



UNIVERSITÉ MONTELLIER II SCIENCES ET TECHNIQUES DU
LANGUEDOC
ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE – MONTPELLIER

Et

INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DEVELOPPEMENT IRD

En collaboration avec
PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATOLICA DEL ECUADOR PUCE - QUITO

Diplôme d'études approfondies (DEA)
BIOLOGIE DE L'EVOLUTION ET ECOLOGIE
2003

Thomas COUVREUR

Etude de la structure génétique du complexe sauvage-cultivé
chez le palmier *Bactris gasipaes* (H.B.K.) en Equateur.

Stage principal (IRD UMR 1097) :
Sous la direction de Jean-Christophe PINTAUD et Jean-Louis PHAM

Stage complémentaire :

Etude de la distribution diamétrique de quelques espèces d'arbres dans les forêts
tropicales du bassin du Congo.

Stage effectué dans le laboratoire CIRAD-Forêts, Programme Forêts Naturelles
Sous la direction d'Eric FORNI

Soutenu les 1er et 2 septembre 2003 devant la commission d'examen.

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II SCIENCES ET TECHNIQUES DU
LANGUEDOC
ÉCOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE - MONTPELLIER

Diplôme d'études approfondies (DEA)
BIOLOGIE DE L'EVOLUTION ET ECOLOGIE
2003

Thomas COUVREUR

Etude de la structure génétique du complexe sauvage-cultivé
chez le palmier *Bactris gasipaes* (H.B.K.) en Equateur.

Stage principal effectué à l'Institut de Recherche pour le Développement (UMR 1097) et la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE):
Sous la direction de Jean-Christophe PINTAUD et Jean-Louis PHAM

Stage complémentaire :

Etude de la distribution diamétrique de quelques espèces d'arbres dans les forêts tropicales du bassin du Congo.

Stage effectué dans le laboratoire CIRAD-Forêts, Programme Forêts Naturelles
Sous la direction d'Eric FORNI

Soutenu les 1er et 2 septembre 2003 devant la commission d'examen.
Membres du jury signataires du PV d'examen :
Michel. Raymond (Président), Marie-Laure Navas (Représentant ENSA-M), et
Eric Garnier (Directeur des études).

**Etude de la structure génétique du complexe sauvage-cultivé
chez le palmier *Bactris gasipaes* (H.B.K.) en Equateur.**

Thomas COUVREUR

Sous la direction de Jean-Christophe PINTAUD et Jean-Louis PHAM
[DYNADIV (IRD) – UMR 1097 Diversité et génome des plantes cultivées]

Résumé : La domestication chez les plantes est un modèle intéressant pour étudier l'évolution d'espèces ayant divergé récemment, en particulier les événements d'hybridation entre plante cultivée et plante sauvage. Notre étude se propose de comprendre la structuration génétique du complexe sauvage-cultivé du palmier domestiqué *Bactris gasipaes* (H.B.K.), une plante cultivée depuis l'époque précolombienne pour ses fruits et plus récemment pour la production de cœurs de palmiers. L'Equateur présente une zone de sympatrie entre la forme sauvage et cultivée ainsi qu'une zone d'occurrence de la forme sauvage seule. Une étude de deux mois sur le terrain en Equateur a été menée afin de mieux comprendre la distribution des deux formes et de recueillir quelques informations écologiques. De plus la diversité à 7 locus microsatellites sur 96 individus représentatifs de la diversité de la forme sauvage en Equateur et de l'ensemble de la forme cultivée en Amérique a été étudiée. La forme cultivée (très hygrophile) présente une amplitude écologique nettement moins importante que son parent sauvage. Les populations naturelles sont très fragmentées, avec une faible densité d'individus. Les résultats de l'analyse moléculaire suggèrent l'existence d'un flux de gènes entre individus sauvages et cultivés, en zone de sympatrie. La diversité génétique de la forme cultivée est significativement plus grande que celle de la forme sauvage en Equateur. Les observations écologiques suggèrent une origine monophylétique de la forme cultivée, cependant les résultats obtenus ici ne contredisent pas l'hypothèse d'une origine polyphylétique. Les populations naturelles présentent un fort déficit en hétérozygotes, qui pourrait être dû à un effet Walhund, un régime de reproduction mixte ou à de l'homogamie. La faible diversité génétique ainsi qu'un déficit d'hétérozygotes au sein des populations sauvages pourraient refléter un déclin de ces populations, explicable par les perturbations de leur habitat. Ces résultats ont des conséquences sur notre vision de l'histoire évolutive de la plante domestiquée ainsi que sur les stratégies de conservation de ses ressources génétiques.

**Genetic structure of the crop-wild species complex
of *Bactris gasipaes* (H.B.K., Arecaceae) in Ecuador.**

Abstract : Domestication is an interesting model for studying the evolution of recently diverged species, especially the hybridization between domesticated plants and their wild relatives. We studied the genetic structure of a crop-wild complex in an American distributed palm tree : *Bactris gasipaes* (H.B.K.). The plant has been cultivated by Amerindian tribes since pre-Columbian times, and is showing nowadays, an increased interest for palm heart production. In Ecuador a sympatric situation can be found between the wild plant and the domesticated plant, as well as populations of the wild type occurring alone. A two month study in Ecuador was undertaken to gather information on the Ecuadorian distribution of the species and collect some important ecological information. We also genotyped 7 microsatellite loci on 96 individuals representing the genetic diversity of the wild type in Ecuador and the whole diversity of the cultivated plant in America. The crop taxa has a limited ecological range (hygrofile) compared to its wild relative. The wild populations present a very fragmented habitat with low individual density. Our results show that actual gene flow seems to happen between wild and crop populations in the sympatric area. Genetic diversity is significantly greater within the cultivated form than within the wild one in Ecuador. The ecological observations suggest a monophyletic origin of the crop, however the genetic data do not exclude a polyphyletic origin. Wild populations showed significant heterozygote deficiencies, that could be explained by a Walhund effect, mixed mating or homogamie. Low genetic diversity and heterozygote deficiency could reflect a decline of these populations because of a strong disturbance of their habitat. These results have implications for the hypotheses on crop evolution and on strategies for genetic conservation of the wild type.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier **Serge Hamon**, directeur de l'UMR DGPC à l'IRD de Montpellier, et **Francis Kahn**, représentant de l'IRD à Quito Equateur, de m'avoir laissé effectuer mon stage dans le labo à Montpellier et sur le terrain en Equateur respectivement.

Je remercie également **Bertha Ludeña**, directrice du « Laboratorio de Genetica Molecular » à la Pontificia Universidad Catolica de Ecuador (PUCE) à Quito. Sans cette collaboration précieuse, je n'aurais jamais pu réaliser mes deux mois de terrain qui m'ont beaucoup apporté tant sur le plan professionnel que sur le plan personnel.

Un merci très spécial à mes deux maîtres de stage **Jean-Christophe Pintaud** et **Jean-Louis Pham**, qui ont su m'apporter toute leur connaissance professionnelle sur le terrain, au labo et durant la rédaction. Encore une fois merci beaucoup.

Je remercie aussi **Eric Forni** du CIRAD Forêt, de m'avoir laissé faire mon stage sur les forêts tropicales du bassin du Congo, et qui m'a donné une grande envie d'aller au Cameroun et en RCA.

Je veux aussi remercier tous mes collègues au sein de DYNADIV. **Yves Vigouroux** pour l'analyse des données et sa présence primordiale dans la deuxième moitié du stage ainsi que pour la soutenance; **Nora Scarcelli**, **Rommel Montufar** et **Eduardo Morillo** pour leurs conseils toujours très judicieux et avec qui j'ai passé des moments très sympathiques en salle stagiaires ou à la cafét. Merci aussi à tous mes collègues de la salle stagiaires qui ont toujours étaient là pour me faire rire et m'écouter quand j'avais vraiment besoin de me défouler ! Je tiens aussi à remercier tous les stagiaires du « Laboratorio de Genetica Molecular » à Quito qui m'ont aidé à m'adapter dans un labo qui m'était totalement étranger.

Je remercie aussi énormément **Benedicte Lafay** pour son aide précieuse et spontanée.

Finalement je remercie toute ma famille, et plus particulièrement mon épouse **Carolina Morales**, qui a été ma motivation, mon soutien et mon inspiration, durant ce stage mais aussi tous les jours de ma vie.

Etude de la structure génétique du complexe sauvage-cultivé chez le palmier *Bactris gasipaes* (H.B.K.) en Equateur.

I	INTRODUCTION	1
A	LES MODÈLES DE DOMESTICATION CHEZ LES PLANTES	2
B	L'INTERACTION SAUVAGE-CULTIVÉ	3
C	LE MODÈLE BIOLOGIQUE : BACTRIS GASIPAES (PALMAEA)	4
a)	Botanique	4
b)	Taxinomie	5
c)	Domestication	5
D	LA SITUATION DU COMPLEXE BACTRIS GASIPAES EN ÉQUATEUR	7
E	PROBLÉMATIQUE.....	8
II	MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	9
A	OBSERVATIONS SUR LE TERRAIN	9
B	MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE	9
C	CONSERVATION DES FEUILLES ET EXTRACTION DE L'ADN	11
D	PHYLOGÉNIE DU COMPLEXE SAUVAGE – CULTIVÉ.....	11
E	MARQUEURS MOLÉCULAIRES	11
a)	Définition des marqueurs	11
b)	Génotypage	12
B	ANALYSES STATISTIQUES.....	13
a)	Diversité génétique	13
b)	Structure génétique	13
III	RÉSULTATS	14
A	OBSERVATIONS DE TERRAIN.....	14
B	PHYLOGÉNIE	16
C	DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE	17
D	STRUCTURE GÉNÉTIQUE	18
E	RELATION ENTRE POPULATIONS ET INDIVIDUS	20
IV	DISCUSSION	20
A	RELATION ENTRE LE COMPLEXE BACTRIS GASIPAES ET UNE AUTRE ESPÈCE PROCHE	20
B	RELATION ENTRE FORMES CULTIVÉES ET SAUVAGES DE BACTRIS GASIPAES EN ÉQUATEUR	21
C	APPORT À L'ÉTUDE DE L'ORIGINE DE DOMESTICATION.....	22
D	DYNAMIQUE DES POPULATIONS NATURELLES	23
E	STRUCTURATION GÉNÉTIQUE DE LA FORME SAUVAGE.....	24
V	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	25

I Introduction

Les premières sociétés agricoles sont apparues il y a plus de 10000 ans (Lev-Yadun et al. 2000). Avec elles, se sont répandues des plantes présentant des adaptations particulières les rendant aptes à la culture. Lors d'un processus appelé domestication une plante sauvage est progressivement adaptée à l'environnement anthropique. Ce faisant, elle devient presque complètement dépendante de l'homme (Ladizinsky 1998). Ces adaptations particulières sont notamment l'augmentation de la taille des fruits, la perte de la faculté de dispersion comme chez les céréales ainsi que des changements morphologiques parfois profonds. Ces caractères, parfois très similaires (augmentation de la taille des fruits, de leur qualité organoleptique, ...), ont été dénommés syndrome de domestication. La diffusion de la plante cultivée implique une gestion de la diversité par les agriculteurs. Cette gestion entraîne l'apparition d'une structuration en populations de pays. Il s'agit d'une diversification des variétés cultivées, qui sont souvent hétérogènes et adaptées à des milieux bien précis (Müller 2002). Une espèce domestiquée est une plante qui est dépendante de l'homme pour sa survie, montre un syndrome de domestication et possède au moins une population de pays (Clement 1992).

La domestication est un processus très court à l'échelle évolutive (Tanksley et McCouch 1997). Elle met en jeu des facteurs évolutifs qui, si ils sont sous l'influence des activités humaines, sont semblables à ceux trouvés dans le milieu naturel comme la sélection, la dérive, les goulets d'étranglements, etc. Elle est donc un modèle de choix pour comprendre l'évolution de la morphologie et adaptation des plantes.

L'origine de domestication se définit comme l'aire géographique où la forme cultivée a été domestiquée pour la première fois. Il peut y avoir un ou plusieurs centres de domestication. Identifier ce ou ces centres, c'est identifier le lieu géographique où l'apparentement entre les formes sauvages et cultivées est le plus fort. Cette identification permet de trouver les populations naturelles n'ayant pas été échantillonnées durant la domestication, donc indique une source de diversité génétique exploitable (Müller 2002). Le botaniste russe Vavilov définissait le centre d'origine comme étant un lieu où la plante cultivée exhibe une diversité maximale, à savoir, là où le plus grand nombre de races et de noms sont trouvés. Une étude approfondie de quelques espèces lui a permis d'identifier huit centres d'origine (Vavilov 1951).

Au début de la domestication, la forme intéressante est échantillonnée au sein d'une population ancestrale, ce qui va être à l'origine d'un goulet d'étranglement. Cet échantillonnage peut se produire à plusieurs reprises durant l'histoire évolutive de la plante. Les phénomènes de

goulot d'étranglement ainsi qu'une pression de sélection de la part des agriculteurs, ont pour conséquence une réduction de la diversité génétique (Ladizinsky 1985; Nei et al. 1975; Tanksley et McCouch 1997). Si l'on s'intéresse aux ressources génétiques d'une plante cultivée donnée, en cas de fort goulot initial, il est important de collecter et de conserver la diversité génétique encore disponible dans le milieu naturel. A l'inverse, si il y a eu un faible goulot, alors on peut dédier une place plus importante aux formes cultivées dans la gestion des ressources génétiques (Müller 2002).

A Les modèles de domestication chez les plantes

La plupart des modèles décrits chez les plantes viennent d'observations faites dans l'Ancien et le Nouveau Monde. On peut distinguer deux grands modèles : évolution spontanée d'un « type domestiqué » dans la nature, découverte par l'homme puis maintenu par culture, ou sélection de la forme cultivée par domestication (Ladizinsky 1998).

Dans le premier cas, on a d'abord apparition spontanée d'un « type domestiqué », qui sera maintenu par une sélection positive et qui augmentera en densité jusqu'à ce qu'il soit remarqué par l'homme, avant d'être cultivé. Ce modèle semble assez peu probable, car il faudrait que la mutation vers le « type domestiqué » soit positivement sélectionnée en milieu naturel. Ladizinsky (1998) précise qu'il pourrait être relativement fréquent chez les légumineuses. La dormance des graines chez cette famille la rend peu apte à être cultivée. Des mutations ayant supprimé la dormance des graines auront pu avoir pour effet d'augmenter la présence des mutants aux générations suivantes et surtout d'intéresser les agriculteurs (comme par exemple chez la lentille sauvage, *Lens culinaris* ssp. *Orientalis* (Ladizinsky 1987)).

Dans le deuxième cas, une espèce sauvage est domestiquée après avoir été mise en culture. Au fil des générations, l'agriculteur va sélectionner certains caractères intéressants qui seront apparus par mutations ou recombinaison génétique.

Dans les deux cas il peut y avoir un ou plusieurs événements de domestication, c'est à dire un ou plusieurs lieux d'origine. Dans le cas d'une origine polyphylétique, l'espèce cultivée a pu être domestiquée partir de la même espèce sauvage présente à différents endroits. Diamond (2002) propose que, d'une manière générale, les espèces cultivées du Nouveau Monde soient en majorité issues d'une domestication multiple (*Cucurbita pepo* (Sanjur et al. 2002), haricot commun *Phaseolus vulgaris* (Gepts 1998), etc) alors que les espèces cultivées de l'Ancien Monde seraient issues d'un phénomène de domestication unique (blé, orge, etc). Son hypothèse s'appuie sur des faits démographiques et géographiques. Dans le Croissant Fertile, la répartition

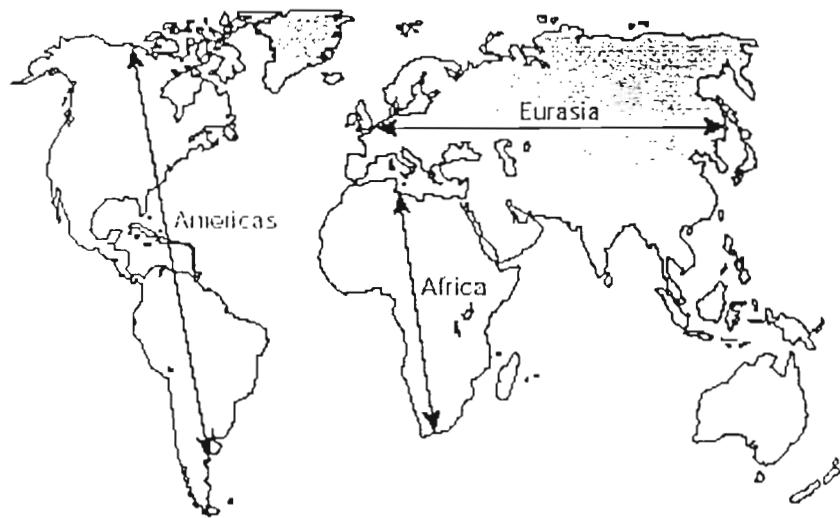


Figure 1 : Couloirs de migration dans le monde (Diamond 2002).

géographique des espèces sauvages était assez restreinte. Les cultivars pouvaient facilement diffuser d'est en ouest aux mêmes latitudes donc sous le même climat. Dans le Nouveau Monde, la diffusion du nouveau cultivar serait plus lente, car la diffusion est principalement Nord/Sud. Pour être diffusé, le cultivar devrait donc s'adapter à différents climats (Figure 1). Cette idée intéressante connaît cependant au moins l'exception du maïs, espèce domestiquée du Nouveau Monde, pour laquelle une seule origine de domestication est proposée (Matsuoka et Doebley 2002).

B L'interaction sauvage-cultivé

L'évolution de la forme cultivée sous un régime de domestication ne dépend pas seulement de facteurs évolutifs comme la sélection ou la dérive. Des événements d'hybridation avec son parent sauvage vont jouer un rôle important dans son histoire évolutive passée et actuelle aussi bien chez la forme cultivée et que sauvage.

Une situation de sympatrie peut augmenter les possibilités d'hybridation entre les deux compartiments. L'hybridation chez les plantes dépend d'un certain nombre de paramètres. Il faut d'abord qu'il y ait fécondation. Pour cela il doit y avoir une synchronisation de la floraison ainsi qu'une proximité spatiale pour permettre le transport du pollen par un vecteur entre eux. Puis il doit y avoir compatibilité génétique. Le pollen doit pouvoir germer et effectuer la fécondation. Finalement, les hybrides issus de ce croisement doivent être fertiles et pouvoir se reproduire à leur tour. Si ces conditions sont remplies, on peut assister à des événements d'introgression, donc d'incorporation d'allèles d'une forme vers l'autre et vice versa (Ellstrand et al. 1999).

L'hybridation entre la forme cultivée et sauvage peut entraîner ainsi des flux de gènes. Même à un niveau faible, ce flux peut contrebalancer les effets de la mutation et de la dérive (Ellstrand et al. 1999). La magnitude du flux génétique entre populations est idiosyncrasique et très variable entre espèces, populations, individus et années (Slatkin 1987). De la même manière, les flux de gènes dans le complexe sauvage-cultivé peuvent être très variables et dépendent, comme on l'a vu, de paramètres très différents comme la phénologie, la situation géographique, etc. Ces flux peuvent se produire dans les deux sens : de la forme domestiquée vers la forme sauvage et vice versa.

Lors de l'étude des zones d'hybridation, il est important de pouvoir faire la différence entre des flux de gènes actuels et un fond génétique commun. Dans les deux cas, on observera une différenciation génétique faible et on pourra conclure à tort à l'existence d'une introgression entre populations sauvages et cultivées. Le statut des populations naturelles devient une

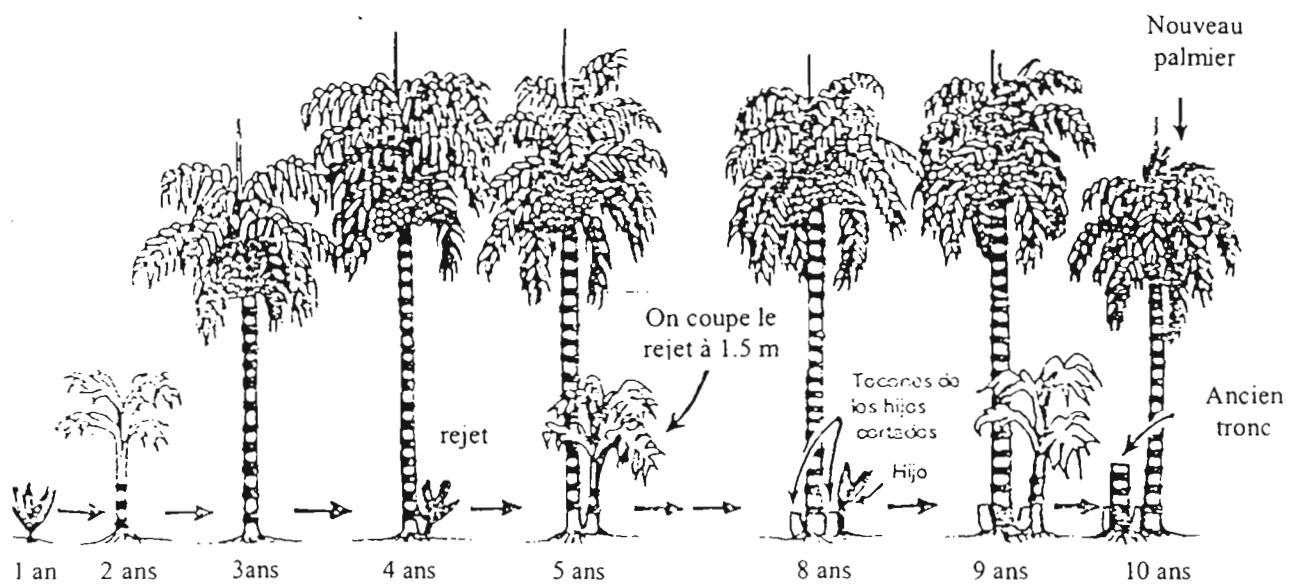


Figure 2 : Evolution du stipe de *Bactris gasipaes* en milieux de culture traditionnel (Mora Urpi 1986).

composante importante si l'on veut étudier la structuration d'un complexe sauvage-cultivé à un endroit donné.

Les flux géniques peuvent avoir différentes conséquences. Chez la forme sauvage, ces flux peuvent provoquer une perte de diversité génétique, l'apparition de plantes indésirables ainsi que l'extinction de populations si elles sont en faible densité (Ellstrand et Elam 1997). Cette dernière aura des conséquences importantes sur la gestion des populations sauvages ainsi que la conservation des ressources génétiques chez la plante cultivée. Notre alimentation aujourd'hui est dépendante d'un faible nombre de plantes cultivées, donc ce point n'est certainement pas à ignorer.

Chez la forme cultivée, un flux de gènes provenant depuis le compartiment sauvage pourra entraîner une augmentation de sa diversité génétique (Badr et al. 2000) et rendra plus difficile la détection du centre de domestication (Müller 2002).

Il apparaît donc important de pouvoir caractériser précisément les espèces appartenant au complexe, ce qui permettra d'étudier les interactions entre ces deux compartiments.

*C Le modèle biologique : *Bactris gasipaes* (Palmaea)*

Les processus de domestication ont été étudiés chez de nombreuses espèces du Nouveau et de l'Ancien Monde. Dans la famille des palmiers on peut citer comme exemple de l'Ancien Monde le dattier (*Phoenix dactylifera* L.) cultivé depuis le Néolithique (au moins 10 000 ans) avec comme origine possible le Croissant Fertile (Munier 1981 ; Zohary et Spiegel 1975 cités dans Clement 1992). On peut aussi parler de Areca (*Areca catechu* L.) qui aurait été domestiqué il y a environ 2000-3000 ans en Inde (Rao 1982 cité dans Clement 1992). *Bactris gasipaes* est le seul palmier domestiqué du Nouveau Monde.

a) Botanique

Le genre *Bactris* n'est présent qu'en Amérique tropicale. C'est un genre extrêmement diversifié avec, selon les auteurs, 75 (Henderson 2000) ou 250 espèces (Uhl et Dransfeld 1986).

Bactris gasipaes (H.B.K.) est un palmier monoïque, allogame (Beach 1984) et diploïde ($2n = 28$, Mora Urpi et Solis 1980), appartenant à la tribu des Cocoeae (Uhl et Dransfeld 1986).

Bactris gasipaes est un palmier cespiteux, c'est à dire qu'il rejette plusieurs stipes à sa base. Aussi bien chez la forme sauvage que cultivée, s'il est laissé intact, au bout de quelques années un seul stipe va finir par persister puis mourir. Au contraire, si l'on coupe les stipes au fur et à mesure qu'ils grandissent, l'individu pourra vivre plus longtemps (Figure 2). C'est un

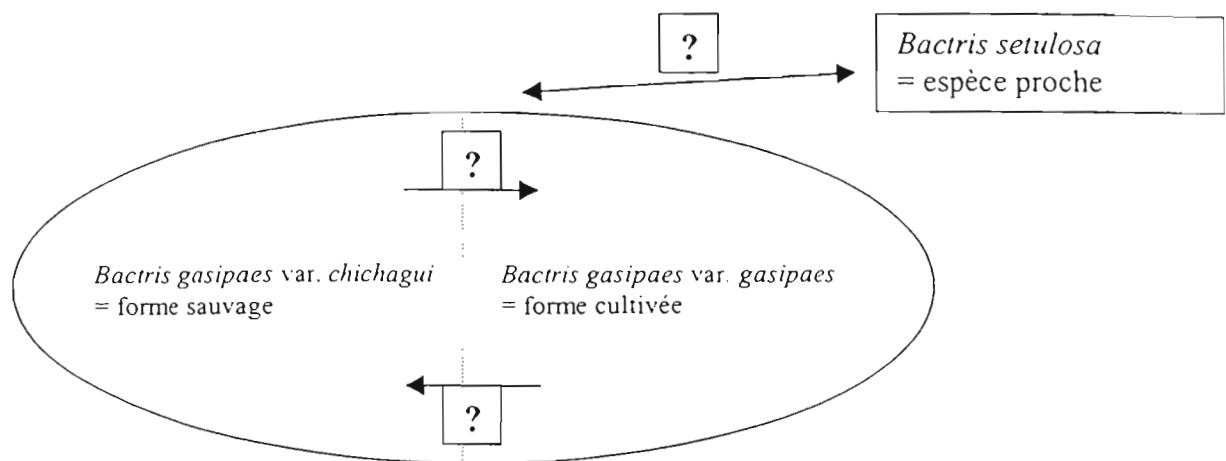


Figure 3 : Le complexe *Bactris gasipaes* (D'après Henderson 2000).
? = Flux de gènes possible ?

Tableau I : Comparaison de la valeur énergétique et du poids de rétinol (forme active de la vitamine A) entre un fruit moyen de *Bactris gasipaes*, une tortilla de maïs, du pain blanc et une carotte (d'après Metzler 1992).

	Energie (Kcal)	Rétilnol (ug)
Bactris gasipaes, fruit moyen (34g)	66	228
Tortilla de maïs (18g)	41	0.9
Pain au blé blanc (32g)	91	0
Carotte (74g)	30	2.3

palmier allogame, protogyne (la fleur femelle se développe avant l'anthèse), à pollinisation entomophile (Beach 1984; Mora Urpi 1983). Le genre d'insectes *Phyllotrox* sp. (Coléoptères, Curculionoidea (charançon) semblerait être un pollinisateur généraliste du genre *Bactris* (Beach 1984; Essig 1971; Moraes et Sarmiento 1992). Aucune étude n'a été menée sur la pollinisation chez la forme sauvage, mais on peut tout même supposer qu'elle a un régime de reproduction plus ou moins équivalent à son parent cultivé. La reproduction végétative n'est pas courante et très difficile à réaliser (Mora Urpi et al. 1997).

b) Taxinomie

La taxinomie de *Bactris gasipaes* ainsi que des espèces proches, est assez complexe et nous ne rentrerons pas dans le détail. Les parents sauvages présumés de *Bactris gasipaes* avaient été identifiés comme étant *Bactris macana* à l'ouest des Andes ou *Bactris dhalgreniana* au sud de l'Amazonie péruvienne (Clement 1988). Une étude de la phylogénie chloroplastique du genre *Bactris* (Couvreur et al. in prep) nous a montré que les formes sauvages et cultivées peuvent être rassemblées dans une seule espèce comme l'avait supposé Henderson (2000). Nous emploierons ici la nomenclature de Henderson (2000) qui a défini l'espèce *Bactris gasipaes* avec deux variétés botaniques (Figure 3), la variété cultivée appelée *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* (noté *B.g. gasipaes* dans le texte) et la variété sauvage nommée *Bactris gasipaes* var. *chichagui* (noté *B.g. chichagui* dans le texte). La forme cultivée a une distribution majoritairement amazonienne. On la rencontre pourtant dans certaines zones à l'ouest des Andes. *B.g. chichagui* est distribué principalement à l'ouest de la Cordillère, du Vénézuela jusqu'au sud de l'Equateur. Une seule population de la forme sauvage est présente actuellement en Amazonie : au nord de la Bolivie et au sud-est du Pérou (Clement 1988).

c) Domestication

Bactris gasipaes. var. *gasipaes* aurait été domestiqué pour son fruit qui est de couleur rouge – orange et de taille très variable selon les lieux et les populations de pays. De nombreux auteurs ont mis l'accent sur l'importance du fruit sur le plan nutritif. Le Tableau I montre la supériorité énergétique de *B.g. gasipaes* face aux tortillas de maïs et aux carottes (Metzler et al. 1992). Aujourd'hui encore et depuis la période précolombienne, *B.g. gasipaes* est une plante très importante pour les tribus amérindiennes et constitue une part significative de leur régime alimentaire.

Plusieurs populations de pays ont été définies (Clement 1995; Mora Urpi 1992) que l'on peut classer en trois groupes définis sur la taille du fruit : « microcarpa » (15-25g) ;

Distribution géographique

Microcarpes

PP de l'est

- | | |
|-------|---------------------------|
| Tembé | Bolivie : partie est |
| Pará | Brésil : état de Para |
| Juruá | Brésil : Rivière du Juruá |

PP de l'ouest

- | | |
|-----------|------------------------------|
| Tuira | Panama : Darién |
| Rama | Nicaragua : Rama, Bluefields |
| Chontilla | Equateur : partie ouest |
| Macana | Venezuela : Maracaibo |

Mésocarpes

PP de l'est

- | | |
|---------------|---------------------------------------|
| Inírida | Colombie: Inírida and Guaviare Rivers |
| Sollimões | Brésil: moitié de l'Amazon |
| Pastaza | Equateur : au pieds des Andes |
| Pampa Hermosa | Pérou : Hermosa pampa |

PP de l'ouest

- | | |
|---------|--|
| Utilis | Costa Rica, Panama et peut être les côtes de la Colombie |
| Guatuso | Costa Rica : San Carlos |
| Cauca | Colombie : Cauca et Magdalena (?) vallées |
| Darién | Panama : Darién |

Macrocarpes

PP de l'est

- | | |
|----------|---|
| Vaupés | Colombie : Rivière Vaupés |
| Putumayo | Colombie, Equateur, Pérou, Brésil : Putumayo, Caquetá, Napo, Alto Solimões, Huallagas Rivière |

Tableau II: Noms et localisation des différentes populations de pays (PP) de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* (Mora Urpi, 1992).

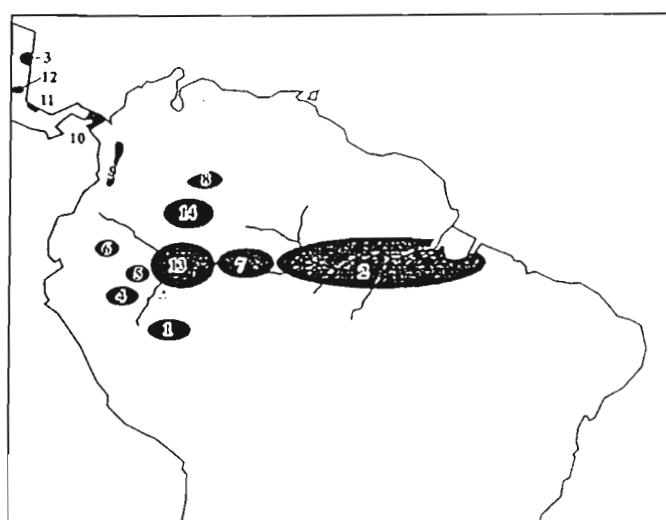


Figure 4 : Localisation géographique des différentes populations de pays de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* (Clement 1995).

« mesocarpa » (25-70g) et « macrocarpa »(70-200+g). Microcarpa est considéré comme étant domestiqué, mais le moins modifié par sélection, alors que macrocarpa est très modifié (Tableau II et Figure 4). Malgré son importance nutritionnelle et énergétique, c'est une espèce « négligée » et encore mal connue (Clement 1988; Hunter 1969; Popenoe et Jimenez 1921; Seibert 1950). De nos jours, elle est aussi intensivement cultivée pour son cœur de palmier par des pays comme le Costa Rica, le Nicaragua, l'Equateur et le Brésil (Clement et Manshardt 2000). C'est une agro-industrie en rapide expansion à travers l'Amérique Latine (Mora Urpi et al. 1997).

La forme cultivée, *B.g. gasipaes* est très similaire à la forme sauvage, *B.g. chichagui* mais se différencie par (Clement et Mora Urpi 1988):

- une infructescence plus grande (de +3 à + 8 kg) ;
- une augmentation du taux fruit / infructescence (+90% à +95%) ;
- un fruit plus lourd jusqu'à 5000% ;
- une diminution du temps de germination (2 mois pour *B.g. gasipaes* contre 6 mois pour *B.g. chichagui*).

De plus *B.g. chichagui* pousse spontanément dans les écosystèmes naturels secondaires, alors que *B.g. gasipaes* ne persiste que très peu de temps après sa culture. Ces observations suggèrent que la forme cultivée ne peut pas survivre sans l'intervention de l'homme (Clement 1992).

L'histoire de la domestication du complexe *Bactris gasipaes* est mal connue. Il aurait été domestiqué il y a plus de 2000 ans (Corrales et Mora 1990) par les tribus amérindiennes. Sauer (1958, cité dans Clement, 1988) suppose qu'il aurait été domestiqué pour la haute teneur en amidon du fruit. Clement (1988), en se basant sur une analyse biochimique du fruit de *B.g. chichagui*, pense qu'il aurait d'abord été domestiqué pour la teneur en carotène puis pour la teneur en amidon du fruit.

Plusieurs hypothèses sur l'origine géographique de la domestication ont été proposées. Certains auteurs (Spruce 1908, cité dans Mora Urpi 1983 ; Seibert 1950, Prance 1982 ; Vavilov 1951) la situent à l'Est de la Cordillère des Andes entre la Colombie et l'Equateur dans un des centres de diversité décrits par Vavilov (1951). Mais aucun des auteurs n'a réussi à trouver la forme sauvage dans cette région (Mora Urpi 1983) ce qui rend cette hypothèse peu probable. Deux autres hypothèses ont été proposées plus récemment. La première propose une origine unique de *B.g. gasipaes* (Clement 1988). Clement (1985, cité dans Clement 1988) a observé une variation continue entre les formes des fruits les plus petits (2g en moyenne pour *B.g. chichagui*) jusqu'aux plus grands (113g en moyenne pour *B.g. gasipaes* population de pays

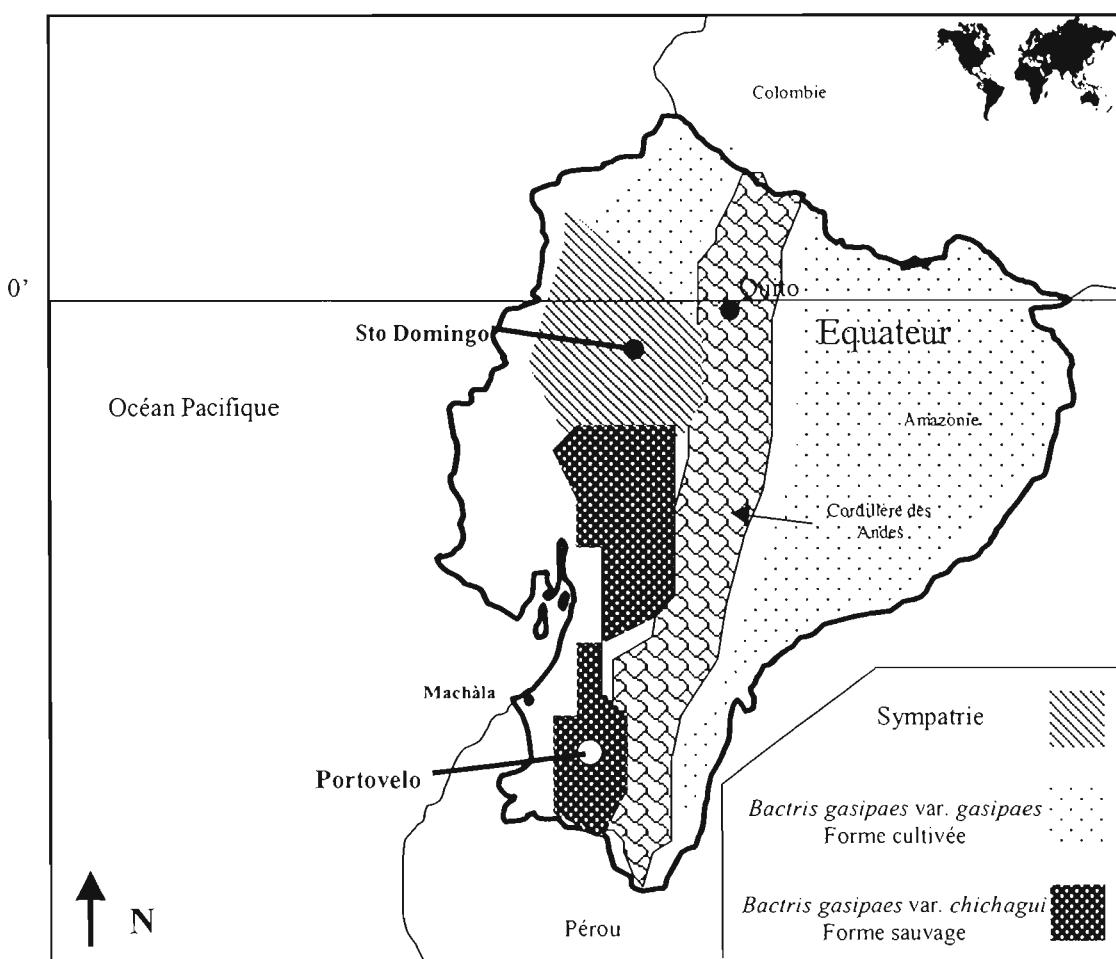


Figure 5 : Répartition du complexe *Bactris gasipaes* en Equateur.

Tableau III : Résumé des différentes répartitions et situations du complexe *Bactris gasipaes* en Equateur.

Région	Sauvage	Culture traditionnelle	Culture intensive	Configuration
Sud-Ouest	Présent	Absent	Absent	Sauvage seul
Centre-Ouest	Présent	Absent	Présent	Sympatrie
Nord-Ouest (Chocó)	Absent	Présent	Absent	Cultivé seul
Est (Amazonie)	Absent	Présent	Présent	Cultivé seul

Vaupès) ce qui indiquerait selon lui une origine monophylétique. Comme indiqué plus haut, *B.g. gasipaes* est majoritairement rencontré à l'Est de la Cordillère, c'est à dire en Amazonie. La seule population de forme sauvage présente en Amazonie se trouve au Sud-Est du Pérou, Nord-Est de la Bolivie et Ouest du Brésil. Clement (1988) propose donc cette région comme origine unique de *B.g. gasipaes*.

L'autre hypothèse, proposée par Mora Urpi (1983), suggère une origine multiple de *B.g. gasipaes*. En plus d'une grande variété morphologique de *B.g. gasipaes*, (Mora Urpi et al. 1997) une étude isoenzymatique sur quatre populations de pays a révélé une grande diversité génétique (Rojas et al. 1999). En se basant sur ces résultats, Mora Urpi suggère que cette diversité n'a pas pu être générée avec une seule origine de domestication, mais qu'il y aurait eu une origine multiple avec des phénomènes de migration, d'isolement, de goulots d'étranglement et de dérive qui auraient produit cette grande diversité (Mora Urpi 1983; Rojas et al. 1999).

Enfin, *Bactris gasipaes* se rapproche beaucoup morphologiquement d'une autre espèce : *Bactris setulosa* (Photo G Annexe I). Lors d'une étude cladistique sur la morphologie de *Bactris gasipaes* et d'espèces proches, Ferreira (1999) a montré une proximité phylogénétique entre ces deux espèces. On peut donc se poser la question si *Bactris setulosa* joue ou a joué un rôle dans la domestication de *B.g. gasipaes*.

D La situation du complexe *Bactris gasipaes* en Equateur

La distribution géographique de *Bactris gasipaes* en Equateur offre une situation privilégiée pour étudier ce complexe (Figure 5 Tableau III).

En Equateur, *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* est cultivé pour son fruit (culture traditionnelle Photo D Annexe I) chez les tribus d'Amazonie (coté est des Andes) et de la forêt tropicale du Choco (coté ouest des Andes). Il tient aussi une place importante dans l'économie de la région du Nord-Ouest (Province du Pichincha et d'Esmeraldas), où l'on le cultive pour son cœur de palmier (culture intensive). Du coté ouest de la Cordillère, il semble n'être présent qu'au nord.

B.g. chichagui n'est présent que du côté Pacifique des Andes.

On rencontre *Bactris setulosa* des deux côtés des Andes, du Nord au Sud en Equateur. Borchsenius et al. 1998 notent que les fruits de *B.g. chichagui* et *B. setulosa* sont utilisés pour préparer des boissons.

L'ouest équatorien présente donc une situation très intéressante pour étudier l'interaction entre la forme sauvage et la forme cultivée. On y trouve une région « témoin » de la forme sauvage au Sud, et une région de sympatrie sauvage - cultivé au Nord (Photo H Annexe I). La

seule situation non représentée en Equateur est la présence en sympatrie des cultures traditionnelles et des plantes sauvages. De plus, l'installation récente de la forme cultivé en zone de sympatrie au Nord, nous permet d'étudier la structuration génétique sans se soucier d'un fond génétique ancestral.

E Problématique

Comme nous avons vu auparavant, *B.g. gasipaes* est un palmier totalement domestiqué : il ne peut pas survivre sans l'intervention de l'homme, il existe de nombreuses populations de pays et il a subi une très grande modification de son fruit (taille et qualité). Ces trois critères ont amené Clement (1992) à classer *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* comme étant l'espèce la plus domestiquée de la famille des palmiers, avant le Cocotier et le Dattier. De plus il présente un mode de croissance particulier. C'est un palmier cespiteux, c'est à dire qui produit plusieurs stipes à sa base. Il n'est jamais planté dans des champs en culture traditionnelle. On le rencontre toujours à coté des demeures (Photo D Annexe I). Il apparaît donc comme un modèle biologique intéressant pour étudier la domestication de plantes cespiteuses. Ce modèle est aussi adapté pour apporter une contribution aux questions de domestication dans le Nouveau Monde.

Quelle est l'origine ainsi que l'histoire de la domestication de *B.g. gasipaes* ? Comment est composé le complexe d'espèces participant à cette domestication ? Quel est le rôle de l'interaction possible entre sauvages et cultivées ? Quel est l'état de la diversité génétique au sein des populations naturelles et cultivées ?

Afin de répondre à ces questions d'ordre général, il faut procéder par étapes. La connaissance scientifique sur *Bactris gasipaes* n'est pas très étendue. Il y a beaucoup de lacunes aussi bien au niveau écologique (biologie floral, distribution géographique, écologie de la dispersion,...) qu'au niveau évolutionnel (phylogénie, origine évolutionnelle, évolution en régime de domestication, diversité génétique,...). Une première partie de mon stage été constituée de deux mois de terrain en Equateur afin d'évaluer la situation du complexe. L'Equateur présente l'avantage d'avoir une zone de sympatrie entre les formes cultivées et sauvages et une zone d'occurrence de la forme sauvage seule. Il s'agissait de faire l'échantillonnage des individus utilisés dans notre analyse moléculaire et d'y observer quelques caractéristiques écologiques et de distribution. Au vu de la distribution du complexe on pourra déjà avoir une meilleure idée sur les possibilités d'introgression. De plus, les observations écologiques vont nous aider dans notre compréhension globale de la domestication.

La deuxième partie mon stage a été consacrée à étudier la structure génétique du complexe. Nous avons d'abord mené une analyse phylogénétique afin de savoir si *Bactris setulosa* fait partie du complexe *Bactris gasipaes* dans un contexte phylogénétique. Finalement, l'analyse moléculaire permet-elle de mettre en évidence des flux de gènes entre la forme sauvage (*B.g. chichagui*) et la forme cultivée (*B.g. gasipaes*) ? L'étude de ce complexe en Equateur peut-elle apporter des éléments de réponses quant à l'origine de cette domestication ? Comment sont structurées les populations de la forme sauvage et quelles conclusions peut-on en tirer pour la conservation des ressources génétiques ?

II Matériels et Méthodes

A Observations sur le terrain

La situation du complexe *Bactris gasipaes* en Equateur n'est que très peu décrite par la bibliographie. La plupart des études ont été menées au Costa Rica, en Colombie et au Brésil. Deux mois de mon stage ont donc été consacrés à l'étude du complexe *Bactris gasipaes* sur le terrain en Equateur, afin de recueillir de l'information pour l'interprétation des résultats moléculaires.

L'Equateur est un petit pays situé entre le Pérou et la Colombie. Il a une superficie de 283 560 km² pour 13,5 millions d'habitants (Juillet 2002). Nous avons parcouru le nord et le sud de l'Equateur en faisant des transversales d'est en ouest. La plupart des individus sauvages ont été repérés dans des champs ou dans des propriétés privées. Nous avons recueilli un certain nombre d'informations auprès des paysans propriétaires notamment sur leurs perceptions de la plante sauvage. Pour la plante cultivée au nord, dans les plantations de cœur de palmier, nous avons interrogé les agriculteurs sur l'origine des plantes mises en cultures. De plus, la détection d'hybrides en zone de sympatrie a reçu une attention particulière. Finalement, nous avons relevé un certain nombre d'observations sur la distribution des deux formes afin de choisir une méthode d'échantillonnage pertinente.

B Méthodes d'échantillonnage

L'échantillonnage a été effectué de Février à Mars 2003 dans l'ouest équatorien. Nos observations sur le terrain nous ont permis de définir un plan d'échantillonnage. Il permet de contraster les différentes situations rencontrées en Equateur. Deux grands ensembles ont été

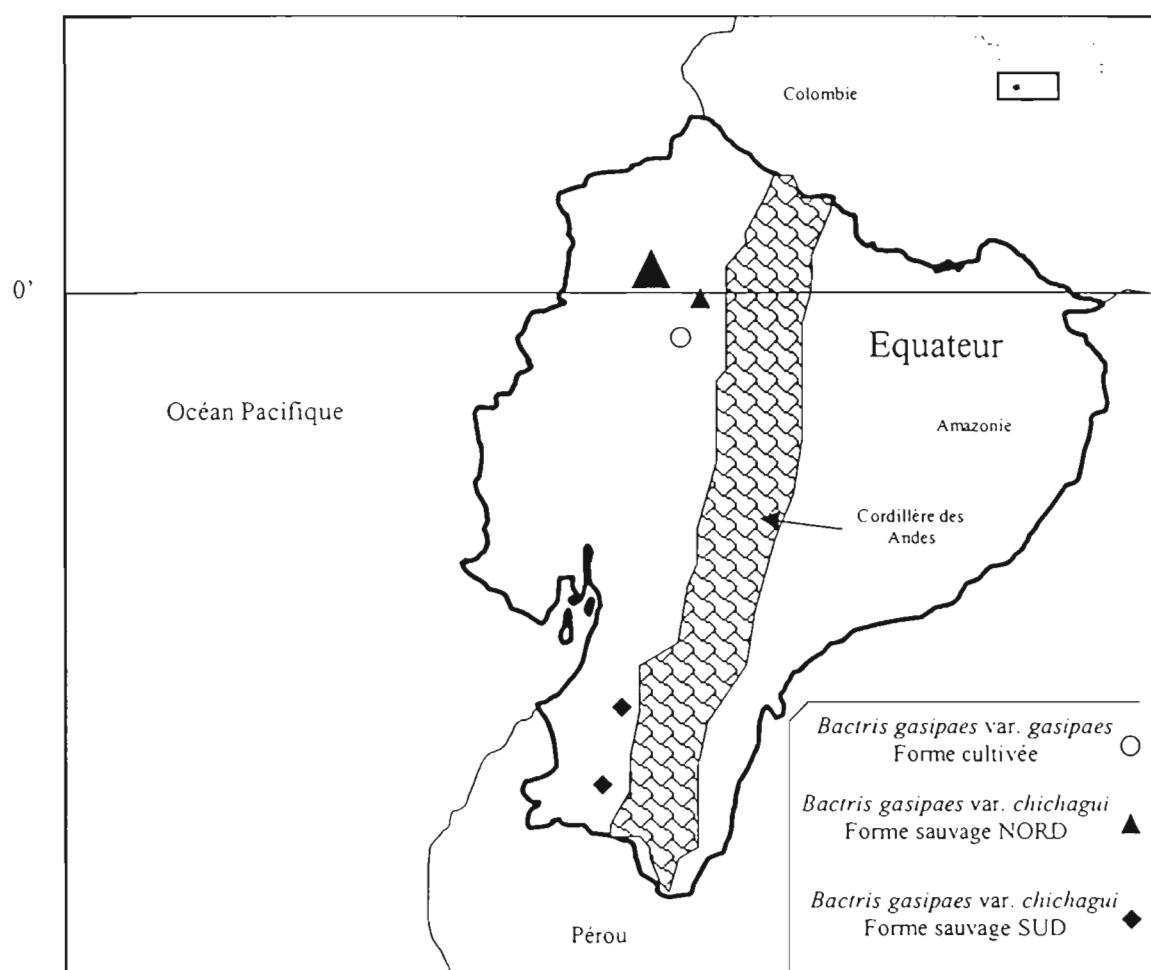


Figure 6 : Lieux de collecte du complexe *Bactris gasipaes* en Equateur.

définis : le nord, zone de sympatrie entre les formes cultivées et sauvages et le sud où l'on rencontre *B.g. chichagui* (forme sauvage) seul (Figure 6).

Pour l'étude de la sympatrie, nous avons choisi un site particulièrement propice en raison de la présence sur une petite surface (quelques centaines d'hectares) d'un fragment important de forêt primaire en réserve, comportant des individus sauvages et des zones de culture de *B.g. gasipaes*. Au Nord comme au Sud, la forêt est extrêmement dégradée et le grand nombre d'individus isolés dans les champs paysans rend l'échantillonnage d'une « population » au sens strict relativement difficile. Notre échantillonnage est donc constitué de populations et de groupes d'individus par région. (Annexe II)

- *B.g. chichagui* :

Au Nord, nous avons récolté 32 individus de *B.g. chichagui* en tout. On a une population de 9 individus (*Bgc Toachi Nord*) et le reste constitue un ensemble d'individus échantillonnes au Nord (*Bgc Nord*). Au sud, deux populations de *B.g. chichagui* ont été échantillonnées comptabilisant 24 individus (10 individus dans *Bgc Sud* et 14 dans *Bgc Portovelo*).

- *B.g. gasipaes* :

Une population, le long d'une plantation de palmito au Nord (zone de sympatrie avec la forme sauvage), a été échantillonné (Population de *Bgg Nord*, 13 individus). Deux individus trouvés dans la forêt au Nord, ayant poussé spontanément, présentaient des caractères de taille du fruit et d'épaisseur du mésocarpe intermédiaires entre la forme sauvage et la forme cultivée (Photo I annexe I). Il pourrait s'agir d'hybrides (individus *Bg 730* et *Bg 729*), et il nous a paru intéressant de les inclure dans notre échantillonnage ainsi que quelques individus de la forme sauvage collectés au voisinage de ces hybrides potentiels.

Afin de comparer la diversité génétique de l'ouest équatorien avec le reste de la diversité génétique de *B.g. gasipaes* en Amérique, nous avons inclus des individus venant du Pérou (*Bgg Pérou*, 9 individus) et d'autres pays de son aire de distribution (*Bgg Amérique*, 8 individus).

- *Bactris setulosa* :

Nous avons inclus 10 individus de *Bactris setulosa*, en temps qu'espèce proche, récoltés un peu partout en Equateur.

C Conservation des feuilles et extraction de l'ADN

Les feuilles ont été soigneusement séchées dans du silica gel pour une durée de trois jours en moyenne. Tous les échantillons ont été broyés grâce au broyeur A10 (IKA). Nous avons porté une attention particulière au nettoyage du broyeur entre chaque utilisation afin d'éviter toute contamination entre individus. L'ADN des broyats a ensuite été extrait en utilisant le « DNeasy® Plant MINI Kit » (Qiagen). Les ADN sont ensuite stockés à -20°C.

D Phylogénie du complexe sauvage – cultivé

Afin de mieux définir le complexe sauvage - cultivé, trois *Bactris setulosa* ont été rajoutés à la phylogénie moléculaire chloroplastique (Couvreur et al., *in prep*). Les séquences chloroplastiques *trnD-T* et *trnQ-16* ont été combinées dans une matrice unique comptant 2176 positions alignées. Dans la matrice de nucléotides, seules les substitutions ont été considérées tandis qu'une délétion, une insertion et une répétition directe phylogénétiquement informatives ont été codées en présence/absence dans une matrice séparée. Le polymorphisme microsatellite a été exclu de l'analyse. Nous avons reconduit une analyse de maximum de parcimonie par « random step wise addition » puis un réarrangement de « tree bisection reconstruction ». Finalement, l'arbre consensus a été obtenu par la méthode du consensus strict. L'arbre consensus « majority rule » à 50% de l'analyse de bootstrap a été également obtenu (Figure 9). Toute les analyses phylogénétiques ont été réalisées grâce au logiciel P.A.U.P. 4.0.

E Marqueurs moléculaires

a) Définition des marqueurs

Le choix s'est porté sur l'utilisation des microsatellites comme marqueurs moléculaires. En effet, c'est un outil très puissant pour étudier les flux génétiques entre deux sous-espèces en raison de leur grande variabilité allélique comparé à d'autres marqueurs comme les « Restriction Fragment Length Polymorphisme » (RFLP) (Schlöterer et Pemberton 1998). Trois banques microsatellites sont disponibles, deux ont été définies sur *B.g. gasipaes* au CIAT (Martinez 2002) et au CIRAD Montpellier (Billotte et al. *en prep*) et la troisième sur *B.g. chichagui* au CIRAD (Pintaud et Billotte *ined.*).

Dans un premier temps 25 locus provenant du CIRAD et un locus venant du CIAT ont été testés sur un échantillonnage représentatif du complexe *Bactris gasipaes* ainsi que sur d'autres espèces proches. Cette étape préparatoire était indispensable pour définir les locus polymorphes

que nous avons utilisés pour l'analyse génétique, ainsi que les conditions de PCR optimales. De plus, un microsatellite défini chez *Elaeis oleifera* (palmier à huile) a été utilisé (Billotte et al. 2001).

Sept locus polymorphes (Annexe III) et présentant un produit d'amplification ont été sélectionnés (6 de *B.g. gasipaes* et un de *B.g. chichagui*, Bgc204) pour cette étude.

b) Génotypage

Les amplifications des locus microsatellites ont été réalisées sur 20 ng d'ADN en utilisant la méthode du « M13 tailing » : la séquence de l'amorce M13 est ajoutée en 5' d'une des amorces microsatellite de façon à ce qu'elle incorpore l'amorce M13 fluorescente ajoutée au milieu réactionnel.

L'étape de migration et d'acquisition de l'image se fait grâce au « Li-Cor IR² automated DNA sequencer » (Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Le principe consiste à détecter les produits amplifiés grâce aux amorces fluorescentes, par deux lasers qui transmettent l'image des bandes au serveur. La migration se fait sur gel de polyacrylamide à 6.5% préparé avec 25 ml de KB^{plus} 6.5% Gel matrix (Li-Cor, ref 827- 05607), de 187.5 µl de persulfate d'ammonium à 10% et de 18.7 µl de Temed. L'image brute est ensuite exportée sous le logiciel SAGA™ (Li-Cor Inc., NE, USA) qui permet de compter et de définir les allèles avec précision.

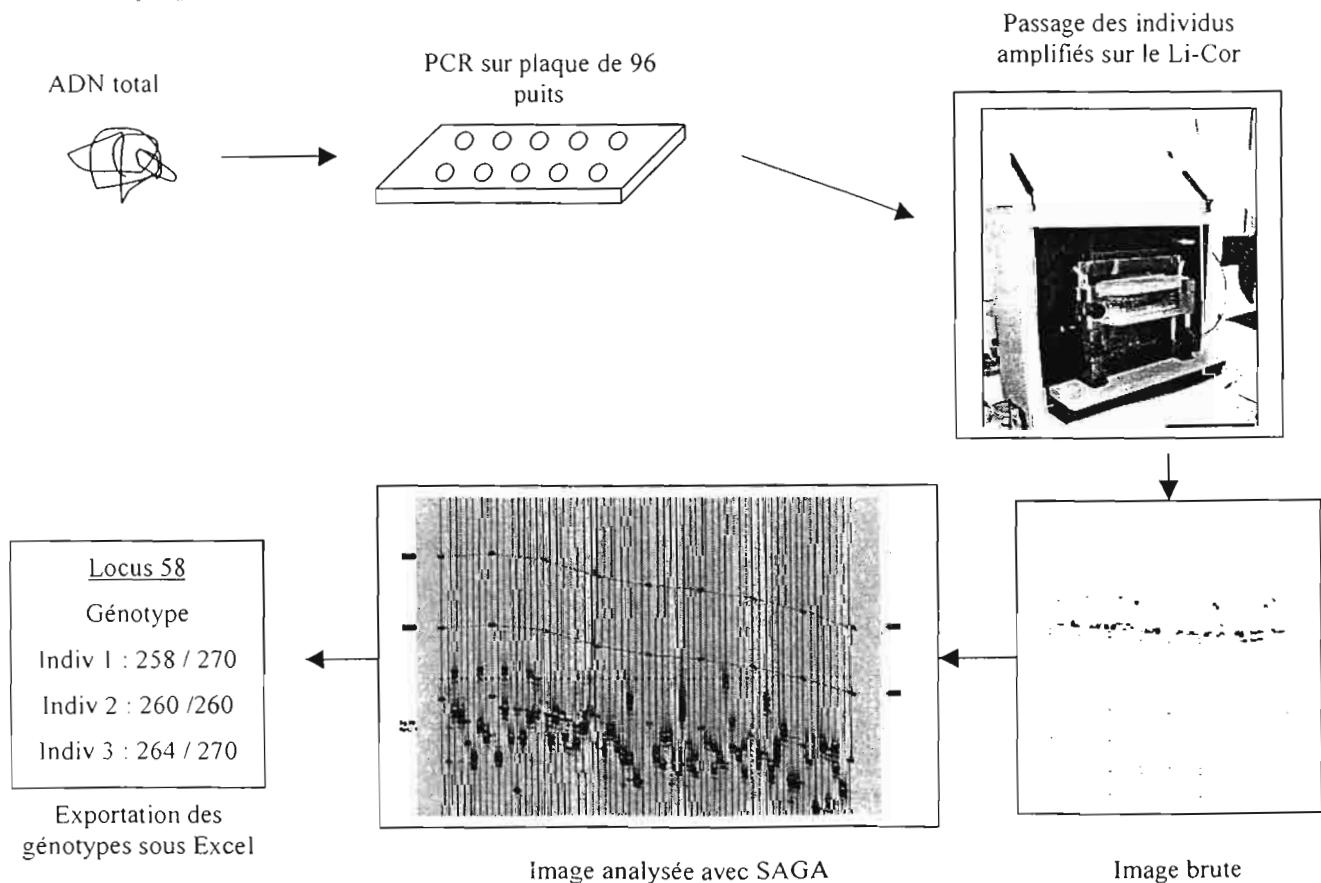


Figure 7 : Etapes du génotypage des locus microsatellites sur 96 individus.

Encadré A : Ajustement séquentiel de Bonferroni

Lorsque plusieurs tests sont effectués, et que la « valeur p » des composants du test est utilisée pour la significativité et si aucun ajustement n'est fait par rapport au nombres de test, la probabilité d'erreur de type-I augmente avec le nombre de tests (Rice 1989).

L'ajustement de Bonferroni consiste à diviser le seuil de significativité (par exemple 0.05) par le nombre de tests réalisé.

Exemple : Si on lance 100 tests, le seuil de significativité de 5% ajusté sera $0.05/100 = 0.0005$. Cela veut dire qu'il faut comparer chaque « valeur p » à 0.0005 et non à 0.05.

Pour ne pas perdre trop de puissance statistique on applique la correction séquentielle de Bonferroni : elle permet d'éviter les valeurs trop fortes d'erreur de type-I tout en assurant une bonne puissance statistique.

B Analyses Statistiques

a) Diversité génétique

Des mesures comparatives de la diversité génétique pour chaque population ont été calculées sous forme de diversité allélique : nombre total d'allèles, nombre moyen d'allèles par locus et nombre d'allèles privés (défini comme un allèle présent dans une population et pas dans les autres) d'hétérozygotie observée, et d'hétérozygotie attendue non biaisée (Nei 1978) en utilisant le logiciel GENETIX (Belkhir et al. 2000). L'équilibre d'Hardy et Weinberg (HWE) pour tous les locus, sur toutes les populations et sur les groupes, ainsi que le déséquilibre de liaison entre locus, ont été calculés grâce au logiciel GENEPOP (Raymond et Rousset 1995b). GENEPOP permet de faire le test exact de HWE, pour chaque paire de locus-population, en générant des « valeurs p » non-biaisées estimées par la méthode de chaîne de Markov (Guo et Thompson 1992; Raymond et Rousset 1995a). Les tests exacts sont préférés par rapport aux autres tests (taux de vraisemblance ou le χ^2 de Pearson) qui dépendent des résultats asymptotiques, c'est à dire qui auront tendance à accepter ou rejeter faussement HWE dans le cas de populations de petites taille et/ou avec des fréquences alléliques faibles (Guo et Thompson 1992). De ce fait le test de probabilité est parfaitement adapté aux marqueurs microsatellites (Goudet et al. 1996; Rousset et Raymond 1995).

Afin de tester spécifiquement un déficit ou un excès en hétérozygote le « score test » ou « Test U » de Rousset et Raymond (1995) a été utilisé.

Pour permettre de conclure à des différences entre groupes, la moyenne des indices de diversité sur tous les locus a été calculée pour chacun des trois groupes. Le test « U » de Mann-Whitney a été employé pour tester des différences significatives de diversité alléliques ou de taux d'hétérozygotie entre les trois groupes en utilisant STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

b) Structure génétique

Pour estimer la différenciation génétique entre populations, l'estimateur non-biaisé du F_{ST} (θ_{ST}) selon Weir et Cockerham (1984) a été calculé avec FSTAT (Goudet 1995). Afin de tester la significativité du θ_{ST} on a utilisé la « valeur p » provenant du test G (Goudet et al. 1996) qui s'avère être plus puissant que les procédures de permutations (bootstrap), surtout dans le cas de groupes d'effectifs déséquilibrés (Balloux et Lugon-Moulin 2002) et/ou de peu de locus (Raymond et Rousset, 1995b). La significativité des tests a été évaluée après une correction séquentielle de Bonferroni, encadré A (Rice 1988).

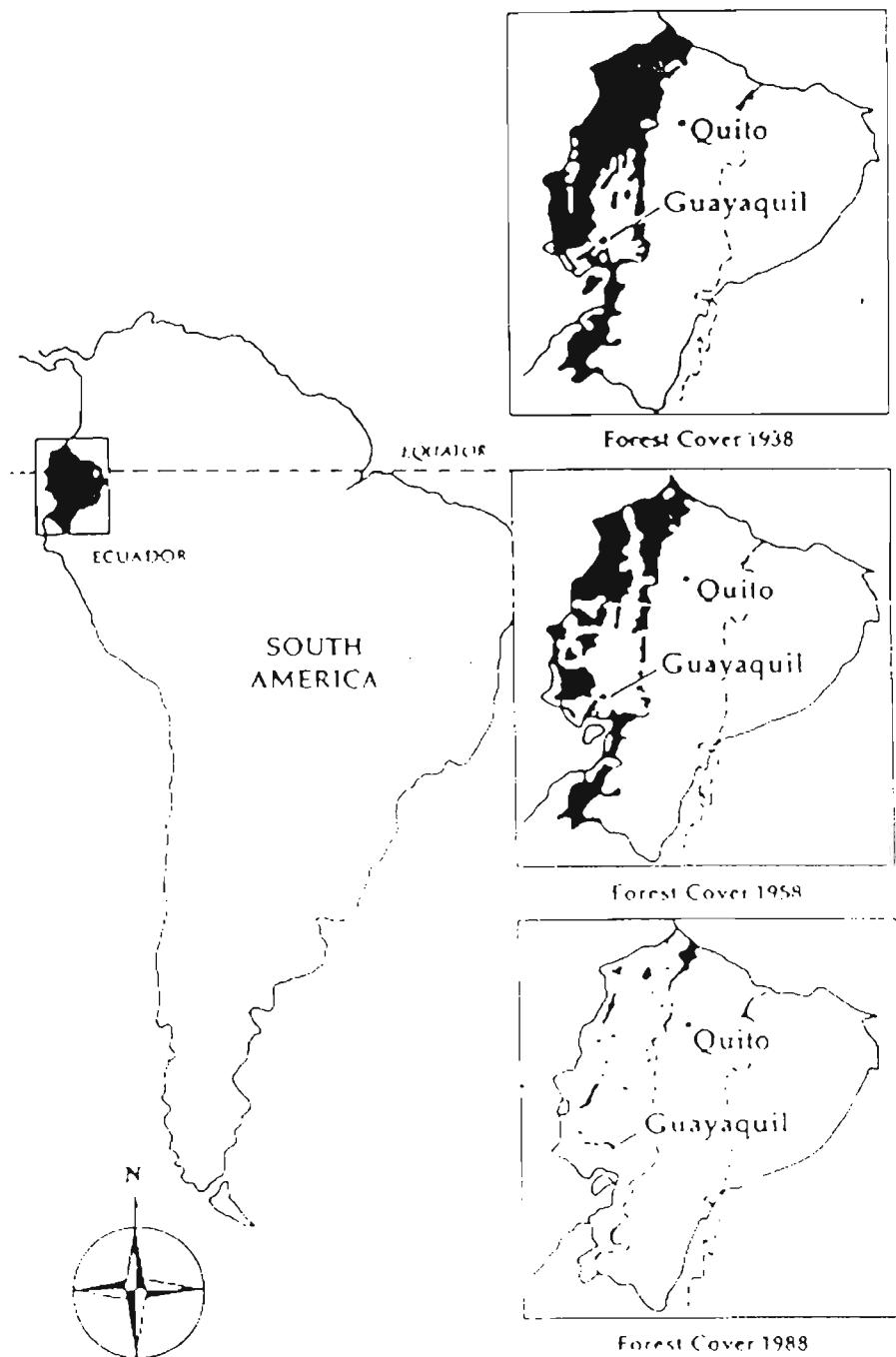


Figure 8 : Dégradation des forêts tropicales dans l'ouest équatorien de 1938 à 1988 (dans Blondel 1995).

Pour décrire les relations génétiques entre les groupes sauvages et cultivés, des arbres de distances génétiques ont été construits à partir des fréquences alléliques. La distance de Nei et al. (1983) (D_A) a été choisie à cause de sa grande supériorité de reconstruction phylogénétique à partir de données microsatellites simulées (Takezaki et Nei 1996). Nous avons aussi utilisé la distance de Chakraborty et Jin (1993) basée sur la proportion d'allèle partagés (D_{AS}) et la distance de Goldstein *et al.* (1995) ($\sigma\mu^2$) basée sur le modèle « stepwise mutation model » (SMM, Otha et Kimura, 1973).

Toutes les distances ont été calculées grâce au logiciel MSA (Dieringer et Schlötterer 2003) puis les matrices de distances ont été importées dans PHYLIP (Felsenstein 1995). La méthode du Neighbor-Joining (Saitou et Nei 1987) a été utilisée pour la reconstruction des phénogrammes des individus en utilisant le programme NEIGHBOR de PHYLIP. Par contre la méthode de Fitch-Margoliash (Fitch et Margoliash 1967) a été préférée au Neighbor-joining pour les reconstructions entre populations. La méthode de Fitch-Margoliash permet une meilleure reconstruction phylogénétique mais elle est très intensive en temps de calcul et devient inapplicable pour des tailles d'échantillons trop importants (Kuhner et Felsenstein 1994). Pour cette analyse, *Bactris setulosa* a été utilisé en tant que « outgroup » car c'est une espèce proche mais différente du complexe *Bactris gasipaes*. La robustesse de la topologie des arbres a été évaluée par 1000 réplications de bootstrap grâce à MSA.

Finalement, la fréquence attendue en allèles nuls a été calculée avec la méthode de Brookfield (1996).

III Résultats

A Observations de terrain

L'ouest équatorien : mélange de défriches et de refuges de forêts

Cette région s'étend des forêts tropicales humides du Choco au Nord jusqu'aux forêts tropicales semi-décidues du Sud. Les forêts de l'ouest andin ont subi ce dernier siècle une dégradation considérable (Figure 8). Plus de 80% de la forêt tropicale a été défrichée ces dernières décennies (Blondel 1995). Le paysage est donc dominé par des pâturages et des champs, avec quelques refuges de forêts (humide ou semi-décidue) dans des endroits peu accessibles par l'homme ou dans des réserves.

Observations sur *B.g. chichagui*

En Equateur, *B.g. chichagui* n'est présent qu'à l'ouest des Andes, du Nord au Sud (Figure 5). Dans certaines régions, on utilise son bois pour la construction (poteau électrique, support de maison,...). L'usage de son fruit pour l'alimentation humaine ne semble pas très répandu, vu le peu de chair qui englobe la graine. Néanmoins, il est vendu pendant la période de Pâques le long des routes pour la confection de boissons (Photo F Annexe I). Cette utilisation pourrait contribuer à une dispersion faible sur un axe Nord / Sud.

La forme sauvage a une grande amplitude écologique. Au sud, la région est soumise à sept mois de saison sèche. *B.g. chichagui* y pousse dans les forêts semi-sèche. Ces forêts ont été largement défrichées et sont réduites à des îlots au fond de vallées (Photo E Annexe I). On a donc plusieurs populations fragmentées et relativement isolées avec une faible densité d'individus. Il est également courant de trouver *B.g. chichagui* en plein milieu de champs paysans (Photo B Annexe I). C'est une région qui a connu une installation récente de paysans venant d'Amazonie qui confondent souvent la plante cultivée avec la forme sauvage. Ils leur arrivent de conserver les individus sauvages pour des raisons « sentimentales », ces palmiers leur rappelant leur région natale.

Au nord, le climat est plus humide. Dans cette région, la forme sauvage pousse dans des forêts primaires en réserve, dans des petits fragments de forêt plus ou moins altérées et persiste dans les champs sous forme d'adultes isolés, au contact des plantes cultivées.

B.g. chichagui n'est pas présent dans les régions trop humides, c'est à dire à l'extrême Nord de l'Equateur (Choco) comme en Amazonie. On la retrouve de nouveau un peu plus au nord en Colombie.

La floraison est plus tardive au Sud qu'au Nord, mais dans les deux cas, les infructescences sont toujours très chargées, avec un grand nombre de fruits.

Observations sur *B.g. gasipaes*

La forme cultivée n'est présente qu'au Nord - Ouest ainsi qu'à l'Est de l'Equateur. Dans la région de Santo-Domingo, elle est cultivée intensivement pour son cœur de palmier (ou palmito) alors qu'à l'extrême Nord (région du Choco) elle est plantée pour son fruit par les tribus Cayapas (culture traditionnelle). La particularité de cette région Nord-Ouest vient de la culture récente de *B.g. gasipaes*. En effet, les Cayapas sont arrivés depuis l'Amazonie il y a quelques centaines d'années (Barriga-Lopez 1987). Ils pourraient avoir introduit *B.g. gasipaes* dans la région. La culture intensive de *B.g. gasipaes* pour son cœur de palmier, constitue un autre événement

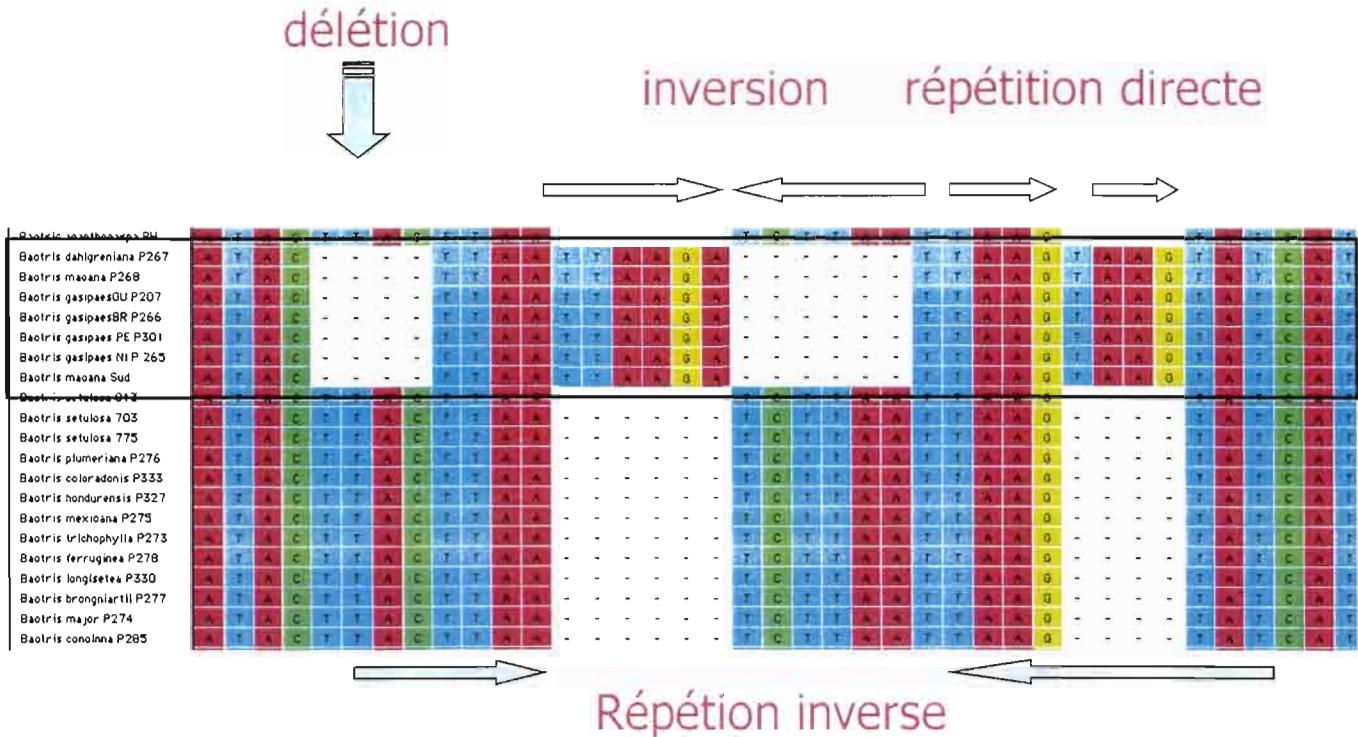


Figure 10:Mutations caractéristiques dans le complexe *Bactris gasipaes* dans l'espaceur *trnD-T* avec une structure « stem loop » possible.

d'importation encore plus récent. L'implantation de ces cultures s'est opérée par l'importation de graines amazoniennes d'origines variées. Les connaissances spécifiques sur chaque variété importée (lieu d'origine, populations de pays, etc) ne sont pas conservées. De ce fait, aucune précision ne peut être apportée quant à l'origine exacte des individus appartenant à une culture.

La récolte du cœur de palmier se fait lorsque la plante a un ou deux ans, avant la maturité sexuelle. A proximité des plantations de production, beaucoup d'individus sont conservés comme porte-graines pour servir de ressource locale (Photo A Annexe I). Aucune contrainte de reproduction n'est appliquée sur ces individus. Cet ensemble d'individus peut donc être considéré comme une population, avec chaque plantation correspondant à une population. Ces populations cultivées, venant de différentes régions d'Amazonie, montrent une très grande variabilité morphologique ainsi qu'un mélange de variétés fruitières amazoniennes (Photo C annexe I). Les caractères du fruit sont sans intérêt pour la production de cœurs de palmiers, ce qui relâche les pressions de sélection sur celui-ci et augmente la variabilité des fruits. Les individus de ces populations cultivées sont présents depuis plusieurs générations. On peut donc facilement imaginer des flux génétiques entre eux et entre les populations de *B.g. chichagui*, ce qui produirait des génotypes totalement nouveaux et spécifiques à cette région.

B.g. gasipaes a une amplitude écologique nettement moins importante que son parent sauvage. Il est restreint aux régions humides (très hygrophile) car il ne supporte pas plus de deux mois de saison sèche. Les paysans ont souvent essayé de planter *B.g. gasipaes* dans la région du Sud, mais sans succès.

Observations sur *Bactris setulosa*

Bactris setulosa est présent un peu partout en Equateur, au Nord comme au Sud, à l'Est comme à l'Ouest. Il est souvent confondu avec *B.g. chichagui* même s'il présente des caractères morphologiques bien distincts. Il semblerait qu'il ne soit pas cultivé mais géré, c'est à dire qu'il serait protégé des modifications anthropiques et débarrassé de ses compétiteurs.

B Phylogénie

Dix-huit caractères mutationnels sont informatifs pour l'analyse phylogénétique. 180 arbres de longueur 52 pas ont été trouvés. La faible résolution de l'arbre consensus est en partie due à de nombreuses données manquantes dans l'espaceur *trnQ-rps16* en raison des difficultés de séquençage (longs microsatellites mononucléotidiques) et au manque de caractères informatifs, ces séquences étant très conservées au niveau infragénérique. L'arbre consensus

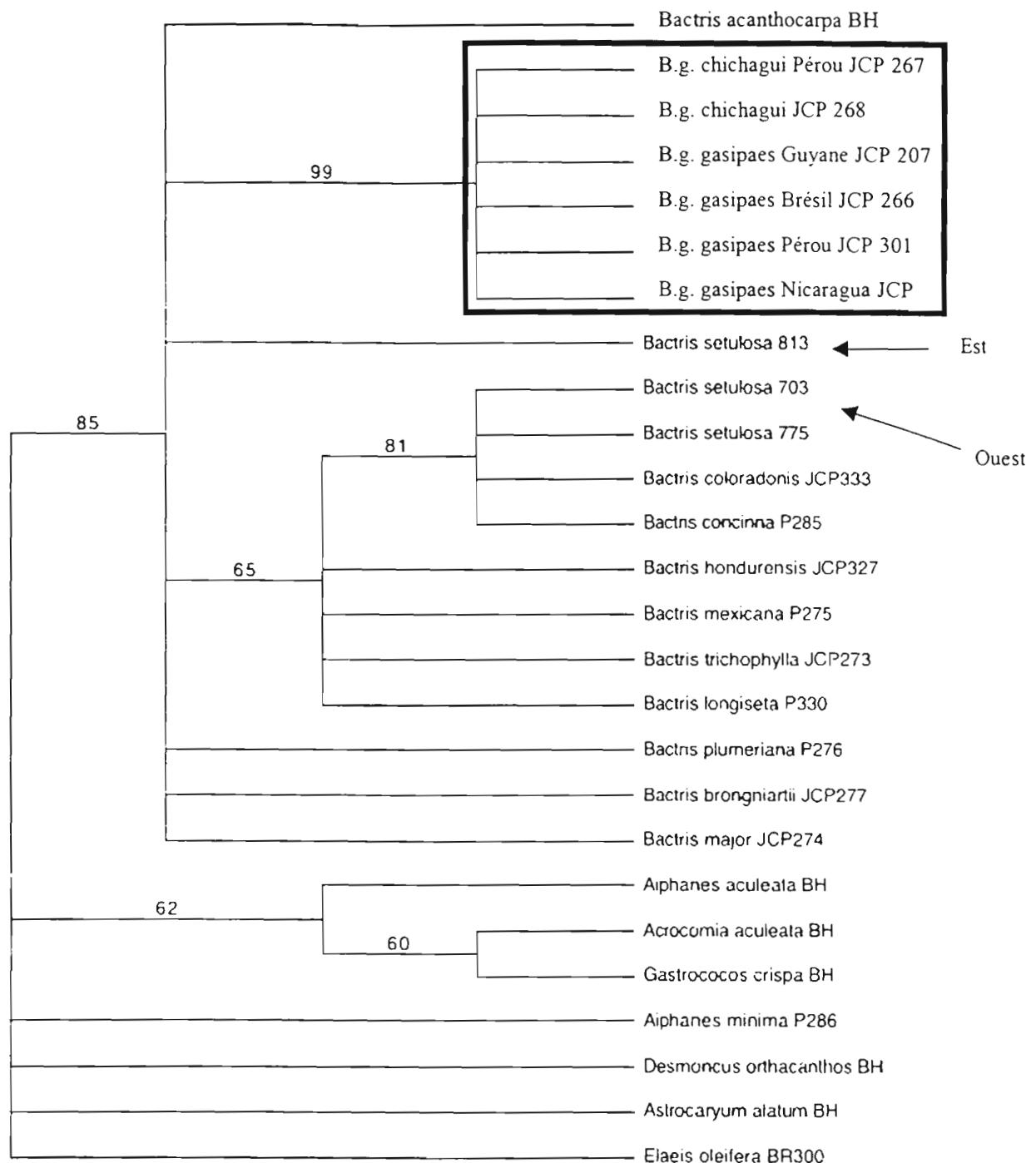


Figure 9 : Cladogramme du complexe *Bactris gasipaes* et du genre *Bactris* (arbre de majority rule d'une analyse de bootstrap; 1000 réplications de bootstrap ; seule les valeurs supérieures à 60% sont indiquées. CI = 0,981 et RI = 0,987)

montre un clade *B.g. gasipaes* + *B.g. chichagui* soutenu par une valeur de bootstrap de 99 % (Figure 9). Le clade *Bactris gasipaes* sauvage/cultivé est supporté par 4 synapomorphies : deux substitutions éloignées et certainement indépendantes dans l'espaceur *trnQ-rps16*, une dans l'espaceur *trnD-trnT* et un ensemble de trois mutations au niveau d'une structure « stem-loop » dans l'espaceur *trnD-trnT*, qui sont successivement une délétion, une courte inversion au niveau du « loop » et une courte répétition directe (Figure 10). Cette analyse montre que *Bactris setulosa* n'est pas inclus dans le complexe *Bactris gasipaes*, mais indique une séparation entre les *Bactris setulosa* de l'Est et de l'Ouest des Andes.

C Diversité génétique

Aux sept locus microsatellites, 128 allèles ont été observés. Le nombre d'allèles par locus varie de 13 (Bg 10) à 27 (Bg 62). Le nombre d'allèles privés est supérieur chez la forme sauvage (55 allèles privés pour le Nord et le Sud) comparé à *B.g. gasipaes* (30 allèles privés). Le nombre moyen d'allèles (N_a), corrigé par le nombre d'individus de chaque groupe, ainsi que l'hétérozygotie attendue (H_{att}) sont élevés chez la forme cultivée *B.g. gasipaes* ($N_a = 0.5$; $H_{att} = 0.838$). Ils sont moins élevés chez la forme sauvage *B.g. chichagui* au Nord, ($N_a = 0.33$; $H_{att} = 0.809$) et au sud ($N_a = 0.36$; $H_{att} = 0.749$). Finalement, *Bactris setulosa* présente un nombre d'allèles moyen légèrement plus fort que *B.g. chichagui* ($N_a = 0.39$), mais présente le taux d'hétérozygotie ($H_{att} = 0.588$) le plus faible. *B.g. gasipaes* contient significativement plus de diversité allélique que *B.g. chichagui* ($P < 0.01$ pour les deux comparaisons *Bgg* avec *BgcN* et *Bgg* avec *BgcS*). Aucune différence de diversité significative n'a été détectée entre les formes sauvages du Nord et du Sud ($P > 0.05$).

Tous les locus ont montré une différence significative avec HWE, ainsi que la plupart des populations et groupes (Tableau III). La valeur globale du F_{IS} , tous locus et toutes populations, est hautement significatif après correction de Bonferroni. De plus toutes les populations ont montré un déficit significatif, sauf la population Bg Nord.

Une explication possible pour l'observation du F_{IS} significatif est la présence d'allèles nuls. Ils sont dus à des mutations dans un site d'amorçage, ce qui se traduit par la non amplification d'un allèle (Pemberton et al. 1995). Un hétérozygote avec un allèle nul sera compté comme un homozygote et les homozygotes seront comptés comme des non amplifications. On voit clairement qu'il y aura une surestimation du nombre d'homozygotes. La méthode de Brookfield (1996) a permis de calculer la fréquence r théorique d'allèles nuls de notre échantillonnage pour

Tableau III : Diversité génétique du complexe *Bactris gasipaes* dans l'ouest équatorien.

Ensemble	<i>Bactris gasipaes</i> var. <i>gasipaes</i>			<i>Bactris gasipaes</i> var. <i>chichagui</i> NORD		<i>Bactris gasipaes</i> var. <i>chichagui</i> SUD		<i>Bactris setulosa</i>	Valeur moyenne
Population	<i>Bgg</i> Amérique (N=8)	<i>Bgg</i> Pérou (N=9)	<i>Bgg</i> Nord (N=13)	<i>Bgc</i> Nord (N= 23)	<i>Bgc</i> Toachi Nord (N= 9)	<i>Bgc</i> Sud (N= 10)	<i>Bgc</i> PuertoV (N= 14)	<i>Bs</i> (N= 10)	N _{tot} =95
N _a / populations	8.5	7.1	7.0	10.5	7.0	6.1	6.8	4.328	15.4
N _a / populations / nbre d'individus de l'ensemble		0.5			0.33		0.36	0.39	15.4
H _{att} moyen	0.772	0.798	0.772	0.806	0.720	0.726	0.719	0.588	0.749
H _{obs} moyen	0.55	0.542	0.75	0.626	0.573	0.598	0.581	0.541	0.464
Multilocus Fis tous Loci	0.337***	0.398***	0.081	0.245***	0.267*	0.342*	0.186**	0.234*	0.253***
Multilocus Fis tous Loci Sur groupes		0.273***		0.252**		0.258*		0.234*	0.253***

N_a= nombre d'allèles moyen, H_{att}= Hétérozygote attendu, H_{obs}= hétérozygote observé, F_{IS} selon Weir et Cockerham (1984), valeurs significatives en gras après correction séquentiel de Bonferroni (Rice, 1989) * P < 0.05 ; ** P < 0.01, *** P < 0.001)

expliquer le déficit d'hétérozygotes observé. Cette fréquence peut être comparée à la fréquence observée de non-amplification.

Tableau IV : Estimation de la fréquence des allèles nuls (r) sur tous les locus, ainsi que du nombre de non-amplifications (NA) théorique et observé.

Locus	Bg 57	Bg 204	Bg 58	Bg 87	Bg 62	Bg 94	Bg 10
H_{att}	0,88	0,91	0,90	0,88	0,91	0,76	0,85
H_{obs}	0,71	0,70	0,63	0,62	0,64	0,46	0,42
r	0,09	0,15	0,25	0,28	0,27	0,34	0,42
NA théorique	8,48	14,63	23,75	26,98	25,18	32,68	40,19
NA observée	3,00	4,00	3,00	11,00	9,00	5,00	12,00

Les valeurs théoriques d'observation de non amplification sont toujours bien plus grandes que ce que l'on observe. Ces estimations suggèrent que l'observation d'un déficit en hétérozygote dû aux allèles nuls est peu probable. D'autres causes pour expliquer ce déficit en hétérozygotes seront abordées dans la partie Discussion.

Les tests exacts de déséquilibre de liaison ont montré trois déviations significatives sur 45 comparaisons ($p < 0.05$). Une seule paire de locus (Bg 57 et Bg 204) montre un déséquilibre significatif après la correction séquentielle de Bonferroni. Aucune information n'est disponible quant au positionnement chromosomique des locus microsatellites, donc nous ne pouvons pas faire de conclusion.

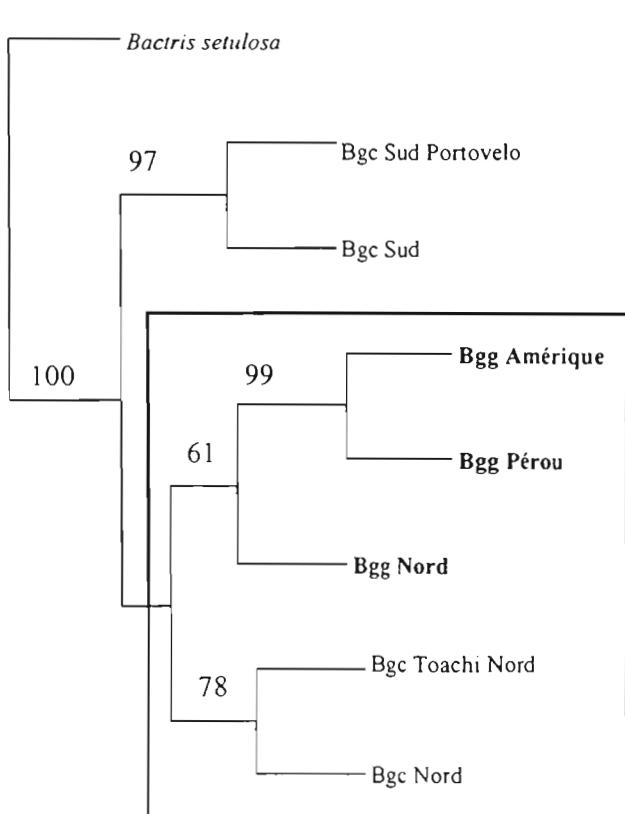
D Structure génétique

Les estimations des θ_{ST} (Weir et Cockerham 1984), par locus et sur l'ensemble des locus, (Tableau V) montrent toutes une différenciation significative. Tous les locus indiquent une structuration modérée, sauf le locus Bg 10 qui indique une forte structuration.

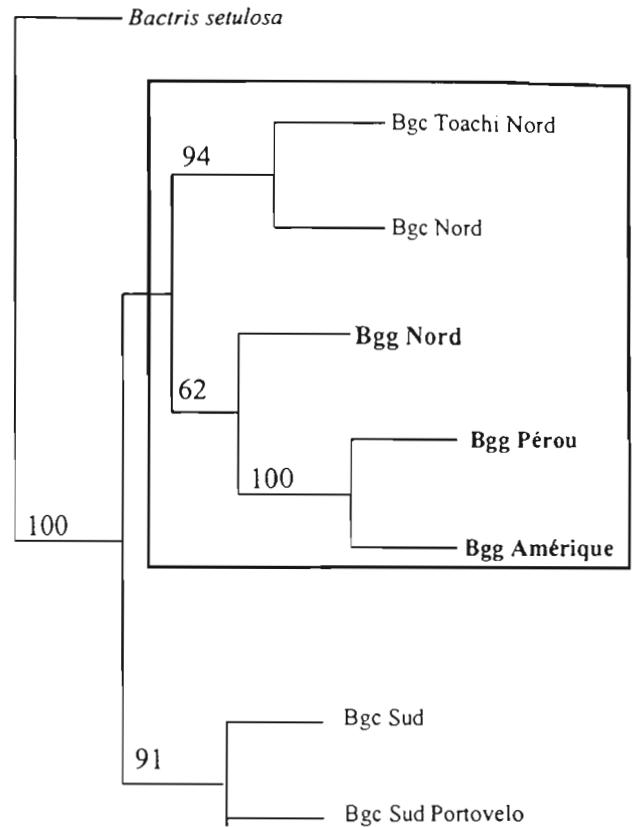
Tableau V : Valeurs θ_{ST} (Weir et Cockerham 1984) sur tout l'échantillonnage par locus.

Locus	Bg 57	Bg 204	Bg 58	Bg 87	Bg 62	Bg 94	Bg 10	Multi locus (CI 95%)
θ_{ST}	0.053***	0.071***	0.035***	0.035***	0.058***	0.118***	0.206***	0.082*** (0.05-0.13)

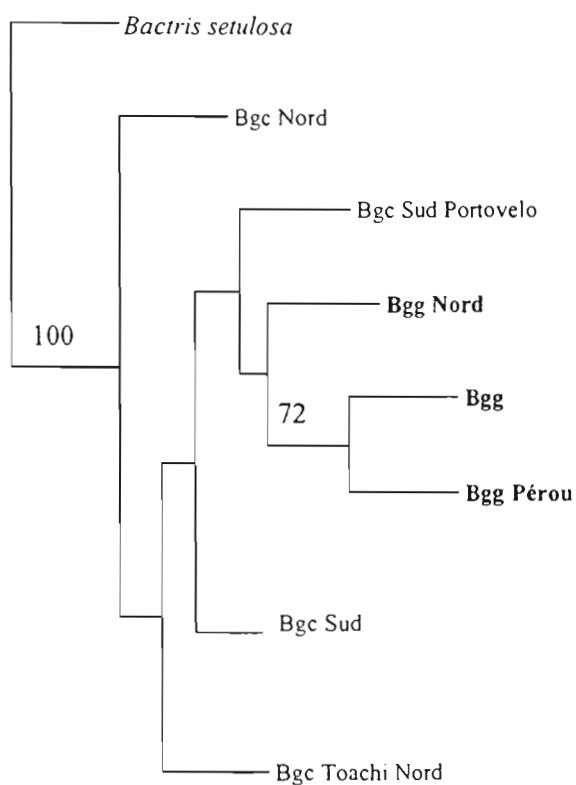
(G test (Goudet et al. 1996) avec corrections séquentielles de Bonferroni (Rice 1989) (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$) CI 95% = Intervalle de confiance sur 1000 réplications de bootstrap)



A) Fitch avec Distance de Nei D_A



B) Fitch avec « Shared allele distance » D_{AS}



C) Fitch avec distance de Goldstien (1995) $\sigma\mu^2$

Figure 11 : Arbres Fitch des distances sur les populations du complexe *Bactris gasipaes*. (Pourcentage de 1000 réplications de bootstrap supérieur à 50% indiqués sur les branches)

Le Tableau VI présente les valeurs θ_{ST} calculées entre paires de populations. La population de *Bactris gasipaes* du Nord est faiblement différenciée des individus de *B.g. chichagui* du Nord ($\theta_{ST} = 0.05$ et 0.08) mais davantage des *B.g. chichagui* du Sud ($\theta_{ST} = 0.124$ et 0.125). Ensuite, la population *B.g. gasipaes* du Nord et les individus de *B.g. gasipaes* du reste de l'Amérique présente des valeurs de θ_{ST} relativement proches (0.05 et 0.07). La population de *B.g. gasipaes* au Nord de l'Equateur présente donc une situation intermédiaire entre les populations sauvages du Nord et l'ensemble des *B.g. gasipaes* Amérique et Pérou. Finalement, le θ_{ST} entre *Bactris setulosa* et n'importe quelle autre groupe (sauvage ou cultivé) est plus élevé que le θ_{ST} entre la forme sauvage et cultivée de *Bactris gasipaes* (θ_{ST} de 0.18 à 0.14).

Tableau VI : Structuration génétique du complexe *Bactris gasipaes* dans l'ouest équatorien

Ensembles	<i>Bgg</i> Amérique	<i>Bgg</i> Pérou	<i>Bgg</i> Nord	<i>Bgc</i> Nord	<i>Bgc</i> Toachi Nord	<i>Bgc</i> Sud	<i>Bgc</i> PortoV sud	<i>Bs</i>
<i>Bgg</i> Amérique	0	-0.012	0.05	0.07	0.12	0.133	0.12	0.18
<i>Bgg</i> Pérou		0	0.07	0.07	0.11	0.10	0.12	0.14
<i>Bgg</i> Nord			0	0.05	0.08	0.12	0.12	0.18
<i>Bgc</i> Nord				0	0.003	0.09	0.10	0.14
<i>Bgc</i> Toachi Nord					0	0.09	0.13	0.14
<i>Bgc</i> Sud						0	0.04	0.17
<i>Bgc</i> PortoV Sud							0	0.14
<i>Bs</i>								0

θ_{ST} (Weir et Cockerham 1984) ; multi locus entre paires de populations ; en gras : valeurs non significativement différentes de zéro après le test de probabilité et correction de séquentielle de Bonferroni.

La topologie générale des arbres enracinés entre populations, avec la méthode de Fitch-Margoliash, est la même pour les distances de Nei et de Chakraborty et Jin (Figure 11 ; A et B). Les valeurs de bootstrap¹ sont aussi similaires. L'arbre réalisé avec $\sigma\mu^2$ a généré une topologie moins bien supportée par les valeurs de bootstrap (Figure 11, C) et n'était pas en accord avec les deux zones géographiques bien définies (Nord et Sud). Les arbres basés sur les distances sans a priori évolutif, D_A et D_{AS} , nous indiquent une même tendance : on a un regroupement des sauvages / cultivées en zone de sympatrie. Les faibles valeurs de bootstrap sur les nœuds qui définissent les relations entre les trois groupes, indiquent qu'il y a une incertitude quant à leur

¹ Les valeurs de bootstrap se sont stabilisées aux alentours de 750 réplications. Les résultats sont discutés sur la base de 1000 réplications de bootstrap.

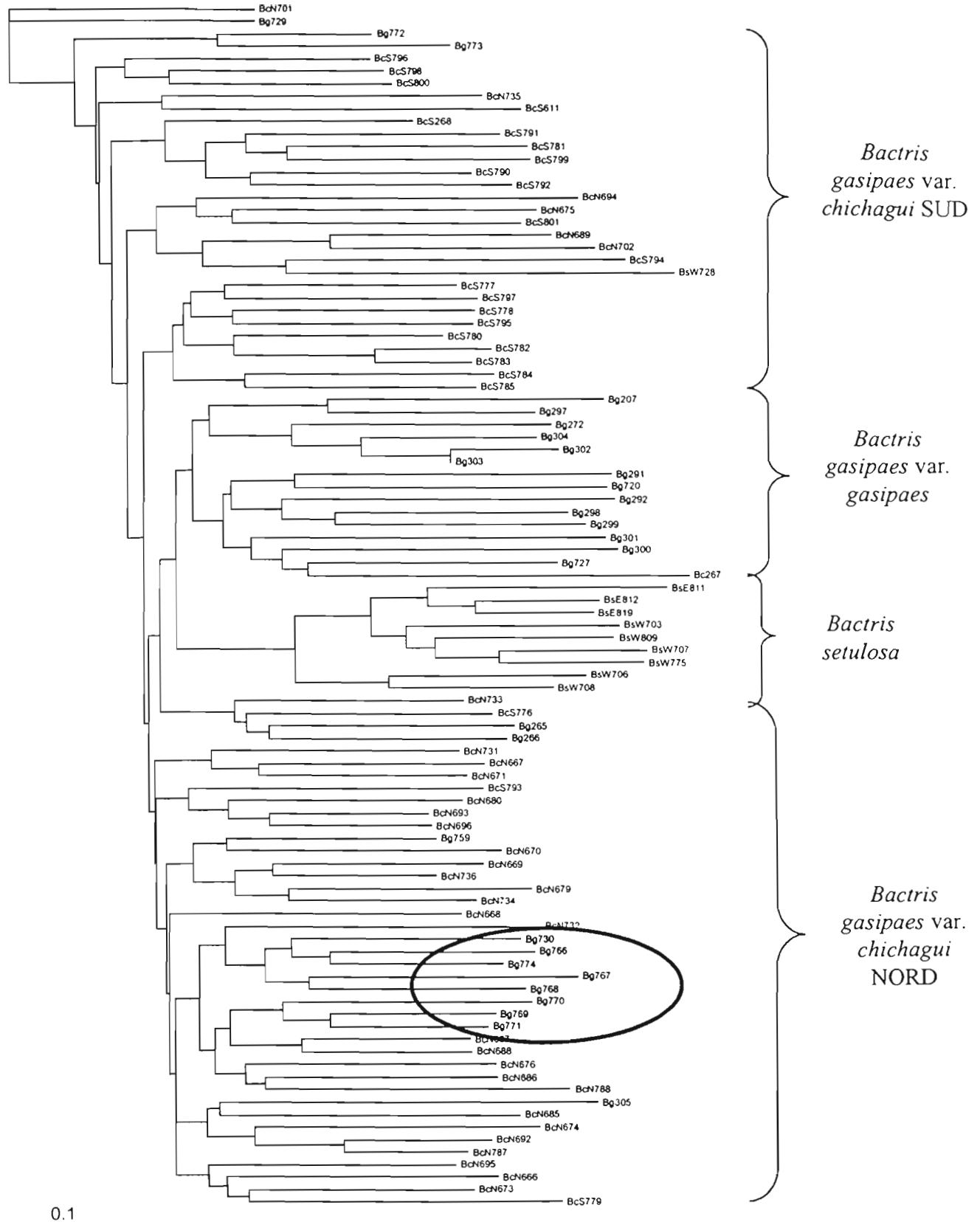


Figure 12 : Arbre NJ avec la distance D_{AS} (BcN : *Bactris gasipaes* var. *chichagui* du Nord ; BcS : *Bactris gasipaes* var. *chichagui* du Sud ; Bg : *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* ; valeurs bootstrap non indiquées)

positionnement. On peut tout de même remarquer que les valeurs de bootstrap sont très fortes entre les deux populations *B.g. chichagui* au Sud, entre les deux ensembles de *B.g. gasipaes* Amérique et Pérou et, relativement forte entre les populations de *B.g. chichagui* au Nord. Ceci indique que la population de *B.g. gasipaes* du Nord a du mal à être placée, mais qu'elle présente une nette attraction vers les formes sauvages du Nord. Ces deux arbres nous montrent que la population de *B.g. gasipaes* du Nord a encore une fois une position intermédiaire entre le clade *B.g. gasipaes* Amérique et Pérou et la forme sauvage du Nord.

E Relation entre populations et individus

Les arbres basés sur les individus (Figure 12 et 13) montrent une structuration légère au niveau des quatre groupes. Les valeurs de bootstrap ont été calculées, mais ne sont pas indiquées par manque de place ; elles sont toujours très faibles allant de 0% à 62%. Les distances D_{AS} et D_A génèrent des topologies comparable. *Bactris setulosa* est le mieux défini avec des longueurs de branches relativement longues. Avec l'arbre D_{AS} on peut remarquer l'inclusion de quelques individus de *B.g. gasipaes* à l'intérieur du clade *B.g. chichagui* du Nord. Ces individus correspondent aux plantes de *B.g. gasipaes* de la zone de sympatrie avec la forme sauvage. Cette particularité est moins accentuée avec la distance D_A , où l'on ne trouve plus que 4 individus du *B.g. gasipaes*. Pourtant on remarque que l'individu *Bg* 730, supposé comme étant un hybride, se retrouve dans les deux cas avec le groupe de *B.g. chichagui* du Nord. Enfin, l'individu *Bg* 729 n'est jamais inclus dans un des groupes. Pour des problèmes de compatibilité entre logiciels, l'arbre de distance $\sigma\mu^2$ n'a pas pu être réalisé, mais au vu des résultats obtenus avec les populations on pourrait s'attendre à avoir un arbre peu cohérent.

IV Discussion

*A Relation entre le complexe *Bactris gasipaes* et une autre espèce proche*

Le complexe *Bactris gasipaes* est caractérisé par 4 synapomorphies présentes dans les espaces *trnD*-*trnT* et *rps16*-*trnQ*. *Bactris setulosa* (et toutes les autres espèces séquencées) ne partage aucun de ces caractères avec le complexe *Bactris gasipaes*. On observe une nette divergence entre les individus *Bactris setulosa* de la côte ouest et de la côte est de la Cordillère des Andes à tel point que les individus ouest et est ne sont pas regroupés dans le cladogramme. Cependant, trois substitutions communes aux individus occidentaux et absentes dans l'individu

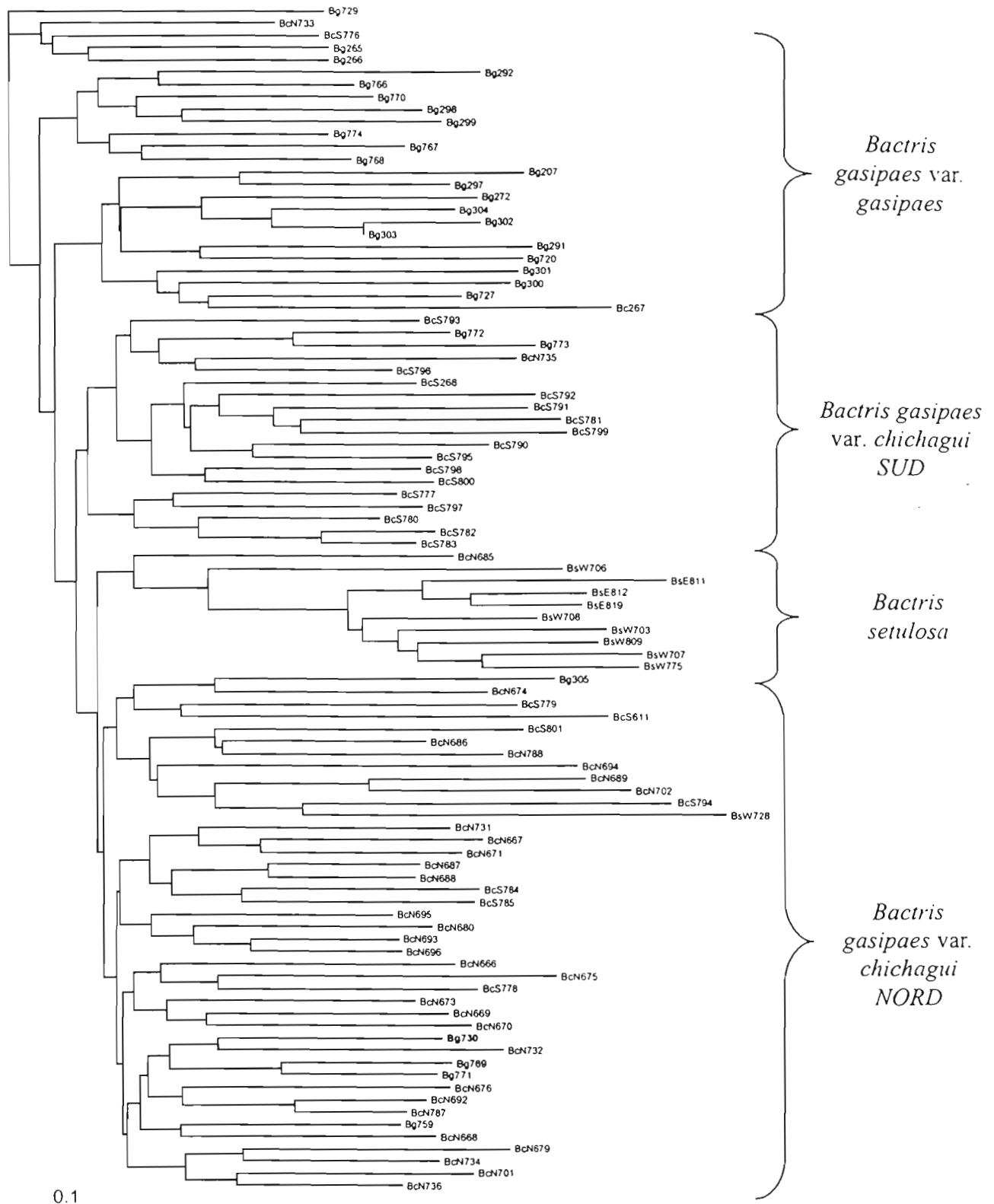


Figure 13: Arbre NJ avec la distance D_A (BcN : *Bactris gasipaes* var. *chichagui* du Nord ; BcS : *Bactris gasipaes* var. *chichagui* du Sud ; Bg : *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* ; valeurs bootstrap non indiquées)

amazonien se situent au niveau de positions polymorphes hautement homoplastiques dans le genre *Bactris*. Cela entraîne des regroupements artificiels d'espèces en raison du faible nombre de caractères phylogénétiquement informatifs. Il sera nécessaire d'ajouter d'autres données de séquençage pour éliminer cet effet d'homoplasie.

Les valeurs de θ_{ST} indiquent une forte différenciation entre le complexe sauvage-cultivé de *B.g. gasipaes* et *Bactris setulosa*. En comparant ces résultats avec ceux de la phylogénie chloroplastique, *Bactris setulosa* ne semble pas interagir avec *Bactris gasiapes*.

B Relation entre formes cultivées et sauvages de Bactris gasipaes en Equateur

D'une manière générale, la structure génétique globale du complexe *Bactris gasipaes* est modérée (0.084). Les valeurs de θ_{ST} entre paires de populations (« pair wise ») indiquent une structure génétique plus homogène entre les populations cultivées-sauvages du Nord qu'entre populations de *B.g. chichagui* du Nord et du Sud.

La population de *B.g. gasipaes* du Nord présente une situation intermédiaire entre la forme sauvage du Nord, et les autres échantillons de la forme cultivée. Les valeurs de θ_{ST} entre la forme cultivée et sauvage sont faibles en zone de sympatrie et plus fortes entre les populations cultivées du Nord et sauvage du Sud. De plus l'arbre des individus basé sur la distance D_{AS} (Figure 12) montre l'inclusion d'un certain nombre d'individus de *B.g. gasipaes* à l'intérieur du clade sauvage en sympatrie. Ces résultats indiquent qu'il existerait un flux de gènes non négligeable entre les deux compartiments en zone de sympatrie. L'individu *Bg 730* que nous avions trouvé en forêt et présentant des caractéristiques intermédiaires, semblerait bien être un hybride. Par contre l'individu *Bg 729* n'est jamais inclus dans aucun des groupes évolutifs, ce qui pourrait aussi indiquer qu'il s'agit d'un hybride.

Ces conclusions sont totalement supportées par les arbres construits grâce à deux des trois distances utilisées. On retrouve bien trois branches aussi bien avec les populations qu'avec les individus. Mais la relation évolutive entre ces trois groupes n'est pas très claire. *B.g. chichagui* de la région du Nord présente une structuration proche tout d'abord de *B.g. gasipaes* due au flux de gènes par introgression, puis de la population du Sud due à leur histoire évolutive. On retrouve cette même position intermédiaire entre *B.g. gasipaes* du Nord et le reste du groupe extra équatorien.

Finalement, un déséquilibre de liaison entre le locus *Bg 204* et *Bg 57* pourrait confirmer un mélange récent de deux populations. En effet, le mélange de deux populations ayant des compositions génétiques différentes entraîne un déséquilibre qui ne disparaîtra que

progressivement, s'il n'est pas entretenu par des effets de migration. Sachant que les migrations de graines, importées depuis l'Amazonie par les agriculteurs, se font assez régulièrement, ce déséquilibre aura tendance à se maintenir dans le temps si on peut l'associer à un événement de mélange récent.

L'arbre basé sur la distance $\sigma\mu^2$ présente une topologie peu supportée avec des valeurs de bootstrap peu élevées. Cette distance présente l'avantage d'être basée sur un modèle d'évolution des microsatellites de type « Stepwise Mutation Model » (SMM; Otha et Kimura 1973), qui est supposé être le modèle de mutation dominant chez les microsatellites (Goldstein et Pollock, 1997). Mais sa grande variance la rend moins efficace pour l'étude phylogénétique entre sous-espèces ou espèces proches, (Paetkau et al. 1997; Takezaki et Nei 1996). Notre étude montre ici la limite de résolution de cette distance.

C Apport à l'étude de l'origine de domestication

Les résultats, d'observation de terrain et d'analyse moléculaire, permettent de clarifier certains points quant à l'origine de domestication de *B.g. gasipaes*.

La forme cultivée semble confinée aux régions humides à très humides, alors que la forme sauvage pousse en zone semi-sèche à humide. Ceci indiquerait une adaptation forte de la forme cultivée aux zones très humides ce qui laisse supposer que celle-ci a été domestiquée en zone humide. Cela pourrait appuyer l'hypothèse de Clement (1988) d'une origine monophylétique de *B.g. gasipaes*. Ce dernier a identifié une population de *B.g. chichagui* poussant en zone humide au Nord-Est de la Bolivie et au Sud-Est du Pérou.

La diversité allélique chez *B.g. gasipaes* est significativement plus grande que chez la forme sauvage *B.g. chichagui* en Equateur. Théoriquement, au centre d'origine, elle devrait être généralement plus faible que chez la forme sauvage due aux phénomènes de goulot d'étranglement. Ce résultat peut être expliqué de multiples façons.

Tout d'abord il pourrait venir à l'encontre de l'hypothèse monophylétique. Une grande diversité génétique pourrait indiquer plusieurs centres d'origine, comme l'a proposé Mora Urpi (1983), ayant tous participé un peu à l'augmentation de la diversité de la plante cultivée. Chez le tournesol (*Helianthus annus*, L.) une analyse microsatellite a révélé une très grande diversité génétique, ce qui a mené les auteurs à proposer une origine multiple de cette plante (Shunxue et Steven 2003).

Mais on peut aussi expliquer ce résultat par des problèmes techniques ou liés à l'échantillonnage.

L'échantillonnage de *B.g. gasipaes* rassemble la plupart de sa diversité génétique en Amérique. De plus, la population de la forme cultivée échantillonné en Equateur (Bg Nord) était un mélange d'individus d'origines très variées d'Amazonie. Cet échantillonnage vaste au niveau de la forme cultivée n'est peut être pas comparable à l'échantillonnage de la forme sauvage en Equateur. Avec un échantillonnage plus extensif de la forme sauvage en Equateur, on pourrait peut être trouver une situation inverse et plus en accord avec la théorie.

Il est aussi possible qu'un biais technique puisse expliquer ces résultats. En effet, des comparaisons interspécifiques de locus microsatellites ont souvent montré que les locus qui ont été définis chez une espèce (« focal species ») étaient plus longs et plus variables que des locus homologues chez d'autres espèces (« nonfocal species »). Hutter et al. (1998) ont montré que cette constatation était due à un artéfact au niveau du clonage et d'isolement des microsatellites (Ellegren et al. 1997). La plupart des locus microsatellites utilisés ici ont été clonés chez *B.g. gasipaes*. Cependant la question reste de savoir si de tels biais peuvent expliquer la différence de diversité observée ici, à l'échelle intra-spécifique.

Il semblerait que cette tendance inversée ne soit pas très courante dans le monde des plantes. A nos connaissances, aucune étude n'a révélé des résultats semblables.

D Dynamique des populations naturelles

Nos résultats nous indiquent de très forts déficits en hétérozygotes. Pour les groupes *B.g. gasipaes* (*Bgg* Amérique) et *B.g. gasipaes* du Pérou (*Bgg* Pérou), une forte valeur de F_{IS} est compréhensible. En effet, les échantillonnages n'ont pas été effectués dans des populations au sens strict. Il s'agit plutôt d'ensembles d'individus échantillonnes sur une grande distance.

Pour les populations naturelles, on peut se demander à quoi est dû ce déficit. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées : allèles nuls, effet Wahlund, régime de reproduction, ou des processus comme la consanguinité ou la sélection. Comme indiqué dans la partie Résultats, des artéfacts techniques dus à la présence d'allèles nuls semblent peu probables pour causer un déficit en hétérozygote avec nos données. Il faut donc rechercher une explication ailleurs. On peut proposer trois hypothèses.

Tout d'abord on peut considérer l'hypothèse d'un excès en homozygotes lié au régime de reproduction. Comme nous avons vu, *B.g. gasipaes* est un palmier majoritairement allogame, protogyne et à pollinisation entomophile. Mais une pollinisation due à un chevauchement de l'anthèse de la fleur mâle avec la fleur femelle ou entre inflorescences du même individu peut être possible et pourrait entraîner une autofécondation. Un régime mixte de reproduction, avec

une intensité variable d'autofécondation, pourrait être la cause de ce déficit en hétérozygotes et donc de l'écart à HWE.

Une autre hypothèse est un effet Walhund, phénomène lié à l'échantillonnage dans des populations structurées. *B.g. chichagui* a une répartition très dispersée et n'est que rarement rencontré en forte densité. Définir l'étendue d'une population devient très difficile d'autant que s'ajoutent des problèmes d'accessibilité. De plus, Mora Urpi et Solis (1980) notent que les coléoptères curculionidés qui pollinisent *B.g. gasipaes* ont une autonomie de vol de seulement 100 à 200 mètres. Ils précisent aussi que les grains de pollens ont une viabilité courte. En combinant ces deux informations, on peut supposer que le flux de gènes intra-population est limité, à moins que d'autres polliniseurs mineurs jouent des rôles importants (abeille par exemple) ce qui semble peu probable (Clement 1988). La dispersion des graines n'a jamais été étudiée en détail mais il semblerait qu'elle soit aussi limitée (Clement 1988). Si ces hypothèses sont correctes, les tailles effectives des populations sont limitées et chaque sous-population est facilement isolée. Ceci pourrait contribuer à l'effet Walhund.

Une dernière hypothèse est un régime de reproduction fermé comme l'homogamie ou la consanguinité. L'homogamie est un régime de reproduction où l'union des gamètes se fait entre individus semblables. Pressoir et al. (In press) présentent un exemple responsable d'un déficit d'hétérozygotes dans des populations locales de maïs. Ils ont mis en évidence une grande variabilité de la floraison au sein des populations, favorisant le croisement entre individus de phénologie semblable. Un cycle de floraison très court chez *Bactris gasipaes* d'environ trois jours (Mora Urpi 1983) peut facilement entraîner des asynchronismes de la floraison dans nos populations de *B.g. chichagui*. La reproduction en consanguinité est une autre variante de ce phénomène.

E Structuration génétique de la forme sauvage

La structure génétique de la forme sauvage entre le Nord et le Sud est modérée (θ_{ST} de 0.09 à 0.13). Cette différenciation modérée peut être expliquée de deux manières.

Tout d'abord il pourrait s'agir d'un cline, avec une adaptation progressive de la plante des zones humides au nord jusqu'aux zones plus arides au sud.

Puis il pourrait s'agir d'une divergence récente entre les deux populations. Comme nous l'avons vu, *B.g. chichagui* s'étend du Vénézuéla à l'Equateur du côté ouest des Andes. Ceci indique que les populations à l'extrême sud de l'Equateur sont situées à la limite de la répartition de la forme sauvage. L'ouest équatorien présente un gradient pluviométrique très accusé, situé au

niveau de la convergence entre le courant chaud de Californie et le courant froid de Humboldt. Ces deux courants sont à l'origine d'un climat aride au sud et humide au nord. De plus, une forte pression anthropique est apparue ces dernières décennies. On peut donc penser qu'il y avait auparavant une grande population, mais qu'avec l'accentuation des pressions climatiques et anthropiques, les populations naturelles connaissent une fragmentation progressive de leurs habitats. Une hybridation entre le nord et le Sud semble peu probable due à une différence phénologique marquée. Donc les valeurs modérées de θ_{ST} indiquerait le début d'un isolement génétique entre ces deux extrémités sans flux de gènes actuel. Ces résultats suggèrent que les populations du Sud sont en déclin par rapport aux populations du Nord qui introgressent la forme cultivée.

V Conclusions et Perspectives

Nos deux mois de terrain en Equateur ainsi que notre étude génétique nous ont permis de faire un certain nombre d'observations sur les relations génétiques du complexe *Bactris gasipaes*.

La variété cultivée a une amplitude écologique restreinte aux régions humides et très humides (très hygrophile). La variété sauvage possède une amplitude écologique plus étendue mais avec une tendance xérophile. *B.g. gasipaes* a subi une adaptation forte aux zones très humides. De plus, sa distribution majoritairement amazonienne suggère que son centre d'origine pourrait être situé en Amazonie. L'analyse de sept locus indique une plus grande diversité génétique de la forme cultivée comparée à la forme sauvage en Equateur. Cela pourrait indiquer que le centre d'origine de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* ne se situe pas en Equateur. Cette différence peut aussi être associée à un échantillonnage trop vaste chez la forme cultivé et pas assez étendu chez la forme sauvage.

D'après les observations de terrain et les résultats d'analyse génétique un flux de gènes entre populations sauvages et cultivées est possible en zone de sympatrie.

B.g. chichagui se trouve dans un habitat très fragmenté par un défrichement intense. Il est toujours présent en faible densité. La dynamique de la diversité génétique de l'espèce dans cette région est certainement marquée par l'effet de fragmentation. Des forts déficits en hétérozygotes

sont obtenus au sein de ces populations, dont les causes restent ouvertes : régime de reproduction mixte (autogamie et allogamie), effet Wahlund ou homogamie. Finalement, une différenciation modérée a été observée entre populations sauvages du Nord et du Sud. L'augmentation des pressions anthropiques dans toute la région a entraîné une fragmentation de l'habitat de la forme sauvage. Cette différenciation pourrait être due à un effet de cline entre le nord et le sud basé sur une adaptation progressive à l'aridité, ou indiquer un isolement génétique des populations du Sud.

Une étude détaillée de la pollinisation chez la forme sauvage est primordiale pour une meilleure compréhension et interprétation des données trouvées ici. On recherchera à mettre en évidence des transferts de pollens. Des croisements expérimentaux entre plantes sauvages et cultivées pourront également être effectués. Il faudra étudier les pratiques agricoles traditionnelles ainsi que l'écologie de la dispersion des graines au sein des tribus amérindiennes. Cela permettra une meilleure compréhension de l'histoire évolutive de la plante domestiquée. On pourra aussi évaluer l'impact de cette pratique sur la dynamique de la diversité.

Pour aborder la question du centre de domestication de *B.g. gasipaes*, il faudra étendre l'échantillonnage à d'autres populations sauvages présentes en Amérique du Sud, notamment la population en sympatrie avec les cultures traditionnelles à la périphérie sud-ouest de l'Amazonie. Il s'agit sans doute de la configuration la plus intéressante pour étudier l'origine de la domestication. Cela nous permettra de tester les hypothèses avancées sur l'origine de sa domestication.

Pour comprendre quelles sont les raisons d'une différenciation entre le Nord et le Sud pour la forme sauvage, il faudrait un échantillonnage plus complet au niveau des populations intermédiaires. On pourra donc essayer de mettre en évidence une continuité ou non de la variation génétique. Si il y a une continuité, on peut imaginer une adaptation progressive des populations sauvage à des conditions plus sèches vers le sud.

Des résultats plus complets sur la diversité génétique des populations naturelles en Equateur pourront aider à définir des actions de conservation de cette ressource génétique qui peut être importante pour l'amélioration de la plante cultivée. Par exemple, le caractère relativement xérophile de la plante sauvage pourrait être utilisé pour rendre la plante cultivée plus tolérante à la sécheresse, augmenter son étendue écologique et permettre aux paysans de zones plus arides de la cultiver.

Bibliographie

- Badr, A., M. K., Sch, R., Rabey, H. E., Effgen, S., Ibrahim, H. H., Pozzi, C., Rohde, W., et Salamini, F. (2000) On the Origin and Domestication History of Barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution*, 17, 4, 499 - 519.
- Balloux, F. et Lugon-Moulin, N. (2002) Estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11, 155 - 165.
- Barriga-Lopez, F. (1987) Cayapas o Chachi. Instituto Ecuatoriano de Credito Educativo y Becas, Quito, EQU.
- Beach, J. H. (1984) The reproductive biology of the peach or "Pejibaye" palm (*Bactris gasipaes*) and a wild congener (*B. porschiana*) in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Principes*, 28, 3, 107 - 119.
- Belkhir, K., Goudet, J., Chikhi, L., et Bonhomme, F. (2000) *Genetix (Ver. 4.01), logiciel sous windowsTM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome et Population, Université Montpellier II Montpellier
- Billotte, N., Risterucci, A. M., Barcelos, E., Noyer, J. L., Amblard, P., et Baurens, F. C. (2001) Development, characterisation, and across-taxa utility of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) microsatellite markers. *GENOME*, 44, 413 - 425.
- Blondel, J. (1995) Biogéographie : approche écologique et évolutive. Masson, Paris.
- Borchsenius, F., Pedersen, H. B., et Balslev, H. (1998) Manual to the Palms of Ecuador. AAU Reports 37, Aarhus.
- Brookfield, J. K. Y. (1996) A simple method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology*, 5, 453 - 455.
- Chakraborty, R. et Jin, L. (1993) A unified approach to study hypervariable polymorphisms: statistical considerations of determining relatedness and population distances. In: *DNA fingerprinting: State of the Science*, Chakraborty, R., Epplen, J. T., and Jeffreys, A. J., Birkhäuser Verlag, 153 - 175.
- Clement, C. R. (1988) Domestication of the Pejibaye palm (*Bactris gasipaes*): past and present. *Advances in Economic Botany*, 6, 155 - 174.
- Clement, C. R. (1992) Domesticated palms. *Principes*, 36, 2, 70 - 78.
- Clement, C. R. (1995) Pejibaye (*Bactris gasipaes*). In: *Evolution of Crop Plants, 2nd Ed.*, Longman, 383 - 388.
- Clement, C. R. et Manshardt, R. M. (2000) A review of the importance of spines for pejibaye heart-of-palm production. *SCIENTIA HORTICULTURAЕ*, 83, 1, 11 - 23.
- Clement, C. R. et Mora Urpi, J. (1988) Phenotypic variation of peach palm observed in the Amazon. In: *Final report on peach palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.): gene bank*, AID/CENARGEN, 78 - 94.
- Corrales, U. et Mora, U. J. (1990) Sobre el protopejibaye. *Serie Técnica Pejibaye. Boletín Informativo*, 2, 1 - 9.
- Dieringer, D. et Schlötterer, C. (2003) Microsatellite analyser (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets. *Molecular Ecology Notes*, 2, 1 - 3.
- Ellegren, H., Moore, S., Robinson, N., Byrne, K., Ward, W., et Sheldon, B. C. (1997) Microsatellite evolution--a reciprocal study of repeat lengths at homologous loci in cattle and sheep. *Molecular Biology and Evolution*, 14, 8, 854 - 860.
- Ellstrand, N. C. et Elam, D. R. (1997) Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 217 - 242.
- Ellstrand, N. C., Prentice, H., et Hancock, J. (1999) Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 539 - 563.
- Essig, F. B. (1971) Observations on pollination in Bactris. *Principes*, 15, 20 - 24.
- Felsenstein, J. (1995) *Phyliп (Phylogenetic Inference Package)*. University of Washington Seattle WA
- Ferreria, E. (1999) The Phylogeny of Punupuha (*Bactris gasipaes*, Kunth, Palmae) and allied species. *Memories of the New York Botanical Garden*, 225 - 236.
- Fitch, W. M. et Margoliash, E. (1967) Construction of phylogenetic trees. *Science*, 155, 279 - 284.
- Gepts, P. (1998) Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. *Hort science*, 33, 1124 - 1130.
- Goudet, J. (1995) Fstat version 1.2. A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, 86, 485 - 486.
- Goudet, J., Raymond, M., de Meeus, T., et Rousset, F. (1996) Testing Differentiation in Diploid Populations. *Genetics*, 144, 4, 1933 - 1940.
- Guo, S. W. et Thompson, E. A. (1992) Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics*, 48, 361 - 372.
- Henderson, A. (2000) Flora neotropica monograph 79: Bactris (PALMAE). The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Hunter, J. R. (1969) The lack of acceptance of the Pejibaye Palm and a relative comparison of its productivity to that of Maize. *Economic Botany*, 23, 3, 237 - 244.

- Hutter, C. M., Schug, M. D., et Aquadro, C. F. (1998) Microsatellite variation in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*: a reciprocal test of the ascertainment bias hypothesis. *Molecular Biology and Evolution*, 15, 12, 1620 - 1636.
- Kuhner, M. K. et Felsenstein, J. (1994) A simulation comparison of phylogeny algorithms under equal and unequal evolutionary rates [published erratum appears in Mol Biol Evol 1995 May;12(3):525]. *Molecular Biology and Evolution*, 11, 3, 459 - 468.
- Ladizinsky, G. (1985) Founder effect in crop-plant evolution. *Economic Botany*, 39, 2, 191 - 199.
- Ladizinsky, G. (1987) Pulse domestication before cultivation. *Economic Botany*, 41, 60 - 65.
- Ladizinsky, G. (1998) Plant evolution under domestication. Kluwer Academic, London.
- Lev-Yadun, S., Gopher, A., et Abbo, S. (2000) The cradle of agriculture. *Science*, 288, 1602 - 1603.
- Martinez, A. K. (2002) Microsatellite loci in *Bactris gasipaes* (Arecaeae): Their isolation and characterization. *Molecular Ecology Notes*, 2, 408 - 410.
- Matsuoka, Y. et Doebley, J. (2002) A single domestication for maize shown by multilocus microsatellites genotyping. *PNAS*, 99, 9, 6080 - 6084.
- Metzler, A. B., Campos, M. M., Piedra, M. F., Mora, U. J., Blanco, M. A., Montero, C. M., et Fernandez, P. M. (1992) Pejibaye palm fruit contribution to human nutrition. *Principes*, 36, 2, 66 - 69.
- Mora Urpi, J. (1983) *Bactris gasipaes*: origin, floral biology, and agricultural management. *Proceedings of the workshop on underutilized palms of tropical America*, 118 - 160.
- Mora Urpi, J. (1992) On the Pejibaye palm: A presentation. *Principes*, 36, 64 - 65.
- Mora Urpi, J. et Solis, E. M. (1980) Pollination [by insects] in *Bactris gasipaes*. *REVISTA DE BIOLOGIA TROPICAL*, 28, 1, 153 - 173.
- Mora Urpi, J., Weber, J. C., et Clement, C. R. (1997) Peach palm: *Bactris gasipaes* Kunth. Promoting the conservation use of underutilized and neglected crop. 20. Institute of plant geneticsand crop plant researche / International plantgenetic resources Institut, Gatersleben / Rome.
- Moraes, M. et Sarmiento, J. (1992) Contribucion al estudio de biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en el bosque de galeria. *Bull.Inst.fr.études andines*, 21, 2, 685 - 698.
- Müller, MH. (2002) Flux de gènes et domestication: l'histoire évolutive d'un complexe sauvage-cultivé. Approches expérimentale et théorique chez la luzerne pérenne (*Medicago sativa* L.). Thèse, Université Montpellier II.
- Nei, M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89, 583 - 590.
- Nei, M., Maruyama, T., et Chakraborty, R. (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29, 1 - 10.
- Nei, M., Tajima, F., et Tateno, Y. (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. *Journal of Molecular Evolution*, 19, 153 - 170.
- Otha, T. et Kimura, K. (1973) The model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a genetic population. *Genet Res*, 22, 201 - 204.
- Paetkau, D., Waits, L. P., Clarkson, P. L., Craighead, L., et Strobeck, C. (1997) An Empirical Evaluation of Genetic Distance Statistics Using Microsatellite Data From Bear (Ursidae) Populations. *Genetics*, 147, 4, 1943 - 1957.
- Pemberton, J., Slate, D., Bancroft, D. R., et Barrett, J. A. (1995) Nonamplifying alleles at microsatellite loci: a caution for parentage and population studies. *Molecular Ecology*, 4, 249 - 252.
- Popenoe, W. et Jimenez, O. (1921) The Pijibaye: a neglected food-plant of tropical America. *The Journal of heredity*, 12, 4, 151 - 166.
- Prance, G. T. (1984) The pijibaye, *Guilielma gasipaes* (H.B.K.) and the papaya, *Carica papaya* L.. In: *Pre-Columbian plant migration*, Harvard University Press, 85 - 104.
- Raymond, M. et Rousset, F. (1995a) An exact test for population differentiation. *Evolution*, 49, 6, 1280 - 1283.
- Raymond, M. et Rousset, F. (1995b) GENEPOL (ver1.2): A population genetics software for exact test and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86, 248 - 249.
- Rice, R. W. (1988) Analyzing tables of statiscal tests. *Evolution*, 43, 1, 223 - 225.
- Rojas, V. S., Ramirez, P., et Mora, U. J. (1999) Isoenzyme polymorphism in 4 races and a hybrid of *Bactris gasipaes* (Palmae). *REVISTA DE BIOLOGIA TROPICAL*, 47, 4, 755 - 761.
- Rousset, F. et Raymond, M. (1995) Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics*, 140, 1413 - 1419.
- Saitou, N. et Nei, M. (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4, 4, 406 - 425.
- Sanjur, O. I., Piperno, D. R., Andres, T. C., et Wessel-Beaver, L. (2002) Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of Cucurbita (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: Implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 1, 535 - 540.
- Schlötterer, C. et Pemberton, J. (1998) The use of microsatellites for genetic analysis of natural populations: a critical review. In: *Molecular approaches to ecology and evolution*, DeSalle, R and Schierwater, B., Birkhäuser, 71 - 86.
- Seibert, R. J. (1950) The importance of palms to Latin America: Pejibaye a notable example. *CEIBA*, 1, 2, 65 - 74.

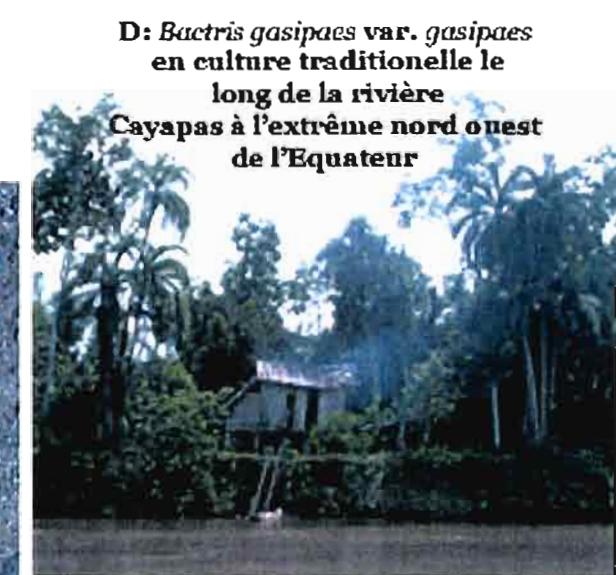
- Shunxue, T. et Steven, J. K. (2003) Microsatellites uncover extraordinary diversity in native American land races and wild populations of cultivated sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*, 106, 6, 990 - 1003.
- Slatkin, M. (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236, 787 - 792.
- Takezaki, N. et Nei, M. (1996) Genetic Distances and Reconstruction of Phylogenetic Trees From Microsatellite DNA. *Genetics*, 144, 1, 389 - 399.
- Tanksley, S. D. et McCouch, S. R. (1997) Seed banks and molecular maps: Unlocking genetic potentiel from the wild. *Science*, 277, 1063 - 1066.
- Uhl, N. W. et Dransfeild, J. (1986) Genera Palmarum. Allen Press, New York.
- Vavilov, N. I. (1951) The origin, variation and breeding of cultivated plants (Translated from Russian by K. Starrchester). *Cronia Botanica*, 13, 1 - 364.
- Weir, B. S. et Cockerham, C. (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358 - 1370.



A: *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*
plantés le long des plantations



B: *Bactris gasipaes* var. *chichagui*,
spontané dans un champ de banane
au sud de l'Équateur



D: *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*
en culture traditionnelle le
long de la rivière
Cayapas à l'extrême nord ouest
de l'Équateur



C: Agrobiodiversité de la forme cultivée
dans les populations au nord ouest de l'Équateur



F: Vente des fruits de *B.g.* var. *chichagui*
le long de la route en l'Équateur



E: Habitat fragmenté des populations naturelles
au sud ouest de l'Équateur



G: *Bactris stulosa*



H: *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*
et *B.g. chichagui* en sympatrie au
nord ouest de l'Equateur

B.g. chichagui

B.g. gasipaes



N° d'ext	Genre et espèce	Variété+ensemble	Population	N° d'accession	Sta	Lieu d'origine	Pays
JCP 703	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	W-La Union de Toachi	S	Bosque Protector Toachi	Équateur
JCP 706	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	W-La Alianza I	S	La Alianza (Hacienda)	Équateur
JCP 707	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	San Antonio I	S	San Antonio (Soto Domingo)	Équateur
JCP 708	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	Tinalandia I	S	Tinalandia	Équateur
JCP 728	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	W-Lita I	S	Lita, Imbabura	Équateur
JCP 775	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	W-Route Balsas I	S	Route Balsas 400m, El Oro	Équateur
JCP 809	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	W-La Manal	S	Route Latacunga-Quevedo 800m	Équateur
JCP 811	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	E-El Chaco I	S	Route El Chaco-Lumbaqui	Équateur
JCP 812	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	E-Borja I	S	Quijos, route à Lago Agrio	Équateur
JCP 819	<i>Bactris setulosa</i>	<i>Bactris setulosa</i>	B. s	E-Puyo-Banos I	S	Route Puyo-Banos, 1100 m.	Équateur
JCP 727	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	Winchele I	C	Winchele, Esmeraldas	Équateur
JCP 759	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 01	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 766	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 06*	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 767	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 07	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 768	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 08	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 769	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 09	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 770	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 10	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 771	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 11	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 772	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 12	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 773	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 13	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 774	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Nord	El Placer 14	C	El Placer de Toachi	Équateur
JCP 729	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i> ?	B.g.g Nord	Km135-I	S	Puerto Quito km 135	Équateur
JCP 730	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i> ?	B.g.g Nord	Km 135-2	S	Puerto Quito km 136	Équateur
JCP 720	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	E-Pérou I	S	Vallée du Huallaga 900 m	Pérou
JCP 299	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	Yurimaguas 61	C	Loreto Pérou	Pérou
JCP 300	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	Yurimaguas 26	C	Loreto Pérou	Pérou
JCP 304	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	Yurimaguas 10	C	Loreto Pérou	Pérou
JCP 305	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	Yurimaguas 21	C	Loreto Pérou	Pérou
JCP 292	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou		C	Pérou	Pérou
JCP 301	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	Yurimaguas 203	C	Loreto Pérou	Pérou
JCP 302	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	Yurimaguas 205	C	Loreto Pérou	Pérou
JCP 303	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. gasipaes</i>	B.g.g Pérou	Yurimaguas 130	C	Loreto, Pérou	Pérou
JCP 207	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. g Amérique</i>		L6 A13	C	Guyane	Guyane
JCP 265	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. g Amérique</i>		L4 A32	C	Nicaragua	Nicaragua
JCP 266	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. g Amérique</i>		L5 A30	C	Brésil	Brésil
JCP 272	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. g Amérique</i>		L3 A10	C	Brésil	Brésil
JCP 291	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. g Amérique</i>			C	Équateur	Équateur
JCP 297	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. g Amérique</i>		FTG 66342A	C	Vénézuela	Vénézuela
JCP 298	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. g Amérique</i>		L5 A13	C	Nicaragua	Nicaragua
JCP 776	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Route Balsas I	S	Route Balsas 200m, El Oro	Équateur
JCP 777	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Route Balsas 2	S	Route Balsas 200m, El Oro	Équateur
JCP 778	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Route Balsas 3	S	Route Balsas 400m, El Oro	Équateur
JCP 779	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Chaguarpamba I	S	Chaguarpamba, 900 m, Loja	Équateur
JCP 780	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Chaguarpamba 2	S	Chaguarpamba, 900 m, Loja	Équateur
JCP 781	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Chaguarpamba 3	S	Chaguarpamba, 900 m, Loja	Équateur
JCP 782	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Chaguarpamba 4	S	Chaguarpamba, 900 m, Loja	Équateur
JCP 783	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Chaguarpamba 5	S	Chaguarpamba, 900 m, Loja	Équateur
JCP 784	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Chaguarpamba 6	S	Chaguarpamba, 900 m, Loja	Équateur
JCP 785	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.cSud	SW-Chaguarpamba 7	S	Chaguarpamba, 900 m, Loja	Équateur
JCP 268	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 16	S	Route Portovelo	Équateur
JCP 789	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 01	S	Route Portovelo, Loja, 900m	Équateur
JCP 790	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 02	S	Route Portovelo, Loja, 550m	Équateur
JCP 791	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 03	S	Route Portovelo, Loja, 600m	Équateur
JCP 792	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 04	S	Route Portovelo, Loja, 600m	Équateur
JCP 793	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 05	S	Route Portovelo, Loja, 650m	Équateur
JCP 794	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 06	S	Route Portovelo, Loja, 650m	Équateur
JCP 795	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 07	S	Route Portovelo, Loja, 650m	Équateur
JCP 796	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 08	S	Route Portovelo, Loja, 650m	Équateur
JCP 797	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 09	S	Route Portovelo, Loja, 650m	Équateur
JCP 798	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 10	S	Route Portovelo, Loja, 650m	Équateur
JCP 799	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 11	S	Route Portovelo, Loja, 700m	Équateur
JCP 800	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 12	S	Route Portovelo, Loja, 800m	Équateur
JCP 801	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui SUD</i>	B.g.c Portovelo	SW-Portovelo 13	S	Route Portovelo, Loja, 800m	Équateur
JCP 666	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-La Union de Toachi I	S	La Union de Toachi 1100 m	Équateur
JCP 671	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-Toachi-Tinalandia I	S	entre Toachi et Tinalandia	Équateur
JCP 674	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-Toachi-Tinalandia 4	S	entre Toachi et Tinalandia	Équateur
JCP 675	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-Tinalandia 1	S	Tinalandia	Équateur
JCP 679	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-Tinalandia 5	S	Tinalandia	Équateur
JCP 694	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-Toachi I	S	Toachi (Santo Domingo)	Équateur
JCP 695	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-Toachi-Sio Domingo I	S	Rte Toachi-Sio Domingo	Équateur
JCP 787	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-El Placer I	S	El Placer de Toachi, Pichincha	Équateur
JCP 788	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Toachi Nord	NW-El Placer 2	S	El Placer de Toachi, Pichincha	Équateur
JCP 667	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Nord	NW-Puerto Rico I	S	Puerto Rico	Équateur
JCP 668	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui NORD</i>	B.g.c Nord	NW-Santa Martha I	S	Santa Martha (La Concordia)	Équateur

JCP 669	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Santa Martha2	S	Santa Martha (La Concordia)	Equateur
JCP 670	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-El Carmen1	S	El Carmen	Equateur
JCP 680	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Santo Domingo1	S	Santo Domingo (ville)	Equateur
JCP 685	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Santo Domingo6	S	Santo Domingo (ville)	Equateur
JCP 686	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-San Antonio1	S	San Antonio (Sto Domingo)	Equateur
JCP 687	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	San Antonio2	S	San Antonio (Sto Domingo)	Equateur
JCP 688	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	San Antonio3	S	San Antonio (Sto Domingo)	Equateur
JCP 689	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	San Antonio4	S	San Antonio (Sto Domingo)	Equateur
JCP 692	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-San Antonio7	S	San Antonio (Sto Domingo)	Equateur
JCP 693	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-La Alianza1	S	La Alianza (Hacienda)	Equateur
JCP 696	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-La Libertad1	S	La Libertad (Sto Domingo)	Equateur
JCP 701	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	La Libertad6	S	La Libertad (Sto Domingo)	Equateur
JCP 702	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	La Libertad7	S	La Libertad (Sto Domingo)	Equateur
JCP 731	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Km135-1	S	Puerto Quito km 135	Equateur
JCP 732	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Km135-2	S	Puerto Quito km 135	Equateur
JCP 733	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-La Salamandra1	S	Puerto Quito	Equateur
JCP 734	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Winchele1	S	Winchele, Esmeraldas	Equateur
JCP 735	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Winchele2	S	Winchele, Esmeraldas	Equateur
JCP 736	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Esmeraldas-Quinindé1	S	Route Esmeraldas-Quinindé	Equateur
JCP 737	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	NW-Quinindé1	S	Quinindé, Esmeraldas	Equateur
JCP 611	<i>Bactris gasipaes</i>	<i>B. g. chichagui</i> NORD	<i>B. g. c</i> Nord	---	--	--	Equateur

Annexe II : Liste des individus utilisés dans l'étude microsatellite. (?= hybride potentiel ; Sta = Statut; C= Cultivé ; S= Spontané)

Espèce	Nom Locus	Séquence	Motif répété	T _a (°C)	No. of alleles in B. gasipaes	Transférabilité *
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR006F	TC TGC CAA CCC GAG TAA	GA	52	2	—
	mBgCIR006R	GGC TCT GGG CAA ATA GT				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR010F	GT GGA AAT AAA GCG AGT GAG	GA	52	6	—
	mBgCIR010R	ATC CCC TCG TCC TAA AT				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR041F	TG GAG GTT TCA AGA TAG AC	GA	52	8	B.bro; B.set; A.Sta; A.uro; E.ole
	mBgCIR041R	AGT GTT GGC GAT CTG TC				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR042F	TC CCC CTC CTC TTC ATC	GA	52	5	B.set; B.hon; A.mac
	mBgCIR042R	GGT TCA AAG GTT GGC TAT TA				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR047F	CA TCT CGC TAT GCC GTA GAG	GA	52	8	B.set
	mBgCIR047R	ACC GGA TCT TGC CAC ACT TC				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR053F	GT TCA GTT AAG ACC ACC TAT CA	GA	52	Erratic amplification	B.bro; B.set; A.uro; E.ole; E.gui
	mBgCIR053R	ACG AAG AAA TCG AAC CAT AC			In B. gasipaes	
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR057F	CC AGC CAC AAA AGA CAT C	GA	52	8	B.set; B.hon; E. gui; E.ole
	mBgCIR057R	GTC CTT TTG GTC TCA AGA CTA				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR058F	TT TGA TAC CCC AGA GAG A	GA	52	4	B.tri; B.hon; A.uro
	mBgCIR058R	AGC GAG AAA CAC GAA TAC				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR059F	GT TTG GCT AGG AAA AGT GA	GA	51	No clear pattern	B.set; B.hon; A.sta; A.uro
	mBgCIR059R	CCC TAT CTC ACC AAA TCT C			(duplicated in B. gasipaes)	
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR062F	CT ACA GGG AGT GCA TCT AC	GA	52	7	B.set; B.hon; A.sta; A.uro; E.ole; E.gui
	mBgCIR062R	CCA CCA TTC AGC AAT ATT AG				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR066F	GC ATG TTG CAT TGA CTA	GA	52	No clear pattern	B.set; A.st; O.map; E.gui; E.ole
	mBgCIR066R	GAA TCC TGG TTC AGA TAC T			(duplicated in B. gasipaes)	
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR067F	CT TGA TTG GGA TGT TCA AC	GA	52	9	B.set
	mBgCIR067R	CAG GCT TTA GGG AAC AAT A				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR071F	GG TTG GAC GGT TTT CAT	GA	52	8	B.set; A.sta; E.gui
	mBgCIR071R	CAC TGC TTT CTT GGT TAC T				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR087F	TT GCT TTT CGC AGA GAG	GA	52	7	—
	mBgCIR087R	GCA CCT CAA TCA GTT TAT C				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR091F	CA AGA ACA GGC TCA GTC TA	GA	52	7	B.set; B.hon; A.sta; A.uro; E.ole; E.gui
	mBgCIR091R	TGC AAT CAA CCC AAG AT				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR093F	GG AGG GAA AGG GGG AGA	GA	52	No clear pattern	B.tri; B.mex; B.set; B.hon; A.macro
	mBgCIR093R	GGC GGT GGG AAA TCT AC				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR094F	AC GAC GGT GCT CTT CTT AG	GA	52	6	—
	mBgCIR094R	TGC GGG AAC GGG AAT AT				
<i>Bactris gasipaes</i>	Bgc204F	CACGACGTTGTAACGACTGGC	GA	52	6	B.set; B.hon; B. bron
	Bgc204R	TAAGCCACCAAGCAGTCC				
<i>Bactris gasipaes</i>	mBgCIR094F	CACGCAGTTGTAACGAC	GA	52	5	—
	mBgCIR094R	CACCAATCCTCTGCAA				

* : B.bron: B. bongnartii; B.set: B. setulosa; B.hon: B. hondurensis; B.tri: B. trichophylla; B.mex: B. mexicana; A. st: Astrocaryum standleyanum; A. uro: Astrocaryum urostachys; A. macro: Astrocaryum macrocalyx ; O. map: Oenocarpus mapora; E.gui: Elaeis guineensis; E.ole: Elaeis oleifera

Annexe III : Locus microsatellites testés pour l'étude de la diversité génétique (locus sélectionnées en gras).

Stage complémentaire: Etude de la distribution diamétrique de quelques espèces d'arbres dans les forêts tropicales du bassin du Congo.

I. INTRODUCTION	1
I.A. Le tempérament des espèces	1
I.B. Classe de diamètre	2
I.C. Les types de forêts	3
I.C.1. La forêt semi caducifoliée à Ulmacées et Sterculiacées	3
I.C.2. La forêt sempervirente	3
I.C.3. Les forêts de transition	4
II. MATÉRIELS ET MÉTHODES	4
II.A. Lieux inventoriés	4
II.A.1. Le bloc Dimako Nord et Sud	4
II.A.2. Le bloc de Sangha-Mbaéré	5
II.B. Classe diamétrique	5
II.C. Les espèces étudiées	6
II.D. La comparaison de distributions : Le test de Kolmogorov-Smirnov à deux échantillons	6
III. RÉSULTATS	7
III.A. La distribution de l'Ilomba	7
III.B. La distribution du Kotibe	7
III.C. La distribution au Bosse	8
IV. DISCUSSION ET CONCLUSION	8
V. BIBLIOGRAPHIE	11
VI. ANNEXES	12

I. Introduction

La forêt tropicale est considérée comme l'un des écosystèmes les plus complexes de la planète. Il s'agit d'un milieu particulièrement hétérogène avec une grande diversité de biotopes (Puig 2001), composé de différents types de forêts ayant toutes leurs caractéristiques floristiques et distributions relativement bien définies.

L'étendue de ces forêts et l'aire de répartition des espèces qui les composent ne sont pourtant pas constantes dans le temps. En effet on peut citer les grandes variations spatiales des espèces végétales à la fin du Néogène, dues aux variations de température globale (Maley 2001). Les effets du changement climatique et des perturbations anthropiques influent sur la distribution des espèces. Comprendre comment varie la distribution d'une espèce ligneuse dans l'espace en fonction de différents paramètres comme la température, l'humidité et les perturbations naturelles ou anthropiques, est essentiel pour prédire l'impact de ces changements. Cet aspect devient particulièrement pertinent lorsqu'il s'agit d'espèces commercialisées ou commercialisables et pouvoir prédire la réaction aux perturbations d'espèces économiquement importantes est primordial pour la gestion durable des massifs forestier de production de certains pays exportateurs.

Beaucoup d'études ont été menées sur l'écologie et le tempérament des arbres des forêts tropicales africaines ((Taylor 1960); synthèse bibliographique dans Hawthorne, 1995). A partir d'observations à petite échelle, certains auteurs classent les espèces dans des "profils écologiques" (Hawthorne 1995). L'objectif de notre travail est de vérifier à partir de données d'inventaires menés sur des grandes surfaces (100 000 à 500 000 hectares) au Cameroun en République Centrafricaine, sur quelques espèces, si les caractéristiques de ces groupes écologiques sont décelables à grande échelle.

I.A. Le tempérament des espèces

Le tempérament d'une espèce est défini comme un ensemble de réactions de croissance et de développement présentées par un arbre envers son environnement et durant son cycle de vie (Oldeman et van Dijk 2001). Certaines espèces montrent "des exigences spéciales, d'autres marquent de simples préférences" (Jolyet 1916).

L'agent naturel principal sur lequel se base la plupart des classifications est la lumière . On distingue classiquement les espèces héliophiles qui ont besoin de lumière pour s'établir, et les espèces tolérantes d'ombre, c'est-à-dire qui peuvent s'installer et se développer à l'ombre

En 1988, Swaine et Whitmore, en se plaçant dans une logique de succession végétale, distinguent deux groupes: les pionnières ayant des graines ne pouvant germer qu'en condition de forte lumière, et les non pionnières pouvant germer sous un couvert forestier. Entre ces deux extrêmes, tous les comportements intermédiaires sont possibles (Oldeman et van Dijk, 1991; Jolyet, 1916).

Mais cette classification reste assez confuse, due notamment à des espèces comme *Pycnanthus angolensis* ou *Albizia adianthifolia*, qui sont clairement héliophiles à des stades avancés de leur développement mais que l'on rencontre à l'état de plantules dans les zones d'ombre de forêts peu perturbées. Hawthorne (1995) place ces espèces dans un groupe qu'il nomme "non-pioneer light demanders" que nous traduirons par "héliophiles non pionnières".

I.B. Classe de diamètre

Il s'agit de décrire la structure horizontale des espèces (en opposition à la structure verticale étudiée par Oldeman, 1974) qui correspond aux différents types de distributions des espèces en fonction de leur répartition par unité de surface. Ici nous allons utiliser la structure diamétrique des essences. Les différents types de structures de diamètre reflètent généralement les différents types de tempéraments des espèces étudiées (Puig, 2001).

D'une manière générale on associe un diagramme en cloche aux espèces de lumière et une distribution exponentielle décroissante aux essences tolérantes d'ombre (Rollet, 1974; Turner, 2001). On peut donc vérifier l'hypothèse du tempérament d'une espèce grâce à sa distribution diamétrique. On pourra mettre en avant certaines tendances écologiques ce qui nous permettra de prédire sa réponse aux différentes variations climatique et perturbations anthropiques.

Lors d'une étude récente, Forni (1997) a étudié la distribution diamétrique de quelques espèces dans la région de Dimako au Sud-Est du Cameroun. Il note une variation importante pour *Celtis zenkeri* (espèce héliophile non pionnière) qui passe d'une structure en exponentielle décroissante à une structure en cloche sur un gradient Nord-Sud. Deux hypothèses ont été avancées pour expliquer cette variation de distribution : elle serait liée au degré de perturbation (Dimako Nord est considéré comme perturbé à cause d'une exploitation forestière assez récente, alors que Dimako Sud est très peu perturbé), ou à une modification du climat qui empêcherait l'espèce de se régénérer dans le bloc Sud dans les conditions climatologiques actuelles.

I.C. Les types de forêts

On peut décrire trois grands types forestiers dans les zones d'études inventoriées du Cameroun et de la RCA. On rencontre la forêt semi caducifoliée (ou semi-decidue) au nord, puis une forêt de transition allant progressivement à la forêt sempervirente ("toujours verte") du Dja (Boulvert 1980; Letouzey 1985b) au Sud ouest.

I.C.1. La forêt semi caducifoliée à Ulmacées et Sterculiacées

Comme son nom l'indique, cette forêt est principalement composée d'Ulmacées (*Celtis*, *Holoptelea*, *Chaetacme aristata*, ...) et de Sterculiacées (*Cola*, *Mansonia*, *Pterygota*, ...). Certaines de ces espèces sont de très bons indicateurs de cette forêt, comme par exemple : *Mansonia altissima* et *Nesogordonia papaverifera* (Sterculiacées) *Holoptelea grandis* (Ulmacée) (Letouzey 1985a).

Cette région connaît une remarquable uniformité géologique, les sols étant essentiellement des sols ferrallitiques rouges (Letouzey 1965).

La phisionomie de cette forêt se caractérise par une caducité prolongée, l'abondance d'arbres de grandes tailles au fût rectiligne ainsi qu'une variation floristique marquée.

On retrouve cette même forêt au Nord-Ouest de la zone de Sangha, mais elle apparaît remaniée et secondarisée vu la grande présence de Mimosées (du genre *Albizia*). La présence des trois principales espèces commerciales, *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia superba* et *Mansonia altissima*, permet de rattacher ce district à la forêt camerounaise (Boulvert 1980).

I.C.2. La forêt sempervirente

Ce type de forêt n'est présent sur notre aire d'étude qu'au Cameroun. Il s'agit en fait de la «Forêt toujours verte du Dja». Elle appartient au domaine de la forêt dense humide toujours verte Guinéo-Concolaise, au secteur forestier toujours vert cameroun-congolais et au district Congolais du Dja (Letouzey 1985).

La dominante pédologique est considérée comme argileuse avec des sols aisément humides ou mouilleux. Par contre, au nord, les reliefs peu accentués et la présence de cuirasse ferrugineuse favorisent l'apparition de sols plus secs.

Au niveau de la flore on rencontre des arbres caractéristiques comme *Baillonella toxisperma*, *Tessmannia africana*, *Irvingia excelsa*, et de nombreuses Caesalpiniaceae.

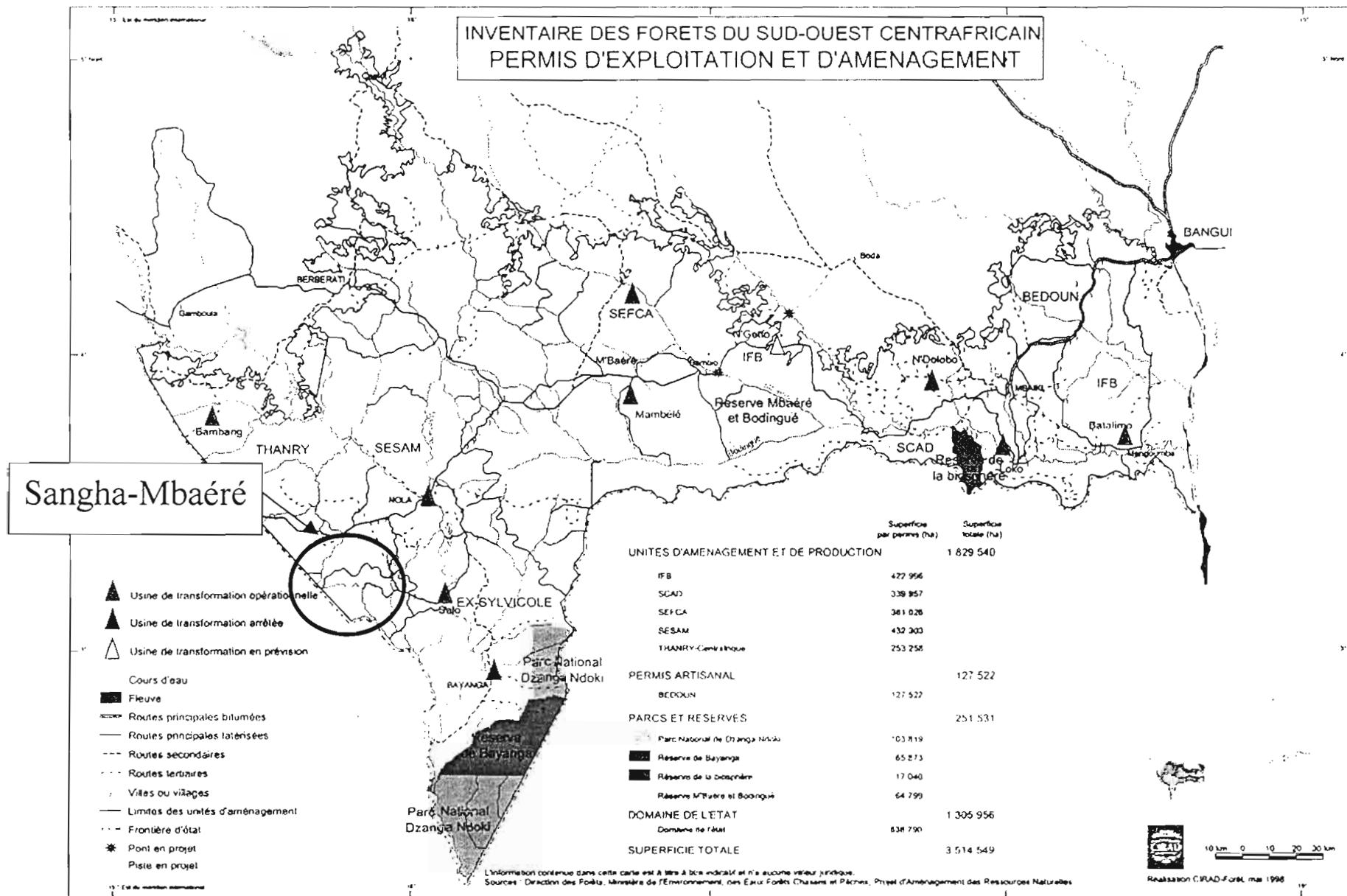


Figure 1 : Carte de la République Centrafricain (le cercle indique la position de Sangha-Mabéré)

I.C.3. Les forêts de transition

On rencontre deux types de forêt de transition :

- Les forêts mixtes, toujours vertes et forêts semi caducifoliées, avec prédominance d'éléments de forêts toujours verte.
- Les forêts mixtes, semi-caducifoliées et forêts toujours vertes , avec prédominance de forêt semi caducifoliées.

II. Matériels et Méthodes

II.A. Lieux inventoriés

Lors des années 90 plusieurs plans d'aménagement forestier ont été élaborés en Afrique centrale, notamment au Cameroun et en République Centrafricaine (RCA). Nous allons utiliser les données d'inventaire de ces différentes zones afin d'y étudier la distribution de quelques espèces. Trois blocs forestiers ont été retenus, deux au Cameroun, Dimako Nord et Dimako Sud et un en RCA, Sangha-Mbaéré.

II.A.1. Le bloc Dimako Nord et Sud

Il est situé dans la forêt de la province de l'Est du Cameroun entre les latitudes de 3°25' N et 4°30' N et les longitudes de 13°15' E et 14°40' E (Figure 2) et comprend une surface totale de 523 000 hectares (Bloc Nord et Sud).

L'indice d'Aubreville (1948), constitué de trois chiffres i_1 , i_2 , i_3 qui distinguent les mois très pluvieux ($i_1 > 100$ mm), intermédiaire ($30 \text{ mm} < i_2 < 100 \text{ mm}$), et écologiquement secs ($i_3 < 30 \text{ mm}$), est de 7.3.2 à Bertoua, ce qui est caractéristique du climat "guinéen forestier".

La précipitation annuelle pour la ville de Bertoua est de 1446 mm/an, de 1654 mm/ an pour la ville de Lomié et de 1554mm/ an à Yokadouma (Source : Station météorologique de l'Est à Bertoua). Les températures moyennes annuelles sont de 24°C.

Dans le bloc Nord on trouve majoritairement de la forêt semi-caducifoliée et une petite surface de forêt hydromorphe (3%) (MINEF 1995). On peut remarquer une tendance d'augmentation des précipitations du Nord au Sud (1446 mm/ an à 1654 mm/ an). Finalement on trouve des formations dégradées par la proximité des villes, ce qui est caractérisé par des terres cultivées ou en jachères ainsi que des recrues de forêts secondaires.

Carte 1 : Situation de la zone d'étude - Végétation (d'après LETOUZEY, 1985) et blocs d'inventaire

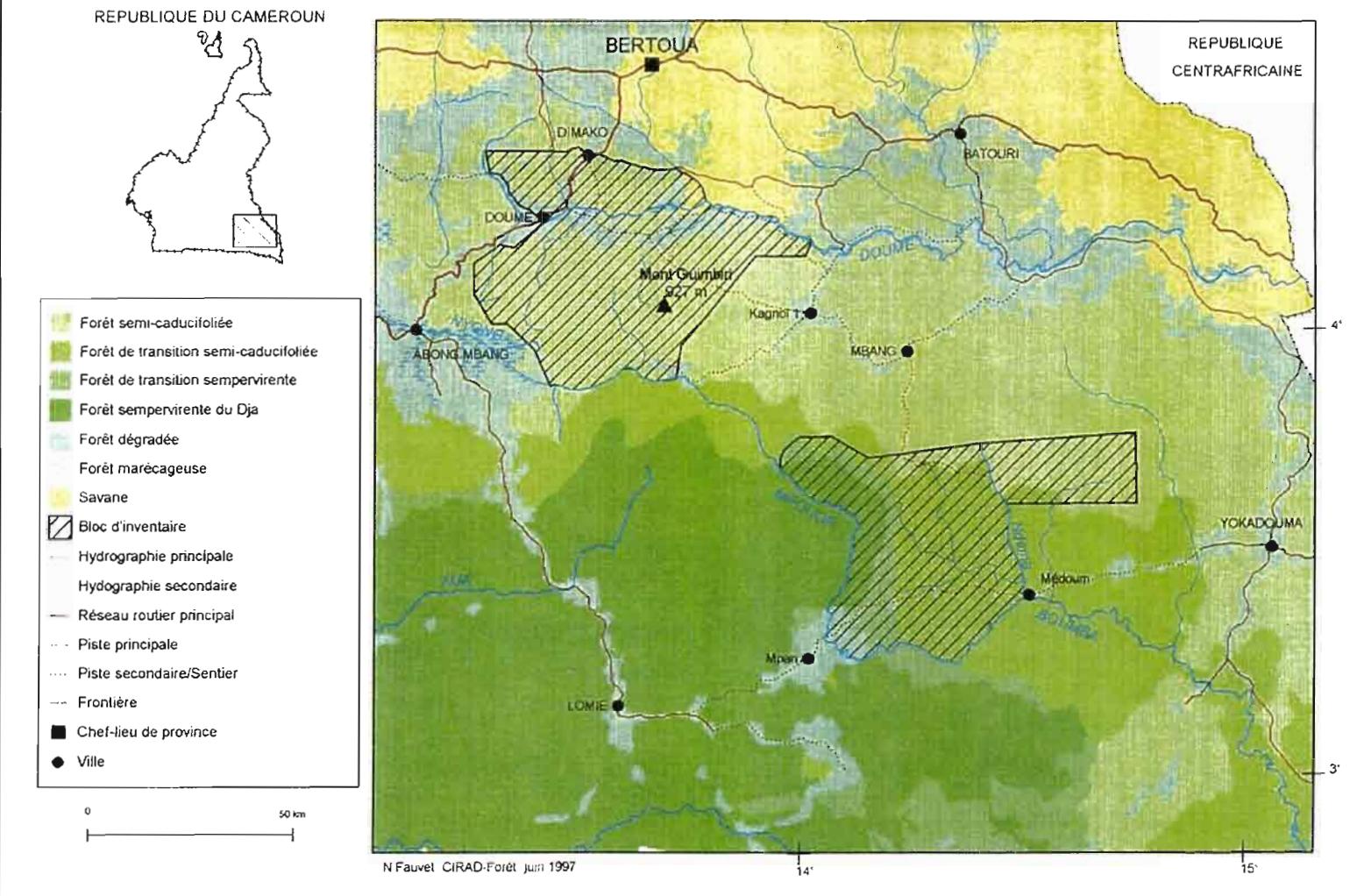


Figure 2 : Carte du Cameroun avec le positionnement des zones étudiées

Le bloc Sud connaît une plus grande diversité de types forestiers. La forêt semi caducifoliée se situe à l'Est du bloc, puis il y a deux forêts de transition qui mènent à la forêt toujours verte à l'Ouest. Les précipitations augmentent de l'Est à l'Ouest. (1554 mm/ an à 1654 mm/ an)

L'inventaire réalisé est de type systématique avec un taux de sondage de 1%. Les placettes de comptage de 0.5 ha (20m x 250m) chacune, sont situées en longueur sur des layons équidistants de 2 km. Le bloc Nord comprend 5 464 placettes et le bloc Sud 4 955 placettes . Le bloc Nord a été parcouru par l'exploitation forestière depuis une trentaine d'années.

II.A.2. Le bloc de Sangha-Mbaéré

Ce bloc est situé au Sud – Ouest de la RCA, latitude 3° N et ° 16' N; longitude 15° 40' E 16° 11' E (Figure 2) et comprend une surface de 100 000 hectares. L'indice d'Aubréville (Aubreville 1948) est de 9.2.1, ce qui est aussi caractéristique du climat "guinéen forestier".

La précipitation annuelle pour la ville de Mano est de 1665mm/ an, et la température moyenne annuelle est de 23.2°C. Cette région est un peu plus humide que Dimako Sud.

Deux grands types forestiers sont présents dans cette zone. Au Sud une forêt de transition semi caducifoliée et toujours verte, et au nord la forêt semi caducifolié.

Le plan de sondage dans ce bloc diffère légèrement du plan de sondage de Dimako. Les placettes font 0.25 Ha (25m x 100m) et sont disposées en continu le long des layons équidistants de 1 km et orientés d'est en ouest. Le taux de sondage ainsi obtenu est de 2.5%. (PAFP 1997). Cette région a été parcourue par une exploitation forestière dans le sud-est il y a trente ans environ.

II.B. Classe diamétrique

Dans chaque parcelle inventoriée, dans les blocs Nord et Sud de Dimako, les arbres ont été comptés, toutes essences confondues à partir de 20 cm de Dhp, (Diamètre à la hauteur de poitrine) par classe de diamètre de 10 cm. En tout il existe 14 classes, la dernière représentant les diamètres supérieurs à 150 cm.

Dans la bloc Sangha-Mbaéré seuls les arbres avec un diamètre supérieur à 40 cm ont été pris en compte ce qui peut induire une certaine imprécision au niveau de l'allure des histogrammes de distribution.

Chaque bloc inventorié a ensuite été subdivisé en polygones définissant des zones bien spécifique en utilisant le logiciel IGS ArcView 3.2. . On peut donc, par exemple, distinguer

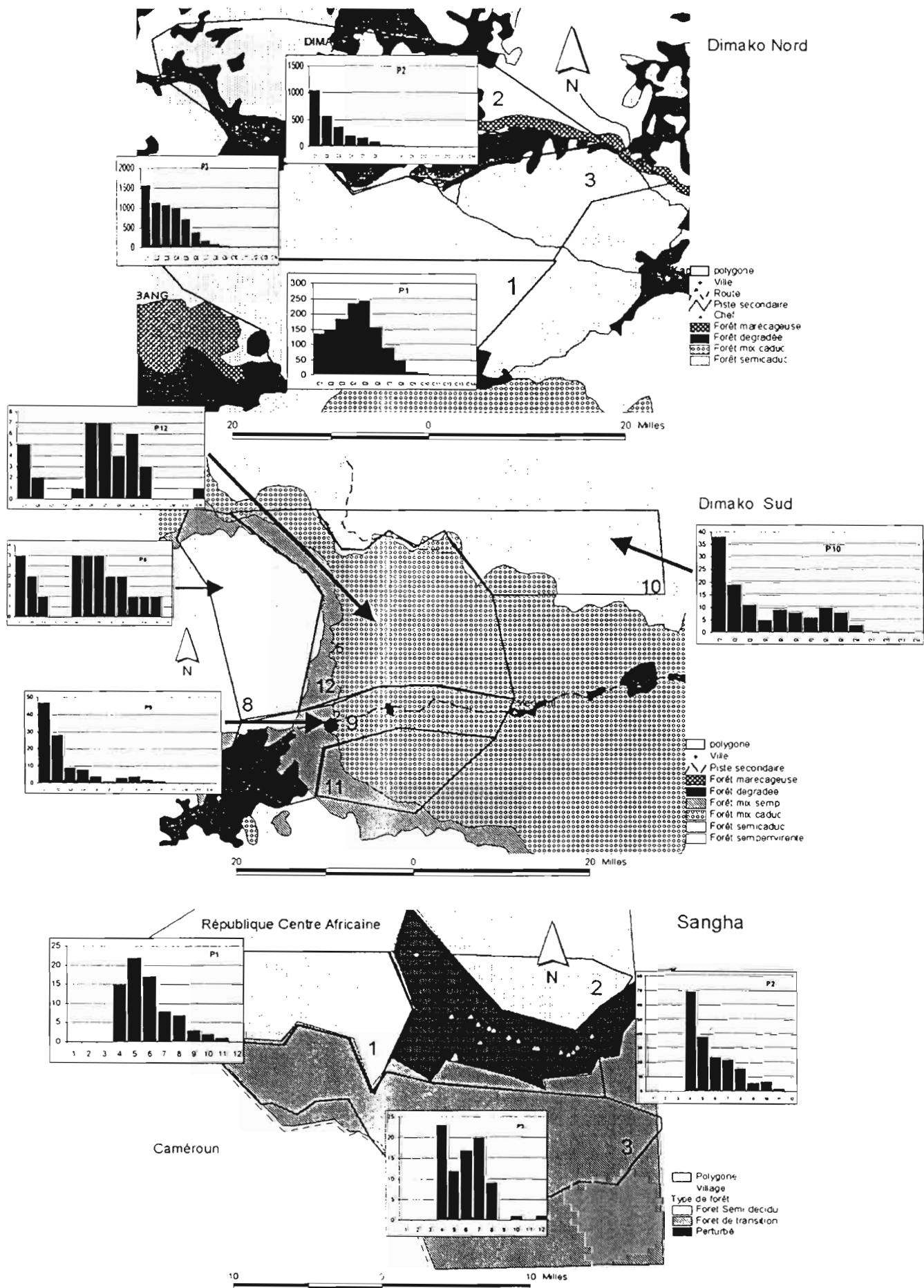


Figure 3 : Représentation diamétrique de l'Ilomba en RCA et au Cameroun.

une zone perturbée et une zone de forêt sempervirente. Un script inclus dans Arcview par Laurent Gazull (SIG, CIRAD Forêt), permet de générer des histogrammes par classes de diamètres de 20 cm à 150 cm de une ou plusieurs espèces. Cela nous permet de comparer la structure spatiale des espèces entre des zones écologiques qui nous semblent intéressantes.

II.C. Les espèces étudiées

Nous avons étudié la distribution de trois espèces commerciales de bois d'oeuvre:

* *Guarea cedrata* L. (le Bosse): Elle est classée en tant qu'espèce tolérante d'ombre par Hawthorne (1995). Elle est sempervirente et sa dispersion est zoothore (Taylor 1960.)

* *Nesogordonia papaverifera* Baill. (le Kotibe): Elle est aussi classée en tant qu'espèce tolérante d'ombre par Hawthorne, mais Taylor (1960) précise qu'elle préfère les endroits ombragés au début de son développement et ce n'est que plus tard qu'elle a besoin de lumière. Cela correspondrait plutôt à une héliophile non pionnière.

De plus, c'est une espèce sempervirente barochore. Taylor (1960) note que le Kotibe connaît un régénération très faible comparé à la quantité de fruits produits.

* *Pyncanthus angolensis* Warb. (L'Illomba). Hawthorne classe cette essence comme une héliophile non pionnière. Elle est très commune dans les forêts perturbées (Hawthorne 1995; Taylor 1960). C'est une espèce sempervirente et sa dissémination est zoothore.

II.D. La comparaison de distributions : Le test de Kolmogorov-Smirnov à deux échantillons

Le test: il permet de comparer les fonctions de répartition des variables X et Y, respectivement $S_X(x)$ et $S_Y(x)$. L'hypothèse nulle (H_0) est que les deux échantillons proviennent de la même distribution **continue**, l'alternative est qu'ils proviennent de distributions continues ayant des répartitions différentes. Il s'agit de comparer les répartitions empiriques : la statistique de test et le plus grand écart absolu entre ces deux fonctions. De plus ce test ne suppose pas la normalité des deux populations, ce qui est le cas dans cette étude.

Procédure: Nous calculons les répartitions empiriques $S_X(x)$ et $S_Y(x)$ et nous cherchons $\max(x) [S_X(x) - S_Y(x)] = D_{KS}$ Pour des échantillons de tailles m et n, S_X et S_Y sont des fonctions en escalier avec des sauts de $1/m$ et $1/n$ respectivement aux valeurs observées. D_{KS} est comparé aux valeurs de C correspondant à α donnée dans la table de Kolmogorov – Smirnov . L'hypothèse nulle est rejetée si $P(D > C) \leq \alpha$.

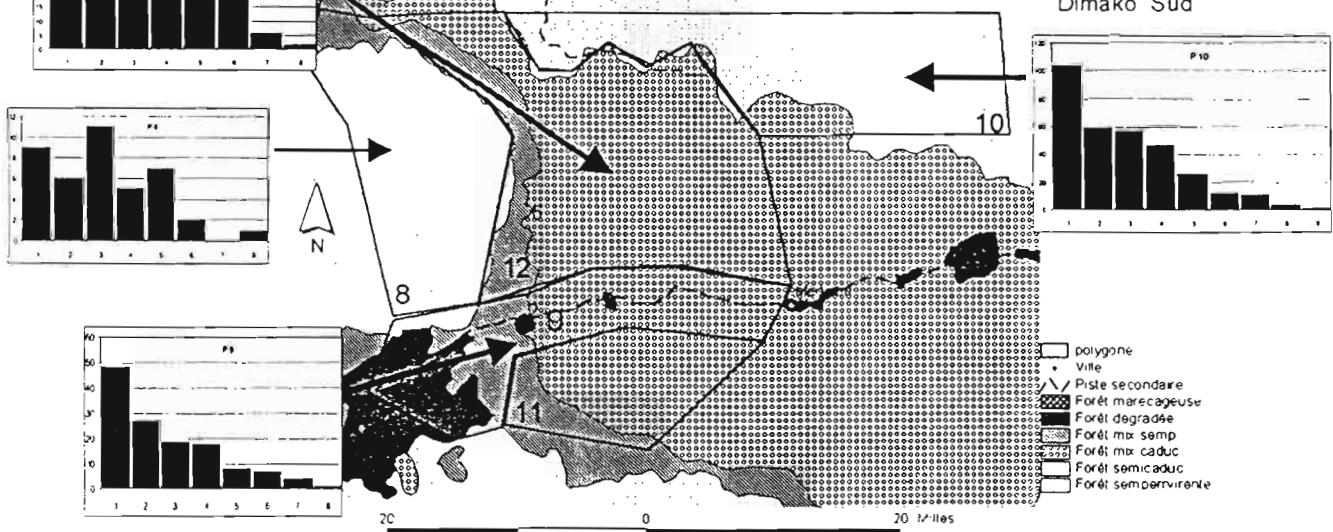
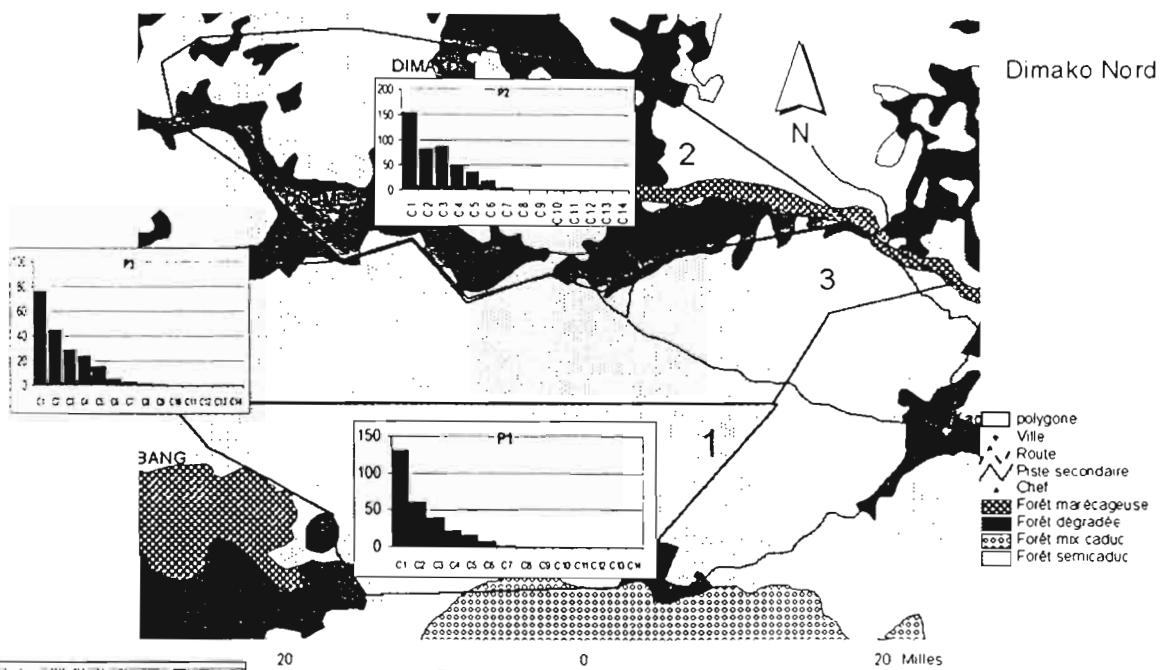
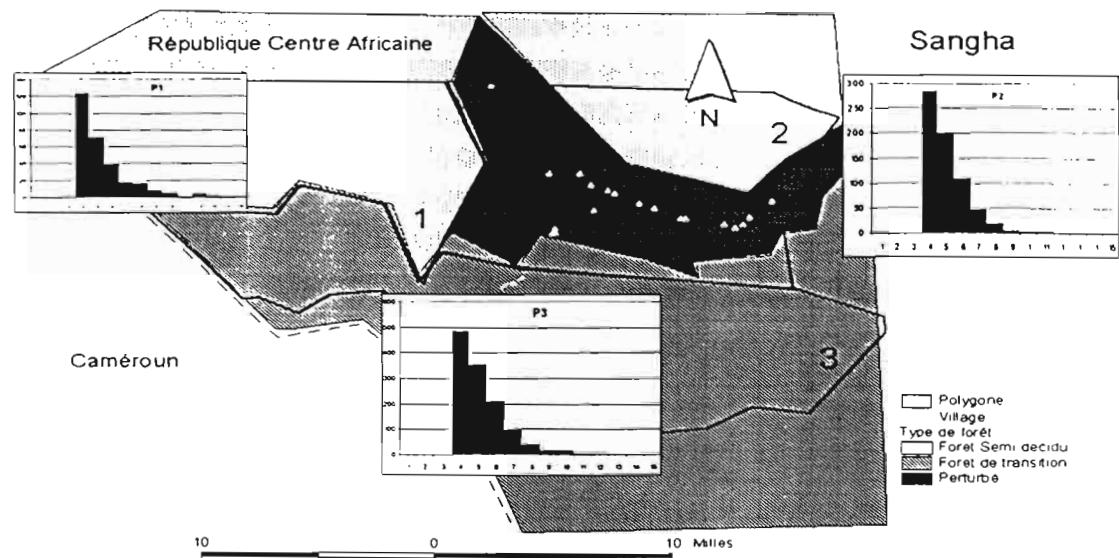


Figure 4: Répartition Diamétrique du Kotibe en RCA et au Cameroun

III.A. La distribution de l'Ilomba (figure 3)

La structure générale de l'Ilomba est en forme d'exponentielle négative. C'est une essence qui est très présente dans les zones perturbées et les forêts semi caducifoliées. Dans le bloc Dimako Nord, on voit une variation de structure sur un gradient Nord-Sud. Sa distribution passe progressivement d'une exponentielle négative (zone P2) à une distribution en cloche tronquée à gauche (zone P1). Il y a une différence hautement significative entre la zone P1 et les deux autres zones P2 et P3 ainsi qu'entre la zone P2 et P3 (Test KS ; $P < 0.0001$ entre tous les zones). Dans le bloc Dimako Sud sa structure est identique en exponentielle négative entre la zone P9 (zone de perturbation) et P10 (zone de forêt semi caducifoliée) (Test KS non significatif), alors que les autres zones ont des structures plus erratiques (zone de forêt de transition (P12 et P11) et sempervirente (P8)). Une nette différence de densité d'individus par hectare est visible aussi, avec une forte densité dans les zones P9 et P10 (0.26 et 0.19 pieds/ha respectivement) et une faible densité dans les zones P8, P12 et P11 (0.08, 0.04, 0.05 pieds/ha respectivement). A Sangha, la structure de la zone P2 (zone de perturbation) est en exponentielle négative, et est significativement différente des zones P1 et P2, qui ont une structure plus ou moins en cloche (Test KS ; $p < 0.001$ entre P1 et P2 et entre P1 et P3). L'Ilomba se trouve en forte densité (Annexe I) dans les zones P1 et P2 (0.57 et 0.66 pieds/ha respectivement) comparé à la zone P3 (0.17 pieds/ha).

Finalement, lorsque l'on compare les structures entre blocs, on constate qu'il n'y a pas de différence significative entre les structures en exponentielle négative des zones P2 de Sangha, P2 de Dimako Nord et P9 de Dimako Sud (Test KS : non significatif entre les trois zones) qui correspondent à des zones perturbées.

III.B. La distribution du Kotibe (figure 4)

La structure générale du Kotibe est en exponentielle négative. Dans le bloc Dimako Nord, il n'y a pas de différence significative entre la structure de P2 et P3 et entre P2 et P1 (tests KS non significatif). A Dimako Sud on retrouve un peu près la même situation qu'avec l'Ilomba : une structure en exponentielle négative dans la zone perturbée (P9) et la zone de forêt semi caducifoliée (P10) (Test KS non significatif) et une structure plus en cloche dans les autres zones (test KS ; $p < 0.001$ entre P10 et P12 ; hautement significatif). La densité (Annexe II) tend à baisser sur un gradient Est Ouest. En effet elle passe de 0.52 pieds/ha (P10) à 0.14 pieds/ha (P8). A Sangha peu de variation de structure est noté (Test de KS non

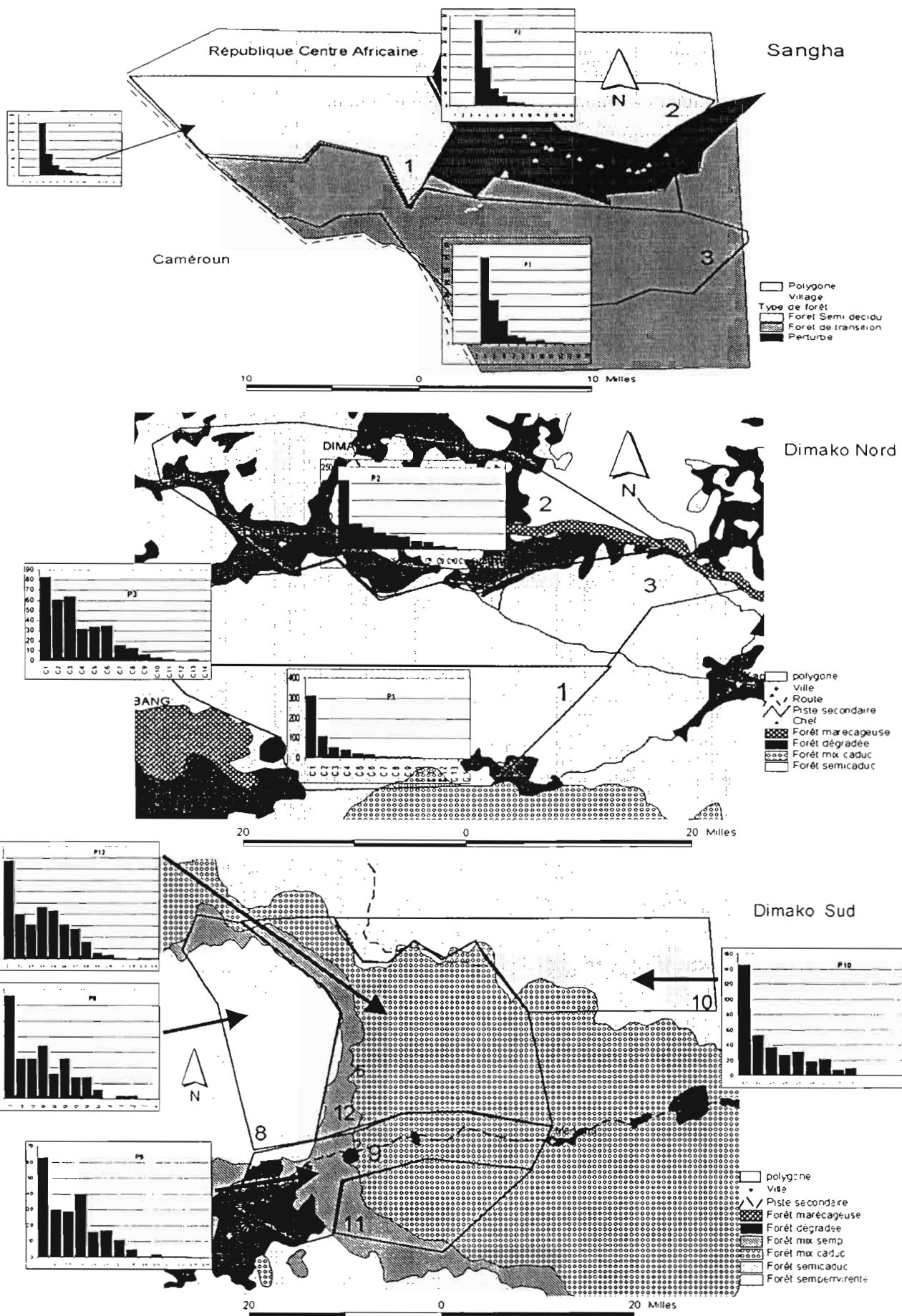


Figure 5 : Répartition diamétrique du Bosse en RCA et au Cameroun

significatif entre P1 et P2 et entre P1 et P3). Il en est de même pour les densités, mais on peut tout de même noter un léger gradient Est-Ouest.

III.C. La distribution au Bosse (figure 5)

Le Bosse connaît une distribution en exponentielle négative plus ou moins uniforme dans les trois blocs. A Dimako Nord, on remarque une diminution de densité du Nord au Sud ainsi qu'une différence de structure hautement significative entre P2 et P3 (Teste KS ; $p < 0.0001$). Cette même tendance de densité est trouvé dans le bloc Dimako Sud, mais sur un gradient Est-Ouest. Finalement, à Sangha, il n'y a aucune variation au niveau de la structure diamétrique mais on remarque une forte baisse de densité (résultats non présentés) entre les zones 2 et 3 (1.2 et 1.8 pieds/ha respectivement) et la zone 1 (3.7 pieds/Ha).

IV. Discussion et conclusion

L'ensemble de ces résultats nous permet de tirer un certain nombre de conclusions.

Tout d'abord le Bosse présente une distribution classique d'une espèce d'ombre (Bernhard - Reversat et al. 1979). Un fort effectif pour les petits diamètres qui décroît rapidement au fur et à mesure que le diamètre augmente, ainsi qu'une distribution homogène partout sur l'aire étudié. Cette structure diamétrique correspond en fait à une histoire démographique du peuplement. Cette espèce peut être rapprochée d'une stratégie « struggler » de Oldeman et van Dijk (2001) (en opposition à une espèce « gambler »). Une espèce « struggler » est une espèce qui produit peu de plantules très résistantes et tolérantes d'ombre, et dont la plupart d'entre elles arrivent à maturité mais ne dépassent jamais la canopée (taille moyenne). En se basant sur cette stratégie on peut proposer une hypothèse de dynamique du Bosse : (figure 6) il y a colonisation d'un lieu ombragé par plusieurs individus (1). Seules quelques plantules grandissent lentement (les « struglers ») (2) en gardant une taille moyenne (n'atteignant jamais la canopée (Taylor 1960)). Puis il y a production de la nouvelle régénération qui grandit à son tour (3). Ce système sera auto-maintenu avec un nombre moyen d'arbres à moyenne hauteur et beaucoup de jeunes plantes, ce qui donne une forte présence d'individus avec un petit et moyen diamètre. Cela est en accord avec les observations de Taylor (1960) qui remarque qu'il y a très peu d'individus adultes comparé aux grand nombre de jeunes plantes. On explique ainsi (i) pourquoi on retrouve toujours la même structure en exponentielle négative, que ce soit en zone perturbée ou non (on se trouve au point (2) ou (3) de la figure 6, respectivement) et (ii) pourquoi on observe un plus fort effectif au niveau des

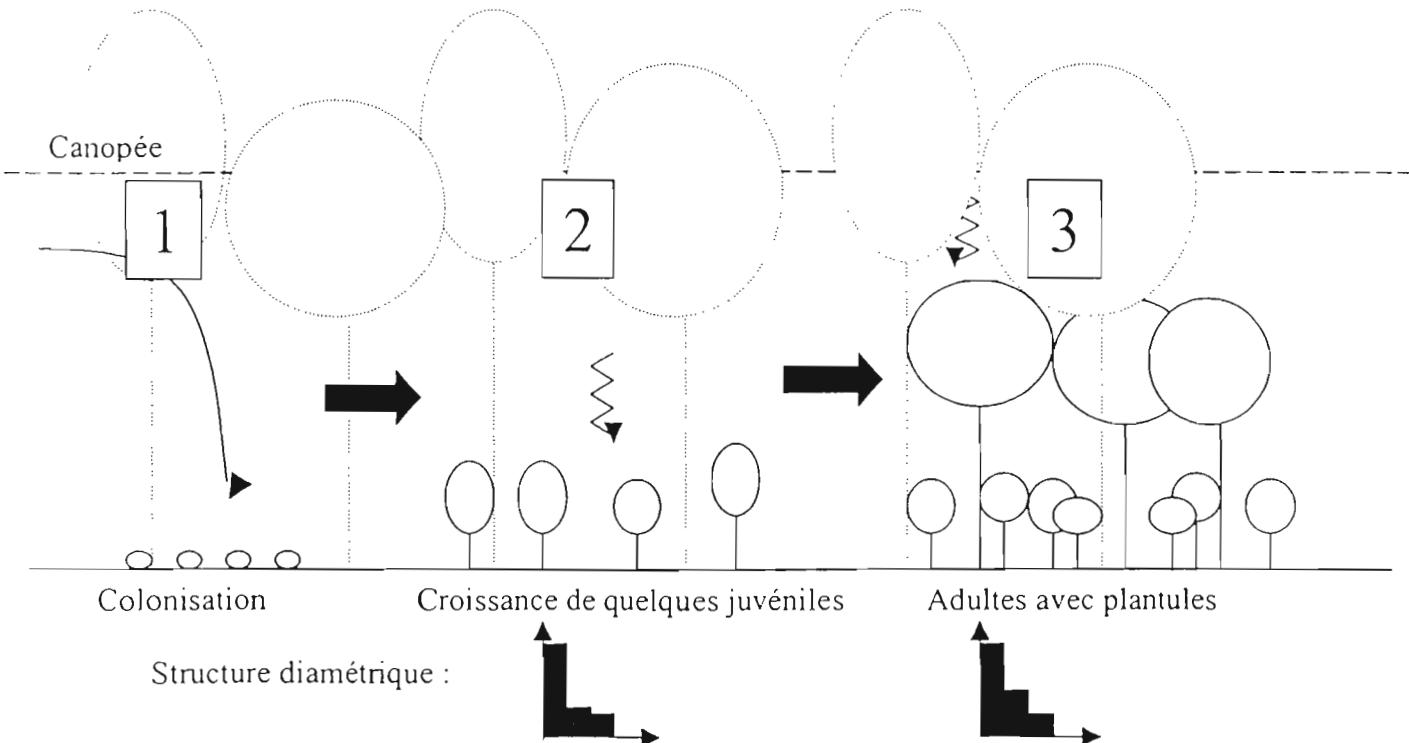


Figure 6 : Hypothèse sur la dynamique du BOSSE : système auto maintenu (arbres en traits plein : Bosse ; arbres en traits discontinus : autres espèces ; intensité de la lumière proportionnelle à la longueur de la flèche cassée)

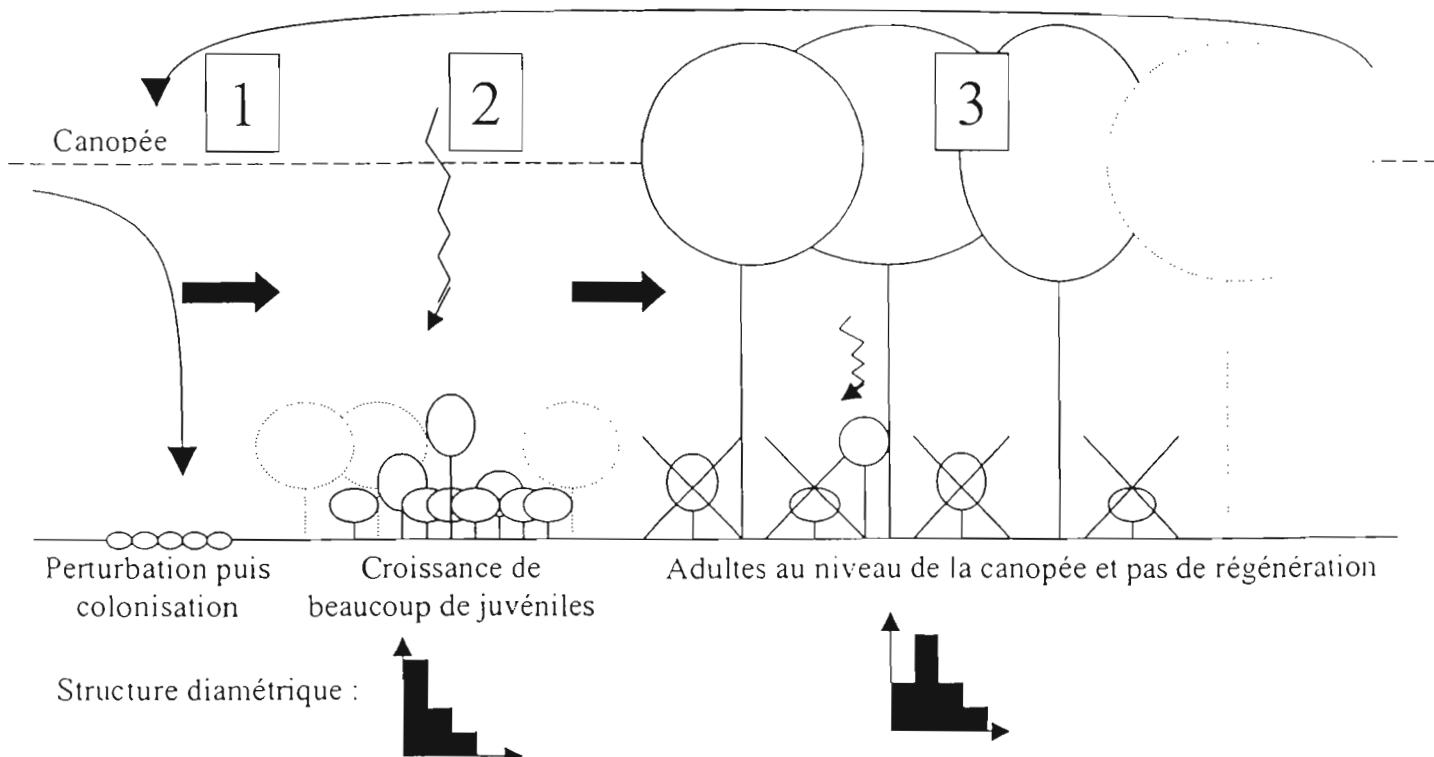


Figure 7 : Hypothèse de dynamique de l'ILOMBA. (Arbres en traits plein : llomba ; arbres en traits discontinus : autres espèces ; intensité de la lumière proportionnelle à la longueur de la flèche cassée)

des diamètres moyens des peuplements des forêts toujours vertes et de transition (on se trouve au point (3) du schéma, il y a présence de petits diamètres mais aussi d'adultes ce qui va « gonfler » la partie médiane de l'histogramme (P8 et P12 par exemple à Dimako Nord).

L'Ilomba présente une variation de structure très intéressante. Dans les zones non perturbées et relativement humides sa structure est en « cloche » ce qui est caractéristique des essences de lumière (Bernhard - Reversat et al. 1979). Le couvert forestier est plus dense, ce qui empêche la régénération, donc moins de petits diamètres. Dans les zones de perturbations (anthropiques ou naturelles) cette espèce présente une structure en exponentielle négative. Elle se rapproche d'une stratégie « gambler » selon Oldeman et van Dijk (2001). L'espèce produit une grande quantité de plantules. Seules les plantules ayant reçu un quantité suffisante de lumière survivent et grandissent, ce faisant, ferment le couvert forestier et empêchent la régénération de nouvelles plantules. L'hypothèse de dynamique suivante peut être proposée (Figure 7) : après une perturbation quelconque, il y a colonisation de nombreuses plantules (1) qui grandissent grâce à une forte intensité lumineuse.(2) Seuls quelques individus atteignent la canopée, ce qui réduit l'arrivée de la lumière au sol et ne permettra ensuite qu'à très peu de plantules de survivre.(3) Cette dynamique permet d'expliquer les structures observées. Dans les zones perturbées il y aura une forte présence de petit diamètre (donc grande densité d'individus) due à l'abattage des grands individus pour le commerce de son bois (point (2)). Dans les forêts semi-décidues, la quantité de lumière qui s'infiltre au niveau du sous-bois est bien plus importante que dans les forêts plus humides en raison de la caducité de la plupart des espèces. On se trouve donc à un point particulier qui ressemble au point (3) mais avec un fort taux de régénération et une forte densité d'individus, donc avec un diagramme en exponentielle négative (comme par exemple à P10 à Dimako Sud). A Sangha, on peut penser qu'il s'agit en fait d'une opposition entre une zone perturbée (P2) et des zones non perturbées (P1 et P2). En effet, les zones de forêts primaires seront bien plus proches du climax, donc avec une faible intensité lumineuse au niveau du sous-bois (Figure 7, point 3) que des forêts secondaires de types semi-décidu comme la zone P10 à Dimako Nord.

Le Kotibe présente une distribution diamétrique qui se situe entre le Bosse et l'Ilomba. Il a une structure en exponentielle négative dans les blocs Sangha et Dimako Nord comme le Bosse, alors qu'à Dimako Sud, il a une structure en « cloche » dans les zones de forêts sempervirentes et de transition, et une structure en exponentielle négative dans les zones perturbées et de forêts semi-caducifoliée comme pour l'Ilomba. Une structure en « cloche » n'est pas caractéristique des espèces tolérantes d'ombre comme on l'a vu plus haut. Notre hypothèse de dynamique permet d'expliquer cette observation. Le Kotibe semblerait plus appartenir à un tempérament d'« héliophile non pionnière » comme l'Ilomba, sauf qu'il

tolérerait un peu mieux l'ombre que celui-ci. On retrouve donc sa structure en cloche dans des forêts plus humides que pour l'Ilomba, comme par exemple dans la zone P8 et P9 de Dimako Sud, qui correspondent à des forêts sempervirentes et de transition et non pas dans les forêts semi-caducifoliées comme à Sangha (P1 et P2) ou Dimako Nord (P1). Les densités observées peuvent aussi être expliquées. Dans la forêt semi-caducifoliée on a des adultes ainsi qu'une forte présence de petits diamètres, ce qui nous donne une forte densité (P10 à Dimako Nord et P1 à Sangha, par exemple) comparée à la zone de perturbation, où on ne retrouve plus que des petits diamètres (P9 à Dimako Sud et P2 à Sangha). Finalement dans les forêts plus humides de transition et sempervirente on trouve une densité plus faible à cause de l'absence de régénération (P8 et P12 de Dimako Nord et P3 à Sangha).

En conclusion, on observe, en fonction de paramètres écologiques et climatiques, une variation à grande échelle des structures diamétriques des populations de quelques essences d'arbres d'Afrique tropicale. Ces variations peuvent être expliquées grâce à une connaissance des types de forêts, des conditions climatiques des régions étudiées et finalement grâce à l'écologie des espèces. Les études à grande échelle nous permettent de confirmer ou d'affiner les hypothèses sur les tempéraments. On a ainsi pu confirmer le tempérament « tolérant » du Bosse et « héliophile non pionnier » de l'Ilomba. D'autre part, l'incertitude sur le tempérament du Kotibe semble levée. On penche plutôt vers l'hypothèse de Taylor (1960), c'est-à-dire vers une essence au tempérament « héliophile non pionnier ». Sur la base des hypothèses de dynamique présentées, on pourra prédire plus ou moins la répartition d'espèces économiquement importantes face aux variations climatiques et anthropiques. Mais il faudra encore tester ces hypothèses sur le terrain d'un point de vue écologique. Cette étude pourrait être menée sur d'autres blocs d'inventaire et avec d'autres espèces dont les tempéraments sont connus, notamment des espèces « héliophiles pionnières » pour essayer de confirmer les premiers résultats obtenus ici.

V. Bibliographie

- Aubreville, A. (1948) Climats, foret et desertification de l'Afrique tropicale. Marit-et Cd, Paris.
- Bernhard - Reversat, F., Huet, C., et Lemée, G. (1979) Structure et fonctionnement des écosystèmes de la forêt pluvieuse sempervirente de Côte d'Ivoire. In: *Ecosystèmes Forestiers tropicaux*, UNESCO, PNUF, FAO, 605 - 630.
- Boulvert, Y. (1980) Notes phytogéographiques régionales en Centrafrique. ORSTOM, Bangui RCA.
- Forni, E. (1997) Types de forêts dans l'Est du Cameroun et étude de la structure diamétrique de quelques essences: Mémoire de DEA. FUSAGx.
- Hawthorne, W. D. (1995) Ecological profiles of Ghanaian forest trees. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Jolyet, A. (1916) Traité pratique de sylviculture. Paris.
- Letouzey, R. (1965) Etude phytogéographique du Cameroun. P LeChevalier, Paris.
- Letouzey, R. (1985a) Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500 000. 1985. SC : domaine de la forêt dense humide semi-caducifoliée.
- Letouzey, R. (1985b) Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500 000. 1985. TV : Domaine de la forêt dense humide toujours verte.
- Maley, J. (2001) The impact of arid phases on the African rain forest through geological history. In: *African rain forest ecology and conservation: an interdisciplinary perspective*, Weber, W., Yale University Press,
- MINEF (1995) Organisation des forêts de production du Cameroun méridional - monographie des forêts domaniales de production et des unités d'aménagement forestières - Vol II : province de l'Est - Département du Haut Nyong. II,
- Oldeman, R. A. A. et van Dijk, J. (2001) Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: *Rain forest regeneration and management*, 457 p. -
- Oldeman, R. A. A. (1974) Ecotypes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La terre et la vie*, 28, 487 - 520.
- PAFP (1997) Plan d'aménagement forestier du PEA N°163.
- Puig, H. (2001) La forêt tropical humide. Belin, Paris.
- Swaine, M. D. et Whitmore, T. C. (2003) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75, 81 - 86.
- Taylor, C. J. (1960) Syncology and Silviculture in Ghana. University College, Accra.

Ilomba

Bloc	Zone et type de forêt	Forme de l'histogramme	Densité	Teste KS entre :
Diamako NORD	P1 : transition Mixe caducifoliée	Cloche troquée à gauche	1.2 pieds/Ha	P2 et P1 : p < 0.001 ***. P2 et P3 : p < 0.001 *** P1 et P3 : p < 0.001 ***
	P2 : Perturbée	« L » couché	1.2 pieds/Ha	
	P3 : Transition Mixe caducifoliée (plus sec que P1)	« L » couché	1.9 pieds/Ha	
Dimako SUD	P9 : Perturbée	« L » couché	0.26 pieds/Ha	P9 et P10 : N. S. P10 et P12 : ne peut pas être testé
	P8 : Sempervirente	Erratique	0.08 pieds/Ha	
	P10 : semi caducifoliée	« L » couché	0.19 pieds/Ha	
	P12 : transition Mixe caducifoliée	En cloche	0.04 pieds/Ha	
Sangha	P1 : Semi caducifoliée	Cloche troquée à gauche	0.57 pieds/Ha	P1 et P2 : p < 0.001 ***. P1 et P3 : p < 0.001 ***.
	P2 : Transition	« L » couché	0.66 pieds/Ha	
	P3 : Perturbée	Erratique	0.17 pieds/Ha	

Annexe I : Distribution diamétrique de l'Ilomba en RCA et Cameroun (** = test K très hautement significatif, ** = test K hautement significatif, * = test K significatif).

Kotibe

Bloc	Zone et type de forêt	Forme de l'histogramme	Densité	Teste KS entre :
Diamako NORD	P1 : transition Mixe caducifoliée	« L » couché	1.1 pieds/Ha	P2 et P3 : N .S. P2 et P1 : N. S. P1 et P3 : $p < 0.001$ ***
	P2 : Perturbée	« L » couché	1.8 pieds/Ha	
	P3 : Transition Mixe caducifoliée (plus sec que P1)	« L » couché	1 pieds/Ha	
Dimako SUD	P9 : Perturbée	« L » couché	0.32 pieds/Ha	P9 et P10 : N. S. P10 et P12 : $p < 0.001$ ***
	P8 : Semperfivente	Erratique	0.14 pieds/Ha	
	P10 : semi caducifoliée	« L » couché	0.52 pieds/Ha	
	P12 : transition Mixe caducifoliée	En cloche	0.21 pieds/Ha	
Sangha	P1 : Semi caducifoliée	« L » couché	2.19 pieds/Ha	P1 et P2 : N. S. P1 et P3 : N. S.
	P2 : Transition	« L » couché	2.43 pieds/Ha	
	P3 : Perturbée	« L » couché	2.5 pieds/Ha	

Annexe II : Distribution diamétrique du Kotibe en RCA et Cameroun (** = test K très hautement significatif, ** = test K hautement significatif, * = test K significatif).

**Etude de la structure génétique du complexe sauvage-cultivé
chez le palmier *Bactris gasipaes* (H.B.K.) en Equateur.**

Thomas COUVREUR

Sous la direction de Jean-Christophe PINTAUD et Jean-Louis PHAM
[DYNADIV (IRD) – UMR 1097 Diversité et génome des plantes cultivées]

Résumé : La domestication chez les plantes est un modèle intéressant pour étudier l'évolution d'espèces ayant divergé récemment, en particulier les événements d'hybridation entre plante cultivée et plante sauvage. Notre étude se propose de comprendre la structuration génétique du complexe sauvage-cultivé du palmier domestiqué *Bactris gasipaes* (H.B.K.), une plante cultivée depuis l'époque précolombienne pour ses fruits et plus récemment pour la production de cœurs de palmiers. L'Equateur présente une zone de sympatrie entre la forme sauvage et cultivée ainsi qu'une zone d'occurrence de la forme sauvage seule. Une étude de deux mois sur le terrain en Equateur a été menée afin de mieux comprendre la distribution des deux formes et de recueillir quelques informations écologiques. De plus la diversité à 7 locus microsatellites sur 96 individus représentatifs de la diversité de la forme sauvage en Equateur et de l'ensemble de la forme cultivée en Amérique a été étudiée. La forme cultivée (très hygrophile) présente une amplitude écologique nettement moins importante que son parent sauvage. Les populations naturelles sont très fragmentées, avec une faible densité d'individus. Les résultats de l'analyse moléculaire suggèrent l'existence d'un flux de gènes entre individus sauvages et cultivés, en zone de sympatrie. La diversité génétique de la forme cultivée est significativement plus grande que celle de la forme sauvage en Equateur. Les observations écologiques suggèrent une origine monophylétique de la forme cultivée, cependant les résultats obtenus ici ne contredisent pas l'hypothèse d'une origine polyphylétique. Les populations naturelles présentent un fort déficit en hétérozygotes, qui pourrait être dû à un effet Walhund, un régime de reproduction mixte ou à de l'homogamie. La faible diversité génétique ainsi qu'un déficit d'hétérozygotes au sein des populations sauvages pourraient refléter un déclin de ces populations, explicable par les perturbations de leur habitat. Ces résultats ont des conséquences sur notre vision de l'histoire évolutive de la plante domestiquée ainsi que sur les stratégies de conservation de ses ressources génétiques.

**Genetic structure of the crop-wild species complex
of *Bactris gasipaes* (H.B.K., Arecaceae) in Ecuador.**

Abstract : Domestication is an interesting model for studying the evolution of recently diverged species, especially the hybridization between domesticated plants and their wild relatives. We studied the genetic structure of a crop-wild complex in an American distributed palm tree : *Bactris gasipaes* (H.B.K.). The plant has been cultivated by Amerindian tribes since pre-Columbian times, and is showing nowadays, an increased interest for palm heart production. In Ecuador a sympatric situation can be found between the wild plant and the domesticated plant, as well as populations of the wild type occurring alone. A two month study in Ecuador was undertaken to gather information on the Ecuadorian distribution of the species and collect some important ecological information. We also genotyped 7 microsatellite loci on 96 individuals representing the genetic diversity of the wild type in Ecuador and the whole diversity of the cultivated plant in America. The crop taxa has a limited ecological range (hygrofile) compared to its wild relative. The wild populations present a very fragmented habitat with low individual density. Our results show that actual gene flow seems to happen between wild and crop populations in the sympatric area. Genetic diversity is significantly greater within the cultivated form than within the wild one in Ecuador. The ecological observations suggest a monophyletic origin of the crop, however the genetic data do not exclude a polyphyletic origin. Wild populations showed significant heterozygote deficiencies, that could be explained by a Walhund effect, mixed mating or homogamie. Low genetic diversity and heterozygote deficiency could reflect a decline of these populations because of a strong disturbance of their habitat. These results have implications for the hypotheses on crop evolution and on strategies for genetic conservation of the wild type.