

**Etude de populations naturelles
d'*Hedysarum coronarium* L.
du nord de la Tunisie :
comparaison en culture expérimentale (*)**

par J. FIGIER, H. ESPAGNAC et D. COMBES

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

Résumé. — Des individus, issus de graines récoltées dans neuf populations naturelles d'*Hedysarum coronarium* L., ont été cultivés dans des conditions identiques. Une analyse statistique réalisée sur cinq caractères, observés au moment de la fructification, a révélé une variabilité phénotypique importante. Bien que continue, si l'on considère l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce en Tunisie, cette variabilité permet le regroupement de certaines populations en des ensembles correspondant à des types morphologiques différents (axe orthotrope allongé, axe orthotrope court...). Tout ceci démontre clairement l'existence de pools génétiques divers que la sélection naturelle a adaptés à des conditions de milieux variées.

Summary. — Plants issued from seeds of nine natural populations of *Hedysarum coronarium* are cultivated in same conditions. A statistic study of five criterium shows an important phenotypic variability. Considering the whole distribution area of this species in North Tunisia, this variability seems continuous but it is possible to group some of these populations into morphologically defined sets. These features clearly demonstrate the existence of different genetic pools adapted by natural selection to various environmental conditions.

*
**

INTRODUCTION

Une étude précédente (COMBES et coll., 1975) nous a permis, en analysant la variabilité de certains caractères chez diverses populations

(*) Communication présentée à la séance du 18 février 1977. Manuscrit accepté le 14 mars 1977.

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

Collection de Référence

no B 9112 B.A.H.

naturelles d'*Hedysarum coronarium* L., d'établir entre certaines d'entre elles des regroupements qui correspondent en général à un même secteur géographique et aux mêmes zones bioclimatiques. Néanmoins une telle étude ne pouvait nous permettre d'évaluer la part génétique et la part du milieu dans cette variabilité. C'est pour essayer de progresser dans ce domaine que nous avons entrepris une étude analogue sur des échantillons obtenus à partir de graines récoltées dans ces populations naturelles et cultivés en un même lieu, donc dans des conditions pratiquement identiques tant du point de vue écologique (conditions du Campus Universitaire de Tunis), que de la densité de peuplement.

MATERIEL ET METHODES

Parmi les onze populations naturelles nous avons retenu les neuf dont nous possédions des graines en quantité suffisante :

- Campus Universitaire de Tunis : population à forte densité désignée ici T1.
- Djebel Zit :
 - station 1 :
 - population à très forte densité (Z1td)
 - individus isolés (Z1i)
 - station 2 :
 - population à forte densité (Z2d)
- Dougga :
 - station 1 :
 - population à faible densité (D1)
 - station 2 :
 - population à forte densité (D2)
- Forêt d'Aïn Djemala :
 - une seule station à faible densité (FAD)
- Maktar :
 - station 1 :
 - population à faible densité (M1)
 - station 2 :
 - population à faible densité (M2).

Comme nous l'avons déjà dit, au cours de notre essai, nous avons placé les diverses populations dans des conditions de densité identiques se rapprochant le plus possible de l'état isolé. Nous avons réparti les individus à 50 cm les uns des autres.

Il n'est pas inutile de rappeler que ces graines sont produites en régime d'allogamie prépondérante, par le fait d'une pollinisation entomophile (BEJAOU, 1975), ce qui entretient une variabilité dans la descendance.

Trois répétitions (blocs I, II, III), contenant chacune les neuf populations, à raison de vingt individus par population, ont été mises en pots

en décembre 1974. La mise en place sur le terrain argilo-marneux du Campus universitaire, type de terrain convenant très bien à cette espèce, a été faite après randomisation des trois blocs entre eux et, à l'intérieur de chaque bloc, des diverses populations. Les pots sont enterrés afin d'éviter une dessiccation trop rapide.

Le développement de chaque individu a été suivi de la mi-décembre 1974 à la fin juillet 1975. Les différentes observations ont permis d'apprécier, entre autres, les caractères suivants :

- le degré et la vitesse de développement de l'axe orthotrope ;
- le nombre des feuilles produites par l'axe orthotrope et le nombre des folioles de celles-ci ;
- le nombre d'axes plagiotropes qui se sont allongés, la longueur du plus grand d'entre eux et la longueur totale de ces axes ;
- le nombre d'inflorescences développées sur l'ensemble des axes plagiotropes ;
- le nombre d'inflorescences développées sur l'axe orthotrope ;
- le nombre maximum de fruits par infrutescence pour chaque individu ;
- le comportement des individus après fructification (dessèchement et redémarrage éventuels).

Nous nous bornerons, dans cette publication, à l'analyse des cinq caractères pris en considération lors du travail précédent : le nombre moyen de folioles des 4 dernières feuilles de l'axe orthotrope, le nombre de rameaux plagiotropes allongés, la longueur de l'axe orthotrope, la longueur totale des axes aériens (orthotrope + plagiotropes) et le nombre de fruits maximum donné par une grappe. L'analyse des autres observations fera l'objet d'une étude ultérieure.

De plus, afin de nous rapprocher le plus possible des conditions d'observation des populations en place, nous n'utiliserons ici que les valeurs atteintes par les cinq caractères en fin de développement, c'est-à-dire durant la phase de maturation des fruits.

De ce point de vue, deux populations parmi les neuf (M2 et D2) ont manifesté un comportement particulier : nombre de leurs individus n'avaient pas entamé leur floraison (1) alors que tous les autres avaient déjà fructifié. Aussi, en ce qui concerne le type d'analyse statistique, l'analyse de variance de type bloc n'a été réalisée que pour les deux premiers caractères (nombre de folioles, nombre de rameaux plagiotropes) pour lesquels l'ensemble des pieds a été pris en considération. Par contre, pour les trois derniers (longueur de l'axe orthotrope, longueur totale des axes aériens, nombre de fruits maximum), nous n'avons pas apprécié l'effet bloc. En effet, ces trois critères n'ont pas été mesurés chez les individus demeurés végétatifs, ce qui a entraîné, pour M2 et D2, un nombre

(1) Ces individus n'ont fleuri qu'au printemps suivant, se comportant comme des plantes bisannuelles.

de données par bloc insuffisant pour permettre le premier type d'analyse. De toutes façons, dans le cas des deux premiers critères pour lesquels les deux types d'analyse ont été réalisés, les résultats sont à peu près identiques. On peut raisonnablement penser qu'il en aurait été de même pour les trois autres critères.

RESULTATS

Comme dans le travail précédent (1975), nous ferons successivement une analyse séparée puis une analyse conjointe des divers caractères.

ANALYSE SÉPARÉE DES DIVERS CARACTÈRES

L'analyse de variance a mis en évidence des différences hautement significatives (au seuil 0,01) entre les populations pour tous les caractères considérés. Nous avons donc poursuivi notre interprétation statistique des résultats par une comparaison des moyennes des diverses populations pour chacun de ces caractères.

Nombre de fruits maximum par infrutescence

Les moyennes obtenues pour chaque population figurent dans le tableau I.

TABLEAU I. — Nombre de fruits maximum par infrutescence.
Effet « groupement » H.S. : F8/440ddl = 20,41 (F 0,01 = 2,51).

Groupement	± (———)		(———)		(—————)				
	M2	D2	D1	M1	Z1i	Z2d	Z1td	FAD	T1
Moyenne	19,8	18,6	16,3	16,2	12,5	12	11,3	11,1	10,9
Effectif	17	38	56	53	57	57	57	57	57

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

Pour des raisons pratiques, nous avons compté cette fois non pas le nombre de fleurs maximum par inflorescence mais le nombre maximum de fruits.

Trois groupes s'individualisent : le premier, caractérisé par les valeurs faibles (de 10,9 à 12,5), regroupe en particulier les trois populations du Djebel Zit. Les deux autres sont caractérisés par les valeurs fortes (16,2 à 19,8) (2).

(2) Tout se passe donc comme si deux ensembles de populations se séparaient ; l'un, produisant peu de fruits par inflorescence, cantonné essentiellement vers l'est de la Tunisie, l'autre, produisant de nombreux fruits par inflorescence, plutôt situé à l'ouest.

Ce critère ne représente bien évidemment que l'une des composantes de la fertilité. Il sera donc utile de l'associer aux autres composantes (en particulier nombre d'inflorescences par individu) dans une analyse ultérieure.

Nombre de ramifications plagiotropes développées

Les valeurs figurent dans le tableau II.

Rappelons que pour ce caractère nous avons pu effectuer une analyse de variance de type bloc.

TABLEAU II. — Nombre de ramifications plagiotropes développées.

Effet « groupement » H.S. : F8/486ddl = 32,23 (F 0,01 = 2,51).

Effet bloc H.S. : F2/486ddl = 9,84 (F 0,01 = 4,60).

Groupement	+									
	($\bar{D2}$)	(T1 M1 D1 M2)				(Z1i FAD Z1td Z2d)				
Moyenne	9,1	7,5	7,2	7,1	7,1	4,8	4,7	4,7	4,4	
Effectif	57	57	57	57	57	57	57	57	57	

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

Trois groupes se forment sans chevauchement : le premier, regroupant les populations du Djebel Zit et celle de la Forêt d'Aïn Djemala, correspond à des nombres faibles (4,4 à 4,8). Le second, nettement séparé du précédent, correspond, lui, à des valeurs supérieures (7,1 à 7,5). Enfin, le troisième, contenant seulement l'une des populations de la région de Dougga (D2), a une valeur particulièrement élevée (9,1). Le fait que des populations de même origine géographique s'associent préférentiellement à l'intérieur d'un même groupe (Djebel Zit dans le premier, Maktar dans le second), s'ajoutant à la séparation très marquée de ces groupes, permet de penser à une composante génétique importante dans le déterminisme du nombre de ramifications plagiotropes.

La variabilité beaucoup plus continue (les divers groupes sont plus proches les uns des autres) et beaucoup plus étalée, observée lors de l'étude des populations en place, met vraisemblablement en relief une influence diversificatrice des différents milieux sur l'expression des divers génotypes en ce qui concerne ce caractère.

Enfin la comparaison du comportement de deux populations de la même station du Djebel Zit (Z1) nous permet de tirer une autre conclusion non négligeable concernant le déterminisme du nombre des ramifications plagiotropes. En effet, dans leur milieu d'origine les deux populations Z1td (très dense) et Z1i (individus isolés) présentent les valeurs moyennes respectives de 1,1 et 5,6 alors que dans l'essai, où les individus sont pratiquement à l'état isolé, ces moyennes deviennent 4,7 et 4,8. Il est donc

évident que la densité du peuplement intervient de façon non négligeable dans le déterminisme du caractère étudié. Cette intervention est sans doute confirmée par l'augmentation considérable du nombre de ramifications plagiotropes de la population D2 qui, en place pour une forte densité, présentait la valeur moyenne de 3,6 alors que dans l'essai (individus isolés) la moyenne est passée à 9,1.

Longueur de l'axe orthotrope

Les mesures en cm figurent dans le tableau III.

TABLEAU III. — Longueur de l'axe orthotrope (cm).

Effet « groupement » H.S. : F8/440ddl = 15,99 (F 0,01 = 2,51)

Groupement	* ()	()	()	()					
	Z1td	FAD	Z2d	Z1i	D1	M1	T1	D2	M2
Moyenne	7,1	4,9	4,4	2,3	1,2	0,9	0,5	0,1	0
Effectif	57	57	57	57	56	53	57	38	17

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

Le cas de l'ensemble des populations du Djebel Zit amène d'emblée quelques réflexions. Elles manifestent toutes les trois une nette tendance à l'allongement de l'axe orthotrope, ce qui s'avère donc comme une caractéristique des populations de cette zone. Cette tendance qui s'est transmise aux descendants, semble, par sélection naturelle, s'être intégrée au génotype.

De plus, lors de l'étude des populations en place, nous avons observé un allongement d'autant plus important de cet axe orthotrope que les peuplements étaient plus denses (Z1i = 4,8 cm ; Z2d = 11,8 cm ; Z1td = 26,5 cm). Nous retrouvons dans notre essai le même classement bien que les individus soient pratiquement isolés (Z1i = 2,3 cm ; Z2d = 4,4 cm ; Z1td = 7,1 cm). Dans les deux cas, les moyennes sont significativement différentes. Tout se passe donc comme si la sélection avait été d'autant plus sévère que les conditions de densité étaient plus fortes. Le cas de Z1td est d'ailleurs particulièrement évocateur à ce sujet. Cette population en effet continue à s'isoler avec la plus forte valeur comme dans l'étude des populations en place, même si cette valeur est devenue nettement inférieure (7,1 cm au lieu de 26,5 cm), phénomène qui a d'ailleurs affecté la plupart des populations de l'essai. Il est vraisemblable que ceci est dû au moins en partie à une diminution des apports trophiques (individus cultivés en pots) ; nous essaierons de voir plus loin si l'on ne peut pas proposer d'autres explications à ce phénomène, en particulier en liaison avec la production des ramifications plagiotropes.

Le comportement de la population de la forêt d'Aïn Djemala (FAD), qui se classe en deuxième position aussi bien dans notre essai que dans l'étude précédente, conduit également à penser à l'intégration dans le génotype de cette aptitude à développer l'axe orthotrope. Cette aptitude résulte peut être dans ce cas tout simplement d'une adaptation au milieu forestier.

Remarquons que cette intégration ne semble pas se réaliser dans tous les cas ; ainsi, une population de la région de Douggâ (D2) qui, dans les conditions naturelles présentait un axe orthotrope relativement important (17 cm) se retrouve dans notre essai avec ce même axe pratiquement négligeable (0,1 cm).

Longueur totale des axes aériens

Les résultats en cm figurent au tableau IV.

TABLEAU IV. — Longueur totale (cm) des axes aériens (orthotrope + plagiotropes).

Effet « groupement » H.S. : F8/440ddl = 7,09 (F 0,01 = 2,51).

Groupement	+									
	T1	Z1i	D2	FAD	Z1td	(D1)	M1	Z2d	M2	
Moyenne	89,3	88,4	82,4	75	68,3	56,5	48	43,1	39,5	
Effectif	57	57	38	57	57	56	53	57	17	

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

Quatre groupes de populations sont définis mais ils se chevauchent tous, alors que, lors de l'étude des populations en place, les chevauchements étaient nettement moins importants. De plus, l'étendue des moyennes est nettement inférieure : 39,47 à 89,26 au lieu de 26,75 à 197,86. Ces deux résultats sont vraisemblablement une conséquence du développement des individus dans des conditions écologiques pratiquement identiques.

Il faut noter toutefois que l'ordre dans lequel se placent les populations est sensiblement le même que précédemment. Ainsi, celles de Maktar se retrouvent vers les valeurs les plus faibles, D1 reste moyenne, D2, T1 et FAD se situent toujours vers les valeurs maximum.

Nombre moyen de folioles

Il s'agit du nombre moyen par feuille et par individu, calculé à partir des quatre dernières feuilles de l'axe orthotrope. Les valeurs moyennes, pour chaque population, figurent dans le tableau V.

TABLEAU V. — Nombre moyen de folioles des feuilles de l'axe orthotrope.

Effet « groupement » H.S. : F8/16ddl = 68,27 (F 0,01 = 3,89)

Effet bloc S. : F2/16ddl = 3,82 (F 0,05 = 3,63).

Effet individu dans groupement H.S. :

F486/1539ddl = 11,78 (F 0,01 = 1,15).

Groupement	+ (D2)	(M2)	(D1)	(Z1i M1)	(Z2d)	(T1)	(Z1td)	(FAD)
Moyenne	8,8	8,2	6,9	5,8	5,8	5,2	4,8	4,3
Effectif (nombre de feuilles)	228	228	228	228	228	228	228	228

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

Comme dans le cas du nombre d'axes plagiotropes, nous avons pu réaliser une analyse de type bloc.

Ce caractère, couramment utilisé par les systématiciens, ne traduit pas, contrairement à la plupart de ceux envisagés précédemment (longueur de l'axe orthotrope, nombre de rameaux plagiotropes...), l'importance du développement de l'appareil végétatif aérien. Il est donc vraisemblable que les facteurs du milieu extérieur ont une influence limitée sur l'expression de ce caractère. Cela est d'ailleurs confirmé par la valeur faible du coefficient de variation (5 %) et par le fait que les valeurs extrêmes de la variation (4,3 à 8,8) sont sensiblement les mêmes que lors de l'étude des populations en place (4,3 à 8,3).

Ce nombre moyen de folioles s'avère encore une fois particulièrement discriminant. En effet, mises à part Z1i et M1 qui se regroupent, toutes les autres populations se distinguent significativement les unes des autres, bien que, rappelons-le, elles soient cultivées dans des conditions identiques, tant sur le plan de l'écologie que sur celui de la densité. Cette observation est particulièrement révélatrice pour les trois populations Z1i, Z2d et Z1td originaires de localités très voisines. Elles apparaissent donc génétiquement différentes une fois de plus.

Le cas des populations originaires de Maktar mérite réflexion. Seules parmi les neuf, elles manifestent dans notre essai une augmentation assez importante du nombre moyen de leurs folioles (M1 passe de 4,3 à 5,8 ; M2 de 6,1 à 8,2). Bien que nous ayons envisagé le peu d'influence des facteurs externes sur ce caractère, nous n'avons pas pour l'instant d'autre explication à ce phénomène que le changement des conditions climatiques subi par ces plantes qui sont passées de la région montagneuse de Maktar à la région côtière de Tunis.

En conclusion de cette analyse, il apparaît nettement que les populations tunisiennes de l'espèce *Hedysarum coronarium* manifestent une variabilité importante pour chacun des caractères étudiés, malgré l'uniformisation des conditions de culture.

Au sein de cette variabilité les positions relatives des populations subissent en général peu de changements par rapport à l'étude en place.

Seule une population de la région de Dougga (D2) fait exception. En particulier la longueur de l'axe orthotrope passe d'une valeur élevée à une valeur presque nulle. Ce phénomène est incontestablement la conséquence, d'une part de la diminution très importante de la densité de peuplement, d'autre part, comme nous l'avons déjà dit précédemment, de la non-intégration, dans le génotype des individus de cette population, de l'aptitude à développer cet axe orthotrope. Parallèlement, le nombre des ramifications plagiotropes augmente considérablement. On peut dès lors se demander s'il n'existe pas une corrélation négative entre ces deux caractères. Cela paraîtrait d'autant moins surprenant que les observations faites sur une autre population (Z1td) nous avaient conduit sensiblement à la même conclusion.

ANALYSE CONJOINTE DES DIVERS CARACTÈRES.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Nous avons calculé les indices de proximité de J. PERNES (1972). Les valeurs obtenues nous ont permis de tracer un dendrogramme (Fig. 1). Il fait apparaître très nettement deux groupes de populations, d'une part celles des régions de Dougga et de Maktar, d'autre part celles du Djebel Zit, de Tunis et de la forêt d'Aïn Djemala.

Lors de l'étude des populations en place, le même type de dendro-

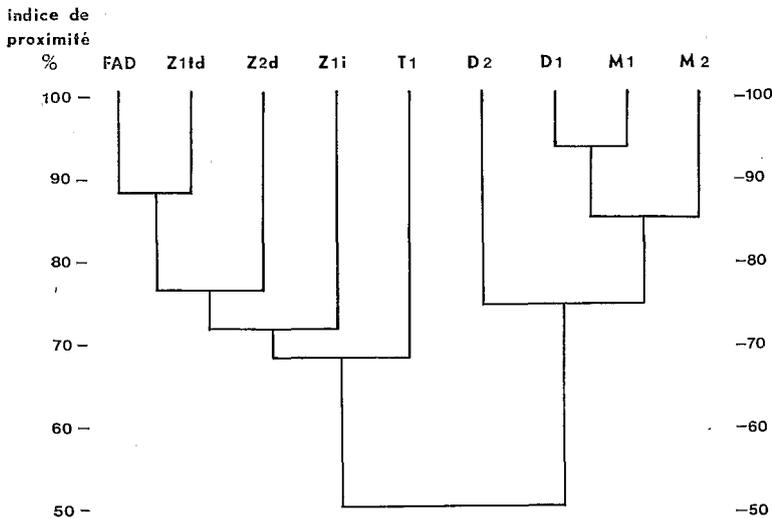


Fig. 1. — Dendrogramme du regroupement des neuf populations étudiées (FAD : forêt d'Aïn Djemala ; Z1td : station 1 du Djebel Zit, peuplement très dense ; Z2d : station 2 du Djebel Zit, peuplement dense ; Z1i : station 1 du Djebel Zit, individus isolés ; T1 : campus universitaire de Tunis ; D2 : station 2 de Dougga, peuplement dense ; D1 : station 1 de Dougga ; M1 : station 1 de Maktar ; M2 : station 2 de Maktar). Indices de proximité établis selon la méthode J. PERNES, à partir de cinq caractères.

gramme aboutissait à des groupements sensiblement différents pour un seuil comparable de l'indice de proximité (65 %). En effet, quatre groupes se constituaient alors : celui des populations de Maktar, celui, plus important, des régions du Djebel Zit, de Dougga et de Tunis et enfin deux autres réduits chacun à une population, d'une part Z1td, d'autre part FAD.

La diminution du nombre de groupes dans notre essai peut s'expliquer par l'uniformisation des conditions de développement (même milieu, même densité). A cet égard, le regroupement de Z1td et FAD (à 88 %) est révélateur. En effet, la séparation de ces deux populations qui en place avaient des densités très différentes (Z1td très dense, FAD individus isolés) était due essentiellement à l'absence quasi complète de rameaux plagiotropes chez Z1td. Dans nos conditions expérimentales (individus isolés pour toutes les populations) les structures morphologiques sont devenues pratiquement identiques chez ces deux populations.

Notons enfin que, dans chacun de ces deux groupes obtenus cette fois, les diverses populations sont d'origines géographiques proches. Cela permet de penser que les populations regroupées ont des génotypes qui, bien que différents, sont certainement voisins.

Il est évident que la séparation des groupes à partir du dendrogramme est assez arbitraire puisqu'elle dépend du seuil choisi pour l'indice de proximité. Ainsi, dans notre essai, un seuil à 80 % aurait donné 6 groupes au lieu des 2 obtenus en fixant ce seuil à 65 %. Il nous a donc paru utile de compléter cette étude par une analyse de type différent.

A partir des indices de proximité une adaptation de la méthode nodale de ROGERS et TANIMOTO (PERNES, 1972) permet d'une part de définir des distances relatives entre populations, d'autre part de constituer des groupes entre celles qui sont les plus proches. Le résultat obtenu est donné dans la figure 2. On constate alors que d'une part deux groupes se constituent (FAD, Z1td et M1, M2, D1), d'autre part toutes les autres populations s'isolent. On aurait donc obtenu le même regroupement à partir du dendrogramme en fixant le seuil pour l'indice de proximité à 80 %, mais on obtient ici en plus des indications sur les distances relatives séparant les diverses populations ou groupes de populations. La distance maximum s'observe entre D2 et le groupe Z1td-FAD, qui constituent les extrêmes entre lesquels viennent se disposer de façon à peu près linéaire les autres populations. Il est à noter qu'un tel classement correspond sensiblement à celui obtenu lors de l'analyse du caractère longueur de l'axe orthotrope. Parmi les critères utilisés, ce dernier a donc une importance primordiale dans la discrimination des diverses populations. De plus ce classement est sensiblement inverse de celui obtenu lors de l'analyse du nombre de ramifications plagiotropes. Tout se passe donc, nous l'avons déjà signalé, comme si, pour une population donnée, il y avait opposition entre deux tendances, celle à former des ramifications plagiotropes et celle à allonger l'axe orthotrope.

En tenant compte des résultats obtenus lors de la comparaison des moyennes pour les divers critères, on peut tenter de caractériser les divers groupes et populations de l'analyse nodale. Les résultats figurent dans le tableau VI.

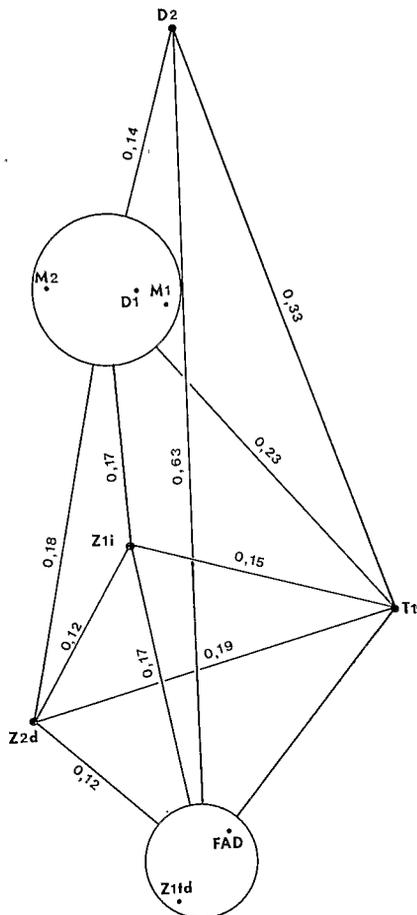


Fig. 2. — Représentation graphique des résultats de l'analyse nodale (ROGERS et TANIMOTO). Les valeurs correspondent aux distances phénotypiques entre populations et groupes.

TABLEAU VI. — Caractérisation des divers groupes et populations de l'analyse nodale.

+ valeur faible du caractère ;
 ++ valeur moyenne ;
 +++ valeur forte.

	Longueur ortho	Nombre plagios	Longueur totale	Nombre folioles	Nombre fruits
FAD	++	+	++	+	+
Z1td	+++				
D1	+	++	+	++	++
M1				à	à
M2				+++	+++
Z2d	++	+	+	+	+
Z1i	++	+	+++	++	+
T	+	++	+++	+	+
D2	+	+++	+++	+++	+++

Rappelons que deux populations d'un même groupe peuvent être malgré tout significativement différentes pour certains des critères utilisés dans l'analyse. Ainsi Z1td et FAD le sont à la fois pour la longueur de l'axe orthotrope et pour le nombre moyen de folioles. Quoi qu'il en soit, toutes les moyennes pour ces deux populations se classent côte à côte, cela expliquant indéniablement leur regroupement. Ce comportement comparable de deux populations issues de milieux différents et placées dans les mêmes conditions de développement permet de penser qu'elles ont vraisemblablement des constitutions génétiques très voisines, au moins pour les caractéristiques étudiées.

Il peut paraître curieux de constater que si des populations aussi éloignées géographiquement que Z1td et FAD (85 km) se regroupent, les deux autres populations du Djebel Zit se séparent de Z1td d'une part et entre elles d'autre part, alors qu'elles sont distantes de quelques centaines de mètres au maximum. On peut vraisemblablement expliquer cette divergence, en partie par la limitation du flux génique ; en effet, à un taux d'autogamie faible mais non négligeable vient s'ajouter la consanguinité entretenue par les abeilles butinant de proche en proche. D'autre part le comportement de deux de ces populations, distantes seulement de quelques mètres mais qui poussaient dans des conditions très différentes Z1td, très dense et Z1i, pieds isolés, nous permet de penser (nous l'avons déjà noté à propos de l'analyse de l'axe orthotrope) que la sélection naturelle a joué un rôle considérable dans leur différenciation. Des résultats analogues ont d'ailleurs été observés chez d'autres espèces telles que *Anthoxanthum odoratum* et *Agrostis tenuis* (Mc NEILLY et ANTONOVICS, 1967) ou *Potentilla erecta* (WATSON, 1968). Il n'en reste pas moins vrai que les trois populations du Djebel Zit sont relativement proches les unes des autres dans l'analyse nodale, ce qui témoigne d'un fonds génétique commun.

Il reste à envisager le cas de deux populations, celle de Tunis (T1) et l'une de la région de Dougga (D2). T1 semble se rattacher préférentiellement aux populations du Djebel Zit, confirmant ainsi les résultats du dendrogramme. Il en est de même pour D2 qui se rattache préférentiellement à l'autre population de Dougga et à celles de Maktar.

CONCLUSIONS GENERALES

Au terme de cette étude, un certain nombre de résultats nous paraissent acquis.

Malgré l'uniformité des conditions de culture dans lesquelles se sont développés les individus de chaque population, une variabilité phénotypique importante a pu être mise en évidence pour chacun des caractères étudiés. Cette variabilité est d'ailleurs du même ordre que celle observée lors de l'étude des populations dans leurs milieux d'origine.

Etant donné que cette étude phénotypique a été réalisée dans des conditions extérieures identiques pour l'ensemble des populations, elle permet de se faire une idée de la variabilité génotypique de ces dernières.

Nos diverses analyses ont permis de démontrer l'existence de groupes de populations constituées de génotypes vraisemblablement voisins. Cela semble d'ailleurs confirmé par le fait que ces groupes rassemblent des populations de même origine géographique. Rappelons cependant que des populations très proches géographiquement (celles du Djebel Zit par exemple) diffèrent significativement pour certains des caractères étudiés.

Dans la formation des groupes il apparaît que trois des critères utilisés jouent un rôle déterminant : le nombre moyen de folioles par feuille (huit groupes pour neuf populations), la longueur de l'axe orthotrope (quatre groupes) et le nombre de ramifications plagiotropes (trois groupes).

La potentialité de développement de l'axe orthotrope semble manifester une certaine héritabilité ainsi qu'en témoigne la très forte analogie des deux classements à partir de ce critère (plantes en place et plantes de l'essai). La comparaison de ce classement avec celui obtenu à partir du nombre de ramifications plagiotropes conduit à penser à une liaison étroite entre ces deux caractères ; la tendance au développement de l'axe orthotrope s'accompagne d'une faible production d'axes plagiotropes et inversement. De plus la densité de peuplement exerce une influence non négligeable sur les deux caractères précités, favorisant en particulier le développement de l'axe orthotrope.

En conclusion, cette variabilité, au sein de laquelle nous avons vu se constituer des groupes, apparaît en dernière analyse comme fondamentalement continue. Il n'est donc pas possible, à partir des caractères que nous avons étudiés, de définir des écotypes chez *Hedysarum coronarium* en Tunisie. Quoi qu'il en soit, la fréquence d'un type morphologique donné au sein de certaines populations permet tout de même d'envisager la sélection de variétés correctement adaptées à certaines pratiques agricoles.

BIBLIOGRAPHIE

- BEJAOUI (J.), 1975. — Biologie florale et reproduction chez *Hedysarum coronarium* L. *Mémoire de D.E.A.*, Université de Tunis, 47 p.
- COMBES (D.), ESPAGNAC (H.) et FIGIER (J.), 1975. — Etude de populations naturelles d'*Hedysarum coronarium* L. du Nord de la Tunisie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 66, 107-122.
- MCNEILLY (T.) et ANTONOVICS (J.), 1968. — Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity*, 23, 205-218.
- PERNES (J.), 1975. — Organisation évolutive agamique du genre *Panicum* (Graminées). *Mémoires ORSTOM*, 75.
- ROGERS (D. J.) et TANIMOTO (T. T.), 1960. — A computer program for classifying plants. *Science*, 132, 1115-1118.
- WATSON (P. J.), 1969. — Evolution in closely adjacent plant populations. VII. An entomophilous species, *Potentilla erecta*, in two contrasting habitats. *Heredity*, 24, 407-422.

BULLETIN

DE LA

SOCIÉTÉ BOTANIQUE

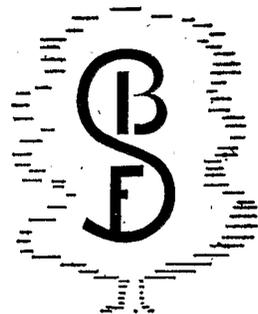
DE FRANCE

Tome 124

N° 9

1977

EXTRAIT



3112