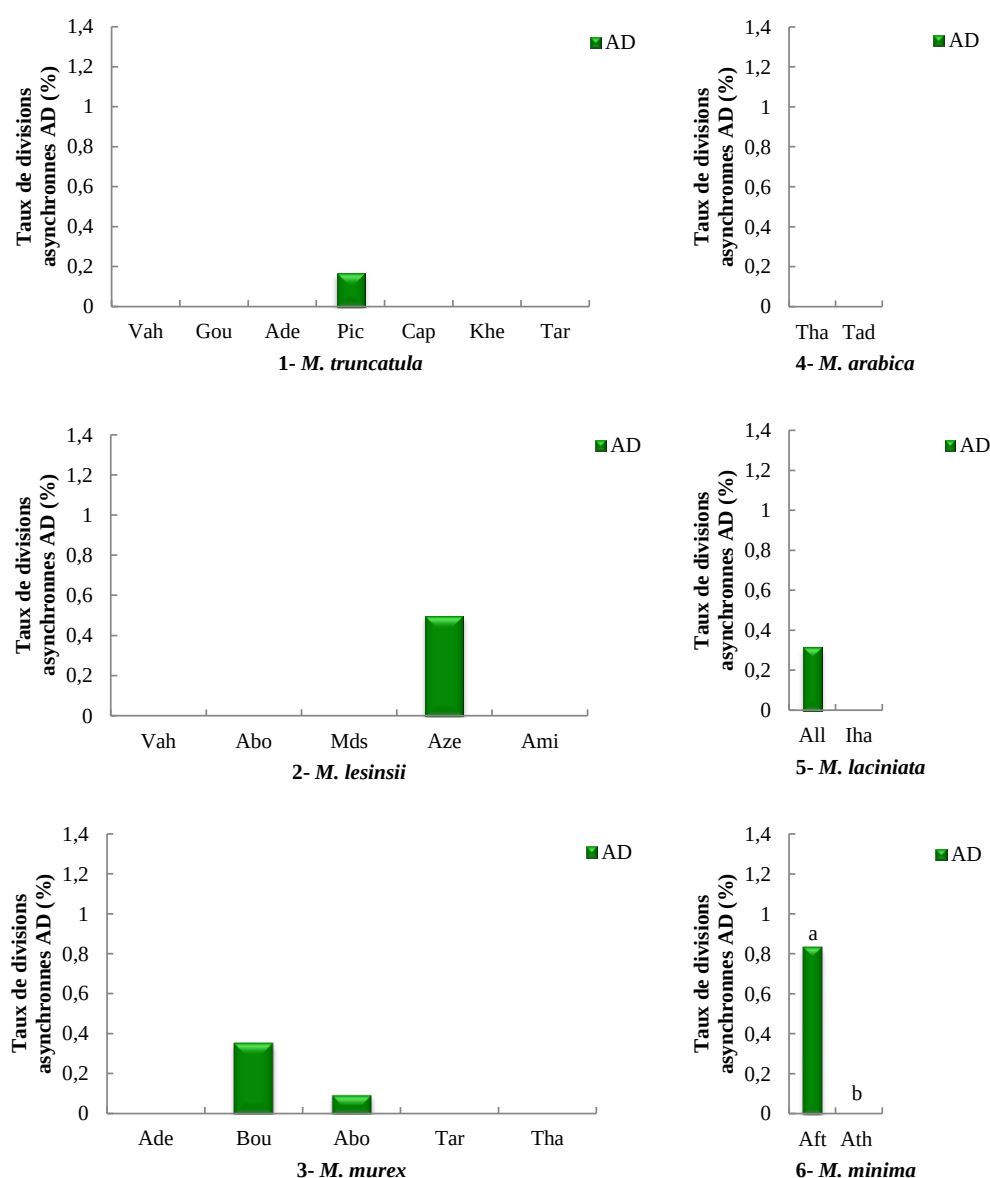


Fig. 14. Variation intraspécifique du taux des divisions asynchrones (AD) chez les espèces annuelles du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiamia, Abo : Aboudaou, Tha – Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Tableau VII : Tests d'association pour les taux de divisions asynchrones calculés pour les différentes populations analysées de *Medicago* L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de données est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel, NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul, NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul.

	χ^2				G ² de Wilks				Test Exact de Fisher	Test d'association par paires
	calculé	théorique	ddl	p-value	calculé	théorique	ddl	p-value	p-value	p-ajusté de Fisher = 0.05
17 espèces de <i>Medicago</i> analysées	187.87	26,296	16	< 2.2e-16	128,386	26,296	16	< 0,0001	ND	CIL abc INT d ARA a LAC abc MIN bd POL d DOL abc TRU a LIT abc TOR abc LES ac MUR a RUG abcd SCU bcd LUP ac SEC abc ORB abc
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. truncatula</i>	9.7262	12,592	6	0.1367	7,076	12,592	12,592	0,314	0.145	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. lesinsii</i>	18.007	9,488	4	0.00123	16,65	9,488	4	0,002	0.001978	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. murex</i>	11.083	9,488	4	0.02565	9,593	9,488	4	0,048	0.01188	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. arabica</i>	NaN	3,841	1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. laciniata</i>	0.91701	3,841	1	0.3383	3,496	3,841	1	0,062	0.304	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. minima</i>	5.6024	3,841	1	0.01794	11,158	3,841	1	0,001	0.005	Aft a Ath b
	calculé avec la correction de continuité de Yates Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									

2.4. Micronoyaux

Des micronoyaux formés suite à la condensation du matériel génétique qui n'arrive pas à rejoindre les deux pôles des cellules filles sont observés à la fin de méiose I (**Fig. 8h**) ou de la méiose II (**Fig. 8i**).

Ces micronoyaux sont retrouvés chez douze espèces parmi les 17 analysées : *M. minima*, *M. secundiflora*, *M. lupulina*, *M. murex*, *M. rugosa*, *M. lesinsii*, *M. scutellata*, *M. orbicularis*, *M. doliata*, *M. intertexta*, *M. tornata*, *M. truncatula*. Les taux des micronoyaux dans les méiocytes analysées varient de 0,19% chez *M. murex* à 1,06% chez *M. tornata* (**Tab. III, Fig. 15**). Selon le Test Exact de Fisher, ces taux sont significativement différents au seuil de probabilité $P = 0,05$ (**Tab. VIII**).

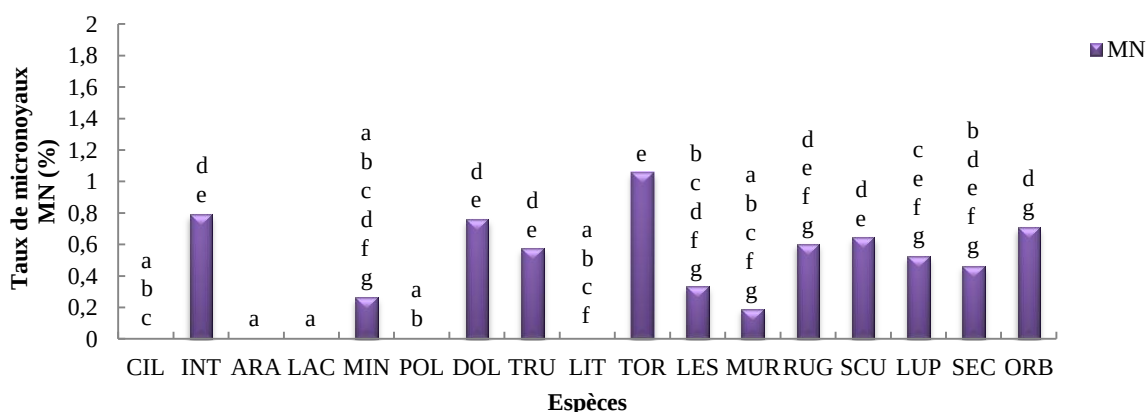


Fig. 15. Variation du taux des micronoyaux (MN) chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : *M. ciliaris*, INT : *M. intertexta*, ARA : *M. arabica*, LAC : *M. laciniata*, MIN : *M. minima*, POL : *M. polymorpha*, DOL : *M. doliata*, TRU : *M. truncatula*, LIT : *M. littoralis*, TOR : *M. tornata*, LES : *M. lesinsii*, MUR : *M. murex*, RUG : *M. rugosa*, SCU : *M. scutellata*, LUP : *M. lupulina*, SEC : *M. secundiflora*, ORB : *M. orbicularis*. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Pour la variation intraspécifique, cette anomalie est rapportée dans cinq populations de *M. truncatula* (Vahloul, Gouraya, Adekar, Kherrata, Targa Ouzemmour) où la population Vahloul se singularise par le taux de micronoyaux le plus élevé (**Tab. IV**), dans trois populations de *M. lesinsii* (Vahloul, Aboudaou, M^d Said Ouidir) à des taux similaires, dans trois populations de *M. murex* (Adekar, Boukhiama, Targa Ouzemmour) et dans la population

d'Aftis de *M. minima*. Les populations de *M. arabica* et *M. laciniata* ne présentent pas de micronoyau (Tab. IV, Fig. 16).

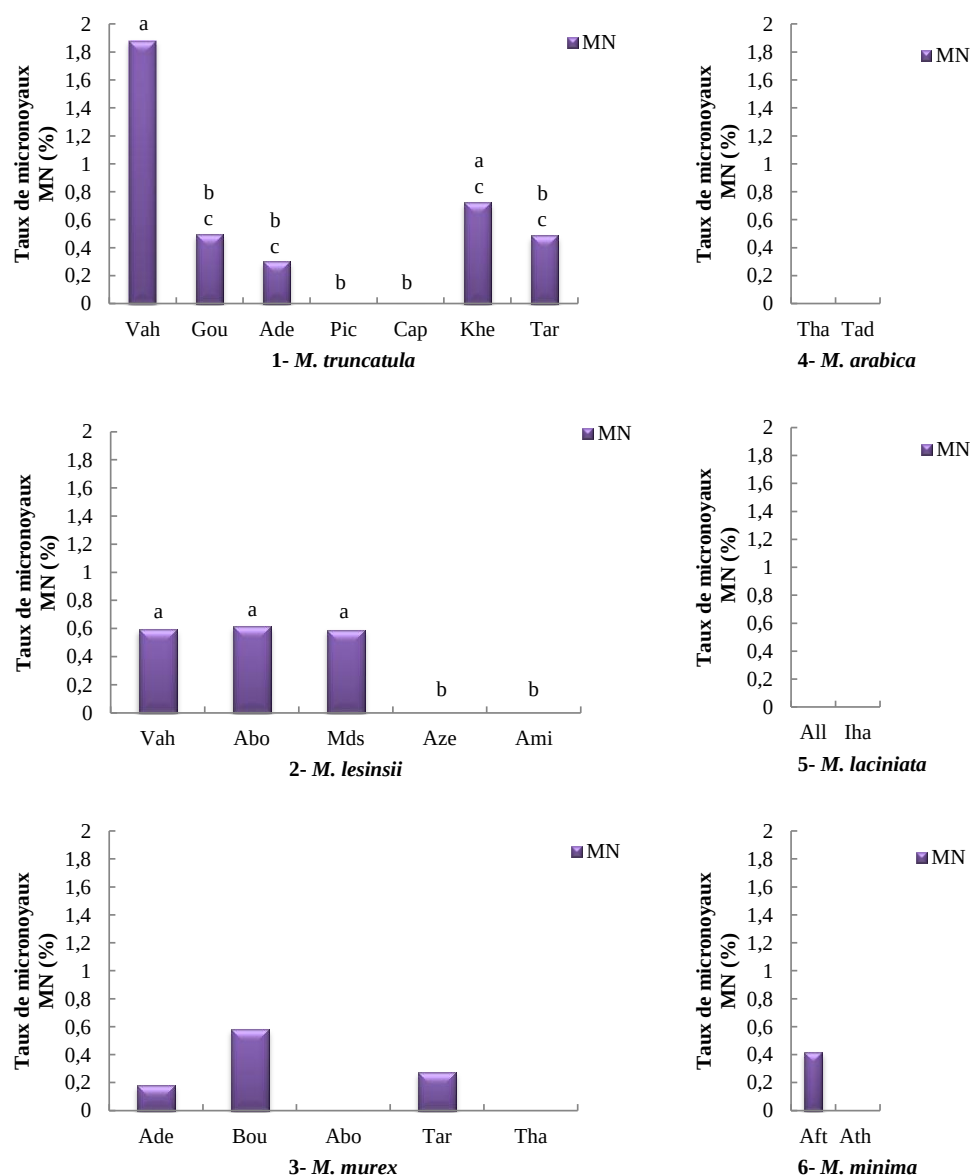


Fig. 16. Variation intraspécifique du taux de micronoyaux (MN) chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Ade : Adekar, Bou : Boukhiamia, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Tableau VIII : Tests d'association pour les taux de micronoyaux calculés pour les différentes populations analysées de *Medicago* L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de donnée est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel, NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul, NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul

	χ^2				G ² de Wilks				Test Exact de Fisher	Test d'association par paires
	calculé	théorique	ddl	p-value	calculé	théorique	ddl	p-value	p-value	p-ajusté de Fisher = 0.05
17 espèces de <i>Medicago</i> analysées	69,444	26,296	16	1.249e-08	88,249	26,296	16	< 0,0001	ND	CIL abc INT de ARA a LAC a MIN abcdfg POL ab DOL de TRU de LIT abcf TOR e LES bcdfg MUR abcfg RUG defg SCU de LUP cdefg SEC bcdefg ORB deg
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. truncatula</i>	49.158	12,592	6	6.931e-09	48,785	12,592	12,592	< 0,0001	ND	Vah a Gou bc Ade bc Pic b Cap b Khe ac Tar bc
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. lesinsii</i>	13.136	9,488	4	0.01063	19,171	9,488	4	0,001	0.001302	Vah a Abo a Mds a Aze b Ami b
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. murex</i>	11.682	9,488	4	0.01988	13,343	9,488	4	0,01	0.01061	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. arabica</i>	NaN	3,841	1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. lacinata</i>	NaN	3,841	1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. minima</i>	2.1313	3,841	1	0.1443	5,57	3,841	1	0,018	0.09069	pas de différence significative.
	calculé avec la correction de continuité de Yates Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									

2.5. Cellules multipolaires

Les cellules multipolaires sont observées à la fin de la méiose II. Dans ce cas, les microméiocytes produisent des polyades en guise de tétrades (**Fig. 8-j-l**).

Cette anomalie est observée uniquement chez *M. truncatula* (0,42%), *M. murex* (0,13%), *M. intertexta* (0,79%), *M. scutellata* (0,83%) et chez *M. rugosa* (1,11%) (**Tab. III, Fig. 17**). Ces taux sont significativement différents selon le Test Exact de Fisher, au seuil de probabilité $P = 0,05$ (**Tab. IX**).

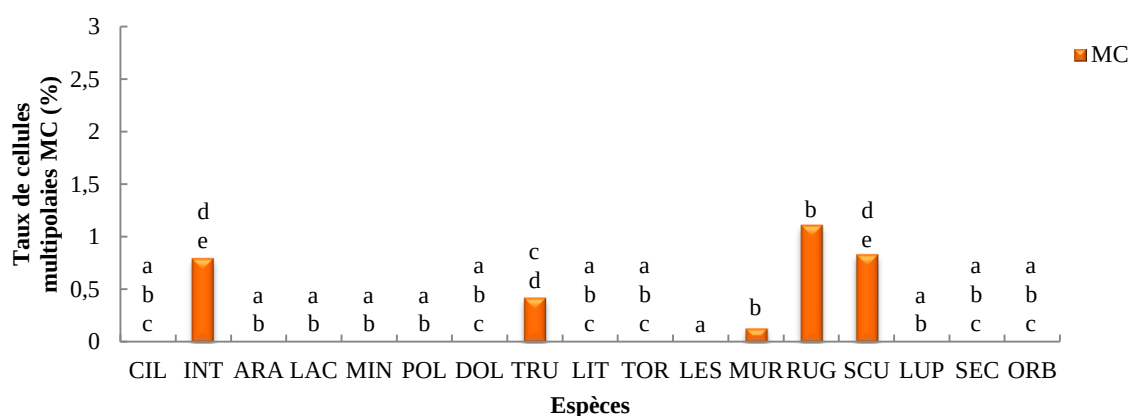


Fig. 17. Variation du taux des cellules multipolaires (MC) chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). CIL : *M. ciliaris*, INT : *M. intertexta*, ARA : *M. arabica*, LAC : *M. laciniata*, MIN : *M. minima*, POL : *M. polymorpha*, DOL : *M. doliata*, TRU : *M. truncatula*, LIT : *M. littoralis*, TOR : *M. tornata*, LES : *M. lesinsii*, MUR : *M. murex*, RUG : *M. rugosa*, SCU : *M. scutellata*, LUP : *M. lupulina*, SEC : *M. secundiflora*, ORB : *M. orbicularis*. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Pour la variation intraspécifique, les cellules multipolaires sont une anomalie rare observée uniquement dans une seule population de *M. truncatula* (Vahloul) et dans une seule population de *M. murex* (Boukhiamma) (**Tab. IV, Fig. 18**).

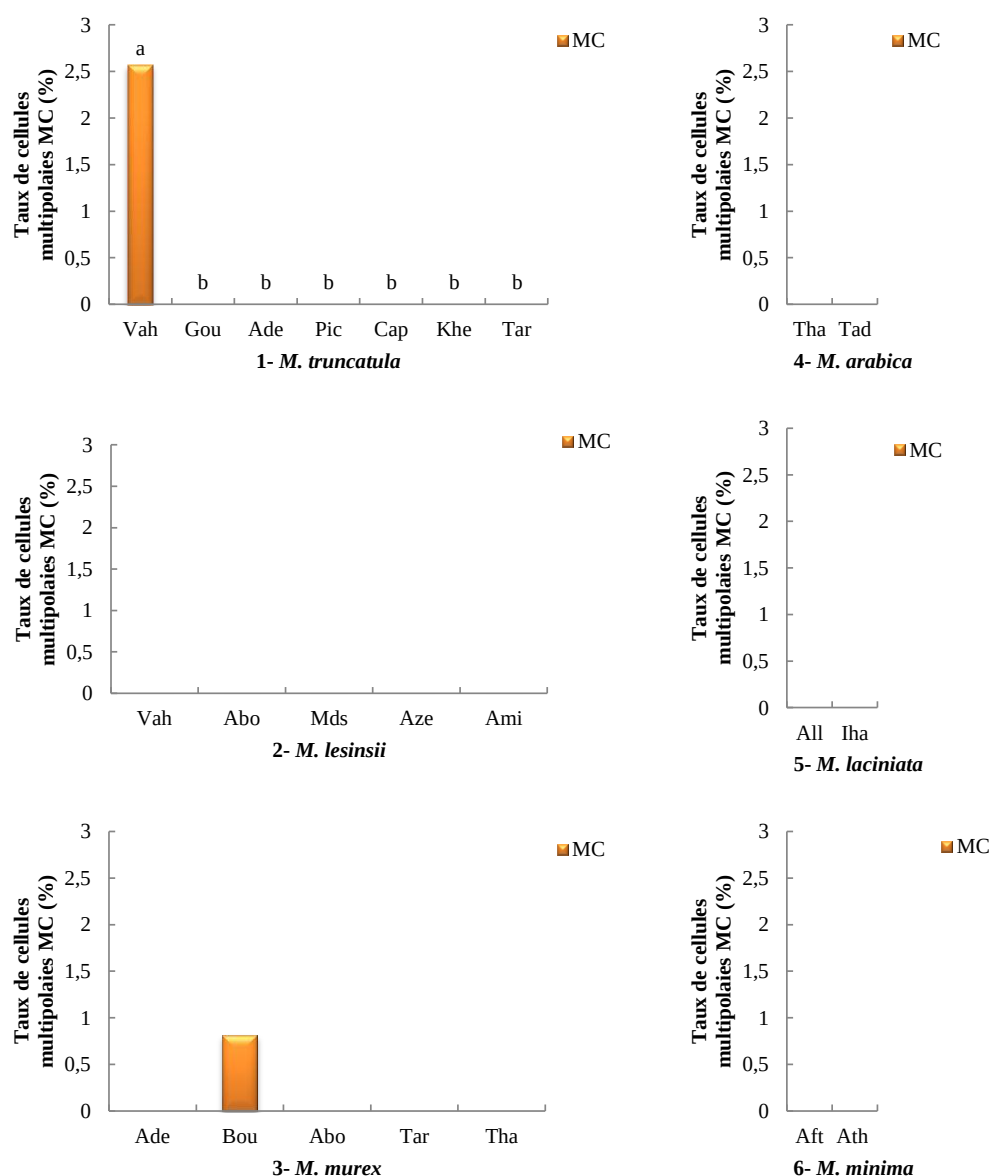


Fig. 18. Variation intraspécifique du taux des cellules multipolaires (MC) chez les espèces annuelles du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa. Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiana, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les colonnes avec des lettres en minuscule différentes sont significativement différentes tel que révélé par le Test Exact de Fisher à $P = 0,05$.

Tableau IX : Tests d'association pour les taux de cellules multipolaires calculés pour les différentes populations analysées de *Medicago* L. ND : probabilité non déterminée parce que le jeu de donnée est trop élevé pour être pris en charge par le logiciel, NaN : Valeur non déterminée parce que l'effectif marginal est nul, NA : probabilité non déterminée parce que l'effectif marginal est nul

	χ^2				G ² de Wilks				Test Exact de Fisher	Test d'association par paires
	calculé	théorique	ddl	p-value	calculé	théorique	ddl	p-value	p-value	p-ajusté de Fisher = 0.05
17 espèces de <i>Medicago</i> analysées	146.23	26,296	16	< 2.2e-16	133.8	26,296	16	< 2.2e-16	ND	CIL abc INT de ARA ab LAC ab MIN ab POL ab DOL abc TRU cd LIT abc TOR abc LES a MUR b RUG e SCU de LUP ab SEC abc ORB abc
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. truncatula</i>	153.26	12,592	6	< 2.2e-16	109,02	12,592	6	< 0,0001	ND	Vah a Gou b Ade b Pic b Cap b Khe b Tar b
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. lesinsii</i>	NaN	9,488	4	NA	0	9,488	4	1	ND	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. murex</i>	36.132	9,488	4	2.719e-07	25,489	9,488	4	< 0,0001	2.928e-06	Ade a Bou b Abo a Tar a Tha a
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. arabica</i>	NaN		1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. laciniata</i>	NaN	3,841	1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									
<i>M. minima</i>	NaN	3,841	1	NA	0	3,841	1	1	1	pas de différence significative.
	Avertissement: l'approximation du Chi-2 est peut-être incorrecte									

3. Viabilité pollinique

Les grains de pollen des espèces de *Medicago* L. se colorent facilement au bleu de coton. Les grains viables sont de forme régulière et bien colorés tandis que les grains non viables sont de forme irrégulière et mal colorés.

Le taux de viabilité pollinique est estimé pour trente quatre populations appartenant à 17 espèces du genre *Medicago* L.. Pour chaque population, un taux de viabilité est estimé pour 15 fleurs prises au hasard.

Les fleurs matures des espèces du genre *Medicago* présentent des taux de viabilité pollinique variables. Certaines fleurs sont complètement stériles alors que d'autres présentent un taux de viabilité avoisinant les 100%. En effet, une grande variabilité intra et inter populations et une variabilité interspécifique sont notées.

Un taux de viabilité moyen et un coefficient de variation est calculé pour estimer la variabilité de la fertilité des fleurs au sein des populations. Une analyse de la variance, et un test complémentaire (post hoc) LSD de Fisher sont réalisés pour estimer la variabilité intra et interspécifique. Dans le cas de deux échantillons (populations), un Test t est réalisé pour estimer la variabilité intraspécifique. Les résultats de l'analyse de la viabilité pollinique sont présentés dans les tableaux **X et XI**. Les résultats de l'anova et du Test t sont présentés dans les tableaux **XII, XIII, XIV** respectivement. Un coefficient de corrélation entre les taux d'anomalies méiotiques et les taux de fertilité pollinique est également calculé.

Tableau X : Paramètres statistiques relatifs à l'étude de la viabilité pollinique estimés pour chaque espèce du genre *Medicago* L. échantillonnée dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : Coefficient de variation.

Espèce	Taux de viabilité pollinique (PV)			
	Minimum	Maximum	Moyenne $\pm$ SD	RSD
	(%)	(%)	(%)	(%)
<i>M. ciliaris</i>	83,10	99,54	96,40 $\pm$ 4,85	5,03
<i>M. intertexta</i>	37,83	99,60	87,68 $\pm$ 21,44	24,45
<i>M. arabica</i>	91,91	99,10	96,87 $\pm$ 1,87	1,93
<i>M. laciniata</i>	0,00	99,54	83,65 $\pm$ 25,51	30,49
<i>M. minima</i>	76,41	95,05	88,68 $\pm$ 4,27	4,82
<i>M. polymorpha</i>	55,35	95,98	81,48 $\pm$ 11,80	14,48
<i>M. doliata</i>	72,03	98,55	91,97 $\pm$ 8,56	9,31
<i>M. truncatula</i>	30,95	99,30	92,92 $\pm$ 8,96	9,64
<i>M. littoralis</i>	98,03	99,84	99,14 $\pm$ 0,47	0,47
<i>M. tornata</i>	41,19	96,29	83,72 $\pm$ 13,41	16,02
<i>M. lesinsii</i>	87,39	99,67	95,16 $\pm$ 2,55	2,68
<i>M. murex</i>	89,83	97,69	95,07 $\pm$ 1,71	1,80
<i>M. rugosa</i>	89,42	99,14	96,16 $\pm$ 2,75	2,86
<i>M. scutellata</i>	64,03	95,21	85,65 $\pm$ 8,28	9,67
<i>M. lupulina</i>	94,53	98,34	97,24 $\pm$ 1,09	1,09
<i>M. secundiflora</i>	93,70	98,95	97,70 $\pm$ 1,48	1,52
<i>M. orbicularis</i>	93,62	98,99	97,48 $\pm$ 1,28	1,31

Tableau XI : Paramètres statistiques relatifs à l'étude de la viabilité pollinique estimés pour les populations naturelles du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : Coefficient de variation.

Espèce	station	Taux de viabilité pollinique (PV)			
		Minimum	Maximum	Moyenne $\pm$ SD	RSD
		(%)	(%)	(%)	(%)
<i>M. truncatula</i>	Vahloul	30,95	99,30	78,94 $\pm$ 16,87	21,37
	Gouraya	91,06	98,91	95,70 $\pm$ 2,21	2,31
	Adekar	90,38	99,02	95,93 $\pm$ 2,69	2,80
	Pic des singes	74,03	98,59	95,66 $\pm$ 6,12	6,40
	Cap carbon	88,23	99,04	95,36 $\pm$ 2,70	2,83
	Kherrata	91,46	97,45	94,40 $\pm$ 1,88	2,00
	Targua ouzemour	90,82	98,75	94,42 $\pm$ 2,20	2,33
<i>M. lesinsii</i>	Vahloul	87,39	98,53	94,00 $\pm$ 3,71	3,94
	Aboudaou	90,06	98,51	95,32 $\pm$ 2,83	2,97
	M ^d Said Ouidir	92,08	99,67	95,23 $\pm$ 2,08	2,18
	Azekri	91,39	97,53	95,42 $\pm$ 1,52	1,59
	Amizour	91,24	98,74	95,84 $\pm$ 2,01	2,10
<i>M. murex</i>	Adekar	92,23	97,26	94,63 $\pm$ 1,71	1,81
	Boukhama	89,83	97,40	94,82 $\pm$ 1,97	2,08
	Aboudaou	91,06	97,43	94,87 $\pm$ 1,79	1,89
	Targua ouzamour	92,79	97,52	95,54 $\pm$ 1,58	1,65
	Thamayelt	92,98	97,69	95,50 $\pm$ 1,47	1,54
<i>M. arabica</i>	Thamayelt	91,91	98,92	96,32 $\pm$ 1,84	1,91
	Taddart Tamokrante	92,46	99,10	97,43 $\pm$ 1,80	1,84
<i>M. laciniata</i>	Allaghan	0,00	98,75	70,11 $\pm$ 29,89	44,01
	Ihaddaden	93,82	99,54	97,18 $\pm$ 1,67	1,72
<i>M. minima</i>	Aftis	76,41	95,05	86,74 $\pm$ 4,75	5,47
	Ath Saâda	83,33	95,03	90,63 $\pm$ 2,68	2,96

Le taux moyen de la viabilité pollinique est relativement élevé pour toutes les espèces analysées. Il varie de 81,48% chez *M. polymorpha* à 99,14% chez *M. littoralis*. Les espèces *M. littoralis*, *M. lupulina*, *M. orbicularis*, *M. secundiflora*, *M. murex*, *M. arabica*, *M. lesinsii*, *M. rugosa* et *M. ciliaris* présentent des taux de viabilité pollinique très élevés alors que *M. tornata*, *M. intertexta* et *M. laciniata* ont des taux de viabilité pollinique moins élevés. *M. polymorpha* présente le taux le plus faible. La probabilité associée au Test F de Fisher P de l'Anova est inférieure à 0,0001 ($P < 0,0001$), ce qui signifie que la différence entre les taux de viabilité pollinique est très hautement significative (**Tab. XII**). Le test complémentaire LSD de Fisher montre que la viabilité pollinique est plus faible et très variable chez *M. laciniata* alors qu'elle est très élevée et invariable chez *M. littoralis* (**Tab. X, XIII, Fig. 19**).

Les coefficients de variation (RSD) calculés pour les espèces varient de 0,47% chez *M. littoralis* à 30,49% chez *M. laciniata*. Les populations de *M. lesinsii*, *M. murex*, *M. arabica* et de *M. minima* se sont révélées très homogènes avec des coefficients de variation n'excédant pas 5,47% (**Tab. X, Fig. 20- 2, 3, 4 et 6**).

Au sein des populations, les stations de Vahloul (*M. truncatula*), Allaghan (*M. laciniata*), Aftis (*M. minima*) présentent les taux de viabilité pollinique les plus faibles. Les populations de Taddart Tamokrante (*M. arabica*) et de Ihadaden (*M. lacinata*) présentent les taux les plus élevés.

Au sein de *M. truncatula*, à l'exception de la station de Vahloul qui présente une certaine hétérogénéité (RSD=21.37%), les autres populations sont plus homogènes avec des coefficients de variation inférieurs à 7. Dans *M. laciniata*, la population d'Ihaddaden semble très homogène (RSD = 1,72%) alors que la population d'Allaghan est très hétérogène avec un coefficient de variation de 44,01% (**Tab. XI, Fig. 20-1 et 5**). Nous notons que les populations les plus hétérogènes semblent moins fertiles (**Tab. XI**).

De plus, le taux de viabilité du pollen des espèces du genre *Medicago* analysées semblent être inversement proportionnel au taux cumulé d'anomalies méiotiques, comme le montre la valeur du coefficient de corrélation de Pearson de - 0,74 avec $P = 0,05$.

Tableau XII : Résultats de l'Anova réalisée sur les taux de viabilité pollinique des populations analysées de *Medicago* L. DDL : degré de liberté, F : rapport de Fisher, Pr : probabilité associée à F.

Source de variation	DDL	Somme des carrés	Moyenne des carrés	F	Pr > F
17 espèces de <i>Medicago</i> analysées					
intergroupe	14	758816,03	54201,15	54208,33	< 0,0001
intragroupe (résidu)	495	494,93	1,00		
Total corrigé	509	759310,97			
<i>Medicago truncatula</i>					
intergroupe	5	24135,98	4827,20	3044,16	< 0,0001
intragroupe (résidu)	99	156,99	1,59		
Total corrigé	104	24292,96			
<i>M. lesinsii</i>					
intergroupe	4	12354,76	3088,69	3088,69	< 0,0001
intragroupe (résidu)	70	70,00	1,00		
Total corrigé	74	12424,76			
<i>Medicago murex</i>					
intergroupe	4	2553,84	638,46	638,46	< 0,0001
intragroupe (résidu)	70	70,00	1,00		
Total corrigé	74	2623,84			
<i>Medicago arabica</i>					
intergroupe	1	27,29	27,29	27,29	< 0,0001
intragroupe (résidu)	28	28,00	1,00		
Total corrigé	29	55,29			
<i>Medicago laciniata</i>					
intergroupe	1	23456,50	23456,50	23456,50	< 0,0001
intragroupe (résidu)	28	28,00	1,00		
Total corrigé	29	23484,50			
<i>Medicago minima</i>					
intergroupe	1	1797,63	1797,63	1797,63	< 0,0001
intragroupe (résidu)	28	28,00	1,00		
Total corrigé	29	1825,63			

Tableau XIII : Résultats du test LSD de Fisher réalisé pour les taux de viabilité pollinique des populations analysées de *Medicago* L. Moy : moyenne ; SD : erreur standard ; Les différentes lettres en majuscule montrent des résultats significativement différents

Espèce	population	Viabilité pollinique (Moy± SD)
<i>M. laciniata</i>		83,65 ± 25,51 A
<i>M. intertexta</i>		87,68 ± 21,44 B
<i>M. polymorpha</i>		81,48 ± 11,80 C
<i>M. tornata</i>		83,72 ± 13,41 C
<i>M. doliata</i>		91,97 ± 8,56 D
<i>M. scutellata</i>		85,65 ± 8,28 D
<i>M. truncatula</i>		92,92 ± 8,96 D
<i>M. ciliaris</i>		96,40 ± 4,85 E
<i>M. minima</i>		88,68 ± 4,27 F
<i>M. rugosa</i>		96,16 ± 2,75 G
<i>M. lesinsii</i>		95,16 ± 2,55 H
<i>M. arabica</i>		96,87 ± 1,87 I
<i>M. murex</i>		95,07 ± 1,71 J
<i>M. secundiflora</i>		97,70 ± 1,48 K
<i>M. orbicularis</i>		97,48 ± 1,28 L
<i>M. lupulina</i>		97,24 ± 1,09 M
<i>M. littoralis</i>		99,14 ± 0,47 N
<i>M. truncatula</i>	Vahloul	78,94 ± 16,87 A
	Pic des singes	95,66 ± 6,12 B
	Adekar	95,93 ± 2,69 C
	Cap carbon	95,36 ± 2,70 C
	Gouraya	95,70 ± 2,21 D
	Targua ouzemour	94,42 ± 2,20 D
	Kherrata	94,40 ± 1,88 E
<i>M. lesinsii</i>	Vahloul	94,00 ± 3,71 A
	Aboudaou	95,32 ± 2,83 B
	M ^d Said Ouidir	95,23 ± 2,08 C
	Amizour	95,84 ± 2,01 D
	Azekri	95,42 ± 1,52 E
<i>M. murex</i>	Boukhiamma	94,82 ± 1,97 A
	Aboudaou	94,87 ± 1,79 B
	Adekar	94,63 ± 1,71 C
	Targua ouzamour	95,54 ± 1,58 D
	Thamayelt	95,50 ± 1,47 E
<i>M. arabica</i>	Thamayelt	96,32 ± 1,84 A
	Taddart Tamokrante	97,43 ± 1,80 B
<i>M. laciniata</i>	Allaghan	70,11 ± 29,89 A
	Ihaddaden	97,18 ± 1,67 B
<i>M. minima</i>	Aftis	86,74 ± 4,75 A
	Ath saada	90,63 ± 2,68 B

Tableau XIV : Résultats du Test t réalisé sur les taux de viabilité pollinique des populations analysées de *Medicago* L. DDL : degré de liberté.

	t (observé)	t (théorique)	DDL	p-value (bilatérale)
<i>Medicago arabica</i>	-5,224	2,048	28	< 0,0001
<i>Medicago laciniata</i>	-153,155	2,048	28	< 0,0001
<i>Medicago minima</i>	-42,398	2,048	28	< 0,0001

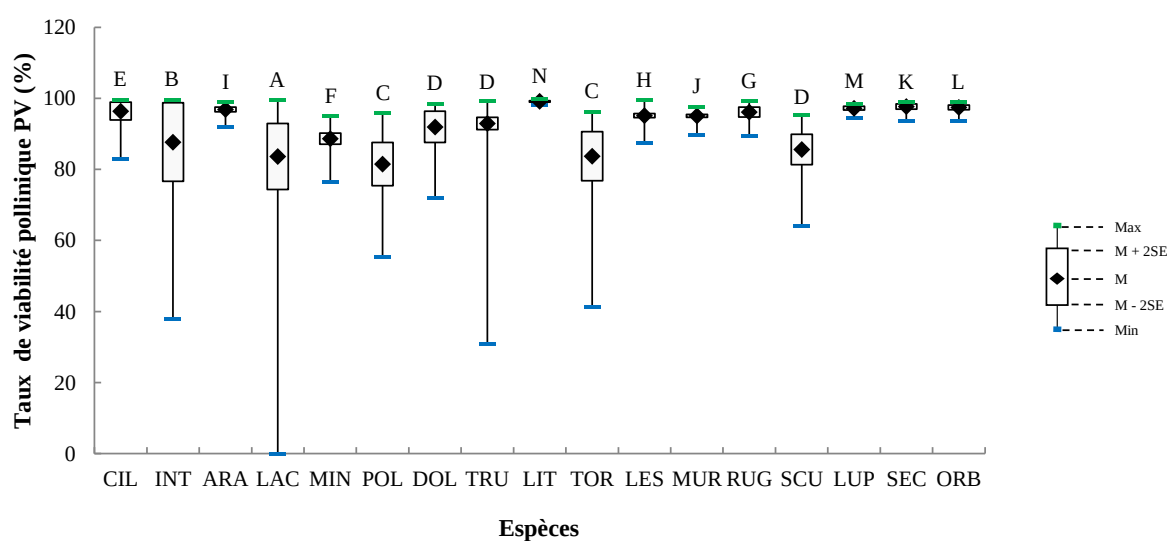


Fig. 19. Variation du taux de viabilité pollinique chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum. INT : *M. intertexta*, CIL : *M. ciliaris*, ARA : *M. arabica*, LAC : *M. laciniata*, MIN : *M. minima*, POL : *M. polymorpha*, DOL : *M. doliata*, TRU : *M. truncatula*, LIT : *M. littoralis*, TOR : *M. tornata*, LES : *M. lesinsii*, MUR : *M. murex*, RUG : *M. rugosa*, SCU : *M. scutellata*, LUP : *M. lupulina*, SEC : *M. secundiflora*, ORB : *M. orbicularis*. Les différentes lettres en majuscule sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher (P = 0.05).

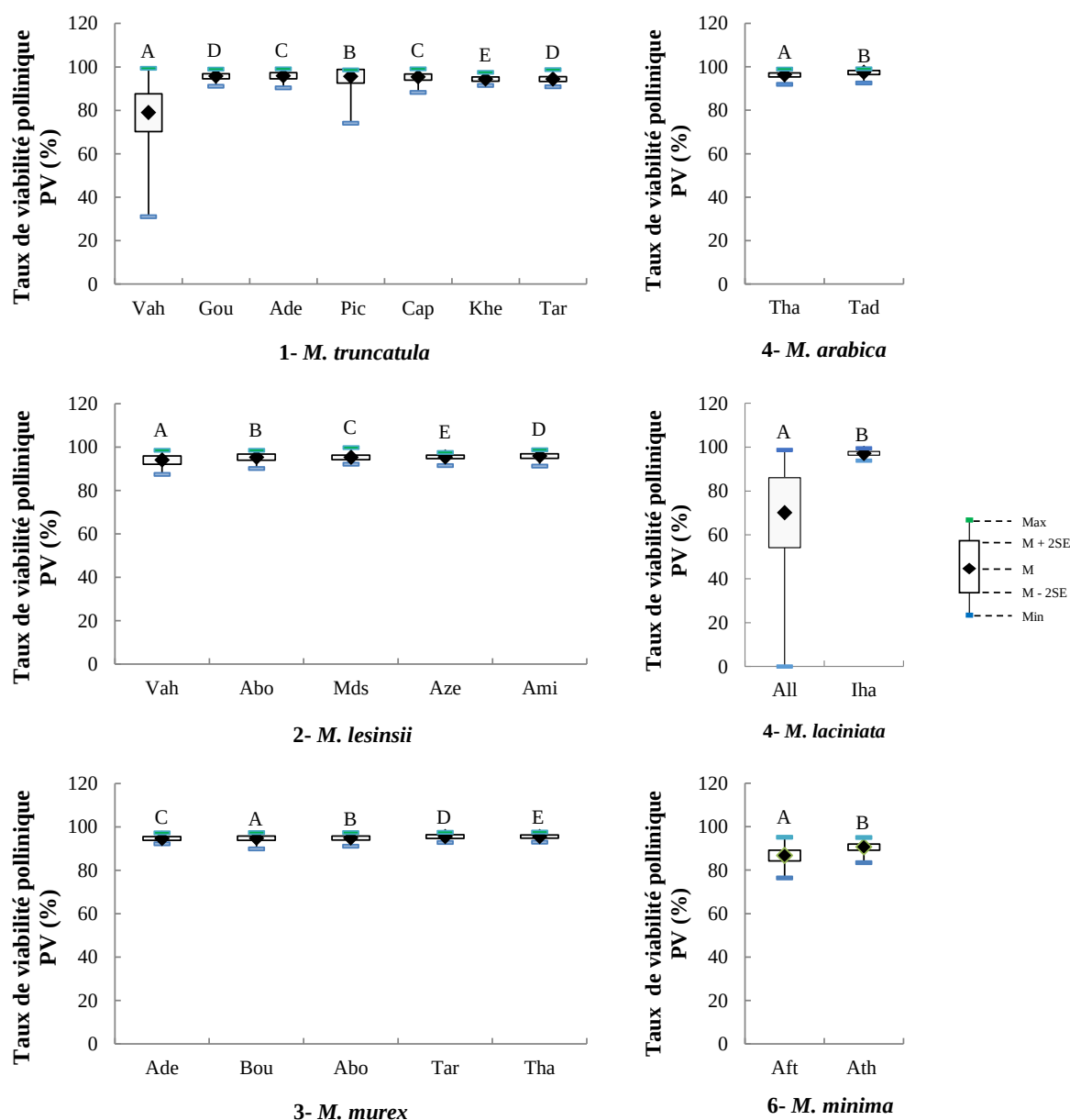


Fig. 20. Variation intraspécifique du taux de viabilité pollinique chez les espèces du genre *Medicago* échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum, Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiama, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les différentes lettres en majuscules sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher ($P = 0.05$).

4. Taille du pollen

Les grains de pollen des espèces de *Medicago* L. analysées sont de forme sphérique ou pyramidale à une base triangulaire ou carrée avec une surface lisse non ornementée et présentant trois ou quatre apertures selon l'espèce (**Fig. 21**).

La taille (surface) des grains de pollen est mesurée pour trente quatre (34) populations. Pour chaque population la taille de 100 grains de pollen viables pris au hasard est déterminée.

Les grains de pollen viables ont des tailles variables. Chez certaines fleurs, la taille du pollen est uniforme (même taille), chez d'autres, les grains sont de tailles différentes. En effet, une variabilité intra et interpopulation et une variabilité interspécifique dans la taille du pollen est notée. Ainsi, une surface moyenne et un coefficient de variation sont calculés pour estimer la variabilité au sein des populations. Une analyse de la variance, et un test complémentaire (post hoc) LSD de Fisher sont également réalisés pour estimer la variabilité intra et interspécifique. Dans le cas de deux échantillons (populations), un test z est réalisé pour estimer la variabilité intraspécifique.

La surface des grains de pollen, mesurée pour chaque population analysée, est donnée dans les tableaux **XV et XVI**.

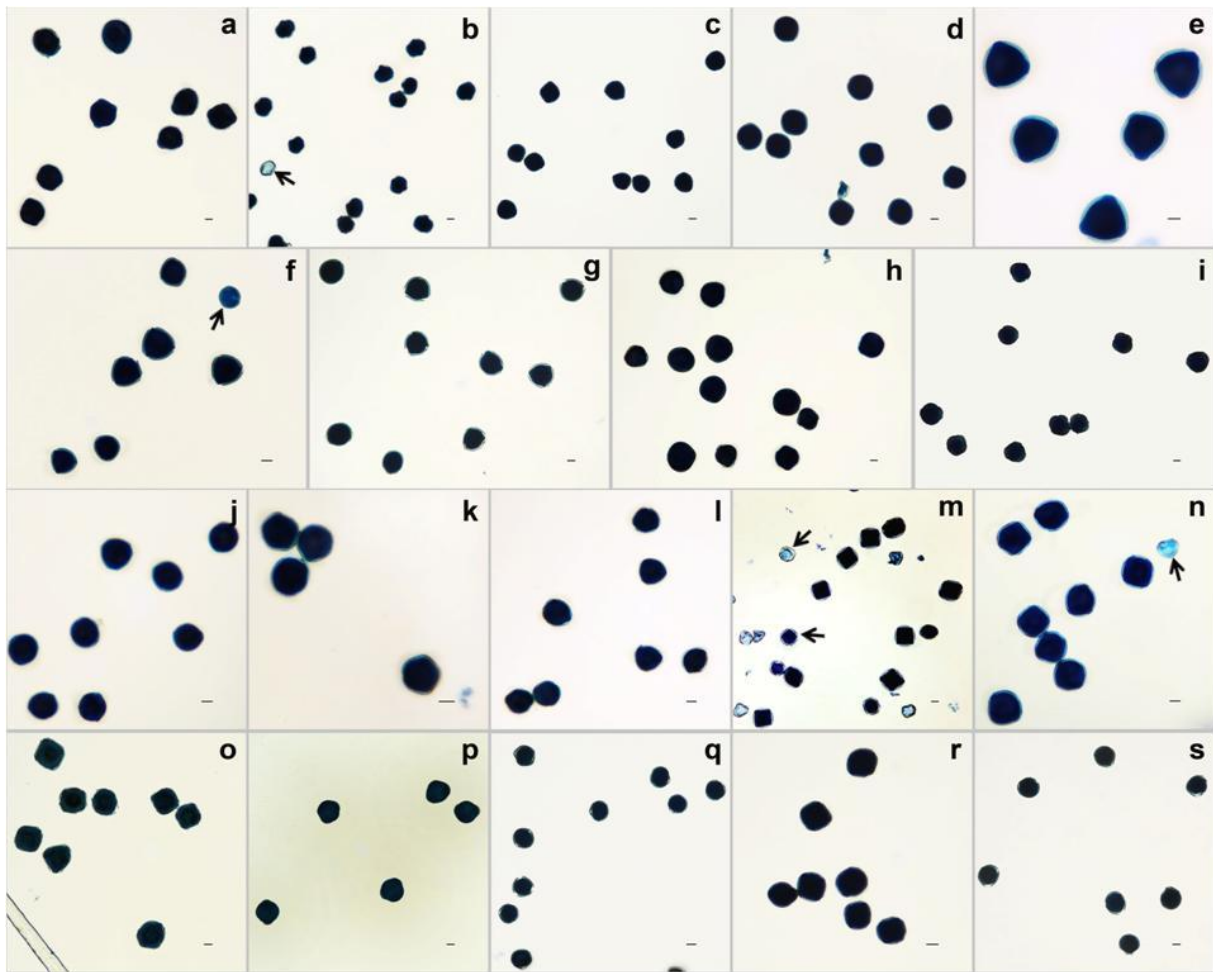


Fig. 21. Configurations représentatives des grains de pollen des espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien) après coloration au bleu de coton dans le lactophénol. a) *M. doliata* (pollen hétérogène); b) *M. murex* (pollen homogène); c) *M. lesinsii* (pollen homogène); d) *M. tornata* (pollen homogène); e) *M. littoralis* (pollen homogène); f) *M. truncatula* population Vahloul (pollen hétérogène); g) *M. truncatula* population Gouraya (pollen homogène); h) *M. laciniata* population Allaghan (pollen hétérogène); i) *M. laciniata* population Ihadadden (pollen homogène); j) *M. arabica* (pollen homogène); k) *M. polymorpha* (pollen homogène); l) *M. minima* (pollen homogène); m) *M. intertexta* (pollen hétérogène); n) *M. ciliaris* (pollen homogène); o) *M. scutellata* (pollen homogène); p) *M. rugosa* (pollen homogène); q) *M. lupulina* (pollen homogène); r) *M. secundiflora* (pollen homogène); s) *M. orbicularis* (pollen homogène). Les flèches indiquent les grains de pollen défectueux. Barres d'échelle = 10 μ m.

Tableau XV : Paramètres statistiques relatifs à la surface des grains de pollen estimés pour les différentes espèces de *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : coefficient de variation.

Espèce	Surface des grains de pollen (PGA)			
	minimum μm^2	maximum μm^2	Moyenne $\pm$ SD μm^2	RSD (%)
<i>M. ciliaris</i>	446,51	837,48	638,76 $\pm$ 99,52	15,58
<i>M. intertexta</i>	401,91	966,03	700,63 $\pm$ 99,14	14,15
<i>M. arabica</i>	489,81	913,32	688,95 $\pm$ 69,79	10,13
<i>M. laciniata</i>	472,77	1140,71	643,21 $\pm$ 132,05	20,53
<i>M. minima</i>	424,93	808,28	620,17 $\pm$ 72,89	11,75
<i>M. polymorpha</i>	380,36	639,61	501,21 $\pm$ 53,75	10,72
<i>M. doliata</i>	566,52	1245,74	942,79 $\pm$ 159,99	16,97
<i>M. truncatula</i>	424,23	1019,28	712,77 $\pm$ 106,35	14,92
<i>M. littoralis</i>	927,70	1318,63	1074,93 $\pm$ 72,32	6,73
<i>M. tornata</i>	599,48	996,40	806,64 $\pm$ 108,32	13,43
<i>M. lesinsii</i>	343,33	702,84	480,27 $\pm$ 72,69	15,14
<i>M. murex</i>	358,20	632,05	488,99 $\pm$ 61,27	12,53
<i>M. rugosa</i>	593,17	924,63	764,65 $\pm$ 67,71	8,86
<i>M. scutellata</i>	730,59	1222,69	961,69 $\pm$ 98,92	10,29
<i>M. lupulina</i>	306,13	491,84	379,76 $\pm$ 53,37	14,05
<i>M. secundiflora</i>	430,91	669,25	555,35 $\pm$ 48,49	8,73
<i>M. orbicularis</i>	404,84	404,84	588,35 $\pm$ 71,51	12,15

Tableau XVI : Paramètres statistiques relatifs à la surface des grains de pollen mesurés pour les populations naturelles des espèces de *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). SD : Erreur standard, RSD : coefficient de variation.

Espèce	Population	Surface des grains de pollen (PGA)			
		minimum μm^2	maximum μm^2	Moyenne $\pm$ SD μm^2	RSD (%)
<i>M. truncatula</i>	Vahloul	424,23	1019,28	637,20 $\pm$ 124,09	19,47
	Gouraya	715,31	976,92	836,30 $\pm$ 69,28	8,28
	Adekar	595,15	886,21	709,75 $\pm$ 83,58	11,78
	Pic des singes	532,77	851,48	660,46 $\pm$ 82,76	12,53
	Cap carbon	507,34	848,81	671,3 $\pm$ 88,32	13,16
	Kherrata	597,94	914,20	753,83 $\pm$ 83,46	11,07
	Targua ouzemour	602,95	858,12	720,56 $\pm$ 60,01	8,33
<i>M. lesinsii</i>	Vahloul	404,13	563,84	487,97 $\pm$ 44,39	9,10
	Aboudaou	426,97	702,84	575,84 $\pm$ 52,59	9,13
	M ^d Said Ouidir	343,33	563,82	439,45 $\pm$ 62,00	14,11
	Azekri	364,93	522,86	429,37 $\pm$ 45,33	10,56
	Amizour	371,04	584,35	468,7 $\pm$ 47,71	10,18
<i>M. murex</i>	Adekar	383,79	584,92	478,96 $\pm$ 50,90	10,63
	Boukhiam	408,70	631,01	515,32 $\pm$ 60,20	11,68
	Aboudaou	421,78	632,05	517,08 $\pm$ 52,96	10,24
	Targua ouzamour	382,25	605,87	490,01 $\pm$ 60,99	12,45
	Thamayelt	358,20	551,03	443,6 $\pm$ 50,03	11,28
<i>M. arabica</i>	Thamayelt	489,81	913,32	693,04 $\pm$ 81,23	11,72
	Taddart Tamokrante	597,75	809,58	684,87 $\pm$ 56,19	8,20
<i>M. laciniata</i>	Allaghan	472,77	1140,71	721,49 $\pm$ 137,39	19,04
	Ihaddaden	482,89	809,58	564,93 $\pm$ 61,58	10,90
<i>M. minima</i>	Aftis	424,93	800,07	634,56 $\pm$ 73,52	11,59
	Ath Saâda	497,68	808,28	605,78 $\pm$ 69,67	11,50

La taille moyenne du pollen chez les espèces du genre *Medicago* varie de 379,76 μm^2 chez *M. lupulina* à 1074,93 μm^2 chez *M. littoralis*. La majorité des espèces présente un pollen homogène. Le pollen le plus homogène (RSD de 6,73%) est rencontré chez *M. littoralis*. *M. laciniata* présente le pollen le plus hétérogène avec un RSD de 20,53% (**Tab. XV, Fig. 21 - 22**). La probabilité associée au Test de Fisher P de l'Anova est inférieure à 0,0001 ($P < 0,0001$). Ce qui signifie que la différence observée dans la surface des grains de pollen chez les espèces analysées est très hautement significative (**Tab. XVII**). Le test complémentaire LSD de Fisher montre que la surface des grains de pollen est très hétérogène chez *M. laciniata* alors qu'elle est très homogène chez *M. littoralis* (**Tab. XVIII, Fig. 22**).

Au sein des espèces, la surface moyenne des grains de pollen chez *M. truncatula* varie de 637,20 μm^2 dans la population de Vahloul à 836,30 μm^2 dans la population de Gouraya. Le pollen des populations de Gouraya, d'Adekar, du Pic des singes, de Cap carbon, de Kherrata et de Targa ouzemmour est homogène tandis que celui de la population Vahloul est hétérogène avec un coefficient de variation (RSD) de 19,47% (**Tab. XVI, Fig. 21 et 23-1**). Le test LSD de Fisher montre une différence significative dans la taille du pollen au niveau des populations étudiées.

Dans les populations de *M. lesinsii*, la taille moyenne du pollen varie de 429,37 μm^2 dans la population d'Azekri à 575,84 μm^2 dans la population d'Aboudaou. La totalité des populations présente un pollen homogène (**Tab. XVI, Fig. 21 et 23-2**). La différence dans les tailles moyennes du pollen entre les populations est significative au seuil d'une probabilité de 0,05.

Chez *M. murex*, la surface moyenne des grains de pollen varie de 443,60 μm^2 dans la population de Thamayelt à 517,08 μm^2 dans la population d'Aboudaou. Le pollen est homogène dans toutes les populations (**Tab. XVI, Fig. 21 et 23-3**). La différence dans la taille du pollen est significative au seuil d'une probabilité de 0,05 telle que révélée par le test LSD de Fisher (**Tab. XVIII**).

Les deux populations de *M. arabica* (Thamayelt, Taddart Tamokrante) ont un pollen homogène avec des tailles différentes (693,04 μm^2 , 684,87 μm^2) (**Tab. XVI, Fig. 21 et 23-4**).

Les populations de *M. laciniata* analysées possèdent un pollen de différentes tailles. Le pollen de la population d'Ihadaden est petit et homogène. Il mesure en moyenne 564,92

μm^2 . Le pollen de la population d'Allaghan est grand et hétérogène et mesure en moyenne $721,49 \mu\text{m}^2$ (**Tab. XVI, Fig. 21 et 23-5**). Le test LSD de Fisher et le test z montrent qu'ils sont significativement différents (**Tab. XVIII, Tab. XIX**).

Les populations de *M. minima* (Ath Saâda, Aftis) possèdent un pollen homogène et relativement de même taille tel que stipulé par l'analyse de la variance (probabilité associée au test F de Fisher est de 0,653) et le test z (p-value bilatérale est de 0,652) (**Tab. XVII, Tab. XIX, Fig. 21 et 23-6**).

Tableau XVII : Résultats de l'Anova réalisée sur la surface des grains de pollen des populations analysées de *Medicago* L. DDL : degré de liberté, F : rapport de Fisher, Pr : probabilité associée à F.

Source de variation	DDL	Somme des carrés	Moyenne des carrés	F	Pr > F
17 espèces de <i>Medicago</i> analysés					
intergroupe	15	13075,87	871,72	871,30	< 0,0001
intragroupe (résidu)	3384	3385,64	1,00		
Total corrigé	3399	16461,51			
<i>Medicago truncatula</i>					
intergroupe	6	3661,551	610,258	610,258	< 0,0001
intragroupe (résidu)	693	693,000	1,000		
Total corrigé	699	4354,551			
<i>M. lesinsii</i>					
intergroupe	3	1011,69	337,23	337,84	< 0,0001
intragroupe (résidu)	496	495,10	1,00		
Total corrigé	499	1506,78			
<i>Medicago murex</i>					
intergroupe	4	186,92	46,73	46,73	< 0,0001
intragroupe (résidu)	495	495,00	1,00		
Total corrigé	499	681,92			
<i>Medicago arabica</i>					
intergroupe	1	668,30	668,30	668,30	< 0,0001
intragroupe (résidu)	198	198,00	1,00		
Total corrigé	199	866,30			
<i>Medicago laciniata</i>					
intergroupe	1	769,26	769,26	769,26	< 0,0001
intragroupe (résidu)	198	198,00	1,00		
Total corrigé	199	967,26			
<i>Medicago minima</i>					
intergroupe	1	0,203	0,203	0,203	0,653
intragroupe (résidu)	198	198,000	1,000		
Total corrigé	199	198,203			

Tableau XVIII : Résultats du test LSD de Fisher réalisé pour la surface des grains de pollen des populations analysées de *Medicago* L. Moy : moyenne ; SD : erreur standard ; Les différentes lettres en majuscule montrent des résultats significativement différents

Espèce	Population	Surface des grains de pollen μm^2 (Moy $\pm$ SD)
<i>M. laciniata</i>		643,21 $\pm$ 132,05 A
<i>M. doliata</i>		942,79 $\pm$ 159,99 B
<i>M. ciliaris</i>		638,76 $\pm$ 99,52 C
<i>M. truncatula</i>		712,77 $\pm$ 106,35 D
<i>M. lesinsii</i>		480,27 $\pm$ 72,69 D
<i>M. intertexta</i>		700,63 $\pm$ 99,14 E
<i>M. lupulina</i>		379,76 $\pm$ 53,37 E
<i>M. tornata</i>		806,64 $\pm$ 108,32 F
<i>M. murex</i>		488,99 $\pm$ 61,27 G
<i>M. orbicularis</i>		588,35 $\pm$ 71,51 H
<i>M. minima</i>		620,17 $\pm$ 72,89 I
<i>M. polymorpha</i>		501,21 $\pm$ 53,75 J
<i>M. arabica</i>		688,95 $\pm$ 69,79 K
<i>M. scutellata</i>		961,69 $\pm$ 98,92 K
<i>M. rugosa</i>		764,65 $\pm$ 67,71 L
<i>M. secundiflora</i>		555,35 $\pm$ 48,49 L
<i>M. littoralis</i>		1074,93 $\pm$ 72,32 M
<i>M. truncatula</i>	Vahloul	637,20 $\pm$ 124,09 A
	Cap carbon	671,30 $\pm$ 88,32 B
	Pic des singes	660,46 $\pm$ 82,76 C
	Adekar	709,75 $\pm$ 83,58 D
	Targua ouzemour	720,56 $\pm$ 60,01 E
	Gouraya	836,30 $\pm$ 69,28 F
	Kherrata	753,83 $\pm$ 83,46 F
<i>M. lesinsii</i>	M ^d Said Ouidir	439,45 $\pm$ 62,00 A
	Azekri	429,37 $\pm$ 45,33 B
	Amizour	468,70 $\pm$ 47,71 C
	Vahloul	487,97 $\pm$ 44,39 D
	Aboudaou	575,84 $\pm$ 52,59 D
<i>M. murex</i>	Targua ouzamour	490,01 $\pm$ 60,99 A
	Boukhama	515,32 $\pm$ 60,20 B
	Thamayelt	443,6 $\pm$ 50,03 C
	Adekar	478,96 $\pm$ 50,90 D
	Aboudaou	517,08 $\pm$ 52,96 E
<i>M. arabica</i>	Thamayelt	693,04 $\pm$ 81,23 A
	Taddart Tamokrante	684,87 $\pm$ 56,19 B
<i>M. laciniata</i>	Allaghan	721,49 $\pm$ 137,39 A
	Ihaddaden	564,93 $\pm$ 61,58 B
<i>M. minima</i>	Aftis	634,56 $\pm$ 73,52 A
	Ath Saâda	605,78 $\pm$ 69,67 A

Tableau XIX : Résultats du Test z réalisé sur la surface des grains de pollen des populations analysées de *Medicago* L.

	z (observé)	z (théorique)	p-value (bilatérale)
<i>Medicago arabica</i>	-25,852	1,960	< 0,0001
<i>Medicago laciniata</i>	-27,736	1,960	< 0,0001
<i>Medicago minima</i>	-0,450	1,960	0,652

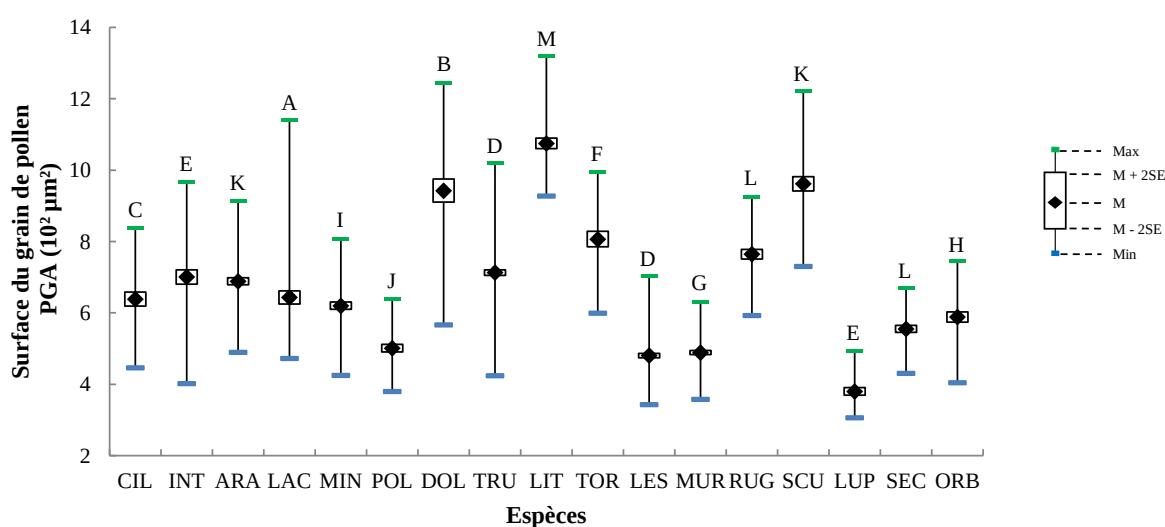


Fig. 22. Variation interspécifique de la surface des grains de pollen chez les espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum. INT : *M. intertexta*, CIL : *M. ciliaris*, ARA : *M. arabica*, LAC : *M. laciniata*, MIN : *M. minima*, POL : *M. polymorpha*, DOL : *M. doliata*, TRU : *M. truncatula*, LIT : *M. littoralis*, TOR : *M. tornata*, LES : *M. lesinsii*, MUR : *M. murex*, RUG : *M. rugosa*, SCU : *M. scutellata*, LUP : *M. lupulina*, SEC : *M. secundiflora*, ORB : *M. orbicularis*. Les différentes lettres en majuscule sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher ($P = 0.05$).

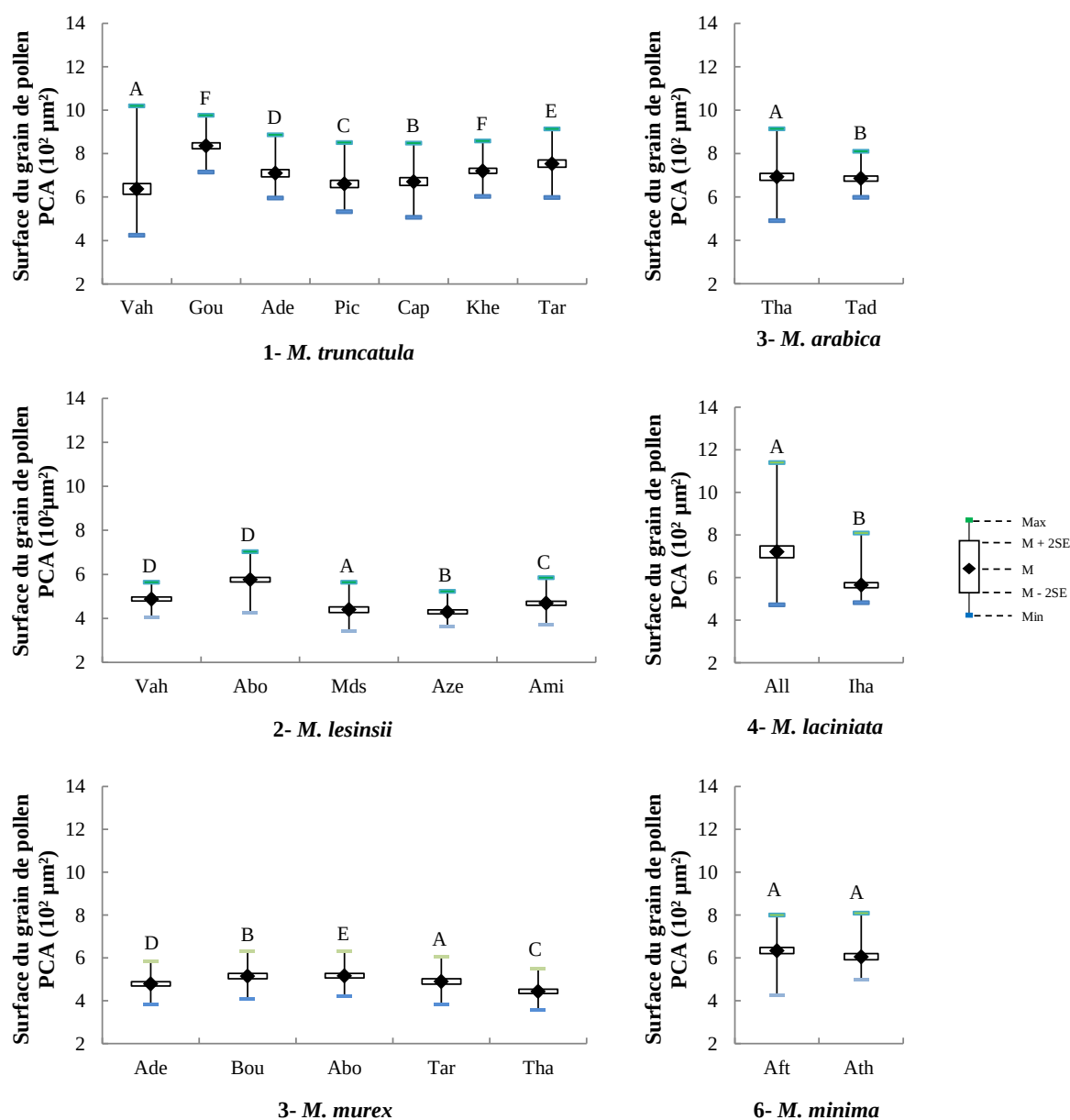


Fig. 23. Variation intraspécifique de la surface des grains de pollen chez les populations du genre *Medicago* échantillonnées dans la région de Béjaïa (Nord-Est algérien). Max : maximum, M : moyenne; SE : erreur standard, Min : minimum, Vah : Vahloul, Gou : Gouraya, Ade : Adekar, Pic : Pic des Singes, Cap : Cap Carbon, Khe : Kherrata, Tar : Targa Ouzemmour, Abo : Aboudaou, Mds : Md Said Ouidir, Aze : Azekri, Ami : Amizour, Bou : Boukhiamia, Tha : Thamayelt, Tha : Thamayelt, Tad : Taddart Tamokrante, All : Allaghan, Iha : Ihadadden, Aft : Aftis, Ath : Ath Saâda. Les différentes lettres en majuscule sur les barres montrent des résultats significativement différents tel que révélé par le Test LSD de Fisher ($P = 0.05$).

DISCUSSION

DISCUSSION

Le présent travail porte sur une étude de la variabilité génétique des populations algériennes du genre *Medicago* L. en utilisant une approche cytogénétique et la palynologie. Nous nous sommes proposés dans un premier temps de déterminer le nombre chromosomique de 34 populations naturelles appartenant à 17 espèces du genre échantillonnées dans la vallée de la Soummam (Nord-Est algérien). Les observations portent sur des cellules mères de pollen en division. Dans un deuxième temps, des irrégularités méiotiques, en relation avec la viabilité pollinique et la taille du pollen sont analysées. Les résultats des travaux de cette thèse sont les premières observations en phase haploïde rapportées pour les populations algériennes du genre *Medicago*.

Les nombres chromosomiques de base évalués dans les populations analysées ($x=8$, $x=7$) ont déjà été signalés dans le genre *Medicago* par Heyn (1963), Simon (1965) et par Lesins et Lesins (1979). Selon Steele et al. (2010), le nombre chromosomique de base $x=8$ serait une plésiomorphie dans la tribu des Trifolieae. Le nombre chromosomique de base $x=7$ est interprété comme une innovation dérivant de $x=8$ suivi d'une restructuration chromosomique (Lesins et Lesins 1979). Comme dans *M. murex*, le génome de *M. polymorpha* serait issu d'une translocation du chromosome 8 sur le chromosome 3 en perdant la région centromérique et formant, ainsi de novo, un long satellite (Lesins et Lesins 1979). D'ailleurs, ce long satellite est parfois pris dans certains travaux pour un huitième chromosome. De plus, la phylogénie du genre montre que *M. polymorpha* et *M. murex* forment un groupe monophylétique appelé «Clade *Polymorpha*» (Steele et al. 2010). Selon la phylogénie des séquences chloroplastiques et nucléaires (trnK / matK, GA- 3ox1), le nombre de base apomorphique $x=7$ est survenu quatre fois dans le genre.

Les dénombrements chromosomiques $2n = 2x = 14$, $2n = 2x = 16$ et $2n = 30$, recensés pour les espèces analysées sont en accord avec ceux obtenus par plusieurs auteurs (Ghimpu 1928, 1929, 1930, Fryer 1930, Tschechow 1933, Tischler 1934, Cooper 1935, Heiser et Whitaker 1948, Polya 1948, Larsen 1955, Heyn 1956, 1963, Love et Love 1956, Mulligan 1957, Clement 1962, Mariani 1963, Simon et Simon 1965, Gadella et Kliphuis 1966, 1968, 1970, Podlech et Dieterle 1969, Majovsky et al. 1970, Fernandes et Santos 1971, 1978, Kozuharov et al. 1972, Labadie 1976, Sareen et Trehan 1976, 1977, Natarajan 1978,

Abdelguerfi et Guittonneau 1979, 1989, Kliphuis et Wieffering 1979, Lesins et Lesins 1979, Bir et Kumari 1980, Magulaev 1980, 1992, Van Loon et Kieft 1980, Agarwal et Gupta 1983, Baughan et Elgin 1984, Abdelguerfi et al. 1988, Schlarbaum, et al. 1989, Kumari et Bir 1990, Mariani et Falistocco 1990, 1991, Karshibaev 1992, Piccirilli et Arcioni 1992, Khatoon et Ali 1993, Mariani et al. 1996, Oberprieler and Vogt 1996, Karadağ et Gülcan 1997 *in* Rice et al. 2014, Ibragimova 1999, Falistocco et al. 2002, Fyad-Lameche et al. 2016, Rajpal et al. 2022). Cependant, certains rapportent des comptes différents avec des nombres de base également différents. En effet, Humphries et al. (1978) et Vogt et Aparicio (1999) trouvent $2n = 14$ chez *M. truncatula* Gaertn. Pour *M. polymorpha*, plusieurs auteurs (voir Rani et al. 2012) trouvent $2n = 16$ avec $x = 8$. Pour ce taxon, le nombre déviant $2n = 16$ est considéré comme étant dû à une erreur d'identification de l'espèce ou vraisemblablement au nombre surestimé attribué à la présence d'une paire de chromosomes avec de grands satellites (Kamari et al. 1996). Eraç et Tokluoglu (1983) attribuent $2n = 2x = 14$ chromosomes à *M. scutellata*. Cependant, Small et al. (1993) ont démontré que ce compte est erroné.

A l'exception de *M. rugosa* et *M. scutellata* qui sont tétraploïdes, aucun cytotype tétraploïde ou aneuploïde n'est observé dans nos échantillons. Ceci est conforme aux résultats obtenus par une grande partie des auteurs pour les espèces étudiées (Simon et Simon 1965, Lesins and Lesins 1979, Schlarbaum et al. 1984, Mariani et al. 1996, Small 2011, Sadeghian and Hesamzadeh Hejazi 2014). Cependant, des niveaux de polyploïdie différents sont signalés pour quatre espèces (*M. intertexta*, *M. lupulina*, *M. orbicularis*, *M. polymorpha*) par certains auteurs. Tel que rapporté par Fernandes et Santos De Fatima (*in* Kamari et al. 1996), mais pas confirmé par Lesins et Lesins (1979), l'échantillon de *M. intertexta* (L.) Miller récolté au Portugal est tétraploïde ($2n = 32$). Deux cytotypes tétraploïdes sont rapportés pour *M. lupulina* : un cytotype $2n = 32$ rapporté par certains auteurs (Semerenko 1989, Kodama 1989; Heyn 1956; Mariani 1963 ; Kodama 1967) et un cytotype à $2n=30$ chromosomes a été rapporté par Colombo et al. (1987) dans une seule collection italienne. Selon Small (2011), le premier cytotype est assez rare et confiné à l'Europe par contre le deuxième serait le résultat d'un doublement du nombre de chromosomes d'un cultivar diploïde ($2n = 16$) lors des essais de sélection. Larsen (1952) et Lesins (1952) signalent un tétraploïde naturel de *M. orbicularis* à $2n=4x=32$. Plus tard, Small (2011) déclare que c'est un tétraploïde induit artificiellement. Récemment, dans une étude d'ensemble sur les Angiospermes, le niveau tétraploïde avec $2n = 4x = 32$ est signalé en Inde par Rani et al. (2014) chez *M. polymorpha* L. Il est à noter que le

cytotype tétraploïde doit être revérifié car la polyploïdie est relativement rare parmi les espèces annuelles de *Medicago*. En effet, selon Small (2011), seuls *M. ovalis*, *M. rugosa* et *M. scutellata* sont certainement tétraploïdes. Cependant, des formes aneuploïdes sont également rapportées pour *M. ciliaris* (L.) Krock, *M. tornata* (L.) Mill. et *M. lupulina* par certains auteurs. En 1956, Heyn trouve dans une accession de *M. ciliaris* du Moyen-Orient un nombre chromosomique diploïde $2n = 18$ ($2n = 16 + 2B$). Cependant, Clement (1962) et Lesins et Lesins (1979) émettent des réserves à cette possibilité et considèrent les chromosomes surnuméraires « B » comme étant des satellites détachés, et ne représentant pas des chromosomes entiers. Plus tard, Abdelguerfi et Guittonneau (1979) dans une population algérienne et Kamari et al. (1996) dans une population tunisienne rapportent de nouveau ce nombre de $2n = 18$ chromosomes. En parallèle, Agarwal and Gupta (1983) signalent un nombre aneuploïde de $2n=18$ ($2n=2x=16+2B$) dans une accession de *M. tornata* obtenue de la station de recherche d'Ottawa. D'autre part, des cytotypes aneuploïdes à $2n=18$ ($2n=2x=16+2B$) ont été rapportés par Xu et al. 1992 et Zhang et al. (1993) en chine et Vitek et al. (1992 in Rice et al. 2014) en Autriche pour *M. lupulina*.

Le nombre chromosomique de $2n = 30$ rencontré dans nos populations de *M. rugosa* et *M. scutellata* a été signalé pour la première fois par Bauchan et Elgin (1984) dans 72 accessions de *M. scutellata* et 37 accessions de *M. rugosa*. Ces auteurs ont souligné que ces deux espèces possèdent deux paires de chromosomes avec de long satellites ; ce qui aurait conduit à des dénombrements chromosomiques antérieures de $2n = 32$ erronés. Ils ont également suggéré que ces deux espèces sont allotétraploïdes dérivées de l'hybridation interspécifique entre deux espèces une à $2n = 16$ et l'autre à $2n = 14$ suivi d'un dédoublement chromosomique spontané.

Mariani et al. (1996) ont entrepris une étude cytogénétique classique (comparaison des caryotypes) et moléculaire (RFLP) sur *M. rugosa* et *M. scutellata* et les espèces diploïdes à $2n=2x =16$ et à $2n=2x=14$ ayant une affinité avec elles. Les résultats de cette étude soutiennent l'hypothèse de l'origine allopolyploïde et il en ressort que les deux espèces tétraploïdes semblent avoir un ancêtre commun et proviendraient d'un seul événement d'hybridation. Les auteurs suggèrent que les géniteurs probables de *M. rugosa* et *M. scutellata* seraient *M. intertexta* ou *M. muricoleptis* pour l'espèce à $2n=2x =16$ et *M. polymorpha* ou *M. murex* pour l'espèce à $2n=2x=14$. Cependant, des investigations phylogénétiques ultérieures,

basées sur les gènes nucléaires (ITS, ETS) n'ont pas appuyé l'origine commune des deux espèces (Bena et al. 1998).

Une étude récente basée sur les techniques de cytogénétique moléculaires (FISH, GISH) est menée pour étudier les caryotypes $2n = 14$ et $2n = 30$ et vérifier l'hypothèse de l'origine allopolyploïde de *M. scutellata* et *M. rugosa*. L'hybridation fluorescente *in situ* a mis en évidence deux sites d'ADNr 45S et deux sites d'ADNr 5S chez tous les cytotypes diploïdes à $2n = 2x = 14$ et chez *M. rugosa* tandis que *M. scutellata* présente quatre sites d'ADNr 45S et quatre sites d'ADNr 5S. Les expériences GISH ont démontré une absence d'affinité génomique entre *M. scutellata* et *M. rugosa* ; ce qui soulève des doutes sur leur origine commune supposée. De même, les expériences utilisant les ADN génomiques à $2n = 14$ comme sondes pour les chromosomes de *M. scutellata* et *M. rugosa*, et *vice versa*, n'ont donné aucun signe d'hybridation utile pour identifier les géniteurs à $2n = 14$ chromosomes. Ce qui a conduit à l'exclusion des diploïdes actuels à $2n = 14$ chromosomes de la liste des géniteurs présumés des deux espèces tétraploïdes. Ce résultat suggère des voies d'évolution alternatives, telles que la formation de tétraploïdes ($2n = 32$) et les événements de dysploïdie ultérieurs conduisant à la réduction du nombre de chromosomes. La réduction du nombre de chromosomes sous une forme autotétraploïde semble une possibilité puisque toutes les espèces annuelles de *Medicago* sont auto-pollinisatrices. Le système exclusif d'auto-pollinisation de ces espèces contredit la théorie de l'origine allotétraploïde, soit à partir de croisements $2n = 14 \times 2n = 16$ ou $2n = 16 \times 2n = 16$ (Falistocco 2019).

D'autres comptes sont également signalés dans la littérature pour *M. scutellata* : $2n = 14$ (Eraç et Tokluoglu 1983), $2n = 16$ (Ghimpu 1928 ; Fernandes et al. 1977, Fernandes et Queiros 1978, Baltisberger et al. 2006), $2n = 28$ (Abdelguerfi et Guittonneau 1979, Abdelguerfi et al. 1988), $2n = 30$ (Bauchan et Elgin 1984, Mariani et Falistocco 1991, Mariani et al. 1996 ; Karadağ et Gülcan 1997 in Rice et al. 2014) et $2n = 32$ (Ghimpu 1928, Fryer 1930, Heyn 1956, 1963, Clement 1962, Simon et Simon 1965, Bolkhovskikh et al. 1969 in Rice et al. 2014, Dahlgren et al. 1971, Nilsson and Lassen 1971, Lesins et Lesins 1979, Agarwal et Gupta 1983, Zhang et al. 1993, Oberprieler and Vogt 1996).

Small et al. (1993) ont démontré que le compte de $2n = 14$ d'Eraç et Tokluoglu (1983) est erroné.

M. murex Willd. ($2n = 14$) et *M. lesinsii* Small ($2n = 16$) forment un complexe d'espèces dont la discrimination morphologique reste toujours discutée malgré la disparité caryologique.

Le nombre chromosomique attribué à *M. murex* était $2n = 16$ (Fryer, 1930; Heyn, 1956; Clement, 1962; Simon et Simon, 1965). Lesins et al. (1970) sont les premiers à découvrir les deux compléments chromosomiques de $2n = 16$ et $2n = 14$ chez *M. murex*. L'étude de ces deux cytotypes a révélé que les deux cytotypes sont inter-stériles et que le cytotype à $2n = 14$ est plus répandu dans l'aire de répartition de *M. murex* que le cytotype à $2n = 16$. L'analyse des chromosomes méiotiques au stade pachytène indiquent que le type $2n = 14$ est probablement issu du type $2n = 16$ par translocation du chromosome 8 (plus petit) sur le chromosome 3 avec perte de la région centromérique du chromosome 8 tout en formant un long satellite.

Lesins et Lesins (1979) utilisent la présence ou l'absence de taches blanches sur les feuilles pour distinguer entre les deux compléments chromosomiques :

- Le complément chromosomique à $2n = 2x = 16$ correspondant à *M. murex* ssp. *murex* présente des taches blanches sur les feuilles.
- Le complément chromosomique à $2n = 2x = 14$ correspondant à *M. murex* ssp. *sphaerocarpos* ne présente pas de tache blanche sur les feuilles.

Small et Brookes (1985) ont scindé le complexe en deux espèces distinctes :

- Le cytotype $2n = 2x = 14$ correspondant à *M. murex* Willd. présente des folioles à marge rhomboïdale, 1 à 6 fleurs par grappe et des gousses avec trois sillons sur la suture dorsale.
- Le cytotype à $2n = 2x = 16$ correspondant à *M. lesinsii* Small présente des folioles tronquées à émarginées, 1 rarement 2 fleurs par grappe et des gousses à suture dorsale lisse.

Abdelguerfi et Guittonneau (1989) utilisent la présence d'une dépression au niveau de la radicule pour discriminer *M. heterocarpa* Spach. (cytotype à $2n = 2x = 16$) de *M. murex* Willd (cytotype $2n = 2x = 14$).

Pour Jauzein (1995), le complexe ne comporte qu'une seule espèce avec deux cytotypes :

- Le cytotype $2n = 2x = 16$ correspondant à *M. murex* ssp *heterocarpa* présente des folioles émarginées souvent avec des taches blanches ou des macules pourpres et des gousses à suture dorsale lisse.
- Le cytotype $2n = 2x = 14$ correspondant à *M. murex* ssp. *murex* présente des folioles arrondies bien vertes et des gousses à suture dorsale sillonnée.

Dans la monographie de Small (2011) :

- - Le cytotype $2n = 2x = 16$ correspondant à *M. murex* Willd.
- - Le cytotype $2n = 2x = 14$ correspondant à *M. sphaerocarpos* Berth.

Des études de cytogénétique moléculaire basées sur l'hybridation fluorescente *in situ* (FISH) et l'hybridation génomique *in situ* (GISH) ont fourni la preuve définitive de l'affinité génomique entre *M. murex* ($2n = 14$) et *Medicago lesinsii* E.Small ($2n = 16$), en révélant que les deux espèces partageaient le même génome (Falistocco et al. 2002) et confirmant l'hypothèse de Lesins et al. (1970) selon laquelle *M. murex* est originaire de *M. lesinsii* suite à la réduction du nombre de chromosomes.

Dans toutes les phylogénies moléculaires (Bena 2001, Maureira-Butler et al. 2008, Steele et al. 2010) *M. murex* et *M. lesinsii* forment un groupe monophylétique ; ce qui soutient l'hypothèse de l'origine commune.

L'analyse du comportement des chromosomes méiotiques en métaphase I est essentielle pour formuler des programmes de sélection adéquats. Les échantillons analysés montrent des associations exclusivement en bivalents. Ces appariements en bivalents sont une condition préalable à une ségrégation équilibrée (Da Ines et al. 2014). Ils génèrent également de nouvelles combinaisons d'allèles qui augmentent la diversité génétique (Naranjo 2012).

Les hybridations naturelles rapportées dans le complexe *M. littoralis* - *M. truncatula* - *M. tornata* (Heyn 1963, Lesins et Lesins 1979) semblent absentes dans la population de *littoralis* puisque la méiose paraît régulière. Le faible taux d'anomalies méiotiques pourrait expliquer son homogénéité morphologique et par conséquent, la population étudiée peut correspondre à la forme «pure» de *M. littoralis*. D'autre part, bien que la population Vahloul de *M. truncatula* se présente morphologiquement homogène, elle montre de nombreuses anomalies, un faible taux de viabilité pollinique et un pollen de taille hétérogène suggérant

une hybridation naturelle potentielle avec certaines espèces apparentées telles que *M. littoralis* ou *M. tornata*.

L'anomalie méiotique la plus courante dans les échantillons étudiés est la cytomixie. Elle correspond à la migration de la chromatine entre les méiocytes à travers des canaux cytoplasmiques. Ce transfert de chromatine est sous contrôle génétique mais peut être influencé par les conditions environnementales, comme l'ont préconisé Ranjbar et al. (2011a) dans une étude sur *Trigonella spruneriana* Boiss. Les échantillons analysés présentent des taux de cytomixie variables. Dans le genre *Astragalus*, le taux de cytomixie est relativement faible, variant de 0% à 3,82% (Ranjbar et al. 2011b). En revanche, ce taux peut atteindre 45% dans le genre *Lotus* (Sheidai et Jalilian 2006). Chez *Medicago* L., les rares études cytomictiques rapportées portent souvent sur des taxons polyploïdes. Le taux de cytomixie noté pour l'espèce tétraploïde *M. sativa* atteint 46% (Bellucci et al. 2003). Ranjbar et al. (2011b) signalent que la cytomixie chez *Astragalus* semble plus répandue parmi les taxons polyploïdes que dans les taxons diploïdes. En revanche, chez les Solanacées, Singhal et Kumar (2008) observent plutôt les taux les plus élevés chez les diploïdes.

En général, l'activité cytomictique est maximale au début de la prophase I en raison du transfert parallèle de facteurs trophiques et de molécules 'signal' assurant la synchronisation de la méiose (Mursalimov et al. 2013). Chez *M. sativa*, le transfert de la chromatine est principalement détecté dans la prophase I et rarement dans stades ultérieurs (Bellucci et al. 2003). Dans les échantillons analysés, la cytomixie est observée dans tous les stades allant du début de la prophase I à l'étape de la microspore. Ces constatations sont similaires à celles de Ranjbar et al. (2011b) dans *Astragalus cyclophyllos*, de Jeelani et al. (2012) dans *Lotus corniculatus* et de Kaur et Singhal (2014) dans *Nepeta govaniensis*.

Le transfert de chromatine, à travers un ou plusieurs canaux ou par contact direct entre deux ou plusieurs cellules, observé dans les populations analysées est également rapporté par plusieurs auteurs pour d'autres taxons tels que *Medicago sativa*, *Lotus corniculatus* et *Astragalus cyclophyllos* (Bellucci et al. 2003, Sheidai et Jalilian 2006, Ranjbar et al. 2011b).

Les ponts chromatiques enregistrés dans les échantillons de *M. lesinsii*, *M. rugosa*, *M. minima*, *M. scutellata*, *M. polymorpha*, *M. murex*, *M. intertexta*, *M. truncatula*, *M. ciliaris*, *M. tornata* et chez *M. doliata* sont également signalés à des fréquences variables chez certaines espèces telles que *Onobrychis chorassanica* (Ranjbar et al. 2010), *Trigonella spruneriana*

(Ranjbar et al. 2011a) et *Calamagrostis emodensis* (Saggoo et Kumari 2013). Dans le genre *Passiflora* (Passifloraceae), ce taux peut atteindre 26% (Souza et Pereira 2011). Les ponts chromatiques pourraient s'expliquer soit par des réarrangements chromosomiques tels que des inversions paracentriques hétérozygotes (Ruvalcaba-Ruiz et Rodríguez-Garay 2002, Elrod et Stansfield 2003) soit par une coupure du double-brin sans réparation induite par une mutation de l'enzyme *Spo11* (Horlow et Doutriaux 2003).

Les divisions asynchrones observées chez *M. intertexta*, *M. laciniata*, *M. minima*, *M. polymorpha*, *M. truncatula*, *M. lesinsii*, *M. murex*, *M. rugosa* et chez *M. scutellata* résulteraient d'une mutation affectant le point de contrôle "checkpoint" du fuseau achromatique (Risso- Pascotto et al. 2003). Dans ce cas, une seule cellule de la dyade progresse dans le cycle cellulaire tandis que l'autre défectueuse reste bloquée à la métaphase II. Les taux enregistrés pour cette irrégularité sont variables dans les échantillons analysés. Des taux variables sont également signalés chez de nombreuses espèces de légumineuses. Pour référence, les taux varient de 0,41% à 0,79% chez *Trigonella* et de 0 à 24,98% chez *Astragalus* (Ranjbar et al. 2011a, Ranjbar et Jahanian 2013, Jahanian et Sarpoushi 2014).

Les micronoyaux, l'autre anomalie enregistrée dans nos échantillons, serait causée par la condensation de la chromatine provenant de la cytomixie ou des fragments de ponts chromatiques. Ces micronoyaux peuvent être, ensuite, éliminés par cytokinèse ou par bourgeonnement, produisant des microcytes stériles (Baptista-Giacomelli et al. 2000, Kiihl et al. 2011). La revue de la bibliographie révèle que chez les Angiospermes, le taux de micronoyaux varie en fonction du niveau de ploïdie. Ainsi, chez les taxons diploïdes, il varie de 0% chez *Trigonella spruneriana* à 1,66% chez *Astragalus ebenoides* (Ranjbar et al. 2011a, Ranjbar et Jahanian 2013). Toutefois, chez les taxons tétraploïdes, ce taux peut varier de 0% chez *Astragalus carmanicus* à 5,52% chez *Vicia pallida* (Singhal et Kaur 2011, Jahanian et Sarpoushi 2014). Chez l'espèce arboricole octoploïde *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae), ce taux peut atteindre 9,61% (Godoy et al. 2012).

Les polyades ou cellules multipolaires observées chez *M. truncatula*, *M. murex*, *M. intertexta*, *M. scutellata* et chez *M. rugosa* seraient le résultat de plusieurs mutations telles que *ms28* et *ms17*, qui affectent la formation du fuseau achromatique bipolaire (Albertsen et Phillips 1981, Golubovskaya et Distanova 1986). Une autre cause avancée par Caetano-Pereira et Pagliarini (2001) fait référence au rôle des éléments transposables. Des anomalies

d'orientation du fuseau sont rapportées chez plusieurs espèces telles que *Agropyron cristatum*, *Carthamus tinctorius*, *Thunbergia mysorensis*, *Aloysia lycioides*, *Zea mays* (in Caetano-Pereira et Pagliarini 2001). Cette anomalie est rapportée à des taux variables dans de nombreuses espèces de légumineuses. Nous citons par exemple le taux de 0,13% chez *Onobrychis chorassanica*, de 0,32% dans *Astragalus carmanicus*, et de 10,98% dans *Vicia pallida* (Ranjbar et al. 2010, Singhal et Kaur 2011, Jahanian et Sarpoushi 2014).

L'étude de la viabilité du pollen montre une importante variation intra et interspécifique. Cette variation significative du taux de viabilité est déjà signalée au sein des populations et entre les espèces du genre *Medicago* (Simon et Millington 1967, Lesins et Erac 1968, Singh et Lesins 1972). Parfois, les hybrides montrent des taux similaires à ceux des taxons parentaux (Simon et Millington 1967).

Nos échantillons montrent également une importante variation interspécifique de la taille du pollen. Pour ce caractère, il n'y a pas de données dans la bibliographie pour le genre *Medicago*. Cependant pour d'autres espèces, certains auteurs, tels que Kumar et al. (2010), expliquent cette hétérogénéité de la taille du pollen par la présence d'anomalies méiotiques.

En conclusion, les populations étudiées de *Medicago* dans la vallée de la Soummam (Nord-Est de l'Algérie) montrent une méiose régulière avec la présence exclusive de bivalents. À la métaphase I, huit bivalents sont détectés chez *M. truncatula* Gaertn., *M. littoralis* Rohde ex Lois., *M. intertexta* (L.) Miller, *M. ciliaris* (L.) Krockner, *M. arabica* (L.) Huds., *M. laciniata* (L.) Miller, *M. minima* (L.), *M. doliata* Carmign., *M. tornata* (L.) Mill., *M. lesinsii* E. Small., *M. secundiflora* Durieu, *M. lupulina* L. et *M. orbicularis* (L.) Bart. et 7 bivalents chez *M. polymorpha* L. et *M. murex* Will, révélant, ainsi, la nature diploïde de ces espèces. Chez *M. rugosa* et *M. scutellata*, 15 bivalents sont détectés en métaphase I ; ce qui indique leur nature tétraploïdes. Les anomalies méiotiques relatives à la cytomixie, aux cellules multipolaires, aux micronoyaux, aux divisions asynchrones et aux ponts chromatiques semblent être en corrélation avec la taille et la viabilité du pollen. Ces anomalies méiotiques constitueraient des mécanismes potentiels à l'origine de la variabilité génétique dans les populations naturelles du genre *Medicago* L. Vu cette importante source de matériel génétique, les espèces de *Medicago*, notamment les annuelles, peuvent être utilisés dans les programmes d'amélioration de la luzerne pour valoriser, améliorer et augmenter la production agricole.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

La variabilité génétique de trente quatre populations naturelles algériennes du genre *Medicago* L. est appréhendée par une approche cytogénétique et par une analyse du pollen. L'étude repose sur un échantillonnage effectué dans la vallée de la Soummam dans le Nord-est algérien. Les dix sept espèces visées par cette étude sont : *M. truncatula* Gaertn., *M. littoralis* Rohde ex Lois., *M. intertexta* (L.) Miller, *M. ciliaris* (L.) Krockner, *M. Arabica* (L.) Huds, *M. laciniata* (L.) Miller, *M. minima* (L.) et *M. polymorpha* L., *M. doliata* Carmign., *M. tornata* (L.) Mill., *M. lesinsii* E. Small., *M. murex* Willd, *M. rugosa* Desr., *M. scutellata* (L.) Miller, *M. orbicularis* (L.) Bart., *M. secundiflora* Durieu, *M. lupulina* L.

Les dénombrements chromosomiques effectués sur des cellules mères de pollen en métaphase I indiquent l'existence de trois cytotypes chez les populations étudiées. Un cytotype diploïde avec un nombre de base de sept chromosomes ($2n=2x=14$) est révélé chez *M. murex* Willd. et chez *M. polymorpha* L.. Un autre cytotype diploïde avec un nombre de base de huit chromosomes ($2n=2x=16$) est retrouvé chez *M. truncatula* Gaertn., *M. littoralis* Rohde ex Lois., *M. intertexta* (L.) Miller, *M. ciliaris* (L.) Krockner, *M. arabica* (L.) Huds, *M. laciniata* (L.) Miller, *M. minima* (L.), *M. doliata* Carmign., *M. tornata* (L.) Mill., *M. lesinsii* E. Small, *M. secundiflora* Durieu, *M. lupulina* L. et *M. orbicularis* (L.) Bart.. Enfin, un cytotype à $2n=30$ chromosomes (15 bivalents) est révélé chez *M. rugosa* Desr. et chez *M. scutellata* (L.)

Les taxons étudiés présentent un appariement et une ségrégation chromosomique réguliers en division méiotique. Les cellules mères de pollen analysées ne montrent que des associations en bivalents. Aucun multivalent ni univalent n'est observé.

De nombreuses anomalies avec des taux relativement élevés (25%) sont détectées, notamment la cytomixie, les ponts chromatiques, les divisions asynchrones, les micronoyaux et les cellules multipolaires. L'espèce *M. littoralis* se distingue par un taux d'anomalies le plus faible.

L'anomalie la plus commune est la cytomixie. Les espèces *M. arabica*, *M. polymorpha*, *M. laciniata* et *M. minima* (Sect. *Leptospirae*) présentent les taux les plus élevés dépassant 22,45%. Les autres échantillons montrent des taux variables. La cytomixie est

observée du début de la méiose jusqu'à la formation de la microspore. Le transfert de chromatine est effectué soit par un, soit par plusieurs canaux chez toutes les espèces analysées. Il se produit également par contact direct entre deux ou plusieurs cellules.

Une autre anomalie constatée chez *M. lesinsii*, *M. rugosa*, *M. minima*, *M. scutellata*, *M. polymorpha*, *M. murex*, *M. intertexta*, *M. truncatula*, *M. ciliaris*, *M. tornata* et *M. doliata* correspond aux ponts chromatiques à des taux allant de 0,12 % chez *M. lesinsii* à 2,03% chez *M. doliata*.

Les divisions asynchrones notées en anaphase II chez *M. intertexta*, *M. laciniata*, *M. minima*, *M. polymorpha*, *M. truncatula*, *M. lesinsii*, *M. murex*, *M. rugosa* et chez *M. scutellata* présentent des taux variant de 0,03% à 1,32%.

Les micronoyaux sont observés chez *M. minima*, *M. secundiflora*, *M. lupulina*, *M. murex*, *M. rugosa*, *M. lesinsii*, *M. scutellata*, *M. orbicularis*, *M. doliata*, *M. intertexta*, *M. tornata* et chez *M. truncatula*.

La dernière anomalie détectée dans les taxons analysés est sous forme de cellules multipolaires. Dans ce cas, le produit méiotique ultime correspond aux polyades au lieu de tétrades. Cette anomalie est observée uniquement chez *M. truncatula*, *M. murex*, *M. intertexta*, *M. scutellata* et chez *M. rugosa*.

Pour le caractère viabilité pollinique, une variation intra et interpopulation est notée. *M. littoralis* présente le taux le moins variable avec un pourcentage de 99,14%. En revanche, *M. laciniata* montre une variabilité importante allant de 0 à 99,54% avec une valeur moyenne relativement basse (83,65%).

Le taux de la viabilité pollinique semble inversement proportionnel aux taux d'anomalies méiotiques avec un coefficient de Pearson de - 0,74 ($p = 0,05$).

La taille moyenne du pollen varie de $379,76 \mu\text{m}^2 \pm 53,37$ chez *M. lupulina* à $1074,93 \mu\text{m}^2 \pm 72,32$ chez *M. littoralis*. *M. laciniata* montre des grains de pollen de taille hétérogène; avec un coefficient de variation de 20,53%. Il convient de noter que *M. littoralis* avec son taux le plus faible d'anomalies se distingue des autres espèces par la grande taille et l'homogénéité de son pollen.

De nombreuses questions demeurent encore sans réponse concernant l'histoire évolutive de *Medicago* L. tel que l'origine de certains cytotypes à $2n=2x=14$ et l'origine du cytotype à $2n=30$. L'utilisation des techniques de cytogénétiques moléculaires avancées (FISH, GISH) pourrait clarifier les relations génomiques entre les espèces et détecter les réarrangements structuraux des chromosomes. Des expériences systématiques de GISH pourraient aider à identifier les géniteurs de *M. rigidula*, *M. constricta*, *M. praecox*, *M. polymorpha* et *M. rigiduloides* qui sont à $2n=2x=14$ et dont les origines sont encore inconnues. En outre, une combinaison de caractéristiques caryotypiques, y compris les emplacements des sites d'ADNr, pourrait aider à détecter des réarrangements chromosomiques importants impliqués dans les changements de caryotype ayant conduit à la dysploïdie descendante dans la lignée polyploïde *M. rugosa* / *M. scutellata*.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdelguerfi, A., Abdelguerfi-Berrekia, R., Guittonneau, G. G., 1988a: Contribution à l'étude des espèces spontanées du genre *Medicago* L. en Algérie. III. Dénombrement chromosomique chez 35 populations de 17 espèces. Annales de l'Institut national agronomique - El Harrach 12, 342–354.
- Abdelguerfi, A., Chapot, J.Y., Conesa, A.P., Roseau, R., 1988b: Contribution à l'étude des espèces spontanées du genre *Medicago* L. en Algérie. 1. Répartition des espèces en fonction des facteurs du milieu. Annales de l'Institut national agronomique - El Harrach 12, 304–328.
- Abdelguerfi, A., Guittonneau, G.G., 1989 : Morphologie, écologie et répartition du *Medicago heterocarpa* Spach (= *M. lesinsii* Small) en Algérie, espèce méditerranéenne du complexe *M murex* Willd. Candollea, 44, 423-433.
- Abdelguerfi, A., Guittonneau, G. G., 1979: IOPB Chromosome Number Reports LXIV, Taxon 28, 392–393.
- Agarwal, K., Gupta, P. K., 1983: Cytological studies in the genus *Medicago* Linn. Cytologia 48, 781-793.
- Albertsen, M. C., Phillips, R. L., 1981: Developmental cytology of 13 genetic male sterile loci in maize. Canadian Journal of Genetics and Cytology 23, 195–208.
- Amouri, A.A., Fyad-Lameche, F. Z., 2012: Analyse comparative de la tolérance à la salinité du gamétophyte mâle et du sporophyte chez *Medicago* au stade germination. Acta Botanica Malacitana 37, 93–102.
- Baltisberger, M., Aechimann, D., Charpin, A. Jeanmonod, D. 2006: Chromosome numbers counted by the late Gilbert Bocquet. Candollea, 61, 61-70.
- Baptista-Giacomelli, F. R., Pagliarini, M. S., Almeida, J. L., 2000: Meiotic behavior in several Brazilian oat cultivars (*Avena sativa* L.). Cytologia 65, 371–378.
- Bauchan, G. R. , Elgin, J. J. H., 1984: A new chromosome number for the genus *Medicago*. Crop Sci. (Madison) 24, 193–195.

- Bauchan, G.R., 2009: Alfalfa (*Medicago sativa* ssp. *sativa* (L.) L. & L.). In: Singh, R.J. (ed.) Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement: Forage Crops. Vol. 5, Chapter 2. pp. 11– 39. <https://doi.org/10.1201/9781420047400.ch2>
- Bellucci, M., Roscini. C., Mariani, A., 2003: Cytomixis in Pollen Mother Cells of *Medicago sativa* L. Journal of Heredity 94, 512–516.
- Bena, G., 2001: Molecular phylogeny supports the morphologically based taxonomic transfer of the "medicagoid" *Trigonella* species to the genus *Medicago* L. Plant Syst. Evol. 229, 217–236.
- Bena, G., Jubier, M. F., Olivieri, I., Lejeune, B., 1998 : Ribosomal external and internal transcribed spacers: Combined use in the phylogenetic analysis of *Medicago* (Leguminosae). J. Mol. Evol. 46, 299–306.
- Bir, S. S., Kumari, S., 1980: Cytological evolution of the leguminous flora of the Punjab plain. Recent Res. Pl. Sci. (New Delhi). 7, 252–260.
- Bolton, J. L., 1962: Alfalfa: Botany, Cultivation and Utilization. Interscience Publishers, New York, USA
- Bouayed Abdelmoula, N., 2004 : Apport de la cytogénétique moléculaire au diagnostic des anomalies chromosomiques. Ann. Biol. Clin. 62 : 629-637
- Bouton, J. H., 1996: New uses for alfalfa and other « old » forage legumes. In : J. Janick (ed.), Progress in new corps. ASHS Press, Alexandria, VA. p. 251-259.
- Brewer, G. J., Sorensen, E. L., Horber, E. K. and Kreitner, G. L., 1986 : Alfalfa stem anatomy and potato leafhopper (Homoptera : Cicadellidae) resistance. Journal of Economic Entomology 79l, 1249-1253.
- Brown, V. K, Lawton, J. H., 1991: Herbivory and the evolution of leaf size and shape. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 333, 265–272.
- Brummer, E. C., Bouton, J. H., 1991: Plant traits associated with grazing-tolerant alfalfa. Agronomy Journal 83, 996-1000.
- Caetano-Pereira, C. M., Pagliarini, M. S., 2001: A new meiotic abnormality in *Zea mays*: multiple spindles associated with abnormal cytokinesis in both divisions. Genome 44, 865–871.

- Cannon, S. B., Sterck, L., Rombauts, S., Sato, S., Cheung, F., Gouzy, J., Wang, X., Mudge, J., Vasdewani, J., Schiex, T., Spannagl, M., Monaghan, E., Nicholson, C., Humphray, S. J., Schoof, H., Mayer, K. F., Rogers, J., Quétier, F., Oldroyd, G. E., Debellé, F., Cook, D. R., Retzel, E. F., Roe, B. A., Town, C. D., Tabata, S., Van de Peer, Y., Young, N. D., 2006: Legume genome evolution viewed through the *Medicago truncatula* and *Lotus japonicus* genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103, 14959–14964.
- Cardoso D., Pennington R.T., de Queiroz L.P., Boatwright J.S., Van Wyk B.-E., Wojciechowski M.F., Lavin M., 2013: Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89, 58–75
- Cheriet, D., Ouarts, A., Chekireb, D., Babaarbi, S., 2014: Phenotypic and symbiotic characterization of rhizobia isolated from *Medicago ciliaris* L. growing in Zerizer from Algeria. *African Journal of Microbiology Research* 8, 1763–1778.
- Chesneaux, M. T., 1974 : La multiplication végétative chez la luzerne. [Vegetative reproduction in alfalfa.] *Annales de l'amélioration des plantes* 24(1), 83-91.
- Christiansen, S., Abd El Monein, A. M., Cocks, P. S., Singh, M., 1996: Seed yield and hardseededness of two amphicarpic pasture legumes (*Vicia sativa* ssp. *amphicarpa* and *Lathyrus ciliolatus*) and two annual medics (*Medicago rigidula* and *M. noeana*). *Journal of Agricultural Science* 126, 421-427.
- Classen, D., Nozzolillo, C., Small, E., 1982: A phenolic-taxometric study of *Medicago* (Leguminosae). *Canadian Journal of Botany* 60, 2477–2495.
- Clement, W. M., 1962: Chromosome numbers and taxonomic relationships in *Medicago*. *Crop Science* 2, 25–28.
- Colombo, P., Marceno, C., Mazza, S., 1987 : Numeros cromosomaticos de plantas occidentales, 436--444. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44, 137–142.
- Cooper, D. C., 1935: Macrosporogenesis and embryology of *Medicago*. *Journal of agricultural research* 51, 471-477.
- D'Addabbo, T., Argentieri, M. P., Żuchowski, J., Biazzi, E., Tava, A., Oleszek, W., Avato, P., 2020: Activity of saponins from *Medicago* species against phytoparasitic nematodes. *Plants* 9, 443. doi:10.3390/plants9040443

- Da Ines, O., Gallego, M. E., White, C. I., 2014: Recombination-independent mechanisms and pairing of homologous chromosomes during meiosis in plants. *Molecular Plant* 7, 492–501.
- Dahlgren, I.R., Karlsson, T., Lassen, P., 1971: Studies on the flora of the Balearic Islands: I. Chromosome numbers in Balearic Angiosperms. *Botaniska Notiser* 124, 249-269.
- de Sousa, F., Bertrand, Y. J. K., Pfeil, B. E., 2016: Patterns of phylogenetic incongruence in *Medicago* found among six loci. *Plant Systematics and Evolution* 302, 493–513.
- de Souza, M. M., Pereira, T. N. S., Viana, A. P., Pereira, M. G., Bernacci, L. C., Sudré, C. P., Silva L. D. C., 2003 : Meiotic irregularities and pollen viability in *Passiflora edmundoi* Saco (Passifloraceae). *Caryologia* 56, 161-169.
- Dimitrova, D., Greilhuber, J., 2000: Karyotype and DNA – content evolution in ten species of *Crepis* (Asteraceae) distribution in Bulgaria. *Botanical Journal of the Linnean Society* 132, 281–297.
- Downie, S. R., Katz Downie, D. S., Rogers, E. J., Zujewski, H. L., Small, E., 1998: Multiple independent losses of the plastid rpoC1 intron in *Medicago* (Fabaceae) as inferred from phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. *Can. J. Bot.* 76, 791–803.
- Duval, J., 1995 : Le rôle des Légumineuses dans la pollution par les nitrates. Projet pour une agriculture écologique. *Ecologie Agriculture Projets Univ. McGill Canada. AGRO-BIO-310-08.*
- Dyba, S., Broda, Z., Uczkiewicz, T., Nawracaa, J., 2003: Saponin content in selected species of *Medicago*. *Prace z Zakresu Nauk Rolniczych*, 95, 11–14.
- Dyer, A. F., 1963: The use of lacto-propionic orcein in rapid squash. *Methods for chromosomes preparations. Stain Technology* 38, 85-90.
- Elrod, S., Stansfield, W., 2003: Génétique. 4^{ième} Edition. Ediscience international. Paris.
- Eraç, A., Tokluoglu, M., 1983: Diploid snail medic (*Medicago scutellata* (L.) Mill.) Z. *Planzenzucht*. 91, 82-85;
- Eriksson, J.S., de Sousa, F., Bertrand, Y.J.K., Antonelli, A., Oxelman, B., Pfeil, B., 2018: Allele phasing is critical to revealing a shared allopolyploid origin of *Medicago*

- arborea* and *M. strasseri* (Fabaceae). BMC. Evol. Biol. 18, 9.
<https://doi.org/10.1186/s12862-018-1127-z>
- Falisto, E., 2019: Chromosome investigations in annual *Medicago* species (Fabaceae) with emphasis on the origin of the polyploid *Medicago rugosa* and *M. scutellata*, Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology, 153 (2), 235-241, DOI: 10.1080/11263504.2018.1462864
- Falisto, E., Torricelli, R., Falcinelli, M., 2002 : Genomic relationships between *Medicago murex* Willd. and *Medicago lesinsii* E. Small investigated by in situ hybridization. Theoretical and Applied Genetics 105, 829–833.
- Falisto, E., Falcinelli, M., 1991: Cytological and morphological studies in *Medicago hispida* Gaertner (= *M. polymorpha* L.). Ann Bot. 49, 13–25.
- Fernandes, A., Queiros, M., 1978 : Contribution à la connaissance cytotaxinomique des Spermatophyta du Portugal. IV. Leguminosae (Suppl. 3). Bol. Soc. Brot., sér. 252: 79–164.
- Fernandes, A., Santos, M. F., 1971 : Contribution la connaissance cytotaxinomique des Spermatophyta du Portugal. IV. Leguminosae. Bol. Soc. Brot. ser. 245, 177-225.
- Fernandes, A., Santos, M. F., 1978 : Contribution à la connaissance cytotaxinomique des Spermatophyta du Portugal. IV. Leguminosae (Suppl. 3). Bol. Soc. Brot., sér. 252: 79–164.
- Fernandes, A., Santos, M. F., Queirós, M., 1977 : Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta de Portugal. Leguminosae. Bol. Soc. Brot., sér. 251, 137–186.
- Fryer, J. R., 1930: Cytological studies in *Medicago*, *Melilotus* and *Trigonella*. Canad. J. Res. 3, 3-50.
- Fyad-Lameche, F. Z., Iantcheva A., Siljak-Yakovlev, S., Brown S. C., 2016: Chromosome number, genome size, seed storage protein profile and competence for direct somatic embryo formation in Algerian annual *Medicago* species. Plant Cell Tissue and Organ Culture 124, 531–540.

- Gachet, J. P., Elmir, A., 1972 : Etudes monographique des *Medicago* annuelles. Annales de l'institut national de la recherches agronomiques de Tunisie 45(1), 3-45.
- Gadella, T. W. J., Kliphuis, E., 1968: Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands, IV. Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht, 274(1), 168-183.
- Gadella, T. W. J., Kliphuis, E., 1970: Cytotaxonomic investigations in some Angiosperms collected in the valley of Aosta and in the National Park "Gran Paradisio". – Caryologia 23: 363-379.
- Gadella, T.W. J., Kliphuis, E., 1966: Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands II. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C 69(5), 541-556.
- Garcia, J., Barker, D. G., Journet, E. P., 2006 : Seed storage and germination. in the *Medicago truncatula* handbook (version 1, 2006). 9pp.
- Ghimpu, V., 1928 : Contribution à l'étude caryologique de genre *Medicago*. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 187, 245-247.
- Ghimpu, V., 1929 : Sur la caryologie du genre *Medicago*. Bull. Agr. Roumania 10, 175-178.
- Ghimpu, V., 1930 : Recherches cytologiques sur les genres: *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus*. Arch. Anat. Microsc. 26, 135-249.
- Gholami, A., De Geyter, N., Pollier, J., Goormachtig, S., Goossens, A., 2014: Natural product biosynthesis in *Medicago* species. Natural Product Reports 31(3), 356-380. doi:10.1039/c3np70104b
- Godoy, S. M., Pereira, A. R. A., Romagnolo, M. B., Risso-Pascotto, C., 2012: Meiotic behavior during microsporogenesis of *Alchornea triplinervia* (Sprengel) Müller Argoviensis. Ciência Rural 42, 1027–1032.
- Goertzen, L. R., Small, E., 1993: The defensive role of trichomes in black medick (*Medicago lupulina*, Fabaceae). Plant Systematics and Evolution 184, 101–111.
- Golubovskaya, I. N., Distanova, E. E., 1986: Mapping mei-gene ms43 by B–A translocation stocks. Genetica 22, 1173–1180.

- Harrison, C.J., Alvey, E. Henderson, I.R., 2010: Meiosis in flowering plants and other green organisms. *Journal of Experimental Botany* 61, 2863-2875.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq191>
- Heiser, C. B., Whitaker, T. W., 1948: Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds. *Amer. Jour. Bot.*, 35 (3), 179-186.
- Heyn, C. C., 1956: Some chromosome counts in the genus *Medicago*. *Caryologia* 9, 160-165.
- Heyn, C. C., 1963: The annual species of *Medicago*. *Scripta Hierosolymitana* 12. Publications of the Hebrew University, Jerusalem.
- Horlow, C., Doutriaux, M. P., 2003: Les mécanismes moléculaires de la méiose chez les plantes. *Médecine/Sciences* 19, 717-23.
- Hu, D., Li, F. F., Liu, J., Sun, Y. X., Li, X. W., Yan, J., Li, J. Q., 2014: Systematic positions of *Medicago edgeworthii* and *M. archiducis-nicolai* (Leguminosae) inferred from plastid trnK/matK, nuclear GA3ox1 and ITS sequences. *Pakistan Journal of Botany* 46, 775-778
- Humphries, C. J., Muihay, B. G., Bocquet, G., Vasudevan, K. N., 1978: Chromosome numbers of phanerogams from Morocco and Algeria. *Botaniska Notiser* 131, 391-404.
- Ibragimova, S. S., 1999: Chromosome numbers of annual species of the genus *Medicago* L. *Citologija* 41(12), 1064.
- Jahanian, S., Sarpoushi, M. R., 2014: Study of meiotic behavior and chromosome number of 3 populations of *A. carmanicus* of the *Astragalus* sect. *Microphysa* Bunge. in Iran. *International Research Journal of Applied and Basic Sciences* 8, 2294-2299.
- Jahier, J., Chèvre, A. M., Eber, F., Delourme, R., Tanguy, A. M., 1992 : Techniques de cytogénétique végétale. Ed. INRA., Paris, 181p.
- Jauzein P., 1995 : Flore des champs cultivés, Ed. Quae, Paris, 898p.
- Jeelani, S. M., Kumari, S., Gupta, R. C., 2012: Male meiosis in *Lotus corniculatus* L. *Plant Systematics and Evolution* 298, 1977-1985.
- Joachimiak ,A., Kula, A., Grabowska-Joachimiak, A., 1997: On heterochromatin in karyosystematic studies. *Acta biologica Cracoviensia. Series botanica*, 39:69-77.

- Jurzysta, M., Burda, S., Oleszek, W., Ploszynski, M., Small, E., Nozzolillo, C., 1992: Chemical composition of seed saponins as a guide to the classification of *Medicago* species. *Canadian Journal of Botany* 70, 1384-1387.
- Kamari, G., Felber, F., Garbari, F., 1996: Mediterranean chromosome number reports – 6. *Flora Mediterranea* 6, 223–337.
- Karshibaev, H. K., 1992: Chromosome numbers of some Fabaceae in the Uzbekistan. *In* Tezisy III Soveshchanie po Kariologii Rastenii. pp. 26–27.
- Kaur, M., Singhal, V. K., 2014: First Report of Cytomixis and Meiotic Abnormalities in *Nepeta govaniana* from Solang Valley, Kullu District, Himachal Pradesh. *Cytologia* 79, 227–233.
- Khatoon, S., Ali, S. I., 1993: Chromosome Atlas of the Angiosperms of Pakistan. Department of Botany, University of Karachi, Karachi.
- Kiihl, P. R. P., Pereira, A. R. A., Mataroli de Godoy, S., Stenzel, N. M. C., Risso-Pascotto, C., 2011: Chromosome stickiness during meiotic behavior analysis of *Passiflora serrato-digitata* L. (Passifloraceae). *Ciência Rural* 41, 1018–1023.
- Kliphuis, E., Wieffering, J. H., 1979: Reports [In Löve, A. (ed.), IOPB chromosome numbers reports LXIV]. *Taxon* 28(4), 398-400.
- Kodama, A., 1967: Cytological studies on root nodules of some species in Leguminosae II. *Bot. Mag., Tokyo* 80, 92-99.
- Kodama, A., 1989: Karyotype analyses of chromosomes in eighteen species belonging to nine tribes in Leguminosae. *Bull. Hiroshima Agric. Coll.* 8, 691–706.
- Kozuharov, S., Kuzmanov, B., Markova, T., 1972: Reports [In Löve, A. (ed.), IOPB chromosome numbers reports XXXVI]. *Taxon* 21(2/3), 336-337.
- Kumar, P., Singhal, V.K., 2011: Chromosome number, male meiosis and pollen fertility in selected Angiosperms of the cold deserts of Lahaul-Spiti and adjoining areas (Himachal Pradesh, India). *Plant Systematics and Evolution* 297, 271–297.
- Kumar, P., Singhal, V. K., Kaur, D., Kaur, S., 2010: Cytomixis and associated meiotic abnormalities affecting pollen fertility in *Clematis orientalis*. *Biologia Plantarum* 54, 181–184.

- Kumari, S., Bir, S. S., 1990: Karyomorphological evolution in Papilionaceae. J. Cytol. Genet. 25, 173–219.
- Labadie, J. P., 1976: Reports [In Löve, A. (ed.), IOPB chromosome numbers reports LIV]. Taxon 25(5/6), 636-639.
- Larsen, K., 1952. Cytotaxonomical studies on the Mediterranean flora. - Bot. Not. 108: 263-275.
- Larsen, K., 1955: Cytotaxonomical studies on the Mediterranean Flora, Bot. Notiser, 108 (8), 263 - 275.
- Lavinsky, M. P., Souza, M. M., Silva, G. S., Melo, C. A. F., 2017: Contributions of classical and molecular cytogenetic in meiotic analysis and pollen viability for plant breeding. Genetics and Molecular Research 16 (3), gmr16039582
- Lee, Y. I., Chang, F. C., Chung, M. C., 2011: Chromosome pairing affinities in interspecific hybrids reflect phylogenetic distances among lady's slipper orchids (*Paphiopedilum*). Annals of Botany 108, 113-121. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr114>
- Lenssen, A. W., Banfield, J. D., Cash, S. D., 2001: The influence of trichome density on the drying rate of alfalfa forage. Grass and Forage Science 56, 1-9.
- Lesins, K., 1952: Some data on the cytogenetics of alfalfa. J. Heredity 43, 287-291.
- Lesins, K., Erac, A., 1968: Relationship of taxa in the genus *Medicago* as revealed by hybridization. III. *M. ashersoniana* x *M. laciniata*. Canadian Journal of Genetics and Cytology 10, 777–781.
- Lesins, K., Lesins, I., 1979: Genus *Medicago* (Leguminosae). A taxogenetic study . Dr. W. Junk bv Publishers. The Hague Boston London.
- Lesins, K., Lesins, I., Gillies, C.B., 1970 : *Medicago murex* with $2n = 16$ and $2n = 14$ chromosome complements. Chromosoma 30, 109-122.
- Levin, D. A., 1973: The role of trichomes in plant defense. Quarterly Review of Biology 48, 3-15.
- Lev-Yadun, S., 2000: Why are underground flowering and fruiting in Israel much more common than anywhere else in the world? Current Science 79:289.

- Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B., Lock, M., 2005: Legumes of the world. Royal botanical gardens, Kew, Richmond (Editors), Surrey, UK.
- Löve, A., Löve, D., 1956: Cytotaxonomical conspectus of the Iceland flora. *Acta Horti Gotob.* 20, 65-291.
- Magulaev, A. J., 1980: Chromosome numbers of some Fabaceae in the North Caucasus. *Bot. Zhurn.* 65 (6), 836–843.
- Magulaev, A. Y., 1992: About cytogeography of *Medicago* L. species in the northern Caucasus flora. *In* Tezisy III Soveshchanie po Kariologii Rastenii. pp. 33–34.
- Majovsky, J. et al., 1970: Index of chromosome numbers of Slovakian Flora, Part 2 (Determinavit Vachova). *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae Bot.* 18, 45-60.
- Mangiafico, S.S., 2016: Summary and Analysis of Extension Program Evaluation in R, version 1.18.1. rcompanion.org/handbook/. (Pdf version: rcompanion.org/documents/RHandbookProgramEvaluation.pdf.)
- Mariani A., 1963: Determinazione del Numero Cromosomico di Alcune Specie di *Medicago* con Particolare Riguardo Alla *Medicago tuberculata* Willd, *Caryologia*, 16(1), 139-142, DOI: 10.1080/00087114.1963.10796092.
- Mariani, A., Falistocco, E., 1991: Cytogenetic analysis of *Medicago rugosa* and *Medicago scutellata*. *J. Gen. Breed.* 45, 111-116.
- Mariani, A., Falistocco, E., 1990: Chromosome Studies in 2n= 14 and 2n=16 types of *Medicago murex*. *Genome*, 33, 159-163.
- Mariani, A., Pupilli, F., Calderini, O., 1996: Cytological and molecular analysis of annual species of the genus *Medicago*. *Canadian Journal of Botany* 74, 299–307.
- Maureira-Butler, I. J., Pfeil, B. E., Muangprom, A., Osborn, T. C., Doyle, J. J., 2008: The reticulate history of *Medicago* (Fabaceae). *Systematic Biology* 57, 466–482.
- Mauriès, M., 2003 : Luzerne : culture, récolte, conservation, utilisation . Ed. France Agricole, Paris, 240p.

- Medoukali, I., Bellil, I., Khelifi, D., 2015: Morphological and isozyme variation in natural populations of the genus *Medicago* L. prospected in Northern Algeria. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 43, 86–95.
- Mertens, T. R., Hammersmith, R. L., 1998: Genetics Laboratory Investigations 11 ed. Laboratory manual Prentice Hall, New Jersey.
- Moulai, D., Fyad-Lameche, F. Z., 2017: Comparison of genetic diversity among *Medicago ciliaris* populations prospected from highly salted region (Oran Great Sebkha) using morphological pod descriptors of IBPGR and SDS-PAGE markers. *International Journal of Biosciences* 11, 27–38.
- Muleris, M., Richard, F., Apiou, F., Dutrillaux, B., 1997 : Hybridation *in situ* en cytogénétique moléculaire : principes et techniques. Ed. Médicales internationales, Paris : Tec. & Doc., 180 p.
- Mulligan, G.A., 1957: Chromosome numbers of Canadian Weeds. I. *Can. J. Bot.* 35, 779-789 .
- Mursalimov, S. R., Sidorchuk, Y. V., Deineko, E. V., 2013: New insights into cytomixis: specific cellular features and prevalence in higher plants. *Planta* 238, 415–423.
- Naranjo, T., 2012: Finding the correct partner : The meiotic courtship. *Scientifica* 2012, 1–14.
- Natarajan, G., 1978: In IOPB chromosome number reports LXII. *Taxon* 27, 519–535.
- Nilsson, O., Lassen, P., 1971: Chromosome Numbers of Vascular Plants from Austria, Mallorca and Yugoslavia. *Bot. Not.*, 124, 270-276.
- Oberprieler, C., Vogt, R., 1996: Chromosome numbers of North African phanerogams. VI. Some counts in Leguminosae. *Willdenowia* 25, 669–680.
- Olivieri, I., Gouyon, P.H., Prosperi, M., 1991: Life-cycles of sape mediterranean invaders. In R.H. Groves AND F. di Castri, *Biogeography of Mediterranean invasions*, 145–157 Cambridge University Press.
- Pagliarini, M.S., 2000: Meiotic behavior of economically important plant species: The relationship between fertility and male sterility. *Genetics and Molecular Biology* 23, 997-1002. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572000000400045>

- Peruzzi, L., Eroğlu, H. E., 2013: Karyotype asymmetry: again, how to measure and what to measure? *Comparative Cytogenetics*, 7(1):1-9.
- Piccirilli, M., Arcioni, S., 1992: New interspecific hybrids in genus *Medicago* through in vitro culture of fertilized ovules", In *Angiosperm pollen and ovules*, pp 325 – 330.
- Podlech, D., Dieterle, A., 1969: Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. *Candollea* 24, 185-243.
- Polya, L., 1948: Chromosome numbers of certain alkali plants. *Arch. Biol. Hung.* 18, 145–148.
- Prosperi, J. M., Guy, P., Génier, G., Angevain, M., 1995: Les luzernes ou le genre *Medicago*. In Prosper, J. M., Guy, P., Balfourier, F., (Eds.), *Ressources génétiques des plantes fourragères et à gazon*, 131-168. BRG-INRA, Paris.
- Quézel, P., Santa, S., 1962 : Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. CNRS. Paris.
- R Development Core Team, 2005: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- Rajpal, V. R., Raina, S. N., Rao, S. R., Sharma, S., Choudhary, A., 2022: Chromosome Complements and Karyological Studies in *Medicago* Species. *Cytologia*, 87(2): 113-118.
- Ranger, C. M., Hower, A. A., 2001: Role of the Glandular Trichomes in Resistance of Perennial Alfalfa to the Potato Leafhopper (Homoptera: Cicadellidae), *Journal of Economic Entomology* 94(4), 950-957
- Rani, S., Gupta, R.C., Kumari, S., 2012. Meiotic studies in some polypetalous species from District Kangra (Himachal Pradesh), India. *Cytologia* 77, 197–209.
- Rani, S., Kumari, S., Gupta, R. C., Chahota, R. K., 2014: Cytological studies of Angiosperms (174 species) from District Kangra, Himachal Pradesh (India). *Plant Systematics and Evolution* 300, 851–862.

- Ranjbar, M., Hajmoradi, Z., Karamian, R., 2011a: Cytogenetic study and pollen viability of four populations of *Trigonella spruneriana* Boiss. (Fabaceae) in Iran. *Journal of Cell and Molecular Research* 3, 19–24.
- Ranjbar, M., Jahanian, S., 2013: Cytotaxonomic study of *Astragalus* Sect. *Megalocystis* Bunge (Fabaceae) in Iran. *Cytologia* 78, 181–193.
- Ranjbar, M., Karamian, R., Hajmoradi, F., 2010: Chromosome number and meiotic behaviour of two populations of *Onobrychis chorassanica* Bunge (*O.* sect. *Hymenobrychis*) in Iran. *Journal of Cell and Molecular Research* 2, 49–55
- Ranjbar, M., Karamian, R., Nouri, S., 2011b: Impact of cytomixis on meiosis in *Astragalus cyclophyllos* Beck (Fabaceae). *Caryologia* 64, 256–264
- Rasband, W. S., 1997-2016: ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Refoufi, A., 1988: Etude comparée de la tolérance au chlorure de sodium de quelques espèces annuelles du genre *Medicago* L. *Annales de l'Institut national agronomique - El Harrach* 12, 356–373.
- Rice, A., Glick, L., Abadi, S., Einhorn, M., Kopelman, N. M., Salman-Minkov, A., Mayzel, J., Chay, O. and Mayrose, I., 2014: The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.13191
- Risso-Pascotto, C., Pagliarini, M. S., Valle, C. B., 2003: A mutation in the spindle checkpoint arresting meiosis II in *Brachiaria ruziziensis*. *Genome* 46, 724–728.
- Röser, M., 1994: Pathways of karyological differentiation in palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution* 189, 83–122.
- Rossiter, R. C., 1966: Ecology of the Mediterranean annual type pasture. *Advances in Agronomy* 18, 1-57.
- Ruiz, T., Devesa, J. A., 1998: Seed germination in wild medics (*Medicago* Leguminosae) from southwestern Europe (Spain). *Acta Botanica Gallica*, 145: 81-91.
- Rumbaugh, M. D., 1990: Special purpose forage legumes. In J. Janick and J. E. Simon (ed.), *Advances in new crops*. Timber Press, Portland, OR, p. 183-190.

- Ruvalcaba-Ruiz, D., Rodríguez-Garay, B., 2002: Aberrant meiotic behavior in *Agave tequilana* Weber var. azul. BMC Plant Biology 2, 10–14.
- Sadeghian, S., Hesamzadeh Hejazi, S. M., 2014: Cytogenetic Studies in some species of *Medicago* L. in Iran. IUFS Journal of Biology 73, 21–30.
- Saggoo, M. I. S., Kumari, K., 2013: Male meiosis in reed grass *Calamagrostis emodensis* Griseb. from cold desert region of Western Himalayas. Chromosome Botany 8, 97–101.
- Saleh, N. A. M., Boulos, L., El-Negoumy, S. I., Abdalla, M. F., 1982 : A comparative study of the flavonoids of *Medicago radiata* with other *Medicago* and related *Trigonella* species. Biochemical Systematics and Ecology 10, 33-36.
- Sareen, T. S., Trehan, R., 1976: In IOPB chromosome number reports LIV. Taxon 25, 631–649.
- Sareen, T. S., Trehan, R., 1977: Cytological studies in some Papilionaceae. Proc. Indian Sci. Congr. Assoc. 64. 156.
- Scherrer, B., 2007 : Biostatistique 2^{ème} Ed. Gaétan Morin, Montréal, 816 p.
- Schlarbaum, S. E., Rose, R. J., Small E., Johnson, L. B., 1989: Karyotypic and chloroplast genomic diversity in *Medicago* sect. *Lupularia* (Leguminosae). Pl. Syst. Evol. 166, 69–78.
- Schlarbaum, S. E., Small. E., Johnson. L. B., 1984: Karyotypic Evolution, Morphological Variability and Phylogeny in *Medicago* sect. *Intertextae* Plant Systematics and Evolution 145, 203–222.
- Seklani, H., Zoghalmi, A., Mezni, M., Hassen, H., 1996 : Synthèse des travaux de recherche réalisés sur les *Medicago* à l’Institut National de la recherche Agronomique de Tunisie. Options méditerranéennes, 18, 31-38.
- Semerenco, L. V., 1989: Chromosome numbers in some members of the families Asteraceae, Fabaceae, Orchidaceae and Poaceae from the Berezinsky Biosphere Reservation (Byelorussia) flora. Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 74, 1671–1673.
- Sheidai, M., Jalilian, N., 2006: Caryology of some Iranian species and populations of *Lotus* L. Caryologia 59, 37–42.

- Siljak-Yakovlev, S., Peruzzi, L., 2012: Cytogenetic characterization of endemics: past and future. *Plant Biosystems* 146 (3),694–702.
- Simon, J. P., 1965: Relationship in annual species of *Medicago*. II. Interspecific crosses between *M. tornata* (L.) Mill. and *M. littoralis* Rhode. *Australian Journal of Agricultural Research* 16, 51–60.
- Simon, J. P., Millington, A. J., 1967: Relationship in annual species of *Medicago*. III. The complex *M. littoralis* Rhode-*M. truncatula* Gaertn. *Australian Journal of Botany* 15, 35–73.
- Simon, J. P., Simon, A., 1965: Relationship in annual species of *Medicago*. I. Number and morphology of chromosomes *Australian Journal of Agricultural Research* 16, 13–50.
- Singh, S. M., Lesins, K., 1972: Relationship of taxa in the genus *Medicago* as revealed by hybridization. VI. *M. laciniata* x *M. sauvagei*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 14, 823–828.
- Singhal, V. K., Kaur, D., 2011: Cytomixis and Associated Abnormalities during male meiosis in a new tetraploid cytotype of *Vicia pallida* Turcz. (Fabaceae). *Cytologia* 76, 387–393.
- Singhal, V. K., Kumar, P., 2008: Cytomixis during microsporogenesis in the diploid and tetraploid cytotypes of *Withania somnifera* (L.) Dunal, 1852 (Solanaceae). *Comparative Cytogenetics* 2, 85–92.
- Small, E. 1986: Taxonomy of glandular wild alfalfa (*Medicago sativa*). *Canadian Journal of Botany* 64, 2125-2129.
- Small, E., 1981: A numerical analysis of major groupings in *Medicago* employing traditionally used characters. *Canadian Journal of Botany* 59, 1553–1577.
- Small, E., 1985: Insect pest and the evolution of defensive glandular trichomes in alfalfa . *Canadian Journal of Plant Science* 65: 589-596.
- Small, E., 1986: Pollen–ovule patterns in tribe Trifolieae (Leguminosae). *Plant Systematics and Evolution* 160(3),195-205.
- Small, E., 1996: Adaptations to herbivory in alfalfa (*Medicago sativa*). *Canadian Journal of Botany* 74, 807–822.

- Small, E., 2011: Alfalfa and relatives: Evolution and classification of *Medicago*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Small, E., Bassett, I. J., Crompton, C. W., 1981: Pollen variation in tribe Trigonelleae (Leguminosae) with special reference to *Medicago*. Pollen et Spores 23, 295-320.
- Small, E., Baughan, G.R., Salter, R., Brookes, B., Auricht, G., C., 1993: A systematic comparison of morphology and seed proteins of early and late-flowering forms of *Medicago scutellata*. Can. J. bot. 71, 183-192;
- Small, E., Brookes, B. S., 1985: *Medicago lesinsii*, a new Mediterranean species. Can. J. Bot. 63, 728-734.
- Small, E., Brookes, B., 1983: The systematic value of stigma morphology in the legume tribe Trifolieae with particular reference to *Medicago*. Canadian Journal of Botany 61, 2388-2404
- Small, E., Brookes, B., 1986: Glandular trichomes on cotyledonary petioles of Leguminosae tribe Trifolieae. Canadian Journal of Plant Science 66, 1019-1023.
- Small, E., Brookes, B., Lassen, P., 1990: Circumscription of the genus *Medicago* (Leguminosae) by seed characters. Canadian Journal of Botany 68(3), 613-629
- Small, E., Crompton, C. W., Brookes, B. S., 1981: The taxonomic value of floral characters in tribe Trigonelleae (Leguminosae), with special reference to *Medicago*. Canadian Journal of Botany, 59, 1578-1598.
- Small, E., Jomphe, M., 1989: A synopsis of the genus *Medicago* (Leguminosae). Canadian Journal of Botany 67(11), 3260-3294.
- Small, E., Lassen, P., Brookes, B., 1987: An Expanded Circumscription of *Medicago* (Leguminosae, Trifolieae) Based on Explosive Flower Tripping. Willdenowia, 16(2), 415-437.
- Small, E., Lefkovitch, L. P., Brookes, B. S., 1981: Remarkable asymmetries in trifoliolate leaves with particular reference to *Medicago*. Canadian Journal of Botany 59, 662-671
- Sorensen, E.L., Byers, R.A., Horber, E.K., 1988: Breeding for insect resistance, in: Hanson A.A., Barnes, D.K., Hill Jr, R.R., (Eds.), Alfalfa and Alfalfa Improvement, ASA-CSSA-SSSA Publishers, Madison, Wisconsin, USA, p. 859-902.

- Souza, M. M., Pereira, T. N. S., 2011: Meiotic behavior in wild and domesticated species of *Passiflora*. *Revista Brasileira de Botanica* 34, 63–72.
- Spira, T. P., Wagner, L. K., 1983: Viability of seeds up to 211 years old extracted from adobe brick buildings of California and northern Mexico. *American Journal of Botany* 70, 303–307.
- Stace, C.A., 2000: Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. *Taxon*. 49 (Jubilee Series), 451–477.
- Stebbins, G. L., 1971: Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold.
- Steele, K. P., Ickert-Bond, S. M., Zarre, S., Wojciechowski, M. F., 2010: Phylogeny and character evolution in *Medicago* (Leguminosae): evidence from analyses of plastid trnK/matK and nuclear GA3OX1 sequences. *American Journal of Botany* 97, 1142–1155.
- te Beest, M., Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešova, M., Pyšek, P., 2012: The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany* 109, 19–45.
- Techio, V. H., Davide, L. C., Pereira, A. V., 2006: Meiosis in elephant grass (*Pennisetum purpureum*), pearl millet (*Pennisetum glaucum*) (Poaceae, Poales) and their interspecific hybrids. *Genetics and Molecular Biology* 29, 353–362. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572006000200025>
- The Angiosperm Phylogeny Group, 2016: An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181, 1–20.
- The Legume Phylogeny Working Group (LPWG), 2017: A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, 66 (1), 44–77
- Tschechow W., 1933: Karyo-systematical analysis of the tribe Trifoliae. *Butt. Appl. Bot. Leningrad*, 2, 119 - 146.
- Van Loon, J. Chr., Kieft, B., 1980: Chromosome number reports LXVIII. *Taxon*. 29 (4), 533–547.

- Vogt, R. , Aparicio, A., 1999: Chromosome numbers of plants collected during Iter Mediterraneum IV in Cyprus. *Bocconeia* 11, 117–169.
- Xu, B.-S., Weng, R.-F., Zhang, M.-Z., 1992: Chromosome numbers of Shangai plants I. *Invest. Stud. Nat. (Shangai)* 12, 48-65.
- Yang, Q. E., 2001: Cytology of 12 species in *Aconitum* L. and of 18 species in *Delphinium* L. of the tribe Delphineae (Ranunculaceae) from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 39(6), 502–514.
- Zarabizadeh, H., Karimzadeh, G., Rashidi Monfared, S., Tarkesh Esfahani, S., 2022: Karyomorphology, ploidy analysis, and flow cytometric genome size estimation of *Medicago monantha* populations. *Turkish Journal of Botany* 46, 50-61.
- Zhang, Z. p., Wu, L. h., Kang, Y. f., 1993: Analyses of karyotypes in four forage species of *Medicago*. *Bot. Res N. China* 1, 55–59.

Résumé

Dix-sept espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la vallée de Soummam (Nord-Est de l'Algérie) ont fait l'objet d'une analyse cytogénétique et d'analyses de la viabilité et de la taille du pollen. Le dénombrement chromosomique, effectué sur des méioses polliniques au stade métaphase I, montre que les taxons étudiés sont tous diploïdes sauf *M. rugosa* et *M. scutellata* qui sont tétraploïdes et présentent un appariement en bivalents avec une ségrégation chromosomique régulière. Bien que la méiose semble régulière, certaines anomalies sont détectées avec des taux cumulés relativement élevés (14,66% –25,39%). L'anomalie méiotique la plus observée, ici, est liée à la cytomixie (de 14,66% chez *M. littoralis* à 25,19% chez *M. laciniata*). D'autres anomalies sont également détectées à des taux moins élevés, notamment des ponts chromatiques, des divisions asynchrones, des micronoyaux et des cellules multipolaires. Par conséquent, les espèces présentent des taux variables de viabilité pollinique (de 83,65 % chez *M. laciniata* à 99,14% chez *M. littoralis*) ; la viabilité du pollen étant négativement corrélée aux anomalies méiotiques (coefficient de corrélation de Pearson $R = -0,74$, $p = 0,05$). Les grains de pollen sont également de taille hétérogène. *M. laciniata* (L.) Miller présente une taille de pollen la plus variable (écart type relatif supérieur à 20%). *M. littoralis* se distingue des autres espèces par l'homogénéité et la grande taille de son pollen (écart type relatif RSD = 6,73%). Les données de la cytogénétique et du pollen obtenues dans cette étude sont discutées dans un contexte taxonomique et dans la perspective de l'amélioration génétique.

Mots clés: Nombres chromosomiques, *Medicago* L., irrégularités méiotiques, microsporogénèse, taille du pollen, viabilité pollinique, Vallée de la Soummam.

Summary

A cytogenetic study is carried out on seventeen sampled species of the genus *Medicago* L. from the Soummam valley (northeastern Algeria). Chromosome numbers and meiosis irregularities during microsporogenesis were explored. Pollen viability rate and pollen size were also examined. The studied taxa are diploid except *M. rugosa* and *M. scutellata* which are tetraploid and display bivalent pairing with regular chromosomes segregation during meiosis. Although meiosis appears regular, some anomalies were detected in relatively high cumulated rates (14.66%–25.39%). The most common meiotic abnormality examined here is related to cytomixis (from 14.66% in *M. littoralis* to 25.19% in *M. laciniata*). Other anomalies were also detected, including chromatic bridges, asynchronous divisions, micronuclei and multipolar cells. Consequently, the species exhibited varying percentages of pollen viability (from 83.65% in *M. laciniata* to 99.14% in *M. littoralis*). Pollen viability was negatively correlated with meiotic abnormalities (Pearson correlation coefficient $R = -0.74$, $p = 0.05$). The pollen grains were also heterogeneous in size. *M. laciniata* (L.) Miller presented the most variable pollen size (relative standard deviation exceeding 20%). *M. littoralis* is distinguished from other species by possessing homogeneous and large sized pollen (relative standard deviation RSD = 6.73 %). The cytogenetic and pollen data provided by this study are discussed in the context of species systematics and in the perspective of genetic improvement.

Keywords: chromosome numbers, *Medicago* L., meiotic abnormalities, microsporogenesis, pollen grain area, pollen viability, Soummam Valley

ملخص:

تم اخضاع سبعة عشر نوعا من جنس *Medicago* L. اخذت عينات منها من ضواحي وادي الصومام (شمال شرق الجزائر) للتحليل الوراثي الخلوي و تحليلات صلاحية حبوب الطلع وقياسه. يظهر تعداد الصبغيات الذي تم اجراؤه على الخلايا الأم للأبواغ الدقيقة أثناء انقسامها الاختزالي أن الأصناف التي تمت دراستها كلها ثنائية الصيغة الصبغية بإستثناء *M. rugosa* و *M. scutellata* ، وهما رباعي الصيغة الصبغية و يظهران اقترانا ثنائي التكافؤ مع انفصال صبغي منتظم. على الرغم من أن الانقسام الاختزالي يبدو منتظما، إلا أنه تم اكتشاف بعض حالات خلل وراثية بمعدلات تراكمية عالية نسبيا (14.66%-25.39%). الخلل الأكثر شيوعا هو الاختلاط الخلوي (من 14.66% عند *M. littoralis* إلى 25.39% عند *M. laciniata*). تم اكتشاف حالات خلل أخرى بنسب أقل والمتمثلة في الجسور الكروماتية بين الصبغيات، الانقسامات الغير المتزامنة، النوى الصغيرة والخلايا المتعددة الاقطاب. ونتيجة لذلك، تظهر الأنواع نسب متفاوتة من صلاحية الطلع (من 83.65% عند *M. laciniata* إلى 99.14% عند *M. littoralis*)؛ ترتبط صلاحية حبوب الطلع سلبا مع نسبة خلل الانقسام الاختزالي (معامل ارتباط بيرسون $R = -0.74$ ، $p = 0.05$). وكانت حبوب الطلع أيضا غير متجانسة في الحجم. يمتلك *M. laciniata* (L.) Miller حبوب الطلع الأكثر تغيرا في الحجم (الانحراف المعياري النسبي أكبر من 20%). يتميز *M. littoralis* عن باقي الأنواع بتجانس حبوب الطلع وحجمها الكبير (الانحراف المعياري النسبي $RSD = 6.73\%$). تمت مناقشة البيانات الوراثية الخلوية وحبوب اللقاح المتحصل عليها في هذه الدراسة في سياق تصنيفي ومن منظور التحسين الوراثي.

الكلمات المفتاحية: اعداد الصبغيات، (*Medicago* (L.) ، خلل الانقسام الاختزالي، تشكل الابواغ الدقيقة، مساحة حبوب الطلع، صلاحية حبوب الطلع، ضواحي واد الصومام.

Résumé

Dix-sept espèces du genre *Medicago* L. échantillonnées dans la vallée de Soummam (Nord-Est de l'Algérie) ont fait l'objet d'une analyse cytogénétique et d'analyses de la viabilité et de la taille du pollen. Le dénombrement chromosomique, effectué sur des méiocytes polliniques au stade métaphase I, montre que les taxons étudiés sont tous diploïdes sauf *M. rugosa* et *M. scutellata* qui sont tétraploïdes et présentent un appariement en bivalents avec une ségrégation chromosomique régulière. Bien que la méiose semble régulière, certaines anomalies sont détectées avec des taux cumulés relativement élevés (14,66%–25,39%). L'anomalie méiotique la plus observée, ici, est liée à la cytomixie (de 14,66% chez *M. littoralis* à 25,19% chez *M. laciniata*). D'autres anomalies sont également détectées à des taux moins élevés, notamment des ponts chromatiques, des divisions asynchrones, des micronoyaux et des cellules multipolaires. Par conséquent, les espèces présentent des taux variables de viabilité pollinique (de 83,65 % chez *M. laciniata* à 99,14% chez *M. littoralis*) ; la viabilité du pollen étant négativement corrélée aux anomalies méiotiques (coefficient de corrélation de Pearson $R = -0,74$, $p = 0,05$). Les grains de pollen sont également de taille hétérogène. *M. laciniata* (L.) Miller présente une taille de pollen la plus variable (écart type relatif supérieur à 20%). *M. littoralis* se distingue des autres espèces par l'homogénéité et la grande taille de son pollen (écart type relatif RSD = 6,73%). Les données de la cytogénétique et du pollen obtenues dans cette étude sont discutées dans un contexte taxonomique et dans la perspective de l'amélioration génétique.

Mots clés: Nombres chromosomiques, *Medicago* L., irrégularités méiotiques, microsporogénèse, taille du pollen, viabilité pollinique, Vallée de la Soummam.

Summary

A cytogenetic study is carried out on seventeen sampled species of the genus *Medicago* L. from the Soummam valley (northeastern Algeria). Chromosome numbers and meiosis irregularities during microsporogenesis were explored. Pollen viability rate and pollen size were also examined. The studied taxa are diploid except *M. rugosa* and *M. scutellata* which are tetraploid and display bivalent pairing with regular chromosomes segregation during meiosis. Although meiosis appears regular, some anomalies were detected in relatively high cumulated rates (14.66%–25.39%). The most common meiotic abnormality examined here is related to cytomixis (from 14.66% in *M. littoralis* to 25.19% in *M. laciniata*). Other anomalies were also detected, including chromatic bridges, asynchronous divisions, micronuclei and multipolar cells. Consequently, the species exhibited varying percentages of pollen viability (from 83.65% in *M. laciniata* to 99.14% in *M. littoralis*). Pollen viability was negatively correlated with meiotic abnormalities (Pearson correlation coefficient $R = -0.74$, $p = 0.05$). The pollen grains were also heterogeneous in size. *M. laciniata* (L.) Miller presented the most variable pollen size (relative standard deviation exceeding 20%). *M. littoralis* is distinguished from other species by possessing homogeneous and large sized pollen (relative standard deviation RSD = 6.73 %). The cytogenetic and pollen data provided by this study are discussed in the context of species systematics and in the perspective of genetic improvement.

Keywords: chromosome numbers, *Medicago* L., meiotic abnormalities, microsporogenesis, pollen grain area, pollen viability, Soummam Valley

ملخص:

تم اخضاع سبعة عشر نوعا من جنس *Medicago* L. اخذت عينات منها من ضواحي وادي الصومام (شمال شرق الجزائر) للتحليل الوراثي الخلوي و تحليلات صلاحية حبوب الطلع وقياسه. يظهر تعداد الصبغيات الذي تم اجراؤه على الخلايا الأم للأبواغ الدقيقة أثناء انقسامها الاختزالي أن الأصناف التي تمت دراستها كلها ثنائية الصيغة الصبغية باستثناء *M. rugosa* و *M. scutellata* ، وهما رباعي الصيغة الصبغية و يظهران اقترانا ثنائي التكافؤ مع انفصال صبغي منتظم. على الرغم من أن الانقسام الاختزالي يبدو منتظما، إلا أنه تم اكتشاف بعض حالات خلل وراثية بمعدلات تراكمية عالية نسبيا (14.66%-25.39%). خلال الأكثر شيوعا هو الاختلاط الخلوي (من 14.66% عند *M. littoralis* إلى 25.39% عند *M. laciniata*). تم اكتشاف حالات خلل أخرى بنسب أقل والمتمثلة في الجسور الكروموسومية بين الصبغيات، الانقسامات الغير المتزامنة، النوى الصغيرة والخلايا المتعددة الاقطاب. ونتيجة لذلك، تظهر الأنواع نسب متفاوتة من صلاحية الطلع (من 83.65% عند *M. laciniata* إلى 99.14% عند *M. littoralis*)؛ ترتبط صلاحية حبوب الطلع سلبا مع نسبة خلل الانقسام الاختزالي (معامل ارتباط بيرسون $R = -0.74$ ، $p = 0.05$). وكانت حبوب الطلع أيضا غير متجانسة في الحجم. يمتلك *M. laciniata* (L.) Miller حبوب الطلع الأكثر تغيّرا في الحجم (الانحراف المعياري النسبي أكبر من 20%). يتميز *M. littoralis* عن باقي الأنواع بتجانس حبوب الطلع وحجمها الكبير (الانحراف المعياري النسبي RSD=6.73%). تمت مناقشة البيانات الوراثية الخلوية وحبوب اللقاح المتحصل عليها في هذه الدراسة في سياق تصنيفي ومن منظور التحسين الوراثي.

الكلمات المفتاحية: اعداد الصبغيات، (*Medicago* (L.) ، خلل الانقسام الاختزالي، تشكل الابواغ الدقيقة، مساحة حبوب الطلع، صلاحية حبوب الطلع، ضواحي واد الصومام.