

Diversité génétique de l'*Acacia tortilis* au Sénégal

Catherine CARDOSO,
Généticienne

Marie-Hélène CHEVALLIER,
Généticienne

Alain BORGEL,
Généticien

Jean Paul BRIZARD,
Généticien

Jean Marc LEBLANC,
Généticien

Introduction

Dans le Sahel, le genre *Acacia* est représenté par une vingtaine d'espèces, dont les aires de répartition se recoupent, recouvrant toute la diversité écologique de cette région. Dans le sous-genre *Acacia*, l'espèce *A. tortilis* regroupe quatre sous-espèces dont seule *A. tortilis* ssp *raddiana* est représentée au Sénégal. C'est aussi la seule à couvrir les régions sahéliennes et sahariennes d'est en ouest du continent. Cet arbre, d'une dizaine de mètres de haut, présente une couronne en parasol très appréciée dans les régions désertiques. Son utilisation est essentiellement fourragère et domestique (charbon et bois de construction), mais il est également à la base de plusieurs produits de la pharmacopée traditionnelle (Von Maydell, 1990). Cet arbre à usage multiple est indispensable au maintien du pastoralisme dans le Sahel. Relativement résistant à la désertification de cette région, il est l'un des rares fourrages sur lesquels les populations de nomades Peuls peuvent compter.

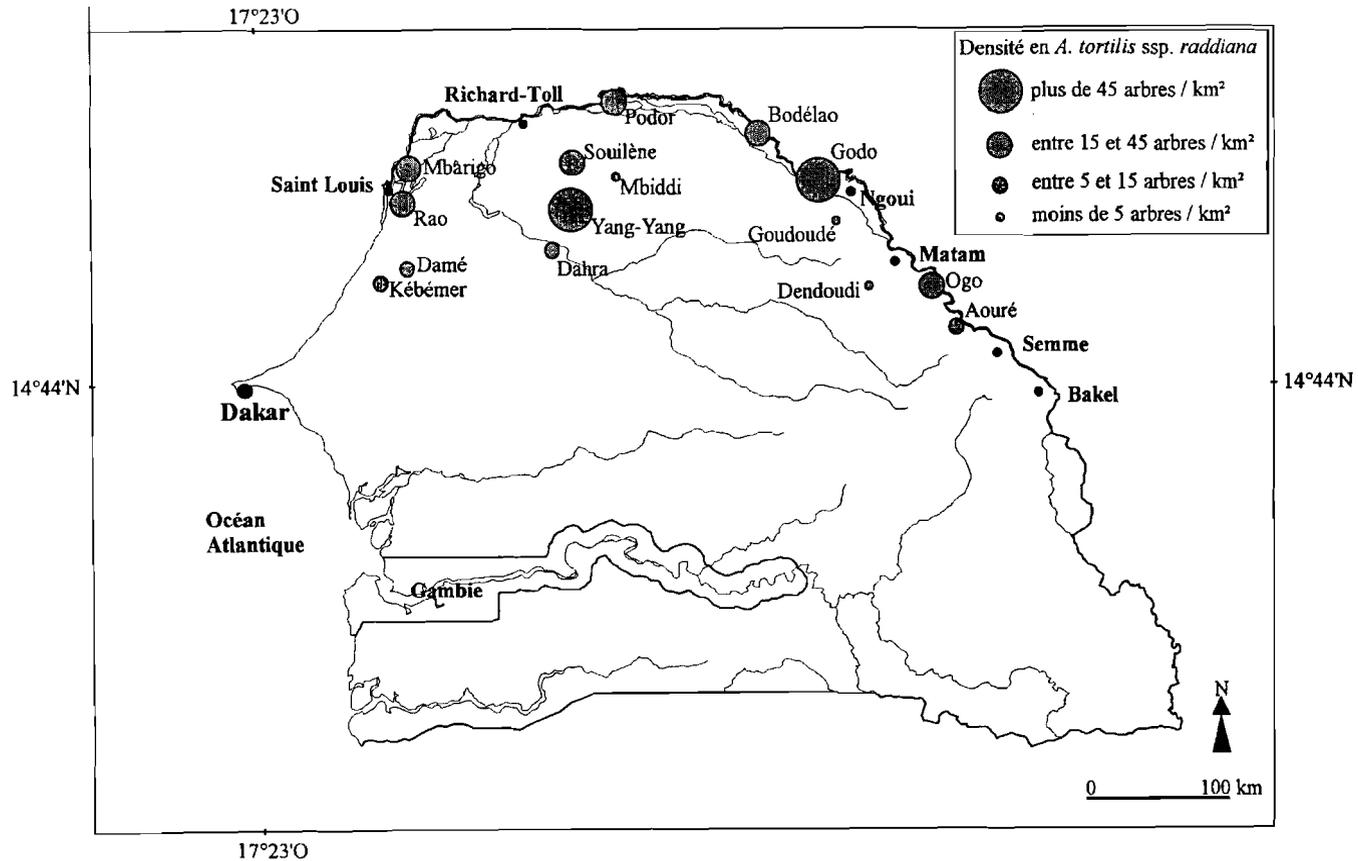


Figure 1
 Les populations étudiées d'*A. tortilis* ssp. *raddiana* au Sénégal.

Quelques organismes se sont employés à conserver les ressources génétiques de cette espèce sous forme de graines (ILCA (Ethiopie), Cirad-forêt (France), ISRA-DRPF (Sénégal), CNSF (Burkina Faso). Nous présentons ici une étude de la diversité génétique d'*A. tortilis* spp. *raddiana* au Sénégal basée sur l'analyse du polymorphisme enzymatique. L'intérêt est une meilleure connaissance de l'étendue et de l'organisation de sa diversité nécessaires à une gestion adaptée des ressources génétiques et une utilisation raisonnée dans des stratégies de reboisement (BARNC, 1991).

Matériel et méthodes

L'étude a porté sur 107 arbres (arbres-mères) répartis sur 15 sites dans la région du Ferlo (fig. 1). Excepté pour le site de Dahra dont les descendances (individus demi-frères) ont été fournies par l'ISRA-DRPF, les échantillons de graines ont été récoltés en 1991 et/ou en 1992. Vingt graines demi-frères ont été utilisées pour chaque arbre-mère. Les stocks de graines par arbre-mère étant de 1500 à 10000 et le nombre moyen de graines par gousse de 5 à 12, le risque de choisir deux graines issues de la même gousse est considéré comme nul.

Les deux cotylédons (90 à 120 mg) de graines germées de 4 jours (25 °C, humidité relative 100 %, 16 h de jour) sont broyés dans 400 µl de tampon Tris (70 mM) à pH 7,4, contenant de la L-cystéine (40 mM), du Dithiothréitol (4 mM), du Polyvinyl-polypyrrolidone (20 mg) et du Triton (0,8 %). Après centrifugation à 45000 x g pendant 20 min, le surnageant est lyophilisé et conservé à -80 °C.

La migration est effectuée dans un gel d'amidon selon le protocole de Lebrun et Chevallier (1990). Sept enzymes sont révélées (endo-peptidase (End), glutamate-oxaloacétate transaminase (Got), isocitrate déshydrogénase (Icd), leucine-aminopeptidase (Lap), phosphoglucose déshydrogénase (Pgd), phosphoglucomutase (Pgm), phosphoglucose isomérase (Pgi). Deux systèmes n'ont pu

être interprétés du fait de leur complexité : Got et Pgi. Ils comporteraient plusieurs locus dimériques avec des niveaux de migration communs.

Le logiciel MLTEL (Ritland, 1990) s'est révélé inefficace pour analyser les résultats car de nombreuses contraintes n'étaient pas respectées (échantillonnage, homogénéité du nuage pollinique). Un programme (Cardoso, 1995) a donc été utilisé et a permis le calcul des différents paramètres, le nombre moyen d'allèles (A), les fréquences alléliques $F(i)$, l'hétérozygotie observée H_T et l'hétérozygotie théorique H_T .

Le nombre moyen d'allèles (A) par locus pour un site a été calculé comme la moyenne du nombre d'allèles observés dans les descendance. Les écarts-type (σ) donnent l'étendue de la variabilité de ce paramètre dans le site.

La fréquence allélique $F(i)$ dans la population correspond à la moyenne des fréquences alléliques au niveau individuel.

$F(i) = \sum_i f(i)$ où $f(i)$ est la fréquence de l'allèle i dans la descendance.

$f(i) = \frac{\sum_i A_i}{n}$ avec A_i l'allèle i au locus A et n le nombre de descendants étudiés.

L'hétérozygotie observée, chez les tétraploïdes, ne peut pas être assimilée à la fréquence des hétérozygotes comme chez les diploïdes. Elle est appelée hétérozygotie gamétique et son calcul dérive de la formule de Malecôt. Cette dernière donne la probabilité d'identité gamétique chez un tétraploïde en fonction des fréquences génotypiques,

$$H_T = f(A_i A_j A_k A_l) + 5/6 f(A_i A_i A_j A_k) + 2/3 f(A_i A_i A_j A_j) + 1/2 f(A_i A_i A_i A_j)$$

où $f(A_i A_j A_k A_l)$, $f(A_i A_i A_j A_k)$, $f(A_i A_i A_j A_j)$, $f(A_i A_i A_i A_j)$, sont respectivement les fréquences obtenues pour les génotypes $ijkl$ (hétérozygote tétragénique), $iijk$ (hétérozygote trigénique), $iiij$ (hétérozygote digénique duplex), $iiii$ (hétérozygote digénique simplex) au locus A . L'hétérozygotie pour un site est la moyenne des H_T pour les différents locus étudiés et l'hétérozygotie au Sénégal est la moyenne des H_T pour les différents sites.

La diversité génétique de Nei (1978) H_T , calculée à partir des fréquences alléliques et non plus des fréquences génotypiques, correspond à la diversité gamétique théorique.

Résultats

Interprétation des zymogrammes

L'obtention de zymogrammes lisibles et interprétables s'est avérée ardue. Deux caractéristiques liées à l'espèce ont introduit des difficultés d'ordre technique et analytique. D'une part, le génotype maternel ne peut être déterminé, les échantillons de feuilles n'ayant pas donné de résultats fiables. Ainsi pour chaque arbre étudié, seuls sont disponibles les génotypes de ses descendants, individus demi-frères. D'autre part, *A. tortilis* est polyploïde (Oballa et Oling'otie, 1993; Ross, 1979). Le nombre très élevé de bandes observées sur les zymogrammes et une étude cytofluorimétrique confirment ces résultats (Cardoso, 1995). Par conséquent, l'interprétation des systèmes enzymatiques repose sur les hypothèses suivantes : l'espèce est autotétraploïde pour les échantillons considérés ; pour chaque système, l'interprétation retenue sera celle qui apparaît la plus simple possible dans la mesure où elle vérifie l'ensemble des profils obtenus. La structure (nombre de locus et d'allèles) des zymogrammes obtenus est schématisé sur la figure 2 pour tous les systèmes enzymatiques.

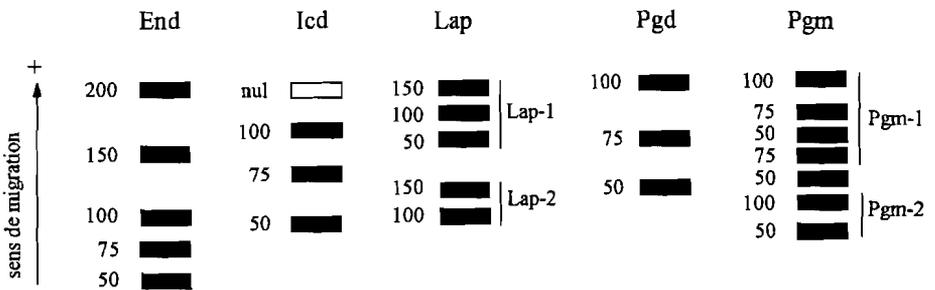


Figure 2
 Nombre d'allèles et de locus pris en compte pour cinq systèmes enzymatiques.

Endopeptidase (End)

Cinq niveaux de migration ont été observés. Les profils se caractérisent généralement par une seule bande, parfois deux et exceptionnellement trois. L'interprétation la plus simple conduit à un monomère, présentant 1 locus et 5 allèles. L'allèle 100 est présent chez tous les individus à de très rares exceptions près. Chez les tétraploïdes on admet fréquemment une relation directe entre le nombre d'exemplaires d'un allèle donné et l'intensité de la bande correspondante (Weeden et Wendel, 1989). Les différences d'intensité de bandes étant trop faibles pour les End, la détermination du génotype est incertaine dans les cas d'hétérozygotie. Aussi la détermination des hétérozygotes digéniques simplex et digéniques duplex présente parfois des ambiguïtés.

Isocitrate déshydrogénase (Icd)

Les zymogrammes font apparaître sept niveaux de migration qui semblent sous le contrôle d'un seul locus. Plus d'une vingtaine de profils différents ont pu être définis en tenant compte de la position et de l'intensité relative des bandes. Les différents profils correspondent à une enzyme dimérique ayant 4 allèles, dont un nul. Notons que l'allèle 100 présente une activité enzymatique légèrement supérieure à celle des autres allèles. Cette particularité est contraire à l'hypothèse de linéarité entre nombre d'allèles dans le génotype et l'intensité des bandes, et constitue une des limites de notre détermination de ce système.

Leucine amino peptidase (Lap)

Les profils présentent de nombreux niveaux de migration. Seuls les cinq niveaux de migration les plus lents sont nets. Ces niveaux peuvent être interprétés comme deux locus pour une enzyme monomérique : un locus lent (Lap-2) et un locus rapide (Lap-1). Les deux locus comportent 3 allèles chacun. L'un des allèles est nul pour le locus lent. En effet, on observe fréquemment une absence totale de bande à ce locus qui correspond à un génotype homozygote pour l'allèle nul. Ce dernier est considéré récessif comme dans les publications

où des allèles nuls ont été rapportés (Wilson, 1981). Lap-2 ne sera pas utilisé pour le calcul des paramètres de génétique des populations. Dans le cas d'un monomère l'allèle nul rend impossible la détermination du génotype à la simple lecture des zymogrammes.

Phosphoglucose déshydrogénase (Pgd)

Le nombre de bandes pour cette enzyme est élevé. Mais seuls les quatre niveaux de migration les plus lents sont nettement séparés. Ils semblent indépendants des niveaux de migration supérieurs. Les intensités relatives de bandes indiquent qu'il s'agirait d'une enzyme dimérique avec un locus et 3 allèles. Peu de profils ont été obtenus. Le génotype le plus fréquent est digénique (allèles 100 et 75) simple pour l'allèle 75, avec un profil de trois bandes dont l'intensité décroît de la bande rapide à la bande lente. L'allèle 50 est très rare et n'apparaît qu'à l'état hétérozygote digénique (allèles 100 et 50) simple pour l'allèle 50. Dans ce cas l'hétérodimère entre les deux allèles migre au même niveau que l'allèle 75. Le génotype homozygote pour l'allèle 50 et une combinaison avec l'allèle 75, sans l'allèle 100, n'ont jamais été observés.

Phosphoglucomutase (Pgm)

Deux groupes de bandes séparés sont visibles. Les bandes les plus lentes ne sont pas toujours distinctes. Le groupe de bandes plus rapides est contrôlé par deux locus Pgm-1 et Pgm-2. Pgm-2 se comporte comme un monomère à deux allèles dont les niveaux de migration sont difficiles à séparer. Ce locus n'a pas été pris en compte pour l'étude de la diversité. Pgm-1, toujours lisible, correspond à une enzyme monomérique à 3 allèles. L'allèle 100 est représenté par 2 bandes dont la plus lente est de très faible intensité et quelquefois absente. Les allèles 75 et 50 présentent deux bandes d'égale intensité. Les génotypes hétérozygotes comportent 3 bandes avec la bande rapide de l'homozygote pour l'allèle 100 toujours plus faible que les deux autres bandes. L'existence de bandes doubles pour un allèle a déjà été noté par Ouazzani *et al.* (1993). Il est apparu impossible de distinguer les génotypes digéniques simple pour l'un ou l'autre allèle et digéniques duplex. Les génotypes hétérozygotes ont systématiquement été notés comme digéniques duplex.

Analyse de la diversité génétique

Au total, 6 locus et 20 allèles ont été observés dont un allèle nul pour Icd. Les paramètres de diversité génétique (A , σ et H_T) sont indiqués dans le tableau 1.

Le nombre moyen d'allèles par locus révélés dans une population dépend du nombre d'individus étudiés. Cependant, l'utilisation de descendances fournit des renseignements sur les allèles présents dans les génotypes des arbres voisins. Le biais lié au faible nombre d'individus dans certains sites est ainsi atténué. End présente jusqu'à 5 allèles dans la population de Podor et Icd 4 allèles dans toutes les populations à l'exception de Godo. Les autres locus (Pgm-1, Pgd, Lap-1) n'ont que 3 allèles. Aucun peuplement n'est homozygote à un locus (pas d'allèles fixés), mais certaines descendances sont apparues homozygotes à certains locus (End en particulier). Le nombre moyen d'allèles par locus varie de 1,20 pour End sur le site de Dendoudi à 3,75 pour Icd sur le site de Podor. Ce dernier site possède le plus grand nombre d'allèles avec une moyenne sur l'ensemble des locus de 2,70 pour la récolte 1991. Ces fortes valeurs sont dues au grand nombre d'allèles révélés aux locus Icd et End. Ne disposant pas du génotype des arbres-mères, nous avons estimé la fréquence allélique $F(X)$ de l'allèle i au locus X à partir de la moyenne des fréquences alléliques dans les descendances. Par conséquent, cette estimation est entachée d'une erreur liée à la contribution inégale de la mère et des différents pères (50 % de contribution maternelle aux génotypes de la descendance). Compte tenu du petit nombre d'arbres étudiés par site (1 à 15, selon les sites), $F(X)$ ne peut être considéré comme la fréquence allélique dans la population et ne sera utilisée que pour des comparaisons entre les peuplements dans les analyses multi-variées.

Au niveau des peuplements, Podor est le plus fortement hétérozygote avec des valeurs élevées (0,44) pour la première récolte de 1992. Les peuplements de Ogo et Mbarigo lors de la première récolte présentent également des valeurs supérieures à 0,40 (respectivement 0,41, et 0,43). C'est le peuplement de Dendoudi qui apparaît le moins hétérozygote avec un H_T de 0,30 (faibles valeurs du taux d'hétérozygotie pour les Pgd et les End). L'hétérozygotie élevée du

Populations	Année de récolte	Nombre d'arbres étudiés	A		H _T
			μ	σ	
Aouré	1992	5	2,36	0,82	0,37
Bodélao	1992	8	2,44	0,71	0,39
Dame	1992	1	2,20	0,41	0,32
Dahra	1989	3	2,40	0,55	0,33
Dendoudi	1992	5	2,18	0,66	0,30
Godo	1992	12	2,40	0,66	0,38
Goudoude	1992	1	2,25	0,5	0,37
Kébémer	1991	5	2,20	0,62	0,40
Kébémer	1992	5	2,20	0,53	0,38
Mbarigo	1991	5	2,28	0,59	0,44
Mbarigo	1992	10	2,41	0,64	0,37
Mbiddi	1992	5	2,42	0,72	0,36
Ogo	1992	10	2,43	0,82	0,41
Podor	1991	5	2,70	0,74	0,43
Podor	1992-1	13	2,61	0,58	0,44
Podor	1992-2	12	2,63	0,49	0,41
Rao	1991	3	2,11	0,51	0,33
Rao	1992	10	2,56	0,65	0,38
Souilène	1991	12	2,50	0,73	0,37
Souilène	1992	14	2,29	0,51	0,36
Yang Yang	1992	5	2,52	0,64	0,34
Moyenne générale			2,39		0,38

1992-1 et 1992-2 signifient que deux récoltes ont eu lieu la même année.

μ et σ indiquent respectivement la moyenne et l'écart type.

Pour chaque arbre 20 descendants ont été analysés.

Tableau 1

Paramètres de diversité génétique : A (nombre moyen d'allèles) et H_T (hétérozygotie observée totale).

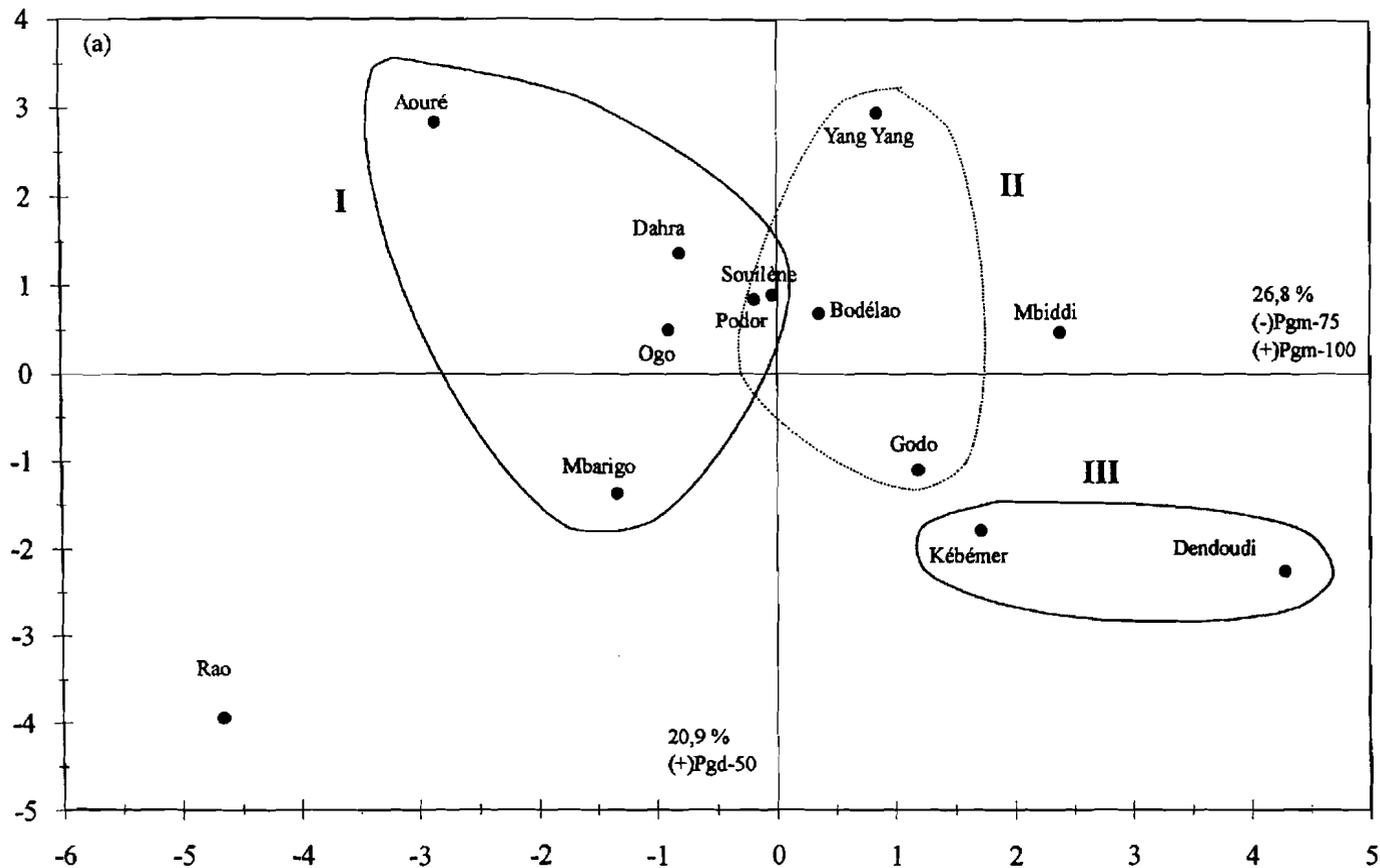


Figure 3
Plan 1-2 des Analyses en composantes principales pour les fréquences alléliques moyennes.

site de Podor est principalement liée au locus End. Malgré quelques écarts, les niveaux d'hétérozygotie des peuplements sont peu différents.

Structuration de la diversité des sites à partir de la composition allélique

La recherche de structuration de la diversité est basée sur trois variables : les fréquences alléliques, les nombres d'allèles par locus et les taux d'hétérozygotie des peuplements pour les différents locus. Les figures 3, 4, 5 représentent les Analyses en Composantes Principales (ACP) dans les plans 1-2 pour ces trois variables. Pour ces analyses, les peuplements n'ayant qu'un seul représentant (Dame et Goudoude) ont été éliminés. Seule la récolte comptabilisant le plus grand nombre d'individus analysés a été conservée pour les sites où plusieurs récoltes ont été effectuées. Les groupements de peuplements qui y figurent tiennent compte des résultats obtenus avec les plans définis par les trois premiers axes.

Les ACP font apparaître un groupe relativement stable (I), constitué à la base par les sites de Aouré, Ogo, Mbarigo et Souilène, auxquels se rajoutent, selon les analyses, les sites de Dahra et Mbiddi. Les peuplements de Dendoudi et Kébémér forment soit un groupe III (pour les fréquences alléliques), soit deux peuplements isolés ayant néanmoins des caractéristiques proches. Le site de Rao reste isolé ou intégré au groupe I pour le nombre d'allèles. Les peuplements les plus surprenants sont ceux de Podor, Bodélao, Yang-yang (groupe II) d'une part et ceux de Ogo et Mbiddi d'autre part. Les trois premiers, bien qu'ils soient souvent associés, se différencient par le nombre d'allèles pour les locus End et Lap-1 et par le taux d'hétérozygotie pour le locus Icd. Ce sont les fréquences alléliques qui les rapprochent le plus. Le peuplement de Godo diffère des peuplements des groupes I et III et se joint plutôt au groupe II. Le site de Mbiddi présente des ressemblances avec les sites du groupe I. Cependant, en ce qui concerne le nombre d'allèles, Mbiddi est proche de Bodélao.

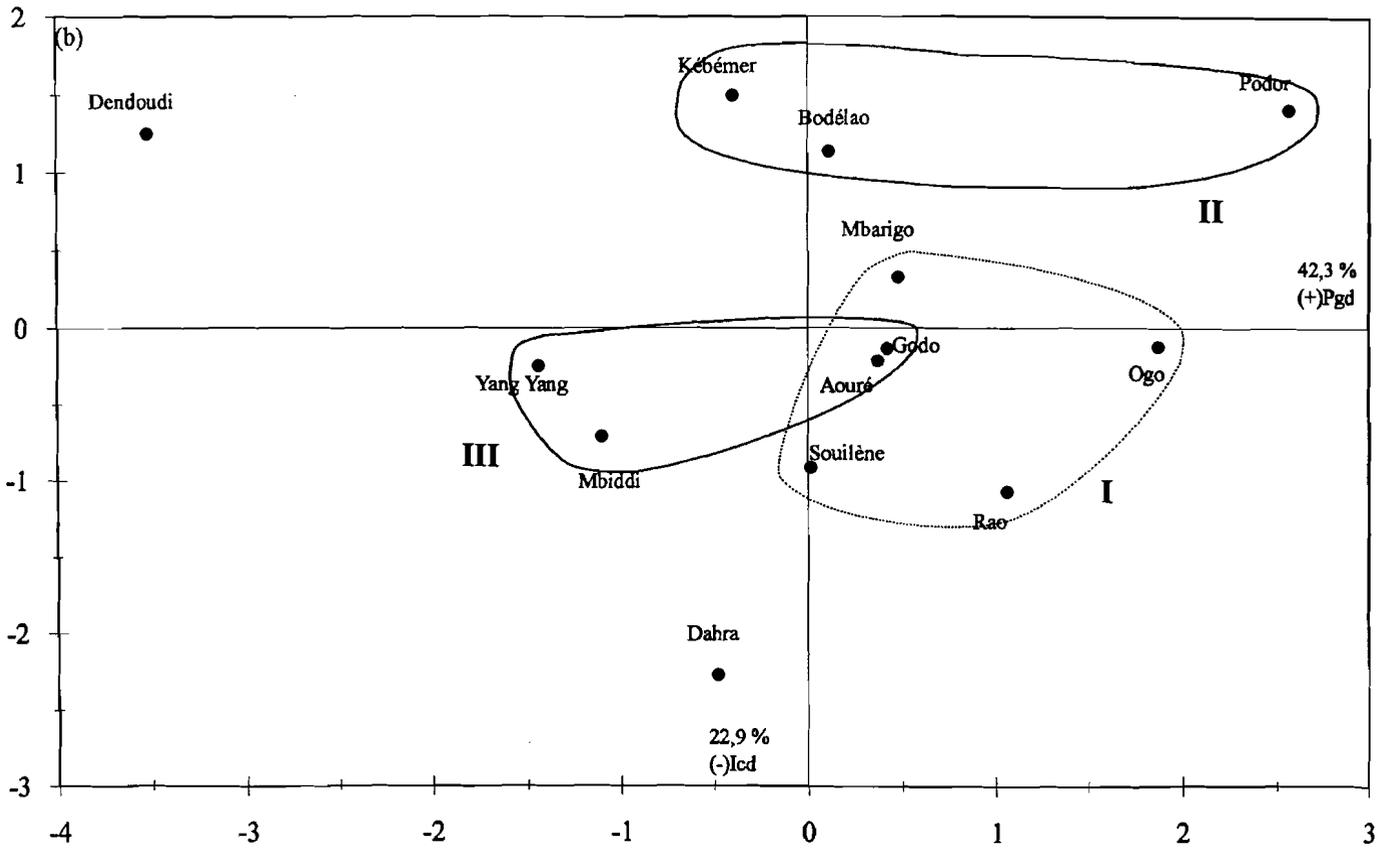


Figure 4
Plan 1-2 des Analyses en composantes principales pour l'hétérozygotie observée.

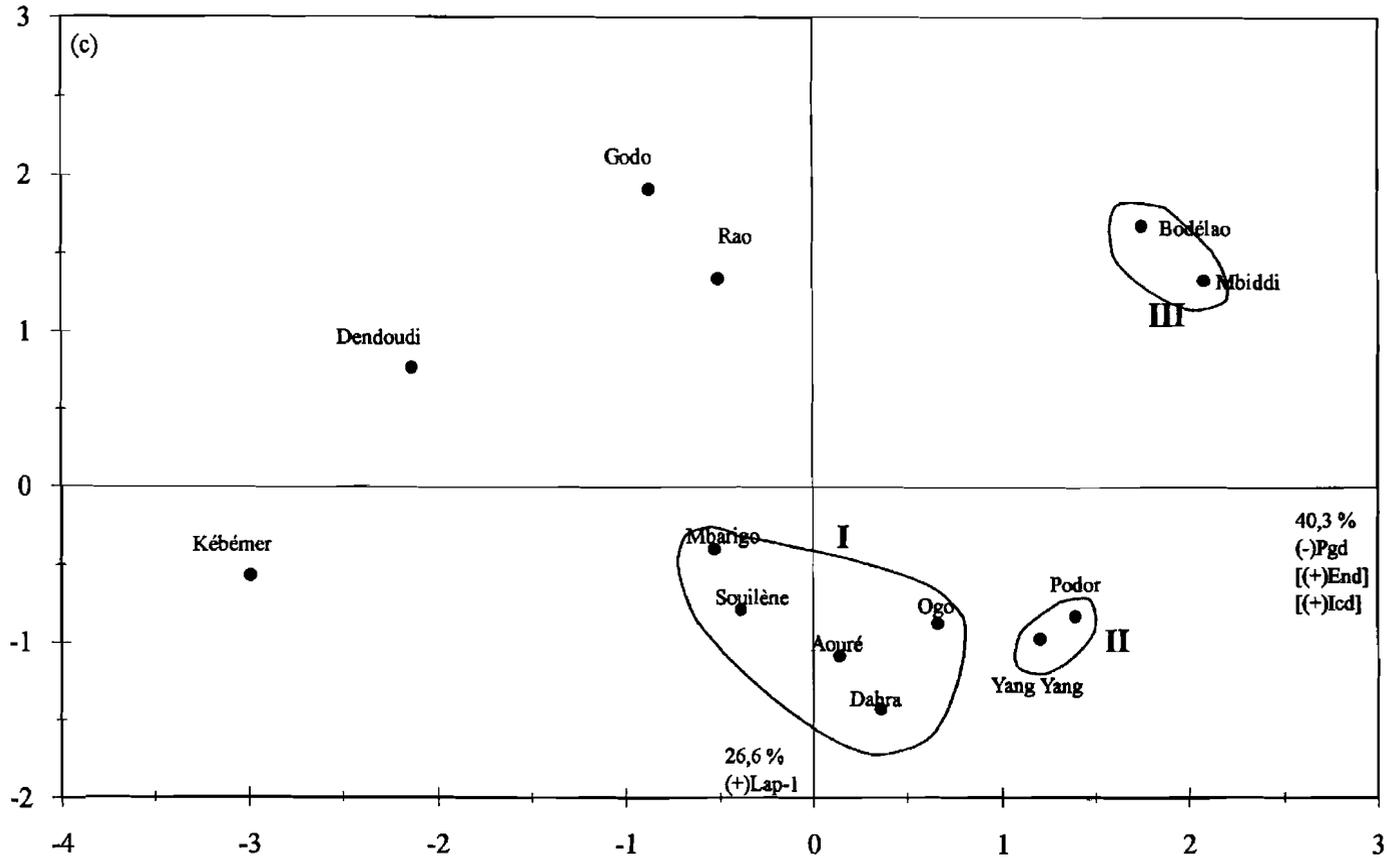


Figure 5
Plan 1-2 des Analyses en composantes principales pour le nombre moyen d'allèles.

Discussion

Niveau élevé de la diversité enzymatique

L'hétérozygotie moyenne observée des peuplements du Sénégal atteint 0,38. Peu de travaux font état de ce paramètre, bien qu'il reflète assez bien l'hétérozygotie réelle d'un peuplement d'individus tétraploïdes. Pour comparer nos résultats à ceux obtenus pour d'autres espèces, nous avons calculé l'indice de diversité de Nei (1978), qui s'élève à 0,42 (Cardoso, 1995). La diversité apparaît donc supérieure à la moyenne pour les arbres tropicaux (0,21) et à la moyenne pour les conifères (0,20) (Bever et Felber, 1992). Ces études regroupent essentiellement des espèces diploïdes. Or, plusieurs travaux sur des espèces présentant plusieurs niveaux de ploïdie indiquent clairement que les populations diploïdes ont une diversité significativement inférieure à celle des populations tétraploïdes (Soltis et Soltis, 1993). Cette diversité élevée est attribuée à l'hérédité tétrasomique. Il faut noter pourtant que *Picea abies*, espèce diploïde, présente une diversité de 0,37 selon Gottlieb (1981), valeur proche de celle observée pour *A. tortilis* ssp. *raddiana*.

Si l'on compare la diversité de trois espèces sahéliennes de la tribu des *Acacieae* ayant des aires de répartition similaires au Sénégal, *A. senegal*, *A. albida* (syn. : *Faidherbia albida*), *A. tortilis*, il apparaît que l'*A. tortilis* présente la plus forte diversité (Oling'otie, 1991). Cependant, Joly *et al.* (1992) ont obtenu une valeur, pour *F. Albida*, de 0,45 supérieure à celle de Oling'otie. En fait, la technique d'électrophorèse sur gel de polyacrylamide utilisée par Joly *et al.* fait souvent apparaître une diversité génétique supérieure à celle observée avec l'électrophorèse sur gel d'amidon (Chevallier *et al.*, 1994). La diversité obtenue ici est légèrement inférieure à celle de Oling'otie (1991), mais ce dernier travaillait sur l'ensemble des sous-espèces et sur un espace géographique bien plus étendu.

La polyploïdie semble apporter une diversité génétique observée significativement supérieure à celle du niveau diploïde. Plusieurs travaux dans ce sens ont été répertoriés par Soltis et Soltis (1993). L'acquisition d'un niveau de diversité plus élevé par la polyploïdi-

sation pourrait être un des moyens utilisés par les espèces pour se maintenir dans des conditions climatiques qui évoluent. L'auto-polyploïdie, qui a longtemps été considérée comme un événement défavorable pour l'évolution des espèces (Levin, 1983), apparaît de nos jours comme un élément positif majeur, comme en témoigne la découverte en nombre croissant d'espèces autopolyploïdes (Goldblatt, 1980; Lewis, 1980). Le doublement chromosomique entraîne, en plus d'une hétérozygotie plus élevée par rapport aux formes diploïdes, un plus grand nombre d'allèles pour une protéine donnée (Tal, 1980) et, par voie de conséquence, un plus grand nombre de formes protéiques lorsque la protéine est polymérique (Soltis et Soltis, 1993). Traduites en termes de potentiel d'adaptation, ces particularités des polyploïdes pourraient leur apporter des capacités à s'adapter bien supérieures à celles des diploïdes (Ehrendorfer, 1980; Soltis et Rieseberg, 1986), qui se manifestent par une distribution géographique plus étendue chez les polyploïdes (Reese, 1958). Ce cas est bien illustré dans le genre *Acacia* où l'aire de répartition du sous-genre *Acacia*, qui contient principalement des espèces polyploïdes, est nettement plus large que celle du sous-genre *Aculeiferum*, caractérisé par une majorité d'espèces diploïdes (Ross, 1981). Toutefois, une meilleure tolérance des polyploïdes à des conditions écologiques et climatiques difficiles est contredite par Stebbins (1985). Cet auteur attribue la forte proportion de polyploïdes dans un groupe de plantes à la fréquence de contacts secondaires entre populations diploïdes isolées. De ces contacts ont été créées des combinaisons géniques bien adaptées maintenues par polyploïdie en favorisant l'hérédité tétrasomique et les appariements entre chromosomes homologues. Selon Bradshaw et McNeilly (1991), la distribution d'une espèce dans des conditions climatiques variées traduit une différenciation intra-espèce liée à une évolution à moyen terme du climat (moins de 10000 ans) et non à une adaptation physiologique de l'espèce.

Au cours de cette étude, plusieurs locus présentant des allèles nuls ayant des fréquences parfois non négligeables (Lap-2) sont apparus. Les tétraploïdes sont connus pour leur forte proportion d'allèles nuls et de locus totalement homozygotes pour ces allèles. Bien que le fardeau génétique reste le même pour les tétraploïdes par rapport aux diploïdes, les premiers peuvent conserver des allèles à des fréquences deux fois plus faibles pour des populations

de taille efficace identique. L'accumulation d'allèles nuls chez les espèces tétraploïdes est décrite comme un processus d'évolution qui tend à réduire le nombre d'allèles à un locus jusqu'à élimination du locus en terme d'activité lorsque la protéine considérée présente plusieurs locus (Wilson, 1981; Weeden et Wendel, 1989; Soltis et Soltis, 1993). Ce processus appelé « diploïdisation » est mis rapidement en œuvre par l'intermédiaire des allèles nuls, après la polyploïdisation. Les mutations affectant l'activité enzymatique, à savoir les allèles nuls, pourraient être plus fréquentes que les mutations entraînant un niveau de migration différent.

Bradshaw et McNeilly (1991) indiquent que la réponse des espèces à des modifications climatiques ou de sol correspond bien souvent à des migrations vers des conditions de développement plus propices plutôt qu'à une évolution de l'espèce pour son maintien malgré les modifications du milieu. Dans le cas d'*A. tortilis*, son absence actuelle dans de nombreuses régions de Sahara pourrait être liée à une réaction de ce type, le changement des conditions climatiques ayant probablement dépassé ses capacités d'adaptation. Son absence dans certaines régions du Sahel serait plutôt attribuée à un facteur humain. En effet, les conditions climatiques n'y sont pas extrêmes et l'espèce est présente dans d'autres régions aux conditions écologiques similaires, où les pressions humaines et animales sont moins importantes.

Ainsi, dans des conditions climatiques données où les pressions sélectives deviennent nulles, l'espèce se trouve en équilibre. Un changement climatique brutal peut conduire à l'extinction d'une espèce localement ou à l'apparition de nouvelles espèces. Quelques-unes des nouvelles espèces peuvent provenir de migration d'habitats comparables (Eldredge, 1997).

Structuration de la diversité

Plusieurs paramètres sont à envisager pour expliquer la différenciation mise en évidence entre les groupes, bien qu'elle soit relativement faible : (1) la dérive, qui tend à différencier les populations et qui joue de façon plus ou moins importante selon la taille efficace du peuplement, (2) l'intensité des flux migratoires entre les

populations, qui sont fonction de leur plus ou moins grand isolement et de la proximité des points d'eau.

La taille efficace et la diversité semblent plus importantes en allant vers l'ouest suivant la bordure du fleuve Sénégal ou de l'ancien fleuve Ferlo (Yang-yang). Une diversité élevée est observée sur les sites proches des points d'eau. Ces sites ont un apport fourrager herbacé supérieur à celui des zones plus éloignées. De ce fait, les pressions animalières et humaines y sont moins élevées (moins de demande en fourrages arborés). Ainsi, la mortalité liée à l'épuisement de la capacité de reprise après élagage est moins importante. Il reste néanmoins la mortalité liée à la coupe des individus (fabrication du charbon de bois). D'autre part, la pollinisation étant entomophile, il est possible que les populations d'insectes impliquées dans la pollinisation de cette espèce (Tybirk, 1993) présentent des densités et une diversité d'espèce variables selon les sites étudiés. Bien qu'aucune étude n'ait été réalisée dans ce domaine, les sites proches de l'eau pourraient être des foyers plus importants d'insectes favorables à la pollinisation que les sites de l'intérieur.

Les migrations du bétail responsables de la dispersion des graines se font obligatoirement dans le sens intérieur des terres vers les fleuves. L'inverse est impossible car les migrations dans l'autre sens n'ont pas lieu en période de fructification. Le volume du bétail en mouvement peut également influencer la capacité d'apport de diversité par migration. Si la quantité d'ovins et caprins est stable sur toute la bordure du fleuve Sénégal, les bovins sont moins nombreux à l'est car la strate herbacée y est nettement plus faible et la température plus élevée.

Conclusion

Comme chez de nombreuses espèces pérennes à aire de répartition étendue, *A. tortilis* ssp *raddiana* présente une forte variabilité génétique et une faible différenciation entre les peuplements du Sénégal. Le maintien d'une telle diversité génétique est en partie expliquée par la polyploidie de l'espèce. Toutefois, le rôle évolutif de la polyploidie

comme moyen de lutte contre l'extinction de l'espèce face à des modifications climatiques ou écologiques n'est pas clairement établi.

Du fait de sa diversité élevée et du potentiel d'adaptation de l'espèce, globalement, *A. tortilis* ssp. *raddiana* est un arbre intéressant pour des travaux de reboisement. Il nécessite, cependant encore, de nombreuses études afin d'être utilisable efficacement en reforestation. En particulier, des études du système de reproduction, très variable dans le genre *Acacia* et au sein des sous-espèces, permettraient de mieux définir la stratégie de collecte des ressources génétiques.

Au Sénégal, deux sites regroupent l'ensemble des allèles observés sur 107 arbres étudiés et devraient être protégés sans tarder. Ce sont les quelques arbres restant près du forage de la ville de Dendoudi et la bordure du fleuve Sénégal, en particulier autour de Podor.

■ Abréviations

BARNC : Board on Agriculture National Research Council
 ILCA : International Livestock Centre for Africa
 ISRA-DRPF : Institut Sénégalais de Recherches Agricoles -
 Direction des Recherches sur les productions Forestières
 Cirad-Forêt : Centre de Coopération Internationale de Recherches
 Agronomiques pour le Développement, Département Forêts
 CNSF : Centre National de Semences Forestières
 ORSTOM : Institut Français de Recherche Scientifique pour le
 Développement en Coopération.

Bibliographie

BARNC, 1991 -
Managing global genetic resources.
Forest trees. Committee on
managing global resources :
Agricultural imperatives. National
 Academy Press, 228 p.

BEVER (D. J.), FELBER (F.), 1992 -
 "The theoretical population genetics
 of autopolyploid." *In* (D.) Futuyma,
 (J.) Antonovics édés. : Oxford
 surveys in evolutionay biology,
 8 : 185-217.

BRADSHAW (A. D.),
MCNEILLY (T.), 1991 -
Evolutionary response to global
climatic change. *Annals of Botany*,
67 (supplement 1) : 5-14.

CARDOSO (C.), 1995 -
*Contribution à l'étude de la diversité
génétique des acacias sahéliens :
l'Acacia tortilis ssp. raddiana
au Sénégal*. Thèse de doctorat,
Université Paris XI, Orsay, 230 p.

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 : 5-12.

EHRENDORFFER (F.), 1980 -
"Polyploidy and distribution"
In (W. H.) Lewis éd. : Polyploidy :
biological relevance. Plenum Press,
New York: 45-60.

ELREDGE (N.), 1997 -
"Extinction and the evolutionary
process." *In* (T.) Abe, (S. A.) Levin
(M.) Higashi éd. Springer Verlag,
New York, Biodiversity : an ecological
perspective : 59-73.

GOLDBLATT (P.), 1980 -
"Polyploidy in angiosperms :
monocotyledons." *In* (W. H.) Lewis éd.
Polyploidy : biological relevance.
Plenum Press, New York: 219-240.

GOTTLIEB (L. D.), 1981 -
Electrophoretic evidence and plant
populations. *Prog. Phytochem.*,
7 : 1-46.

JOLY (H. I.), ZEH-NLO (M.),
DANTHU (P.), AYGALANT (C.), 1992 -
Population genetics of an african
acacia, *Acacia albida*.
I. Genetic diversity of populations
from West Africa. *Aust. J. Bot.*,
40 : 59-73.

LEBRUN (P.),
CHEVALLIER (M. H.), 1990 -
*Starch and polyacrylamide
gel electrophoresis of Hevea*

brasiliensis : a laboratory manual.
IRCA-CIRAD Publisher, France 55 p.

LEVIN (D. A.), 1983 -
Polyploidy and novelty in flowering
plants. *Amer. Nat.*, 122 : 1-25.

LEWIS (W. H.), 1980 -
"Polyploidy in angiosperms :
dicotyledons." *In* (W. H.) Lewis éd. :
Polyploidy : biological relevance.
Plenum Press, New York: 241-267.

NEI (M.), 1978 -
Estimation of average heterozygosity
and genetic distances from a small
number of individuals.
Genetics, 89 : 583-590.

OBALLA (P. O.),
OLING'OTIE (P. A. S.), 1993 -
Chromosome numbers in two
african *Acacia* species. *Kew Bull.*,
49 : 107-113.

OLING'OTIE (P. A. S.), 1991 -
*Acacia tortilis (Forsk.) Hayne :
a study of genetic diversity and
breeding systems*. Unpublished D.
Phil. Thesis. University of oxford,
U.K, 116 p.

OUAZZANI (N.), LUMARET (R.),
VILLEMUR (P.), DI GIUSTO (F.), 1993 -
Leaf allozyme variation in cultivated
and Wild olive trees (*Olea europea* L.).
J. Hered., 84 : 34-42.

REESE (G.), 1958 -
Polyploidie und verbreitung. *Z. Bot.*,
46 : 339-354.

RITLAND (K.), 1990 -
A series of FORTRAN computer
programs for estimating plant mating
systems. *J. Heredity*, 81 : 235-237.

ROSS (J. H.), 1979 -
A conspectus of the african acacias
species. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.*,
44 : 1-155.

ROSS (J. H.), 1981 -
An analysis of the African *Acacia*
species : their distribution, possible

origins and relationships. *Bothalia*, 13 : 389-413.

SOLTIS (D. E.),
RIESEBERG (L. H.), 1986 -
Autopolyploidy in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae) :
genetic insights from enzyme
electrophoresis. *Amer. J. Bot.*,
73 : 310-318.

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

STEBBINS (G. L.), 1980 -
"Polyploidy in plants :
unsolved problems and prospects."
In (W. H.) Lewis éd. *Polyploidy :
biological relevance*. Plenum Press,
New York : 495-520.

TAL (M.), 1980 -
"Physiology of polyploids." *In* (W. H.)
Lewis éd. *Polyploidy : biological*

relevance. Plenum Press, New York :
61-76.

TYBIRK (K.) 1993 -
Pollinisation, breeding system
and seed abortion in some african
acacias. *Bot. J. Linn. Soc.*,
112 : 107-137.

VON MAYDELL (H. J.), 1990 -
*Arbres et arbustes du Sahel, leurs
caractéristiques et leurs utilisations*.
Josef Margraf Scientific book Verlag.
531 p.

WEEDEN (N. F.), WENDEL (J. F.), 1989 -
"Genetics of plant isozymes"
In (D. E.) Soltis, (P. S.) Soltis édés.
Isozymes in plant biology,
Dioscorides Press, 46-72.

WILSON (H. D.), 1981 -
Genetic variation among South
american populations of tetraploid
Chenopodium sect. *Chenopodium*
subsect. *Cellulata*. *Syst. Bot.*,
6 : 380-398.