

# Diversité génétique des acacias

**Marie-Hélène Chevallier,**  
Généticienne

**Alain Borgel,**  
Généticien

## Introduction

Depuis de nombreuses années, les périodes successives de sécheresse, combinées à une pression démographique drastique, ont entraîné une forte dégradation de la végétation des zones sahéliennes et soudano-sahéliennes en Afrique. La strate arborée a été particulièrement touchée à cause d'une demande croissante des populations en bois de feu, fourrage et produits dérivés. Parmi les espèces les plus affectées se situent les *Acacia*.

*Acacia* est un genre cosmopolite riche d'environ 1250 espèces dont la majorité est originaire d'Australie et seulement 134 d'Afrique (Wickens, 1996). Il est subdivisé en trois sous-genres (Brain et Maslin, 1996; Wickens, 1996). Les sous-genres *Acacia* et *Aculeiferum* ont une distribution pan-tropicale, alors que le sous-genre *Phyllodineae* est principalement australien. Si l'importance de certaines de ces espèces dans l'économie rurale ou dans la stabilisation et la fertilité des sols est indéniable (Fagg et Stewart, 1994; Wickens, 1996), la variabilité génétique des populations naturelles est encore peu connue. Or, la connaissance de ce paramètre est un préalable indispensable à la définition de stratégies de conservation, de gestion, et d'utilisation des ressources forestières (BANRC, 1991). La régénération des forêts, qui se fait principalement par des graines issues des arbres *in situ*, dépend du maintien de cette diversité, en particulier pour faire face à des changements climatiques imprévisibles ou pour établir un programme d'amé-

lioration génétique. Deux types d'approches permettent d'estimer la variabilité génétique des arbres : les essais en champ de comparaison de provenances et de descendance, et les marqueurs génétiques. Nous nous limiterons à ceux-ci et, plus particulièrement, aux isoenzymes. En effet, ces marqueurs sont encore à l'heure actuelle, les plus utilisés dans les études concernant les *Acacia* car ils possèdent des caractéristiques de neutralité, d'indépendance vis-à-vis du milieu et de contrôle génétique simple. Cette contribution est constituée de trois parties : (1) diversité génétique des arbres forestiers et des principaux facteurs bio-écologiques qui interviennent dans son estimation et son organisation ; (2) synthèse bibliographique de la diversité génétique dans le genre *Acacia* ; (3) résultats expérimentaux obtenus récemment sur quelques espèces africaines.

## ■ Méthodes

Cinq paramètres génétiques sont fréquemment utilisés pour quantifier la variabilité (Hamrick *et al.*, 1992). Quatre traduisent la variabilité au niveau intra-population ou intra-espèce. Le premier est le nombre moyen d'allèles ( $A$ ) ou variants alléliques identifiés dans la population. Le second paramètre est le taux de polymorphisme ( $P$ ), qui est le nombre de locus polymorphes par rapport au nombre de locus étudiés. La diversité génétique de Nei ( $H$ ) exprime la probabilité pour que deux gènes tirés au hasard dans une population soient différents. Elle est définie par  $H = 1 - \sum p_i^2$ , où  $p_i$  est la fréquence de l'allèle  $i$  au locus considéré,  $H$  est équivalent à l'hétérozygotie théorique sous l'hypothèse de Hardy-Weinberg. Enfin, le nombre d'allèles efficaces ( $A_e$ ) correspond au nombre d'allèles en tenant compte de leurs différences de fréquence :  $A_e = 1/(1-H)$ .

Au niveau inter-populations, les paramètres de différenciation entre les populations sont estimés à partir des statistiques de Nei (Nei, 1973). Le coefficient de différenciation génétique entre populations ( $G_{ST}$ ) défini au niveau d'un locus par  $G_{ST} = 1 - H_S/H_T$ , où  $H_S$  est la moyenne sur toutes les populations des diversités génétiques intra-populations et  $H_T$  est la diversité génétique totale sur l'ensemble des

populations considérées comme une population unique. Dans le cas où plusieurs locus sont pris en compte,  $H_S$  et  $H_T$  sont les moyennes sur l'ensemble des locus des diversités intrapopulation et totale.

## ■ Diversité génétique des arbres forestiers

Diverses revues bibliographiques sur la diversité génétique de ces arbres forestiers ont été publiées par Hamrick et Godt (1989), Hamrick *et al.* (1992) et Loveless (1992). Les auteurs ont identifié sept facteurs biologiques, écologiques ou historiques capables d'intervenir dans la quantification de la variabilité génétique. Ces facteurs sont : (1) l'appartenance taxonomique (gymnospermes, angiospermes); (2) la région géographique (boréale, tempérée, tempérée-tropicale ou tropicale); (3) l'aire de répartition de l'espèce (endémique, étroite, régionale ou étendue); (4) le système de reproduction (autofécondation, allofécondation seule avec pollinisation anémophile ou zoophile, régime mixte avec pollinisation anémophile ou zoophile); (5) la dissémination des graines (par des animaux avec ou sans ingestion, par le vent, par explosion, par gravité et par animaux sans ingestion); (6) le mode de reproduction (sexué, sexué et asexué); (7) le statut successional (espèces pionnière, de milieu ou de fin de succession).

### *Diversité intraspécifique*

Les plantes supérieures sont en moyenne polymorphes à 51,3 % de leurs locus isoenzymatiques avec une variabilité intra-espèce ( $H_S$ ) de 0,150 et un nombre moyen d'allèles par locus ( $A_S$ ) de 1,97 (tabl. 1). Chez les plantes pérennes à longue durée de vie, les espèces ligneuses présentent un niveau de diversité ( $H_S$ ) de 43 % supérieur à celui des herbacées. Parmi les ligneuses à longue durée de vie, les espèces endémiques sont nettement moins variables que les espèces à large aire de répartition; les espèces ligneuses tropicales ne mon-

Type de plantes	Caractéristiques	Paramètres				
		$N_e$	$P_s$	$A_s$	$A_{es}$	$H_s$
<b>Diversité intraspécifique</b>						
Toutes les espèces de plantes		655	51,3	1,97	1,2	0,150
Pérennes à longue vie	Herbacées/ Ligneuses	30/191	39,3/65,0	1,64/2,22	1,15/1,24	0,124/0,177
Ligneuses à longue vie						
Aire de répartition	Endémique/ Etendue	20/11	42,5/67,8	1,82/2,11	1,09/1,39	0,078/0,257
Localisation géographique	Boréale/ Tropicale	26/38	82,5/57,9	2,58/1,87	1,28/1,28	0,206/0,191
Système de reproduction	Régime mixte/ Allogamie	11/128	29,9/69,1	1,51/2,31	1,12/1,23	0,075/0,173
<b>Diversité intrapopulation</b>						
Toutes les espèces de plantes		669	34,6	1,52	1,15	0,113
Pérennes à longue vie	Herbacées/ Ligneuses	24/196	21,5/49,3	1,32/1,76	1,09/1,20	0,082/0,148
Ligneuses à longue vie						
Aire de répartition	Endémique/ Etendue	26/9	26,3/74,3	1,48/2,56	1,08/1,33	0,056/0,228
Localisation géographique	Boréale/ Tropicale	30/53	68,4/39,8	2,07/1,51	1,28/1,16	0,204/0,125
Système de reproduction	Régime mixte/ Allogamie	11/120	17,2/53,0	1,21/1,84	1,06/1,21	0,035/0,154
<b>Différenciation interpopulations</b>						
Toutes les espèces de plantes		584	0,302	0,224		0,228
Pérennes à longue vie	Herbacées/ Ligneuses	25/195	0,307/0,283	0,228/0,253		0,278/0,084
Ligneuses à longue vie						
Statut taxonomique	Gymno-/ Angio-spermes	121/173	0,281/0,287	0,255/0,249		0,073/0,102
Aire de répartition	Endémique/ Etendue	18/9	0,232/0,316	0,150/0,306		0,141/0,033
Localisation géographique	Boréale/ Tropicale	40/26	0,280/0,275	0,268/0,235		0,038/0,119

$N_e$ : Nombre d'entrées;  $P_s$  et  $P_p$ : Pourcentage moyen de loci polymorphes;  $A_s$  et  $A_p$ : Nombre d'allèles par locus;  $A_{es}$  et  $A_{ep}$ : Nombre d'allèles efficaces par locus;  $H_s$  et  $H_p$ : Diversité génétique;  $H_T$ : Diversité génétique totale;  $H_S$ : Diversité génétique intrapopulation;  $G_{ST}$ : Différenciation. Les couples de nombres séparés par / correspondent respectivement aux deux caractéristiques indiquées dans la seconde colonne.

Tableau 1

Diversités génétiques intra-espèce et intra-population et différenciation chez les arbres forestiers (Hamrick *et al.*, 1992)

trent pas de différence de diversité par rapport aux espèces boréales, malgré un pourcentage de locus polymorphes plus fort.

Les facteurs biologiques et écologiques expliquent environ un tiers de la diversité génétique des espèces avec, comme facteur principal, l'aire de répartition et le système de reproduction (tabl. 2). Le bilan d'Hamrick *et al.* (1992) montre que les espèces les plus variables appartiennent aux gymnospermes, à large aire de répartition, de distribution boréale, allofécondées, avec une pollinisation anémophile ou zoophile et dont les graines sont disséminées par les animaux.

Facteurs	Diversité intraspécifique				Diversité intrapopulation				Différenciation interpopulations		
	P <sub>s</sub>	A <sub>s</sub>	A <sub>es</sub>	H <sub>s</sub>	P <sub>p</sub>	A <sub>p</sub>	A <sub>ep</sub>	H <sub>p</sub>	H <sub>T</sub>	H <sub>S</sub>	G <sub>ST</sub>
Statut taxonomique	■	■	NS	NS	■	■	NS	NS	NS	NS	■
Aire de répartition	■	■	■	■	■	■	■	■	NS	■	■
Localisation géographique	■	■	NS	NS	■	■	■	■	NS	NS	■
Système de reproduction	■	■	■	■	■	■	■	■	NS	NS	NS
Mode de dissémination des graines	NS	NS	■	■	■	NS	NS	■	■	■	NS
Mode de reproduction	NS	NS	■	■	■	■	■	■	■	■	NS
Statut successional	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	■	■	NS
Contribution à la diversité génétique	34 %				39 %				16 %		

P<sub>s</sub> et P<sub>p</sub>: Pourcentage moyen de loci polymorphes; A<sub>s</sub> et A<sub>p</sub>: Nombre d'allèles par locus; A<sub>es</sub> et A<sub>ep</sub>: Nombre d'allèles efficaces par locus; H<sub>s</sub> et H<sub>p</sub>: Diversité génétique; H<sub>T</sub>: Diversité génétique totale; H<sub>S</sub>: Diversité génétique intrapopulation; G<sub>ST</sub>: Différenciation. L'ombrage indique le degré de signification. Du plus clair au plus foncé: non significatif, p<0,05; p<0,01; p<0,001.

Tableau 2  
Facteurs biologiques et écologiques et leurs effets sur le niveau de diversité génétique chez les arbres (Hamrick *et al.*, 1992).

### Diversité intrapopulation

Chez les plantes, à l'intérieur des populations, 34,6 % des locus sont polymorphes et la diversité génétique (H<sub>p</sub>) atteint 0,113. Les plantes ligneuses pérennes à longue durée de vie ont un niveau de diversité intrapopulation supérieur de 81 % à celui des herbacées, les espèces tropicales sont 39 % moins variables que les espèces boréales et 16 % moins variables que l'ensemble des arbres (tabl. 1). Les facteurs écologiques et biologiques, à l'exception du statut successional, expriment 39 % de la variation, le facteur explicatif le plus important étant

l'aire de répartition (tabl. 2). Dans une moindre mesure interviennent la localisation géographique, la dispersion des graines, le système de reproduction et le mode de reproduction. En revanche, le niveau de domestication ne semble pas jouer sur le niveau de diversité (Loveless, 1992).

### *Différenciation interpopulations*

Chez les plantes supérieures, la plus grande partie de la variabilité génétique se situe à l'intérieur des populations (tabl. 1). Cela est particulièrement vrai chez les ligneuses dont le coefficient de différenciation  $G_{ST}$  n'est que de 8,4 %. Les sept facteurs listés plus haut n'expliquent que 16 % de la différenciation entre populations (tabl. 2). L'aire de répartition est encore une fois le meilleur prédicteur de  $G_{ST}$ . Les espèces ligneuses endémiques présentent une différenciation plus de quatre fois supérieure à celle des espèces à aire de répartition plus large (tabl. 1). La différenciation des populations est également influencée par l'appartenance taxonomique et la localisation géographique. Les populations des angiospermes sont significativement plus différenciées que celles des gymnospermes. De même, la différenciation  $G_{ST}$  des espèces tropicales est trois fois plus élevée que celle des espèces boréales, pour un même niveau de diversité totale (tabl. 1).

En conclusion, les arbres présentent une diversité génétique plus importante que les autres types de plantes, aussi bien au niveau intraspécifique qu'intrapopulation, avec une différenciation faible entre populations. Les caractéristiques biologiques et écologiques des arbres n'expliquent qu'en partie la diversité.

## Diversité génétique dans le genre *Acacia*

Malgré le nombre important d'espèces dans le genre *Acacia*, il n'existe que très peu de travaux sur la variabilité génétique des populations naturelles. Une trentaine d'études ont été publiées cette der-

nière décennie. Elles ont pour thèmes l'estimation de la variabilité génétique des populations naturelles, la détermination du système de reproduction et l'étude des relations taxonomiques entre espèces ou sous-espèces (tabl. 3). *A. albida*, *A. auriculiformis*, *A. karoo*, *A. mangium*, *A. nilotica*, *A. senegal* et *A. tortilis* sont les principales espèces étudiées. Les autres espèces (*A. dealbata*, *A. decurrens*, *A. mearnsii*, *A. parramattensis* et *A. trachyphloa*) n'ont été analysées qu'à raison d'une population par espèce pour servir de témoin de variabilité.

Espèces	Thèmes de recherche	Références
<i>A. albida</i>	Diversité-Système de reproduction-Taxonomie	Joly, 1991; Joly <i>et al.</i> , 1992; Chevallier, 1993; Zeh-Nlo, 1994; Ibrahim, 1996; Joly, 1996; Zeh-Nlo et Joly, 1996.
<i>A. anomala</i>	Diversité	Coates, 1988. Moran, 1992.
<i>A. crassicarpa</i>	Diversité-Système de reproduction	Moran <i>et al.</i> , 1989b.
<i>A. auriculiformis</i> <i>A. mangium</i>	Diversité-Système de reproduction	Moran <i>et al.</i> , 1989a; Moran <i>et al.</i> , 1989b; Moran, 1992; Moran <i>et al.</i> , 1992; Khasa <i>et al.</i> , 1993; Wickneswari et Norwati, 1993; Khasa <i>et al.</i> , 1994; Wickneswari et Norwati, 1995; Changtragoon et Woo, 1996; Wickneswari <i>et al.</i> , 1996.
<i>A. dealbata</i> , <i>A. decurrens</i> , <i>mearnsii</i> , <i>A. parramattensis</i> , <i>A. trachyphloa</i>	Diversité	Moran <i>et al.</i> , 1989b
complexe "A. holosericea, <i>neurocarpa</i> , <i>colei</i> "	Taxonomie	Moran <i>et al.</i> , 1990; Moran <i>et al.</i> , 1992; Maslin et Thomson, 1992
<i>A. karoo</i>	Diversité-Système de reproduction	Brain, 1986; Oballa, 1993; Barnes <i>et al.</i> , 1996; Oballa, 1996.
<i>A. melanoxyton</i>	Diversité-Système de reproduction	Muona <i>et al.</i> , 1991. Moran, 1992; Playford <i>et al.</i> , 1993.
complexe "A. nilotica"	Diversité-Taxonomie-Système de reproduction	Mandal <i>et al.</i> , 1994; Mandal et Ennos, 1995; N'Dir, 1996.
complexe "A. senegal"	Diversité-Taxonomie	Diallo, 1992; Leblanc, 1992; Leblanc et Brizard, 1993; Chevallier <i>et al.</i> , 1994; N'Dikibaye, 1996.
complexe "A. tortilis"	Diversité-Taxonomie-Système de reproduction	Oling'otie, 1991; Cardoso <i>et al.</i> , 1993; Cardoso, 1995.

### Tableau 3

Synthèse des principaux travaux réalisés sur les isoenzymes dans le genre *Acacia*.

## Variabilité génétique des populations naturelles

Les différentes espèces d'*Acacia* sont en moyenne polymorphes à 65 % (P variant de 13 % à 100 %) de leurs locus, avec une diversité génétique de l'ordre de 19 % ( $H_e = 2\%$  à 46 %) et une différenciation des populations de 17 % ( $G_{ST} = 5\%$  à 38 %) (fig. 1). Les espèces africaines sont en moyenne nettement plus variables que les espèces australiennes, avec un taux de polymorphisme de 79 % contre 47 % et une diversité génétique plus de deux fois supérieure (31 % contre 12 %). En revanche, la différenciation est plus forte entre populations des espèces australiennes (20 % contre 13 %). Dans la plupart des cas, cela correspond à une différenciation entre régions géographiques bien séparées, la variabilité génétique inter-populations à l'intérieur d'une même région restant très faible. Ainsi Wickneswari et Norwati (1993) ont montré, chez *A. auriculiformis*, une forte structuration en trois zones géographiques ( $G_{ST} = 27\%$ ) correspondant aux trois principales aires de distribution de l'espèce, mais seulement 6,3 % de la variation se trouvent entre les populations à l'intérieur de chaque zone.

Les estimations des paramètres génétiques peuvent varier selon les auteurs, ce qui rend délicate la comparaison des variabilités entre espèces. C'est le cas d'*A. auriculiformis* et d'*A. mangium* qui ont fait l'objet de différentes études (Moran *et al.*, 1989a; Moran *et al.*, 1989b; Khasa *et al.*, 1994; Wickneswari et Norwati, 1995). Ces variations sont dues à des problèmes méthodologiques liés au nombre et au choix des systèmes enzymatiques, à l'interprétation génétique des zymogrammes, à la définition du taux de polymorphisme et à l'échantillonnage des populations. Il existe, en effet, une très grande hétérogénéité dans le nombre et les types d'enzymes pris en compte dans les différentes analyses. Certaines catégories d'enzymes sont connues pour être plus variables que d'autres. Dans toutes les études, les hydrolases (estérases, aminopeptidases, phosphatases) se sont révélées plus polymorphes que les transférases, déshydrogénases ou isomérases. Le nombre de systèmes analysés est alors d'autant plus important. Hamrick *et al.* (1992) ont montré une forte corrélation entre le nombre de locus et la diversité génétique intra-population. Il est souvent recom-

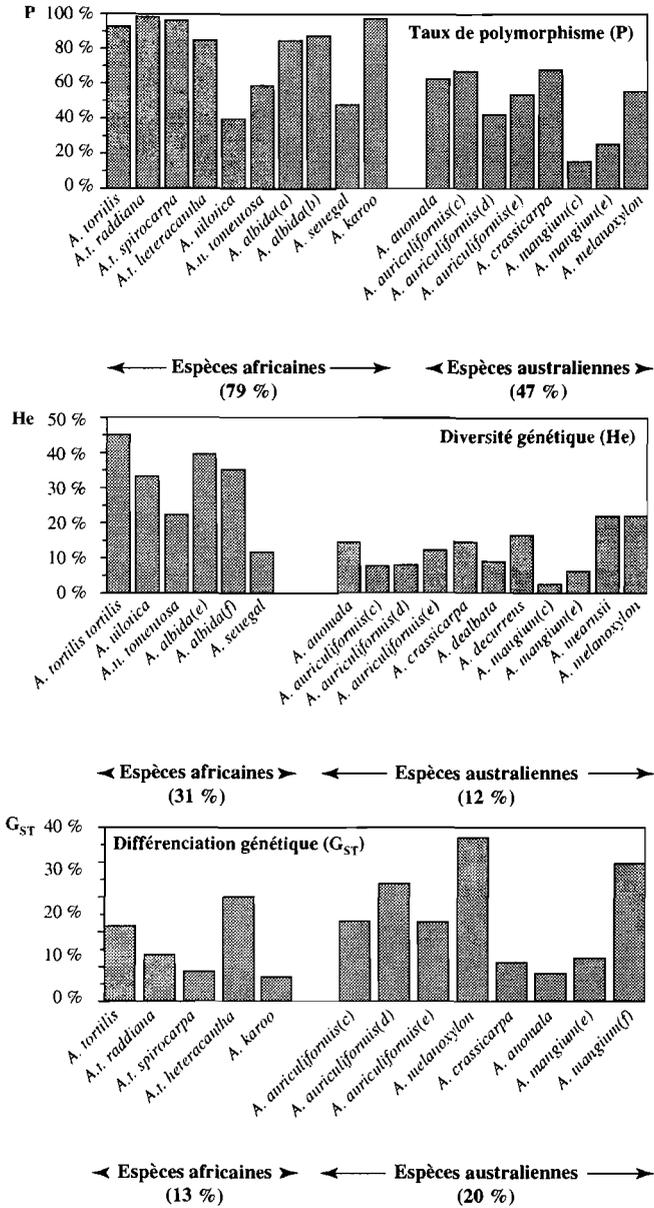


Figure 1 Paramètres de diversité génétique (P), (He) et de différenciation (G<sub>ST</sub>) dans le genre *Acacia* (a) Joly et al., 1992 - (b) Ibrahim, 1996 - (c) Moran et al., 1989a - (d) Wickneswari et Norwati 1993 - (e) Khasa et al., 1993 - (f) Moran et al., 1989b.

mandé d'utiliser au moins 50 locus (Nei, 1978), ce qui est la plupart du temps impossible à cause des difficultés techniques. De plus, l'interprétation génétique des zymogrammes peut varier selon les équipes de chercheurs pour une même espèce. La validité du contrôle génétique des isozymes ne peut s'établir que par l'intermédiaire de croisements contrôlés, ce qui est rarement possible chez les espèces d'arbres qui ne font pas l'objet d'un programme d'amélioration. Cela est particulièrement vrai chez les espèces tropicales de forêts naturelles ou agroforestières comme les *Acacia*. Par ailleurs, tous les auteurs ne sont pas d'accord pour inclure ou exclure les locus monomorphes dans les analyses. Cette précision n'est pas toujours indiquée et peut influencer sur l'estimation de la variabilité. Enfin, la définition d'un locus polymorphe peut faire défaut. Certains auteurs considèrent un locus polymorphe dès lors que plus d'un allèle est observé quelle que soit sa fréquence. D'autres font intervenir la fréquence des allèles, qui doit être supérieure à 1 % ou 5 %. Le nombre et le choix des populations interviennent également dans la quantification et la structuration de la variabilité. Ainsi, une grande hétérogénéité dans les valeurs de différenciation a été rapportée.  $G_{ST}$  varie de 18 % à 27 % pour *A. auriculiformis* et de 9 % à 31 % pour *A. mangium* (Moran *et al.*, 1989b; Khasa *et al.*, 1993; Wickneswari et Norwati, 1993). Dans ces cas, le nombre de populations intervient ainsi que le nombre de locus pris en compte.

### *Système de reproduction*

Le taux d'allofécondation est un facteur influant sur l'estimation de la variabilité génétique intraspécifique et intrapopulation (tabl. 2). Une dizaine de travaux ont été publiés à ce sujet (tabl. 4) et mettent en évidence un fort taux d'allofécondation ( $t_m$ ) compris entre 0,79 et 0,96 chez les *Acacia* australiens. La prédominance de l'allogamie est confirmée par Kenrick et Knox (1989) qui ont trouvé des systèmes d'autoincompatibilité chez toutes les espèces diploïdes australiennes étudiées jusqu'ici. Souvent, les taux d'allofécondation multilocus par famille ( $t_{mi}$ ) sont significativement différents, indiquant soit une réelle variation en fonction des arbres soit une hétérogénéité dans le pool pollinique reçu par les différents arbres.

Les *Acacia* africains montrent un système de reproduction plus variable. *A. karoo*, *A. albida* et *A. nilotica* spp *kraussiana* sont préférentiellement allogames avec des variations importantes selon l'arbre (Mandal *et al.*, 1994) ou au cours du temps (Zeh-Nlo, 1994 ; Zeh-Nlo et Joly, 1996). En revanche, chez *A. tortilis* et *A. nilotica* spp *leiocarpa*, environ 60 % des graines proviennent d'autofécondation.

Le genre *Acacia* présente donc une stratégie de reproduction variable qui fait intervenir vraisemblablement des degrés divers d'autoincompatibilité et/ou une dispersion du pollen hétérogène selon les arbres. La mise en évidence d'un taux non négligeable d'autogamie chez certaines espèces a des conséquences importantes sur l'estimation des paramètres génétiques des familles issues de pollinisation libre utilisées dans les programmes d'amélioration mais aussi sur la méthodologie de récolte à définir dans les programmes de conservation des ressources génétiques.

Espèce	Estimation			Références
	Multilocus ( $t_m$ )	Monolocus ( $t_s$ )	Familles ( $t_{mi}$ )	
<b>Espèces australiennes</b>				
<i>A. auriculiformis</i>	0,92-0,93 (0,93)	0,39-1,40		Moran <i>et al.</i> , 1989a
<i>A. auriculiformis</i>	0,86-1,06 (0,96)	0,85-1,02	0,86-1,06	Khasa <i>et al.</i> , 1993
<i>A. auriculiformis</i>	0,67-0,95 (0,79)			Wickneswari et Norwati, 1995
<i>A. crassicarpa</i>	0,93-0,99 (0,96)	0,78-1,19		Moran <i>et al.</i> , 1989a
<i>A. melanoxylon</i>	0,86-1,00(0,91)			Muona <i>et al.</i> , 1991
<b>Espèces africaines</b>				
<i>A. tortilis</i>	0,18-0,50 (0,35)	0,00-1,99	0,00-0,99	Oling'otie, 1991
<i>A. nilotica kraussiana</i>	0,80-1,99 (0,98)	0,56-1,99	0,08-1,99	Mandal et Ennos, 1995
<i>A. nilotica leiocarpa</i>	0,16-1,04 (0,38)	0,18-1,02	0,16-1,04	Mandal <i>et al.</i> , 1994
<i>A. albida</i>	0,54-0,99	0,42-0,91	0,57-0,99	Zeh-Nlo, 1994. ; Zeh-Nlo et Joly, 1996
<i>A. karoo</i>	(0,88)	0,83-1,00		Oballa, 1993 ; Barnes <i>et al.</i> , 1996

Les couples de nombres séparés par - indiquent les valeurs extrêmes, la valeur entre parenthèses indique la moyenne.

■ Tableau 4

Estimation des taux d'allofécondation dans les populations d'*Acacia*

## Taxonomie

Les résultats isoenzymatiques obtenus sur les différentes races d'*A. holosericea* ont abouti à une révision taxonomique complète de l'espèce, confirmée par des études ultérieures de caractères morphologiques, d'essais de comportements sur le terrain ou de comptage chromosomique (tabl. 3; Moran *et al.*, 1990; Moran *et al.*, 1992; Maslin et Thomson, 1992). La race diploïde correspond à *A. neurocarpa*, la race tétraploïde reste *A. holosericea* et la race hexaploïde devient une nouvelle espèce *A. colei*. L'hétérozygotie fixée rencontrée chez *A. holosericea* et *A. colei* souligne l'origine polyploïde de ces espèces.

## Diversité génétique des acacias africains

Deux exemples sur les complexes "*A. senegal*" et "*A. nilotica*" donnés ci-dessous concernent des résultats expérimentaux obtenus au Sénégal. Le troisième exemple est un bilan des travaux réalisés sur *A. albida* au Burkina Faso, Cameroun et Sénégal en collaboration avec l'Oxford Forest Institute et le Cirad-Forêt. L'étude d'*A. tortilis* spp *raddiana* est détaillée dans un autre article de ce volume (Cardoso *et al.*).

### Acacia senegal et son complexe

Une première étude a porté sur une douzaine de populations réparties sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce au Sénégal (Diallo, 1992; Chevallier *et al.*, 1994). Les provenances montrent un taux de polymorphisme de 47 %, un nombre moyen d'allèles de 1,54 et une hétérozygotie de 0,17. La seule différenciation mise en évidence est due à la présence d'allèles rares spécifiques des populations du Sud du Sénégal oriental. En revanche, il ne semble pas possible de structurer les populations septentrionales, caractérisées par une forte

variabilité intrapopulation. Une étude récente (N'Dikibaye, 1996) a permis d'élargir cet échantillonnage à quelques populations du Mali, de Mauritanie ainsi qu'à une ou deux populations du Soudan, Kenya et Pakistan. Les populations d'Afrique de l'ouest ne montrent pas de variabilité plus importante que celle rencontrée au Sénégal. En revanche, il existe une très nette séparation des populations d'Afrique de l'ouest et d'Afrique de l'est. Mais à nouveau, la différenciation n'est le fait que d'un très petit nombre d'allèles, qui peuvent être le reflet d'évènements d'introgession interspécifique. Les régions d'Afrique australe sont, en effet, riches de nombreuses espèces sympatriques. C'est pourquoi quatre espèces supplémentaires ont été analysées : *A. dudgeoni*, *A. laeta*, *A. mellifera* et *A. gourmaensis*. Les isoenzymes ont permis de confirmer les relations taxonomiques entre espèces décrites par Ross (1979). Les résultats peuvent être résumés ainsi :

- Les différentes espèces sont identifiables sur la base des zymogrammes ;
- *A. senegal* et *A. dudgeoni* se caractérisent par des zymogrammes très proches avec de nombreux allèles en commun. Cependant, *A. dudgeoni* présente également les allèles spécifiques des provenances d'*A. senegal* du Sénégal oriental qui ne se retrouvent chez aucune autre espèce. Il semble donc que les arbres dépourvus de feuilles lors de la prospection aient été mal identifiés, les autres caractères morphologiques étant peu discriminants ;
- Les zymogrammes d'*A. laeta* sont le résultat de la juxtaposition des isoenzymes d'*A. senegal* et d'*A. mellifera*. *A. laeta* possède donc une hétérozygotie fixée. Ceci est en accord avec l'hypothèse de Ross (1979), selon laquelle *A. laeta* est issu d'un croisement interspécifique entre *A. mellifera* et *A. senegal* ;
- Il est impossible, sur la base des isoenzymes, de confondre *A. gourmaensis* et *A. mellifera*, espèces réputées très voisines d'après leurs caractéristiques botaniques.

### Complexe "A. nilotica"

Sept sous-espèces — du complexe "*A. nilotica*", *subalata*, *cupressiformis*, *jacquemontii*, *tomentosa*, *adstringens*, *indica* et *nilotica* ont été

analysées par électrophorèse d'isoenzymes. Certaines des espèces ayant été trouvées polyploïdes (Hamant *et al.*, 1975), une étude de la quantité d'ADN par cytométrie en flux et du niveau de ploïdie par comptage chromosomique a été effectuée (Borgel et Chevallier, 1996). Deux groupes de niveau de ploïdie ont été observés (tabl. 5). La sous-espèce *jacquemontii* présente les deux niveaux. Cette hétérogénéité peut être la manifestation d'une erreur d'identification d'un des échantillons lors de leur récolte sur le terrain. Les sous-espèces ne diffèrent en effet que par très peu de caractères morphologiques (présence-absence de poils sur les gousses) (Brenan, 1983).

Espèce	Provenance	2C (pg)
<b>Diploïdes 2C = 0,88 à 1,02 pg</b>		
<i>A. nilotica</i> spp <i>subalata</i>	Inde	0,96
<i>A. nilotica</i> spp <i>cupressiformis</i>	Inde	0,88
<i>A. nilotica</i> spp <i>cupressiformis</i>	Inde	0,89
<i>A. nilotica</i> spp <i>jacquemontii</i>	Inde	0,94
<i>A. nilotica</i> spp <i>tomentosa</i>	Sénégal	1,02
<i>A. nilotica</i> spp <i>tomentosa</i>	Sénégal	0,95
<b>Tétraploïdes 2C = 1,83 à 2,11 pg</b>		
<i>A. nilotica</i> spp <i>jacquemontii</i>	Inde	1,91
<i>A. nilotica</i> spp <i>adstringens</i>	Sénégal	1,83
<i>A. nilotica</i> spp <i>adstringens</i>	Sénégal	2,01
<i>A. nilotica</i> spp <i>adstringens</i>	Sénégal	2,11

■ Tableau 5  
Quantité d'ADN et niveau de ploïdie dans le complexe "*nilotica*"

Les principaux résultats concernant les analyses isoenzymatiques sont résumés ci-après (N'Dir, 1996) :

- Il existe, chez la plupart des taxons déterminés comme diploïdes, un très grand nombre de gènes dupliqués et une hétérozygotie fixée, qui pourraient être indicateurs d'une ancienne polyploïdie ;
- Les zymogrammes d'*A. jacquemontii* ressemblent à ceux des autres sous-espèces du complexe. *A. jacquemontii* serait bien une sous-espèce du groupe *nilotica* plutôt qu'une espèce différente, comme indiqué par Brenan (1983) ;

- La variabilité intra-taxon est relativement faible, le pourcentage de locus polymorphes par taxon n'excède pas 60 % et le nombre moyen d'allèles par locus est inférieur à 2 ;
- Les distances génétiques structurent les espèces en deux groupes : *adstringens* d'une part et toutes les autres sous-espèces d'autre part. Ensuite, ce sont les populations du Sénégal d'*A. nilotica* spp *tomentosa* qui se distinguent ; puis les populations soudanaises d'*A. nilotica* spp *tomentosa* et *A. nilotica* spp *nilotica*, qui forment un groupe homogène présentant des allèles qui leur sont propres.

## Acacia albida (Faidherbia albida)

L'étude d'une trentaine de populations d'Afrique de l'ouest et de vingt-trois d'Afrique de l'est montre, comme chez *A. senegal*, une nette séparation est/ouest dans l'aire de distribution de l'espèce (Joly *et al.*, 1992; Joly, 1996). Le taux de polymorphisme et la diversité génétique sont en effet considérablement plus faibles dans les populations orientales (fig. 2). Une forte structuration des populations en deux groupes principaux apparaît sur le dendrogramme (fig. 3). Les populations d'Ethiopie se distinguent très fortement de celles d'Afrique de l'est et se regroupent avec les populations de l'ouest représentées par le Ghana.

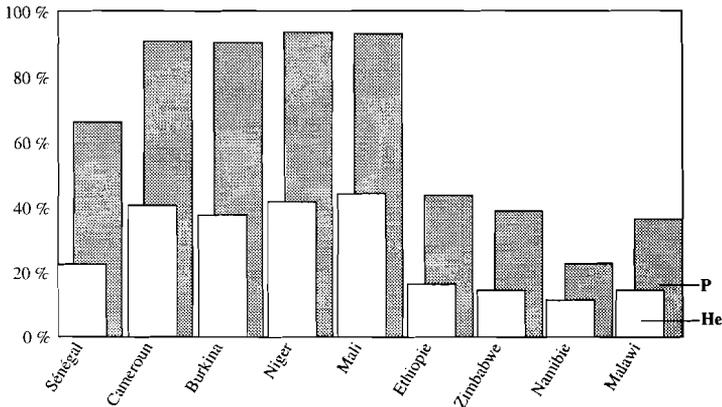


Figure 2  
Taux de polymorphisme (P) et diversité génétique (He)  
chez *Acacia albida*

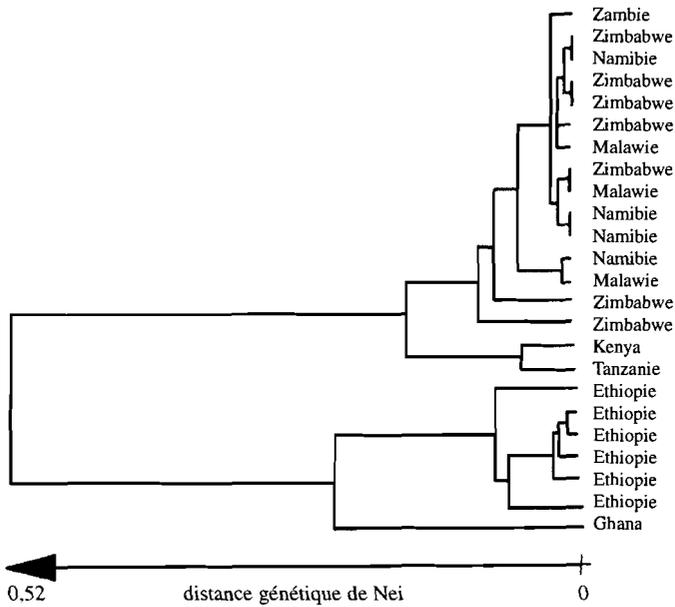


Figure 3  
Dendrogramme des populations d'*Acacia albida* obtenu à partir des distances génétiques de Nei

## Discussion

A l'instar des résultats obtenus sur l'ensemble des arbres forestiers, l'aire de répartition de l'espèce a une incidence prépondérante sur l'étendue de la variabilité génétique des *Acacia* et sa structuration. Ce paramètre définit trois catégories.

La première rassemble les espèces à large distribution géographique telles qu'*A. Albida* ou *A. senegal*. Elles tendent à montrer peu de variabilité entre les populations à l'intérieur des régions mais une grande différenciation entre les régions correspondant aux extrémités de l'aire de distribution des espèces.

La seconde catégorie comprend les espèces à large distribution géographique mais subdivisées en différentes sous-espèces (ou races) telles qu'*A. nilotica*. Elles révèlent une faible variabilité intra et

inter-populations à l'intérieur de chaque sous-espèce mais une grande différenciation entre les sous-espèces.

Enfin, les espèces à distribution géographique plus restreinte mais subdivisée en populations disjointes comme *A. mangium* montrent une grande différenciation interpopulations et une variation intrapopulation modérée.

Le système de reproduction, qui joue également un rôle déterminant sur la diversité génétique, est particulièrement hétérogène dans le genre *Acacia*. De nombreuses espèces d'*Acacia* diploïdes (*A. auriculiformis*, *A. melanoxylon*) sont presque exclusivement allogames, entraînant une forte variabilité intrapopulation. Au contraire, *A. tortilis*, *A. nilotica* spp *leiocarpa* et *A. nilotica* spp *kraussia* présentent une autofécondation non négligeable (environ 60 %) contrecarrée par l'autotétraploïdie des espèces qui maintient la diversité génétique. *A. albida* a un comportement reproductif plus flexible avec une prédominance de l'allofécondation mais des variations importantes selon les années. Le système de reproduction des espèces allopolyploïdes (*A. holosericea*) ou "faux diploïdes" (*A. nilotica* spp *tomentosa*, *A. nilotica* spp *cupressiformis*) n'a pas encore été étudié de façon précise.

Le genre *Acacia* est aussi hétérogène au niveau isoenzymatique. Trois types de zymogrammes correspondant à des niveaux de ploïdie et des quantités d'ADN différents ont été obtenus. Ce sont respectivement : (1) les zymogrammes de type diploïde et des quantités d'ADN diploïdes caractéristiques des espèces diploïdes comme *A. albida* et *A. senegal*; (2) les zymogrammes avec de nombreuses bandes, des différences d'intensité de bandes typiques d'un système tétrasomique, et des quantités d'ADN tétraploïdes, caractéristiques des espèces tétraploïdes telles qu'*A. tortilis* spp *raddiana*; (3) les zymogrammes avec une hétérozygotie fixée pour de nombreuses enzymes mettant en évidence un grand nombre de gènes dupliqués et une quantité d'ADN diploïde caractéristiques d'*A. nilotica* spp *tomentosa* ou *A. cupressiformis*.

La classification déduite des résultats isoenzymatiques correspond au niveau d'évolution proposé par Guinet et Vassal (1978) sur la base de critères morphologiques et cytologiques. Le sous-genre *Aculeiferum*, groupe comprenant de nombreux caractères archaïques, contient presque exclusivement des espèces diploïdes. Le

sous-genre *Heterophyllum*, groupe intermédiaire au niveau évolutif, comprend de très nombreuses espèces diploïdes et quelques espèces allopolyploïdes. Le sous-genre *Acacia*, le plus évolué, est hétérogène avec des espèces “faux diploïdes” ou anciens allopolyploïdes et des espèces autopolyploïdes. La polyploïdie est considérée depuis longtemps dans le genre *Acacia* comme un important facteur de différenciation (Ross, 1981).

*Acacia* est un genre complexe et encore peu étudié. D'innombrables interrogations concernant les facteurs d'évolution et les causes bio-écologiques qui agissent sur la diversité génétique restent en suspens. Toutefois, il a été clairement montré qu'une bonne connaissance des relations taxonomiques entre les différentes espèces ou sous-espèces aide à mieux estimer et comprendre la diversité génétique. Il est donc nécessaire de considérer les espèces par groupes et non de manière isolée et de les étudier sur toute leur aire de répartition.

## Bibliographie

- BARNC, 1991 -  
*Managing global genetic resources. Forest trees. Committee on managing global genetic resources : Agricultural imperatives.* National Academy Press, 228 p.
- BARNES (R. D.),  
FILER (D. L.), MILTON (S. J.), 1996 -  
*Acacia karoo monograph and annotated bibliography.* OFI, University of Oxford, 77 p.
- BORGEL (A.),  
CHEVALLIER (M. H.), 1996 -  
“Genome size and ploidy level of some African *Acacia* species.”  
Proceeding of Eucarpia meeting on tropical plants, Montpellier, France 11-15 mars : 260-261.
- BRAIN (P.), 1986 -  
Leaf peroxidase types in *Acacia karoo*. Geographical distribution and influence of the environment. *South African J. Bot.*, 52 : 48-52.
- BRAIN (P.), MASLIN (B. R.), 1996 -  
A serological investigation of the classification of *Acacia* subgenus *Phyllodineae* (Leguminosae : Mimosoideae). *Bioch. Syst. Ecol.* 24 : 379-392.
- BRENAN (J. P. M.), 1983 -  
*Manual on taxonomy of Acacia species. Present taxonomy of four species of Acacia (A. albida, A. senegal, A. nilotica, A. tortilis).* FAO, Rome, 47 p.
- CARDOSO (C.), 1995 -  
*Contribution à l'étude de la diversité génétique des acacias sahéliens : l'A. tortilis ssp. raddiana au Sénégal.* Thèse de doctorat, Université Paris XI, 230 p.

- CARDOSO (C.), LEBLANC (J. M.), CHEVALLIER (M. H.), 1993 - L'*Acacia raddiana* : électrophorèse d'enzymes sur gel d'amidon et conséquences de la tétraploïdie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 23.
- CARDOSO (C.), CHEVALLIER (M. H.), BORGEL (A.), BRIZARD (J. P.), LEBLANC (J. M.), 1997 - Diversité génétique de l'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana*. ce volume.
- CHANGTRAGOON (S.), WOO (K. C.), 1996 - "Application of isoenzyme markers in the breeding of *Acacia auriculiformis* hybrids. Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry." Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Queensland, Australia. 27 October-1 November 1996 (M.J.) Dieters, (A.C.) Matheson, (D.G.) Nickles, (C.E.) Harwood, (S.M.) Walker édés. : 189-190.
- CHEVALLIER (M. H.) 1993 - Variabilité génétique des parcs à *Acacia albida* (*Faidherbia albida*) au Sénégal. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 24.
- CHEVALLIER (M. H.), BRIZARD (J. P.), DIALLO (I.), LEBLANC (J. M.), 1994 - La diversité génétique dans le complexe *Acacia senegal*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 240 (2) : 5-12.
- COATES (D. J.), 1988 - Genetic Diversity and Population Genetic Structure in the Rare Chattering Grass Wattle, *Acacia anomala* Court. *Aust. J. Bot.*, 36 : 273-286.
- DIALLO (I.), 1992 - Etude de la variabilité génétique de populations d'*Acacia senegal* (L.) Willd. var. *senegal* par électrophorèse isoenzymatique. DEA, Université C. A. Diop, Dakar, 64 p.
- FAGG (C. W.), STEWART (J. L.), 1994 - The Value of *Acacia* and *Prosopis* in Arid and Semi- Arid Environments. *J. Arid. Environ.*, 27 (1) : 3-25.
- GUINET (P.), VASSAL (J.), 1978 - Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia* (*Leguminosae*). *Kew Bull.* 32 : 509-527.
- HAMANT (C.), LESCANNE (N.), VASSAL (J.) 1975 - Sur quelques nombres chromosomiques dans le genre *Acacia*. *Taxon* 24 : 667-670.
- HAMRICK (J. L.), GODT (M.J.), 1989 - "Allozyme diversity in plant species." In. (A. H. D.) Brown, (M. T.) Clegg, (A. L.) Kahler, (B. S.) Weir édés. : Plant population genetics, breeding and genetic resources Sinauer Press, Sunderland, Mass : 43-63.
- HAMRICK (J. L.), GODT (M.J.), SHERMAN-BROYLES (S. L.), 1992 - Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6 : 95-124.
- IBRAHIM (A. M.), 1996 - Genetic variation in *Faidherbia albida* : Implications for conservation of genetic resources and tree improvement. *Tropical Forestry Reports*, 11, 86 p.
- JOLY (H. I.), 1991 - *Acacia albida* ou *Faidherbia albida* taxonomie : potentialités de l'électrophorèse isoenzymatique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 230 : 33-38.
- JOLY (H. I.), 1996 - Evaluation des ressources génétiques et étude de la biologie de la reproduction de *Faidherbia albida* (*Acacia albida*) en vue d'une meilleure efficacité dans les systèmes agroforestiers. Contrat de recherche STD2 N°TS2\* 0272 - F (EDB). Rapport final d'activités, 21 p.

- JOLY (H. I.), ZEH-NLO (M.), DANTHU (P.), AYGALENT (C.), 1992 - Population genetics of an African acacia, *Acacia albida*. I. Genetic diversity of populations from West Africa. *Aust. J. Bot.*, 40 : 59-73.
- KENRICK (J.), KNOX (R. B.), 1989 - Quantitative analysis of self-incompatibility in trees of seven species of *Acacia*. *J. Heredity*, 80 : 240-245.
- KHASA (P. D.), CHELIAK (W. M.), BOUSQUET (J.), 1993 - Mating system of *Racosperma auriculiforme* in a seed production area in Zaire. *Can. J. Bot.*, 71 : 779-785.
- KHASA (P. D.), CHELIAK (W. M.), BOUSQUET (J.), 1994 - Genetic variation in 26 populations of *Racosperma auriculiforme* and *Racosperma mangium* using allozymes. *Can. J. For. Res.*, 24 : 1123-1132.
- LEBLANC (J. M.), 1992 - *Application des symbioses plantes fixateurs d'azote mycorhizes et étude de la diversité génétique des acacias sahéliens*. Contrat de recherche STD2 N°TS2\* 0269 - F (EDB). Rapport d'activités.
- LEBLANC (J. M.), BRIZARD (J. P.), 1993 - Variabilité génétique de l'*Acacia senegal*. Etude de deux phénotypes "gris clair et gris foncé". *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 23.
- LOVELESS (M. D.), 1992 - Isozyme variation in tropical trees : patterns of genetic organization. *New Forests*, 6 : 67-94.
- MANDAL (A. K.), ENNOS (R. A.), 1995 - Mating system analysis in a natural population of *Acacia nilotica* subspecies *kraussiana*. *For. Ecol. Manage.*, 79 : 235-240.
- MANDAL (A. K.), ENNOS (R. A.), FAGG (C. W.), 1994 - Mating system analysis in a natural population of *Acacia nilotica* subspecies *leiocarpa*. *Theor. Appl. Genet.*, 89 : 931-935.
- MASLIN (B. R.), THOMSON (L. A. J.), 1992 - Re-appraisal of the taxonomy of *Acacia holosericea*, including the description of a new species, *A. coleii*, and the reinstatement of *A. neurocarpa*. *Aust. Syst. Bot.*, 5 : 729-743.
- MORAN (G. F.), 1992 - Patterns of Genetic Diversity in Australian Tree Species. *New Forests*, 6: 49-66.
- MORAN (G. F.), BELL (J. C.), PROBER (S.), 1990 - The utility of isozymes in the systematics of some Australian tree groups. *Aust. Syst. Bot.*, 3: 47-57.
- MORAN (G. F.), MUONA (O.), BELL (J. C.), 1989A - *Acacia mangium* : a tropical forest tree of the coastal lowlands with low genetic diversity. *Evolution*, 43 : 231-235.
- MORAN (G. F.), MUONA (O.), BELL (J. C.), 1989B - Breeding systems and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *A. crassicarpa*. *Biotropica*, 21 : 250-256.
- MORAN (G.), THOMSON (L.), GRANT (J.), BELL (C.), 1992 - "Distribution of genetic variation within two dry-zone *Acacia* species and implications for their genetic improvement." In (A.P.N.) House, (C.E.) Hardwood édcs. : Australian dry-zone acacias for human food. Proceedings of a workshop held at Glen Helen, Northern Territory, August 1991 CSIRO Australian Tree Centre, Canberra : 74-81.
- MUONA (O.), MORAN (G. F.), BELL (J. C.), 1991 - Hierarchical patterns of

- correlated mating in *Acacia melanoxylo*. *Genetics*, 127 : 619-626.
- N'DIKIBAYE (D.), 1996 - *Contribution à l'étude de la diversité génétique de l'Acacia senegal (L.) Willd.* DEA, Université de Montpellier II, 21 p.
- N'DIR (K.), 1996 - *Etude de la diversité génétique de populations d'Acacia nilotica (L.) Willd. au Sénégal par électrophorèse isoenzymatique.* DEA, Université C. A. Diop, Dakar, 87 p.
- NEI (M.), 1973 - Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 70 : 3321-3323.
- NEI (M.), 1978 - Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89 : 583-590.
- OBALLA (P. O.), 1993 - *Genetic variation within Acacia karoo.* Thèse de Doctorat, University of Oxford, 224 p.
- OBALLA (P. O.), 1996 - *Polyembryony in Acacia karoo Hayne : insights from isozyme analysis.* *Afr. J. Ecol.*, 34 : 94-97.
- OLNG'OTIE (P. A. S.), 1991 - *Acacia tortilis (Forsk.) Hayne : A study of genetic diversity and breeding systems.* Thèse de Doctorat, University of Oxford, 117 p.
- PLAYFORD (J.), BELL (J. C.), MORAN (G. F.), 1993 - A major disjunction in genetic diversity over the geographic range of *Acacia melanoxylo* r. br. *Aust. J. Bot.*, 41 (3) : 355-368.
- Ross (J. H.), 1979 - A conspectus of the African *Acacia* species. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.*, 44 : 1-155.
- Ross (J. H.), 1981 - Analysis of the African *Acacia* species : their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia*, 13 : 389-413.
- WICKENS (G. E.), 1996 - *Rôle des acacias dans l'économie rurale des régions sèches d'Afrique et du Proche-Orient.* *Cahier FAO Conservation* : 27, Rome, 152 p.
- WICKNESWARI (R.), NORWATI (M.), 1993 - Genetic Diversity of Natural Populations of *Acacia auriculiformis*. *Aust. J. Bot.*, 41 : 65-77.
- WICKNESWARI (R.), NORWATI (M.), 1995 - « Spatial heterogeneity of outcrossing rates in *Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. in Australia and Papua New Guinea. » *In* (P.) Baradat, (W. T.) Adams, (G.) Muller-Starck éd. : *Population genetics and genetic conservation of forest trees.* SPB Academic Publishing. Amsterdam. The Netherlands : 329-337.
- WICKNESWARI (R.), NORWATI (M.), LEE (C. T.), YEANG (H. Y.), LOKMAL (N.), RASIP (A. G. A.), 1996 - "Practical uses of molecular markers in tropical tree improvement." *In* (M.J.) Dieters, (A.C.) Matheson, (D.G.) Nickles, (C.E.) Harwood, (S.M.) Walker éd. : *Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry.* Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Queensland, Australia. 27 October-1 November 1996 : 506-511.
- ZEH-NLO (M.), 1994 - *Gestion des ressources génétiques de Faidherbia albida : Etude de paramètres de contrôle des flux de gènes intra-population.* Thèse de doctorat, ENGREF de Nancy, 167 p.

ZEH-NLO (M.), JOLY (H. I.), 1996 -  
"Gestion des ressources  
génétiques de *Faidherbia albida* :  
Evaluation des flux de gènes

intrapopulation." In (R.) Peltier éd. :  
Les cahiers scientifiques  
"Les parcs à *Faidherbia*", Cirad,  
12 : 297-308.