

Jean PERNÈS

**ORGANISATION ÉVOLUTIVE
D'UN GROUPE AGAMIQUE :
LA SECTION DES *MAXIMAE*
DU GENRE *PANICUM*
(Graminées)**

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ET TECHNIQUE OUTRE-MER





ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser à :

SERVICE CENTRAL DE DOCUMENTATION DE L'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par virement postal ou chèque bancaire barré, au nom de : *Régie avance SSC ORSTOM, 70, route d'Aulnay, 93140 BONDY, CPTE 9152-54, CCP PARIS.*
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

I - CAHIERS ORSTOM

BIOLOGIE	
ENTOMOLOGIE MEDICALE ET PARASITOLOGIE	OCEANOGRAPHIE
HYDROBIOLOGIE	PEDOLOGIE
HYDROLOGIE	SCIENCES HUMAINES

séries trimestrielles Abonnement : *France* 100 F.
Etranger 130 F.

GEOLOGIE - *série semestrielle* Abonnement : *France* 80 F.
Etranger 100 F.

II - BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE

12 numéros par an Abonnement : *France* 80 F.
(14 fascicules) *Etranger* 90 F.

Dans la Collection des MÉMOIRES de l'ORSTOM :

N° 77 - D. COMBES. - Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique.
112 p., 30 fig., bibliogr.

ORGANISATION ÉVOLUTIVE
D'UN GROUPE AGAMIQUE :
LA SECTION DES *MAXIMAE*
DU GENRE *PANICUM*

(Graminées)

Mémoires ORSTOM N° 75

Jean PERNES
docteur ès sciences naturelles

ORGANISATION ÉVOLUTIVE
D'UN GROUPE AGAMIQUE :
LA SECTION DES *MAXIMAE*
DU GENRE *PANICUM*
(Graminées)

ORSTOM
Paris
1975

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation « collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).
« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon « sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal ».

© ORSTOM, 1975

ISBN 2-7099-0368-7

INTRODUCTION

Les botanistes systématiciens ont distingué dans le genre *Panicum* (graminée) la section des *maximae* où ils ont reconnu principalement les espèces suivantes :

Panicum maximum Jacq.
Panicum infestum Anders.
Panicum trichocladum K. Schum.

L'analyse génétique d'une collection importante de génotypes appartenant à cette section est l'objet d'un travail collectif en cours mené par D. COMBES, J. PERNES, R. RÉNÉ dans la station de recherche de l'ORSTOM en Côte d'Ivoire. D. COMBES, dans une thèse couplée à la présente regroupe les résultats obtenus dans les domaines de la cytologie et de l'analyse des modes de reproduction. Nous tenterons ici de dégager les caractéristiques évolutives de cet ensemble.

Rappelons brièvement les résultats rapportés par D. COMBES :

1. Le nombre chromosomique de base est 8 pour toutes les plantes de la section.
2. La plupart des plantes, récoltées dans les conditions naturelles sont tétraploïdes $2n = 32$ et apomictiques facultatives (chaque descendance contient 2 % de plantes obtenues par le jeu normal de la sexualité, 97 % de plantes obtenues par développement sans fécondation d'une oosphère non réduite, 1 % de plantes dont le nombre chromosomique est différent de 32).
3. Il existe, dans les conditions naturelles, quelques rares plantes diploïdes ($2n = 16$) dont le mode de reproduction est purement sexué.
4. Les tétraploïdes artificiels obtenus à ce jour à partir de ces plantes diploïdes sont également entièrement sexués.
5. Des hybrides ont été réalisés entre un tétraploïde sexué pris comme parent femelle et des tétraploïdes apomictiques fournisseurs de pollen (la gamétogenèse mâle donne des pollens normalement réduits chez les apomictiques) ; certains hybrides sont sexués, d'autres apomictiques. Le caractère apomictique peut être ainsi héréditairement transmis par le gamète mâle.
6. Il existe des formes particulières qui sont vraisemblablement des hybrides naturels entre plantes l'une que le taxonomiste classerait comme *Panicum maximum* et l'autre qu'il classerait comme *Panicum infestum*. Certains de ces hybrides, qui sont tous apomictiques facultatifs, comme la majorité de la section des *maximae*, ont donné des hors-types tétraploïdes de taux de sexualité plus élevé (atteignant 50 % dans certains cas), dont certains produisent en outre avec une fréquence assez élevée des dihaploïdes (plantes à $2n = 16$, hors-types d'un parent à $2n = 32$).

Le polymorphisme des plantes de cette section est considérable et ceci peut paraître inconciliable avec leur mode de reproduction essentiel qui est l'apomixie. Ce phénomène n'est d'ailleurs pas propre aux *Panicum* que nous avons étudiés.

L'apomixie facultative, à très faible taux de sexualité, coïncide dans plusieurs groupes de végétaux avec un très grand polymorphisme d'ensemble (travaux de CLAUSEN 1954, G. STEBBINS 1950, HARLAN 1970).

Dans les régions où des *maximae* sont introduits, les plantes issues de la fraction sexuée d'une descendance paraissent sélectivement faibles et ne présentent guère d'intérêt du point de vue de l'amélioration agronomique. Ainsi, cette faible sexualité ne semble pas valablement responsable de la variabilité d'ensemble des *Panicum maximum*.

Est-ce un paradoxe semblable à celui auquel se sont longuement heurtés les généticiens de l'évolution : les mutations semblaient être les seules sources primitives de variabilité et pourtant, elles étaient dans leur très grande majorité défavorables à l'individu dans lequel elles apparaissaient ?

Les plantes à autogamie quasi stricte ont révélé une structure du polymorphisme de leurs populations tout à fait inattendue dès qu'une étude un tant soit peu approfondie en a été réalisée. Une forte rétention d'hétérozygotie est évidente malgré un taux extrêmement bas d'allogamie (de l'ordre de quelques %) (travaux de R. W. ALLARD *et al.*).

Peut-on croire que les modes de reproduction prédominamment uniparentaux, autogamie et apomixie quasi stricte, soient ces culs-de-sacs évolutifs que laisse entendre l'analyse classique de l'avantage évolutif de la sexualité ? (R. A. FISCHER 1930-1958, CROW et KIMURA 1965, G. STEBBINS 1950, T. DOBZHANSKY 1970)

L'étude des systèmes créateurs de variabilité, mis en œuvre par les groupes végétaux ayant acquis ces modes de reproduction, a le double objectif d'éclairer des situations évolutives énigmatiques, et de faciliter le programme d'amélioration de telles plantes.

Notre démarche est la suivante : tenant compte de l'étude précise des systèmes de reproduction des *Panicum maximum*, réalisée par D. COMBES, nous décrivons les différentes structures des populations naturelles observées, puis nous essaierons, par le biais de raisonnements de génétique mathématique des populations, de lier ces différentes situations, de façon à suggérer un mouvement évolutif possible, générateur de polymorphismes.

Nous ne prétendons pas qu'un tel modèle, compte rendu obligatoirement simplifié des processus réels, puisse être autre chose qu'une présentation coordonnée d'un vaste ensemble de données. Nous espérons cependant que nous faciliterons ainsi le travail de ceux que préoccupent les problèmes posés par l'utilisation de cette graminée, en aidant l'assimilation des faits, en dégageant les hypothèses capitales à éprouver et en offrant une filière qui puisse guider son programme d'amélioration.

ASPECT DES POPULATIONS NATURELLES

La collection des quelques 500 clones de *Panicum* de la section des *maximae* réunie à l'ORSTOM (Abidjan) étonne par la diversité des formes. Les hauteurs totales varient de 80 cm à plus de 4 m, les largeurs de feuilles de quelques millimètres à 6 ou 7 cm, certaines plantes ont des époques de floraison très précises (mais diverses d'un clone à l'autre) d'autres fleurissent en permanence ; les feuilles sont glabres, pileuses ou duveteuses, les épillets glabres ou non, de couleur jaune pâle, vert, brun-rouge, etc... ; les sensibilités aux parasites et maladies sont très variées, allant d'une résistance apparemment totale à tous les degrés de sensibilité.

Les clones y ont été disposés dans l'ordre des prélèvements au cours des prospections faites essentiellement en Côte d'Ivoire et en Afrique de l'Est. Il existe sur le terrain, dans cette collection, des zones remarquablement homogènes où chaque clone ne diffère du voisin que par son étiquette et pas du tout par son aspect (bien qu'ils soient des multiplications végétatives de plantes prélevées parfois à de très grandes distances au cours des prospections), d'autres par contre semblent résumer toute l'hétérogénéité possible des *maximae*. Une partie de la collection, réservée aux introductions faites à partir des stations de toutes les régions du monde intertropical, montre une hétérogénéité qui n'est guère supérieure.

Pour qui n'a pas prospecté les populations naturelles de ce groupe, la collection transpose ce qui se constate visuellement au cours des pérégrinations du prospecteur.

Ainsi en Côte d'Ivoire par exemple, le long de certaines routes on trouve des bandes continues longues de plusieurs kilomètres, larges de quelques mètres, de *Panicum* apparemment toujours le même. Sur des petits passages plus isolés on observe parfois une petite colonie de quelque cent plantes apparemment identiques entre elles. Certaines de ces colonies peuvent avoir un phénotype différent de celui rencontré précédemment. En Afrique de l'Est on retrouve des situations semblables à ce que nous venons de décrire en Côte d'Ivoire, mais ce sont des cas marginaux. D'autres zones présentent réellement des savanes de *Panicum maximum* Jacq. ; les plantes paraissent d'un phénotype d'ensemble assez homogène, mais sont loin d'atteindre la régularité d'aspect des longues colonies linéaires de la Côte d'Ivoire. Il s'agit d'une variabilité construite avec une certaine continuité. Enfin, d'autres zones ont une diversité très grande d'une colonie à l'autre, et certaines colonies d'une superficie de l'ordre de quelques hectares présentent, en association, des phénotypes très distincts, 3 ou 4, largement dominants soit très imbriqués sur le terrain soit au contraire séparés en des habitats distincts ; on ne trouve guère de phénotypes intermédiaires.

Nous pouvons schématiser dans le cadre de l'Afrique de l'Est ces impressions visuelles de la façon suivante (fig. 1).

La très grande variabilité des populations naturelles d'Afrique de l'Est se manifeste à travers divers types d'ensembles de populations que l'on peut regrouper dans les 4 catégories suivantes : I, II, III, IV, représentées dans la figure 1.

I. On rencontre dans certaines zones des groupes de populations monomorphes faiblement différentes les unes des autres (région de Maralal-Rumuruti) groupe *Ia, b, c* et groupe *Ia', b', c'*. Les phénotypes sont très différents d'un groupe à l'autre et l'on peut observer, à leur contact, des populations d'un phénotype nouveau (fig. 1, *Id et d'*) n'appartenant à aucun des deux groupes.

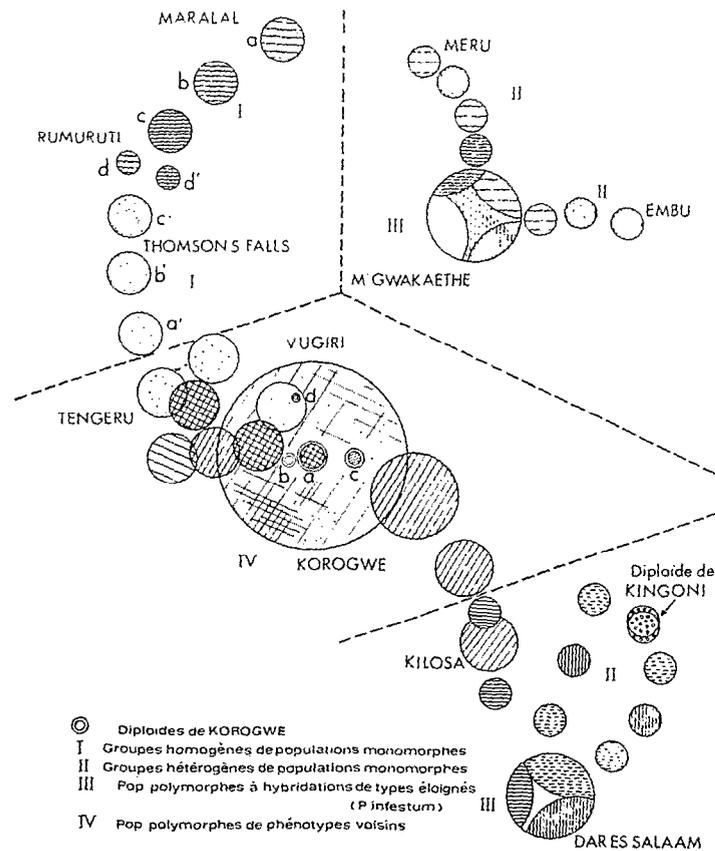


FIG. 1. — Schéma de divers ensembles de populations du *P. maximum* et de leur localisation approximative en Afrique de l'Est.

II. Des populations monomorphes de phénotypes largement distincts ont été observées à plusieurs reprises (entre Meru et Embu, de Nairobi à Namanga, de Nairobi à Monbasa, de Dar es Salaam à Kilosa).

III. Des populations polymorphes constituées de phénotypes très tranchés, existent parmi les populations précédentes (M'Gwakaethe entre Meru et Embu, Voi entre Nairobi et Monbasa, Dar es Salaam).

IV. Une région très étendue, où le *Panicum maximum* est la graminée dominante et présente une grande variabilité phénotypique ; celle-ci marque plus de continuité que dans les groupes de populations précédents.

Toutes ces populations sont tétraploïdes à deux exceptions près où des plantes diploïdes ($2n = 16$) ont été récoltées :

(a) Le groupe de populations diploïdes le plus important est situé dans la région de Korogwe (catégorie IV). Il s'agit essentiellement d'une assez grande population (fig. 1, IVa) où coexistent des tétraploïdes et des diploïdes variables et des populations secondaires (fig. 1, IVb et c) distantes de quelques kilomètres (dont l'une est entièrement diploïde). A une trentaine de kilomètres, dans les contreforts des monts Usambara (Vugiri), d'autres diploïdes ont été récoltés (fig. 1, IVd).

(b) A une dizaine de kilomètres de Bagamoyo (à environ 300 km de Korogwe) dans les marais du Kingoni (fig. 1), une vaste population, dont le phénotype d'ensemble est très particulier (entre nœuds très courts et très nombreux), est composée de diploïdes et de tétraploïdes.

Cette description rend compte, vraisemblablement de façon correcte, des situations réelles observées mais elle n'analyse pas la nature des différenciations (1), ni l'organisation des variabilités de ces populations naturelles. C'est pourtant de cette analyse que nous attendons un éclaircissement sur les systèmes de création et de stockage des variabilités avec lesquels jouent aussi bien l'évolution que le sélectionneur.

Nous allons donc présenter les outils statistiques utilisés.

(1) Le terme différenciation sera souvent employé dans ce travail, il recouvrira selon le contexte les deux définitions suivantes :

Différenciation évolutive :

Ce terme exprimera l'existence de différences phénotypiques stables dans un même milieu, entre plantes ayant des raisons à priori d'être comparées. Le qualificatif « évolutive » contient implicitement l'idée d'une acquisition de ces différences, et revient à postuler le monophylétisme au moins à un certain niveau, de toutes les plantes que nous serons amenés à comparer.

Différenciation morphogénétique :

Ce terme exprimera l'existence de différences phénotypiques (généralement quantitatives pour les plantes qui nous concernent, mais pas toujours) entre parties homologues d'une même plante (généralement entre talles).

Cette différenciation morphogénétique peut être le départ d'une différenciation évolutive si une mémoire peut en être gardée, au cours d'un clonage par exemple.

PRÉSENTATION DES MÉTHODES STATISTIQUES

Nous avons choisi de décrire l'hétérogénéité des populations autrement que par des variances dont le contenu d'information est extrêmement limité, car si elles donnent une mesure quantitative de la variabilité elles n'apportent rien sur la manière dont celle-ci est réalisée ou organisée. Ce que nous recherchons c'est l'image de la structure des populations naturelles ; nous voulons découvrir comment sont reliés les divers phénotypes présents dans une population, s'ils sont associés en groupes distincts, si, dans leur diversité, ils appartiennent à un même continuum, si enfin par leurs relations phénotypiques ils révèlent des facteurs biologiques importants responsables de leur séparation ou de leur organisation.

L'outil utilisé est celui de l'établissement statistique de classifications. Notre choix est donc :

1. De procéder par l'établissement de classifications.
2. D'établir ces classifications par la voie statistique et numérique.

La justification du deuxième point ne demande guère de développement.

L'instrument d'étude utilisé se doit d'être le plus objectif possible afin que des considérations biologiques ultérieurement connues ne viennent pas forcer la description. Ce but devrait à lui seul justifier le choix des critères statistiques d'établissement des classifications.

La meilleure justification est cependant autre, l'analyse statistique permettait de mettre en évidence une structure des différenciations que nous n'aurions pu révéler autrement.

L'objectivité des données est assurée de la façon suivante :

— pour les caractères (variables qualitatives) les observations ont été codées une fois pour toutes, notées et vérifiées à plusieurs reprises pour l'ensemble de la collection aux mêmes lieux et dates,

— pour les mesures (variables quantitatives) un type d'essai unique a été établi, après analyses répétées des conditions expérimentales. Le nombre de répétitions, la définition des mesures, les écartements, les techniques culturales sont restés inchangés pour tous les essais dont il sera rendu compte dans ces descriptions.

L'objectivité des méthodes d'interprétation statistique retenues devrait résulter de leur présentation, qui suit.

INTÉRÊT DES CLASSIFICATIONS ET LEUR SIGNIFICATION

D'où vient le succès de la classification zoologique et botanique ? Il n'est pas dû à son aptitude à ranger et étiqueter convenablement les espèces connues et à découvrir, mais à deux conséquences qui dépassent la classification en tant que telle :

1° conçue à partir de caractères choisis pour leur valeur à l'observation, elle recouvre assez convenablement les proximités génétiques que les analystes de l'évolution et de l'hérédité redécouvrent,

2° son organisation hiérarchique coïncide assez bien avec les filiations évolutives connues.

Les efforts des taxinomistes modernes, mieux outillés biologiquement, tendent à perfectionner cette classification dans le sens d'un meilleur accord avec les connaissances cytologiques, génétiques et évolutives des espèces. Mais, fait remarquable, antérieurement au développement de la génétique et des théories de l'évolution, la description était faite et, dans l'ensemble, il ne restait plus qu'à y lire la présence du temps pour donner un sens au voisinage des espèces et à la hiérarchie des niveaux taxinomiques.

Ce dépassement de toute classification par son interprétation est son essence même et la justifie comme instrument de recherche privilégié.

En somme, on classe, et si l'on classe bien, de tout cet ensemble auparavant peu clair la nouvelle structure esquissera ce qui l'a rendue possible. Autrement dit, on espère qu'un enchaînement d'opérations (algorithme) de classification choisi pour sa seule stabilité logique agira comme révélateur d'une structure préexistante dans l'ensemble des objets classés, et non évidemment perceptible. Il faut encore réexprimer cette idée : la structure finale, sortie après le travail logique, contient autre chose que la démarche choisie, elle révèle que l'ensemble désormais ordonné, hiérarchisé l'était en fait primitivement par suite de l'intervention sur ses éléments de certaines « forces » ou « facteurs » qui les avaient différenciés.

De cet « à priori » du classificateur résulte les éléments d'exploitation suivants :

1° Si deux méthodes distinctes de classification (algorithmes différents) exploitent intégralement l'information contenue dans la spécification initiale des éléments à classer on doit obtenir la même structure de sortie (à travers deux représentations éventuellement différentes).

Corollaire : si plusieurs algorithmes donnent des classifications incohérentes, il n'existe pas de structure déterminante de l'ensemble.

2° L'aspect hiérarchisé de la classification doit refléter l'intervention séquentielle de facteurs dont l'identification sera l'un des thèmes de recherche proposés par la classification.

3° Toute information concernant des facteurs possibles de différenciation des éléments dont la classification a été réalisée, devra être « mise en correspondance » avec l'information sur les facteurs effectivement responsables de la structure de l'ensemble déduite de la classification.

La systématique des êtres vivants contient, on le voit bien, toute cette richesse de la classification et constitue un bon regard sur leurs relations évolutives. Elle résulte du travail original des naturalistes dont la qualité du diagnostic peut étonner ; ils ont su deviner les « bons » caractères et généralement éviter les fausses similitudes. Leur don a été de trouver dans la masse des caractères, quelques-uns, riches de sens. La classification obtenue semble donc être leur construction propre. Elle est pourtant, et les biologistes continuent de plus en plus à le vérifier, le reflet fidèle de l'histoire de la différenciation évolutive des êtres. Leur intuition originale de taxinomiste n'est en définitive qu'un algorithme particulier révélateur de l'organisation réelle du vivant.

On peut imaginer que d'autres algorithmes, cette fois impersonnels, purement logiques puissent conduire à une définition équivalente, à partir des mêmes caractères puisque la classification n'est pas le reflet de la technique de classification retenue, mais de la structure sous-jacente à l'ensemble, invisible avant le classement.

RÉFÉRENCES

Les méthodes mathématiques propres au traitement de ces problèmes ne forment pas encore un ensemble achevé ; elles constituent une panoplie assez hétérogène où les éléments primordiaux sont la définition des distances par MAHALANOBIS et les indices de similitude décrits dans l'ouvrage de SOKAL et SNEATH (1959) et l'analyse des regroupements selon RAO ou par dendrogrammes, la recherche factorielle par l'analyse des composantes principales. La meilleure tentative nous semble-t-il, d'exploitation rigoureuse et cohérente de ces outils est l'analyse des correspondances de BENZECRI, dont l'application dépasse d'ailleurs largement le cadre de la biologie.

DESCRIPTION MÉTHODOLOGIQUE

Le développement de l'analyse des groupes, comme des diverses analyses statistiques à plusieurs variables, coïncide avec l'apparition et le perfectionnement des ordinateurs. Ces derniers sont les agents indispensables de l'application de ces méthodes, le traitement des données devenant rapidement impraticable par calcul direct lorsque le nombre de variables introduites augmente.

La description méthodologique suivante est réalisée à l'aide d'un exemple numérique dont toutes les étapes ont été entièrement réalisées à l'aide d'une simple machine à calculer de bureau. Il semble très important de démystifier le rôle purement technique de l'ordinateur et de ses programmes, en réalisant à « petite échelle » ce que l'électronique permet de réaliser en grand avec incomparablement plus de rapidité. Aucun secret extérieur aux données ne viendra rendre ininterprétables les sorties dont l'aspect hiérarchisé et structuré, si proche de l'interprétation, pourrait faire redouter quelque démon technique incontrôlable pour l'expérimentateur.

1. Définition de l'ensemble analysé

Considérons un ensemble d'éléments dont chacun est décrit par plusieurs caractéristiques. Ainsi plusieurs variétés d'une même espèce constituent cet ensemble et les caractéristiques sont :

(a) *Des caractères* (variables qualitatives) :

couleur des pétales,
pilosité des feuilles,
résistance à des maladies.

(b) *Des mesures* (variables quantitatives) :

longueur et largeur des feuilles,
hauteur des plantes,
nombre de feuilles par ramification.

Les éléments étant définis et représentés par les valeurs ou qualités de la série des caractéristiques observées pour tout l'ensemble, on établit une comparaison entre tous les éléments deux à deux. Cette comparaison est le point de départ de toute l'analyse des groupes. Elle se fait sous la forme de « distances » ou d'indices de ressemblance.

2. Comparaison de deux éléments

INDICES DE RESSEMBLANCE

Un grand nombre d'indices ont été proposés et sont souvent spécifiques des problèmes étudiés. Leur nature sera seulement suggérée ici.

Considérons deux variétés décrites à l'aide des n mêmes caractères. Les états de ces caractères peuvent être identiques ou non chez les deux variétés. Par exemple les deux variétés peuvent avoir toutes deux les épillets pâles (même état du caractère couleur des épillets) ; l'une peut avoir les feuilles duveteuses et l'autre glabres (état différent pour le caractère pilosité des feuilles). La ressemblance des deux variétés peut être mesurée par le rapport du nombre m de caractères présentant le même état chez les deux variétés au nombre n de caractères observés.

Des indices plus élaborés ont été construits pour tenir compte de la rareté de certains états et permettre l'introduction de caractères n'ayant pas le même nombre d'états. De tels indices sont ceux de ROGERS et

TANIMOTO ; SMIRNOV ; GOODALL. Le dernier nommé du plus haut intérêt théorique conduit à une bonne probabilisation des ressemblances mais sa manipulation nécessite des ordinateurs à grande capacité.

DISTANCES

Un premier type de distance pourrait être désigné par indice de dissemblance. Si r_{ij} est un indice de ressemblance, $d_{ij} = M - r_{ij}$ (où M est supérieur ou égal au plus grand des r_{ij} analysés) est d'autant plus élevé que la similitude de i et j est plus réduite. En ce sens, il exprime une sorte de distance bien que les propriétés de la distance définie pour les espaces métriques ne soient pas forcément vérifiées.

Suivant les techniques de regroupement, analysées au paragraphe suivant, on utilisera à partir des mêmes données, soit r_{ij} (ressemblance) soit d_{ij} (dissemblance), soit une fonction de d_{ij} (log d_{ij} dans le cas de la méthode nodale).

Pour les variables quantitatives il existe une expression beaucoup moins empirique : la distance de MAHALANOBIS, qui a bien les propriétés des distances métriques et s'obtient à partir des écarts des vecteurs moyens réduits des deux éléments i et j comparés et de la matrice de corrélations entre les variables mesurées. Les programmes de calcul de ces distances sont facilement disponibles. A partir des variables quantitatives et en acceptant une perte d'information non négligeable, on peut se ramener à une distance qui s'intègre plus facilement aux indices établis pour les variables qualitatives (indice de proximité).

DÉDUCTION DE L'INDICE DE PROXIMITÉ A PARTIR DE SÉRIES D'ANALYSES DE VARIANCE SIMPLES

Les conditions dans lesquelles nous avons commencé notre étude nous ont conduit à proposer une méthode rapide d'appréciation des ressemblances à partir de mesures (caractères quantitatifs) afin de ne pas ralentir la progression de notre travail.

En effet, les méthodes les plus puissantes (D^2 de MAHALANOBIS, analyse des correspondances, calcul des composantes principales) n'étaient accessibles qu'après des stages de mise au point mécanographique en France alors que nous travaillions en Côte d'Ivoire. Les délais d'expédition des données, de perforation et de vérification auraient considérablement ralenti la première phase d'appréciation du polymorphisme des *Panicum maximum*, phase préparatoire à nos prospections d'Afrique de l'Est.

La méthode que nous avons proposée a permis de traiter simultanément les résultats d'un grand nombre (de l'ordre d'une vingtaine) d'analyses de variances concernant les mêmes variétés. Nous utiliserons ici les résultats obtenus par ces descriptions particulières. La cohérence de cette méthode avec les méthodes les plus puissantes a été appréciée au cours d'un DEA réalisé à Orsay par LEFORT et NICOLAS ; cette technique a permis également une description limpide des données de SCHWENDIMAN (IRCT) qui a souhaité l'utiliser pour gagner du temps et tourner la difficulté que présentait la non-disponibilité d'ordinateurs d'usage scientifique.

Nous décrivons ci-dessous cet indice et donnons un exemple de son calcul.

Pour chaque mesure, à chaque date d'observation, la mise en évidence d'une différence significative entre les clones par le test F permet de classer les moyennes et de les séparer deux à deux à l'aide du test de TUKEY.

La distance entre deux clones, pour le caractère étudié, sera 0 s'il n'y a pas de différence significative entre les deux clones, 1 si les deux clones sont différents l'un de l'autre, et qu'il n'existe entre eux aucun clone qui ne soit à la fois différent de l'un et de l'autre, 2 si les clones sont séparés par un clone différent de l'un et de l'autre, 3 si les deux clones A et B par exemple sont séparés par deux clones C et D tels que C est significativement différent de A et D (et donc de B) et D est significativement différent de C (et donc de A) et de B , et ainsi de suite, la distance est n s'il existe $n - 1$ clones, tous différents deux à deux, les uns des autres, et distincts de A et B .

Par exemple, le schéma ci-dessous résulte de la séparation par le test de TUKEY des clones pour le caractère L_i (longueur d'inflorescence). Deux clones reliés par un trait continu ont des moyennes non significativement différentes au seuil 0,05

40 34 36 3 56 15 23 21 14 13 25 10 6 4 52

On obtient les distances suivantes :

	40	34	36	3	56	15	23	21	14	13	25	10	6	4
34	0													
36	0	0												
3	1	1	1											
56	1	1	1	0										
15	2	2	2	1	0									
23	2	2	2	1	0	0								
21	2	2	2	1	0	0	0							
14	3	3	3	2	1	0	0	0						
13	3	3	3	2	1	0	0	0	0					
25	3	3	3	2	1	0	0	0	0	0				
10	3	3	3	2	1	1	1	1	1	0	0			
6	4	4	4	3	2	2	2	2	2	1	1	1		
4	4	4	4	3	2	2	2	2	2	1	1	1	0	
52	5	5	5	4	3	3	3	3	3	2	2	2	1	1

Chaque case du tableau donne la distance entre le clone indiqué en tête de colonne et le clone indiqué en tête de ligne. Le tableau est évidemment symétrique.

Il existe une distance maximale, variable pour chaque caractère et chaque date d'observation.

Pour l'ensemble des caractères étudiés et des dates d'observations, on calcule, pour chaque couple i, j de clones, la somme des distances précédentes, appelée distance globale d_{ij} des deux clones considérés dans l'essai étudié. On construit ainsi une matrice des distances globales, symétrique, somme de toutes les matrices individuelles analogues au tableau précédent.

La distance globale maximale possible M entre deux clones est la somme des distances maximales pour chaque caractère et chaque date d'observation. M ne correspond donc pas à un couple donné de clones, c'est une indication relative à tout l'essai.

L'indice de proximité des deux clones i, j est :

$$P_{ij} = M - d_{ij}.$$

L'ensemble des indices de proximité pour tout couple i, j constitue la matrice de proximité de l'essai considéré.

Critiques de l'indice de proximité

(a) Cet indice nécessite d'abord un calcul de distances ; on aurait pu choisir un autre indice de ressemblance de deux clones en dénombrant les caractères et dates d'observation pour lesquels les deux clones ne sont pas significativement séparés. Cet indice serait plus proche des indices de similarité habituellement retenus pour des variabilités qualitatives (cf. SOKAL et SNEATH 1960), l'indice de proximité a l'avantage de permettre de différencier le couple 3 et 15 du couple 3 et 6 qui, dans l'exemple précédent aurait simplement été noté 0 dans le cas de l'indice de similarité. L'indice de proximité est donc plus riche d'informations.

(b) La méthode ne permet pas d'apprécier la redondance, dont l'origine est la corrélation entre deux caractères, ou entre le même caractère pris à deux dates d'observation. Une partie de cette redondance est éliminée en ne tenant compte des données de différentes dates que, si pour un même caractère, il y a un effet interaction clone-date significatif.

La description finale de la proximité faite par :

$$P_{ij}/M \text{ en } \%$$

évite de compter deux fois des caractères conduisant à des groupements identiques.

Bien entendu, il reste une redondance partielle, inexprimable, due aux caractères qui donnent des groupements plus ou moins analogues. C'est le prix de cette méthode rapide par rapport à l'analyse multivariable classique, lorsqu'elle est possible.

(c) Dès que $P_{ij}/M \neq 1,00$, on peut assurer que les deux clones i et j sont significativement distincts, pour au moins un caractère.

Construction de groupes

De nombreux algorithmes de classification ont été proposés. Il est cependant très difficile de définir un critère de fermeture d'un groupe, et ceci est parfois heureux car l'ensemble d'éléments étudiés peut être convenablement représenté par une organisation hiérarchique sans qu'il soit descriptible par une juxtaposition de groupes parfaitement séparés.

Diverses techniques de classement seront décrites à l'aide d'un exemple.

MATRICE DE RESSEMBLANCE

Six phénotypes, trois tirés d'une population A , trois tirés d'une population B sont comparés à partir de différents caractères et mesures ; leurs ressemblances deux à deux sont décrites par la matrice des indices ci-dessous. Ceux-ci sont regroupés dans le tableau I, symétrique, dont seule la moitié supérieure principale est représentée.

TABLEAU I. — Indices de ressemblance de phénotypes

	1 A	1 B	2 A	2 B	3 A	3 B
1 B	1,00	0,60	0,80	0,64	0,44	0,61
1 A		1,00	0,60	0,91	0,72	0,87
2 B			1,00	0,71	0,68	0,53
2 A				1,00	0,74	0,90
3 B					1,00	0,62
3 A						1,00

PROCÉDÉ DE REGROUPEMENT VISUEL

On peut représenter la matrice par des carreaux ombrés plus ou moins intensément suivant la valeur de l'indice (fig. 2a) l'échelle choisie est arbitraire et uniquement destinée à faciliter l'interprétation visuelle.

En permutant l'ordre des phénotypes dans la matrice, on essaie de regrouper les zones intensément ombrées. Après un certain tâtonnement, on obtient la représentation suivante (fig. 2b).

Un groupe bien constitué est formé par les trois phénotypes B . Les phénotypes $1 A$ et $2 A$ semblent plus proches l'un de l'autre qu'ils ne le sont de $3 A$.

ETABLISSEMENT D'UN DENDROGRAMME

On effectue de proche en proche des regroupements, deux phénotypes sont réunis si leur coefficient de ressemblance est le plus élevé, pour l'un et l'autre, de leurs coefficients avec les autres échantillons. Autrement dit on ne regroupe, en un premier cycle, que des échantillons relatifs au coefficient le plus élevé de sa ligne et de sa colonne (à l'exception du terme diagonal).

Tels sont, dans le tableau I, les coefficients de ressemblance de $1 B$ et $2 B$ (0,91) et $1 A$ et $2 A$ (0,80). Le coefficient élevé de $2 B$ et $3 B$ (0,90) ne peut servir à un regroupement puisque le coefficient $2 B$ et $1 B$ (de la même ligne) lui est supérieur (0,91).

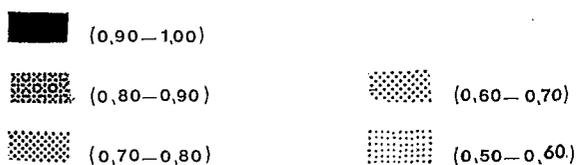
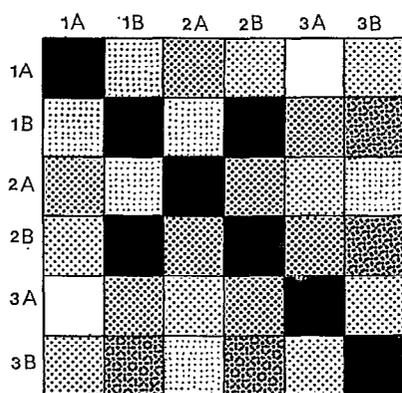


FIG. 2a.

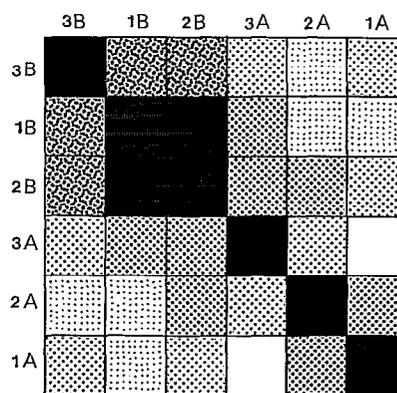


FIG. 2b.

Ainsi après ce premier regroupement, on obtiendra une matrice carrée à quatre lignes correspondant à quatre nouveaux échantillons :

- (1) premier groupe 1 B-2 B
- (2) deuxième groupe 1 A-2 A
- 3 A échantillon isolé
- 3 B échantillon isolé

où la ressemblance de (1) avec 3 A par exemple est obtenue comme la moyenne ⁽¹⁾ des ressemblances de 3 A avec les phénotypes 1 B et 2 B qui le constituent :

$$r_{(1),3B} = \frac{r_{1A,3B} + r_{2A,3B}}{2}$$

De même

$$r_{(1),(2)} = \frac{r_{1A,1B} + r_{1A,2B} + r_{2A,1B} + r_{2A,2B}}{4}$$

D'où le tableau II :

TABLEAU II

	(1)	(2)	3 B	3 A
(1)	0,910 0	0,637 5	0,730 0	0,885 0
(2)		0,800 0	0,560 0	0,570 0
3 B			1,000 0	0,620 0
3 A				1,000 0

⁽¹⁾ Cette pondération est intuitivement la plus simple possible, d'autres peuvent être choisies (coefficient de concordance ; moyennes non pondérées, etc...).

Le même procédé regroupe 3 B à (1), et l'on commence un autre cycle : tableau III.

TABLEAU III

	(1')	(2)	3 A
(1)'	0,885	0,615	0,693
(2)		0,800	0,560
3 A			1,000

Le nouveau groupe ainsi constitué est (1)'' : 1 B, 2 B, 3 B, 3 A. Un dernier cycle donne le tableau IV :

TABLEAU IV

	(1)''	(2)
(1)''	0,693	0,601
(2)		0,800

Tout ce processus est résumé dans le diagramme en forme d'arbre (dendrogramme) (fig. 3) :

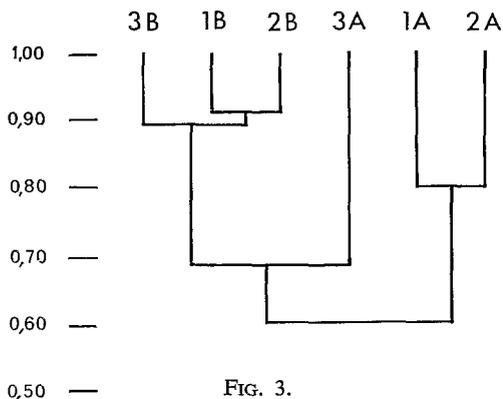


FIG. 3.

où les traits horizontaux correspondent à la moyenne des coefficients de ressemblance des phénotypes qu'ils regroupent (termes diagonaux des tableaux successifs).

Les ressemblances sont ainsi hiérarchisées ; outre le groupe B, la situation très particulière des phénotypes 1 A et 2 A est bien mise en évidence ; le phénotype 3 A se rapproche par contre davantage de ceux de la population B.

CONSTITUTION DE GROUPES PAR LA MÉTHODE NODALE

La méthode nodale utilise des distances, exprimées à partir des indices de ressemblance. Au lieu de partir, comme la méthode précédente, d'éléments les plus ressemblants deux à deux, elle cherche à déterminer l'élément le plus représentatif de l'ensemble (globalement le moins dissemblable de tous les autres éléments) et de constituer autour de lui un groupe central composé d'éléments qui lui sont semblables.

La même opération sera faite sur tous les éléments restants après élimination de ce groupe. Ainsi les regroupements sont conduits par ordre d'excentricité croissante.

Si r_{ij} est la valeur de l'indice de ressemblance, la distance choisie sera :

$$d_{ij} = -\log(r_{ij}) \text{ (logarithmes décimaux).}$$

Le choix de la transformation logarithme deviendra plus loin naturel ⁽¹⁾.

(1) Relativement à une moyenne arithmétique de valeurs, une moyenne géométrique (ou son équivalent moyenne de logarithmes) est d'autant plus élevée que leur ensemble est plus homogène. Pour deux moyennes arithmétiques égales, 11/3, le groupe (1) de 3 distances 1, 2, 8 a une moyenne des logarithmes de $4/3 \log 2$, le groupe (2) de distances 4, 4, 3 a une moyenne des logarithmes de $4/3 \log 2 + 1/3 \log 2$. La moyenne des opposés des logarithmes ($-\log r_{ij}$) pénalisera donc l'hétérogénéité tout en pondérant des distances.

La matrice du tableau I est ainsi transformée en celle du tableau IV.

TABLEAU IV. — Distance $d_{ij} = -\log(r_{ij})$

	1 A	1 B	2 A	2 B	3 A	3 B
1 A	0	0,222	0,097	0,194	0,357	0,216
1 B	0,222	0	0,222	0,041	0,143	0,060
2 A	0,097	0,222	0	0,149	0,167	0,276
2 B	0,194	0,041	0,149	0	0,131	0,046
3 A	0,357	0,143	0,167	0,131	0	0,208
3 B	0,215	0,060	0,276	0,046	0,208	0
Total Σd_{ij}	1,065	0,688	0,911	0,561	1,000	0,805

On constitue des groupes homogènes en partant de l'élément le plus central, le plus représentatif de l'ensemble. Cet élément appelé premier point nodal (ou central) est celui dont la somme des distances aux autres éléments est la plus faible. C'est ici que l'expression de $-\log r_{ij}$ permet en fait de retrouver des produits d'une distance plus directe $1/r_{ij}$, plus appropriée à la recherche d'un centre.

Dans l'exemple ci-dessus, 2 B est ce premier point nodal (cf. dernière ligne du tableau IV), 2 B possède le plus petit total.

Ce premier point étant établi, le regroupement autour de 2 B n'est théoriquement pas encore résolu de façon satisfaisante. Le processus est le suivant : on réunit à 2 B les éléments qui en sont le plus proches (ici 1 B et 3 B) de telle sorte que l'adjonction d'un nouvel élément au groupe constitué n'est jugée acceptable que si l'homogénéité du groupe n'est pas perturbée ; ainsi : 1 B et 2 B sont les plus voisins, la distance moyenne intragroupe est : 0,041

en adjoignant 3 B, la distance moyenne intragroupe est :

$$1/3 (0,041 + 0,060 + 0,046) = 0,049$$

en adjoignant 3 A, la distance moyenne intragroupe devient :

$$0,105.$$

L'adjonction de 3 A accroît considérablement l'hétérogénéité (il fait plus que la doubler), et, en conséquence, le premier groupe est fermé avec 1 B, 2 B et 3 B.

Le premier groupe ne sera définitivement constitué que si tous ses éléments ne sont pas exclus par le deuxième critère (de non-inclusion d'un nouveau élément dans un groupe). Ce critère est : si la distance du nouvel élément à un point du groupe est supérieure à sa distance au deuxième point central autour duquel se constitue le deuxième groupe, il est exclu du premier groupe. Il s'agit là d'un critère qui ne se manie que par essais successifs car le deuxième point nodal est déterminé à partir de la matrice de distances restant après élimination des lignes et colonnes correspondant au premier groupe.

Ici, il reste :

	1 A	2 A	3 A
1 A	0	0,097	0,357
2 A	0,097	0	0,167
3 A	0,357	0,167	0
Total Σd_{ij}	0,454	0,264	0,524

2 A est le deuxième point nodal et l'on voit que 3 A est plus proche de 2 A (0,167) que de 3 B (0,208) ce qui l'exclut du groupe B.

Les mêmes critères de constitution de groupes permettent de rassembler 1 A et 2 A ; 3 A restera un élément isolé.

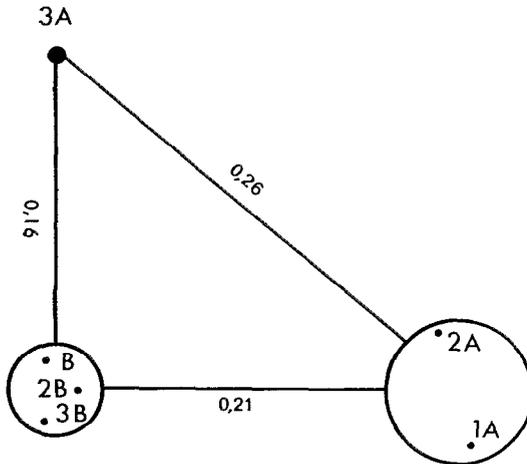


FIG. 4.

Cette analyse des groupes est résumée dans la matrice (des distances intra- et intergroupes), où les groupes sont : (1) (1 B, 2 B, 3 B), (2) (1 A, 2 A) et 3 A, et représentée graphiquement dans la figure 4 ; les diamètres des cercles représentatifs des groupes et les distances entre centres sont proportionnels aux distances lues dans le tableau V.

Cette représentation complète convenablement le dendrogramme.

1° Elle précise à quel niveau il faut arrêter les regroupements (3 A est à exclure de (1)).

2° Elle donne les distances relatives des trois groupes, apportant ce renseignement important que (2) et 3 A sont des modifications de (1) dans des directions différentes et non des perturbations d'un même type moyen A, puisque 2 A et 3 A sont plus distants l'un de l'autre qu'ils ne le sont respectivement de (1).

TABLEAU V. — Distances intra- et intergroupes.

	(1)	(2)	3 A
(1)	0,049	0,213	0,161
(2)		0,097	0,262
3 A			0

ETUDE DES COMPOSANTES PRINCIPALES

La matrice des coefficients de ressemblance, tableau I, est mathématiquement équivalente à la matrice des coefficients d'un ellipsoïde à six dimensions, dont les composantes principales sont les équations des axes principaux dans le système d'axes constitué par les six phénotypes. Chaque caractère est représenté par la valeur de son état dans chacun des six phénotypes, c'est-à-dire ses six coordonnées. L'ellipsoïde est une représentation globale de la dispersion des caractères dans l'espace des phénotypes.

Si les caractères étaient représentés de façon équivalente dans les six phénotypes, l'ellipsoïde serait simplement une hypersphère. Les axes de l'ellipsoïde représenteront donc les directions dans lesquelles les caractères sont réorganisés (ou réassociés) par les phénotypes étudiés.

Plus la longueur d'un axe principal est élevée, plus la réassociation des caractères dans les phénotypes est déterminée par le facteur qu'il représente. Ce facteur peut être par exemple le degré de coordination et d'expression des caractères au cours de la morphogenèse. Ce peut être également un facteur de milieu qui fait que l'évolution adaptative s'est faite dans le sens d'une association d'états des caractères permettant le meilleur ajustement de la plante à son environnement.

L'analyse des composantes principales a un double intérêt pratique :

1° Elle va permettre de caractériser chaque phénotype par un jeu de coefficients.

2° Elle va fournir un nouveau système de variables pour représenter les caractères des populations étudiées. Les nouvelles variables ont le mérite d'être indépendantes, et d'être évaluées quantitativement pour l'importance avec laquelle elles sont responsables de l'organisation des corrélations du tableau I.

Désignons par X_{1A} , X_{1B} , X_{2A} , X_{2B} , X_{3A} , X_{3B} les coordonnées constituées par les phénotypes. Les équations des composantes principales sont :

$$Y_1 = a_{11} X_{1A} + a_{12} X_{1B} + a_{13} X_{2A} + a_{14} X_{2B} + a_{15} X_{3A} + a_{16} X_{3B}$$

$$\dots$$

$$Y_6 = a_{61} X_{1A} + a_{62} X_{1B} + a_{63} X_{2A} + a_{64} X_{2B} + a_{65} X_{3A} + a_{66} X_{3B}$$

et les longueurs relatives des axes sont exprimées en p. 100 :

$$\alpha_1 + \alpha_2 + \alpha_3 + \dots + \alpha_6 = 100 \%$$

Le tableau VI donne les coefficients a_{ij} des trois premières composantes et les valeurs α .

Ces trois composantes sont à elles trois responsables de 95 % de la structure d'ensemble, et les facteurs déterminants de l'organisation des ressemblances entre les phénotypes sont à rechercher.

La première composante est une combinaison entièrement additive des phénotypes, elle exprime cette communauté de base des plantes étudiées.

Les trois composantes sont seules données.

TABLEAU VI. — Composantes principales responsables des corrélations de rang entre les six échantillons, du tableau I

Echantillons	1 ^{re} composante	2 ^e composante	3 ^e composante
1 A	+ 0,82	+ 1,00	- 0,51
1 B	+ 0,96	- 0,53	- 0,18
2 A	+ 0,87	+ 0,92	+ 0,39
2 B	+ 1,00	- 0,34	- 0,11
3 A	+ 0,85	- 0,28	+ 1,00
3 B	+ 0,93	- 0,57	- 0,53
α %	75 %	12 %	8 %

Les deux autres composantes ont par contre des coefficients bien plus originaux. Représentons dans un système d'axes orthonormés les phénotypes par les coordonnées constituées par leurs coefficients dans chacune des composantes ; on obtient la figure suivante (fig. 5) :

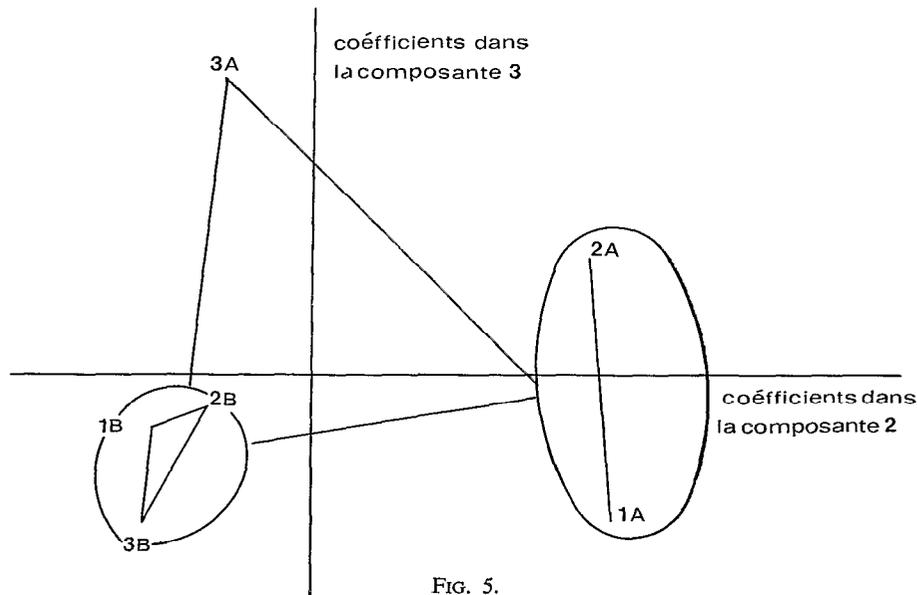


FIG. 5.

Les phénotypes qui traduisent de façon analogue les facteurs de réassociation des caractères (composantes principales) ont des coefficients voisins, et sont regroupés spatialement.

Cette représentation de l'analogie de comportement des phénotypes est en parfait accord avec la structure du dendrogramme et les groupes de la méthode nodale.

On obtient cependant quelques informations complémentaires :

1° Ce sont deux facteurs indépendants qui séparent respectivement les caractères de 3 *A* et du groupe de phénotypes (2) d'avec le groupe (1).

2° La différenciation du groupe de phénotypes (1) d'avec le groupe (2) est plus importante que de (1) d'avec (3) dans le rapport de 12 à 8.

ANALYSE DES CORRESPONDANCES

L'analyse des correspondances est une analyse en composantes principales dans laquelle les indices de ressemblance sont choisis de telle sorte qu'une distance du χ^2 soit établie, ceci permet une représentation directe sur les mêmes graphiques soit de l'espace des caractères soit de l'espace des phénotypes.

Ces indices conduisent à une pondération des caractères telle que :

(a) la ressemblance entre deux phénotypes est renforcée quand ils ont le même état d'un caractère rare,

(b) l'originalité d'un état d'un caractère dépend des états des autres caractères du phénotype considéré. L'état faible d'un caractère sera davantage mis en valeur s'il se situe dans un individu dont les autres caractères ont des états de valeur plutôt élevée.

A cela près les représentations se lisent comme celles des composantes principales.

Conclusions

L'exemple, choisi pour sa clarté, a permis de présenter diverses techniques d'analyse des groupes présents dans un ensemble de données. Toutes les méthodes proposées conduisaient ici à la même description finale. Cette convergence n'est pas le résultat automatique d'une équivalence générale des méthodes (cf. proposition, p. 12). En effet, chacune utilise des processus distincts qui répondent à des objectifs initiaux différents.

Les dendrogrammes recherchent des schémas presque phylogéniques (ils peuvent le devenir avec l'adjonction de quelques hypothèses, et l'interprétation les désigne alors sous le nom de cladogrammes).

La méthode nodale recherche davantage à établir une classification, en construisant d'abord des groupes les plus représentatifs possible. Elle permet de créer des niveaux de séparation dans la filiation globale du dendrogramme, et d'en réaliser une configuration spatiale lisible.

Les dendrogrammes paraissent souvent s'organiser autour de facteurs initiaux déterminants qui extraient les premières associations tandis que la méthode nodale décrit une ressemblance globale statique. Des groupes du dendrogramme se dégagent ainsi des causes d'association, qui s'explicitent ultérieurement sous forme de composantes principales.

Ainsi, les descriptions données par ces méthodes sont complémentaires, et non redondantes. C'est le défaut de l'exemple choisi, (contrepartie de son avantage de clarté) que d'insister sur l'extrême cohérence des descriptions. L'ensemble de départ étudié est si nettement structuré qu'il n'en existe qu'une interprétation, quel que soit le point de vue. Il n'en est pas moins vrai que l'interprétation s'est progressivement renforcée en passant d'une méthode à la suivante ; cela ne les classe pourtant pas dans un ordre d'information rigoureusement croissant.

Mathématiquement, l'analyse par composantes principales semble bien la plus complète, le biologiste sera cependant souvent heureux de retrouver des schémas plus proches de sa préoccupation initiale et d'interprétation plus habituelle, par les dendrogrammes ou les groupes de la méthode nodale.

Nous expliciterons dans les cas particuliers analysés tout au long de cette étude les éléments de raisonnement que nous fournit chaque méthode.

DESCRIPTION ET ANALYSE DES PRINCIPAUX TYPES DE POPULATIONS NATURELLES

Les prospections faites en Afrique de l'Est nous permettent de schématiser les situations les plus remarquables. Celles-ci ont pu être décelées dès le dépouillement des données de la première prospection (1967) ce qui a permis l'analyse plus fine des zones qui se sont révélées intéressantes, grâce à une deuxième prospection bien orientée. Il y a là, nous semble-t-il, une démarche qu'il convient de systématiser, tout programme de prospection devant être établi en deux temps :

1. prospection conduisant à un échantillonnage systématique, dont le dépouillement permet le repérage de nœuds de variabilité particuliers,
2. deuxième prospection à objectif spécifique orienté convenablement par les données de l'analyse de l'échantillonnage systématique.

Le dépouillement de la première prospection doit associer aux analyses cytologiques et aux observations directes l'élaboration d'une cartographie statistique et une réflexion analogue à celle de la génétique des populations pour en permettre une interprétation sensée.

DÉCOUPAGE DES ZONES DE VARIABILITÉ DES POPULATIONS NATURELLES D'AFRIQUE DE L'EST

Cette étape permettra, par les méthodes objectives de l'analyse statistique, d'explicitier les notations visuelles par lesquelles nous avons commencé apportant ainsi de nouveaux éléments de description.

Les deux cartes de prospections (fig. 6 et 7) permettent de situer les différents échantillons (dont la localisation précise est déterminée sur nos carnets de route).

Tous les prélèvements de la première prospection sont repérés par un numéro précédé de la lettre K ; ceux de la deuxième prospection sont précédés des lettres KK ou T suivant qu'ils ont été prélevés au Kenya ou en Tanzanie. Quand aucune lettre ne précède les numéros c'est qu'une seule prospection est en cause sans ambiguïté.

Lors de la première prospection nous avons prélevé, dans chaque population manifestement polymorphe, au moins un représentant de chaque phénotype marquant. Pour les populations d'apparence sans variabilité, une touffe était généralement prélevée, sauf dans un certain nombre de cas :

1° où nous avons prélevé systématiquement plusieurs touffes pour pouvoir tester l'homogénéité à Adiopodoumé,

2° où les populations uniformes s'étendaient en bord de route sur plusieurs kilomètres, auquel cas nous avons systématiquement échantillonné plusieurs points.

ORGANISATION ÉVOLUTIVE D'UN GROUPE AGAMIQUE

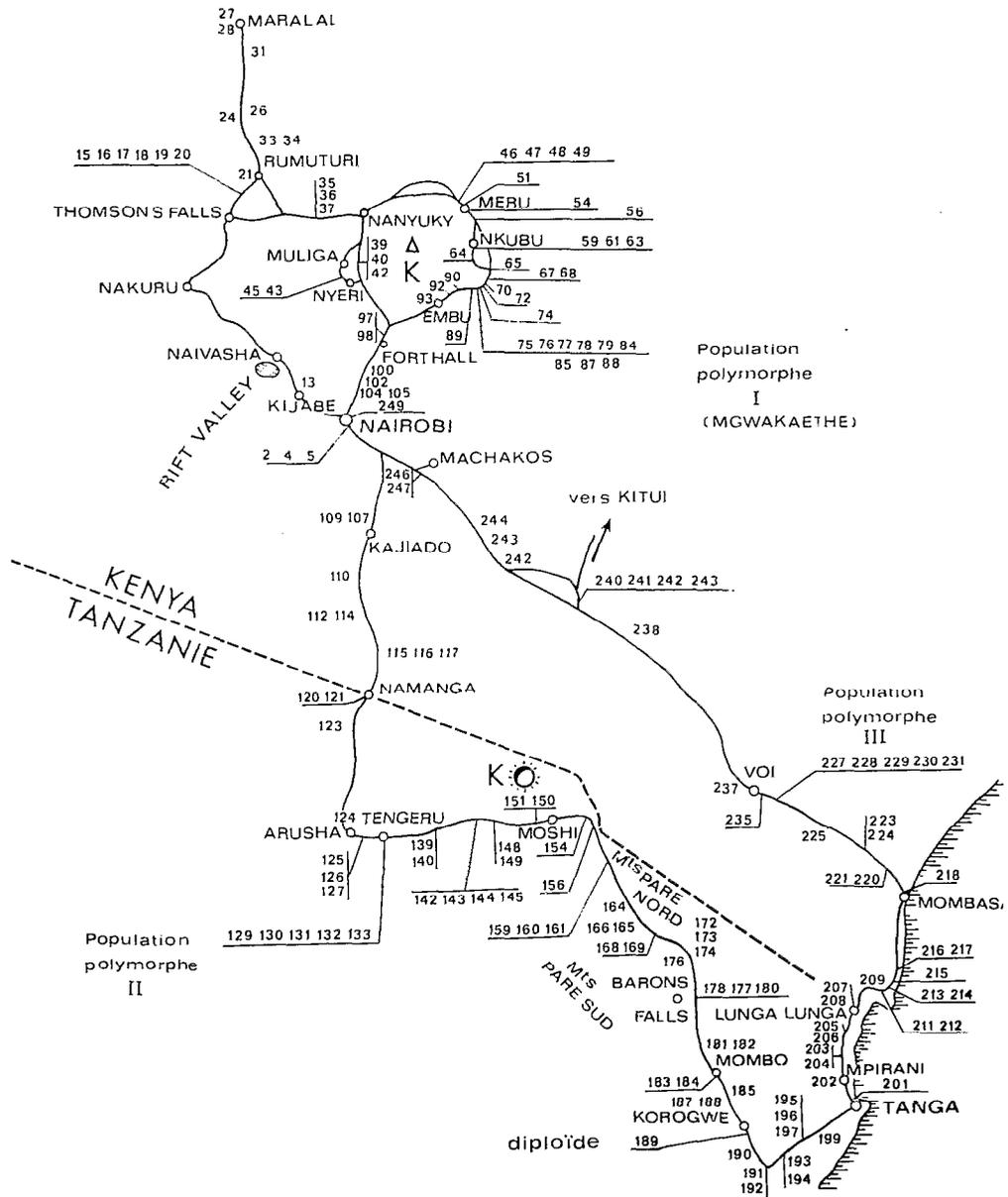


FIG. 6. — Prospections. Juillet 1967. Afrique de l'Est (n° K).
Chaque numéro correspond à une touffe prélevée lors de la prospection.

Variabilité d'ensemble

A partir de l'observation des caractères des divers clones, effectuée dans la même collection à Adiopodoumé, l'analyse des correspondances ⁽¹⁾ permet une représentation globale de la dispersion des différentes formes.

Cette représentation extrait les éléments les plus représentatifs de la variabilité à partir de 50 caractères différents, pouvant présenter 5 états distincts. Ceci représente l'étalement maximum que l'on peut

⁽¹⁾ Cette analyse a été faite par M^{me} R. RÉNÉ en liaison avec le laboratoire de M. BENZECRI (I. S. U. P.)

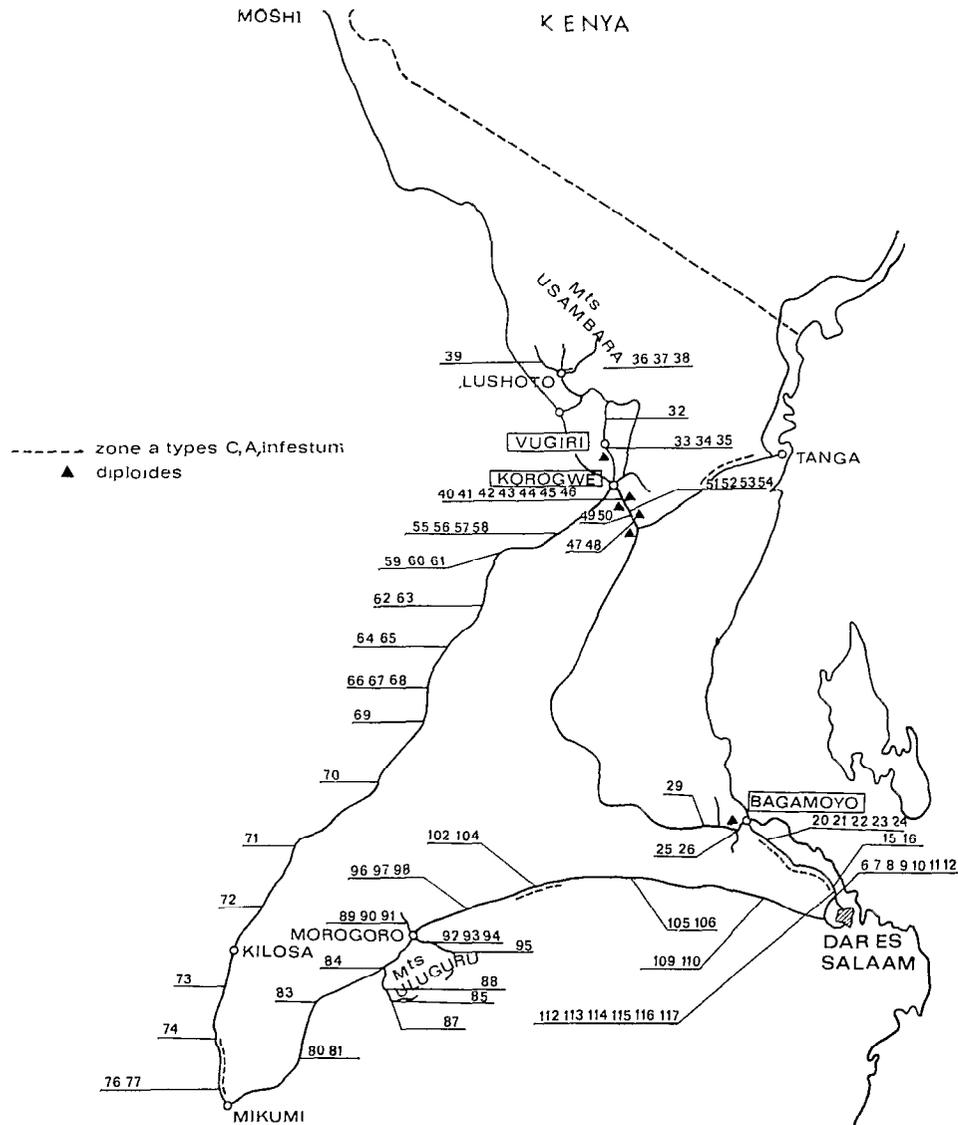


FIG. 7. — Prospections Tanzanie. Février 1969 (n^{os} KK et T).
Chaque numéro correspond à une touffe prélevée lors de la deuxième prospection.

avoir dans une représentation tirée de l'espace à 50 dimensions (50 caractères) de la description complète. Elle ne concerne que les éléments de la prospection de 1967.

La figure 8 associe les états des caractères les plus déterminants aux emplacements des échantillons.

L'expression de la variabilité de l'Afrique de l'Est est ainsi manifeste. Les régions prospectées sont d'une diversité géographique incomparablement supérieure à celle de Côte d'Ivoire, aussi convient-il de décomposer la figure 8 suivant des étendues géographiques plus restreintes.

Décomposition par régions de la variabilité

RÉGION DE MARALAL-THOMSON'S FALLS

Cette zone correspond à deux régions marginales de présence de *Panicum maximum* au Kenya. Rumuruti est un point charnière qui sépare deux milieux, différents, chacun très homogène. Rumuruti et Maralal sont distants d'environ 60 km.

La figure 9 représente, à partir de la figure 8, la dispersion des échantillons de cette région. La variabilité y est aussi restreinte qu'en Côte-d'Ivoire. La légère dispersion est due à des états peu différents pour les intensités de pilosité (séparant pileux de très pileux).

FIG. 9. — Maralal Thomson's Falls. Zone occupée par les populations de Maralal dans l'espace des deux premières composantes de l'analyse des correspondances (fig. 8). On voit que cette aire est très restreinte.

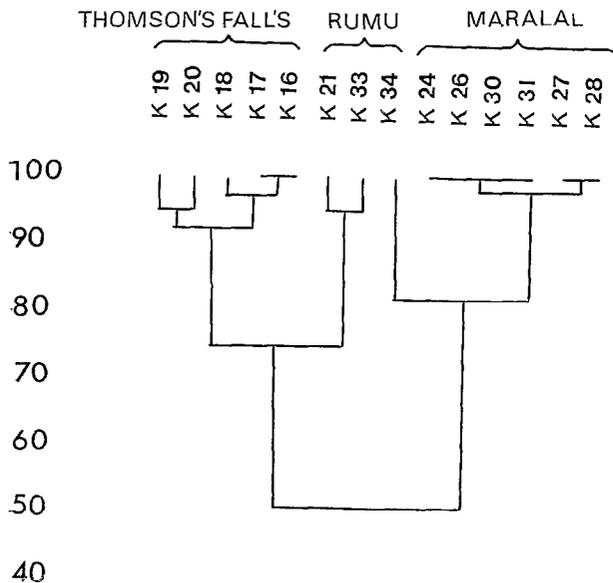
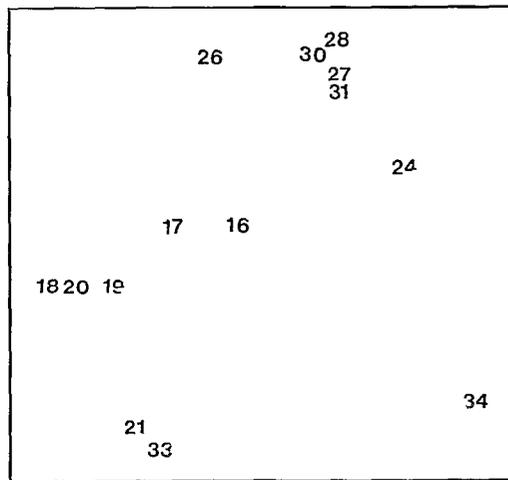


FIG. 10. — Région Maralal Thomson's Falls. Dendrogramme des phénotypes de la zone de Maralal. On note l'existence de deux groupes très homogènes, bien séparés (Thomson's Falls et Maralal) et des éléments de transition sans cohésion de la région de Rumuruti. Ce peut être soit des colonisateurs issus d'autres populations non représentées ici, soit des structures hybrides entre les formes de Maralal et de Thomson's.

L'analyse des mesures (variables quantitatives) par l'indice de proximité (fig. 10) manifeste rigoureusement la même structure. Nous nous trouvons bien en présence d'entités parfaitement définies.

Cette dernière représentation apporte des détails plus fins, regroupant les échantillons à partir de leur localisation précise. K27, K28 sont les seuls clones de Maralal même, les autres ont été prélevés en de petites stations très isolées, comportant seulement quelques touffes, non loin de la piste. De même K17, K16 et K18 sont prélevés en un point différent de K19 et K20 (distincts), K18 est cependant pris de l'autre côté de la piste par rapport à K17, K16.

Ces analyses ayant été réalisées à partir des clones obtenus après quatre multiplications successives dans les collections d'Adiopodoumé, il est remarquable de constater à quel point ces multiplications végé-

tatives ont conservé avec précision des originalités quantitatives très fines. Ceci n'est pas sans rappeler les résultats de l'étude de la différenciation des types II de Côte d'Ivoire (que nous verrons plus loin).

Région d'Amboselli

Cette région est d'une étendue du même ordre de grandeur que celle de Rumuruti à Maralal, et au moins aussi homogène. Les populations rencontrées sont généralement monomorphes ; deux d'entre elles paraissent hétérogènes, construites sur deux phénotypes distincts, et également abondants (population K109, K107 et population K115, K116, K117).

L'analyse des correspondances (fig. 11) met en évidence deux groupes de phénotypes, non liés au voisinage géographique. L'analyse quantitative (fig. 12) dissocie ces groupes, ajoutant à la séparation des types qualitatifs celle des localisations.

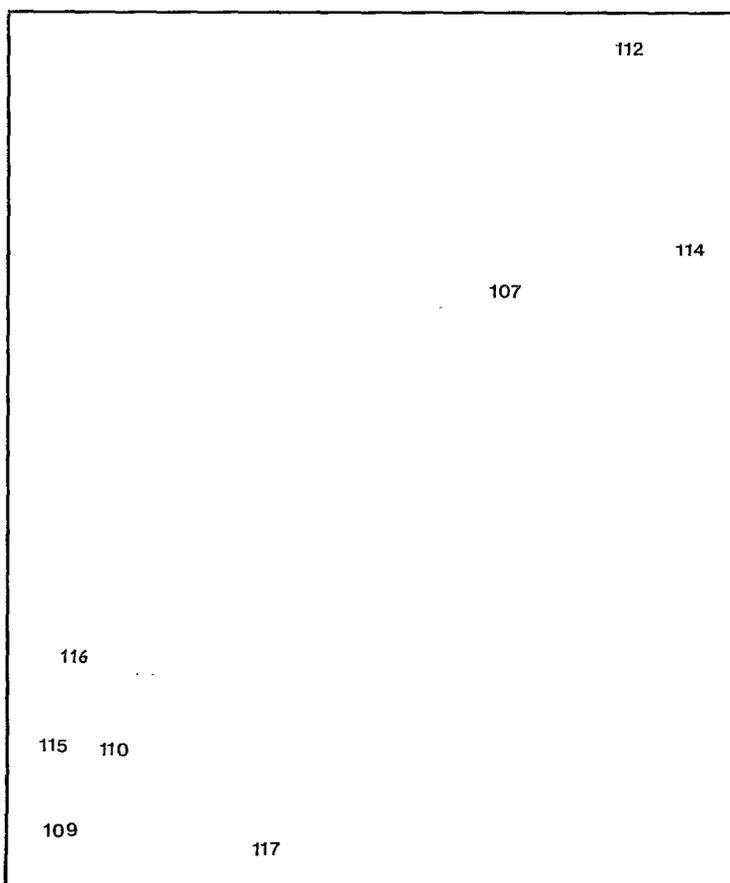


FIG. 11. — Amboselli. Zone occupée par les populations de l'Amboselli dans l'espace des deux premières composantes de l'analyse des correspondances (fig. 8). Cette aire est encore très restreinte et disjointe en deux groupes bien séparés.

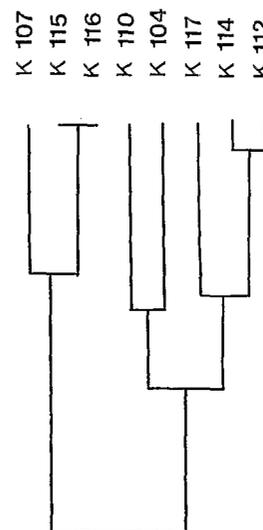


FIG. 12. — Région de l'Amboselli. Analyse sur les mesures (par l'indice de proximité) des phénotypes de l'Amboselli. La dispersion est grande et ce dendrogramme ne regroupe pas étroitement des éléments dispersés par l'analyse des correspondances sur les caractères. Ceci montre que la différenciation quantitative s'ajoute aux différences qualitatives pour créer la variabilité d'ensemble de la région.

K110, K109 ont bien le même type mais n'appartiennent pas à la même population et se sont différenciés quantitativement.

Les échantillons du même type K115, K116 en sont séparés (ils sont prélevés dans un site différent) mais ne se dissocient pas l'un de l'autre (appartenance au même milieu).

Ces données brossent le tableau d'une répartition de deux types dans une même région, qui s'ins-

tallent un peu aléatoirement, mais continuent à se différencier quantitativement en fonction du milieu particulier où ils se trouvent. Cet aspect correspond à une colonisation d'un même milieu par deux phénotypes distincts, dont chacun se spécialise ensuite indépendamment suivant les circonstances.

Région de Korogwe

Cette région d'une étendue comparable aux précédentes est, géographiquement, largement plus hétérogène puisqu'elle correspond aux contreforts des monts Usambara. Les *Panicum* y sont très abondants. Tous sont d'un port très vigoureux.

La figure 13 nous montre une variabilité beaucoup plus restreinte que l'hétérogénéité du milieu ne permettrait d'imaginer. Les formes les plus différentes sont même moins séparées que les deux types d'Amboselli.

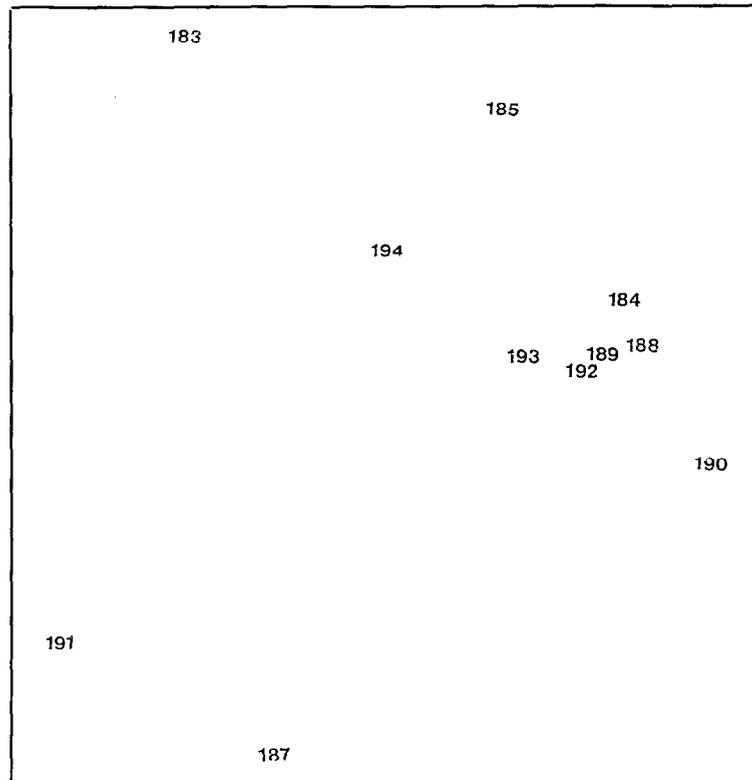


FIG. 13. — Korogwe. Zone occupée par les populations de Korogwe dans l'espace des deux premières composantes de l'analyse des correspondances (fig. 8). L'aire couverte est plus étendue que celle des zones précédentes (fig. 9 et 11), la dispersion n'est pas structurée en groupes distincts.

Si l'on isole les deux échantillons K191 et K187, la variabilité semble très étalée en un nuage de points peu structurés. Nous précisons cette analyse par l'étude des dendrogrammes construits tant à partir des caractères (variables qualitatives) (fig. 14 et 15) que des mesures (variables quantitatives) (fig. 16). Les diverses pondérations des caractères donnent des représentations différentes (contrairement aux situations précédentes).

Nous sommes, cette fois, loin de la lisibilité habituelle des structures précédentes. La méthode nodale (dont nous n'avons pas eu à rapprocher les résultats jusqu'ici car elle manifestait avec la même netteté les évidences des dendrogrammes) ne permet aucun regroupement pour les caractères qualitatifs ; pour les caractères quantitatifs on obtient la figure 17 (K189 est le premier point central).

Aucune identification de types, ni de milieu ne permet la constitution de groupes ⁽¹⁾. Tous les phéno-

⁽¹⁾ Cette absence de description stable exclut une structure définie de cet ensemble de plantes, si l'on nous accorde nos propositions méthodologiques (p. 12).

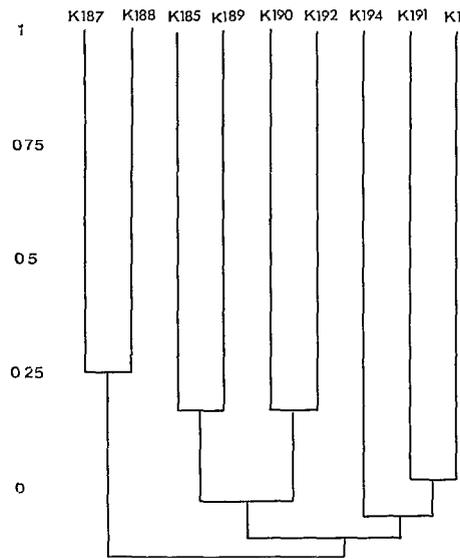


FIG. 14. — Indice de Smirnov.

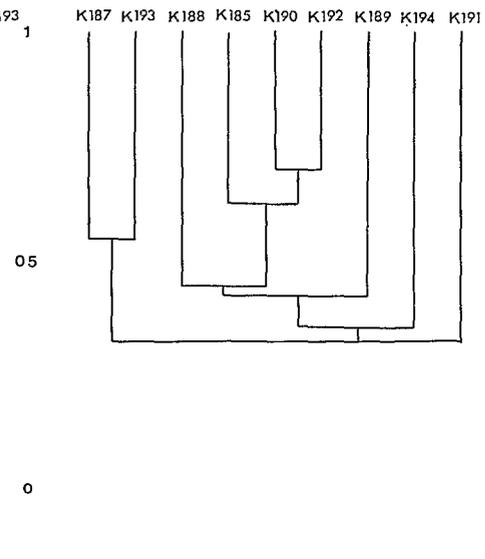


FIG. 15. — Indice de Rogers Tanimoto.

L'analyse des caractères ne permet pas d'obtenir une description en groupes stables ; il suffit, avec les mêmes notations, de changer d'indice de ressemblance pour que la structure décrite diffère. Ceci n'avait pas lieu dans les régions précédentes (Maralal-Amboselli).

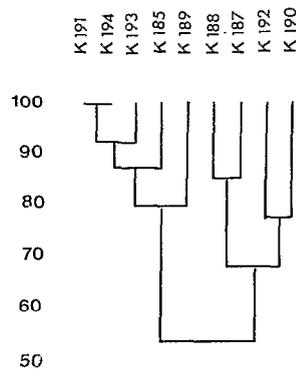


FIG. 16. — Dendrogramme.

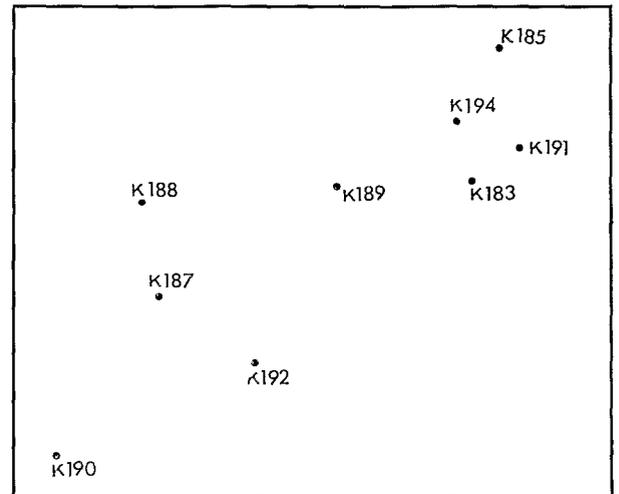


FIG. 17. — Méthode nodale.

La représentation par les mesures (variables quantitatives) ne recouvre pas celle des caractères (fig. 14 et 15). Là encore il y a incohérence des représentations déniaient une structure marquée de la variabilité. Remarquons la position centrale de la forme diploïde de cette représentation. En aucun cas, la diploïdie ne conduit à l'exclusion de K189 du groupe.

types échantillonnés ont une ressemblance entre eux, de l'ordre de la ressemblance moyenne obtenue en associant au hasard (compte tenu de leur fréquence) les caractères différentiels disponibles sur les phénotypes de l'ensemble des populations étudiées. Il est remarquable que l'élément central (K189) obtenu dans l'analyse des caractères quantitatifs soit le seul phénotype normalement sexué.

Ainsi dans cette région, la seule de toutes celles étudiées par la prospection de 1967, où une forme sexuée ait été trouvée, la variabilité (malgré un milieu très divers) y est *modérée*, avec des caractéristiques nouvelles qui font penser à des recombinaisons, caractère par caractère, des différents états.

Régions de Tengeru et Meru-Embu

Dans ces deux régions, d'une diversité de paysages comparable à la région précédente, la variabilité couvre presque la totalité de celle de l'ensemble de la prospection (fig. 18 et 19).

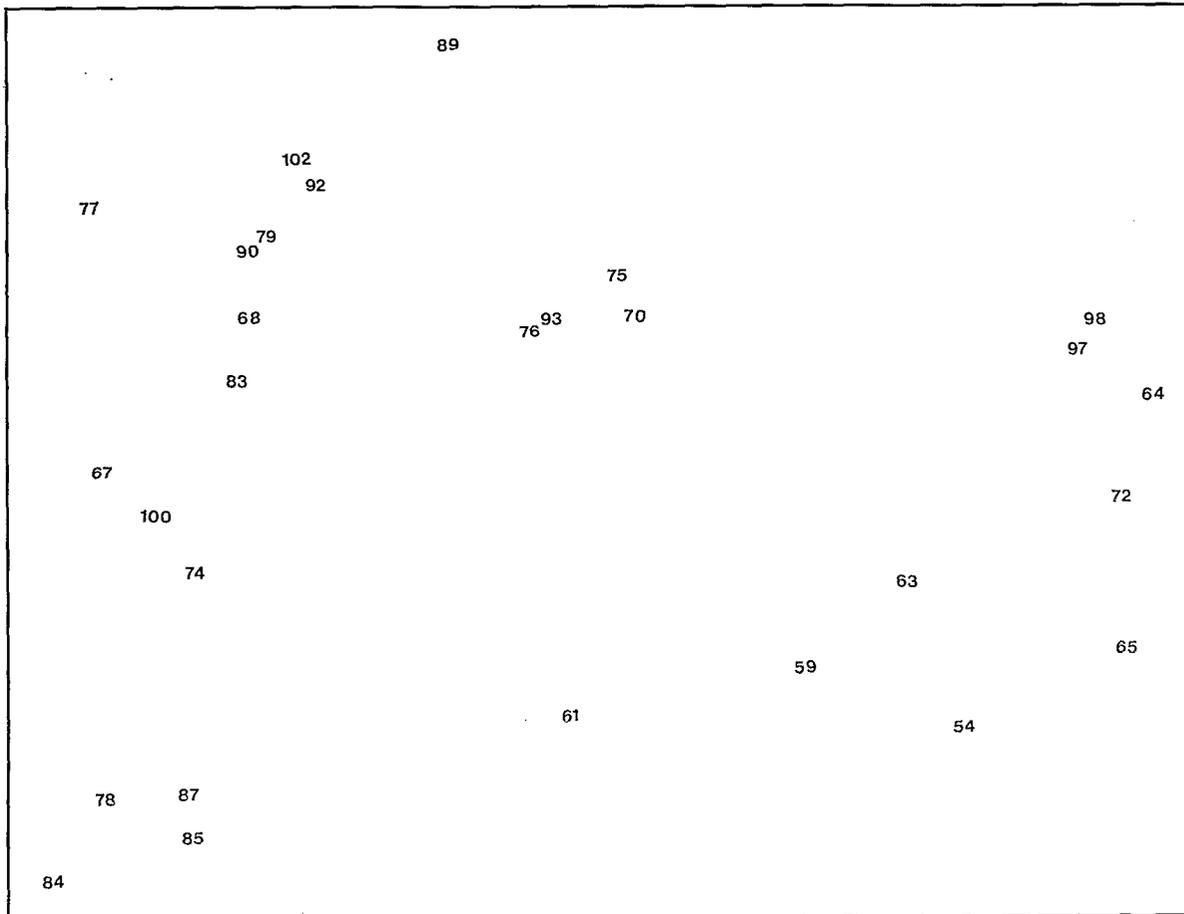


FIG. 18. — Zone de Meru-Embu dans l'espace des deux premières composantes de l'analyse des correspondances (fig. 8). Cette région recouvre presque l'ensemble de la variabilité obtenue dans toute la prospection. Le n° 83 correspond au *Panicum infestum*.

Cette variabilité est construite sur des populations souvent polymorphes, dont les variants qualitatifs marqués sont facilement repérables. Comme la comparaison avec les cartes de prélèvement (ou l'ordre des numéros) le démontre, les types morphologiques ne sont pas associés à des localisations particulières.

L'analyse quantitative par l'indice de proximité (fig. 20 et 21 pour la région de Tengeru) continue l'émiettement régional des types qualitatifs (comme dans l'Amboselli) mais cette fois à plus grande échelle.

Dans chacune de ces deux régions, des phénotypes particuliers des *maximae* ont été récoltés (*Panicum infestum* et *Panicum trichocladum*) ; les nombres chromosomiques et les caractères de l'apomixie y sont identiques à ceux du *Panicum maximum* (cf. thèse de COMBES).

Dans la partie centrale de la région de Meru-Embu (Mgwa-Kaethe) une population très polymorphe, particulière, était nettement structurée, avec un *Panicum infestum* et une forme d'apparence hybride (type C) entre ce taxon et un *Panicum maximum* de la même station (type A). D'autres formes de *Panicum maximum* sont présentes.

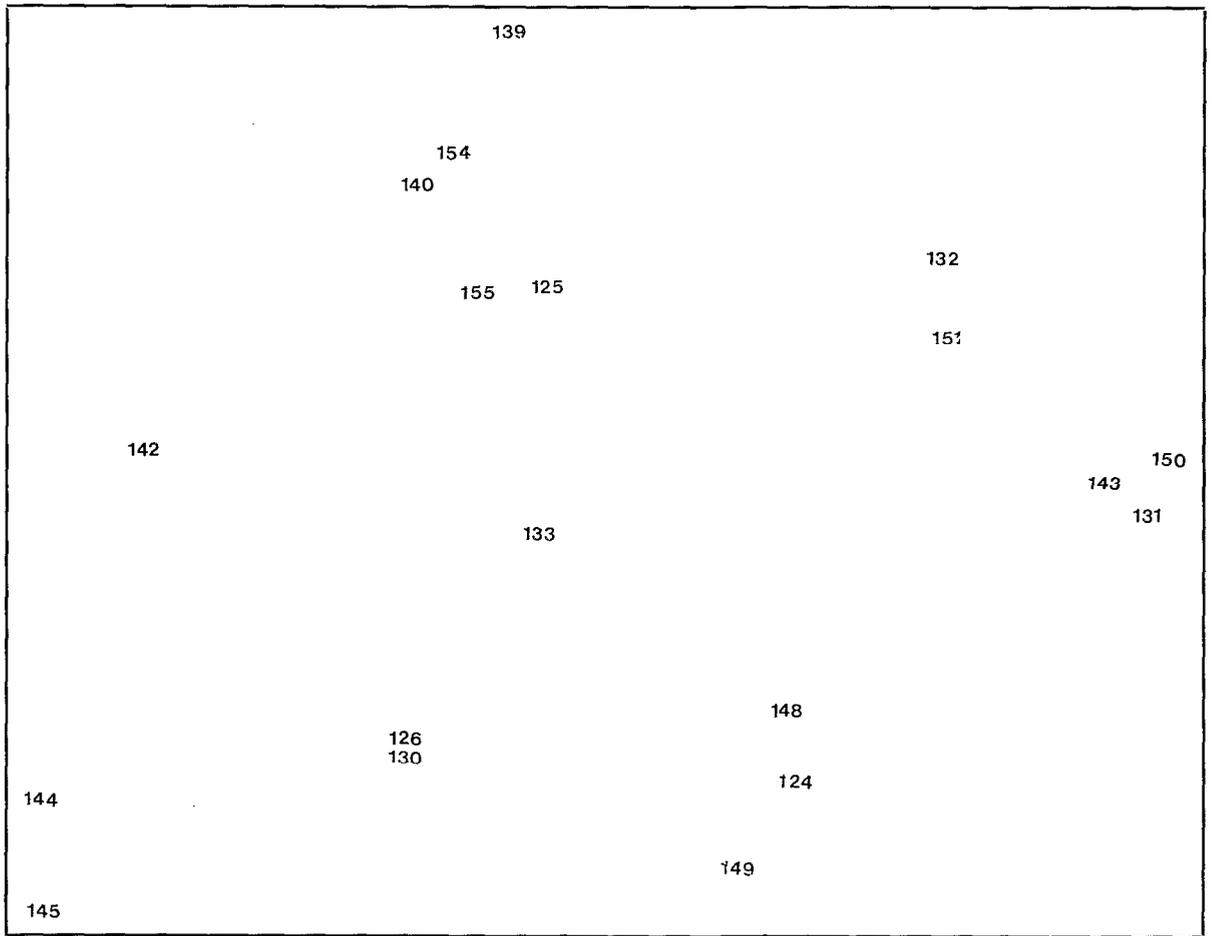


FIG. 19. — Zone de Tengeru dans l'espace des deux premières composantes de l'analyse des correspondances (fig. 8).
Même ampleur de la variabilité que dans la région de Meru-Embu.

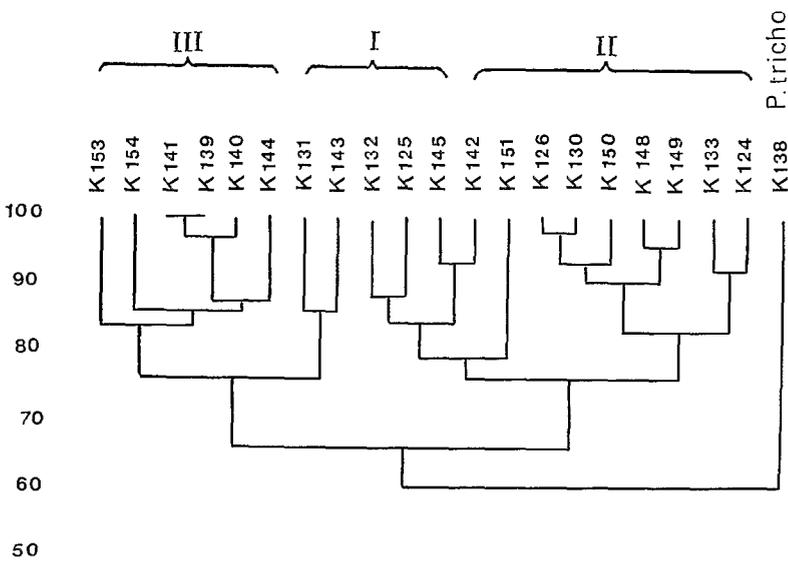


FIG. 20. — Dendrogramme (indice de proximité). Originalité de K138 (*Panicum trichocladum*), dans la représentation par dendrogramme de l'indice de proximité (mesures) ; populations de Tengeru.

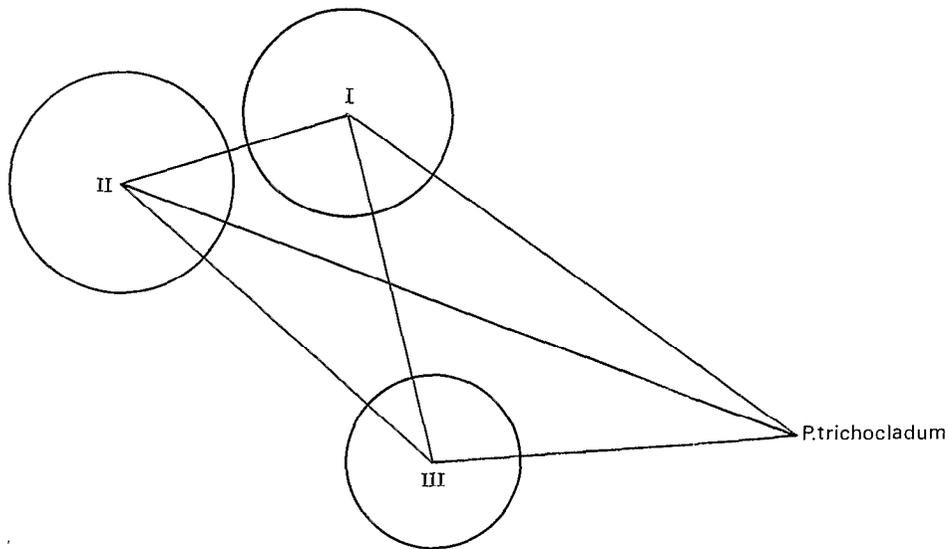


FIG. 21. — Méthode nodale (indice de proximité) région de Tengeru. La représentation par la méthode nodale, confirme le caractère singulier de K138 (*Panicum trichocladium*). Les constituants des groupes I, II, III sont définis sur la figure 20.

Les figures 22, 23, 24, 25, 26 témoignent de la rigueur de la structuration de cette population et incorporent le représentant des *Panicum infestum* à l'ensemble, par l'intermédiaire des types C (K77, K79). Ceux-ci se retrouvent ailleurs en Afrique de l'Est.

L'essentiel de la variabilité de l'Afrique de l'Est nous semble suffisamment représenté par les quatre types de régions ainsi délimitées, extraites de la prospection de 1967 qui a été ainsi quadrillée (cf. R. RÉNÉ, J. PERNÈS, D. COMBES 1970 ; R. RÉNÉ 1971).

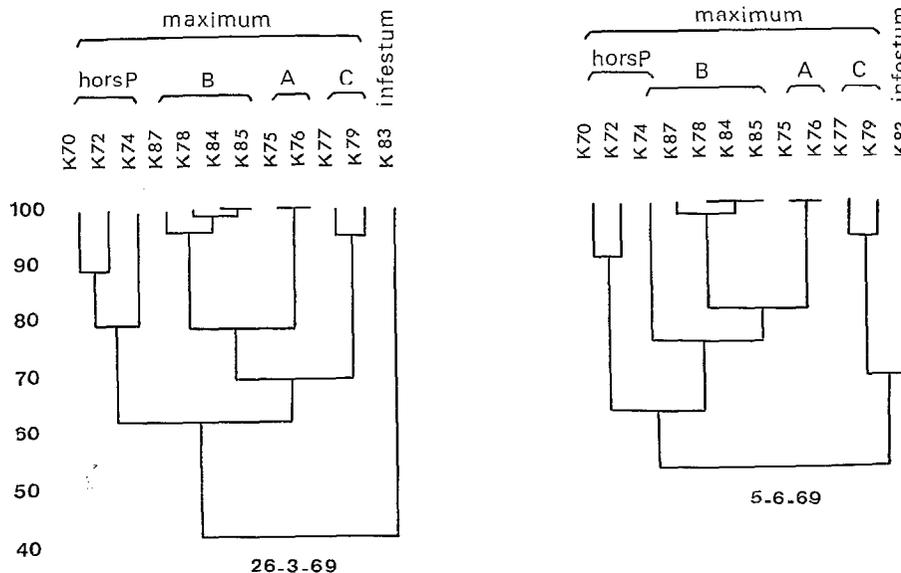


FIG. 22 et 23. — Indices de proximité établis pour 2 dates de mesure.

Meru-Embu. Ces représentations faites à partir des mesures réalisées à deux dates différentes montrent la cohérence des groupes constitués et la difficulté des types C à se classer (esquissant leur caractère hybride entre *maximum* et *infestum* ; il y a une sorte de « résonance » entre les deux positions).

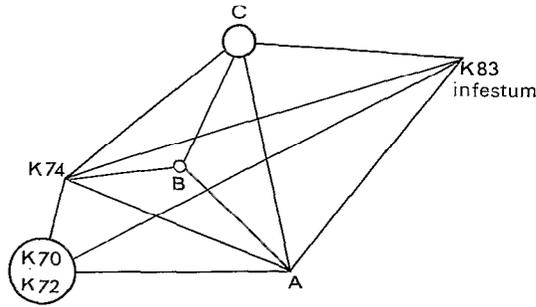


FIG. 24. — Indices de proximité (méthode nodale). L'analyse nodale de la même matrice de ressemblance que celle qui a servi à la construction des figures 22 et 23, sépare les groupes fondamentaux et isole K83 (*Panicum infestum*) Meru-Embu.

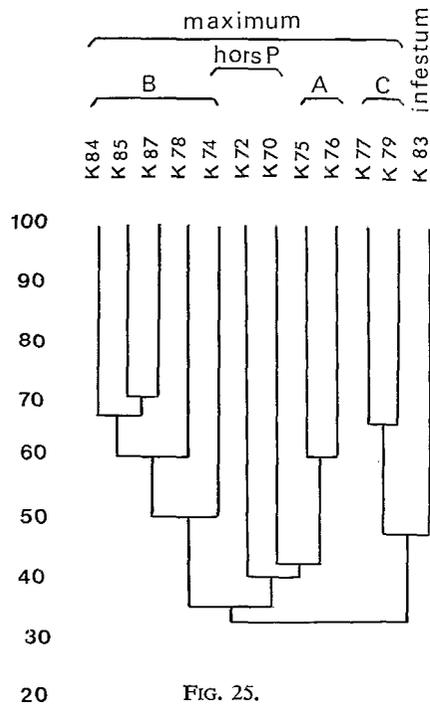


FIG. 25.

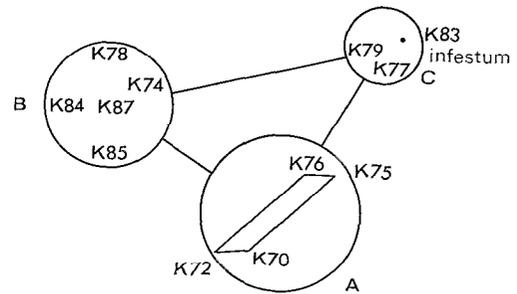


FIG. 26.

FIG. 25 et 26. — Caractères indice Rogers Tanimoto (méthode nodale).

Analyse des caractères (Meru-Embu). On retrouve les mêmes groupes que dans toutes les analyses précédentes. Cette fois (deuxième position possible) K83 (*Panicum infestum*) est intégré aux formes C (K77, K79).

LES POPULATIONS VOISINES DES DIPLOÏDES SEXUÉS

La recherche, dans les populations naturelles, des formes diploïdes, n'est pas chose aisée. COMBES décrit des critères d'identification de l'état diploïde qui ne constituent que des indices par rapport à l'état des formes tétraploïdes voisines.

Deux sites de diploïdes ont été découverts, seul celui de Korogwe déjà mentionné est associé à une variabilité évidente. La forme diploïde de Bagamoyo et le tétraploïde associé correspondent à des adaptations tellement précises à la survie dans les zones de marais, qu'elles constituent un type unique dans le taxon *Panicum maximum*.

Dans l'analyse suivante nous renverrons au travail de COMBES pour la description des formes diploïdes

et nous nous consacrerons au tri objectif de la variabilité d'ensemble de tous les diploïdes et tétraploïdes associés que nous avons pu étudier, à partir des caractères (variables qualitatives) déjà utilisés.

La dispersion et la variabilité ne sont pas mesurées par des variances mais par des mesures d'hétérogénéité des groupes que l'analyse statistique constitue (distances inter et intragroupes, niveaux de ressemblance, pourcentage de la dispersion, d'ensemble attribuable à chaque composante).

L'usage simultané que nous ferons des diverses techniques statistiques nous invitera à dégager les significations propres à chaque méthode.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les plantes étudiées proviennent d'échantillonnages des diverses populations rencontrées au cours de nos deux prospections effectuées en Tanzanie en juillet 1967 et janvier 1969. Les plantes ont été rapportées sous forme d'éclats de souche et donc multipliées végétativement à la station ORSTOM d'Adiopodoumé en Côte d'Ivoire.

La description comparée des caractères des diverses plantes a été effectuée à l'aide de l'indice de similitude de Rogers et Taminoto et diverses méthodes de regroupement de la taxinomie numérique (SOKAL et SNEATH 1960).

LOCALISATION DES POPULATIONS DIPLOÏDES (fig. 26)

Elles se situent toutes dans la région Nord-Est de la Tanzanie dans une zone de pluviométrie annuelle de 1 000 à 1 500 mm.

Le groupe le plus important est situé dans la région de Korogwe. Il s'agit en fait d'une seule population à peu près continue s'étendant environ sur 50 km² au milieu de plantations de sisal à basse altitude (100 à 200 m). Les prélèvements ont été faits en quatre points situés à quelques kilomètres de distance les uns des autres. Nous donnons le numéro et le nombre de plantes prélevées (entre parenthèses) dans le tableau ci-dessous.

Prélèvements	Plantes diploïdes	Plantes tétraploïdes
1	T40 à T44 (5)	T45, T46 (2)
2	T47 à T48 (2)	0
3	T49 à T50 (2)	0
4	T51 à T54 (4)	0

La deuxième population diploïde rencontrée se situe à environ 30 km de celle-ci (Vugiri, monts Usambara). On peut donc penser qu'elle s'y rattache mais les phénotypes sont différents, comme nous le verrons. D'autre part, l'altitude est plus élevée (env. 900 m) et les plantes sont localisées sur une pente assez raide, dans une savane arborée. Nous avons prélevé trois plantes : T33, T34, T35.

A quelques kilomètres de là, une plante tétraploïde a été prélevée : T32.

En fait les deux ensembles Korogwe-Vugiri constituent une grande population dont les contreforts montagneux des monts Usambara constituent les frontières naturelles. C'est notre incapacité à suivre intégralement cette population qui nous la fait artificiellement séparer.

Enfin nettement plus au sud, près de Bagamoyo nous avons rencontré dans une zone marécageuse de l'estuaire du fleuve Kingoni une autre population diploïde, avec des tétraploïdes en mélange (T25-tétraploïde, T26-diploïde). Cette population se situe à environ 300 km des précédentes dans un milieu tout à fait différent, très humide et très souvent inondé.

Dans toutes ces régions, les populations sont constituées de zones à peuplement dense de superficie de l'ordre de l'hectare, séparées par des bandes de quelques kilomètres où l'espèce n'est présente que sous forme de touffes assez isolées ne constituant pas un peuplement dominant ; aucune barrière infranchissable ne sépare les unes des autres ces populations.

DESCRIPTION COMPARÉE DES DIVERSES PLANTES

Nous avons introduit dans cette comparaison un certain nombre de plantes tétraploïdes récoltées à proximité des plantes diploïdes. Ce sont les plantes T25, T32, T45 et T46 dont il a déjà été question. Nous y avons également inclus les plantes T55, T56, T57 récoltées à 30 km au Sud-Ouest de Korogwe (route de Kilosa) afin de voir comment elles se situaient par rapport aux autres.

Enfin, nous avons éliminé de la comparaison des plantes diploïdes qui n'avaient pas fleuri, donc pour lesquelles les observations étaient incomplètes.

La comparaison deux à deux de toutes les plantes est faite par l'indice de similitude de ROGERS et TANIMOTO. Les indices de tous ces couples de plantes ont été reportés dans la matrice du tableau VII.

TABLEAU VII. — Indices de similarité (diploïdes et tétraploïdes de Korogwe et Bagamoyo).
L'indice choisi est l'indice de ROGERS et TANIMOTO.

	T25	T26	T32	T34	T35	T40	T41	T42	T44	T45	T46	T47	T48	T49	T50	T51	T52	T53	T55	T56	T57
T25		75	30	24	24	37	37	37	35	24	23	44	37	38	40	38	29	32	40	33	38
T26			33	26	26	40	38	38	33	26	23	40	38	37	35	37	33	30	35	33	33
T32				44	45	33	29	33	35	58	42	37	33	42	40	37	42	37	37	38	37
T34					78	40	37	42	45	35	37	44	45	53	45	45	45	44	27	26	24
T35						47	37	49	53	40	45	49	45	56	53	47	53	47	32	30	29
T40							62	78	53	32	35	56	58	56	58	58	51	49	30	33	30
T41								51	53	29	30	51	58	56	58	58	51	45	29	32	24
T42									58	32	40	65	60	60	62	70	53	51	37	40	42
T44										35	40	62	58	62	58	58	67	70	37	40	40
T45											60	32	40	35	40	37	44	30	33	26	32
T46												38	45	40	45	47	47	37	37	30	40
T47													60	58	60	60	51	51	37	42	33
T48														65	70	70	65	53	37	33	30
T49															70	70	65	60	35	40	30
T50																81	70	58	33	45	32
T51																	70	56	33	40	32
T52																		67	30	40	30
T53																			32	42	38
T55																				35	45
T56																					40

MÉTHODES DE CLASSIFICATION

Diverses méthodes de classification statistique ont été utilisées, conduisant à des résultats convergents et complémentaires, à partir de la même matrice de similitude. Il s'agit de :

- analyse par dendrogramme (fig. 27),
- analyse nodale (fig. 28),
- analyse des composantes principales (fig. 29),
- composantes obtenues à partir de la méthode VARIMAX (fig. 30).

Nous devons à M. HUBAC (laboratoire de botanique de la faculté des sciences d'Orsay) le programme de calcul des composantes principales et des composantes VARIMAX.

Nous limiterons la présentation de ces méthodes, maintenant classiques, à ce qui en fait la complémentarité, et donc aux éléments qu'elles apportent respectivement à une description unique.

L'analyse par dendrogrammes fournit une chaîne de raccordements successifs d'éléments ou de groupes de moins en moins semblables. L'hétérogénéité des éléments ainsi regroupés augmente au fur et à mesure de la diminution de l'indice de similitude moyen du groupe, lu sur le dendrogramme au niveau du raccordement. Comme l'analyse aboutit au regroupement de l'ensemble des éléments étudiés, la méthode ne fournit aucun système classificatoire puisqu'il n'y a pas de critère de fermeture de groupes.

L'analyse nodale, à l'aide d'une mesure de distance entre éléments, construit des groupes à partir des éléments les plus représentatifs de l'ensemble étudié. Les éléments les derniers regroupés sont les plus excentriques. Cette méthode apporte des critères de fermeture des groupes et une description spéciale des distances intra et intergroupes ainsi constituées.

FIG. 27. — Dendrogramme des populations diploïdes et tétraploïdes voisines. Ce dendrogramme sépare nettement la population de Korogwe du reste, et dans celle-ci les tétraploïdes des diploïdes. L'originalité des diploïdes de Vugiri ressort nettement dans les diploïdes. Les phénotypes de Bagamoyo sont très proches l'un de l'autre, par contre les tétraploïdes hors de la zone de Korogwe ne constituent pas un groupe.

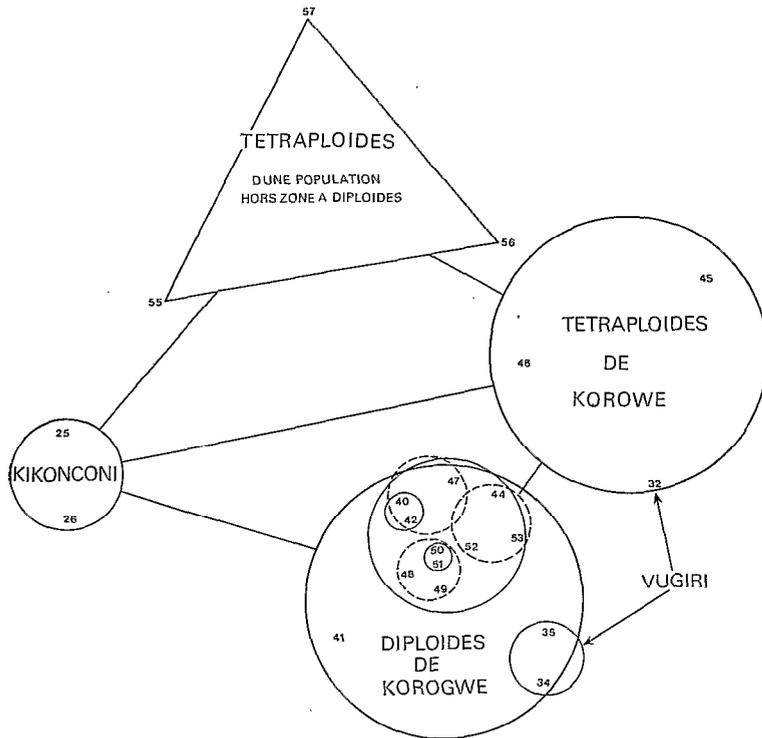
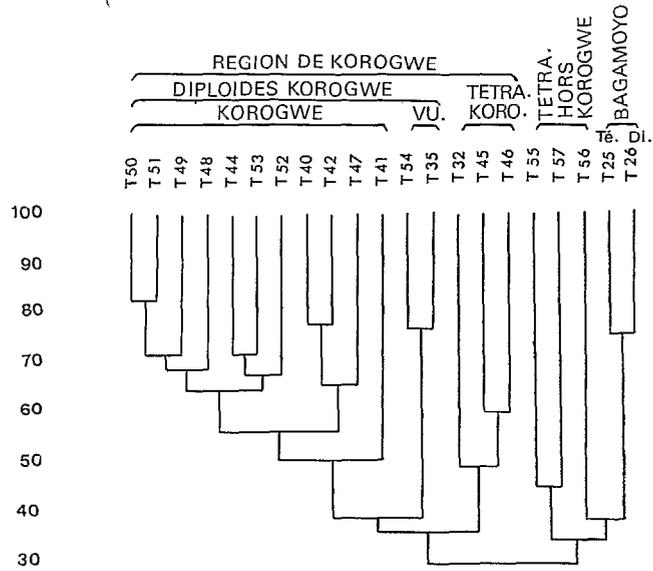


FIG. 28. — Analyse nodale des populations diploïdes et tétraploïdes voisines. Cette description est rigoureusement équivalente à celle de la figure 27 bien que l'algorithme de classement soit différent. La structure décrite n'est donc pas un accident fortuit de l'analyse (cf. p. 12). La méthode nodale apporte en plus du dendrogramme une représentation à 2 dimensions et une fermeture des groupes. T55, T56, T57 ne sont pas représentés à l'intérieur d'un cercle car ils ne constituent pas un groupe fermé.

L'étude des composantes principales permet d'identifier, dans la variabilité de l'ensemble, les « facteurs » responsables de l'organisation en groupes et de quantifier la part de variabilité de l'ensemble qui est attribuable à un facteur donné. L'identification biologique des facteurs repose sur le repérage des caractéristiques communes aux éléments qui ont les mêmes coefficients dans une composante.

Les composantes varimax permettent le tri successif, groupe par groupe, des éléments de l'ensemble, chaque composante détachant de l'ensemble un groupe bien déterminé.

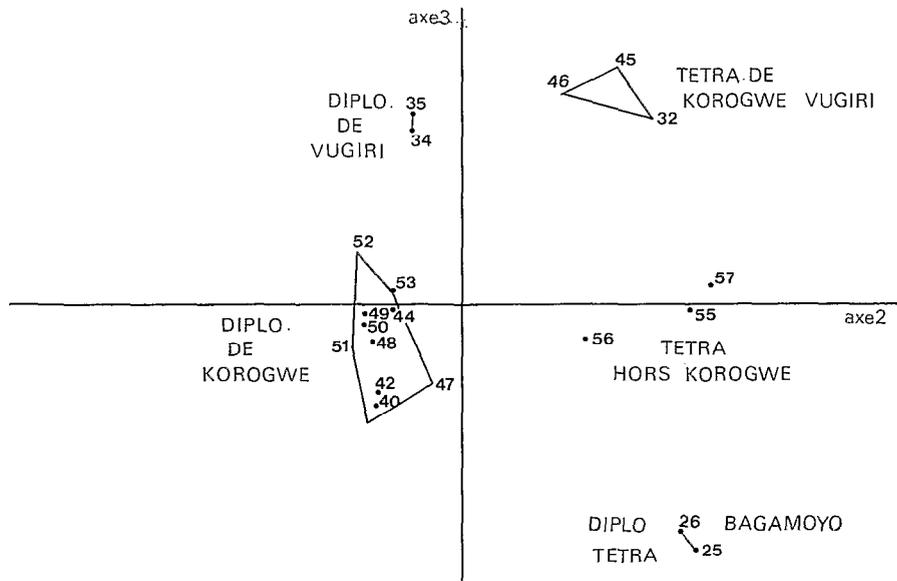


FIG. 29. — Représentation des populations diploïdes et tétraploïdes voisines composantes principales 2 et 3. Les résultats sont équivalents à ceux des figures 27 et 28. La localisation ponctuelle y est rigoureuse alors que dans la figure 28 les positions ne sont qu'approximatives. Si l'on ne tient pas compte du groupe de Bagamoyo l'axe 2 permet une séparation quantitative synthétique des diploïdes et des tétraploïdes (diploïdes à gauche de l'origine). L'axe 3 sépare remarquablement les catégories majeures de tétraploïdes et souligne l'originalité des diploïdes de Vugiri.

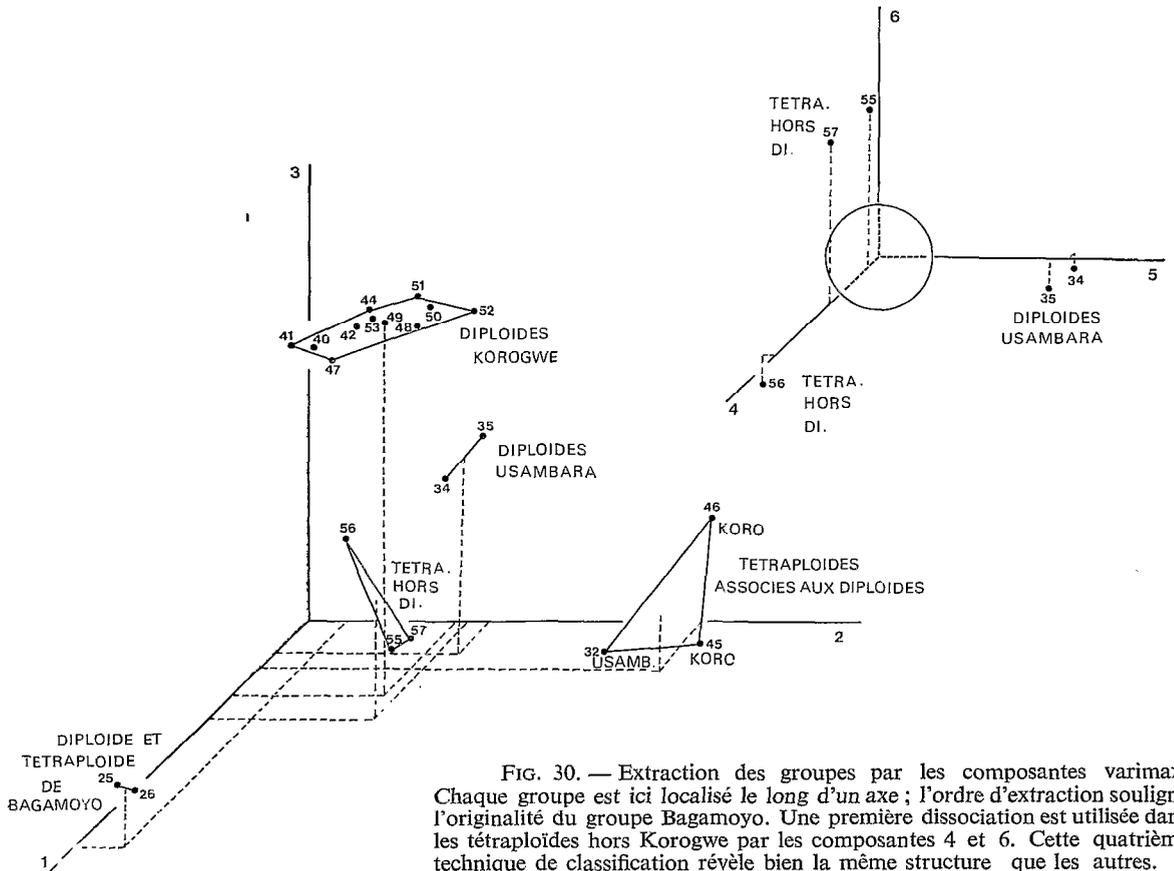


FIG. 30. — Extraction des groupes par les composantes varimax. Chaque groupe est ici localisé le long d'un axe ; l'ordre d'extraction souligne l'originalité du groupe Bagamoyo. Une première dissociation est utilisée dans les tétraploïdes hors Korogwe par les composantes 4 et 6. Cette quatrième technique de classification révèle bien la même structure que les autres.

INTERPRÉTATION

1° Il existe une ressemblance globale assez importante des éléments étudiés puisque l'indice des similitudes du regroupement terminal est de 30 % et que la première composante principale (caractéristiques communes) est responsable de 47 % de la structure d'ensemble des similitudes. Les autres composantes principales extraient les caractéristiques différentielles de la variation à l'intérieur des 53 % restants. Les parts de variation extraites par chaque composante principale seront exprimées proportionnellement à cette variation résiduelle.

2° L'analyse nodale identifie schématiquement les groupes dont les distances inter et intragroupes sont données dans le tableau VIII.

TABLEAU VIII. — Distances intra et intergroupes obtenues par l'analyse nodale

I diploïdes de Korogwe-Vugiri	II tétraploïdes de Korogwe-Vugiri	III Bagamoyo	IV population hors Korogwe
I 0,254	0,427	0,465	0,471
II	0,278	0,581	0,466
III		0,125	0,453
IV			0,400

Les quatre groupes identifiés sont approximativement équidistants (cf. fig. 28) :

- I. L'ensemble des diploïdes de la région Korogwe-Vugiri (récoltés dans trois stations différentes).
- II. L'ensemble des tétraploïdes de la même région (récoltés dans deux des trois stations précédentes).
- III. Les deux plantes de Bagamoyo dont l'une est tétraploïde et l'autre diploïde.
- IV. Les trois plantes d'une même population, apparemment très homogène quant au milieu, récoltées à quelques mètres les unes des autres dans une région peu éloignée de Korogwe, mais nettement en dehors de la zone à populations diploïdes.

Les distances intragroupes montrent :

1° l'extrême homogénéité des deux plantes de Bagamoyo, malgré la différence dans leur niveau de ploïdie. Elles appartiennent à un milieu de marais très particulier, inhabituel aux *Panicum maximum* d'Afrique de l'Est,

2° la variabilité comparable des diploïdes et tétraploïdes de Korogwe-Vugiri qui couvrent la même diversité géographique,

3° l'hétérogénéité du groupe IV qui est composé de trois phénotypes bien distincts sans réelle unité. Leur différenciation est bien plus grande que celle lue chez les diploïdes et tétraploïdes de Korogwe-Vugiri qui couvrent cependant une aire géographique incomparablement plus étendue et diversifiée.

Les composantes principales montrent comme facteurs de différenciation :

1° le niveau de ploïdie (si l'on excepte pour des raisons données plus haut le groupe de Bagamoyo), responsable de 15 % de la variabilité résiduelle après élimination de la composante des caractéristiques communes,

2° des divergences d'ordre géographique séparant les plantes de Bagamoyo et les plantes d'altitude (Vugiri) responsables de 14 % + 9 % des variations,

3° les variations intragroupes et aléatoires responsables de 62 % de la variation résiduelle.

Ainsi, comme facteur de distinction global, le niveau de ploïdie est déterminant (à travers 52 caractères qualitatifs différents) mais ne masque pas les autres facteurs.

Les facteurs géographiques sont nets et montrent bien l'adaptation de l'espèce à ses milieux ; mais

le plus marquant est la variabilité des diploïdes de Korogwe seuls et celle de la population hors de la zone diploïde.

Les composantes varimax identifient plus finement les groupes et sortent dans l'ordre :

1. le groupe di-tétra de Bagamoyo,
2. les tétraploïdes de Korogwe-Vugiri,
3. les diploïdes de Korogwe,
4. la plante 56, tétraploïde de la population hors de la zone diploïde,
5. les diploïdes de Vugiri,
6. les deux autres plantes de la population hors de la zone diploïde.

Ainsi les diploïdes de Korogwe ne se différencient pas en tant que diploïdes mais en tant que groupe particulier au même titre que les tétraploïdes de Korogwe ou le groupe des di-tétra de Bagamoyo.

Conclusions

La classification des populations est précise, en accord avec leurs caractéristiques biologiques et géographiques. Les points suivants sont à noter :

- 1° la variabilité des diploïdes sexués est nette mais à l'intérieur d'un type bien identifiable,
- 2° la variabilité des tétraploïdes de la même région est de la même nature et du même ordre de grandeur,
- 3° la population extérieure à la zone des diploïdes est composée de plantes extrêmement différentes.

La variabilité intégrée des diploïdes est celle que l'on peut attendre de populations sexuées dans un milieu varié. Celle des tétraploïdes associés, qui sont apomictiques facultatifs, est de même étendue.

Ainsi les tétraploïdes de Korogwe-Vugiri, diffèrent des diploïdes mais par simple déplacement, en conservant apparemment la même structure de la variabilité.

Par contre l'apomixie facultative fonctionne en dehors de cette zone sans souvenir apparent d'une ancienne structure allogame et manifeste un polymorphisme tout autre, à variabilité discontinue.

Dans cette dernière situation, les polymorphismes ne sont vraisemblablement pas entretenus par des recombinaisons mais par des systèmes capables de fonctionner en régime totalement asexué, par exemple :

- des migrations entre populations voisines de phénotypes dominants différents,
- des interactions compétitives favorables, sources de polymorphismes stables comme le montrent des modèles décrits plus loin.

Dans les zones où le peuplement pourrait être décrit comme une savane à *Panicum maximum*, les densités semblent telles que la compétition puisse bien être un facteur déterminant.

La mise en évidence des populations de Korogwe s'était faite à partir du type de polymorphisme manifesté par les tétraploïdes de cette région. Seul le diploïde K189 appartenait réellement aux populations de Korogwe que nous venons d'étudier ici. Cet élément diploïde s'intégrait parfaitement au nuage de variabilité des phénotypes de cette région.

Grâce au nouvel échantillonnage réalisé en 1969, il a été possible d'avancer d'un degré dans la précision de l'analyse. Des sous-structures sont mises à jour, mais à l'intérieur de celles-ci, au contact même de la sexualité, ce polymorphisme intégré continue de se manifester et d'y être la dominante majeure.

Les diploïdes ne constituent pas des éléments à part du taxon *Panicum maximum*.

En effet, l'aspect global d'un diploïde ne permet nullement, à première vue, de le distinguer d'un tétraploïde de même type. Ainsi, le diploïde de Bagamoyo comme le tétraploïde voisin est de type « Bagamoyo » et aucun type diploïde ne l'incorpore à priori.

Autrement dit, certains diploïdes sont plus proches phénotypiquement de certains tétraploïdes que des autres diploïdes. Ces diploïdes, celui de Bagamoyo excepté, se regroupent, parce qu'ils sont tous de l'ensemble de Korogwe.

Cependant une analyse fine des caractères (COMBES 1972) permet de retenir trois critères assez sûrs :

(a) la taille des stomates, plus petits chez les diploïdes,

(b) la taille des grains de pollen, plus petits également chez les diploïdes ; la validité de ces critères devient douteuse lorsqu'on ne compare plus des phénotypes de types voisins : le diploïde de Bagamoyo a des stomates de grandeur équivalente à un tétraploïde de Korogwe, mais nettement inférieure à ceux du tétraploïde de Bagamoyo,

(c) la taille des épillets est un bon critère lorsqu'on compare des phénotypes di et tétraploïdes voisins (inférieure chez les diploïdes).

Les caractéristiques des divers types de population sont, en résumé, les suivantes :

(a) En tant que population, l'ensemble des diploïdes de Korogwe constitue une unité bien différente de l'ensemble des tétraploïdes de la même région. Ce ne sont pas les critères de diploidie qui constituent cette unité, mais un ensemble de caractères dont les états semblables se trouvent plus souvent réunis chez eux.

Autrement dit, les populations diploïdes constituent un « pool » phénotypique distinct des tétraploïdes, de la même région.

Tout se passe, comme s'il coexistait dans le même milieu deux ensembles phénotypiquement voisins mais distincts. Les échanges géniques actuels y seraient peu importants, et chacun aurait sa propre évolution. Quelques communications occasionnelles pourraient entretenir leur état de voisinage.

(b) La variabilité de l'ensemble des diploïdes de Korogwe est bien celle que l'on peut attendre d'une vaste population sexuée, où la recombinaison des différents caractères est possible.

En cela, elle est bien différente de la variabilité observée jusque-là pour les formes tétraploïdes, pour lesquelles les populations étaient soit monomorphes, soit d'un polymorphisme brutal, discontinu, constitué de formes différentes pour de nombreux caractères, et sans série progressive d'intermédiaires (cf. D. COMBES et J. PERNES 1970a, J. PERNES et D. COMBES 1970a, b).

(c) La variabilité des tétraploïdes apomictiques de Korogwe fait exception à ce que nous venons de dire, et semble davantage construite sur le modèle des diploïdes voisins. C'est le seul exemple que nous connaissions. Il est d'autant plus frappant que dans une région voisine, de milieu semblable, mais en dehors de l'aire des diploïdes, le polymorphisme redevient du type discontinu.

POPULATIONS HAUTEMENT POLYMORPHES

Nous avons repéré les régions de Tengeru et de Meru-Embu qui manifestaient une variabilité particulièrement importante. Dans chacune, nous avons observé des phénotypes particuliers des *maximae* que le systématicien nomme *Panicum trichocladum* (cas de Tengeru) ou *Panicum infestum* (cas de Meru-Embu).

Nous étudierons plus particulièrement ici les populations de Meru-Embu. Nous nous demandons si la présence du phénotype *infestum* et des phénotypes intermédiaires (types C) entre cet *infestum* et un phénomène *maximum* de ces populations ne serait pas en liaison fonctionnelle avec les variabilités considérables de ces zones. Nous espérons que l'analyse détaillée de ces populations et des types C nous livrera des éléments de discussion.

La description détaillée des types C est donnée dans COMBES (1972).

Notre objectif dans ce présent chapitre est de montrer l'aspect particulier des populations compor-

tant de telles formes, d'analyser la variabilité des plantes de type *C*, prospectées dans les diverses régions d'Afrique de l'Est, et de nous interroger sur l'importance que cette variabilité présente vis-à-vis du polymorphisme de cette région.

Il nous faudra, pour ce faire, analyser les descendance de ces différents éléments du type *C*, ce qui constituera partiellement une reprise de données déjà utilisées dans la thèse de COMBES.

Nous commencerons par rappeler les caractéristiques biologiques communes aux tétraploïdes des populations naturelles des taxons *Panicum maximum* et *Panicum infestum*.

Description rapide des *P. maximum* et *P. infestum*

Les caractéristiques biologiques sont fondamentalement les mêmes. rappelons-les :

1. Leur nombre chromosomique est $2n = 32$, les chromosomes également petits et non identifiables.
2. Les méioses de la microsporogénèse sont assez irrégulières avec présence de tétravalents.
3. Le mode de reproduction est l'apomixie facultative de taux de sexualité, apprécié sur les descendance, d'environ 2 %.
4. Les ovaires présentent les mêmes types de sacs embryonnaires non réduits et souvent plusieurs sacs embryonnaires par ovaire.

Ce sont donc des caractéristiques morphologiques qui séparent *P. maximum* de *P. infestum*, et ce, très nettement.

Outre les caractères de la clé de reconnaissance COMBES (1972) des taxinomistes, les quatre notations suivantes sont efficaces :

1. Terminaison de l'inflorescence, vers le haut, par une ou deux ramifications de grande taille, chez *P. infestum* alors que *P. maximum* a des ramifications de plus en plus petites, partant d'un axe dont le développement ne s'arrête pas brusquement.
2. Epillets serrés en épis le long des ramifications chez *P. infestum* alors que leur distribution est plus lâche chez *P. maximum*.
3. Absence de ramifications secondaires dans l'inflorescence de *P. infestum*.
4. Le verticille de base de l'inflorescence comporte au plus deux ramifications chez *P. infestum*.

Cependant les différences les plus marquantes entre les deux formes sont d'ordre génécologique :

1. *P. maximum* est beaucoup plus répandu que *P. infestum*, ce dernier n'ayant été observé par nous que dans l'aire d'extension de *P. maximum* en Afrique de l'Est, et sous forme d'isolats assez restreints (cf. fig. 31 pour la répartition de *P. infestum*).
2. L'ensemble des *P. maximum* présente une diversité phénotypique énorme, alors que les *P. infestum* que nous connaissons sont très homogènes, au point de n'en pouvoir considérer qualitativement que quatre formes.

Les *P. maximum* présentent des formes très vigoureuses et des formes grêles, ces dernières étant d'un aspect végétatif assez voisin de *P. infestum*.

Analyse de populations naturelles à types intermédiaires entre *Panicum maximum* et *Panicum infestum*

SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET DESCRIPTION D'UNE POPULATION NATURELLE

En deux points de l'Afrique de l'Est, distants l'un de l'autre de plus de 1 000 km, nous avons observé des populations polymorphes, où existaient chaque fois : *P. infestum*, un type *A* de *P. maximum* et une forme intermédiaire que nous appellerons type *C*.

D'autres *P. maximum* étaient présents dans l'une et l'autre population, mais les trois types ci-dessus sont les seuls communs aux deux populations.

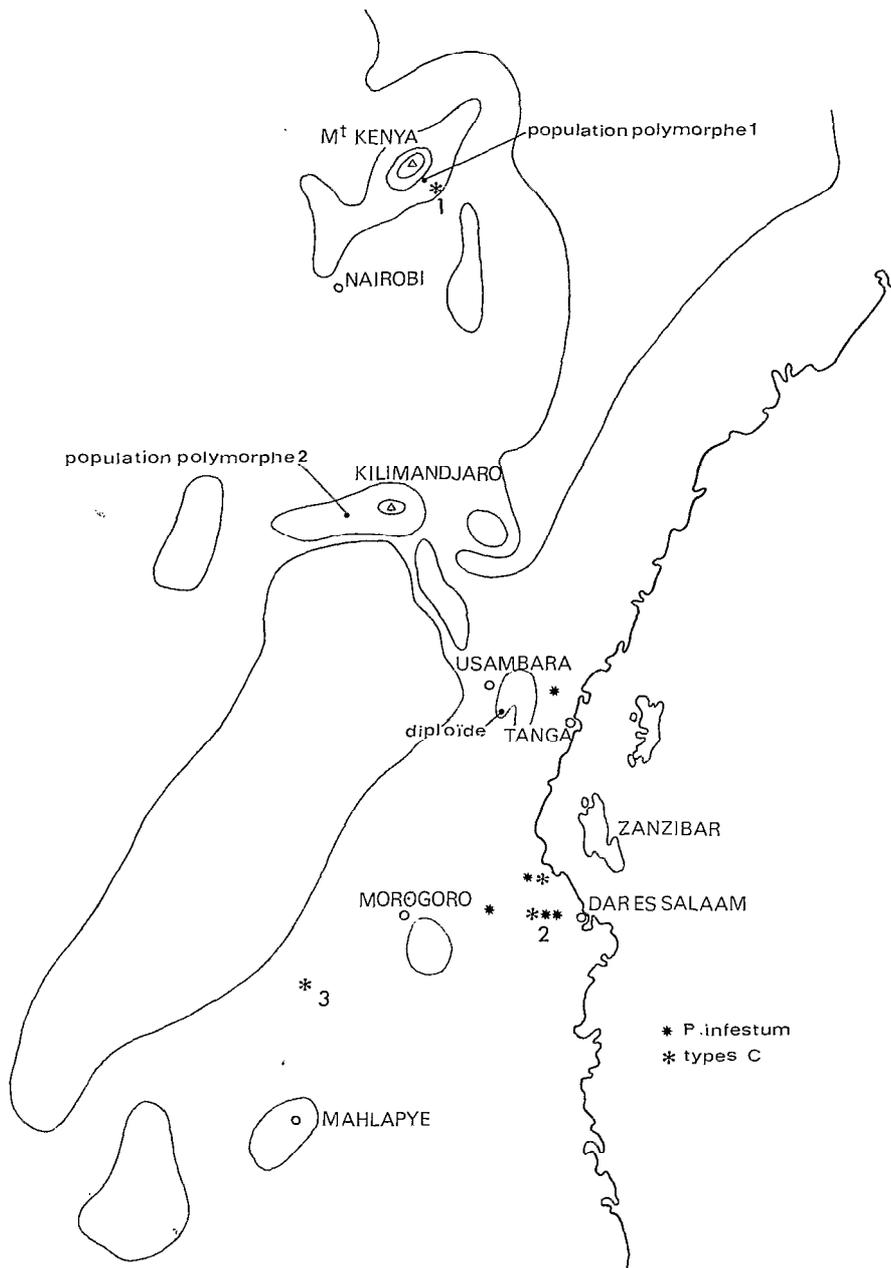


FIG. 31. — Localisation des *Panicum infestum* et des types C récoltés en Afrique de l'Est.

La première population (M^tGwakaethe) proche du Mont Kenya, couvre une superficie d'environ 5 ha, et constitue une unité assez facile à délimiter, bien identifiable par rapport à l'ensemble des populations voisines situées dans un rayon de 50 km entre Meru et Embu, ces populations proches sont monomorphes et de type très voisin.

La seconde (Dar es Salam) est beaucoup plus lâche, linéaire, dans un milieu boisé, et s'étend sur plusieurs kilomètres. Dans un rayon de 30 km, il est possible de retrouver ensemble deux des trois types communs et quelques autres types de *P. maximum*, moins variés qu'autour de la première population.

Le relevé détaillé de la première population (fig. 46) montre que les formes dominantes sont *P. infestum*, le type intermédiaire *C*, le type *A* et le type *B*.

Tous ces types sont très facilement identifiables, même par une observation superficielle.

Un aspect de cette population est donné par le relevé figure 32.

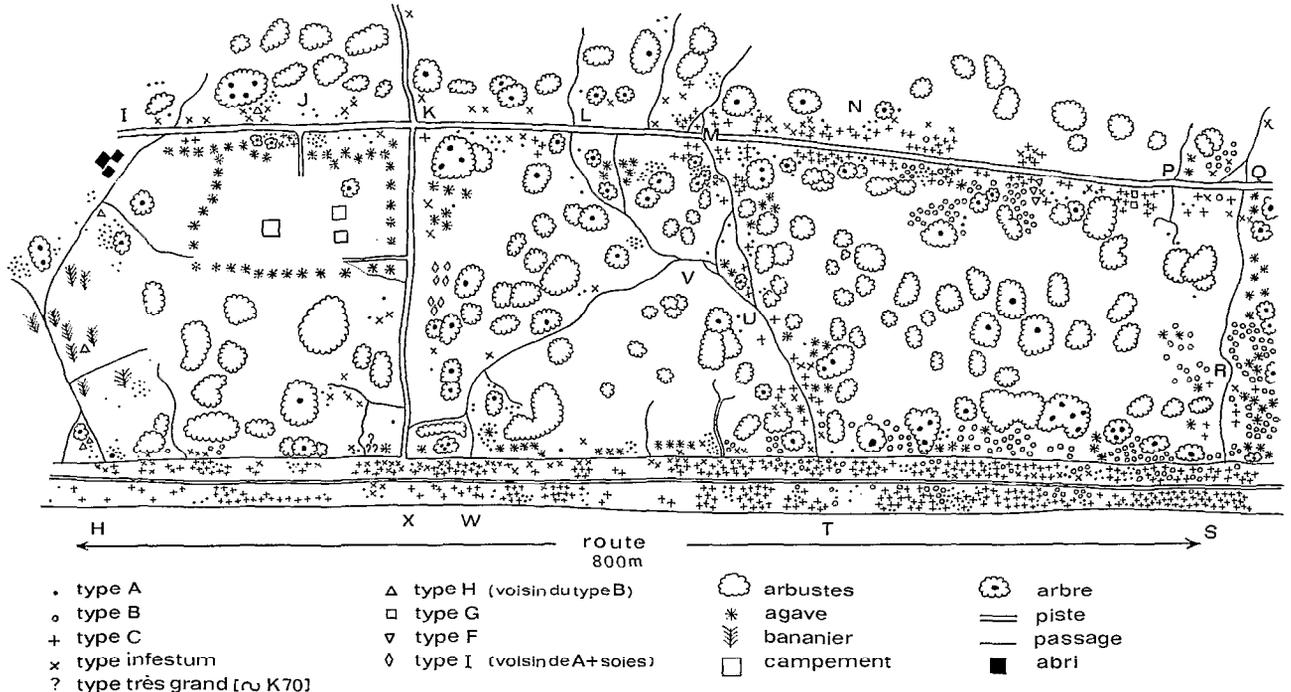


FIG. 32. — Population polymorphe de M'Gwakaethe. Relevé de la population polymorphe de M'Gwakaethe. On remarque nettement la prédominance des phénotypes *C*, *A* et *infestum* au bord des chemins et dans la zone d'entretien des routes. Les phénotypes *B* sont situés plus à l'intérieur de la population et près des arbres. L'ensemble des *Panicum* n'est présent qu'en lisière.

Ces types occupent des emplacements assez bien déterminés :

- le type *B* est presque toujours situé à l'ombre, ou au voisinage d'arbustes ou de fourrés denses,
- le type *A* et *P. infestum* sont au contraire des formes de lumière, disposées à proximité des bordures des chemins,
- le type *C* est très précisément localisé à l'extrême bord des chemins et routes, zone constamment piétinée et tondue lors des passages animaux, humains, ou mécaniques (entretien des routes).

Remarquons que les deux populations observées sont en zone de passage indigène intense.

DESCRIPTION DU TYPE *C* ET POSITION BIOMÉTRIQUE RELATIVEMENT AUX AUTRES FORMES DANS LA POPULATION DE M'GWAKAETHE

Les types *C*, ressemblent à *P. infestum* par la disposition des épillets sur les ramifications, et le nombre réduit des ramifications du verticille de base ; l'aspect de l'inflorescence est celui de *P. maximum*.

Etude à partir des caractères qualitatifs

Nous extrayons de R. RÉNÉ, J. PERNES et D. COMBES (1969), l'analyse des phénotypes originaires de M'Gwakaethe (fig. 25 et 26, p. 34). Les types *C* sont raccordés au type *P. infestum*. Les types *C* sont, d'après la clé des taxinomistes, des *P. maximum*, et il est remarquable qu'une analyse globale de 50 caractères qualitatifs n'isole pas *P. infestum* de *P. maximum*.

Cependant le rapprochement aussi net des types *C* de *P. infestum* est en partie imputable au choix des indices de similitude (indice de SMIRINOV, de ROGERS et TANIMOTO), qui renforcent les ressemblances lorsque les états des caractères identiques sont rares dans l'ensemble des phénotypes comparés.

Les clones K70, K72 et K74 sont des témoins appartenant à des populations voisines (ces données étant extraites d'une analyse plus vaste). K74 est qualitativement très proche du type *B* dont il a la pilosité et l'aspect bleuté. K70 et K72 sont deux types nettement différents, de haute taille, glabres, à talles épaisses.

Etude des caractères quantitatifs

L'étude est faite à l'aide de l'indice de proximité, et conduit aux descriptions suivantes (fig. 22, 23, 24, p. 33 et 34). Deux dendrogrammes aux raccords un peu différents correspondent à deux périodes distinctes de mesures effectuées sur le même plan d'expérience (à partir de multiplications végétatives par éclats de souches des plantes initialement prélevées dans la population, puis maintenues en collection en Côte d'Ivoire). Les dendrogrammes mettent particulièrement bien en évidence les deux options de raccordement possibles pour les types *C* soit *P. infestum* soit les types *A* ou *B* de *P. maximum*.

L'analyse nodale conduit à la matrice de distance inter- et intragroupes suivante (tabl. IX).

TABLEAU IX

B		A	C	K70-K72	K74	Infes.
B	0,01	0,10	0,14	0,15	0,11	0,37
A		0,00	0,17	0,22	0,15	0,32
C			0,02	0,35	0,32	0,16
K70-K72				0,05	0,10	0,69
K74					0	0,72

On voit que les types *C* sont équidistants de *A*, *B* et *P. infestum*, et la représentation spatiale approximativement celle de la figure 24, nécessiterait une troisième dimension pour être exacte.

Conclusions

L'analyse statistique n'était évidemment pas destinée à séparer des groupes aussi morphologiquement distincts, mais à étudier leur voisinage (au sens topologique). Les deux constatations suivantes doivent être soulignées.

1. Les types *C* sont morphologiquement de bons intermédiaires entre *Panicum infestum* d'une part et les types *A* ou *B* de *Panicum maximum*.

2. L'ensemble des formes observées dans les populations de M'Gwakaethe ne constitue pas une série introgressive puisqu'il n'existe aucun recouvrement entre les divers types de phénotypes qui sont très nettement séparés, comme le montrent les valeurs relatives des distances intra- et intergroupes. L'analyse plus complète de toutes les formes prélevées lors d'une deuxième prospection ne modifie en rien cette conclusion.

REMARQUE : La légère séparation des deux formes de type *C* (distance intra 0,02) ne se maintient pas lorsqu'on refait l'analyse à partir de graines et non d'éclats, ainsi que nous allons le voir.

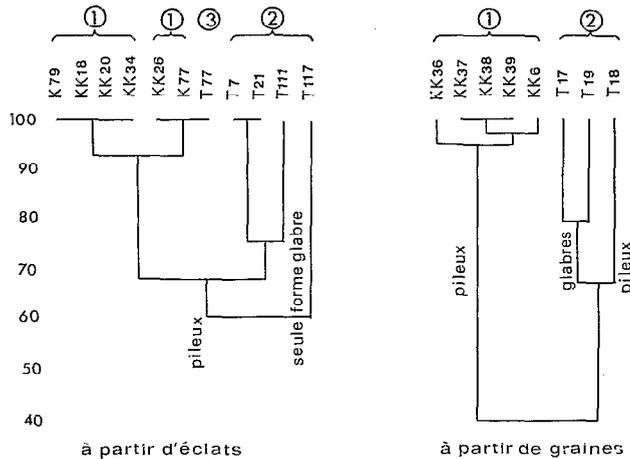
ETUDE DES VARIATIONS INTÉRIEURES AU TYPE C

D'autres types *C* ont été récoltés au cours de la même prospection, à la fois sous forme d'éclats de souche et sous forme de graines dans les zones 1, 2, 3 indiquées sur la figure 31, page 43.

Ces formes ne sont guère séparables par les caractères utilisés dans la taxinomie qualitative. Elles sont cependant discriminées nettement par une notation sur la pilosité des épillets. Deux séries d'analyses quantitatives (par des mesures), l'une où chaque numéro est représenté par une multiplication végétative

par éclats de souche d'une seule plante prélevée lors de la prospection, l'autre où chaque numéro est représenté par une série de graines issues d'une plante, récoltées directement lors de la prospection.

Les deux séries d'analyse montrent (fig. 33 et 34) la même caractéristique générale : la grande variabilité des types *C* issus de la région (2) relativement à la très grande homogénéité du groupe de la région de M'Gwakaethe (le type *C* de Mikumi ne se différencie pas des formes du Kenya).



- ① région de M'GWAKAETHE
 ② région de DAR ES SALAM
 ③ MIKUMI

T 18 ~ T 21 KK 26 ~ KK 37
 KK 18 ~ KK 6 KK 34 ~ KK 38

FIG. 33.

FIG. 34.

FIG. 33 et 34. — Analyse de la différenciation quantitative des types *C*.

On notera la stabilité de la description de base qu'elle soit lue à partir des descendances apomictiques ou de multiplications végétatives. Le groupe de Dar Es Salam (2) présente une hétérogénéité qui n'existe pas ailleurs.

Les petites variabilités à l'intérieur des formes du Kenya correspondent à des localisations différentes des plantes échantillonnées.

Les groupes de séparation à l'intérieur des formes de la région (2) coïncident avec le caractère présence ou absence de pilosité sur les épillets. (Nous avons signalé que les deux formes séparables de *P. infestum* de la région (2) se distinguaient par la pilosité de leurs épillets.)

T111 et T21 diffèrent par l'intensité de leur pilosité, et T19 classé sur le graphique comme glabre présente en fait une très légère pilosité.

Appréciées par des mesures quantitatives, les types *A* des régions 1 et 2 se séparent peu. Cependant, on peut distinguer deux formes du type *A* dans la région (2), différentes pour leur remontaison, et il existe une autre forme du type *A* prélevée à 60 km de la région (2) qui en diffère assez nettement.

En conclusion, on voit qu'il existe pour les représentants des populations naturelles des types *C* une certaine variabilité qui :

(a) se manifeste à l'intérieur du type *C* (il n'y a aucune ambiguïté de classification ni retour évident vers le type *A* ou le type *P. infestum*) (cf. bilan des notations données dans le tableau XII, p. 48),

(b) n'a lieu que dans la région de Dar Es Salam, région (2), où s'observe également une légère variabilité des types *A* et *P. infestum*.

En définitive, les analyses quantitatives et les localisations géographiques conduisent à proposer l'hypothèse suivante :

Le type *C* pourrait être un hybride stable entre *P. infestum* et le type *A* de *P. maximum*. Ce type ne montre pas, dans les conditions naturelles, une série introgressive continue du type *A* au type *P. infestum*.

Etude des descendance des types C

Les hors-types des types C, obtenus en pollinisation libre (en présence de pollen de *P. maximum* originaires de la même région et de pollen de *P. infestum*) sont dans leur très grande majorité des types C dont la variabilité s'intègre parfaitement à celle mise en évidence par les prospections.

Deux hors-types sont cependant extérieurs à cette variabilité d'ensemble ; ils constituent des retours sur *Panicum maximum* (forme A) et *Panicum infestum*.

Le taux de sexualité α est une mesure susceptible de varier entre les types C. Ceci peut être évalué en termes de variation de α (COMBES) ou en termes de variance des descendance pour diverses mesures. Les variances sont dues à l'hétérogénéité du milieu et à la présence des hors-types.

Diverses valeurs de variances sont obtenues (ici sur 19 représentants pris au hasard dans les blocs non statistiquement différents d'un essai comparatif).

TABLEAU X. — Variances pour les caractères G et L_t des descendance de cinq origines de type C. Les variances extrêmes sont significativement différentes, mais elles sont toutes des éléments d'un même ensemble qui possède une certaine variabilité pour la même variance.

	Mesures	
	G	L_t
T17	7,408	7,959
T18	18,031	6,713
T19	16,481	18,478
KK6	3,120	5,937
KK37	2,879	3,679

T19 conduit aux variances les plus élevées pour toutes les variables mesurées. La descendance de T19 est elle-même hétérogène pour les variances données à leur descendance. Le tableau XI donne ces variances pour la mesure G (la moins sensible aux hétérogénéités de milieu et la plus sensible aux variations génétiques).

TABLEAU XI. — Variances pour le caractère G, des descendance de trois descendants de T19 (l'homogénéité des conditions expérimentales est supérieure à celle des données du tableau X). Les hors-types aberrants (polyhaploïdes) ont été éliminés.

N° de la descendance	35,6	36,10	36,5
Variance de G	3,258	3,779	8,122
Effectif de la descendance	97	90	89

L'aspect visuel des différences de variabilité est net. Un autre caractère, semble-t-il, lui aussi variable entre les descendance, est le taux de production de polyhaploïdes (COMBES). Les dihaploïdes sont chétifs et stériles (au moins ceux recensés au moment présent). Il s'agit là encore d'une manifestation des variations offertes par les types C, dans les modalités de réalisation de la sexualité.

Conclusions

Les types C qui étaient topographiquement situés aux centres de variabilité maximale des *Panicum maximum* se révèlent particulièrement riches de possibilités de variation.

1° Ils sont générateurs de deux types de variabilités phénotypiques :

— L'une restreinte, mais non dénuée semble-t-il de valeur adaptative, modèle de manière non négligeable les différentes expressions du type C.

TABLEAU XII. — Classification des types *A* (K75, K76, T102), du *Panicum infestum* (K83) et des types *C* (les autres numéros) à l'aide de notes codées, pour chaque mesure habituelle, en fonction du niveau de séparation statistique. Malgré des tendances, pour certaines mesures, des types *C* à se rapprocher des valeurs de *Panicum maximum* ou de *Panicum infestum*, le bilan des notes d'ensemble isole sans ambiguïté les types *C* de l'un et l'autre des parents présumés. Il n'y a pas introgression mais isolement d'une forme hybride, au demeurant riche d'une certaine variabilité.

N ^{os}	G	L	L _t	l	λ	II	n	Total
K75	281	749	222	130	82,9	6,1	49,0	13
K76	252	710	217	122	75,5	5,7	46,7	12
102	235	683	237	156	108,6	9,9	50,5	15
K83	176	515	103	61	46,2	3,5	13,5	0
T7	211	611	169	93	41,6	3,3	30,2	6
T111	237	653	184	97	49,5	3,6	27,0	7
T117	185	577	139	90	69,5	3,9	9,8	6
T21	190	578	155	95	41,1	2,8	15,2	8
T77	208	614	172	114	65,1	3,6	9,8	7
K77	194	646	181	103	63,4	3,3	30,2	8
K79	197	666	182	114	64,3	3,7	37,2	9
KK18	189	666	184	108	69,9	4,3	42,2	9
KK20	174	657	187	122	73,2	4,1	36,8	8
KK26	194	637	177	103	61,6	3,7	41,3	9
KK34	187	650	181	105	61,2	3,6	38,5	8

Les clonages et les descendance apomictiques montrent les mêmes structures de différenciation ; il n'existe pas, entre ces deux expressions des différenciations évolutives, de différences aussi nettes que celles observées pour les autres *Panicum maximum*.

— L'autre importante mais plus exceptionnelle, se constitue par des croisements en retour sur *Panicum maximum* ou *Panicum infestum*, mais ne semble pas se maintenir de façon aussi nette dans les populations naturelles. Ces rétrocroisements pourraient être des étapes évolutivement transitoires, rapidement diluées par d'autres rétrocroisements, conduisant ainsi à l'introgression dont seules les fins sont représentées dans les populations naturelles.

2° Le taux de sexualité subit des variations importantes. Celui-ci, parfois élevé, permet la création des recombinaisons phénotypiques précédentes.

3° Des formes diploïdes nouvelles, dihaploïdes, sont produites, parfois en grand nombre.

La mise en jeu de ces diverses caractéristiques permet-elle d'interpréter le polymorphisme général dont nous venons de rendre compte ?

A cette question nous essaierons de répondre dans notre synthèse où nous tiendrons compte des résultats de l'observation des populations marginales qui suit et des études de génétique des populations, seuls capables de remplacer le temps que l'observation ne nous permet pas de saisir.

DIFFÉRENCIATION DES POPULATIONS MARGINALES

Les populations de Côte d'Ivoire constituent des peuplements marginaux pour les *maximae* où seuls deux phénotypes *Panicum maximum* sont bien représentés comme nous le montrerons. Il s'agit probablement d'introductions relativement récentes. Nous utiliserons également des informations concernant des introductions artificielles pour apprécier le comportement des *maximae* lors des migrations lointaines.

Les populations naturelles de Côte d'Ivoire

LOCALISATION DE L'ESPÈCE EN CÔTE D'IVOIRE

L'espèce *P. maximum* est très abondante, naturellement, dans la zone forestière humide de la basse Côte d'Ivoire. On la rencontre aux lisières des forêts, le long des routes entretenues. Elle est partout présente le long des grands axes routiers entre Abidjan et Azaguié, Abidjan et Bingerville, Grand-Bassam et Aboisso. Elle ne pénètre guère le long des petites pistes ombragées où elle n'est alors qu'exceptionnellement représentée par des petits îlots qui correspondent généralement à un site privilégié caractérisé par une éclaircie forestière, un débroussement un peu ancien, un point d'eau temporaire. Cette situation est particulièrement bien observable entre Toumodi et Dimbokro, Abengourou et Bondoukou, N'Douci et Agboville, une petite piste près de Béoumi, etc... Dans la zone nord de la forêt, on ne trouve plus de route régulièrement bordée de *P. maximum* ; l'espèce est absente en pleine savane et l'on n'observe que de très petites populations, très isolées les unes des autres dans les bas-fonds humides à l'orée de minuscules forêts galeries ou au bord de petites rivières.

L'examen de la carte (fig. 35) révèle essentiellement trois zones importantes de peuplement, qui correspondent aux points d'implantation humaine massive les plus anciens :

San Pedro

Le long de ce petit fleuve côtier on observe des populations homogènes, assez abondantes, préexistant à l'ouverture des routes forestières (1966) joignant Sassandra à San Pedro. Dans la forêt du sud-ouest avoisinante, l'espèce n'a pas été observée.

Sassandra

Les populations y sont très abondantes, certaines constituant des petites « savanes » côtières au bord de petites criques (Batelebre par exemple) ou de plages. La disposition linéaire en bord de route n'y est plus de règle. Toutes ces populations semblent monomorphes.

Région d'Abidjan

C'est la zone de peuplement abondant et continu la plus étendue en Côte d'Ivoire, la disposition y est presque toujours linéaire, en bord de route. Au voisinage d'Adiopodoumé, sur une bande longue d'environ 30 km, deux types qualitatifs, très dissemblables, de l'espèce, coexistent. Ces deux types constituent des colonies linéaires, généralement monomorphes (de l'un ou l'autre type) et l'on n'observe qu'exceptionnellement des colonies contenant en mélange les deux types (et jamais de touffe de phénotype intermédiaire).

Les populations du Nord constituent le prolongement des zones de peuplement des régions de Sassandra et d'Abidjan. En basse côte, l'espèce est absente entre ces zones primordiales.

A l'ouest de San Pedro, quelle que soit la latitude, l'espèce n'a jamais été observée. Cette absence de l'espèce peut être due à plusieurs raisons :

- Pluviosité excessive : régulièrement plus de 2 200 mm par an.
- Sols différents : de Man (zone montagneuse) à Tabou, on trouve des affleurements rocheux cristallins, alors qu'en général, *P. maximum* s'observe sur les sables tertiaires.
- Zone trop éloignée des points de pénétration de l'espèce qui n'a encore pu envahir ce milieu.

Ceci recoupe les observations de GUILLAUMET (1967) qui a pu montrer que la végétation de cette région (surtout de GRABO à TABOU) est très différente de celle de la basse côte.

En résumé, la localisation et l'aspect des colonies de *P. maximum* suggèrent que :

1° L'optimum écologique de l'espèce en Côte-d'Ivoire est très précis pour les conditions climatiques (en particulier pluviométrie ne dépassant pas 2 200 mm et ne descendant guère au-dessous de 1 200 mm). C'est une plante de lisière observée en région forestière, favorisée par les fauches d'entretien des routes et les bas-fonds ou bords de rivières temporairement inondées.

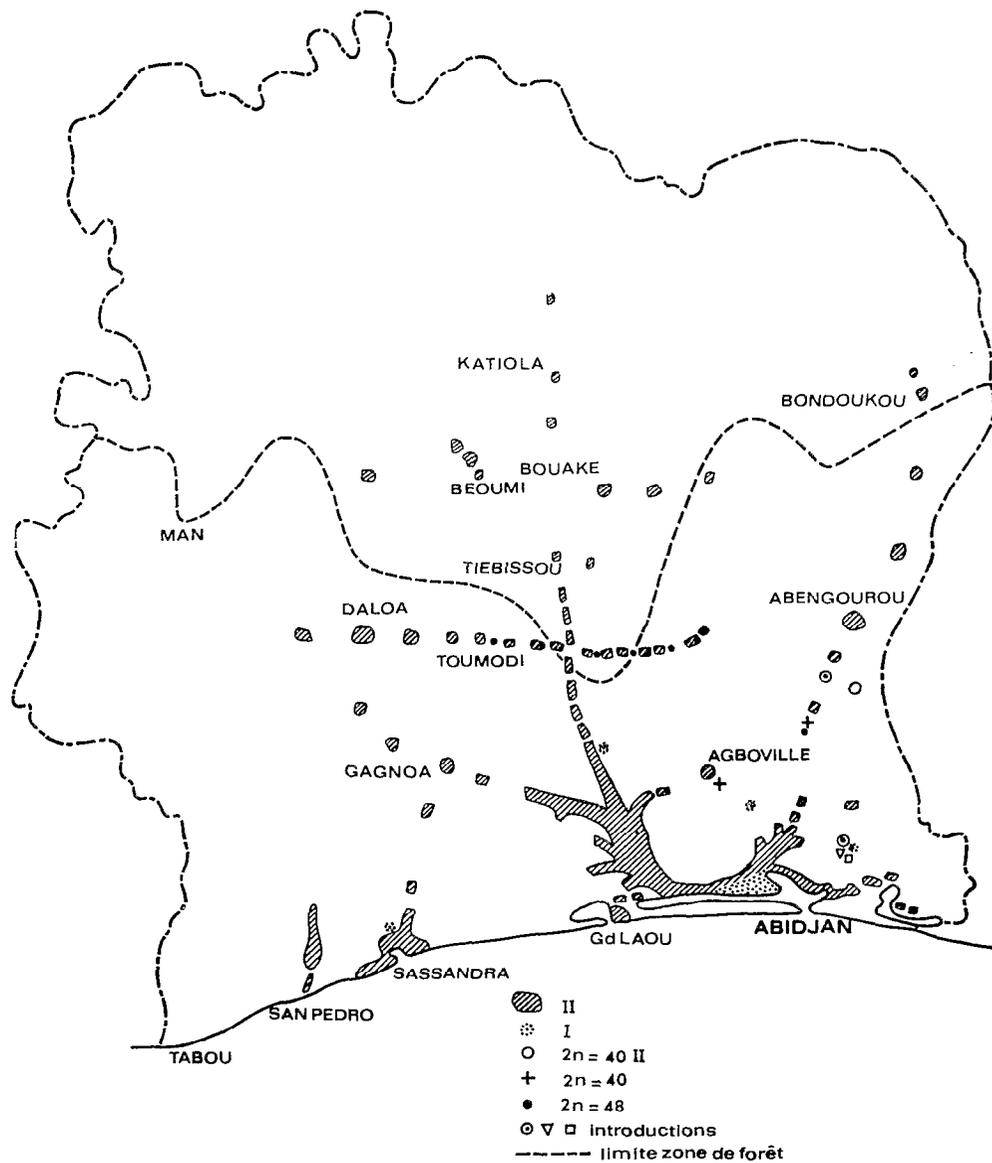


FIG. 35. — Localisation des divers types de *P. maximum* en Côte d'Ivoire.

2° La dimension des colonies observées (décroissante du sud vers le nord) et leur localisation à partir des points d'installation humaine les plus anciens peuvent suggérer que l'espèce soit en cours d'extension vers le Nord.

Les défrichements les plus récents, les bords de pistes forestières fraîchement percées ne sont pas colonisés par *P. maximum*. Celui-ci n'est observable que sur les lisières de défrichements déjà anciens et entretenus. Il n'est pas présent sur le bord (ou semble disparaître) des anciennes routes qui ne sont plus entretenues (exemple : vieille route coupée de Soubré, route de Monogaga...). En Côte d'Ivoire l'avance ou le recul de cette plante paraît lié aux activités humaines.

Les moyens de dissémination de l'espèce sont à la fois les graines, probablement transportées par les petits rongeurs et les oiseaux, les marcottages lorsque les tiges âgées se couchent sur le sol, et, éventuellement, les éclats de souche retenus par divers appareils de travaux publics.

ASPECT PHÉNOTYPIQUE DES POPULATIONS DE CÔTE D'IVOIRE

L'examen de la carte met en évidence la dominance du phénotype désigné par II. C'est, qualitativement, une population homogène pour tous les caractères recensés. Cette homogénéité observable sur place, au cours des prospections, se conserve lorsque les touffes récoltées sont repiquées en collection dans le milieu d'Adiopodoumé (proche d'Abidjan).

Un autre phénotype qualifié de type I, est très abondant dans la région d'Adiopodoumé-Abidjan ; il est encore observable sous forme de petites colonies en trois autres points sur le bord du N°Zi au nord de N°Douci, à Yapo et à Sassandra (près de l'aéroport, il couvre une surface importante bien défrichée et entretenue ; cette implantation ne semble pas spontanée).

Les deux phénotypes se distinguent aisément : voir tableau XIII.

TABLEAU XIII. — Description des types I et II.

Caractères	I	II
Port	semi-érigé	semi-étalé (tendance au marcottage)
Talles	minces	épaisses
Couleur du Limbe	vert foncé	vert-jaune
Forme du limbe	mince	large
Pilosité des limbes	rare, poils longs, poils très longs à la base	pas de poils longs à la base
Pilosité des gaines	peu abondante, poils mous	abondante, poils durs
Inflorescences	petites, ramification des verticilles 2/3 long. totale, pilosité abondante au niveau des verticilles	grandes, ram. verticilles 2/3 long. totale, pas de pilosité
Épillets	vert-clair	jaune foncé
Heures d'anthèse	19 à 23 h	24 à 3 h
Maladies des épillets	<i>fusarium</i>	<i>sorosporium</i>
Maladies des feuilles		<i>coletotrichum</i>

Tous les écotypes de ces deux phénotypes dont nous avons réalisé l'analyse chromosomique présente le nombre $2n = 32$ (1).

Quelques plantes ont un aspect différent du type I ou II ; les épillets sont gros, les feuilles plus épaisses, moins nombreuses, les tiges plus grosses, les attaques de cercosporiose sont importantes (2). Leur nombre chromosomique est $2n = 48$. Ces plantes sont présentes sous forme de petites colonies indépendantes dans la zone des types II ou, par plantes isolées dans les populations de type I ou II où $2n = 32$.

Ces plantes à $2n = 48$ ne sont pas les seules à donner des phénotypes différents de I et II. Ainsi, deux colonies voisines l'une de l'autre (à Akoupe) ont respectivement, avec des phénotypes particuliers, des nombres chromosomiques de $2n = 38$ et $2n = 40$. Une autre, à Agboville, à $2n = 40$ diffère phénotypiquement des deux précédentes et des types I et II. Une dernière colonie observée à Ebliassokro, est de nombre chromosomique $2n = 40$ bien que son phénotype soit proche du type II, à certaines caractéristiques de pilosité près. En résumé, l'espèce *P. maximum* est très largement présente en basse Côte d'Ivoire. Le phénotype le plus répandu est le type II, à $2n = 32$.

Un autre moins fréquent, localisé dans la région de Dabou-Abidjan, le type I, a $2n = 32$ chromosomes également. Les types, plus rares encore, morphologiquement dissemblables des deux premiers ont des nombres chromosomiques différents : ($2n = 38, 40, 48$).

Les différentes populations rencontrées en Côte d'Ivoire ont été classées à l'aide de l'indice de proximité (fig. 36) à l'exception des variétés 17 et 18 qui correspondent à des introductions extrêmement

(1) Les nombres chromosomiques ont été comptés sur cellules-mères de pollen en méiose. Pour la variété « Adiopodoumé » (type I), le dénombrement a été également réalisé sur mitose de racine.

(2) La cercosporiose est une maladie cryptogamique des feuilles due à un *Cercospora*. WARMKE (1951) le donne comme *Cercospora fusimaculans* Atkinson. Les symptômes sont des taches noires allongées parallèles aux nervures des feuilles.

récentes de types non endémiques en Côte d'Ivoire ; toutes les formes se rattachent à deux groupes, l'un constitué par les types II et les formes dérivées, l'autre constitué par des hexaploïdes qui semblent tous avoir une certaine liaison morphologique avec le type I.

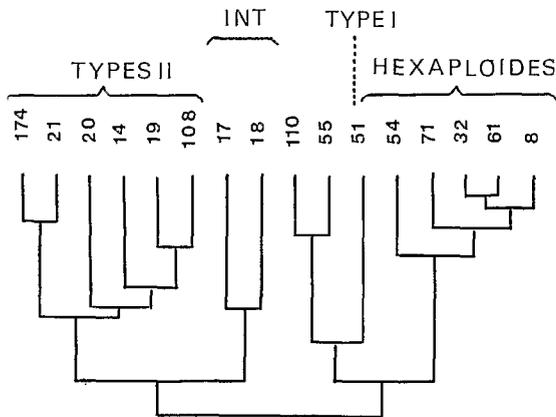


FIG. 36. — Phénotypes observés en Côte d'Ivoire. Dendrogramme établi sur des mesures à l'aide de l'indice de proximité. 17 et 18 sont des introductions récentes qui ont été disséminées à partir de points d'essais. 55 et 110 sont également introduits par l'implantation de pâturages. Les autres numéros représentent par contre bien le peuplement « naturel » de la Côte d'Ivoire.

LES POPULATIONS EXCEPTIONNELLES A NIVEAUX DE PLOIDIE DIFFÉRENTS

Les populations naturelles hexaploïdes ou pentaploïdes sont qualitativement facilement repérables sur le terrain (COMBES 1972) à l'exception d'une population pentaploïde n° 21, figure 36, de type II indiscutable, dont les particularités ne se sont vraiment révélées qu'à l'analyse statistique (cf. *infra*, paragraphe suivant), et au comptage chromosomique.

L'analyse, par l'indice de proximité, des regroupements de ces populations nous montre qu'elles semblent toutes dériver des types I et II (de façon analogue aux hors-types régulièrement observés dans les descendance de ces types).

On remarquera l'hétérogénéité de ces formes polyploïdes, seule variabilité importante décelable en Côte d'Ivoire.

Certains hexaploïdes pourraient bien être des hybrides non équilibrés ($4 \times$ type I, $2 \times$ type II) entre les deux types d'où l'éloignement dans le dendrogramme avec le type I de référence.

Ce serait, en fait, les seules manifestations d'hybridation que nous ayons jamais observées entre les types I et II de Côte d'Ivoire, dont la présence simultanée dans les populations naturelles existe pourtant.

Les deux groupes reconstitués autour des types I et II, en extrayant les introductions récentes, et les formes 55 et 110 sont représentés par la figure 37.

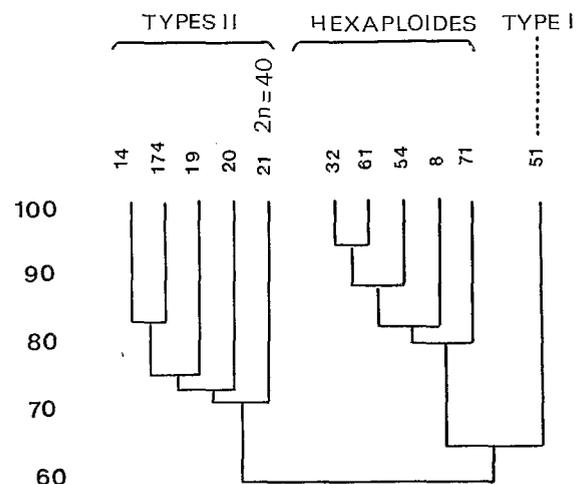


FIG. 37. — Séparation par l'indice de proximité des populations naturelles de Côte d'Ivoire.

Variations et différenciation du type II

L'étude de la différenciation des populations de type II de Côte d'Ivoire s'est prolongée au cours de quatre années d'expérimentations successives. Les méthodes quantitatives de l'analyse statistique étaient seules utilisables, car aucun caractère (aspect qualitatif) évident ne permettait de faire une discrimination sûre entre les populations. La confiance dans les descriptions statistiques résulte ici d'une répétabilité réalisée au cours du temps, à travers des saisons différentes, et de la convergence de méthodes d'analyse différentes.

La préparation d'une expérimentation pour laquelle les tests statistiques doivent apporter des conclusions déterminantes, impose d'adapter la puissance du dispositif (par la structure et le nombre des répétitions) aux hypothèses que l'on veut mettre à l'épreuve (existe-t-il une différence, à tel niveau de séparation, entre telle et telle catégorie de plantes ?).

Les descriptions des ensembles de populations (dont on verra cependant la cohérence remarquable) obtenues au cours des expérimentations successives, diffèrent donc :

1. Pour une part mineure, du fait de conditions d'environnement (terrain d'expérience et saison) différentes.

2. Essentiellement du fait d'une puissance différente des dispositifs expérimentaux choisis pour leur aptitude à répondre à des questions différentes.

L'enchaînement des descriptions est le suivant :

- 1° Analyse de la différenciation des populations sans connaissance à priori des structures phénotypiques de l'ensemble des types II.

Cette première analyse (« pour voir ») utilisait un nombre de répétitions relativement faible, mais a permis des séparations intéressantes en utilisant les méthodes statistiques les plus efficaces (analyse des D^2 , distances généralisées de MAHALANOBIS et composantes principales).

- 2° Les données de cette première expérimentation ont permis d'établir un nouveau dispositif expérimental destiné à préciser certaines séparations de populations en particulier pour mettre à l'épreuve l'hypothèse suivante : les populations de Sassandra ont-elles un phénotype distinct ?

Le nombre de répétitions a été déterminé de façon à réaliser cette séparation pour au moins certains caractères et en permettre l'analyse par une méthode plus rapide (indice de proximité) de façon à ne pas ralentir la démarche expérimentale.

- 3° Des hypothèses interprétatives des différenciations ont été proposées, dès l'expérimentation concernant la phase 1, et leur intérêt confirmé par l'expérimentation propre à la phase 2. Les possibilités pratiques de les éprouver ont pu être établies grâce au grand pouvoir de résolution de l'expérimentation retenue dans la deuxième phase.

La préparation expérimentale nécessaire au test de ces hypothèses était particulièrement minutieuse et nécessitait des contrôles soigneux. La puissance de l'essai ne pouvait être équivalente à celle de l'expérimentation de la deuxième phase. Nous avons donc déterminé le nombre de répétitions minimum nous assurant (à un seuil satisfaisant) qu'une hypothèse importante bien déterminée serait convenablement testée (si le test ne la met pas en évidence c'est que son effet n'a pas l'importance que l'on pouvait imaginer).

Au cours de la préparation de cette dernière expérimentation, la constance du matériel et de ses différenciations a été testée de façon analogue aux deux premières expérimentations. Cette dernière description, sécurisante pour l'expérimentation, mais superflue pour la description biologique, ne sera pas décrite.

PRÉSENTATION D'UNE PREMIÈRE ANALYSE DE LA DIFFÉRENCIATION DES POPULATIONS DE TYPE II

Quinze populations localisées comme l'indique la figure 38 sont représentées chacune par les multiplications clonales par éclats de souche d'une seule touffe, mise en culture en collection, à Adiopodoumé. Tous les éclats de chacune des multiplications clonales sont traités de façon homogène et uniforme. On compare donc les phénotypes des descendance clonales des populations dans les mêmes conditions

de milieu après un temps de repiquage et de multiplication à Adiopodoume où l'essai définitif est conduit. Il va de soi qu'une certaine variabilité aléatoire subsiste entre les pieds provenant d'éclats dont l'homogénéité n'est pas totale.

Cette variabilité est éliminée de la variance interorigines puisqu'elle entre dans la variance erreur, avec la variance due aux microconditions de terrain ou de milieu. Les quinze populations retenues comme échantillonnage de l'ensemble des phénotypes classés II de Côte d'Ivoire ont été tirées au hasard parmi tous les clones prospectés, représentés en collection.

Lors de ce premier essai, nous ne disposions pas encore des populations prospectées entre Bondoukou et Bouaké, et entre Bondoukou et Abengourou, ni des populations au nord de Bouaké.

Dans cette première étude nous avons choisi des caractères quantitatifs, dont à priori, la signification vis-à-vis de la sélection naturelle pouvait être assez simple.

(h) Une mesure de hauteur : longueur de la plus grande talle de la touffe, à une date donnée.

(e) L'épaisseur de la plus grosse talle de la touffe, mesurée au milieu du sixième entre-nœud, compté en partant de l'inflorescence.

(t) Le nombre de talles de chaque touffe à une date donnée (la même pour tous les échantillons étudiés).

(p) Le poids frais de chaque touffe à une date de récolte fixée (la même pour tous les échantillons étudiés).

(i) Le nombre d'inflorescences dégagées à une date donnée (ce n'est que partiellement une mesure de précocité puisqu'elle dépend aussi du nombre de talles produites par la touffe).

Sur chacune des touffes constituant la descendance clonale de chacun des représentants des quinze populations (dont la position géographique est indiquée sur la carte, fig. 38) les cinq mesures *h*, *e*, *t*, *p*, *i*, ont été faites dans les mêmes conditions.

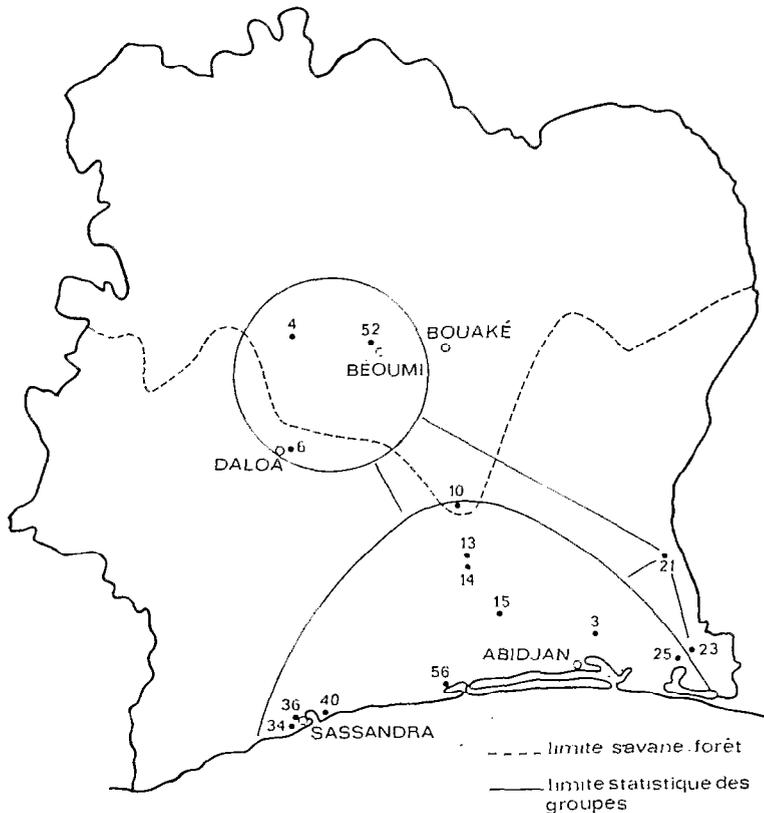


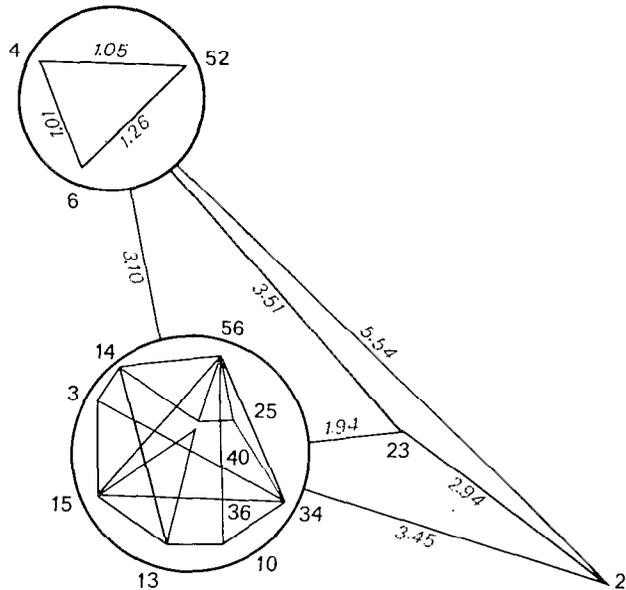
FIG. 38. — Position géographique des 15 populations étudiées.

La figure 39 décrit approximativement les positions relatives des diverses constellations ou groupes isolés. Elle est de telle sorte que l'ordre de grandeur des distances soit approximativement conservé.

Les méthodes de séparation des constellations utilisées permettent d'obtenir les groupements suivants :

1° Les groupes 3, 10, 13, 14, 15, 25, 34, 36, 40, 56 constituent un ensemble à peu près homogène pour le niveau de séparation statistique choisi. Des sous-constellations peuvent y être construites en utilisant une méthode purement algébrique proposée par VAN DEN DRIESSCHE; elle apporte ces résultats complémentaires que 34, 36, 40 appartiennent à une même sous-constellation.

FIG. 39. — Positions relatives des diverses constellations obtenues par les distances D^2 de Mahalanobis.



2° Les groupes 4, 52, 6 constituent une constellation bien que leurs distances entre eux soit assez élevée. Leurs distances aux autres groupes permettent de les disposer comme l'indique la figure 39.

3° 23 constitue un groupe isolé, assez voisin cependant de la constellation principale 1°.

4° 21 constitue un deuxième groupe isolé, très séparé des autres constellations. Sa représentation dans l'espace à deux dimensions de la figure n'est pas fidèle, elle ne permet pas de respecter la hiérarchie des distances aux autres groupes. L'emplacement correct de 21 exigerait une représentation tridimensionnelle.

Cette analyse nous apporte ainsi les renseignements biologiques suivants :

L'ensemble des populations de phénotype II n'est pas homogène pour les caractéristiques quantitatives considérées. De l'ensemble des populations de basse Côte d'Ivoire, il faut séparer et différencier :

- D'une part, les populations les plus nordiques, prospectées dans les forêts-galeries de la savane ;
- D'autre part, deux populations géographiquement isolées en milieu forestier dont la séparation s'est faite de façon quantitativement distincte.

Les trois populations de *Sassandra* (34, 36, 40) se retrouvent dans la même sous-constellation et il est possible qu'une analyse statistique plus détaillée permette de partager la constellation d'ensemble de basse Côte (1).

Le groupe 21, qui est bien qualitativement de phénotype II semble cependant ne pas appartenir au

(1) Ce qui est confirmé plus loin.

même processus de différenciation (c'est le seul groupe qui ne pourrait être bien placé que si l'on disposait d'une représentation tridimensionnelle).

Une analyse chromosomique ultérieure à la mise en place de l'essai devait montrer qu'il était à $2n = 40$ alors que tous les autres groupes étaient à $2n = 32$.

L'analyse par les composantes principales apporte des informations biologiques complémentaires.

La technique extrait ces composantes dans l'ordre d'importance de la variation dont elles rendent compte et les premières composantes obtenues sont celles qui apportent la description la plus utile. Enfin, ces nouvelles variables (composantes principales) sont indépendantes et constituent ainsi un système naturel d'axes orthogonaux pour représenter graphiquement chaque groupe. La figure 40 est obtenue à partir des deux premières composantes.

La première composante est approximativement :

$$y_1 = t + p + i - 2h - 2e$$

où t , p , i , h et e sont les variables transformées des mesures initiales définies plus haut.

y_1 est à elle seule responsable de 44 % de la variation globale. Les groupes dont les touffes présentent des talles minces et de petite taille et qui réalisent assez rapidement leurs talles et leurs inflorescences auront des valeurs y_1 élevées.

Sur la figure 40, les groupes précoces à réaliser, à partir de l'éclat initial, leurs talles et leurs inflorescences, et dont les talles sont petites et minces, se trouveront vers les fortes valeurs de y_1 . Ce sont essentiellement les groupes 4, 52, 6 qui sont les plus nordiques et appartiennent déjà à la zone de savane.

La deuxième composante est approximativement :

$$y_2 = t + 2p - i + h.$$

Elle est responsable d'environ 32 % de la variation.

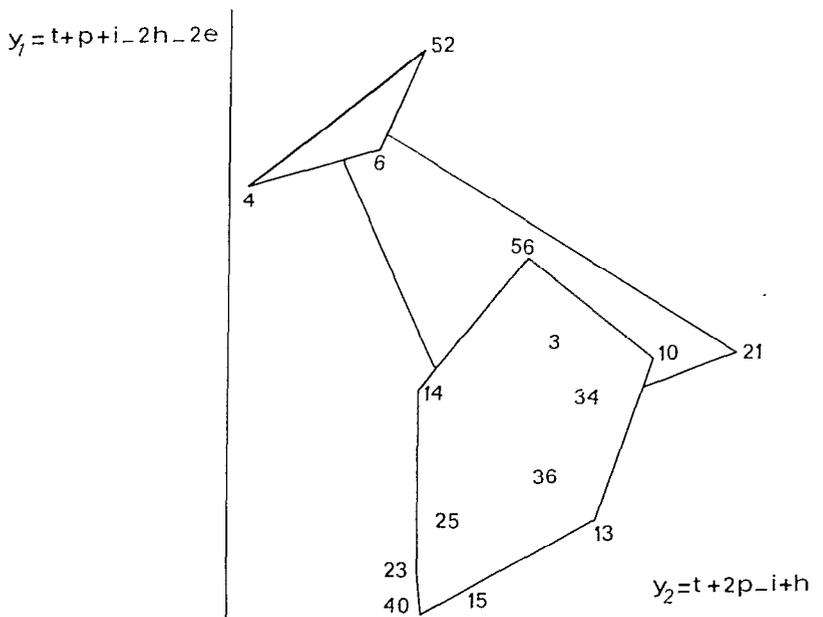


FIG. 40. — Représentation graphique des groupes obtenus par l'utilisation des deux composantes principales y_1 et y_2 .

A elles deux, y_1 et y_2 rendent compte de 76 % de la variation totale observée, elles apportent donc une bonne description de la structure de différenciation des types II de Côte d'Ivoire.

Les groupes dont les touffes ont beaucoup de talles, mais peu d'inflorescences au moment de cette observation, et sont vigoureuses et élevées, présentent de fortes valeurs de y_2 .

Ainsi, le groupe 4 manifeste, en culture à Adiopodoumé, une faible vigueur végétative ; par contre 21

est la plus vigoureuse. Les populations de basse Côte sont meilleures de ce point de vue que les variétés du nord. Les constellations obtenues par les distances se trouvent à peu près convenablement situées dans cette représentation bidimensionnelle. y_2 isole surtout le groupe 21. Il faudrait probablement atteindre y_3 pour que 23 sorte de la constellation de basse côte.

La représentation des groupes selon les deux axes y_1 et y_2 coïncide approximativement avec la disposition géographique des prélèvements, tout au moins dans la limite des constellations séparables statistiquement. La composante y_1 correspond à l'axe sud-nord et y_2 à ouest-est. Ainsi, du sud au nord, la différenciation du *P. maximum* de type II se fait dans le sens d'une précocité plus grande et d'une réduction du format de chaque talle.

Un gradient climatique très net sud-nord correspond à un raccourcissement de la saison des pluies et à une diminution de la pluviométrie. On conçoit assez aisément que la sélection naturelle ait travaillé dans le sens d'une meilleure adaptation des divers écotypes par les modifications, morphologiques et de croissance, observées.

De façon analogue, de Sassandra à la frontière du Ghana, l'humidité atmosphérique augmente, ainsi que la pluviométrie. Dans ces conditions, des écotypes aux touffes volumineuses peuvent se maintenir plus aisément vers l'est.

Cette analyse apporte les éléments essentiels de la description de la différenciation des populations de type II.

L'isolement de la population pentaploïde est manifeste. Cette description a été reprise à l'aide d'un plan expérimental beaucoup plus précis ; une décomposition plus fine a été obtenue à l'aide de l'indice de proximité (voir fig. 41).

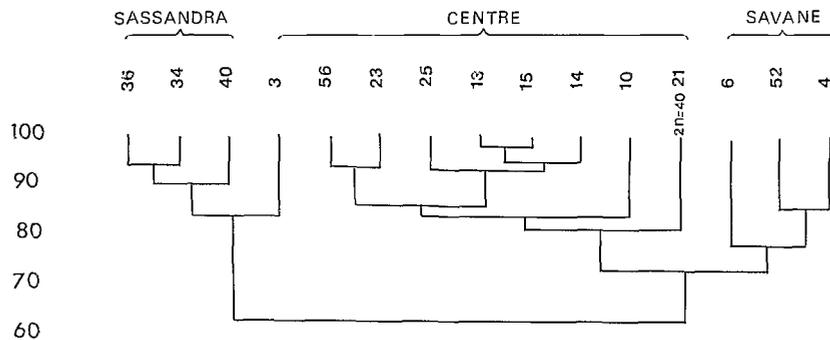


FIG. 41. — Populations de type II de C. I. Dendrogramme réalisé à partir de mesures, à l'aide de l'indice de proximité. La décomposition s'est affinée par rapport aux figures 39 et 40. Ceci est dû à la plus grande précision de l'expérimentation statistique qui a conduit cette dernière série de mesures.

Deux groupes homogènes se constituent rapidement : le groupe des populations du centre (13, 14, 15) et le groupe de Sassandra (34, 36, 40). Dans ce dernier, les populations géographiquement les plus proches (34 et 36 sont toutes deux situées à l'ouest de Sassandra) se réunissent les premières.

Le groupe du centre constitue un ensemble auquel s'adjoignent successivement les populations du sud, 25, puis 23 et 56, puis une population plus nordique (10). A ce grand groupe central dont les populations ne sont pas, géographiquement très isolées les unes des autres, s'adjoint ensuite la population 21, qualitativement de type II, mais pentaploïde ($2n = 40$ au lieu de $2n = 32$ pour tous les autres clones).

Ainsi sa structure pentaploïde l'isole nettement des autres populations centrales, mais pas au point de l'exclure du type II.

L'éloignement géographique, ou d'environnement (Sassandra, forêts-galeries de la savane) conduit à des séparations beaucoup plus importantes que cette modification pourtant non négligeable du nombre chromosomique.

Les trois populations 4, 52, 6 récoltées dans les forêts-galeries de la savane constituent une constellation assez peu homogène, mais cependant bien différenciée du groupe central. Ces trois populations sont d'ailleurs très isolées les unes des autres, et petites. On conçoit aisément qu'à l'intérieur de leur caractère nordique et savanicole, elles se soient différenciées de façon autonome.

Ces populations se raccordent d'abord au groupe central, les populations de Sassandra étant en définitive les plus distinctes des autres.

Ceci n'est pas en désaccord avec l'interprétation donnée par J. PERNES et D. COMBES (1970), selon laquelle l'espèce *Panicum maximum* serait introduite en Côte d'Ivoire en deux points distincts, Abidjan et Sassandra, chaque groupe s'y étant d'abord différencié localement. Les populations des forêts-galeries de la savane sont plus vraisemblablement dérivées du groupe abidjanais, si l'on en juge d'après les ramifications le long des axes routiers, décrites par la carte.

Notons enfin qu'il aurait été peut-être plus satisfaisant dans le cadre de cette interprétation que la population 3 se raccorde plutôt à 56 et 23 qu'au groupe Sassandra.

L'étude de la matrice de proximité montre que cela aurait eu lieu si 56 ne s'était pas d'abord rapproché de 23 ; la caractéristique, voisinage d'un cordon lagunaire, commune à ces deux populations a peut-être dominé le simple voisinage géographique.

L'éloignement de la côte de la population 3, explique peut-être une adaptation à une humidité et une pluviosité moindres, plus semblable à celle connue dans la région de Sassandra.

Une autre hypothèse possible est encore que 3 dérive effectivement des populations de Sassandra, les échanges étant certainement possibles le long des pistes qui mènent de Sassandra à Abidjan (bien qu'il n'y ait guère de population relais connue entre la zone de Sassandra et l'ensemble des populations du centre-sud).

Enfin, dernière explication de cette anomalie, il s'agit là d'une perturbation aléatoire, due aux diverses incertitudes liées aux mesures et à la méthode.

La fidélité du dendrogramme à la disposition géographique des populations n'en est pas moins étonnante, et confirme plus finement les conclusions de PERNES et COMBES (1970). La différenciation quantitative des populations de type II de Côte d'Ivoire est à la fois assez peu sensible (différenciation qualitative à l'intérieur d'un seul groupe) et très précise. La sélection naturelle agirait donc, soit par modification, au cours de multiplications végétatives, du fonctionnement du génotype, soit par petites mutations quantitatives sélectionnées progressivement, dans le cadre du mode reproductif apomictique de l'espèce en Côte d'Ivoire.

Outre le nombre de répétitions, les deux expérimentations diffèrent par deux caractéristiques :

1. Les dates d'observation et les conditions climatiques diffèrent.
2. Le nombre de multiplications végétatives qui séparent le deuxième essai de la plante initiale est supérieur à celui entre le premier essai et cette même plante, puisque le deuxième essai est réalisé à partir des multiplications par éclats de souche des clones du premier.

La population 23 a perdu son originalité, mais la description d'ensemble est beaucoup plus fine (du fait de l'amélioration de l'expérimentation) et coïncide remarquablement bien avec les caractéristiques du milieu.

La mémoire des particularités du clone 23 se dissiperait-elle avec le clonage ?

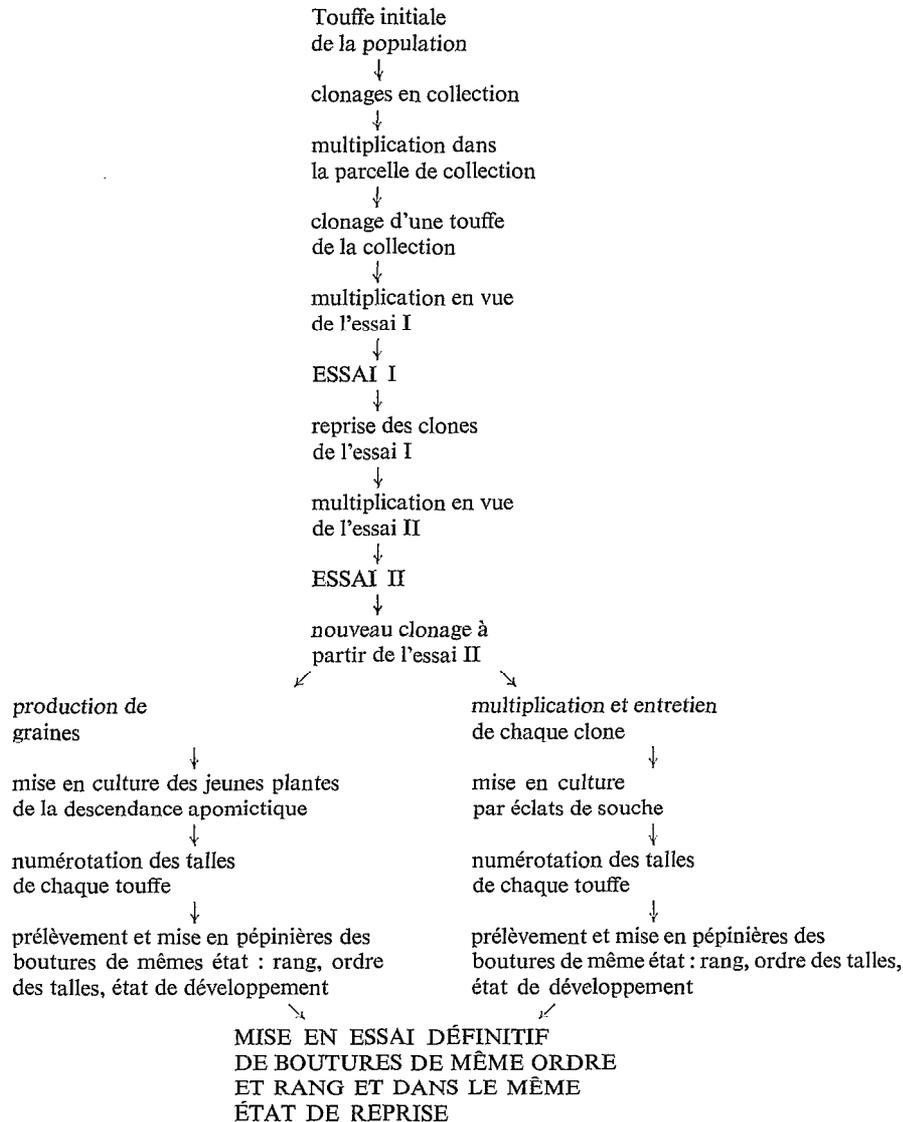
TRANSMISSION COMPARÉE DES DIFFÉRENCIATIONS PAR CLONE ET PAR DESCENDANCE APOMICTIQUE

Cette comparaison a été réalisée en partant des mêmes clones, mais en séparant deux lignées de multiplication, et en améliorant la technique expérimentale, de façon à ne comparer dans un essai définitif que des boutures de même rang, de talles primaires et secondaires (on réduit ainsi notablement les variances résiduelles).

Les deux catégories, talles primaires et secondaires, ont été comparées dans le même essai, mais

n'ont montré aucune différence, pour aucun des caractères étudiés. Le schéma expérimental d'ensemble est le suivant :

Schéma expérimental des comparaisons des mémoires de différenciation stockées en clone et en descendance apomictique



Le nombre de répétitions a été établi de façon à assurer (avec une puissance de 0,95 pour le seuil 0,05) la séparation des grands groupes mis en évidence par l'essai II (savane, *Sassandra*, central) et la mise en évidence (si elle existait) d'une différence d'aptitude à produire (aux moments d'observation) une talle de plus à partir de boutures de talles primaires qu'à partir de talles secondaires.

La mise en évidence de différences plus fines entre les populations n'était pas a priori recherchée, notre intérêt résidant dans la comparaison simultanée, dans des conditions rigoureusement identiques, des différenciations exprimées à travers les deux modes de multiplication.

Les conditions expérimentales diffèrent légèrement de celles de l'essai II (emplacement différent sur un sol plus épuisé de la même station (Adiopodoumé), périodes d'observation différentes).

La stabilité (cette stabilité a été encore vérifiée et testée à partir de mesures effectuées sur les clones qui nous ont servi à la production des graines, et installés spécialement dans notre chantier semencier), d'ensemble de la description, relativement à celle de l'essai II, nous paraît remarquable.

Seuls, 15 et 25 se sont montrés plus chétifs, en ce milieu appauvri, et n'ont plus été classés dans le groupe central (ce ne fait qu'exprimer leur particularité, stable à travers les deux modes de reproduction, et n'influe nullement sur la validité de l'analyse simultanée qui est ici notre objectif).

Pour guider l'interprétation des deux dendrogrammes simultanés nous proposons le schéma illustratif suivant (fig. 42) :

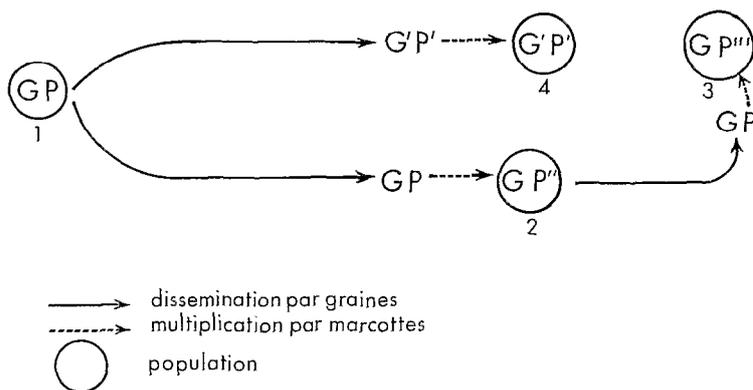


FIG. 42. — Modèle de différenciation des populations imaginaires.

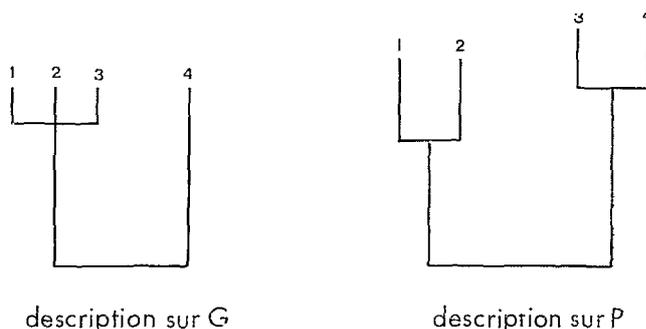
Soit quatre milieux, numérotés 1, 2, 3, 4. 3 et 4 sont biologiquement comparables.

Le milieu 1 est occupé par une population dont les phénotypes observés seraient G (après passage par graines) et P (après multiplications végétatives strictes).

Des graines ont migré à partir de cette population vers les autres milieux, le génotype peut avoir muté au cours de ce passage par graine de G à G' (G' , mieux adapté dans le milieu 4 s'est maintenu) ou être resté inchangé (milieu 2).

A l'intérieur de chaque milieu, une sélection purement végétative a pu avoir lieu, retenant les expressions P_0 en 2 et P''' en 3, ou ne pas avoir lieu, on a alors P' dans le milieu 4. Comparons les dendrogrammes sur G et sur P obtenus, en supposant que les milieux 3 et 4 sont très proches pour leur effet sélectif sur les populations. Les dendrogrammes sont donnés figure 43.

FIG. 43. — Dendrogrammes des analyses théoriques des différenciations décrites figure 42.



Les remarques méthodologiques étant ainsi faites nous pouvons exposer le compte rendu de cette dernière expérimentation.

On s'est donc proposé de mettre en évidence la part de différenciation attribuable à l'un et l'autre des deux processus explicatifs possibles suivants :

1. Il s'agit d'acquisition de modifications atteignant le génome lui-même (mutations).
2. Dans les populations dont, en chaque localité, le mode de multiplication essentiel est le marcot-

tage, se sont sélectionnées des différences d'expression de l'information génétique, auto-entretenues au cours des multiplications végétatives et donc conservées lors des essais.

On compare les diverses populations au moyen, d'une part, de clones maintenus par multiplication végétative au sens strict, d'autre part, d'ensembles d'individus issus de graines apomictiques. Les deux groupes correspondent à des plantes de génotypes identiques ; les différences, éventuellement observées entre eux, exprimeront des variations attribuables à des processus relevant de l'hypothèse 2. Grâce à l'existence de graines apomictiques, on peut donc comparer deux niveaux d'expression de l'information génétique de mêmes génotypes.

Ainsi 14 populations ivoiriennes de type II sont représentées chacune par des touffes obtenues en multipliant végétativement (éclats de souche) une unique touffe prélevée dans la population naturelle originale. Des graines apomictiques de chaque origine ont été récoltées. Ces graines ont été semées et ont donné des plantes, dans des conditions écologiques identiques aux touffes issues d'éclats. Dans les deux séries, au même stade de floraison, et sur des nœuds de même niveau, des boutures ont été prélevées. Elles font l'objet de comparaison à partir de 11 caractères mesurés (poids de chaque touffe, p ; précocité ; nombre de talles, t ; nombre d'inflorescences ; longueur depuis le verticille de base jusqu'à l'extrémité de l'inflorescence, L_i ; longueur de la plus grande ramification du verticille de base ; nombre de ramifications de ce verticille ; caractéristiques du dernier limbe : longueur, largeur ; longueur de la dernière graine, G).

Une analyse de variance (à six répétitions) permettra l'étude des deux facteurs suivants :

1. « Populations » avec 14 états.

2. « Mode de multiplication » avec 2 états (boutures réalisées à partir de touffes issues de graines apomictiques ; boutures réalisées à partir de touffes qui ne sont reliées aux populations naturelles que par une série de multiplications végétatives au sens strict).

Si des effets significatifs sont mis en évidence pour différents facteurs, ils montreront :

- pour le facteur « populations » qu'elles sont différenciées ;
- pour le facteur « mode de reproduction », qu'il existe une différence dans le niveau d'expression moyen du caractère ;
- pour l'interaction « populations \times mode de reproduction », que l'expression des différences entre populations varie suivant qu'elle est analysée après passage, ou non, par graines apomictiques ;
- pour le facteur « populations » dans chaque série, qu'il existe, sous chaque mode de multiplication, une variation entre populations.

Le tableau XIV récapitule les caractères pour lesquels l'interaction « populations \times mode de multiplication » est statistiquement significative.

Dans tous les cas, les deux types de multiplication mettent en évidence une différenciation des populations. La variabilité phénotypique des populations naturelles de type II s'exprime donc sous deux

TABLEAU XIV. — F calculés pour les caractères manifestant une interaction « populations \times mode de multiplication ».

Catégories	Population globale	Multiplication	Interaction mult. \times population	Population (dans « issues de graines »)	Population (dans « boutures »)
Degrés de liberté	13 140	1 140	13 140	13 56	13 70
p	13,19 (**)	1,24	2,44 (**)	9,79 (**)	6,57 (**)
$\log(t + 8)$ (***)	4,93 (**)	8,92 (**)	2,69 (**)	3,32 (**)	4,26 (**)
L_i	23,65 (**)	0,82	1,92 (*)	10,21 (**)	15,87 (**)
G	13,06 (**)	18,35 (**)	3,05 (**)	7,24 (**)	7,97 (**)

(*) Significatif au seuil 0,05 ; (**) Significatif au seuil 0,01 ; (***) Pour une variable t qui suit une distribution binomiale négative de paramètre k , on rend la distribution normale par la transformation $\log(t + k)$.

modalités : une part se maintient à travers la multiplication par graines apomictiques, une autre part ne se transmet qu'au cours de la multiplication végétative au sens strict.

Pour obtenir, à partir de tous les caractères, une représentation globale des structures de différenciation des populations observables à travers l'un ou l'autre schéma de multiplication, on construit les dendrogrammes, à l'aide des indices de proximité.

La comparaison des deux dendrogrammes (fig. 44 et 45) montre les deux différences essentielles suivantes :

- 56 quitte le groupe central-Abidjan pour rejoindre le groupe Sassandra,
- 6 quitte le groupe central-Abidjan pour rejoindre le groupe de savane.

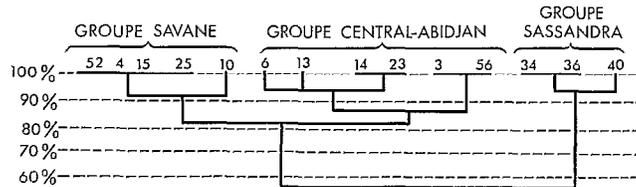
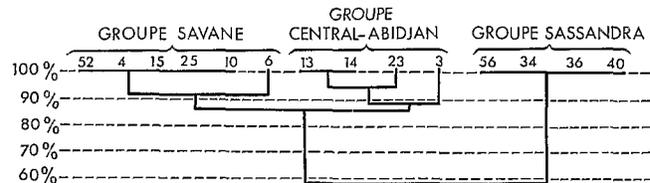


FIG. 44. — Dendrogramme après multiplication par graines.

FIG. 45. — Dendrogramme sans multiplication par graines.



La considération de la localisation des populations et de la carte climatique (ELDIN) montre que la figure 1 est plus fidèle à la localisation et la figure 2 aux caractéristiques climatiques.

56, originaire de Grand-Lahou appartient aux *Panicum maximum* de type II du groupe central-Abidjan du point de vue de l'aire d'extension du groupe. Cependant, les caractéristiques du milieu sont beaucoup plus semblables à celles de Sassandra (déficit hydrique cumulé de plus de 400 mm à Grand-Lahou et Sassandra contre 200 mm à Abidjan ; saison sèche, en moyenne, plus longue de deux mois).

La différenciation entre le groupe central-Abidjan et le groupe de Sassandra intéresse des modifications transmissibles par graines apomictiques, de même que celles qui différencient le groupe de savane du groupe central.

Cependant, la sélection naturelle a retenu, pour 56 en particulier, des modifications de l'expression de l'information génétique entretenues au cours de marcottages naturels, mode de multiplication normal de la population ; celles-ci lui permettent de s'ajuster à des conditions de milieu différentes (Sassandra) de celles du groupe central. De même, 6 rejoint le groupe de savane qui correspond à son milieu naturel, par modifications transmissibles au cours de la multiplication végétative seule.

L'ensemble du type II de la Côte d'Ivoire a donc acquis une différenciation quantitative étroitement ajustée aux diverses caractéristiques d'environnement, et ce, par transformations dont certaines se maintiennent au cours du passage par des graines apomictiques et d'autres ne se maintiennent qu'au cours de la multiplication végétative.

Ainsi, avons-nous mis en évidence, chez le type II de *Panicum maximum*, l'existence de modifications de l'expression de l'information génétique transmises par multiplication végétative. Chez d'autres plantes supérieures de position systématique diverse, de tels processus ont déjà été mis en évidence : GOEBEL (1908) ; MASSART (1924) ; BANCILHON, NOZERAN et ROUX (1963) ; PFIRSCH (1965). BREESE (1965) et NIELSEN (1963) ont montré chez certaines Graminées que des comportements de ce type peuvent être utilisés pour la sélection. Il en est de même chez le type II du *Panicum maximum*. En outre, notre travail montre que les processus d'adaptation des plantes de ce groupe aux diverses conditions naturelles de la Côte d'Ivoire ne sont pratiquement pas le fait de la reproduction sexuée. Ils passent par contre, pour une part importante, par

des différenciations transmises par multiplication végétative (marcottes, boutures), une autre part l'étant par des graines apomictiques.

Conclusion relative aux données apportées par l'étude des populations marginales de Côte d'Ivoire

Les *Panicum maximum* semblent parfaitement bien adaptés aux marges forestières de la Côte d'Ivoire, ils semblent y être même en expansion. Cependant, aucune exploitation importante du taux de sexualité de l'apomixie facultative n'y paraît manifeste. Malgré l'existence conjointe de types distincts aucune hybridation ne semble réussir et aucune variabilité fondamentale ne s'est créée. Seules quelques formes secondaires polyploïdes, hybrides possibles entre les types I et II, acquièrent une certaine pérennité sous forme de très petits îlots de populations.

Cependant, toute différenciation, dans chaque type, n'est pas exclue et l'on observe des variations quantitatives très étroitement adaptatives entre les populations. L'avancée évolutive s'effectue par une extrême exploitation des possibilités du type, tant par modifications quantitatives transmissibles par la descendance apomictique que par transformations d'expressions des génotypes qui ne se perpétuent qu'au cours des multiplications végétatives naturelles.

Les types I et II évoluent en toute indépendance génétique, dans le sens de l'exploitation maximum de leurs possibilités adaptatives. Ni les recombinaisons entre types, ni les disjonctions dans chaque type ne semblent leur conférer de vigueur évolutive bien qu'il existe 2 % de descendances obtenues par voie sexuée à chaque génération.

L'apomixie absolue semble pour l'essentiel le cadre reproductif de leur évolution.

Evolution des phénotypes en introductions artificielles récentes

Nous avons pu retrouver, à travers les expéditions de boutures et de graines faites par différents centres de recherches, un certain nombre de phénotypes qui sont restés inchangés (qualitativement, d'aspect) malgré les milieux très variés qu'ils ont connus. Nos recherches avaient ainsi débuté par une série d'introductions qui nous permettent maintenant d'analyser le comportement de certains phénotypes lors de ces migrations artificielles.

Il s'agissait, pour beaucoup, de lots de boutures ou de lots de graines de variétés qui avaient été retenues pour leur intérêt fourrager. Certaines étaient qualifiées de naturelles pour la région, d'autres correspondaient à des introductions assez anciennes pour que de nombreuses multiplications en aient été faites, et des études agronomiques, publiées (introductions nettement antérieures aux vingt dernières années) ; d'autres enfin plus récentes conservaient encore l'origine de l'avant-dernier expéditeur. Le qualificatif de « naturelles », donné pour la première catégorie d'introductions ne garantit guère plus que le fait suivant : des petites populations incontrôlées de cette variété existent à l'état spontané autour de la station qui nous les a expédiées. Ceci n'apporte aucune authenticité d'origine quand on sait la rapidité avec laquelle des populations illégitimes contaminent le voisinage d'une station d'expérimentation. Depuis cinq ans que nous introduisons des *Panicum maximum* à Adiopodoumé, la contamination est si importante dans un rayon de 20 km autour de cette station, qu'un observateur non prévenu pourrait se croire dans un centre d'origine ou de diversification secondaire naturel important du taxon.

Pourquoi, dans ces conditions, étudier ces variétés ? Les recoupements des différentes fiches de provenance nous ont montré qu'un grand nombre de formes étaient reliées, plus ou moins directement, au Kenya, dont certaines y ont été effectivement directement prospectées (collection de BOGDAN au Kenya). Il s'agissait là d'une indication utile pour l'entreprise de futures prospections, mais ce n'est pas l'intérêt biologique essentiel.

En effet, ce qui, à l'observation directe, est frappant c'est que nombre de variétés se raccordent à un même type, sans qu'aucun caractère qualitatif ne les y puisse discriminer.

Ainsi, contrairement à la plupart des plantes pour lesquelles aux avatars des introductions successives correspond une différenciation importante (même quand la reproduction est contrôlée) les *Panicum maximum* ont montré une fixité exceptionnelle. Des plantes dont le taux d'autogamie est très élevé (de

90 à 98 %), tels certains *Stylosanthes* et *Trifolium rueppelianum*, ont connu une rapide différenciation dans les pays où ils ont été introduits récemment (Australie) (BOGDAN C. V.).

Cette fixité des *Panicum* n'est pas attribuable à un entretien des variétés par clonage, car plusieurs nous sont parvenues sous forme de lots de graines et étaient multipliées par graines dans le pays d'introduction. Même si les variétés sont multipliées par clonage, elles sont toujours susceptibles de produire quelques graines en parcelles de collection et participer par là à la multiplication végétative suivante.

Ces arguments conduisent à l'idée selon laquelle *l'apomixie facultative ne parvient nullement à créer de variabilité dans les diverses stations où ces plantes ont été introduites.*

Analysons les phénotypes identiques au type I de Côte d'Ivoire.

Aucune caractéristique qualitative ne permet de dissocier les variétés du type I et les séparations et regroupements ci-dessous ont été réalisés à partir de mesures, traitées par l'indice de proximité.

7 clones de type I ont été comparés :

- | | |
|-----|--|
| G33 | venu par graines, d'Angola, |
| 50 | { prospectés en Côte d'Ivoire et multipliés, par éclats de souche, |
| 51 | |
| G77 | venu par graines d'Australie, |
| G96 | venu par graines du Venezuela, |
| 91 | { venus par éclats du Brésil. |
| 89 | |

Le dendrogramme (fig. 46) montre qu'entre les deux clones extrêmes de Côte d'Ivoire (50 et 51) il existe une différence plus grande qu'entre 50 et le clone G33 originaire d'Angola (Cela). Les quatre clones introduits d'Amérique du Sud et d'Australie sont vraisemblablement originaires du pays du Golfe de Guinée comme les trois représentants des populations naturelles africaines (G33, 50 et 51). Ils ont subi cependant une sélection clonale orientée vers la production fourragère qui les conduit à constituer un groupe « clones cultivés » qui les distingue du groupe « populations naturelles ».

Il est bien évident que la sélection peut avoir eu lieu soit au cours de cultures et d'exploitation dans les pays où ils ont été introduits, soit naturellement dans leur pays d'origine, les introducteurs n'ayant fait que retenir les clones les plus intéressants.

Tous les clones de cet essai sont qualitativement très fidèles au type I et indistinguables. Une différenciation quantitative a eu lieu sans remaniements qualitatifs et elle s'est conservée dans la multiplication

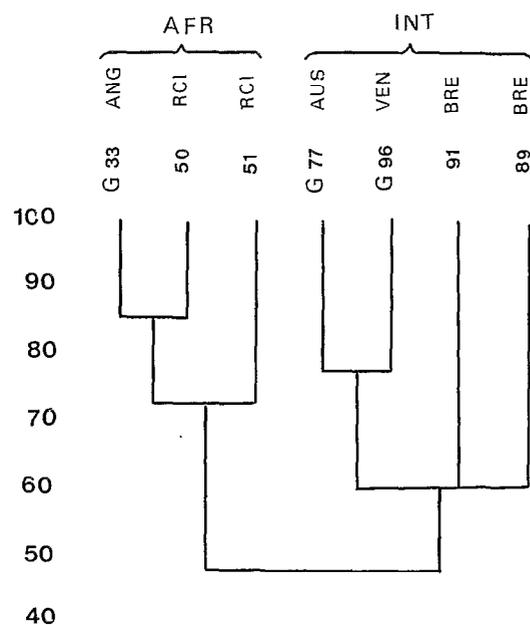


FIG. 46. — Types I introduits et ivoiriens. La séparation entre groupes africains et introduits est très nette. La dispersion est accrue à partir des phénotypes entièrement multipliés végétativement.

par graines puisque G77 et G96 ont été introduits sous cette forme. 89 et 91, introduits par éclats, ont pu cumuler une différenciation d'ordre génique avec une différenciation végétative d'une autre nature. Ainsi cette mémoire différente des différenciations évolutives lues à travers les descendance apomictiques et le clonage n'est pas particulière au type II de Côte d'Ivoire.

L'analyse des types I introduits suggère l'existence d'un tel phénomène qui s'est également exprimé lors de l'étude des formes d'Afrique de l'Est (populations de Maralal).

Le clonage permet un stockage durable de certaines expressions (stable malgré les multiplications végétatives successives en collection dans un nouveau milieu) ; ceci semble beaucoup plus important qu'une simple intoxication éventuelle rémanente due au milieu primitif, il n'y a guère conservation d'éléments matériels de la touffe primitive (la dilution serait énorme puisque transmise à travers les goulots d'étranglement successifs d'un bourgeon, et multipliée à des dizaines de milliers de talles).

C'est donc de la transmission d'une information qu'il s'agit, et dans les conditions très particulières d'un non-retour par les graines. Ce type d'information épigénétique n'est peut-être pas exceptionnel comme processus de différenciation évolutive, mais il est difficile à mettre en évidence lorsque les graines des descendance successives ne perpétuent pas les mêmes génotypes.

Les descendance apomictiques ont constitué un matériel privilégié pour révéler cette source d'adaptation, qui n'est pas négligeable si l'on en juge par la précision de son orientation vis-à-vis des caractéristiques biophysiques du milieu.

QUESTIONS POSÉES PAR LA DESCRIPTION DES POPULATIONS NATURELLES

Pratiquement, nous sommes en présence de discontinuités importantes ; quelles liaisons évolutives existe-t-il entre les *Panicum maximum* de Côte d'Ivoire, apomictiques et peu variables, les diploïdes sexués et les types *C* ? C'est ce que nous tenterons de représenter par des transitions que nous ne pouvons obtenir qu'à l'aide de la seule théorie.

L'étude des structures des populations naturelles nous a conduit, de proche en proche, à mettre en évidence des types particuliers d'adaptation, et des comportements originaux de certaines formes rares sexuées, diploïdes et type *C* de *Panicum maximum*. Nul doute que ces nouveautés biologiques ne soient fondamentales et d'importantes créatrices de variation (COMBES 1972) assurément utilisables pour l'amélioration génétique. L'étonnant, c'est leur caractère exceptionnel, leur rareté. Comment se fait-il qu'elles soient si limitées dans cet énorme complexe polymorphe des *Panicum maximum* ? Sont-elles en cours de disparition, et comment se pourrait-il alors qu'elles soient éliminées par des plantes dont le mode de reproduction semble aussi dénué de pouvoir évolutif ? Sont-elles au contraire, en phase d'extension, et comment alors seraient-elles apparues comme des néo-formations variables dans ce complexe figé ? Est-ce au contraire un équilibre dynamique des différentes structures qui confère aux *Panicum maximum* leur extension et leur polymorphisme exceptionnels ?

Si nous ne posons pas de questions plus précises nous ne pourrions pas élaborer des modèles explicatifs suffisamment clairs. Aussi procéderons-nous point par point.

1. N'est-il pas étonnant que bien qu'il soit possible de fabriquer des tétraploïdes sexués à partir des diploïdes sexués nous n'en ayons jamais observés dans la nature, malgré l'abondance de nos prospections ?

Il existe là un hiatus important qui ôte de notre observation toute transition naturelle entre les diploïdes sexués et le reste des *maximae*.

Qu'arriverait-il si des populations naturelles tétraploïdes sexuées entraient en contact avec des populations naturelles apomictiques ? Cette question n'est pas irréaliste du tout puisque c'est ce que nous réalisons dans nos programmes d'amélioration de cette graminée.

Nous sommes tellement habitués à considérer que l'acquisition de la sexualité est un progrès évolutif que la tentation est grande de dire que les populations apomictiques devraient disparaître. Pourtant ce n'est pas ce qu'on observe, ce sont justement les populations tétraploïdes sexuées qui manquent !

C'est pour analyser cette situation paradoxale que nous avons construit plusieurs modèles qui puissent tenir compte des propriétés reproductives les plus vraisemblables (apomixie absolue et facultative confrontée à l'allogamie ou à l'autogamie partielle et totale), de différentes situations d'héritabilité de l'apomixie (gènes dominants, récessifs, modificateurs) et de différents processus biologiques de développement de sacs embryonnaires non réduits (par compétition avec les sacs réduits, ou en remplacement de leur dégénérescence), dans un contexte où l'explication par le hasard (bien peu satisfaisante) ne joue pas.

2. Si l'on considère les populations naturelles de tétraploïdes, toutes identiques pour l'apomixie facultative et le taux de sexualité, on doit s'étonner de la diversité des structures observées : polymorphisme continu, polymorphisme discontinu, populations monomorphes. Un même mode de reproduction dans

des milieux parfois comparables réalise des structures de population radicalement différentes. Toutes les introductions, quelle que soit l'origine de la plante apomictique, conduisent à la même absence de créativité « utile » dans leurs descendance.

Les structures de populations semblables à celles observées en Côte d'Ivoire reflètent seules la physionomie des descendance. L'expérimentation ne nous permet pas de comprendre que des populations apomictiques puissent manifester des variabilités continues du type de celles des plantes allogames.

Pourtant ces populations existent, et se situent au cœur même de l'aire d'extension de l'espèce. Elles seules auraient permis de découvrir les centres de sexualité si une forme diploïde n'avait pas été récoltée dès la première prospection.

On n'observe pas d'intermédiaires naturels entre diploïdes sexués et tétraploïdes apomictiques et pourtant les populations apomictiques centrales ont la même structure allogame que leurs diploïdes associés !

Nous avons besoin de modèles pour pouvoir imaginer comment fonctionne une population apomictique facultative dans les conditions naturelles de ces populations centrales, puisque l'expérimentation ne nous donne pas la possibilité de les simuler. C'est dans ce but que nous avons esquissé les bases de la génétique des populations à apomixie facultative, établies très précisément à partir des caractères reproductifs des *maximae*.

3. L'extension des *maximae* est considérable ; loin des populations centrales les processus asexués semblent à l'œuvre, et efficaces. Les *maximae* ne semblent pas souffrir de difficultés adaptatives, alors qu'elles n'ont pas apparemment cette souplesse de réponse à l'environnement que confère la sexualité à d'autres graminées voisines.

La souplesse adaptative peut être acquise :

(a) par une structure de polymorphisme des populations qui permette une homéostasie globale de l'ensemble des individus d'un même habitat. Leur polymorphisme est, à peu près, une stratégie mixte, réponse optimale à un milieu hétérogène et (ou) variable,

(b) par une organisation des génomes (structure génétique) qui conduise à une homéostasie de développement, une morphogenèse très adaptable. Nous avons vu effectivement comment l'adaptation s'était réalisée de façon non négligeable en Côte d'Ivoire à travers les expressions d'un même génome, par multiplication végétative.

Ces deux voies ne sont pas indépendantes, une structure de polymorphisme correspond à une organisation particulière des génomes ; telle réalisation de l'homéostasie de population dans un milieu donné est la meilleure, compte tenu de l'organisation du génome.

Autrement dit la démarche de raisonnement peut être la suivante :

1. Quelles sont les structures génétiques qui permettent le meilleur « rendement évolutif » en régime apomictique, comparativement au régime sexué ?

2. Ces structures préférentielles favorisent-elles l'organisation de polymorphismes optimaux dans certains environnements ?

Par la théorie des fardeaux génétiques (genetic load) appliquée à l'apomixie, on esquissera la manière dont on peut tenter d'apprécier le « rendement évolutif » d'une structure reproductive. Les études de stratégies adaptatives de LEVINS (1962, 63, 64) et diverses analyses des vitesses d'évolution publiées par d'autres auteurs permettent de se faire une certaine idée de ce que pourraient être les structures génétiques des apomictiques. L'expérimentation correspondant à l'analyse des structures génétiques est en cours à l'ORSTOM (R. RÉNÉ-CHAUME).

Enfin, nous montrerons comment un type de polymorphisme stable est réalisable en régime asexué.

RÉPONSES DONNÉES PAR LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DES APOMICTIQUES

I. Maintenance et contagion de l'apomixie

C'est à cette analyse qu'est consacrée la première partie de « Etude du Mode de Reproduction. Apomixie Facultative, du point de vue de la génétique des populations » (PERNÈS 1970).

II. Structure des populations apomictiques

La possibilité d'entretien de structures allogames par l'apomixie facultative et différents théorèmes concernant l'évolution des fréquences géniques constituent la deuxième partie de « Etude du Mode de Reproduction : Apomixie Facultative, du point de vue de la génétique des populations » (PERNÈS 1970).

Les réponses apportées par cette étude aux deux premières questions posées dans le chapitre précédent y sont explicitées biologiquement dans la conclusion générale et les conclusions propres à chacune des parties (nous y renvoyons).

III. Organisation des génomes des groupes apomictiques

Cette analyse comprend les trois parties suivantes :

1. Analyse des fardeaux génétiques et coûts moyens comparés de la sélection naturelle en panmixie et en apomixie absolue.
 2. Rappels bibliographiques concernant les vitesses d'évolution en régime sexué et asexué, et les stratégies optimales dans des environnements hétérogènes.
 3. Maintien de polymorphismes stables en régime asexué.
- Ces trois points sont étudiés ci-dessous dans cet ordre.

ORGANISATION DES GÉNOMES DES GROUPES APOMICTIQUES

1. Coûts moyens comparés de la sélection naturelle en régime panmictique et en apomixie absolue

INTRODUCTION

Les analyses théoriques auxquelles nous nous référons précédemment ont montré que :

1° Par évolution interne des populations, en absence de sélection, un gène responsable de l'apomixie, facultative ou absolue, envahira l'ensemble du pool génique et la sexualité sera éliminée.

2° L'apomixie facultative fonctionne essentiellement, du point de vue de l'évolution des fréquences géniques, comme un processus sexué, si la structure de départ est du type panmictique, et comme un processus asexué, si la population initiale ne comporte qu'un génotype dominant.

Le premier point doit être complété par l'analyse de l'avantage sélectif externe des populations soumises aux mêmes impératifs évolutifs, mais de structures reproductives différentes (apomictique ou panmictique).

L'acquisition complète de l'apomixie par une population modifie son pouvoir de réponse aux pressions sélectives. Cette modification ne peut-elle entraîner sa disparition du fait d'un abaissement de sa valeur reproductrice, sa réponse sélective étant instantanément trop brutale ?

Il nous faut donc savoir si l'évolution courante, par substitution d'un allèle par un autre plus avantageux, n'est pas une source de faiblesse reproductrice à chaque génération de la population apomictique, lui conférant ainsi une probabilité d'extinction plus grande.

L'étude ci-dessous tente d'aborder ce problème par comparaisons des charges génétiques moyennes par génération, pour une même évolution phénotypique, en apomixie absolue et en panmixie. Le second point de l'étude précédente (PERNÈS 1970) nous ayant montré que, suivant les situations initiales, l'apomixie facultative se ramenait à l'une ou l'autre de ces situations, celle-ci n'a pas été étudiée directement.

MÉTHODE D'ANALYSE

La notion de coût de la sélection naturelle permet de mesurer une valeur sélective externe de populations différant par une caractéristique structurale. Sa signification biologique sera donc initialement précisée.

La compétition étant, pour beaucoup, responsable des équilibres dans les écosystèmes, c'est essentiellement l'abaissement instantané (par génération) du potentiel reproductif qui met en cause la survie d'une population, plus que le coût total d'une transformation.

Cette valeur instantanée ne s'obtient guère aisément génération par génération, quand on tente de comparer deux processus évolutifs aussi divers que la transformation en régime sexué et asexué.

Nous procéderons donc ainsi.

On compare les transformations phénotypiques des populations, c'est-à-dire que l'on calculera pour les mêmes états phénotypiques initial et final :

Le temps (en génération) nécessaire pour réaliser cette transformation.

Le coût global de cette transformation.

De là les coûts moyens par génération pourront être extraits et comparés. On analysera essentiellement deux phénomènes :

1° Le coût moyen pour l'ensemble d'une substitution.

2° Le coût moyen lors de la phase initiale (la plus critique) de la substitution pour deux situations extrêmes d'interaction allélique :

(a) *le gène avantageux est dominant,*

(b) *le gène avantageux est récessif.*

On pourra répondre à la question que l'apomixie pose naturellement :

Le mode asexué permet un tri très rapide (sélections clonales), le prix de cette efficacité est-il ou non une charge instantanée supérieure à celle de la substitution, plus lente en régime sexué ?

Cette question peut être exprimée autrement : cette efficacité théorique est-elle réellement exploitable avec un excès reproductif différentiel acceptable ?

FARDEAU GÉNÉTIQUE ET COÛT DE LA SÉLECTION NATURELLE

La signification biologique du concept de fardeau ou charge génétique (genetic load) s'est désormais considérablement éclaircie. Les difficultés de compréhension ont trois sources :

1. Le sens même de la notion de valeur adaptative (« fitness ») d'une population.

2. L'effet des variations de la valeur adaptative de la population sur les effectifs.

3. La situation de la population (dans un écosystème « saturé » ou dans un écosystème présentant une niche libre pour la colonisation).

DIVERSES SITUATIONS D'APPRECIATION DE LA CHARGE GÉNÉTIQUE

Contrôle des effectifs

(1) Si l'effectif est limité supérieurement par des contraintes extérieures, mais non inférieurement, le « fardeau génétique est l'excès reproductif, exprimé comme une fraction du taux reproductif requis pour maintenir l'effectif de la population lorsqu'elle est à l'équilibre pour les facteurs considérés » (CROW 1970).

(2) Lorsque l'effectif est contrôlé par des facteurs internes à la population (dépendant de la densité) le fardeau génétique se traduit par un effectif inférieur à celui réalisable en absence du facteur responsable de cette charge.

« Le fardeau génétique est la fraction par laquelle l'effectif de la population est diminué du fait du facteur considéré, relativement à une population où ce facteur manque, mais supposée identique par ailleurs » (CROW 1970).

(3) Lorsque l'effectif de la population augmente, celle-ci étant dans une phase de colonisation, le fardeau génétique se traduira par un accroissement plus lent de l'effectif.

Si la stabilisation finale de la taille de la population est obtenue à partir d'une régulation interne, indépendante du fardeau considéré, le fardeau global est calculable à partir de la somme des écarts par génération des effectifs entre la population de référence et celle où le facteur responsable de la charge est présent.

Si la stabilisation est liée à une limitation extérieure, par l'écosystème, de la niche disponible, celle-ci peut avoir régressé au cours de la colonisation et cet effet est beaucoup plus difficile à évaluer.

Valeur adaptative moyenne des génotypes et variation de l'effectif des populations

Tous ces processus supposent que la valeur adaptative de la population est directement liée à la valeur adaptative des génotypes par laquelle la sélection naturelle intervient.

Dans la situation (2), il n'existe aucune relation directe entre ces deux types de valeur adaptative.

Pour un génotype, c'est l'expression de son aptitude à la fécondité en croisement, et de sa longévité, qui conditionne sa valeur sélective (son excès reproductif, relativement aux autres génotypes, est responsable de l'installation de ses gènes dans la population).

L'effectif de la population est contrôlé par un facteur limitant dont les génotypes favorisés peuvent être plus ou moins dispendieux que les autres. L'accroissement de la valeur adaptative moyenne des génotypes ne permet pas de prédire l'évolution de l'effectif de la population. Un avantage sélectif génotypique peut être ainsi une charge pour la population.

Coût de la sélection naturelle (ou fardeau génétique de substitution)

Lors d'une substitution de gène, conduisant à la fréquence p_0 de l'allèle à une fréquence supérieure p_1 , la population a besoin d'un excès reproductif permettant d'éliminer son allèle A à la vitesse maximum possible à partir des valeurs sélectives relatives, sans altérer son effectif.

Le cumul de ces excès reproductifs comptés en nombre d'individus (morts génétiques) au cours du remplacement est le coût de la sélection naturelle.

Pour les coefficients de sélection « s » habituels, il est, dans une population mendélienne, indépendant de « s », et dépend essentiellement des fréquences du gène considéré.

Par contre la vitesse du remplacement (nombre de générations nécessaires pour passer de p_0 à p_1) est, lui, fonction de s . Le coût de la sélection naturelle n'est pas affecté globalement à une population, mais débité, par génération et c'est à chaque génération que l'affaiblissement du potentiel reproductif risque de mettre en cause la survie de la population.

Il est donc essentiel, lorsqu'on veut comparer deux structures de population, de tenir compte des deux paramètres :

- charge globale,
- coût instantané par génération.

Nous illustrerons ce point à partir d'un schéma simple, où nous comparerons deux modes de reproduction : panmixie et apomixie.

Gène dominant avantageux

Le tableau des effets et des fréquences phénotypiques est le suivant :

Génotype	Phénotype	Fréquences phénotypiques initiales	Fréquences génotypiques	Valeurs sélectives
<i>AA</i>	[A]	P_0	p_0^2	$1 + s$
<i>Aa</i>			$2 p_0 q_0$	$1 + s$
<i>aa</i>	a	$1 - P_0$	q_0^2	1

1. VITESSES DE REMPLACEMENT

Apomixie absolue

A la génération suivante, les fréquences des deux génotypes sont :

$$\frac{P_1}{1 - P_1} = (1 + s) \frac{P_0}{1 - P_0}.$$

A la génération n :

$$\frac{P_n}{1 - P_n} = (1 + s)^n \frac{P_0}{1 - P_0}$$

d'où n_A le nombre de générations pour passer de P_0 à P_n :

$$(1) \quad n_A = \frac{1}{\text{Log}(1 + s)} \left[\text{Log} \frac{P_n}{P_0} - \text{Log} \frac{P_0}{1 - P_0} \right].$$

On pose :

$$\left. \begin{aligned} P_0 &= 1 - q_0^2 = (1 - q_0)(1 + q_0) \\ P_n &= 1 - q_n^2 = p_n(1 + q_n) \end{aligned} \right\} = p_0(1 + q_0)$$

et l'on obtient en termes de p et q :

$$(2) \quad n_A = \frac{1}{\text{Log}(1 + s)} \left[\text{Log} \frac{P_n}{P_0} + \text{Log} \frac{1 + q_n}{1 + q_0} - 2 \text{Log} \frac{1 - P_n}{1 - P_0} \right]$$

$$n_A = \frac{1}{\text{Log}(1 + s)} \left[\text{Log} \frac{P_n}{(1 - P_n)^2} - \text{Log} \frac{P_0}{(1 - P_0)^2} + \text{Log} \frac{2 - p_n}{2 - p_0} \right].$$

Panmixie

$$\bar{w} = 1 + s - s q_0^2 = 1 + s(1 - q_0^2)$$

$$p_1 = \frac{(1 + s) p_0 (p_0 + q_0)}{\bar{w}}$$

$$p_1 - p_0 = \frac{(1 - s) p_0 - p_0 - p_0 s(1 - q_0^2)}{\bar{w}}$$

$$p = s \frac{p_0 q_0^2}{\bar{w}} \simeq s p_0 q_0^2.$$

L'approximation continue correspondante est :

$$\frac{dp}{dq} = spq^2$$

d'où :

$$(3) \quad n_p = \int_0^n dt = \frac{1}{s} \int_{p_0}^{p_n} \frac{dp}{p(1-p)^2}.$$

La résolution de (3) donne :

$$n_p = \frac{1}{s} \left[\text{Log} \frac{P_n}{P_0} - \text{Log} \frac{1-P_n}{1-P_0} + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{1-p_n} - \frac{1}{1-p_0} \right) \right].$$

Comparaison de n_A et n_p

Pour les mêmes états, initial et final P_0 et P_n , des fréquences phénotypiques exprimées en termes p_0 et p_n , (qui ne sont pas des fréquences géniques dans le cas de l'apomixie), on a :

$$n_p - n_A = \frac{1}{s} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{1-p_n} - \frac{1}{1-p_0} \right) + \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} - \text{Log} \frac{2-p_n}{2-p_0} \right]$$

soit en termes de $q = 1 - p$:

$$n_p - n_A = \frac{1}{s} \frac{q_0 - q_n}{2 q_n q_0} + \text{Log} \frac{q_n}{1+q_n} - \text{Log} \frac{q_0}{1+q_0}.$$

Quand $q > 0$ $n_p - n_A$ augmente indéfiniment.

Le processus d'élimination du phénotype a est beaucoup plus lent en panmixie qu'en apomixie, et ce d'autant plus que dans ce régime, l'allèle a doit être éliminé complètement, alors qu'il est stocké sous forme Aa en régime apomictique.

Exemple numérique

Pour :

$$s = 10^{-3} \quad p_0 = 10^{-1} \quad p_n = 1 - 10^{-1}$$

on a :

$$n_p - n_A = 2,85 \cdot 10^3 \quad n_A = 6,93 \cdot 10^3.$$

CALCUL DES CHARGES GLOBALES (POUR UNE SUBSTITUTION PHÉNOTYPIQUE DE p_0 A p_n)

Apomixie absolue

L'utilisation d'un paramètre temps continu convient bien au calcul des charges L , en gardant les mêmes notations, le taux de variation de fréquences phénotypiques est :

$$4) \quad \frac{dP}{dt} = sP(1-P).$$

Dans l'intervalle $(t, t + dt)$, la fraction de morts génétiques (élimination différentielle de $[A]$) est :

$$(1-P) s dt.$$

La charge totale liée à la transformation de fréquences de P_0 à P_n est :

$$(5) \quad L(P_0, P_n) = \int_0^n (1-P(t)) s dt.$$

L'équation (4) permet d'écrire (5) sous la forme :

$$L(P_0, P_n) = \int_{P_0}^{P_n} \frac{dP}{P}$$

$$L(P_0, P_n) = \text{Log } P_n - \text{Log } P_0$$

$$= \text{Log} \frac{(1 - q_n)(1 + q_n)}{(1 - q_0)(1 + q_0)}$$

$$(6) \quad L_A(P_0, P_n) = \text{Log} \frac{p_n}{p_0} + \text{Log} \frac{2 - p_n}{2 - p_0}.$$

Quand $P_n \rightarrow 1$, $1 - P_n = q_n^2 \rightarrow 0$ et $p \rightarrow 1$ ($p_n = 1 - q_n$, mais n'est pas la fréquence du gène A), d'où :

$$(7) \quad L_A(P_0, 1) = -\text{Log } p_0 - \text{Log} (2 - p_0).$$

Panmixie

$$\frac{dp}{dt} = spq^2$$

$$\bar{w} = 1 + s(1 - q^2)$$

$$L = \frac{w_{\max} - \bar{w}}{w} = (1 + s) - (1 + s) + sq^2 = sq^2.$$

En négligeant s devant 1 dans $1 + s$ (coefficient de sélection faible)

$$L(p_0, p_n) = \int_0^n s(1 - p)^2 dt$$

$$= \int_{p_0}^{p_n} \frac{s(1 - p)^2}{sp(1 - p)^2} dp = \int_{p_0}^{p_n} \frac{dp}{p}$$

$$(8) \quad L_p(p_0, p_n) = \text{Log } p_n - \text{Log } p_0$$

$$L_p(p_0, 1) = -\text{Log } p_0.$$

Comparaison

$$L_p - L_A = \text{Log} (2 - p_0).$$

Les coûts totaux ne diffèrent que de $\text{Log } 2$, soit 0,69 la charge totale étant plus faible en apomixie. Elle est quasi indépendante de p_0 .

L'exemple numérique précédent donne :

$$L = 2,20$$

$$L = 1,52$$

$$\frac{L}{n_A} = 2,195 \cdot 10^{-4}$$

$$\frac{L_p}{n_p} = 2,25 \cdot 10^{-4}.$$

ANALYSE DES CHARGES GÉNÉTIQUES MOYENNES PAR GÉNÉRATION

A partir de (2) et (4) on tire :

$$(9) \quad n_A = \frac{1}{s} \left[L_A - 2 \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} \right]$$

et de (3) et (6) :

$$n_p = \frac{1}{s} \left[L_p - \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} + \frac{1}{2} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)} \right].$$

D'où :

$$L'_A = \frac{L}{n_A} = \frac{sL_A}{L_A - 2 \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}}$$

$$L'_p = \frac{L_p}{n_p} = \frac{sL_p}{L_p - \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} + \frac{1}{2} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)}}$$

et :

$$L'_p - L'_A = s \left[\frac{1}{1 - \frac{2}{L_A} \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} - \frac{1}{1 - \frac{1}{L_p} \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} + \frac{1}{2 L_p} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)}} \right]$$

$$L - L'_A = k \cdot s.$$

Avec :

$$k = \frac{1}{1 - \frac{2}{L_A} \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} - \frac{1}{1 - \frac{1}{L_p} \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} + \frac{1}{2 L_p} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)}}$$

$$k = \frac{\left(\frac{1}{L_p} - \frac{1}{L_A} \right) \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{L_A} \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{2 L_p} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)}}{C}$$

C'est toujours > 0. Etudions le signe de N :

$$N = \left[\frac{1}{L_p} - \frac{1}{L_A} \right] \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{L_A} \operatorname{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{2 L_p} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)}.$$

1° Pour p_0 fixé, quand $p_n \rightarrow 1$
 L_p et L_A tendent vers une limite finie

$$N \rightarrow -\infty$$

La charge par génération en apomixie est en moyenne plus élevée qu'en panmixie, mais la différence $L'_p - L'_A$ est assez négligeable puisque C tend vers l'infini comme

$$\frac{1}{1 - p_n} \operatorname{Log} (1 - p_n)$$

et que N tend vers l'infini comme $\frac{1}{1 - p_n}$ quand p tend vers 1.

2° Pour p_0 et p_n faibles et voisins, $p_n = \alpha p_0$ avec $\alpha = \varepsilon + 1$

$$L_p = \text{Log} \frac{p_n}{p_0} \sim \varepsilon$$

$$L_A = \text{Log} \frac{p_n}{p_0} + \text{Log} \frac{2 - p_n}{2 - p_0} \sim \varepsilon$$

$$n_p = \frac{1}{s} \left[\text{Log} \frac{p_n}{p_0} - \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{1 - p_n} - \frac{1}{1 - p_0} \right) \right] \sim \frac{1}{s} \left(\varepsilon + \frac{1}{2} \varepsilon p_0 \right)$$

$$n_p \sim \frac{\varepsilon}{s} \left(1 + \frac{p_0}{2} \right)$$

$$n_A = \frac{1}{\text{Log}(1 + s)} \left[\text{Log} \frac{p_n}{p_0} - 2 \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} + \text{Log} \frac{2 - p_n}{2 - p_0} \right] \sim \frac{1}{s} \varepsilon$$

$$L'_A = \frac{L_A}{n_A} = s$$

$$L'_p = \frac{L_p}{n_p} = \frac{2s}{2 - p_0}$$

$$L'_p - L'_A = s \left[\frac{2}{2 + p_0} - 1 \right] = -\frac{sp_0}{2 + p_0}$$

$$L'_p - L'_A \simeq -\frac{1}{2} p_0 s.$$

Le coût initial par génération est légèrement supérieur en régime apomictique.

En résumé, si le gène avantageux est dominant, la substitution en régime panmictique est beaucoup plus lente qu'en apomixie absolue. La charge globale est supérieure de 0,69 à celle obtenue en apomixie absolue. Par génération, les charges moyennes sont du même ordre de grandeur, supérieure pour l'apomixie cependant, et ce, de façon plus sensible en début d'élimination.

Ainsi la panmixie étale davantage dans le temps l'évolution par substitution, ce qui malgré un coût global un peu supérieur, permet une meilleure économie par génération. Dans des conditions de compétition interspécifique forte, dans un écosystème saturé, la transformation d'une population affaiblira moins son potentiel reproductif si elle est panmictique que si elle est apomictique.

Par contre dans un système peu stable, où la vitesse de remplacement est primordiale, l'apomixie sera avantageuse si l'avenir évolutif dépend de l'installation d'un nouveau phénotype réalisable par un gène dominant nouveau. L'apomixie permet l'occupation rapide d'une nouvelle niche écologique, si l'aptitude à s'adapter à cette niche dépend de l'acquisition d'un nouvel allèle dominant.

Gène récessif avantageux

1. VITESSES DE REMPLACEMENT D'UN ALLÈLE EN PANMIXIE ET APOMIXIE

Considérons les effets et fréquences suivants (pour les deux structures reproductives).

Génotype	Phénotype	Fréquence phénotypique	Fréquence génotypique	Valeur sélective
AA	[A]	} 1 - p ₀	q ₀ ²	1
Aa			2 p ₀ q ₀	1
aa	[a]	p ₀	p ₀ ²	1 + s

Evolution en apomixie absolue

Aux notations près, les calculs sont les mêmes que précédemment :

$$n_A = \frac{1}{\text{Log}(1+s)} \left[\text{Log} \frac{P_n}{P_0} - \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} \right].$$

On pose :

$$P_n = p_n^2 \quad P_0 = p_0^2$$

pour s faible,

$$n_A \simeq 2 \text{Log} \frac{P_n}{P_0} - \text{Log} \frac{(1-P_n)}{(1-P_0)} - \text{Log} \frac{1+P_n}{1+P_0}.$$

p_n et p_0 ne sont pas réellement des fréquences géniques.

Evolution en régime panmictique

Le résultat est classiquement obtenu (EWENS 1968) en résolvant l'équation :

$$(10) \quad n_p = \int_{p_0}^{p_n} \frac{dp}{s(1-p)p^2}$$

où p est la fréquence du gène a , les conditions initiales et finales étant choisies de façon à rendre comparables les deux situations, panmixie et apomixie :

$$p_0^2 = P_0 \quad p_n^2 = P_n.$$

Il est bien évident qu'à égalité de P_n , les fréquences relatives de AA et Aa seront différentes en panmixie et en apomixie, mais les situations phénotypiques et sélectives des deux populations seront identiques.

La résolution de l'équation (10) donne :

$$(11) \quad n_p = \frac{1}{s} \left[\text{Log} \frac{p_n}{p_0} - \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} - \left(\frac{1}{p_n} - \frac{1}{p_0} \right) \right].$$

Comparaison de n_A et n_p

En posant dans n_A :

$$P_n = p_n^2 \quad P_0 = p_0^2$$

(p_n et p_0 ne sont pas les fréquences géniques en apomixie)

$$n_A = \frac{1}{\text{Log}(1+s)} \left[2 \text{Log} \frac{P_n}{P_0} - \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} - \text{Log} \frac{1+P_n}{1+P_0} \right]$$

pour s faible, cas considéré habituellement, $\text{Log}(1+s) \sim s$, et :

$$(12) \quad n_A = \frac{1}{s} \left[\text{Log} \frac{p_n}{p_0} - \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} \right] + \frac{1}{s} \left[\text{Log} \frac{p_n}{p_0} - \text{Log} \frac{1+p_n}{1+p_0} \right]$$

d'où :

$$(13) \quad n_p - n_A \simeq \frac{1}{s} \left[\text{Log} \frac{p_0(1+p_0)}{p_n(1+p_n)} + \frac{p_n - p_0}{p_0 p_n} \right].$$

L'expression (13) toujours positive montre que pour une même transformation phénotypique de la population, la substitution prend davantage de générations en régime panmictique qu'en apomixie.

L'apomixie est un système très efficace pour sa réponse à la sélection.

La substitution complète, $p_\infty = 1$, correspond, pour des valeurs faibles de p_0 , à :

$$n_p - n_A \simeq \frac{1}{s} \left[\frac{1}{p_0} + p_0 - 1 + \text{Log} \frac{p_0}{2} \right]$$

soit, avec une approximation plus grossière :

$$(14) \quad n_p - n_A \simeq \frac{1}{p_0 s}$$

en négligeant $p_0 - 1 + \text{Log} p_0/2$ devant $1/p_0$.

Ainsi l'écart des durées de substitutions est inversement proportionnel à p_0 et à s .

Exemple numérique

$$\begin{aligned} s &= 10^{-3} \\ p_0 &= 10^{-1} = 0,10 \\ p_n &= (1 - 10^{-1}) = 0,90 \\ n_p - n_A &\simeq 6,16 \cdot 10^3 \text{ générations} \end{aligned}$$

(l'approximation (14) donne 10^4)

$$n_A \simeq 5,05 \cdot 10^3 \text{ générations.}$$

La même transformation phénotypique exige un nombre de générations approximativement double en panmixie qu'en apomixie.

2. CALCUL DES CHARGES GÉNÉTIQUES GLOBALES, pour une transformation phénotypique de P_0 à P_n .

Apomixie absolue

Aux notations près, les résultats sont inchangés,

$$L_A(P_0, P_n) = \text{Log} P_n - \text{Log} P_0.$$

En posant :

$$P_0 = p_0^2 \quad P_n = p_n^2$$

(p_0 et p_n ne sont pas des fréquences géniques)

$$(15) \quad L_A(P_0, P_n) = 2[\text{Log} p_n - \text{Log} p_0].$$

Pour une substitution complète, $P_n = p_n = 1$

$$(16) \quad L_A(P_0, 1) = -2 \text{Log} p_0.$$

Régime panmictique

Le changement de fréquence du gène a est, d'une génération à la suivante (paramètre temps discontinu) :

$$\Delta p = pq \frac{(1+s)p + (1-2p) - (1-p)}{(1+s)p^2 + 2pq + q^2}$$

$$\Delta p = \frac{p^2 qs}{sp^2 + 1}.$$

Pour les faibles valeurs de s on écrit l'approximation continue, classiquement utilisée :

$$\frac{dp}{dt} = p^2 qs$$

(c'est le facteur intégrant de l'équation (10)).

Si \bar{w} représente la valeur adaptative moyenne de la population, et w_{\max} celle réalisée dans une population homogène pour l'allèle a , on a :

$$\begin{aligned}\bar{w} &= sp^2 + 1 \\ w_{\max} &= 1 + s \\ w_{\max} - \bar{w} &= s(1 - p^2).\end{aligned}$$

La charge instantanée, pour les faibles valeurs de s , est :

$$\frac{w_{\max} - \bar{w}}{\bar{w}} \simeq s(1 - p^2).$$

La charge totale pour le passage de p_0 à p_n sera :

$$L(p_0, p_n) = \int_0^n s(1 - p^2) dt$$

et en utilisant :

$$\begin{aligned}\frac{dp}{dt} &= p^2 qs \\ L(p_0, p_n) &= \int_{p_0}^{p_n} \frac{s(1 - p^2)}{p^2(1 - p) s} dp \\ L(p_0, p_n) &= \frac{1 + p}{p^2} dp\end{aligned}$$

soit finalement :

$$(17) \quad L_p(p_0, p_n) = [\text{Log } p_n - \text{Log } p_0] - \frac{1}{p_n} + \frac{1}{p_0}$$

pour une substitution complète, $p_n = 1$, conduisant de la fréquence : $P_0 = p_0^2$ de $[a]$ à $P_n = 1$,

$$(18) \quad L_p(p_0, 1) = \frac{1}{p_0} - \text{Log } p_0.$$

Comparaison des charges en apomixie et en panmixie

$$(19) \quad L_p - L_A = \frac{P_n - P_0}{P_0 P_n} + \text{Log } \frac{P_0}{P_n}$$

expression indépendante de s , comme d'ailleurs les charges L_A et L_p . On peut écrire encore :

$$L_p - L_A = s(n_p - n_A) + \text{Log } \frac{1 + P_n}{1 + P_0}.$$

Pour $p_n = 1$,

$$L_p - L_A = \frac{1}{p_0} - p_0 + \text{Log } p_0.$$

Pour p_0 faible, $\text{Log}(p_0) - p_0$ est négligeable devant $1/p_0$ et l'on a :

$$(20) \quad L_p - L_A \simeq \frac{1}{p_0}.$$

3. ANALYSE DES CHARGES GÉNÉTIQUES MOYENNES PAR GÉNÉRATION

Pour un remplacement complet, transformation de la population de la structure phénotypique initiale, fréquence de $[a] = P_0$ à 1, les approximations (14) et (20) donnent :

$$\begin{cases} n_p - n_A \simeq \frac{1}{p_0 s} \\ L_p - L_A \simeq \frac{1}{p_0} \end{cases}$$

La différence entre les charges ne dépend que de p alors que la différence entre les nombres de générations dépend aussi de s . Plus la différence sélective s sera faible, plus l'écart entre nombre de générations sera élevé, et ce, pour une même charge. Le fardeau par génération d'une substitution complète sera relativement moins excédentaire pour le régime panmictique si le processus est très lent, c'est-à-dire si l'avantage sélectif est faible.

Il convient d'analyser plus précisément ce phénomène pour différents stades d'avancement du processus de substitution.

Reprenons l'expression :

$$L_p - L_A = \frac{p_n - p_0}{p_n p_0} + \text{Log} \frac{p_0}{p}$$

et prenons l'exemple numérique d'une situation intermédiaire (phase transitoire) qui nous a servi précédemment :

$$p = 0,9 \quad p = 0,1 \\ L_p \simeq 6,7 + L_A \quad L_A \simeq 4,4 \quad L_p \simeq 11,1.$$

Cette transition coûte 4,4 fois l'effectif de la population en morts génétiques en apomixie ; 11,1 fois l'effectif en panmixie.

Le nombre de générations nécessaires était :

$$n_A \simeq 5,05 \cdot 10^3 \\ n_p \simeq 11,21 \cdot 10^3.$$

Les charges moyennes par génération pour une telle transition sont :

$$\frac{L_A}{n_A} \simeq \frac{4,4}{5} \cdot 10^{-3} = 8,8 \cdot 10^{-4} \\ \frac{L_p}{n_p} \simeq \frac{11,1}{11,2} \cdot 10^{-3} = 10,0 \cdot 10^{-4}.$$

Autrement dit, par génération, le coût d'une transition conduisant le phénotype a de la fréquence $1 \cdot 10^{-2}$ à la fréquence $81 \cdot 10^{-2}$ est du même ordre de grandeur pour les deux processus.

Étudions plus en détail les charges par génération. Les expressions (15) et (17) montrent que :

$$n_A = \frac{1}{\text{Log}(1+s)} \left[L_A - \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} \right] \\ n_p = \frac{1}{s} \left[L_p - \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} \right].$$

Pour s faible, on approchera $\text{Log}(1 + s)$ par s :

$$\frac{L_A}{n_A} = \frac{s \cdot L_A}{L_A - \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} = L'_A$$

$$\frac{L_P}{n_P} = \frac{s L_P}{L_P - \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} = L'_P$$

$$L'_P - L'_A = s \left[\frac{1}{1 - \frac{1}{L_P} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} - \frac{1}{1 - \frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} \right]$$

soit :

$$(20) \quad L'_P - L'_A = k \cdot s .$$

La différence entre les charges par génération est proportionnelle à s . Ainsi la différence par génération entre les deux modes de reproduction est d'autant plus marquée que les pressions de sélection seront fortes. Ceci était également vrai dans le cas de substitution d'un allèle dominant.

Les situations que nous envisageons n'étudient que les substitutions en un seul locus, aussi les coefficients de sélection (faibles relativement à 1) peuvent ne pas être extrêmement faibles.

Etudions le signe de k ;

$$k = \frac{1}{1 - \frac{1}{L_P} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} - \frac{1}{1 - \frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}}$$

$$k = \frac{\frac{1}{L_P} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}}{C}$$

C est > 0 puisque

$$L_P > \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}$$

pour tout $p_n > p_0$ et

$$L_A > \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} .$$

$C \rightarrow +\infty$ quand $p \rightarrow 1$ et $k \rightarrow 0$.

Le coût moyen par génération est égal pour l'ensemble de la substitution

Le numérateur N de k est :

$$N = \frac{1}{L_P} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}$$

$$N = \left[\frac{1}{L_P} - \frac{1}{L_A} \right] \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1 + p_n}{1 + p_0} .$$

puisque

$$P_n = p_n^2 \quad \text{et} \quad P_0 = p_0^2$$

$$L_P > L_A \Rightarrow \frac{1}{L_P} - \frac{1}{L_A} < 0$$

$$\text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} < 0$$

puisque $p_n > p_0$ donc N est la différence de deux termes positifs :

$$\left(\frac{1}{L_p} - \frac{1}{L_A}\right) \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0}$$

et

$$\frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1+p_n}{1+p_0}.$$

Analyse pour p_0 fixé

Quand $p_n \rightarrow 1$,

$$\text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} \rightarrow -\infty \quad \text{et} \quad N \rightarrow +\infty$$

puisque L_p , L_A et $\text{Log} (1+p_n)/(1+p_0)$ tendent vers une limite finie.

$L'_p - L'_A > 0$ quand on tend vers la fixation de $[a]$, en fin de substitution, l'apomixie est instantanément moins coûteuse.

Analyse pour p_n fixé

Quand $p_0 \rightarrow 0$, L_A et $L_p \rightarrow \infty$

$$\text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} \quad \text{et} \quad \text{Log} \frac{1+p_n}{1+p_0}$$

tendent vers une limite, et $N \rightarrow 0$.

Dans l'ensemble, pour l'étendue presque complète de la substitution (p_0 faible et p_n grand), le coût par génération est le même dans les deux systèmes.

Analyse pour p_0 et p_n voisins et petits

Ces hypothèses permettent d'étudier le plus finement la phase critique qu'est le début de la substitution.

Prenons :

$$p_n = \alpha p_0 \quad \alpha = 1 + \varepsilon \quad \varepsilon \text{ faible.}$$

Ceci est tout à fait réaliste car la phase initiale demande un grand nombre de générations pour un accroissement faible de p

$$L_p = \frac{1}{P_0} - \frac{1}{P_n} + \text{Log} \frac{P_n}{P_0} \sim \frac{1}{P_0} \left(1 - \frac{1}{\alpha}\right) + \varepsilon \sim \frac{\varepsilon(1+p_0)}{p_0}$$

$$L_A = 2 \text{Log} \frac{p_n}{p_0} \sim 2 \varepsilon$$

$$n_p = \frac{1}{s} \left[\text{Log} \frac{p_n}{p_0} - \text{Log} \frac{1-p_n}{1-p_0} - \frac{1}{p_n} + \frac{1}{p_0} \right]$$

$$n_p \simeq \frac{1}{s} \left[\varepsilon + \frac{\varepsilon p_0}{\alpha p_0^2} \right] \simeq \frac{1}{s} \left(\frac{1+p_0}{p_0} \right) \varepsilon$$

$$n_A \simeq \frac{2 \varepsilon}{s}$$

$$L'_p = \frac{L_p}{n_p} \sim s$$

$$L'_A = \frac{L_A}{n_A} \sim s.$$

D'où :

$$(22) \quad L_p - L_A \sim 0.$$

Au début de la substitution, la charge par génération est pratiquement équivalente dans les deux systèmes de reproduction. Et, en ne négligeant pas les termes du deuxième ordre, on obtient :

$$(23) \quad L_p - L_A \simeq -p_0^2 s.$$

CONCLUSIONS

Ainsi, et au stade vraisemblablement le plus critique pour l'avenir d'une population, les deux stratégies évolutives, panmixie et apomixie ne peuvent être séparées sur la base du coût instantané d'une substitution. Cela signifie que, pour une même situation évolutive, les deux populations ne différant que par leur mode de reproduction, ne seront pas distinctes pour leur potentiel reproductif, ou leur probabilité d'extinction. Ce n'est donc pas sur le déficit instantané en valeur reproductrice que l'environnement différenciera les deux structures, mais sur les vitesses d'évolution.

Si l'environnement subit une variation à laquelle la population peut s'adapter en fixant un nouvel allèle, l'apomixie apparaîtra une meilleure stratégie à long terme.

Dans un environnement stable, réglant l'effectif des populations par des systèmes dépendant de la densité, les deux stratégies seront équivalentes, mais les populations apomictiques pourront se transformer davantage.

Si le gène *avantageux* est *récessif*, la substitution est en régime *panmictique* :

beaucoup plus lente,

globalement beaucoup plus coûteuse,

et la charge par génération est égale à celle en régime *apomictique*, en début d'évolution.

Les populations panmictiques ayant acquis des modifications de dominance auront une valeur sélective externe supérieure aux populations apomictiques, si la transformation porte initialement sur des allèles récessifs. On peut donc s'attendre à ce que les populations sexuées qui ont survécu, là où l'apomixie était possible et où les conditions de milieu ont changé (ou dans une zone de colonisation), disposaient de modificateurs de dominance.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans une étude précédente (PERNÈS 1970), nous avons montré qu'en absence de sélection, par évolutions internes des populations, l'apomixie, si elle est géniquement contrôlée, envahit la population et élimine la sexualité.

Nous nous intéressons ici à un mécanisme de sélection externe, en comparant le devenir évolutif de populations dont certaines ont acquis l'apomixie absolue (ou fonctionnent comme si elle était absolue), et d'autres sont panmictiques (ou fonctionnent comme telles). Nous nous limitons à ces situations extrêmes car nous avons montré que le cas de l'apomixie facultative pouvait, suivant le polymorphisme initial des populations, être assimilable à l'apomixie absolue ou à la panmixie.

Le concept utile pour l'analyse des sélections externes (ou bilan comparé des survies de populations différant par une structure donnée) est la notion de fardeau génétique (genetic load), et le coût de substitution.

Nous n'avons étudié ici que l'aspect du coût de substitution, en absence de tout autre facteur, et en ne s'intéressant qu'à une transformation réalisable par la substitution d'un seul allèle à un locus.

L'idée du coût de la sélection est globale, c'est à dire qu'elle ne concerne que le bilan en « morts génétiques » d'une substitution donnée, or, ce qui conditionne à chaque instant le pouvoir de survie et de compétition d'une population, c'est l'abaissement du potentiel reproductif à chaque génération, d'où l'idée de réexprimer en moyenne par génération le coût que représente une phase évolutive donnée, et donc de la rapporter à la durée en générations, de cette phase.

Des résultats apparaissent ainsi, qui n'étaient pas aussi directement lisibles à partir de la charge propre à une génération, et ne pouvaient être aisément comparés, car l'analyse porte sur l'évolution d'ensemble des structures phénotypiques (seules équivalentes entre les deux systèmes), et non des structures génotypiques.

1° Que le gène soit dominant ou récessif, la réalisation d'un même degré d'avancement de la substitution est toujours plus rapide en apomixie.

2° Le coût global de la substitution est du même ordre de grandeur dans les deux systèmes, dans le cas de la dominance, alors que si le gène substitué est récessif, il est bien plus élevé en panmixie qu'en apomixie.

3° Que le gène soit récessif ou dominant, le coût moyen par génération est du même ordre de grandeur, dans les deux systèmes, si l'on considère une variation très étendue des fréquences du gène substitué (de son apparition à sa quasi-fixation).

4° La phase initiale, début d'accroissement des fréquences du gène avantageux, montre que :
pour un allèle récessif : les charges par génération sont approximativement égales dans les deux modes de reproduction,

pour un allèle dominant : le coût par génération est initialement supérieur en apomixie.

Ainsi, l'apomixie apparaît très avantageuse pour la substitution d'un gène récessif, par son extrême rapidité et sa charge globale moindre, qui n'est contrebalancée par aucun affaiblissement du pouvoir reproductif moyen par génération.

Il semble donc que la panmixie n'est désavantagée du point de vue vitesse d'évolution pour un gène que s'il est récessif, et, dans ce cas, le processus primordial pourrait d'abord être l'évolution de la dominance. Une espèce depuis longtemps apomictique devrait donc avoir stocké beaucoup plus de gènes « sauvages » récessifs que les populations sexuées.

RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES CONCERNANT LES VITESSES D'ÉVOLUTION. ANALYSE DES STRUCTURES GÉNÉTIQUES

Il n'est actuellement pas possible de répondre à une question concernant, dans l'absolu, la valeur de la sexualité pour l'évolution. Les réponses varient suivant les théoriciens et les points de vue particuliers auxquels ils se placent. Rapportons certains de leurs résultats, sans les détailler mathématiquement, en nous intéressant à leurs prévisions concernant les structures génétiques.

Acquisition de mutations nouvelles dans les populations sexuées et asexuées (CROW et KIMURA 1965)

Les systèmes sexués panmictiques, et apomictiques sont comparés pour le taux avec lequel des combinaisons géniques favorables peuvent être incorporées dans la population. Pour que deux mutations favorables soient incorporées dans un même génotype, il faut que la deuxième mutation ait lieu dans un descendant de l'individu où la première mutation est apparue, lorsque le mode de reproduction est l'apomixie absolue. Par contre, lorsque la multiplication sexuée a lieu, divers mutants peuvent être réunis dans un même individu par recombinaison.

CROW et KIMURA (1965) ont calculé le nombre de mutations qui peuvent être incorporées dans une population sexuée relativement au nombre incorporé dans une population asexuée, pour un même nombre de générations.

Un tableau établi par CROW et KIMURA, souligne « l'énorme avantage » du point de vue de l'incorporation des mutations favorables, d'un système permettant la recombinaison.

On y voit que l'avantage de la recombinaison est d'autant plus élevé que l'évolution procède par petites étapes micromutationnelles.

Enfin l'avantage de la recombinaison augmente avec l'effectif de la population. Ces conclusions sont valables lorsqu'on traite de mutants bénéfiques en eux-mêmes. La situation est plus complexe lorsqu'on analyse des mutants qui sont par eux-mêmes défavorables mais avantageux en recombinaison. Ceci correspond aux schémas des topographies adaptatives de WRIGHT où les deux maxima adaptatifs (ab) et (AB) sont séparés par un minimum. Les fréquences des allèles A et B ne peuvent croître progressivement de façon que la population de (ab) devienne (AB), malgré une valeur adaptative supérieure de (AB). Ainsi, sauf accident d'échantillonnage (dérive) une population à reproduction sexuée ne pourra passer de la valeur adaptative correspondant à (ab) à la valeur adaptative supérieure (AB). Par contre une population apomictique s'y établira dès que la deuxième mutation individuellement défavorable apparaîtra chez un individu porteur de la première.

Ainsi, la reproduction sexuée est désavantageuse si l'évolution procède essentiellement en associant des groupes de mutation individuellement défavorables mais collectivement bénéfiques.

Cependant, si les loci considérés, a et b , sont en linkage étroit, la trajectoire suivie par la population correspond à une dépression moindre de la valeur adaptative entre les deux pics (ab) et (AB) et la population sexuée aura davantage de chances de passer de l'état (ab) à (AB). Ainsi un linkage étroit renforcera la tendance à la construction de complexes géniques coadaptés dont des cas extrêmes seraient la dépendance fonctionnelle connue dans un opéron ou même un cistron.

Remarquons qu'une population à apomixie facultative amortit comme nous l'avons montré, les variations de la valeur adaptative moyenne et a donc un effet analogue au linkage. C'est donc une deuxième possibilité d'incorporer des groupes géniques coadaptés tout en conservant l'avantage de la recombinaison pour les mutations individuellement favorables.

En conclusion, une population apomictique incorpore beaucoup plus lentement qu'une population sexuée les nouvelles mutations individuellement favorables mais par contre peut évoluer par élaboration de complexes géniques coadaptés, les gènes étant individuellement défavorables. Suivant les structures génétiques prédominantes l'un des deux modes reproductifs sera avantageux.

Une population sexuée évoluera de façon à accumuler les types de gènes qui sont bénéfiques en combinaison avec un grand nombre de gènes. Si la population est ancienne, l'évolution peut avoir incorporé presque tous les gènes qui agissent additivement ; la variance additive du fait de la fixation de la plupart des allèles aura disparu et la plus grande part de la variance génétique sera due à des gènes ayant des interactions complexes. La population ne continuera d'évoluer que si elle a la possibilité d'incorporer ces types géniques soit par accroissement du linkage entre les loci intéressants soit par l'acquisition d'un mécanisme apomictique.

L'arrivée à ce stade de développement de la population suppose une action prolongée et uniforme de la sélection.

Les données d'une analyse par simulation (REED 1967)

VITESSE D'ÉVOLUTION

La vitesse d'évolution est une mesure des variations au cours du temps des valeurs moyennes des différents caractères s'il s'agit de variations quantitatives, ou de l'apparition de nouveaux états pour des variations qualitatives. Lorsqu'on étudie des valeurs qualitatives, où le remplacement d'un état du caractère par un autre correspond au remplacement d'un allèle par un autre, la vitesse d'évolution peut être mesurée par le nombre de mutations qui se sont installées dans une population, pour une période donnée.

La vitesse d'évolution, à chaque instant, est proportionnelle au nombre de mutations, sélectionnées positivement, qui sont capables de se répandre sans interférer les unes avec les autres, que ce soit par épistasie ou par suite d'une insuffisance de crossing-overs. Pour une espèce sans recombinaison (apomictique

absolue) il n'y a à chaque instant qu'une seule mutation qui soit susceptible de se répandre sans interférence avec les autres mutations du fait de l'absence de crossing-overs.

Ainsi, apparemment la vitesse d'évolution est incomparablement plus grande pour une espèce sexuée. Cependant le concept de gène est totalement différent. Lorsqu'il s'agit d'une espèce à reproduction sexuée la mutation correspond à un locus ou à des loci très liés alors que pour une espèce apomictique la mutation correspond à un génotype entier qui constitue un ensemble de valeur adaptative supérieure. Une mesure plus réaliste portera donc sur l'évolution des mesures des caractères des individus qui constituent la population, sans qu'il soit alors possible de se ramener au nombre de gènes effectivement sélectionnés.

DONNÉES DE L'ANALYSE PAR SIMULATION

Le programme d'analyse par simulation établi par REED (1967) était partiellement destiné à étudier la signification évolutive de deux descriptions de la vitesse d'évolution. Si la variation a eu lieu par acquisition de nouvelles expressions qualitatives des différents caractères, la vitesse d'évolution sera plus élevée là où la recombinaison est possible ; si la variation est due à des modifications continues de l'expression quantitative de différents caractères la vitesse d'évolution ne dépend pas du déterminisme génétique des variations et par suite ne dépend pas des possibilités de recombinaisons attachées à un mode de reproduction ou à un autre.

Expérimentation dans le cas où le comportement n'est pas déterminé par des gènes majeurs

L'évolution a lieu par mutation et sélection. Dans les trois catégories d'expérience (pas de croisement, croisement libre, croisement obligatoire), *les trois évolutions sont très semblables et rien ne montre que le croisement ait une influence sur la vitesse d'amélioration.*

L'ampleur des mutations « m » a été établi très bas au commencement des expériences de façon à simuler des mutations polygéniques (invisibles). Dans la seule expérience où le croisement est impossible, m a légèrement augmenté. Il était stationnaire ailleurs. La probabilité de mutation « M » décroît dans les trois expériences.

La conclusion essentielle est que dans cette expérimentation, qui simule l'évolution par modifications quantitatives progressives, *la possibilité de croisement n'accroît pas la vitesse d'adaptation.*

Expérimentation dans le cas où le comportement est déterminé par des gènes majeurs

Partant des mêmes valeurs initiales l'évolution vers l'optimum est plus lente en absence de croisement ; l'évolution la plus rapide a lieu lorsque le croisement est obligatoire.

Dans le cas d'une évolution par modifications quantitatives progressives le croisement n'apporte aucun avantage sélectif. Lorsque l'évolution a lieu à partir de gènes majeurs, des différences entre les expériences avec et sans croisement sont extrêmement nettes et correspondent à ce qui est attendu à partir de la loi sur les vitesses d'évolution de FISHER.

Sélection pour l'aptitude au croisement

En partant du schéma modifié deux expériences de sélection ont été construites l'une où l'évolution a lieu à partir de gènes majeurs, l'autre à partir de modifications quantitatives progressives. Au début de l'expérience 50 % environ des génotypes étaient dans l'impossibilité de se croiser.

Dans l'expérimentation à évolution par gènes majeurs le taux de génotypes ayant la possibilité de se croiser tend rapidement vers 1 ; là où l'évolution a lieu par variation quantitative progressive ce taux continue de fluctuer aléatoirement autour de 1/2. Ainsi l'aptitude au croisement n'est une caractéristique héréditaire sélectivement avantageuse que dans le cas d'une évolution par acquisition de gènes majeurs.

Cette analyse par simulation n'est qu'un modèle extrêmement simplifié des situations qui ont lieu réellement dans la nature. En particulier le processus de transmission de l'aptitude au croisement ne correspond nullement au mécanisme de l'apomixie que nous avons étudié. En effet un génotype ne peut pas transmettre cette caractéristique par croisement alors que dans l'apomixie étudiée il continue à fonctionner comme pollinisateur. Pourtant l'analyse par simulation montre que l'impossibilité de se croiser n'est pas contre-sélectionnée. Avec un processus semblable à la diffusion par pollinisation de cette propriété, celle-ci

se répandrait dans la population entière, ce qu'il ne pourrait faire que si les pressions sélectives sont faibles dans le cas d'évolution par gènes majeurs.

Conclusions relatives à l'étude des vitesses d'évolution

Les deux analyses (celle de CROW et KIMURA, et celle de REED) mettent en évidence cette conclusion fondamentale : l'avantage ou le désavantage du mode de reproduction apomictique dépend essentiellement des *mécanismes génétiques qui contrôlent l'évolution des valeurs adaptatives des génotypes*.

Si les gènes qui contrôlent la valeur adaptative agissent additivement et indépendamment les uns des autres, leur accumulation dans la population est favorisée par un mode de reproduction qui permet la recombinaison. Les génotypes capables de se croiser seront mêmes sélectionnés ⁽¹⁾.

Lorsque le contrôle des valeurs adaptatives dépend de systèmes géniques en forte interaction, ou même de simples modifications quantitatives du fonctionnement des génotypes, la possibilité de recombinaison n'apparaît nullement avantageuse pour la population. Il est même vraisemblable que par suite du mode d'héritabilité de l'apomixie, la sexualité disparaîtra dans cette dernière situation.

Les conclusions suivantes peuvent sembler contradictoires entre ces deux analyses : le calcul de CROW et KIMURA montre que la recombinaison est d'autant plus avantageuse que l'ampleur des mutations est plus faible et le taux de mutation plus élevé. Cette situation se rapproche de l'évolution par modification quantitative progressive décrite par REED, pour laquelle l'aptitude au croisement ne confère aucun avantage.

En réalité cette contradiction apparente disparaît si l'on tient compte du fait que les conclusions de CROW et KIMURA ne sont valables que pour des gènes agissant additivement, alors que le processus de mutation adopté, même dans le modèle simplifié de REED, ne correspond pas à des actions additives.

Pratiquement lorsqu'on considère l'évolution d'une population naturelle,

1° si le milieu évolue lentement de telle sorte que la valeur adaptative ne doive être modifiée que par des variations quantitatives progressives de différents caractères (par élaboration de complexes géniques ou modification du fonctionnement du génotype) l'apomixie n'apparaît nullement désavantageuse et si son déterminisme génique apparaît accidentellement il envahira la population.

Si le milieu subit une évolution très rapide ou discontinue imposant des variations adaptatives brusques, la reproduction sexuée donnera seule une chance de survie à la population grâce à la possibilité de recombiner rapidement des caractéristiques favorables indépendantes. Une population apomictique ne s'adaptera pas ;

2° si les conditions du milieu sont inchangées depuis très longtemps, la population se sera de mieux en mieux adaptée en accumulant rapidement la plupart des mutations favorables additives, grâce à la recombinaison, et un progrès ultérieur ne sera réalisable que par l'exploitation de la variabilité génétique inflexible, permise par l'apomixie. Une population ancienne dans un milieu stable pourrait alors avoir avantage à passer du mode de reproduction sexué au mode apomictique.

MAINTIEN DE POLYMORPHISMES STABLES EN RÉGIME ASEXUÉ

Les deux analyses précédentes, fardeaux génétiques et vitesses d'évolution, collaborent pour nous permettre d'imaginer les structures géniques des groupes apomictiques. Ceux-ci doivent avoir accumulé beaucoup de mutations s'exprimant peu directement (additivité faible), aux interactions interalléliques peu marquées et non déplacées dans le sens de la dominance. Par contre les épistasies doivent être prédominantes et la coordination fonctionnelle des gènes (qui s'accorde bien de l'apomixie facultative qui est

(1) Une analyse récente de J. MAYNARD-SMITH (1971) montre que cet avantage de la recombinaison ne se manifeste à long terme de façon sensible que si l'effectif de la population est très grand (supérieur à 10 fois le taux de mutation).

structuralement un linkage généralisé), doit conduire à des groupes bien coadaptés à activité très souple pouvant subir aisément des ajustements quantitatifs au cours de la morphogenèse ou en fonction du milieu.

Ce type d'organisation du génome confère une bonne efficacité à des populations monomorphes car la tolérance de leurs génotypes à des variations du milieu leur permet de se maintenir sans exiger une homéostasie de population. Cette dernière serait obtenue par un polymorphisme construit principalement sur une grande variance génétique additive (LEVINS, 1964).

Autrement dit, les structures génétiques sélectionnées en régime apomictique s'accrochent très bien d'une évolution vers des colonisations marginales essentiellement monomorphes.

Une autre conséquence de cette organisation des génomes est, nous l'avons dit, une grande souplesse du développement. Celle-ci offre, ce qui est fondamental chez les végétaux, une grande latitude d'adaptation de la morphogenèse d'une plante au développement de la plante voisine. Par là les relations de compétition conduiront à des populations qui pourront plus aisément intégrer dans un ensemble stable quelques génotypes très distincts. C'est ce que nous allons montrer maintenant.

Maintien d'un polymorphisme stable par intervention d'actions compétitives

Soit une population initiale hétérogène, d'effectif infini, ou très grand, fixé, comprenant deux génotypes A et B . Supposons les caractéristiques simplifiées, de propagation et de compétition suivantes :

génotype A fréquence P
génotype B fréquence Q .

Soit k la probabilité que la plante voisine d'une plante donnée soit de même génotype, parce qu'issue d'elle-même (probabilité de propagation végétative ou par faible dissémination de graines), soit $1 - k$ la probabilité pour que la plante voisine soit aléatoirement du génotype A ou B (proportionnellement à leurs fréquences respectives).

Considérons tous les couples de plantes. Ils sont :

$$\begin{aligned} AA & kP + (1 - k)P^2 = P^2 + kPQ \\ AB & 2(1 - k)PQ \\ BB & kQ + (1 - k)Q^2 = Q^2 + kPQ. \end{aligned}$$

Toutes les valeurs sélectives considérées sont des valeurs sélectives relatives.

Soit s_A et s_B les valeurs sélectives en isolement des génotypes A et B respectivement. Du fait de la compétition, les valeurs sont modifiées par un coefficient d'interaction propre à chaque paire : i_{AA} , i_{AB} , i_{BB} respectivement.

Ainsi la valeur sélective, dans les conditions naturelles de A sont $s_A i_{AA}$ dans un couple AA et $s_A i_{AB}$ dans un couple AB .

Partant de ces données, on peut calculer la valeur adaptative w_A du génotype A en disant que la fréquence de A dans la génération suivante sera : $P' = w_A P$

$$\begin{aligned} P' &= Pw_A = (P^2 + kPQ) s_A i_{AA} + (1 - k) PQ s_A i_{AB} \\ P' &= P[P i_{AA} + Q i_{AB} + kQ(i_{AA} - i_{AB})] s_A. \end{aligned}$$

Et de même pour B :

$$w_B = Q[Q i_{BB} + P i_{AB} + kP(i_{BB} - i_{AB})] s_B.$$

Posons :

$$i_{AB} = i_{AA} + \varepsilon = i_{BB} + \varepsilon'.$$

Alors :

$$\begin{aligned} w_A &= s_A [1 + (1 - k) \varepsilon Q] \\ w_B &= s_B [1 + (1 - k) \varepsilon' P]. \end{aligned}$$

Ainsi, w_A et w_B varient proportionnellement aux fréquences de B et de A . Il y aura un équilibre stable si les étendues de valeurs possibles se recourent.

Posons :

$$s_A = (1 + \alpha) s_B$$

et choisissons arbitrairement α positif ($\alpha > 0$).

$$w'_A = w_A/s_B = (1 + \alpha) [1 + (1 - k) \varepsilon - (1 - k) \varepsilon P]$$

$$w'_B = w_B/s_B = 1 + (1 - k) \varepsilon' P.$$

Le point de rencontre des deux droites a pour abscisse (valeur de P) :

$$(1 + \alpha) [1 + (1 - k) \varepsilon] - 1 = [(1 + \alpha) (1 - k) \varepsilon + (1 - k) \varepsilon'] P$$

$$1 + (1 - k) \varepsilon - 1 + \alpha [1 + (1 - k) \varepsilon] = (1 - k) (\varepsilon + \varepsilon' + \alpha \varepsilon) P$$

$$\hat{P} = \frac{\varepsilon(1 - k)(1 + \alpha) + \alpha}{\varepsilon(1 - k)(1 + \alpha) + (1 - k)\varepsilon'}.$$

Si ε et ε' sont tous deux positifs, il existe une valeur d'équilibre stable comprise entre 0 et 1 pour \hat{P} si :

$$\alpha < (1 - k) \varepsilon'.$$

Si ε et ε' sont négatifs, w_A et w_B augmentent avec les fréquences de A et de B respectivement ; suivant les valeurs initiales de w_A et w_B , l'un ou l'autre des génotypes est éliminé ; la valeur d'équilibre \hat{P} est instable.

Si $\varepsilon > 0$ et $\varepsilon' < 0$ le génotype A élimine B quelles que soient les fréquences de départ.

Si $\varepsilon < 0$ et $\varepsilon' > 0$ il existe, ou non, une valeur d'équilibre \hat{P} , stable ou non, suivant les valeurs relatives de ε , α et ε' , schématisées dans les figures IVa, IVb, IVc, IVd (fig. 47).

Ces diverses situations peuvent être résumées par les graphiques suivants (cf. fig. 47).

En résumé,

I. Les interactions (+, +) conduisent soit à des populations polymorphes stables, soit à des populations monomorphes.

II. Les interactions (-, -) conduisent toujours à des populations monomorphes stables, mais les conditions initiales déterminent quel génotype sera éliminé.

III et IV. Les interactions (+, -) peuvent conduire à toutes les situations d'équilibre, y compris les équilibres polymorphes stables (IVc).

Le taux k de propagation des plantes modifie quantitativement ces résultats. Les polymorphismes stables seront d'autant plus faciles à réaliser que k sera faible.

Conclusions relatives aux structures de population en apomixie absolue

L'apomixie facultative conduit, lorsque les structures panmictiques initiales ont été détruites à des populations dont l'évolution a lieu comme si l'apomixie était absolue.

L'aspect des populations sera souvent homogène et monomorphe, à l'équilibre ; elles seront alors constituées par une descendance ou un clone.

Cependant cet état d'équilibre peut ne pas être atteint lors de l'observation et ce sont des polymorphismes transitoires simples qui peuvent être observés.

L'apomixie absolue n'exclut pourtant pas nécessairement le polymorphisme quand le milieu est spatialement ou temporellement hétérogène ; dans le cas d'une hétérogénéité topographique, l'observation peut directement révéler les niches écologiques préférentielles de chaque génotype.

Des polymorphismes stables peuvent avoir lieu également dans un environnement homogène,

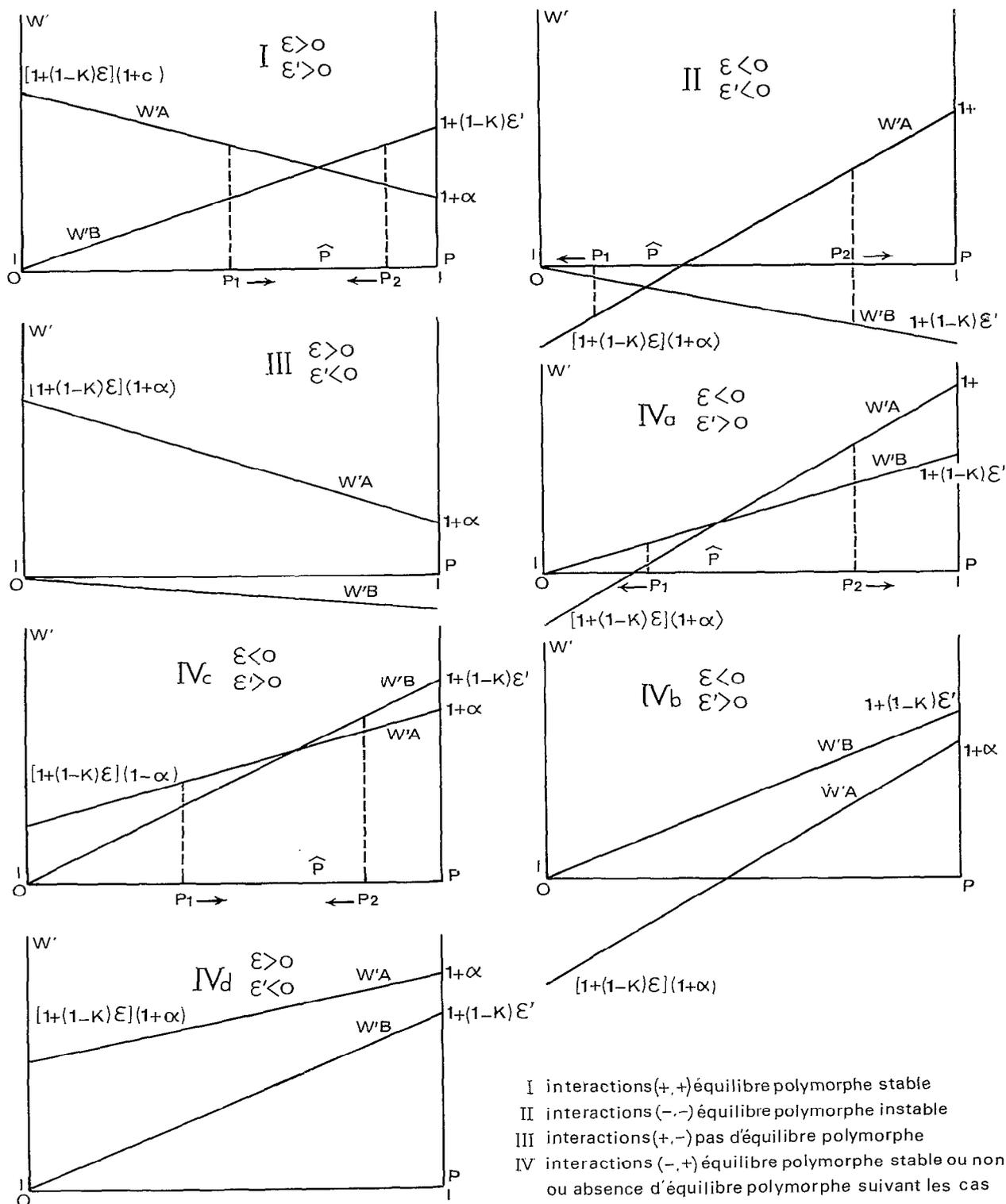


FIG. 47. — Equilibres pour les différentes situations de compétition. Dans chaque graphique on porte en abscisse la fréquence du génotype *A* et en ordonnées les différentes valeurs sélectives des génotypes *A* et *B*, fonction de la fréquence *p* de *A*. L'intersection des droites représentatives des variations des valeurs sélectives, correspond à un point d'équilibre polymorphe stable ou instable suivant le sens d'évolution que les valeurs ϵ et ϵ' imposent à *p*, pour une valeur voisine du point d'équilibre.

suivant les effets de compétition entre génotypes. Lorsque les valeurs adaptatives propres de chaque génotype sont voisines et que les interactions sont de type (+, +), l'évolution de la population peut avoir lieu vers un polymorphisme stable. Toutes les populations construites dans des milieux équivalents à partir des mêmes génotypes évolueront dans ce cas vers une même structure.

Si les interactions sont de type (-, -), le tri des génotypes se fera dans le sens du monomorphisme, mais dans des milieux équivalents, ce ne sera pas toujours le même génotype qui s'installera, cela dépendra des fréquences initiales des génotypes en compétition. Ainsi, on peut, dans un milieu d'apparence homogène, trouver des populations monomorphes de l'un ou l'autre de deux mêmes génotypes.

Dans le cas d'une interaction (+, -), si le génotype qui bénéficie de la compétition a une valeur sélective, en isolement, supérieure au génotype qui est défavorisé par la compétition, toutes les populations évolueront vers le monomorphisme du génotype le plus favorisé (et il aura perdu l'avantage que lui apportait la compétition.)

Si le génotype qui bénéficie de la compétition est celui dont la valeur sélective en isolement est la plus faible, il peut arriver que des équilibres polymorphes stables s'installent. Dans ce cas de petites augmentations du taux de propagation de chaque génotype peuvent empêcher ce polymorphisme.

D'une façon générale, les polymorphismes stables d'origine compétitive ont d'autant moins de chance de se produire que la multiplication végétative stricte devient plus primordiale.

Les polymorphismes de cette sorte se rencontrent plutôt avec des génotypes qui marcottent naturellement peu et où des phases sèches importantes perturbent la pérennité des touffes et favorisent la dissémination par graines.

Ainsi l'apomixie facultative peut entretenir des polymorphismes complexes, du type allogame (partie II) ou plus simples en régime asexué. Les conditions initiales sont déterminantes et l'on peut concevoir de la façon suivante le passage des structures réalisées dans les populations centrales aux structures des populations marginales.

Supposons que l'apomixie facultative entretienne une structure panmictique de départ. Cette structure initiale peut être très perturbée.

1° L'effectif de la population peut subir des restrictions considérables. Dans ces conditions, les nouveautés recombinaées (hors-types) ont une probabilité très faible de se manifester. Le tri aléatoire de quelques génotypes dominants a lieu assez vite et est amplifié (relativement à ce qui se passe dans une population normalement allogame), par le taux d'apomixie.

Certes, cette analyse demanderait une étude plus fouillée, à l'aide de modèles probabilistes, mais l'intuition ne devrait pas se tromper, et l'évolution vers une simplification phénotypique extrême semble naturelle.

2° Lorsqu'une population s'établit par colonisation d'une zone non occupée, à partir d'une plante fondatrice, la situation ne devrait nullement évoluer vers une structure panmictique puisque dès le départ la population s'établira comme une descendance apomictique de la fondatrice. Une population de structure panmictique ne peut résulter, en apomixie facultative, que comme entretien d'une structure panmictique préexistante.

3° Lorsque des vagues successives de colonisation ont lieu dans une même région, des phénotypes distincts peuvent entrer en compétition, et un polymorphisme se constituer. Là encore il ne devrait pas conduire à un polymorphisme plus complexe que celui du type panmictique, car la pression de simplification aléatoire due à un effectif limité jouera en défaveur des hors-types. Si par hasard, un hors-type s'établit, il n'introduira qu'un phénotype nouveau, entretenu encore par apomixie, tandis qu'un autre aura décliné.

Ainsi des situations initiales non panmictiques, très simples, doivent être extrêmement fréquentes.

Les structures initiales seront caractérisées soit :

- par des effectifs très limités,
- par des mélanges clonaux d'un nombre très restreint de phénotypes,
- par ces deux mêmes caractéristiques réunies.

Cela signifie que le taux d'inbreeding sera toujours très élevé dans les générations successives de hors-types, même quand l'hybridation a lieu entre les phénotypes parentaux, car de générations en générations, ce seront toujours les mêmes génotypes parentaux qui se recombieront.

Ajoutons que bien souvent, l'hybridation n'aura pas lieu, car les moments de l'anthèse seront souvent distincts, et aucune régulation ne tendra à les ajuster. Les hors-types seront donc généralement des descendants autofécondés par leurs parents.

Ainsi les hybridations, déjà rares et de survie aléatoire, conduiront à des individus de plus en plus homozygotes, et vraisemblablement de plus en plus sélectivement défavorisés.

Autrement dit, dans ces populations, les effets du taux de sexualité seront évolutivement négligeables, et les structures finales obtenues seront l'œuvre d'une apomixie absolue.

SCHÉMAS D'ÉVOLUTION DES GROUPES APOMICTIQUES

La coordination temporelle des faits analysés dans notre partie descriptive semble nécessaire si l'on veut pouvoir considérer l'exemple des *Panicum maximum* autrement que d'un point de vue anecdotique.

Il a déjà été dit que le polymorphisme des plantes apomictiques était considérable et dépasse celui des plantes allogames dont le mode de reproduction est pourtant apparemment plus créateur de variabilité. Il nous faut donc essayer de mettre en évidence un système évolutif caractérisé par une certaine *stabilité* (fonctionnement entretenu de façon prolongée) et une certaine *inéductibilité d'apparition* à partir d'un nombre d'accidents biologiques très restreint.

Le schéma que nous proposons espère tenir compte de tous les faits décrits et n'utiliser que des événements biologiques connus et interprétés, ou des modèles dont nous avons donné la démonstration précédemment. Nous rappellerons ici les résultats au fur et à mesure de leur utilisation.

DE WET et HARLAN (1968) ont déjà, succinctement, suggéré à partir de leurs observations du groupe agamique *Botriochloa dichantium* que les polymorphismes observés étaient la conséquence du fonctionnement récurrent de cycles diploïdes sexués — tétraploïdes apomictiques — diploïdes sexués. Bien que nous n'ayons pas encore la preuve d'un retour, à partir des tétraploïdes apomictiques, vers les diploïdes sexués chez *Panicum maximum*, nous n'excluons nullement cette possibilité, cependant les modalités de réacquisition de la sexualité ne doivent pas obligatoirement avoir lieu par un retour systématique direct à l'état diploïde.

Le schéma de DE WET et HARLAN n'est guère plus qu'une idée et les modalités de sa réalisation et de son entretien ne sont pas indiquées. Nous essaierons ici de combler ces importantes lacunes tout en interprétant les structures de populations observées.

MISE EN PLACE ET ENTRETIEN D'UNE POPULATION APOMICTIQUE FACULTATIVE ÉQUIVALENTE A UNE POPULATION SEXUÉE

Le problème qui se pose est le suivant : les populations sexuées possèdent une pérennité évolutive qui leur est assurée par leur variabilité, sans cesse recréée. L'apomixie les prive de toute souplesse de réponse aux modifications importantes du milieu, et les conquêtes de l'apomixie doivent être sans cesse renouvelées, à partir d'un centre pérenne qui crée et entretient cette variabilité. Ce sont les éléments d'un tel centre que nous voulions ici caractériser. La structure réelle à laquelle nous nous référons est celle de Korogwe.

Le schéma que nous proposons est le schéma I, ci-joint. Il est *orienté* du fait que certains processus sont irréversibles, et ne peuvent se produire que dans un sens. L'élément fondamentalement irréversible est apporté par les démonstrations du fait que l'apomixie quand elle apparaît dans une population élimine la sexualité et jamais l'inverse. Précisons bien qu'il s'agit de l'élimination de la sexualité à l'intérieur d'une population. S'il s'agissait de l'élimination de populations sexuées relativement aux populations apomictiques, le sens serait inversé puisque nous avons montré qu'à coût évolutif équivalent (pages 69 et suivantes), les populations apomictiques se spécialisaient plus vite dans un type donné et n'avaient de vitesse évolutive comparable (acquisitions phénotypiques nouvelles) que pour des modifications de nature quantitative (p. 84 et suivantes).

Ce paradoxe est un point fondamental de ce système sexualité-apomixie : *dans une population l'apomixie élimine la sexualité mais les populations sexuées ont une survie incomparablement plus étendue que les populations apomictiques* (1).

Ce qui paraît avantageux à long terme (la sexualité) n'a pas en soi une valeur sélective qui lui assure sa prédominance au cours de la microévolution.

L'orientation de notre schéma étant ainsi justifiée (tous les autres événements pourraient avoir lieu dans les deux sens) et le problème qui le rend nécessaire, posé, étudions chacune des étapes de sa réalisation.

Passage d'une population diploïde sexuée à une population tétraploïde sexuée

Nous n'avons pas observé, dans les conditions naturelles, de population tétraploïde sexuée de *Panicum maximum*. Nous sommes tenus de montrer :

1. Que son existence n'est pas impossible ;
2. Que son existence est temporaire.

Le caractère temporaire n'est pas donné a priori ; c'est à partir du moment où l'on observe, dans le voisinage, des populations tétraploïdes apomictiques que l'existence des populations tétraploïdes sexuées ne peut plus être que temporaire (cf. p. 69). Nous ne prétendons nullement, et ceci serait évidemment largement démenti par les faits, que la survie prolongée d'une population sexuée tétraploïde isolée est impossible !

Quels sont les arguments en faveur de la possibilité d'une population tétraploïde sexuée, étant donné qu'une population diploïde sexuée existe ?

(a) L'apparition accidentelle d'un tétraploïde est un événement (α) dont l'existence dans le règne végétal a été maintes fois reconnue et même observée.

(b) Tous les tétraploïdes que nous avons réalisés à partir des diploïdes sexués par traitement artificiel (colchicine) étaient sexués (COMBES 1972). L'apomixie n'est pas en soi une propriété de l'état tétraploïde chez *Panicum maximum*. Ceci a été également observé par HARLAN *et al.* (1968) à l'aide d'une autre technique (cf. ci-dessous) de polyploïdisation (sur *Botriochloa dichantium*).

(c) L'existence d'un tétraploïde, ici sexué, favorise la production d'autres tétraploïdes (processus (I)). Ceci a lieu par fécondation d'une oosphère diploïde (exceptionnellement non réduite) du parent diploïde par un pollen diploïde, normalement réduit, produit par le tétraploïde.

Ce fut la technique de tétraploïdisation utilisée par HARLAN, ce processus a déjà été décrit chez d'autres plantes et n'est pas rare. Chez *Panicum maximum* les hexaploïdes décrits par COMBES sont issus d'une telle fécondation, d'une oosphère non réduite par un gamète mâle réduit, l'apomixie augmentant bien entendu dans ce dernier cas le taux de réalisation de ce phénomène.

Remarquons que des formes diploïdes normalement sexuées sont susceptibles, occasionnellement, de fonctionner apomictiquement. Ceci nous semble une indication du fait selon lequel le phénomène

(1) Les populations apomictiques paraissent toujours jeunes et en croissance, le schéma d'occupation devant être : extension, disparition (modification du milieu), remplacement.

de l'apomixie ne devrait pas être la conséquence d'un bouleversement très considérable du contexte biologique de la gamétogenèse femelle.

Ainsi le premier tétraploïde accidentellement obtenu (événement α) peut être l'amorce d'une tétraploïdisation naturelle récurrente créatrice d'une population tétraploïde sexuée dérivée de la population diploïde. Les phénotypes diploïdes et tétraploïdes diffèrent très peu et leur coexistence dans un même milieu met en jeu les mêmes caractéristiques adaptatives qui sont régulièrement transférées d'une population dans l'autre.

Ainsi, par sa sexualité propre, et par les migrations récurrentes d'information génétique, une population tétraploïde sexuée peut se créer et entretenir une structure très semblable à la population diploïde sexuée originelle.

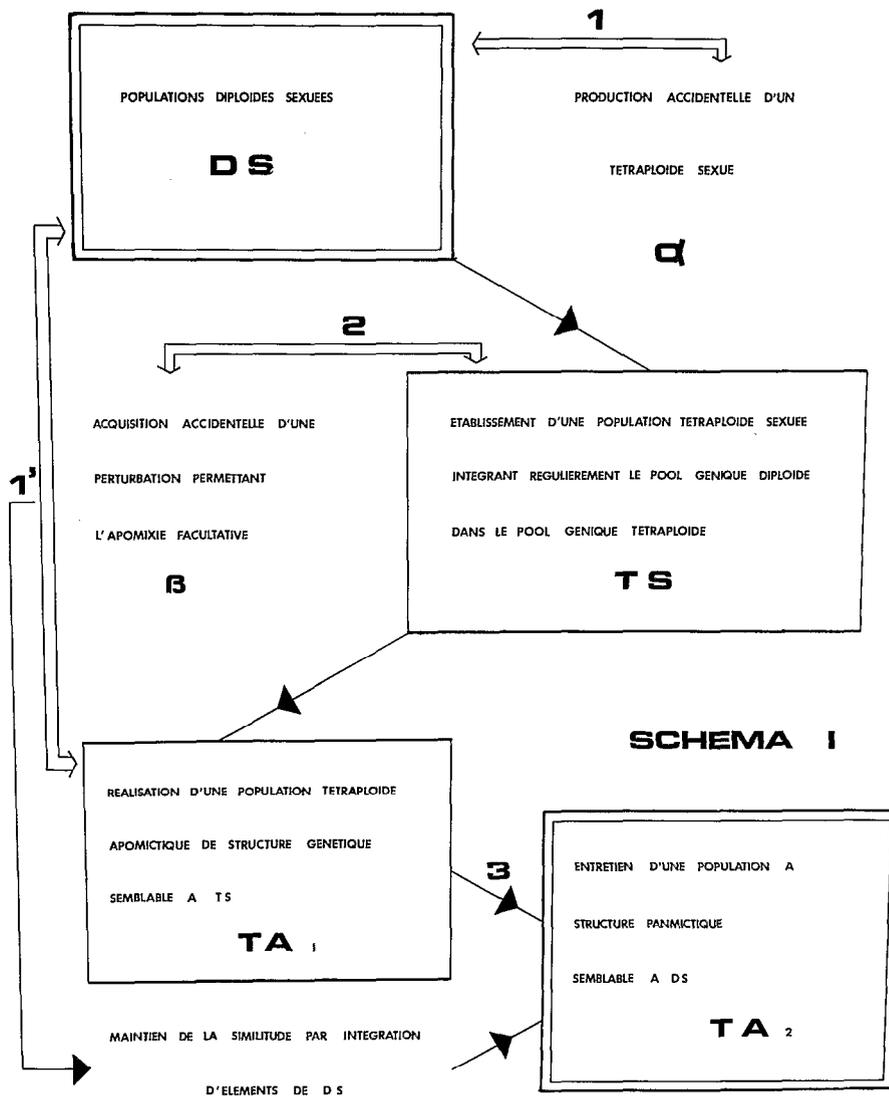


FIG. 48. — Schéma I. Cascade des processus conduisant à la coexistence de populations diploïdes sexuées et tétraploïdes apomictiques de structures voisines. Les événements α et β ne sont pas récurrents. La population *TS* est transitoire ; dès qu'une population, même réduite, *TA₁* a été constituée, elle peut disparaître, le processus global fonctionnant par le court-circuit 1'.

Acquisition de l'apomixie facultative par la population tétraploïde initialement sexuée

Nous n'avons pas d'observation concernant les modifications du milieu interne de l'ovaire qui conditionneraient le développement de sacs embryonnaires non réduits, en remplacement ou en compétition de sacs réduits.

Ce qui semble cependant acquis, c'est que cette modification peut être simple, sous le contrôle d'une modification allélique dominante d'un seul locus (BURTON sur *Paspalum notatum*, HARLAN *et al.* sur *Botriochloa dichantium*).

L'apomixie et la sexualité ne sont pas liées à des perturbations considérables des génomes chez *Panicum maximum*, puisque nous avons obtenu des hybrides entre tétraploïdes sexués et apomictiques.

Ainsi des conditions raisonnables de validité des processus que nous avons mathématiquement développés (p. 69) sont assurées. Ces processus établissent que l'apomixie, qu'elle soit déclenchée par la présence d'un allèle dominant ou récessif, envahit, même en absence de tout avantage sélectif, une population homogène de grande taille. Ces dernières caractéristiques que nous rappelons : *effectif important, homogénéité, absence d'avantage sélectif* manifestent à quel point la diffusion de l'apomixie n'est pas un événement fortuit. Ce n'est pas une réduction accidentelle de l'effectif qui ne ferait survivre que les types apomictiques qui est impliquée ; ce n'est pas non plus un effet pléiotropique avantageux de l'allèle apomictique, ni l'existence d'une microniche favorable à la reproduction asexuée. Il s'agit bien là d'une attraction mathématique inéluctable vers la structure asexuée, et seules des conditions artificielles introduites dans les modèles permettent de maintenir partiellement la sexualité.

Cette attraction est plus forte si l'apomixie apparaît en remplacement de la dégénérescence des quatre cellules réduites que si elle résulte d'une compétition entre sacs embryonnaires réduits et non réduits. Il n'en est cependant pas moins vrai que l'évolution vers l'apomixie est extrêmement rapide dans la situation compétitive si l'allèle de l'apomixie s'exprime de façon dominante (ce qui semble être le cas dans nombre des situations connues).

Enfin, des modifications du taux de sexualité s'établissent toujours dans le sens d'une réduction de ce taux.

On voit que l'expansion de l'apomixie dans la population tétraploïde sexuée ne nécessite qu'un événement initial (β) : l'apparition, chez un individu de la population, d'une modification de l'information génétique qui permette le développement de sacs embryonnaires non réduits. Ce phénomène n'est rien d'autre qu'une amplification du mécanisme de base déjà supposé dans le processus (I) (tétraploïdisations naturelles récurrentes) liée à des différences génotypiques. Ce processus a pu être favorisé par un certain taux naturel de stérilité méiotique, lié aux irrégularités d'appariements de l'autotétraploïdie, et amplifié par accumulation progressive de modificateurs.

Il ne semble pas impossible qu'un ensemble de modificateurs module l'effet d'un déterminisme majeur, car des variations du taux de sexualité se produisent au cours d'hybridations entre formes éloignées et de changements de niveau de ploïdie (passage aux hexaploïdes).

Entretien d'une structure génotypique sexuée par une population apomictique facultative

L'analyse biométrique de la structure des populations, diploïde sexuée et tétraploïde apomictique, de la région de Korogwe a mis en évidence l'analogie de structure phénotypique de ces deux populations dont le mode de reproduction est cependant bien différent.

L'effet de la population panmictique s'étend à l'ensemble des populations apomictiques environnantes. Celles-ci ont des structures monomorphes ou polymorphes simples, qui ne miment nullement les structures sexuées, mais l'ensemble des phénotypes qu'elles constituent présente une variabilité de la même nature que la population apomictique de Korogwe.

Il convient donc d'expliquer comment cette population de Korogwe, qui sert de nourrice aux populations apomictiques avoisinantes, peut jouer ce rôle en entretenant une variabilité de type allogame.

Bien entendu cette interprétation devra être couplée à celle rendant compte de la disparition de cette structure dans les populations voisines.

Deux processus expliquent l'entretien de la structure allogame semblable à celle de la population diploïde.

(a) Les théorèmes démontrés dans l'analyse mathématique (p. 69) décrivent la structure et l'évolution d'une population de grand effectif, dont les fréquences géniques sont initialement celles de la panmixie et le mode de reproduction l'apomixie facultative. Cette population conserve, en absence de sélection, la structure panmictique, et y retourne progressivement quand une perturbation lui a été infligée. S'il y a sélection, la population évolue comme une population panmictique à de fines modifications près, et en amortissant les variations fortuites. L'apomixie facultative fonctionne en quelque sorte comme un gigantesque linkage, non absolu, intéressant l'ensemble du génome.

(b) Le processus (I) de pompage dans la population diploïde devrait avoir lieu également avec des géniteurs tétraploïdes apomictiques. Que l'apomixie soit ou non dominante, ces néotétraploïdes récurrents s'intégreront rapidement dans le pool apomictique facultatif. Ainsi, cette population peut être régulièrement enrichie et suivie, avec un décalage dans le temps et dans le niveau de ploïdie, l'évolution de la population sexuée diploïde.

Les deux étapes (a) et (b) semblent nécessaires ; (a) n'est qu'une conséquence mathématique du mode de reproduction étudié ; (b) est un processus biologiquement possible dont nous n'avons chez *Panicum* aucune mesure de son intervention réelle. Il s'agit là d'un thème d'expérimentation. Il est lié au taux de production d'oosphères non réduites par une forme diploïde sexuée ; ce taux est d'environ 1 ‰ chez *Botriochloa*, HARLAN *et al.* (1970).

La justification du schéma I est ainsi esquissée, elle nous donne une chaîne possible d'événements qui rendent compte des observations relatives aux populations de Korogwe.

Aucun processus biologique irréalisable n'est supposé ; les événements α et β n'ont pas à être récurrents (ce que nous ne pouvions guère mettre en évidence pour β sans l'utilisation de modèles mathématiques), ils peuvent être très rares, voire uniques, comme des mutations naturelles.

PREMIÈRE PHASE DE DISPERSION

La structure allogame présente donc une certaine viscosité au voisinage de la population sexuée, viscosité due au taux de sexualité et aux tétraploïdisations récurrentes. Hors de ce contact direct, le polymorphisme allogame, privé de ces deux processus d'entretien, ne se maintient ni ne se recrée.

Ainsi les populations environnantes apomictiques, de la même famille phénotypique que celle de Korogwe, sont-elles monomorphes ou d'un polymorphisme simple, construit sur deux ou trois phénotypes ; telles que nous les avons décrites.

La variabilité de la population apomictique de Korogwe est transposée en un halo de populations de structure asexuée dont l'ensemble constitue les étapes d'un tri des phénotypes produits par la structure allogame des populations centrales.

Dans ce milieu, variable dans son ensemble mais sans microhétérogénéité à l'échelle des populations, les polymorphismes simples construits sur quelques phénotypes dominants peuvent être interprétés à l'aide des modèles d'évolution en apomixie absolue décrits.

La mise en évidence de polymorphismes construits à partir d'interactions compétitives (nous avons vu qu'ils pouvaient être stables avec des interactions (+, +) et (+, -)) a été faite pour des plantes à

autogamie quasi stricte (ALLARD *et al.* 1970). Une expérimentation est en cours pour tester la validité de cette hypothèse dans le cas des *Panicum maximum*.

Cependant, près d'une source de variabilité, et avec des phénotypes aussi voisins, le polymorphisme dans cette zone nous semble plutôt de nature transitoire. Ces phénotypes peu éloignés sont encore susceptibles de se recombiner et de produire des hors-types, hybrides adaptativement valables.

RÉORGANISATION DE LA VARIABILITÉ A PARTIR DE TAXONS VOISINS

Au cours des différentes phases de conquêtes de territoires, des représentants de taxons voisins peuvent se retrouver dans un même peuplement, comme à M'Gwakaethe, ou dans la région de Tengeru.

Des milieux humainement remaniés, ou de passage, peuvent favoriser l'entretien de petites hétérogénéités qui permettent l'installation et la survie de formes intermédiaires ou hybrides entre ces taxons (les types C par exemple).

Ces taxons peuvent être génétiquement peu éloignés ou même des formes extrêmes, spécialisées, d'une même différenciation évolutive. Ils auront cependant acquis des fonctionnements coordonnés distincts de certaines parties de leur génome, et des structures ne permettant que l'autosynthèse et assurant la stabilité allotétraploïde des hybrides. L'histoire de l'installation et du renforcement de leur apomixie peut avoir été différente et avoir intéressé d'autres structures génétiques ou d'autres duplications des mêmes structures ; et ce d'autant plus aisément que les perturbations biochimiques qui conditionnent la mise en route vers l'embryogenèse des cellules du nucelle peuvent être très simples, si l'on considère les données de la régénération à partir de cultures cellulaires et l'induction chimique de l'apomixie ⁽¹⁾.

L'hétérogénéité des sources géniques de réalisation de l'apomixie va se traduire par une variabilité du taux de sexualité dans les hors-types des types C, et ce d'autant plus aisément si des modificateurs sont plusieurs fois intervenus dans le renforcement progressif de l'apomixie.

Ces taux de sexualité peuvent atteindre alors 50 % permettant des hybridations nombreuses avec les taxons parentaux et les diverses formes dérivées. Cette réacquisition partielle de la sexualité va permettre le mixage et le découpage, grâce à des back-cross naturels successifs, par groupes géniques, des éléments différenciés des génomes parentaux.

Une recombinaison intense, mettant en cause l'intégralité des deux génomes a lieu par le biais des polyhaploïdes. Ceux-ci sont évolutivement transitoires ; ils peuvent n'être déficients que par leur gaméto-genèse mâle. Ils peuvent donc être réabsorbés, par des processus de type (I), au niveau tétraploïde, avec tous les éléments nouveaux de recombinaison qu'ils représentent. La diversité et l'imbrication de phénotypes observés autour de ces points d'hybridations privilégiées témoignent de l'efficacité de ces recombinaisons.

Dans le groupe *Botriochloa dichantium*, quelques dihaploïdes se sont révélés fertiles et sexués. Nous ne pouvons exclure cette possibilité chez les *Panicum* bien que nous ne les ayons pas observé à ce jour. Ceci permettrait d'entretenir et de recréer plusieurs noyaux diploïdes sexués tels que celui de Korogwe. Nous voyons cependant que la variabilité du taux de sexualité observée chez les types C permet la réacquisition et l'exploitation des avantages de la sexualité au niveau tétraploïde.

La sexualité n'y est cependant qu'assez éphémère, la très large majorité des types C ayant le taux de sexualité commun aux deux taxons ; elle sert au brassage et à la réorganisation des pools géniques, et les types nouveaux sont encore une fois dispersés en régime apomictique.

Seul le retour à l'état diploïde semble créer une barrière au pouvoir de pénétration de l'apomixie, et préserver durablement la sexualité intégrale.

(1) Traitement par substances de croissance (SHIATANI 1966) (cf. COMBES 1972).

DEUXIÈME PHASE DE DISPERSION

Les mêmes processus que ceux de la première phase de dispersion aboutissent à la dispersion et au tri sélectif de ces nouvelles formes. A ce large éventail de phénotypes correspond un large éventail de milieux possibles. Des vagues de colonisation successives poussent à une propagation de plus en plus lointaine ; dans les zones encore peu éloignées des points créateurs de variabilité, plusieurs types occupent les différents sites disponibles, les structures compétitives sont responsables dans des milieux assez semblables d'alternances de populations monomorphes différentes ou de populations polymorphes simples (région d'Amboselli).

Dans les zones plus marginales de la propagation, un type s'installe et évolue finement en lui-même. L'apomixie ne laisse plus place qu'à des modifications quantitatives restreintes intéressant le génome lui-même ou son expression (processus efficace à ce niveau d'adaptation et réellement constaté).

La spécialisation et l'isolement des modes de régulation peuvent enfin devenir considérables entre types constitués par des morceaux distincts de génomes des taxons originaux, du fait de ces adaptations étroites. Lorsque de tels types sont fortuitement réunis dans un même milieu (introductions successives en Côte d'Ivoire par exemple), ils ont perdu tout pouvoir d'hybridation, essentiellement parce que leurs régulations ne peuvent être complètement compatibles ni complètement distinctes. Ils ont trop d'éléments communs pour réaliser des allotétraploïdes équilibrés, mais ils sont trop distincts pour que leurs hybridations soient viables.

Aucune recréation de variabilité n'est concevable à partir de ces formes qui constituent alors de véritables culs-de-sac évolutifs, les impasses traditionnellement décrites. Le maintien évolutif de ce grand groupe des *Maximae* a lieu par vagues successives de colonisation, toutes issues des cœurs du système que sont les régénérateurs diploïdes et allotétraploïdes de sexualité.

Tout l'ensemble du système est en pulsion permanente, un mouvement ascendant dont les moments fondamentaux de l'escalade évolutive sont la sexualité et sa négation, puis sa réacquisition à un niveau supérieur, etc...

Le schéma II (fig. 49) essaie de résumer l'ensemble du système.

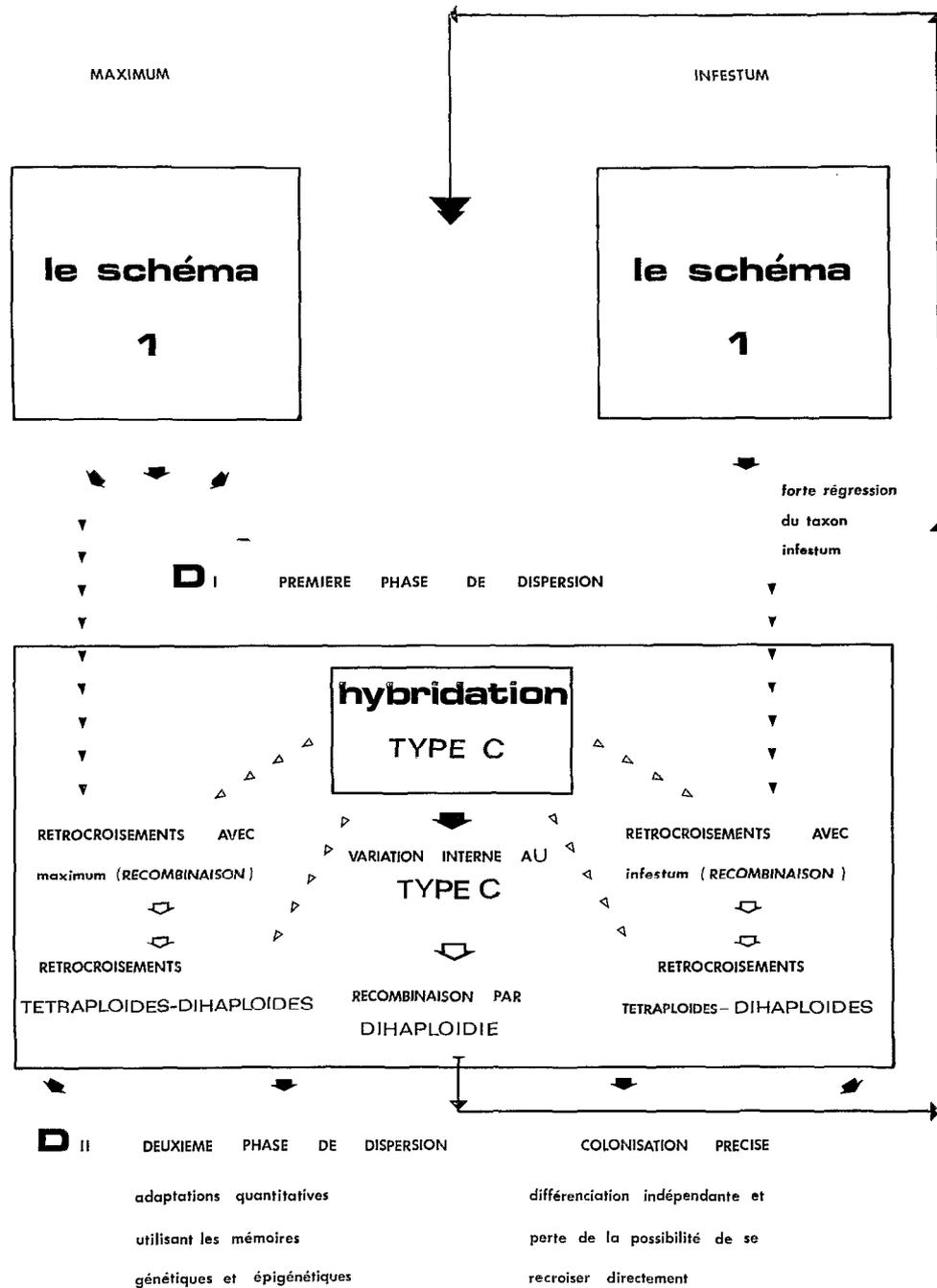


FIG. 49. — Schéma II. Evolution globale du complexe agamique des *maximae*. La première phase est constituée par le schéma I qui permet de passer des formes diploïdes sexuées initiales au réservoir de variabilité apomictique de départ. Le type *infestum* pourrait n'avoir pas subi une évolution complète et n'être qu'un élément de la phase de dispersion D_I. Il lui faut cependant avoir acquis une certaine originalité dans ses appariements et peut-être des modifications structurales ou fonctionnelles des sites génétiques de l'apomixie. Les types C peuvent être le point de départ d'un nouveau cycle (schéma I pour les types C dihaploïdes), qui déplacera tout le système sur une spirale irrésistiblement orientée.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous voudrions conclure sur 2 plans distincts et tenter ainsi de justifier l'intérêt d'une telle recherche où observations, expérimentations et théorie se mêlent.

Les deux niveaux de conclusions sont les suivants :

1. Les analyses de l'évolution peuvent-elles rendre compte dans d'autres situations de systèmes analogues ? Cet exemple présente-t-il une quelconque généralité ?
2. Cette synthèse peut-elle guider le travail de l'amélioration des plantes ?

1. L'évolution se réalise à travers des systèmes de reproduction de plus en plus complexes. La sexualité fut une nouveauté très efficace. Le progrès acquis dans la variabilité s'exprime quand on compare les différences de variations qui existent dans un clone et dans une espèce. La catégorie biologique espèce, qui recouvre assez souvent celle du systématicien, semble une unité évolutive majeure. Cette impression est bien souvent trompeuse et source d'incompréhensions. La plus petite unité évolutive est la population, elle se situe au-dessous de l'espèce, et le systématicien a parfois abusivement subdivisé l'espèce biologique ; les catégories évolutives au-dessus de l'espèce ne sont pas définies et le systématicien là encore nous induit en erreur par le terme d'espèce appliqué à un ensemble d'individus liés par des systèmes reproductifs autrement complexes que la sexualité.

Ainsi, que signifient espèce *Panicum maximum* (Jacq.), espèce *Panicum infestum* (Anders) lorsqu'on analyse le système complexe, mais intégré, que nous avons tenté de schématiser ?

Nous ne cherchons pas ici à faire resurgir ce « serpent de mer » qu'est la définition de l'espèce, nous voulons simplement souligner la correspondance nécessaire qu'il faut établir entre un système reproductif donné (pris dans un sens très large) et une catégorie systématique.

Le système reproductif construit sur le couplage de la sexualité et de l'apomixie, à travers différents niveaux de ploïdie constitue-t-il un type unique pour sa transcendance du niveau spécifique ? Il ne nous semble pas.

Considérons l'autogamie quasi-absolue ; prise isolément, elle semble tout aussi peu créatrice de variabilité, et d'aussi peu d'avenir évolutif, que l'apomixie ; elle réalise la fixité sur le mode homozygote, alors que l'apomixie la réalise sur le mode hétérozygote. Un système génique capable d'entraîner l'autogamie diffuse dans une population allogame aussi inéluctablement que les gènes d'apomixie (FISHER 1943) et l'on trouve cette même situation qu'une faible valeur sélective externe est le fruit d'une évolution interne sans avantages sélectifs. Nous avons montré mathématiquement comment l'autogamie et l'apomixie n'étaient pas compatibles et que de ces deux systèmes uniparentaux, le premier acquis par la population évinçait l'autre, et c'était une constatation de STEBBINS (1950) que les ancêtres des apomictiques sont des allogames, souvent même auto-incompatibles. Cette analogie peut être poussée plus loin, jusque dans les phases les plus créatrices de variabilité. Même les autogames diploïdes quasiment stricts ne paraissent pas figés (PERNÈS 1972 rapportant les travaux de ALLARD *et al.*).

C'est cependant avec des formes allopolyploïdes autogames (par exemple le blé et le café *Coffea arabica*) que le système autogamie quasi-strict va acquérir cet intense pouvoir de création de variabilité et de tri qui faisait l'efficacité de l'apomixie. En effet l'allopolyploïde autogame acquiert de façon fixable (à l'état homozygote) un hétérosis inter-génome ; les meilleures lignées peuvent être efficacement triées

et sans l'affaiblissement sélectif qu'accompagnent les degrés élevés d'inbreeding. Le système, au lieu de clones hétérotiques puissants, diffuse des lignées vigoureuses et stables à hétérosis horizontal, intergénome.

L'analogie sera complète quand on aura vu les processus créateurs de variabilité. Ici encore deux sources de variations :

(a) la récurrence sur les formes diploïdes sexuées allogames,

(b) la libération de recombinaisons intergénomiques qui ont lieu lorsqu'il existe des appariements partiels entre génomes (présence de tétravalents occasionnels).

L'effet de ces libérations de variabilité est quelque peu entretenu et prolongé par le taux, faible, d'allogamie qui fonctionne en quelque sorte comme le taux de sexualité facultative. Nul étonnement alors à constater dans les populations à autogamie quasi-stricte une forte rétention d'hétérozygotie manifestée par une variabilité intrafamille (ALLARD *et al.* 1968, PERNÈS 1972), nulle surprise à constater la forte diversification des *Stylosanthes* en Australie (BOGDAN C. V.), malgré leur autogamie et le faible effectif introduit. Combien de « mutations » de *Coffea arabica*, produisant d'emblée des types valables, ont été produites à partir de l'origine yéménite que l'on connaît si restreinte !

Ce système est ainsi parfaitement analogue à celui des *Maximae* ; il ne sert à rien de considérer *Coffea arabica* indépendamment des formes diploïdes. Contrairement aux *Panicum*, c'est la forme tétraploïde qui est la moins représentée, preuve que la mise en place du système est plus récente (au moins en unités de générations) ?

Mais le système apomictique n'implique pas la rareté des diploïdes qui sont nombreux et variés chez *Botriochloa dichantium* et chez *Paspalum notatum* (BURTON).

Ainsi l'étude de l'évolution et de l'amélioration de *Coffea arabica* ne doit pas être séparée de toutes les formes diploïdes que les systématiciens séparent si mal (n'est-ce pas encore un argument de leur appartenance à une catégorie qui ne s'apprécie pas par le simple jeu de la sexualité ?)

L'idée de système reproductif complexe n'appartient pas au seul règne végétal. Lorsque S. WRIGHT analyse l'évolution des populations subdivisées en demes, il essaie d'augmenter le « rendement » de la sélection naturelle en séparant la création de la variabilité, de son tri. Les insectes qui alternent les cycles sexués et parthénogénétiques, qui possèdent certaines formes haploïdes concurremment aux diploïdes ne réalisent-ils pas des systèmes suprasexués de la même importance ?

Notre collaboration à des travaux de génétique sur les nématodes (C. NETSCHER et J. PERNÈS 1971) nous a également confronté à des ensembles inclassables (espèces) de formes sexuées et parthénogénétiques. L'évolution animale s'est interdite, à partir des batraciens, la progression par duplication globale de leur génome, en acquérant le déterminisme chromosomique du sexe (OHNO 1970) dans la lignée des vertébrés.

Est-ce pour cela que notre attention scientifique n'a pas été assez attirée sur les systèmes qui transcendent la simple sexualité où nous sommes relégués ?

2. Ce travail, enfin, nous voudrions montrer qu'il devrait être l'outil de base de la préparation de notre programme d'amélioration.

Notre objectif primordial était d'accroître la sexualité des *Panicum maximum* pour qu'une amélioration génétique, autre qu'un simple choix de clones, soit possible. Deux voies étaient possibles : la première, progressive, consistait à analyser l'héritabilité du caractère taux de sexualité, et, s'il présentait une variabilité d'origine génétique, d'entreprendre une sélection quantitative de ce caractère.

La seconde, directe, était de retrouver d'emblée des formes sexuées utilisables (celles-ci devaient être fort rares car elles n'avaient jamais été repérées dans les collections de *Panicum maximum*). Ces deux voies, nous les avons explorées et la seconde s'est révélée la plus efficace.

Le pool diploïde sexué a une valeur fourragère qui n'est pas très en deçà de nos meilleurs tétraploïdes apomictiques, et il constitue une bonne base de départ pour une amélioration classique.

Il est cependant désirable d'exploiter la richesse des collections des formes tétraploïdes apomictiques dont les recombinaisons peuvent être prometteuses. C'est alors que le schéma évolutif que nous proposons devient un fil conducteur.

1° Les tétraploïdisations artificielles constituent les relais d'hybridation.

2° Les tétraploïdes sexués ne pourront être conservés que par clonage, et leur manipulation en pollinisation libre ne pourra être conduite qu'en isolement absolu de tout pollen apomictique (de par le pouvoir de diffusion en soi de l'apomixie).

3° Si l'apomixie est dominante, les hybrides tétraploïde sexué \times tétraploïde apomictique seront apomictiques et seuls les hors-types de ces hybrides manifesteront une disjonction pour la sexualité (dans une faible proportion 1/16). Les descendances d'hybrides seront donc très nombreuses pour pouvoir exploiter des hors-types sexués intéressants. Les hybrides ne seront en eux-mêmes utiles que comme pollinisateurs récurrents des tétraploïdes sexués.

4° L'hybridation de types apomictiques lointains ne sera généralement pas possible directement (pas de hors-types hybrides entre les types I et II de Côte d'Ivoire).

Il faudra réaliser le rapprochement et la réunion partielle des génomes par étapes successives. Les types C, chez lesquels on peut cette fois sélectionner pour le taux de sexualité, serviront de relais puisqu'on a vu leur aptitude à se récroiser avec les types *maximum* et *infestum*.

5° L'amélioration directe au niveau tétraploïde apomictique est partiellement possible en recherchant des hors-types hybrides dans les descendances en interpollinisation libre des phénotypes très proches de la population apomictique à structure allogame de Korogwe.

6° Les phénotypes potentiellement aptes à se valoriser par compétition, en cultures mixtes, sont à rechercher dans les zones d'un polymorphisme bien défini.

Nous ne prolongerons pas davantage la liste des expérimentations réalisables ; notre schéma permet de présenter chaque fois une hypothèse bien définie à éprouver. Le choix des phénotypes à hybrider se fera rationnellement, et l'on peut définir pour chacun ce que l'on en attend.

Des séries d'expérimentations assurément improductives sont ainsi évitées et des protections particulières du matériel végétal suggérées.

Une des difficultés que rencontre souvent l'améliorateur est de disposer facilement d'une connaissance complète de sa plante. Nous espérons que l'assimilation des connaissances que nous avons maintenant des *Panicum maximum* est aidée par l'ordonnancement évolutif que nous avons proposé.

Cela ne nous paraîtrait pas une utilité négligeable de notre travail.

REMERCIEMENTS

Le travail qui précède n'aurait pu avoir lieu, sans l'aide importante dont j'ai bénéficié, à tous les niveaux.

Nos compagnons africains sont responsables de l'ensemble des mesures, qui dépassent le million, exploitées dans ce travail. Je leur dois aussi la défense des essais contre les parasites, car souvent leur œil paysan a prévenu mon observation. Je ne peux les nommer tous, mais je pense particulièrement au regretté ADAMA SAVADOGO, à MAMADOU OUEDRAOGO, ALO AKE, DRISSA, AMON ANON.

Je remercie mes amis Jean et Régine RÉNÉ ; à Régine, je suis redevable d'une collaboration statistique dont elle m'a laissé ici utiliser de larges emprunts.

A COMBES, cet ami de si longue date, il revient de cette thèse autant qu'à moi-même, et c'est de l'unité permanente de notre équipe que je lui suis, entre autres choses, particulièrement reconnaissant.

A monsieur le Professeur RIZET je suis reconnaissant d'avoir été tout au long de ma carrière scientifique, la rencontre sagace depuis ce premier avertissement si utile : « Vous aimez beaucoup les mathématiques..., ce n'est pas forcément une tare... ». J'espère qu'il ne verra pas seulement dans ce travail l'œuvre d'un irrémédiable taré. Je le remercie de vouloir bien présider ce jury.

Je dois à monsieur le Professeur NOZERAN la découverte du sens génétique de la morphogenèse, à côté duquel ma formation m'avait fait hélas passer. Je lui dois aussi la joie d'avoir rejoint le nombre de ses élèves, d'avoir appris et admiré la force d'une école de pensée. Je lui dois aussi ce climat d'affection qui imprègne de façon si vivifiante l'atmosphère de sa direction. Qu'il en soit ici remercié et d'avoir bien voulu juger ce travail.

Mes remerciements vont aussi à monsieur le Professeur DEMARLY, dont la direction pleine de souplesse m'a toujours laissé imaginer que mon esprit suivait le chemin de ses pensées, comme d'une même démarche. Je lui dois ce grand plaisir intellectuel d'avoir pu essayer d'être un traducteur au niveau de l'enseignement pratique, de ses cours d'amélioration des plantes. Je le remercie d'accepter de juger et présenter ici mon travail.

Monsieur DEJARDIN m'a ouvert les horizons de la planification statistique de l'expérimentation, il m'a maintes fois aidé et hébergé dans son laboratoire. Je lui dois tout le soin des relectures et des modifications apportées à mon travail publié par l'ORSTOM. Qu'il soit ici très vivement remercié.

C'est dans le cadre de l'ORSTOM qu'ont été réunies les conditions exceptionnelles qui m'ont permis de réaliser ce travail. Je suis aussi très reconnaissant à son Directeur Général, le Professeur CAMUS, d'avoir mis en place les Comités Techniques Scientifiques sans lesquels les chercheurs Outre-Mer resteraient trop longtemps sans guides et méconnus.

Enfin je remercie tous les amis d'Adiopodoumé et de la faculté d'Orsay avec lesquels j'ai discuté de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

NOTE : nous renvoyons à la bibliographie détaillée de COMBES pour tout ce qui concerne les exemples d'apomixie et les analyses génétiques faites.

- ALLARD R. W., JAIN S. K., WORKMAN P. L. The genetics of inbreeding populations. *Adv. in Genetics* 14, 55-132.
- BANCILHON L., NOZERAN R., ROUX J. *Natur. Monspel.*, série botanique, 15, p. 5 (1963).
- BREESE E. L., HAYWARD M. D., THOMAS A. C. (1965). Somatic selection in perennial ryegrass. *Heredity*, 20 (3), 367-379.
- BOGDAN A. V. (1963). A note on breeding behaviour of *Panicum maximum* in Kenya. *Trop. Agri.*, 40, 313-314.
- BROWN W. V., EMERY W. H. P. (1958). Apomixis in the *graminae* : *Panicoidae*. *Amer. J. Bot.*, 45, 253-263.
- CLAUSEN J. (1954). Partial apomixis as an equilibrium system in evolution. *Caryologia sup.*, 469-479.
- COMBES D. (1972). Thèse de doctorat. *Mémoires ORSTOM*, n° 77, 112 p.
- COMBES D., PERNÈS J. (1970). Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 270, 782-785.
- CROW J. F. (1970) in Topics in mathematical genetics of population Kojima ed., Springer (Berlin).
- CROW J. F., KIMURA M. (1965). Evolution in sexual and asexual populations. *Amer. Nat.*, 99 (909), 437-450.
- DEGRAS et DOUSSINAULT.
- DOBZHANSKY T. (1970). General processes of evolution. Chicago University press.
- ELDIN M., DAUDET A. Carte bioclimatologique de la Côte d'Ivoire, *ORSTOM* (1967).
- EWENS M. J. (1968). Population genetics, Methuen, Londres.
- FELLER W. (1966). On the influence of natural selection on population size. *Proc. Nat. Ac. Sc.*, 55, 733-738.
- FELLER W. (1967). On fitness and the cost of natural selection, *Gen. Res.*, 9, 1-15.
- FISHER R. A. (1930-1958). The genetical theory of natural selection, Dower, New York.
- FISHER R. A. (1941). Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eug.*, 11, 53-63.
- GOEBEL K. (1908). Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Pflanzen Teubner.
- GUILLAUMET J. L. (1967). Recherches sur la végétation et la flore de la région du bas Cavally (Côte d'Ivoire), *Mémoire ORSTOM*, 20, Paris.
- HALDANE J. B. S. (1924). A mathematical theory of natural and artificial selection, Part. I. *Trans. Camb. Soc. Phil.*, 23, 19-41
- KIMURA M. (1958). On the change of population fitness by natural selection. *Heredity*, 12, 145-167.
- KIMURA M. (1965). Attainment of quasi-equilibrium of linkage when frequencies are changing by natural selection. *Genetics*, 52, 876-890.
- KOSTITZIN V. A. (1937). Biologie mathématique, A. Colin, Paris.
- LEFORT B., NICOLAS R. (1971). D. E. A., Orsay.
- LEVINS R. (1962). Theory of fitness in a heterogeneous environment, I. The fitness set and adaptive function. *Amer. Nat.*, 96, 361-378.
- LEVINS R. (1963). Theory of fitness in a heterogeneous environment II. Developmental flexibility and niche selection. *Amer. Nat.*, 97, 75-90.
- LEVINS R. (1964). Theory of fitness in a heterogeneous environment, III. The response to selection. *J. Theor. Biol.*, 7, 224-240.
- MAC ARTHUR R. H. (1962). Some generalized theorems of natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 48, 1893-1897.
- MASSART J. (1924). Mémoires acad. Roy. Belgique. *Classe Sciences*, 2^e série, 5.
- MATHER K., JINKS L. ? (1958). Cytoplasm in sexual reproduction. *Nature*, 183, 1188-1190.
- MAYNARD-SMITH J. (1971). What use is sex ? *J. Theor. Biol.*, 30 (2), 319-336.
- MOTTA M. S. (1953). *Panicum maximum*, Empire, *J. Exper. Agri.*, 21 (81), 33-41.
- MORAN P. A. P. (1960). The statistical processes of evolutionary theory. Clarendon Press, Oxford.

- NIELSEN E. L. (1968). *Amer. J. Bot.*, 55, 116-128.
- NETSCHER C., PERNÈS J. (1971). Etude concernant l'influence de la constitution génétique sur la longueur des larves d'*Heterodera oryzae*, *Nematologia*, 17, 336-346.
- NOZERAN R. (1968). Intérêt de la connaissance de la morphogenèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Rev. Hort. Suisse*, 41, 247-258.
- NOZERAN R., BANCILHON L., NEVILLE P. (1971). Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Adv. Morph.*, 9, 1-66.
- PERNÈS J. (1965). Indications sur les méthodes et les hypothèses de travail pour l'étude de la structure et de la différenciation de l'espèce *Panicum maximum*, *ORSTOM*, non publié.
- PERNÈS J. (1970). Etude du mode de reproduction : apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations. *Travaux et documents ORSTOM*, 14, 66 p.
- PERNÈS J. (1971). Problèmes posés par l'amélioration d'une graminée fourragère tropicale, *Panicum maximum*, com. Colloque Ibadan.
- PERNÈS J. (1972). Polymorphismes des populations à reproduction uniparentale prédominante (autogamie, apomixie) sous presse.
- PERNÈS J., COMBES D. (1968). Les populations naturelles ivoiriennes de l'espèce *Panicum maximum* et les types analogues introduits, *ORSTOM*, non publié.
- PERNÈS J., COMBES D., RÉNÉ-CHAUME R. (1970). Différenciation des populations naturelles de l'espèce *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire, par acquisition de modifications non transmissibles par graines et auto-entretenuées par multiplication végétative. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 270, 1992-1995.
- PERNÈS J., COMBES D. (1970). Incidence des modes de reproduction sur la structure et la différenciation des populations naturelles de *Panicum maximum* Jacq., en Côte d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM, Sér. Biol.*, 14, 13-34.
- PERNÈS J., COMBES D., RÉNÉ-CHAUME R. (1972). Données concernant la génétique des formes sexuées du *Panicum maximum* Jacq. *ORSTOM*, non publié.
- PFIRSCH E. (1965). *Ann. S. Nat.*, 12^e série, 6, 339 et suiv.
- RÉNÉ-CHAUME R., PERNÈS J., COMBES D. (1969). Analyse des populations d'Afrique de l'Est du *Panicum maximum*, *ORSTOM*, non publié.
- REED J. (1967). Simulation of biological evolution and machine learning. I. Selection of self-reproducing numeric patterns by data processing machines, effects of hereditary control mutation type and crossing. *J. Theor. Biol.*, 17, 319-342.
- SNYDER L. A., HERNANDEZ A. R., WARMKE H. E. (1955). The mechanism of apomixis in *Pennisetum ciliare*, *Bot. Gaz.*, 116, 209-221.
- SOKAL R. R., SNEATH P. H. A. (1959). *Principles of numerical taxonomy*, Freeman.
- SPECKMAN G. J., POST J., DIJKSTRA H. (1965). The length of stomata as an indicator for polyploidy in ryegrass. *Euph.*, 14, 225-230.
- STEBBINS G. L. (1950). *Variation and evolution in plants*, Columbia university press, 643 p.
- TALIAFERRO C. M., BASHAW E. C. (1966). Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffel grass, *Pennisetum ciliare*, *Trop. Sci.*, 6, 473-476.
- WARMKE H. E. (1951). Cytotaxonomic investigations of some varieties of *Panicum maximum* and *Pennisetum purpurascens* in Puerto Rico. *Agron. J.*, 43, 143-149.
- WARMKE H. E. (1954). Apomixis in *Panicum maximum*, *Amer. Bot. J.*, 41, 5-11.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	5
ASPECT DES POPULATIONS NATURELLES	7
PRÉSENTATION DES MÉTHODES STATISTIQUES	11
<i>Description méthodologique</i>	13
<i>Conclusions</i>	22
DESCRIPTION ET ANALYSES DES PRINCIPAUX TYPES DE POPULATIONS NATURELLES.....	23
<i>Découpage des zones de variabilité des populations naturelles d'Afrique de l'Est</i>	23
<i>Les populations voisines des diploïdes sexués</i>	34
<i>Populations hautement polymorphes</i>	41
<i>Différenciation des populations marginales</i>	48
QUESTIONS POSÉES PAR LA DESCRIPTION DES POPULATIONS NATURELLES.....	67
RÉPONSES DONNÉES PAR LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DES APOMICTIQUES.....	69
<i>Organisation des génomes des groupes apomictiques</i>	69
<i>Conclusions générales</i>	83
<i>Rappels bibliographiques concernant les vitesses d'évolution, analyse des structures génétiques.</i>	84
<i>Maintien de polymorphismes stables en régime asexué</i>	87
SCHÉMAS D'ÉVOLUTION DES GROUPES APOMICTIQUES	93
<i>Mise en place et entretien d'une population apomictique facultative équivalente à une population sexuée</i>	93
<i>Première phase de dispersion</i>	97
<i>Réorganisation de la variabilité à partir de taxons voisins</i>	98
<i>Deuxième phase de dispersion</i>	99
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	101
<i>Remerciements</i>	104
<i>Bibliographie</i>	105

Fabrication - Coordination Hélène DARDENNE

Imprimé en France. — Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS
Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1975

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.

CAHIERS ORSTOM (séries périodiques)

- **biologie** : études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale : agronomie, biologie et amélioration des plantes utiles, entomologie agricole, nématologie.
- **entomologie médicale et parasitologie** : systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances.
- **géologie** : pétrologie et cycles des éléments (géochimie) - hydrogéologie - altération et érosion - sédimentologie - stratigraphie - orogenèse continentale - métallogénèse - paléogéographie - structure et évolution des fonds océaniques.
- **hydrologie** : études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie** : hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique (Sud-ouest Pacifique, Canal de Mozambique et environs, Atlantique Tropical Est).
- **hydrobiologie** : physico-chimie, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, dynamique des stocks, action des insecticides sur la faune (Bassin Tchadien, Côte d'Ivoire).
- **pédologie** : problèmes soulevés par l'étude des sols : morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels, à l'eau, à l'érosion, à la fertilité.
- **sciences humaines** : études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

MÉMOIRES ORSTOM : consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (80 titres parus).

ANNALES HYDROLOGIQUES : depuis 1959, deux séries sont consacrées : l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

FAUNE TROPICALE : collection d'ouvrages principalement de systématique, pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (19 titres parus).

INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES : mises au point et synthèse au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (25 titres parus).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM : cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (45 titres parus).

L'HOMME D'OUTRE-MER : cette collection, exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, est réservée à des textes d'auteurs n'appartenant pas à l'ORSTOM, mais dont celui-ci assure la valeur scientifique (co-édition Berger-Levrault), 9 ouvrages parus.

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE (périodicité mensuelle ; ancienne dénomination jusqu'en 1970 : Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXII^e année).

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER

Direction générale

24, rue Bayard, 75008 PARIS

Service Central de Documentation

70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY, FRANCE

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS

O.R.S.T.O.M. Editeur

Dépôt légal : 2^e trim. 1975

ISBN 2-7099-0368-7