

ETUDE DE POPULATIONS NATURELLES D'HEDYSARUM CORONARIUM L. DU NORD DE LA TUNISIE

D. COMBES, H. ESPAGNAC et J. FIGIER (*)

L'analyse que nous présentons constitue le début d'une étude entreprise sur *Hedysarum coronarium* L. en vue de l'améliorer pour son utilisation comme plante de pâturage plus spécialement en Tunisie.

La première approche a trait à la structure de populations naturelles de cette espèce dans ce pays. Celle-ci a nécessité préalablement une étude morphologique et morphogénétique comparée des individus constituant ces ensembles. Dans ce domaine nous rapportons ici les seules données qui ont été utiles pour ce travail proprement dit.

Dans les conditions naturelles on observe de nombreuses germinations dès les premières pluies automnales (septembre-octobre). Le développement se poursuit ensuite sans interruption appréciable, sauf évidemment lors des froids hivernaux (environ 2 mois à Tunis), jusqu'à la fructification (début juillet). Les plantes issues de l'ensemble de cette morphogénèse peuvent être séparées en deux groupes suivant le mode de fonctionnement de l'axe principal issu de la germination de la graine (fig. 1).

Celui-ci est toujours dressé orthotrope mais il peut présenter suivant les cas un développement limité ou au contraire appréciable.

Dans le premier cas les feuilles qu'il porte sont densément insérées, en rosette plaquée sur le sol. Les premières sont unifoliolées, les suivantes imparipennées à 3, 5, 7, 9, 11 folioles. Le bourgeon formé à l'aisselle des 2 ou 3 premières feuilles reste latent alors que celui abrité par les feuilles suivantes se développe rapidement donnant naissance à une ramification pouvant atteindre ou même dépasser 1,50 m. Celle-ci, bien que produisant des feuilles identiques à celles de l'axe principal, est morphologiquement très différente du fait de sa phyllotaxie alterne distique et de sa croissance horizontale : il s'agit d'une ramification plagiotrope souvent étroitement appliquée sur le sol. Certaines feuilles de celle-ci — les 7-8 distales — servent de bractées à des grappes de 20 à 30 fleurs, alors que les proximales abritent un bourgeon latent mais se développant parfois chez les individus les plus vigoureux donnant

(*) Université de Tunis, Faculté des Sciences (Laboratoires de Biologie végétale et de Génétique) et Université de Paris-Sud, 91 - Orsay (Laboratoire de Morphologie Végétale Expérimentale) : programme « Biologique des Plantes Utiles à la Tunisie ».

24 AVR. 1978
O. R. S. T. O. M.

Collection de Références

B-9111 Bapu

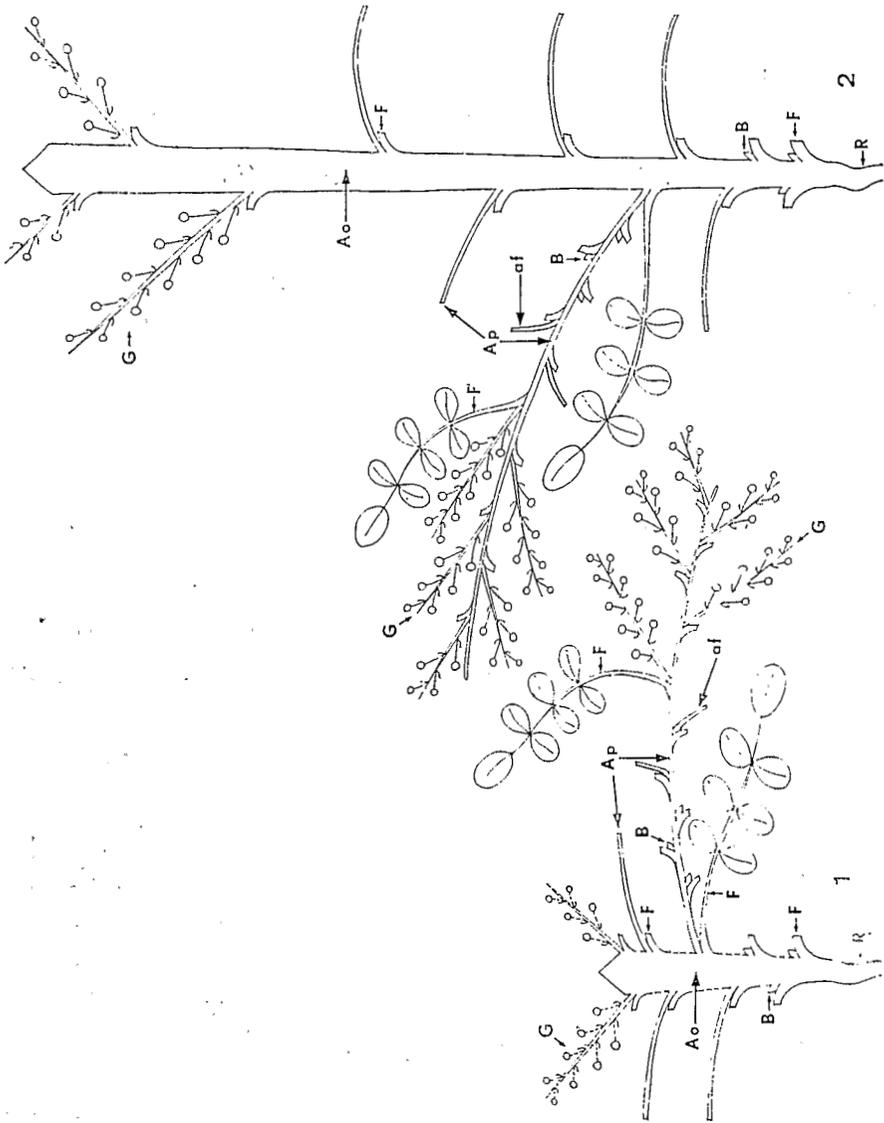


FIG. 1. — Les deux types morphologiques chez *Hedysarum coronarium* :
 1 - axe orthotrope peu développé ;
 2 - axe orthotrope très développé.

- Ao : axe orthotrope
- Ap : axe plagiotrope
- af : axe feuillé et florifère (axe plagiotrope de deuxième ordre)
- B : bourgeon latent
- F : feuille
- G : inflorescence
- R : racine principale

naissance à une ramification plagiotrope secondaire. Enfin chez certains individus on trouve des inflorescences développées à l'aisselle des dernières feuilles de l'axe orthotrope.

Mais, nous l'avons vu, l'axe orthotrope peut s'allonger de façon appréciable et atteindre de 3 centimètres à plus d'un mètre. Dans ce cas, les feuilles distales de cet axe axillent toujours des grappes florales. De plus, comme précédemment, en général à la base de cet axe, se développent des ramifications plagiotropes.

Nous tiendrons évidemment compte de ces connaissances pour caractériser des peuplements déterminés. Mais nous pouvons, d'ores et déjà, nantis de ces indications, formuler une appréciation sur la relation entre ces diverses structures et certaines de leurs qualités agronomiques. Il est vraisemblable en effet que l'existence d'axes dressés importants augmente la valeur pastorale de ces plantes.

ETUDE DE POPULATIONS NATURELLES

H. coronarium est une espèce localisée dans la Tunisie septentrionale, approximativement au Nord de la ligne Sbeitla — Enfida qui correspond au piémont sud de la dorsale tunisienne. C'est donc dans cette zone qu'ont été faites les observations.

— Localisation géographique et conditions écologiques.

Pour chaque station, lorsque cela était possible, nous nous sommes efforcés de prélever les plantes poussant en condition groupées et d'autres en condition isolées, de manière à pouvoir aussi par là même apprécier certains aspects de la vie en groupe de ces végétaux.

Bien qu'il n'ait pas toujours été possible de chiffrer avec précision ces divers groupements il ne nous paraît pas inutile de donner, à leurs propos, quelques indications.

La condition isolée consiste en des individus poussant sans aucun contact entre les parties aériennes de leurs appareils végétatifs. Il faut noter, au passage, qu'une telle situation n'a pas pu être observée dans toutes les populations étudiées. Le plus souvent, même si les axes orthotropes des différents individus étaient nettement séparés, leurs rameaux plagiotropes, au contraire, étaient plus ou moins emmêlés. Lorsque le contact n'existait qu'entre les parties distales des axes rampants nous avons considéré que la densité était faible (fd) ; lorsque, au contraire l'interpénétration des systèmes plagiotropes était plus marquée, nous avons considéré que la densité était forte (d). Nous pouvons par ailleurs signaler dès à présent que ces 2 derniers types de groupement (fd, d), semblent avoir des effets superposables sur le développement d'*Hedysarum coronarium*.

Enfin, dans l'une des stations étudiées, nous avons trouvé un groupement (td) dans lequel les individus étaient particulièrement serrés (1 500 pieds environ au m²). Cette situation, que nous n'avons retrouvée

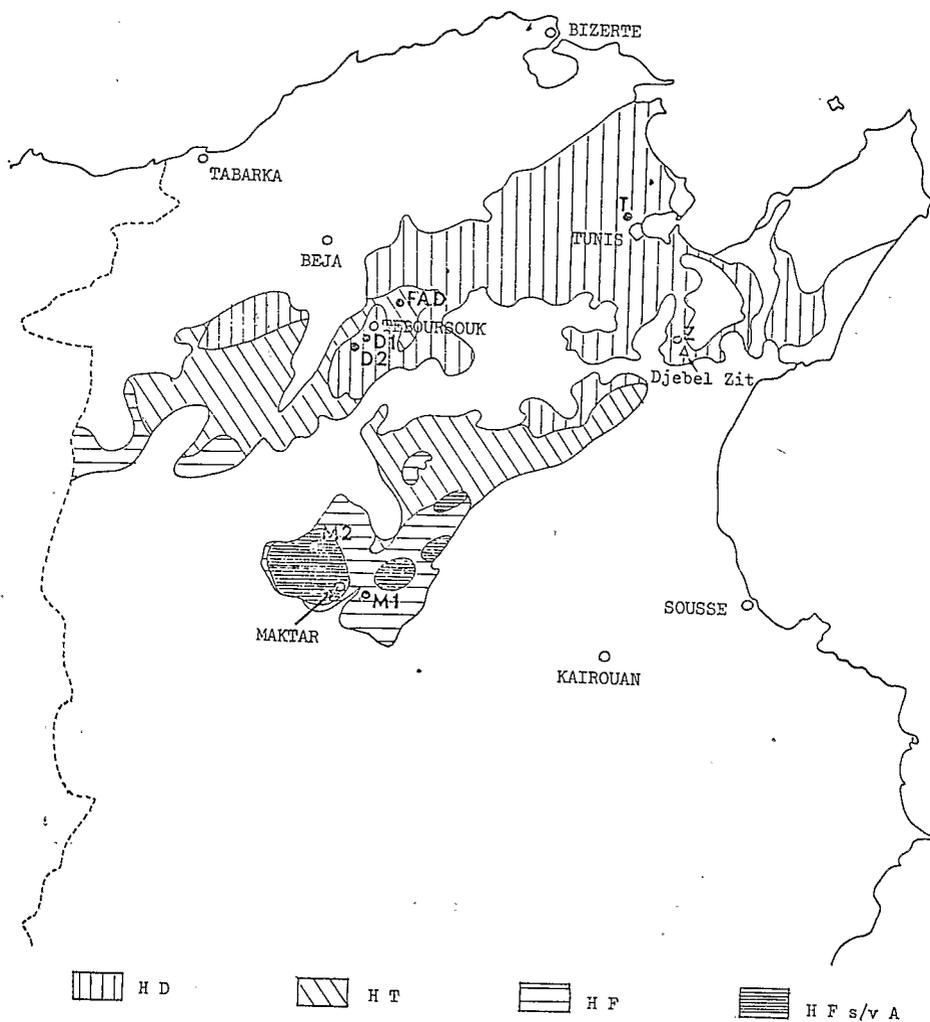


FIG. 2. — Localisation des populations d'*Hedysarum coronarium* étudiées
 HD : étage semi-aride, sous-étage supérieur, variante à hiver doux
 HF : étage semi-aride, sous-étage supérieur, variante à hiver frais
 HF s/v A : sous-variante d'altitude de HF
 HT : étage semi-aride, sous-étage supérieur, variante à hiver tempéré

nulle part ailleurs, résultait vraisemblablement de l'accumulation dans une petite cuvette par les eaux de ruissellement, d'un grand nombre de graines.

Dans la suite de cet exposé, les diverses stations seront désignées par des abréviations. Les lettres en majuscules indiqueront la localisation géographique (ex. : T = Tunis ; D = Dougga ; etc...). Il y sera ajouté un chiffre, dans la mesure où les groupements étudiés étaient très proches les uns des autres (ex. : D 1, D 2...). Enfin, dans certains cas au moins, nous ajouterons des lettres en minuscules rendant compte des densités de peuplement (ex. Td = Tunis dense ; Ti = Tunis isolé...).

Les stations suivantes ont été étudiées (voir carte fig. 2).
TUNIS : il s'agit de populations assez étendues sur l'ensemble du Campus universitaire (étage semi-aride, sous étage supérieur, variante à hiver doux). (GOUNOT M. et AL., 1967). Nous avons étudié là, deux groupements que nous dénommerons Tunis dense (Td) et Tunis isolé (Ti).
DJEBEL ZIT : les prélèvements ont été faits au pied du Djebel Zit à 38 km au Sud de Tunis dans deux stations distantes d'environ 1 km. Dans la première deux groupements ont été étudiés : Zit 1 très dense (Z 1 td), Zit 1 isolé (Z 1 i). Dans la seconde station, nous avons également étudié deux groupements : Zit 2 dense (Z 2 d) et Zit 2 faible densité (Z 2 fd).

Nous n'avons pas trouvé suffisamment de pieds véritablement isolés dans cette dernière station pour pouvoir en faire une étude statistiquement valable.

Les deux stations se trouvent dans le même étage bioclimatique et la même variante que celle de Tunis.

DOUGGA : à une centaine de kilomètres à l'Ouest de Tunis. Deux stations ont été échantillonnées :

Dougga 1 (D 1), densité assez faible ;

Dougga 2 (D 2), à 2-3 km de la précédente, densité assez forte. Aucun pied véritablement isolé n'a pu être récolté.

FORET d'AIN DJEMALA : à 15 km des stations précédentes. La densité de peuplement est assez faible, nous n'avons échantillonné qu'une seule station abrégée FAD.

Elle se situe toujours dans l'étage semi-aride, sous-étage supérieur, mais dans la variante à hiver tempéré.

MAKTAR : à 150 km au Sud-Ouest de Tunis. Deux stations ont été échantillonnées toutes deux situées vers 1000 m. d'altitude :

Maktar 1 (M1) sur la route de Maktar à Kairouan à 7 km de Maktar.

Maktar 2 (M2) sur la route de Maktar à Tunis à 14 km de Maktar.

Ces stations sont toujours localisées dans l'étage semi-aride, sous-étage supérieur mais dans la variante à hiver frais (sous-variante d'altitude pour M 2).

Caractères mesurés.

La variabilité la plus évidente au sein des populations étant celle du développement de l'axe orthotrope nous avons mesuré cet axe sur toutes les plantes analysées.

Le développement d'ensemble de chaque individu paraissant également très variable nous avons essayé de le chiffrer en mesurant la longueur totale de tous les axes aériens (orthotropes + plagiotropes).

Nous avons compté le nombre de plagiotropes développés, celui-ci semblant également différer d'une plante à l'autre.

Le nombre de folioles des feuilles est l'un des caractères qui permet, dans la systématique classique, de séparer les diverses espèces du genre *Hedysarum*. Nous avons donc réalisé une étude préliminaire dans le but de tester la valeur discriminatoire de ce caractère au sein de l'espèce qui nous préoccupe plus particulièrement.

Sur une dizaine d'individus nous avons compté les folioles de toutes les feuilles et calculé les moyennes (tableau I).

Le tableau I montre à l'évidence une variabilité intéressante entre les individus pour ce caractère.

Dans le but d'abrégé les mesures nous avons essayé de voir si le comptage des folioles de quelques feuilles seulement de l'orthotrope ne fournirait pas la même information. Nous avons pu constater l'existence d'une forte corrélation ($r = 0,959$) entre le nombre moyen de folioles de l'ensemble des feuilles d'un individu et celui des 4 dernières feuilles étalées par l'axe orthotrope (tableau I). En conséquence, dans la suite de ce travail, nous nous limiterons à cette dernière valeur.

Une variation semblant exister aussi pour le développement des inflorescences, nous avons essayé de l'apprécier en comptant le nombre de fleurs de l'inflorescence la plus grande pour chaque individu.

Il est évident que de nombreux autres caractères auraient pu être étudiés : dimensions des feuilles, dimensions des fleurs, etc... Mais, d'une part le temps qui nous était imparti était évidemment limité, les plantes adultes se desséchant assez vite, d'autre part, comme nous allons le voir ces 5 caractères étudiés globalement conduisent déjà à des résultats interprétables.

— Analyse séparée des divers caractères :

• Nombre de fleurs :

Les moyennes obtenues pour chaque groupement sont reportées dans le tableau II.

Nous pouvons noter que deux populations se distinguent des autres, ce sont deux groupements à forte densité (Zit 1 très dense et Tunis dense).

TABLEAU I - Nombre de folioles par feuille (étude préliminaire)

Nombre de folioles moyen par individu	x (8,276)	(7,000	6,980	6,745	6,571)	(6,195	5,524	(4,623	4,619	4,250)
Nombre de folioles moyen des quatre dernières feuilles de l'orthotrope	9,500	7,500	8,500	7,500	7,000	5,500	6,000	4,250	5,000	4,000
Nombre de feuilles par individu	58	65	50	55	44	41	21	61	63	20

Les moyennes reliées par un trait ne sont pas significativement différentes (test p.p.d.s. au seuil 0,05)

TABLEAU II - Nombre de fleurs par inflorescence

Effet « groupement » H.S. : $F_{10/411ddl} = 10,09$ ($F_{0,01} = 2,40$)

Groupement	x										
	Z1td	Td	Ti	D1	FAD	Z1i	D2	M1	Z2fd	Z2d	M2
Moyenne	27,61	26,57	22,45	21,12	20,94	20,78	20,11	19,96	19,00	15,08	14
Effectif	41	40	51	50	51	41	28	57	8	24	31

Les moyennes reliées par un trait ne sont pas significativement différentes (test p.p.d.s. au seuil 0,05)

Malgré tout, ce caractère est peu intéressant en soi dans cette étude, les groupes obtenus en rapprochant les moyennes non significativement différentes étant peu nombreux et se chevauchant largement.

● *Longueur totale des axes aériens (orthotropes + plagiotropes)*

Les résultats en cm figurent dans le tableau III.

Les divers groupements du Zit s'associent assez bien, de même que les deux populations de Maktar. Toutefois, là encore, nous avons à faire à un caractère peu efficace en soi. Il faut noter que c'est vraisemblablement le caractère le plus influencé par les facteurs écologiques. Or les stations sont proches écologiquement puisqu'appartenant toutes au même sous-étage bioclimatique.

● *Nombre de ramifications plagiotropes développées :*

Les résultats figurent dans le tableau IV.

Les séparations des divers groupes obtenus en comparant les moyennes s'effectuent :

— selon la situation géographique (les deux groupements de Tunis se situant par exemple vers les valeurs élevées, les deux groupements de Maktar vers les valeurs faibles).

— selon la densité, les deux groupements de Tunis par exemple étant significativement distincts.

● *Longueur de l'axe orthotrope :*

Les mesures en cm figurent dans le tableau V.

Ce caractère a manifestement une bonne valeur discriminatoire puisqu'il permet de ranger les populations étudiées en 6 groupes bien distincts. D'autre part, dans la majorité des cas, dans ces 6 groupes se réunissent préférentiellement les peuplements ayant une même origine géographique. Ceci pourrait bien traduire l'intervention de différents génotypes dans l'établissement des diverses populations. Toutefois il faut noter aussi que certains peuplements (tels que Z 1 td ou T i) paraissent s'écarter des peuplements de même origine pour se placer aux extrémités de la gamme de variabilité. On constate par ailleurs que ces peuplements sont ceux dont les individus se sont développés dans des conditions très particulières. Ainsi la densité au niveau de la station Z 1 td (1500 pieds au m²) était telle que les individus étaient pratiquement côte à côte.

De même, à l'autre extrême, les plantes du groupement T i poussent sur un sol pratiquement nu, à distance importante de tout autre végétal.

● *Nombre de folioles des 3-4 dernières feuilles de l'axe orthotrope.*

Les résultats figurent dans le tableau VI.

Il s'agit donc du caractère qui sépare le plus de groupes avec un très bon rapprochement des groupements de même origine géographique :

TABLEAU III - Longueur totale (cm) des axes aériens (orthotrope + plagiotropes)

Effet « groupement » H.S. : F 10/529 = 51,71 (F 0,01 = 2,35)

Groupement	FAD		Ti		D2		Td		Z2fd		Z1i		D1		Z2d		M2		Z1td		M1	
Moyenne	197,86	192,74	169,31	155,13	89,26	85,83	72,24	65,59	32,37	31,29	26,75											
Effectif	51	54	29	41	29	49	56	43	31	100	57											

Les moyennes reliées par un trait ne sont pas significativement différentes (test p.p.d.s. au seuil 0,05)

TABLEAU IV - Nombre de ramifications plagiotropes développées

Effet « groupement » H.S. : F 10/527 = 75,38 (F 0,01 = 2,35)

Groupement	\bar{x} (\overline{Ti})	\overline{Td}	$\overline{(\quad)}$			$\overline{(\quad)}$			$\overline{(\quad)}$		$\overline{(\quad)}$
	Ti	Td	FAD	Z2fd	Z1i	D1	Z2d	M1	D2	M2	Z1td
Moyenne	10,22	6,87	5,98	5,69	5,58	4,75	4,12	3,82	3,55	3,29	1,05
Effectif	54	40	51	29	48	56	43	57	29	31	100

Les moyennes reliées par un trait ne sont pas significativement différentes (test p.p.d.s. au seuil 0,05)

TABLEAU V - Longueur de l'axe orthotrope (cm)

Effet « groupement » H.S. : $F_{10/526} = 97,50$ ($F_{0,01} = 2,35$)

Groupement	x	(Z_{1td})	(FAD)	($D2$)	(Z_{2d})	(Z_{2fd} D1 Z_{1i} Td)	($M2$ $M1$ Ti)
Moyenne		26,47	22,43	17,04	11,81	6,36 5,73 4,83 3,40	0,24 0,22 0,13
Effectif		100	51	26	43	29 56 49 41	31 58 54

Les moyennes reliées par un trait ne sont pas significativement différentes (test p.p.d.s. au seuil 0,05)

TABLEAU VI - Nombre de folioles des feuilles de l'axe orthotrope

Effet « groupement » H.S. : F 10/429ddl = 31,21 (F 0,01 = 2,40)

Effet individu à l'intérieur des groupements H.S. : F 429/1268ddl = 7,64 (F 0,01 = 1,00)

Groupement	x										
	(D2)	(Td D1)		(Ti)	(Z2fd Z2d)		Z1i	Z1td	M2	FAD	M1
Moyenne	8,32	7,56	7,44	7,02	6,69	6,54	6,404	6,398	6,14	5,80	4,31
Effectif (nombre de feuilles)	72	96	204	60	100	128	136	96	120	184	224

Les moyennes reliées par un trait ne sont pas significativement différentes (test p.p.d.s. au seuil 0,05)

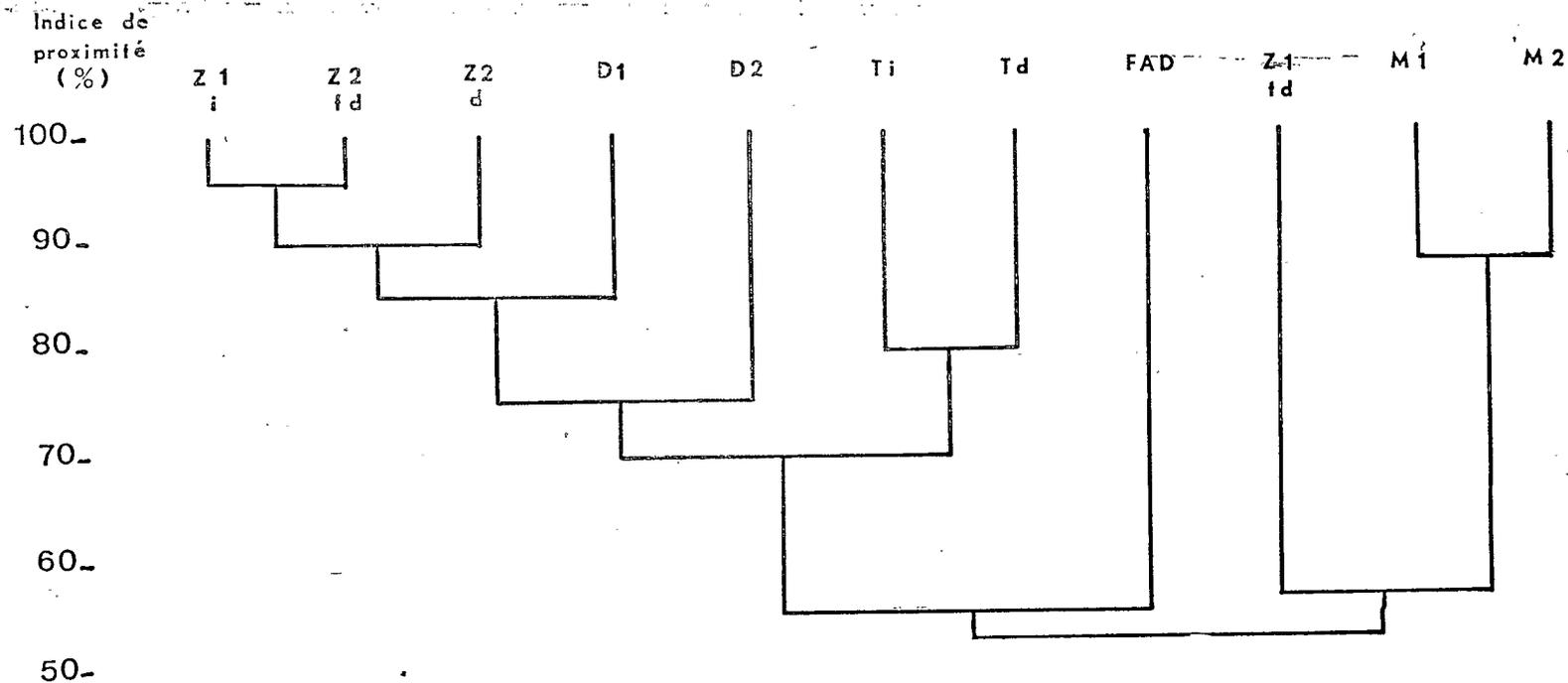


FIG. 3. — Dendrogramme des indices de proximité PERNES pour les 11 groupements (5 caractères) : Z = Djebel Zit ; D = Dougga ; T = Tunis ; FAD = Forêt d'Aïn Djemala ; M = Maktar.

par ex. les Zit se retrouvent tous dans 2 groupes qui se chevauchent, les plantes de Tunis (T d et T i) ou celles de Dougga (D 1 et D 2) se situant à des valeurs supérieures, les plantes de Maktar (M 1 et M 2) et de la Forêt d'Aïn Djemala (FAD) à des valeurs inférieures. Un certain effet de la densité de plantation se fait sentir, les groupements à forte densité tels que D 1 ou T d se situant en tête. Mais pour les plantes du Zit cet effet ne se manifeste pas.

CONCLUSION

Par conséquent les regroupements sont variables selon le caractère considéré. Il serait assez difficile de faire un choix, bien que des valeurs telles que la longueur de l'axe orthotrope ou le nombre des folioles des feuilles semblent, en soi, de bons critères de caractérisation des situations géographiques, donc sans doute des écotypes. Il nous a alors semblé utile de poursuivre l'analyse des résultats en considérant globalement tous ces caractères observés.

— Analyse conjointe des caractères. Discussion générale.

Nous avons utilisé une méthode d'analyse qui a déjà fait ses preuves, en particulier sur *Panicum maximum* : il s'agit du calcul des indices de proximité de J. PERNES (1972). Ce calcul consiste à considérer les divers groupes obtenus en reliant les moyennes non significativement différentes (tableaux II à VI).

On calcule alors une « distance » entre les diverses moyennes pour des caractères donnés et on fait la somme pour l'ensemble des caractères. Les valeurs rapportées en pourcentage de la distance maximale donnent l'indice de proximité de deux groupements. Ces valeurs permettent de tracer le dendrogramme de la figure 3.

La séparation des groupements coïncide en général avec la répartition des stations sur la carte bioclimatique de la Tunisie. En effet, les stations du Zit, de Dougga et de Tunis appartiennent à la même variante climatique (hiver doux), la forêt d'Aïn Djemala à une autre (hiver tempéré) et Maktar à une troisième (hiver frais et sa sous-variante d'altitude).

Le regroupement entre les divers prélèvements d'un même secteur (Djebel Zit (Z), Dougga (D), Tunis (T) et Maktar (M)) paraît bon. Ceci indique donc de bonnes analogies entre les phénotypes des plantes d'une même région.

Cependant un groupement du Djebel Zit (Z 1 td) se distingue. Il se détache en effet des 3 autres groupements de cette région et même du grand groupe formé par les 3 secteurs de la même variante bioclimatique (Zit, Dougga et Tunis). Nous avons signalé qu'il s'agissait d'un groupement très particulier dans lequel la densité était énorme (1500 pieds au m²). Nous pouvons donc penser que dans ce cas, ce sont les conditions de développement qui ont prédominé.

Ceci nous amène à souligner ici qu'il ne nous est pas possible encore d'évaluer la part génétique et la part du milieu dans cette variabilité des populations observées. Pour ce faire il est nécessaire d'entreprendre une étude comparable sur des échantillons cultivés en conditions uniformes. C'est ce que nous allons réaliser.

BIBLIOGRAPHIE

- GOUNOT M. et al., 1967. — Carte bioclimatique de la Tunisie septentrionale. Etages et variantes - C.N.R.S., Paris et Gouvernement Tunisien.
- FERNES J., 1972. — Organisation évolutive d'un groupe préférentiellement agamique : la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) - Thèse de Doctorat, Orsay. (sous presse).