

Approche écologique des ressources génétiques

Philippe VERNET *

Résumé: La différenciation intraspécifique a été appréhendée pendant longtemps par des approches macrogéographiques. Le développement considérable des approches microgéographiques remonte à 1966, c'est-à-dire à l'acquisition des possibilités de multimarquage génétique des individus et ce, bien que la sélection individuelle, en tant que pression évolutive fondamentale, ait été identifiée par Darwin un siècle plus tôt. Un polymorphisme inattendu des populations est alors révélé ; c'est le démarrage en puissance des études focalisées sur les populations : l'estimation de leur variabilité génétique, la quantification de la part intrapopulation par rapport à la part interpopulation. L'interprétation en terme de flux géniques (à plus ou moins courte distance et plus ou moins fréquents) en découle. Alors que la différenciation sur de grandes distances s'interprète généralement en terme d'histoire ancienne, la différenciation sur de courtes distances s'interprète en terme d'histoire récente (voire de fonctionnement actuel, au niveau de voisinages).

La prise de conscience de la neutralité sélective de la plus grande partie du polymorphisme (notamment enzymatique) a permis d'utiliser ce polymorphisme pour l'analyse de la structuration et du fonctionnement des populations en fonction de leur âge et de leur mode de reproduction. Cependant, l'étude des caractères polymorphes non neutres — les polymorphismes de système de reproduction tout spécialement — contribue à la compréhension du rôle des facteurs écologiques dans l'évolution des populations. La découverte de l'état de non équilibre de beaucoup de populations associée à la prise de conscience des changements permanents plus ou moins rapides — des milieux naturels aussi bien qu'artificialisés pose très directement le problème de la conservation du potentiel évolutif des populations (autrement dit, de leurs ressources génétiques) ; cette conservation devrait reposer sur une gestion raisonnée découlant de la connaissance des conditions de maintien des polymorphismes dans les populations.

Mots-clés: différenciation génétique, polymorphisme, populations végétales.

Abstract: Intra-specific differentiation has long been perceived from a macrogeographical point of view. Since 1966 techniques are available for a microgeographical approach. With these techniques an unexpected amount of genetic variation has been revealed and quantified. Thus it

* Laboratoire de GéBétique et Evolution des PopulatioBs Végétales, Université de Lille 1, URA CNRS 1185, Bât. SN 2, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex, France.

became possible to measure the relative importance of variability at the inter- and the intra-population level and to interpret this in terms of gene flow.

Because most polymorphisms seem to be selectively neutral, in particular at the enzyme level, their use allows the analysis of the genetic structure of populations and of the breeding system. Studying non neutral character, on the other hand, contributes to the understanding of ecological factors. The finding that many populations are out of equilibrium through a permanent change in environmental conditions directly confronts us with the necessity of a conservation of the evolutionary potential. This conservation should be based on a detailed knowledge of the conditions for maintaining genetic variability in populations.

Key words: genetic differentiation, polymorphism, populations.

Introduction

Le problème du sélectionneur qui cherche à créer de nouvelles variétés consiste à trouver la caractéristique génétique nécessaire dans le matériel dont il dispose ; ce matériel n'est pas le plus favorable. L'une des voies qui s'ouvre à lui est de la rechercher dans la nature, le laboratoire naturel où s'opère l'évolution. Deux questions se posent alors :

1) Celle de l'évaluation des ressources génétiques ; cette évaluation nécessite de savoir dans une première étape, par l'emploi de marqueurs moléculaires et divers caractères polymorphes, comment se répartit la variabilité génétique au sein de l'espèce ; l'analyse de son *patron spatial* d'organisation permettra une localisation *écogéographique* de la ressource recherchée.

2) Celle d'une bonne gestion des ressources génétiques ; celle-ci implique une bonne connaissance du fonctionnement génétique des populations afin de maintenir cette variabilité expérimentalement ou en culture. Le fonctionnement génétique des populations est régi par le système de reproduction d'une part, par l'importance des phénomènes de dispersion d'autre part (migration), ainsi que par la dynamique des populations (extinction, colonisation, taille des populations) ; les pressions de sélection interfèrent avec les facteurs précédents. Pour ce faire, il convient de connaître le *patron spatio-temporel*, c'est-à-dire la -dynamique de la ressource dans le temps.

Le patron spatial

Ce patron peut-être étudié, à différentes échelles, au travers de l'aire de distribution de l'espèce. La différenciation *intraspécifique* a été appréhendée pendant longtemps essentiellement par des approches *macrogéographiques* (à l'échelle de grandes régions, à « petite échelle »). Le développement considérable des approches *microgéographiques* (à l'échelle du paysage, d'une surface limitée, d'un voisinage, autrement dit à « grande échelle »)

remonte à 1966, c'est-à-dire à l'acquisition des possibilités de **multimarquage** génétique des individus.

Les polymorphismes (nucléaires ou cytoplasmiques) employés pour établir ce patron peuvent être neutres vis-à-vis de l'environnement des organismes ou, au contraire, soumis à sélection.

Le polymorphisme neutre

La prise de conscience de la neutralité sélective de la plus grande partie du polymorphisme (notamment **ribosomique** et enzymatique, chez les eucaryotes) a permis d'utiliser ce polymorphisme pour l'analyse des histoires ancienne, récente et actuelle des populations. Si les flux géniques sont limités ou très limités (ce qui est presque toujours le cas) le mode de distribution des polymorphismes neutres est informatif. La différenciation sur de grandes distances s'interprète généralement en terme d'histoire ancienne (s'étendant sur des centaines ou des milliers d'années). Par contre, la différenciation sur de courtes distances s'interprète en terme d'histoire récente, voire de fonctionnement actuel, au niveau des voisinages. Sur ces courtes distances, l'analyse des patrons permet de déterminer le fonctionnement génétique et la dynamique contemporaine des populations et permet de préciser l'intensité des flux de gènes. L'utilisation conjointe des marquages des ADN cytoplasmiques et nucléaires permet d'apprécier l'intensité comparée des transferts génétiques via les gamètes femelles et via les gamètes mâles.

L'organisation inter- et **intrapopulation** a été étudiée de différentes manières (Epperson, 1990), à l'aide de différents indices d'évaluation de distances génétiques, à l'aide également de différents **coefficients** d'estimation du degré de différenciation (F-Statistics, G-Statistics). Pour l'étude de la structuration, l'ensemble de référence peut être de dimensions variées : totalité de l'aire de l'espèce, aire d'une sous-espèce, populations de régions plus ou moins vastes, voisinages à l'intérieur même d'une population. Quelques exemples révèlent la grande diversité des patrons spatiaux.

Différenciation sur de grandes distances (de l'ordre du millier de km)

Dans le Tableau 1, l'ensemble de référence est le continent. Deux groupes d'espèces, à patron de différenciation très contrasté, apparaissent : les arbres forestiers (1A) et les espèces herbacées (1B).

Les populations d'espèces **climaciques** ou de stades tardifs dans la succession présentent pour la plupart une très faible différenciation ; ces populations *d'arbres forestiers* sont beaucoup plus loin de l'équilibre que celles d'espèces herbacées ayant passé le même temps dans le site d'observation (du fait de leurs temps de génération beaucoup plus long) et les flux géniques **interpopulations** tendent à s'effectuer sur de beaucoup plus grandes distances (Levin and Kerster, 1974 ; Jain, 1975, Venable and Levin, 1983). Ces espèces sont de plus **allogames**, **pollinisées** par le vent et à haute fécondité. Deux sous-groupes d'espèces arborées peuvent cependant être distinguées :

– *Pinus rigida* (Guries and Ledig, 1982) et *Pinus contorta* (Danick and Yeh, 1983) Fit très faible, c'est-à-dire très faiblement différenciées aussi bien au niveau **interpopulation** qu'**intrapopulation** ;

Tableau 1 : Ensemble de référence : populations d'un continent (nord-américaines ou européennes)

Taxon	Différenciation		
	Sur l'ensemble (continent) Fit	Intra-subdivision Fis	Inter-subdivision Fst
IA - Arbres forestiers			
<i>Pinus rigida</i>	0,03	0,01	0,02
<i>Pinus contorta</i>	0,04	0,02	0,02
<i>Pinus banksiana</i>	0,12	0,10	0,02
<i>Fagus sylvatica</i>	0,18	0,12	0,06
1B - Espèces herbacées			
<i>Oenothera laciniata</i>	0,37	0,13	0,24
<i>Desmodium nudiflorum</i>	0,20	0,04	0,17
<i>Phlox roemeriana</i>	0,54	0,04	0,21
<i>Phlox cuspidata</i>	0,80	0,67	0,41
<i>Lathyrus latifolius</i>	0,46	0,12	0,39
<i>Lathyrus sylvestris</i>	0,69	0,29	0,56

– *Pinus banksiana* (Danick and Yeh, 1983) et *Fagus sylvatica* (Cuguen *et al.*, 1988) Fit plus élevé.

Comme les précédentes très faiblement différenciées au niveau **interpopulations**, elles présentent cependant des motifs structuraux **intrapopulations** indépendants du patron de l'environnement. De tels motifs structuraux **intrapopulations** ont été décrits chez plusieurs espèces **climaciques** (*Pinus sylvestris*, Tigersted *et al.*, 1982 ; *Pinus ponderosa*, Linhart *et al.*, 1981 ; *Larix laricina*, Park and Fowler, 1982 ; *Picea abies*, Brunel and Rodolphe, 1985) par ailleurs très faiblement différenciées sur de vastes étendues. L'autofécondation *et/ou* des flux géniques entre voisins, en nombre inférieur à 200 individus selon Wright (1946), peuvent produire une telle différenciation génétique **intrapopulation**.

Les *espèces herbacées* sont, par contre, beaucoup plus différenciées (tableau 1B, $0,20 > \text{Fit} > 0,80$). La comparaison d'espèces affines à régime de reproduction contrasté montre que ce sont les espèces les plus **autogames** qui sont le plus fortement structurées. De plus chez ces espèces, si la structuration **intrapopulation** est forte, celle **interpopulation** peut-être parfois encore plus forte ; cette dernière se trouve considérablement augmentée par des effets de *dérive* chez les populations d'espèces à courte durée de vie, à distribution spatiale fragmentée et à effectif réduit et variable (Wright, 1931, 1938 ; Levin, 1988). Brown (1979) montre que si les populations individuelles **d'allogames** sont deux fois plus diverses par locus en moyenne, les espèces végétales **autogames** présentent une beaucoup plus grande diversité entre populations que les **allogames**.

Différenciation sur de moyennes distances (de l'ordre de la centaine de km)

Sur le tableau 2, l'ensemble de référence correspond à des populations de plantains de trois espèces différentes, distantes d'au maximum 200 km. La plus forte différenciation concerne l'espèce **autocompatible** *Plantago major* ;

elle se situe en grande partie à l'intérieur de la population et provient pour moitié de l'autofécondation et pour moitié de la reproduction en voisinage, entre voisins apparentés (Van Dijk, 1985).

Tableau 2 : Ensemble de référence : populations néerlandaises de plantains
(in Van Dijk et al., 1988)

Taxon	Différenciation		
	Sur l'ensemble (Pays-Bas) Fit	Intra-subdivision Fis	Inter-subdivision Fst
<i>Plantago lanceolata</i>	0,10	0,07	0,04
<i>Plantago coronopus</i>	0,17	0,11	0,06
<i>Plantago major</i>	0,74	0,67	0,21

*Microdifférenciation géographique ou différenciation sur de courtes distances
(de l'ordre du mètre)*

Ici, chez deux espèces affines de *Lathyrus*, l'ensemble subdivisé (Tableau 3) est la population s'étendant sur plusieurs m² et découpée régulièrement en plusieurs zones. Une différenciation apparaît à l'échelle du mètre ; elle est faible chez *L. latifolius*, et plus forte chez l'espèce la plus autogame (*L. sylvestris*); elle résulte de l'autofécondation plus forte de certains individus et d'effets de reproduction entre apparentés chez cette espèce entomophile. Enfin la structuration est plus forte dans les populations linéaires que dans celles en nappe (Valero, 1988). Tous ces travaux concernent des polymorphismes nucléaires, la structuration peut-être encore plus forte pour des informations cytoplasmiques (Atlan, 1991).

Tableau 3 : Ensemble de référence : population locale subdivisée de *Lathyrus* sp.,
(in Valero, 1988)

Taxon	Différenciation		
	Sur l'ensemble (population) Fit	Intra-subdivision Fis	Inter-subdivision Fst
<i>L. latifolius</i> station linéaire découpée en 4 subdiv.	0,120	0,043	0,082
<i>L. latifolius</i> station en surface découpée en 3 subdiv.	0,096	0,029	0,002
<i>L. sylvestris</i> station linéaire découpée en 6 subdiv.	0,371	0,157	0,253
<i>L. sylvestris</i> station en surface découpée en 2 subdiv.	0,270	0,248	0,028

Conclusions sur le patron spatial des polymorphismes neutres

Le polymorphisme neutre est important à considérer dans une approche écologique des ressources génétiques : il peut en effet devenir adaptatif à tout moment, plus facilement encore, probablement, que des allèles délétères (cf. résistances à des pesticides et herbicides).

1. Le patron spatial des marqueurs génétiques révèle que la diversité est structurée de façon extrêmement contrastée suivant les espèces. Chez un **autogame**, telle que l'avoine ou l'orge, une structuration très forte peut apparaître sur moins d'un m² ; à l'opposé, chez certains arbres forestiers — tels que les pins — une distribution quasiment **panmictique** des allèles se rencontre sur des surfaces très étendues.

2. Très fréquemment, la différenciation des polymorphismes neutres, tant **microgéographique** que **macrogéographique** **intra-sous-espèce**, s'exprime davantage par des variations de fréquences **alléliques** que par l'existence d'allèles discriminants de populations ou de groupes de populations.

Le polymorphisme non neutre et la différenciation liée à des effets sélectifs

A l'inverse, les polymorphismes contrôlant des caractères adaptatifs (morphologiques, physiologiques, de régime de reproduction) qui ont des répercussions sur la valeur adaptative (fertilité et viabilité des individus) présentent les patrons *les plus fortement structurés*. La sensibilité de ces gènes vis-à-vis du milieu étant très diverse, les structurations s'observent à des échelles également très variables comme illustré ci-après.

Différenciation sur de grandes distances (de l'ordre du millier de km)

Dans des espèces — souvent à vaste répartition — qui ont été subdivisées, les aires occupées par les sous-espèces coïncident fréquemment avec les limites de grandes régions bioclimatiques. C'est ainsi que les dactyles tétraploïdes sont répartis entre deux sous-espèces qui correspondent chacune à une adaptation physiologique au climat : *Dactylis glomerata* subsp. *hispanica* occupe les régions méditerranéennes, *Dactylis glomerata* subsp. *glomerata* occupe les régions tempérées **médio-européennes** (Knight, 1973, Lumaret, 1981).

Beta vulgaris subsp. *maritima*, à l'origine des betteraves cultivées (*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris*), est largement répandu en Europe (depuis la Turquie jusqu'à l'Irlande). Chez les betteraves, la montaison à graine étant un problème relativement important pour la culture betteravière (Desprez, 1980), le taux de montaison a servi de base à l'étude des populations sauvages. Le taux d'individus fleurissant la première année varie également en fonction du climat. Les populations françaises étudiées sont groupées en six régions (Tableau 4). Il apparaît :

- qu'il existe un cline **Nord/Sud** s'étendant sur quelques centaines de kilomètres renfermant des populations polymorphes ;
- les différences entre populations d'une même région sont faibles ;
- le besoin en vernalisation est rare dans les populations méditerranéennes et intérieures, il est quasiment fixé dans les populations atlantiques Nord (Van Dijk *et al.*, in prep.).

L'explication la plus probable de cette variabilité est la présence ou l'absence du gène B (= Bolting), un gène majeur identifié chez la betterave cultivée qui semble supprimer le besoin de vernalisation : les génotypes BB et Bb fleurissent dès la première année, tandis que le génotype bb a un besoin de vernalisation pour l'induction florale. Ce rôle supposé du gène B est à vérifier avec des gènes marqueurs.

Tableau 4 : Structure géographique des populations de *Beta maritima* pour la montée à graine et la gynodioécie

Région	% d'individus à montaison directe*	effectif (individus)	% de populations gynodioïques**	effectif (populations)
Gers	98	40	25	4
Côte méditerranéenne	75	60	70	7
Côte basque	0	20	25	4
Côte atlantique	6	570	56	36
Côte de la Manche	0	195	33	30
Côtes de la mer du Nord	0	88	24	11

* c'est-à-dire sans vernalisation (fleurissant dès la première année).

** c'est-à-dire présentant des individus femelles.

Différenciation sur de moyennes distances (de l'ordre de la centaine de km au km)

Inserés dans les grands motifs précédents, des éléments structuraux de moindres dimensions épousant des variations environnementales survenant sur des distances moins importantes se rencontrent fréquemment. C'est ainsi que les hêtraies (*Fagus sylvatica*) belges présentent, d'Ouest (plaines) en Est (basses montagnes), une large variabilité génétique pour tout un ensemble de caractéristiques morphologiques (structure des cimes, forme et dimension des feuilles, etc.) et physiologiques (longueur de la période de végétation, thermophilie du débourrement printanier, etc.) : elle est stratifiée en fonction des territoires écologiques, établis sur la base de variations mésoclimatiques, correspondant aux quatre régions existant d'Ouest en Est (Brabant, Moyenne Ardenne, Haute Ardenne, Gaume-Jamoigne) ; cette structuration apparaît même, par des oppositions de versants, à l'échelle du paysage (Galoux, 1966).

Bien que structuré à une échelle sensiblement du même ordre (plutôt plus fine), le patron de distribution de la stérilité mâle est totalement différent des précédents (Tableau 4) :

- On trouve des populations gynodioïques, c'est-à-dire possédant des plantes femelles (= mâle-stériles) en mélange avec des plantes hermaphrodites, dans toutes les régions mais la fréquence varie entre les régions ;
- les variations ne sont pas clinales, c'est-à-dire progressives ;
- les différences entre populations d'une même région sont fortes et se produisent sur des distances de l'ordre du km et même moins ;
- cette structuration, sans relation avec des facteurs climatiques, résulte très probablement d'un conflit nucléo-cytoplasmique (voir plus loin).

Différenciation sur de courtes distances (de l'ordre du mètre)

Les allèles de certains gènes peuvent être stoppés de façon abrupte par des actions sélectives contrastées et très puissantes survenant sur de très courtes distances, alors que d'autres, au contraire, continuent à passer sans restriction.

Au niveau de la limite entre sol « normal » et pollué par les métaux lourds, la variation **clinale** en morphologie, phénologie et régime de reproduction s'étend sur une dizaine de mètres (cf. *Anthoxanthum odoratum* et *Agrostis tenuis* : Jain and Bradshaw, 1966 ; Antonovics and Bradshaw, 1970), tandis que les fréquences à des loci enzymatiques ne varient que quantitativement, et parfois même de façon non significative, de part et d'autre (*Arrhenatherum elatius* : Vernet *et al.*, 1987 ; Ducouso *et al.*, 1990).

Les cas de structuration les plus accentués se rencontrent chez les **allogames** entomophiles et surtout chez les **autogames**.

Coïncidence de motifs structuraux des polymorphismes neutres avec des patrons environnementaux (effet du régime de reproduction et de la liaison génétique entre loci)

La non superposition des patrons des polymorphismes neutres et sélectionnés est très fréquente ; les seconds emboîtés dans les premiers constituent des motifs parfois très structurés de dimensions variées. C'est le cas chez des **allogames** anémophiles telles que *Fagus sylvatica* (cf. ci-dessus) et plusieurs espèces de pins.

La superposition de patrons de différenciation **allozymique** avec des patrons environnementaux a très fortement intrigué et a parfois conduit à des interrogations sur la signification adaptative des **allozymes** (Hamrick, 1982) ; la relation entre résistance aux pesticides et **allozymes** prouve qu'elle n'est pas à exclure a priori. Cependant depuis les premiers cas observés, dans de nombreuses situations de ce type bien étudiées, on a montré que c'était la liaison génétique étroite entre locus polymorphe neutre et locus polymorphe cible de la sélection qui était à l'origine d'une telle superposition (Allard, 1975 ; Hedrick and Holden, 1979 ; Allard, 1988).

Deux des exemples les plus remarquables d'une telle superposition impliquent des **autogames** (Levin, 1988). En effet une **covariation** significative **microniche-fréquence allozymique** a été trouvée d'abord chez *Avena barbata* (Hamrick and Allard, 1972 ; Allard *et al.*, 1972 ; Hamrick and Holden, 1979), puis par Nevo *et al.* en 1986 chez *Hordeum spontaneum*. Chez ces deux espèces à taux d'autofécondation très élevé (98 %), du fait du régime de reproduction, n'importe quel allèle d'un locus polymorphe neutre dans le génome peut-être entraîné avec l'allèle d'un autre locus sur lequel agit la sélection (Allard, 1975 ; Hedrick, 1982) ; c'est l'effet auto-stop.

Néanmoins, la stricte neutralité des polymorphismes enzymatiques ci-dessus mentionnés continue à être mise en question en raison de l'effet additif de leurs allèles sur plusieurs caractères quantitatifs ; leur valeur adaptative est suggérée par Allard (1988). De même les études actuelles sur les flux métaboliques (du cycle de Krebs, par exemple) en fonction des **allozymes** vont dans le même sens.

Conclusion

En résumé, chaque caractère soumis à sélection — chaque ressource génétique — possède un patron environnemental spécifique, structuré à une échelle spécifique.

Le patron spatio-temporel

Chaque population n'est pas figée ; elle a une histoire et un devenir. L'observation instantanée qui en est faite, **lors** de l'établissement du patron spatial, survient à un moment donné de sa dynamique. Par conséquent, la *mise en place* des patrons observés à différentes échelles *s'effectue dans le temps* ; ces patrons changent à des rythmes d'autant plus rapides que le temps de génération des organismes est court et que l'environnement se modifie vite. Récemment un nombre croissant d'études ont porté sur la dynamique génétique des populations, leur modification au cours du temps : il apparaît que les populations à différents stades de leur développement (jeunes, matures, en voie d'extinction) possèdent des patrons différents. N'importe quelle population montre une dynamique démographique déterminée par le nombre et la composition génétique de ses fondateurs ainsi que par son taux de croissance, les mécanismes densité-dépendant et la probabilité d'extinction (Olivieri *et al.*, 1990).

Nous donnons trois exemples illustrant les changements génétiques survenant au cours de la dynamique démographique de populations :

- l'évolution au cours de 60 générations d'une variété composite d'orge ;
- l'évolution locale sous la dépendance de facteurs biotiques ;
- le maintien de caractères n'expérimentant pas les mêmes forces évolutives durant les différents stades démographiques de chaque population locale.

L'évolution expérimentale d'une population synthétique d'orge

A Davis (Californie) d'une part et à Bozeman (Montana) d'autre part, une variété composite d'orge représentative de la diversité des formes sauvages a été reproduite, pendant 60 générations, sans sélection intentionnelle. Chez cette espèce **autogame**, ont été observés et analysés au fur et à mesure les changements phénotypiques portant sur 12 caractères quantitatifs ainsi que les changements génétiques de fréquences **alléliques** au niveau de 14 marqueurs polymorphes (Allard, 1988). Il apparaît que :

1. Au fil des générations, des changements directionnels dans l'expression des caractères quantitatifs augmentent la capacité reproductive (longueur des épis, nombre de grains par plantes) ; parallèlement des combinaisons spécifiques d'allèles apparaissent. En effet, pour quatre loci enzymatiques à deux allèles, bien que 13 des 16 types **gamétiques** soient présents dans les premières générations, seulement un type **gamétique** se rencontre à la fréquence de 0,95 en 53^e génération à Davis. A Bozeman, par contre, le

type favorisé à Davis diminue rapidement en fréquence, tandis que 3 autres augmentent (sans qu'on sache celui des trois qui deviendra prédominant à Bozeman).

2. Après ces 60 générations dans l'environnement de Davis, la population expérimentale ne devient pas génétiquement totalement uniforme, ce qui est normal pour une population de *très grand effectif* (et ce, bien que la reproduction ait eu lieu en isolement). La population restant variable répond à la sélection artificielle mais moins fortement pour les caractères associés à la capacité reproductive (diminution que Allard attribue à la rupture de combinaisons *alléliques* co-adaptées, ce qui n'est pas la seule explication possible).

En résumé, remarquons que :

- la différenciation observée est *écogénétique* (Allard a montré qu'elle peut s'effectuer également dans des environnements présentant des micro-hétérogénéités) ;
- bien que des *potentialités évolutives* soient conservées par reproduction en isolement, appliquée à un grand effectif, elles sont cependant *réduites* du fait de la sélection.

L'évolution locale sous la dépendance de facteurs biotiques

Des facteurs biotiques peuvent conduire à l'évolution d'écotypes adaptés à des *microhabitats* d'un même habitat. Turkington and Harper (1979) ont démontré que des trèfles (*Trifolium repens*), prélevés dans la même pâture, diffèrent en fonction de l'une des quatre graminées avec lesquelles ils sont associés. La démonstration d'une sélection agissant à un tel niveau local peut, en partie tout au moins, expliquer le maintien élevé de diversité génétique à l'intérieur des populations végétales (Hamrick, 1982). La mise en place de la diversité *spécifique* dans la prairie est à l'origine de la différenciation génétique *intrapopulation* dans cette espèce.

Un processus de *coévolution* d'un autre type a lieu très vraisemblablement entre compartiments cytoplasmique et nucléaire du génome. Lors de la reproduction sexuée les modalités de transmission de ces compartiments sont très différentes ; la sélection naturelle peut donc agir sur chaque compartiment d'information génétique et modifier le phénotype de sorte que la transmission de sa propre information soit favorisée. Par exemple l'information cytoplasmique, dans les cas où elle est transmise exclusivement par l'ovule, tendra à favoriser la voie femelle (par exemple en bloquant la voie mâle), alors que dans le même temps l'information nucléaire transmise de façon *biparentale* tendra à favoriser la voie femelle et la voie mâle. Il y a divergence d'intérêt et il naît ce que Cosmides et Tooby (1981) ont appelé le conflit *nucléo-cytoplasmique*. Les données moléculaires concernant la stérilité mâle fournissent des arguments en faveur de ce modèle théorique (Saumitou-Laprade, 1989 ; Couvet *et al.*, sous presse). En effet les résultats actuellement disponibles sur la stérilité mâle du maïs, du pétunia et plus récemment du radis et du haricot, impliquent tous des gènes chimériques (et non pas des mutations délétères du génome *mitochondrial*), c'est-à-dire de nouvelles unités génétiques construites par recombinaison du génome *mitochondrial*. Il est très intéressant de noter que la stérilité mâle qui *phénotypiquement* au niveau de l'organisme est une perte de fonction (perte

de la fonction mâle), correspond au niveau génétique à la création d'une nouvelle unité de fonction par la mitochondrie : c'est la présence de cette nouvelle unité de fonction cytoplasmique qui provoque la sélection de gènes nucléaires de restauration très spécifiques qui vont agir sur la maturation du nouveau composé pour annuler ses effets et provoquer la restauration de la fertilité mâle. On peut comparer la restauration, la sélection des gènes nucléaires de restauration de la fertilité mâle en présence de gènes cytoplasmiques de stérilité mâle, à celle des gènes de résistance à un pathogène en présence de ce pathogène. Les données de biologie moléculaire acquises à l'heure actuelle sont autant d'arguments en faveur des modèles de biologie des populations (Gouyon et Couvet, 1985) qui ne considèrent pas la stérilité mâle comme délétère, mais comme un mécanisme adaptatif du génome mitochondrial. Dans cette optique, la stérilité mâle correspond à un épisode de la **coévolution** entre noyau et cytoplasme. Ainsi, la structure des populations pourrait dépendre également d'interactions conflictuelles, de type **co-évolutif**, entre génomes nucléaires et cytoplasmiques.

L'évolution de caractères qui n'expérimentent pas les mêmes forces sélectives durant les différents stades démographiques de chaque population locale

Dans les populations **gynodioïques** de *Thymus vulgaris*, la stérilité mâle est déterminée par des gènes cytoplasmiques et transmise maternellement ; des gènes nucléaires spécifiques peuvent restaurer la fertilité mâle. Il résulte de cette interaction cytoplasmique que les populations jeunes et dispersées montrent des proportions élevées de femelles. Au fur et à mesure que les populations deviennent âgées et que le degré d'interaction entre les individus augmente, les populations deviennent essentiellement hermaphrodites (Domée *et al.*, 1983 ; Gouyon and Couvet, 1987 ; Belhassen *et al.*, 1987). Le maintien de la stérilité mâle ne peut donc s'expliquer au niveau d'une population unique ; par contre il peut s'expliquer au niveau de la **métapopulation**, c'est-à-dire à partir d'un ensemble de populations échangeant des gènes au moment de leur fondation puis évoluant relativement indépendamment jusqu'à leur extinction (Olivieri *et al.*, 1990 ; Gouyon et Olivieri, 1992)

Le caractère « dispersion des graines » (chez deux espèces de *Carduus* : Olivieri *et al.*, 1983 ; Olivieri and Gouyon, 1985) et des traits de l'histoire de vie (Caswell, 1982) suivent des dynamiques comparables au cours de la vie d'une population.

Conclusion : l'apport de la génétique et de l'écologie évolutives à la gestion des ressources génétiques

Le polymorphisme neutre (et délétère) doit être considéré à la fois comme marqueur de la diversité du génome et réservoir potentiel de polymorphisme **adaptatif**. Le polymorphisme non neutre présente des patrons extrêmement divers. Beaucoup de ressources génétiques possèdent chacune un patron spécifique, structuré à une échelle spécifique ; cependant, d'autres sont liées

et constituent des ensembles de caractères **coadaptés** correspondant à des combinaisons **alléliques** liées génétiquement ou transmises en bloc du fait du régime de reproduction.

La connaissance des conditions de maintien de la diversité génétique générale, des polymorphismes neutres ainsi que des polymorphismes non neutres spécifiques, est de toute première importance. En effet, on est de plus en plus convaincu que pour maintenir une espèce dans la nature aussi bien que des ressources génétiques en culture, il faut maintenir ses potentialités évolutives et par conséquent sa diversité génétique. Or, les procédures conservatrices souvent employées jusqu'à présent ne le permettent pas.

De l'analyse de patrons spatio-temporels il se dégage que :

1. L'un des principaux facteurs de l'évolution de la diversité (donc de possibilités futures d'évolution) c'est « les autres », comme le montrent également diverses théories dont celle de la Reine Rouge (Van Valen, 1973). Ceci est vrai tant à l'échelle **interspécifique** qu'à l'échelle **intraspécifique**, mais aussi entre les compartiments cytoplasmique et nucléaire du génome et conduit à un concept fondamental de l'évolution de la diversité : celui de **coévolution**.

2. Probablement le maintien de nombreux polymorphismes, notamment ceux des caractères phénotypiques sur lesquels s'exercent la sélection, ne peut s'expliquer au niveau de la population. Les mécanismes qui gèrent le maintien de la diversité d'une espèce ou d'un polymorphisme génétique sont reliés par l'importance des processus d'extinction locale et de migration (donc d'échanges entre populations). A cet égard, un concept fondamental qui s'impose depuis plusieurs années est celui de **métapopulation**.

A côté d'expérimentations construites pour seulement confirmer le rôle de la diversité génétique dans la conservation des potentialités évolutives (la potentialité réduite d'évolution après sélection mérite peut-être d'être plus finement appréciée), le point fondamental qui doit faire l'objet d'un ensemble de vérifications expérimentales sur des modèles biologiques suffisamment différents c'est que le fonctionnement d'une unité **panmictique** en isolement (ce qui est souvent le cas lors des procédures « conservatrices ») doit se traduire (Gouyon et Olivieri, 1992) :

- sur le plan génétique par un appauvrissement de la diversité génétique empêchant des possibilités d'évolution future ;
- sur le plan démographique par la disparition de la population à la suite de fluctuations d'effectifs.

Dans les deux cas, c'est le réapprovisionnement de la population individuelle par de nouveaux individus issus des autres populations de la **métapopulation** qui maintient cette dernière.

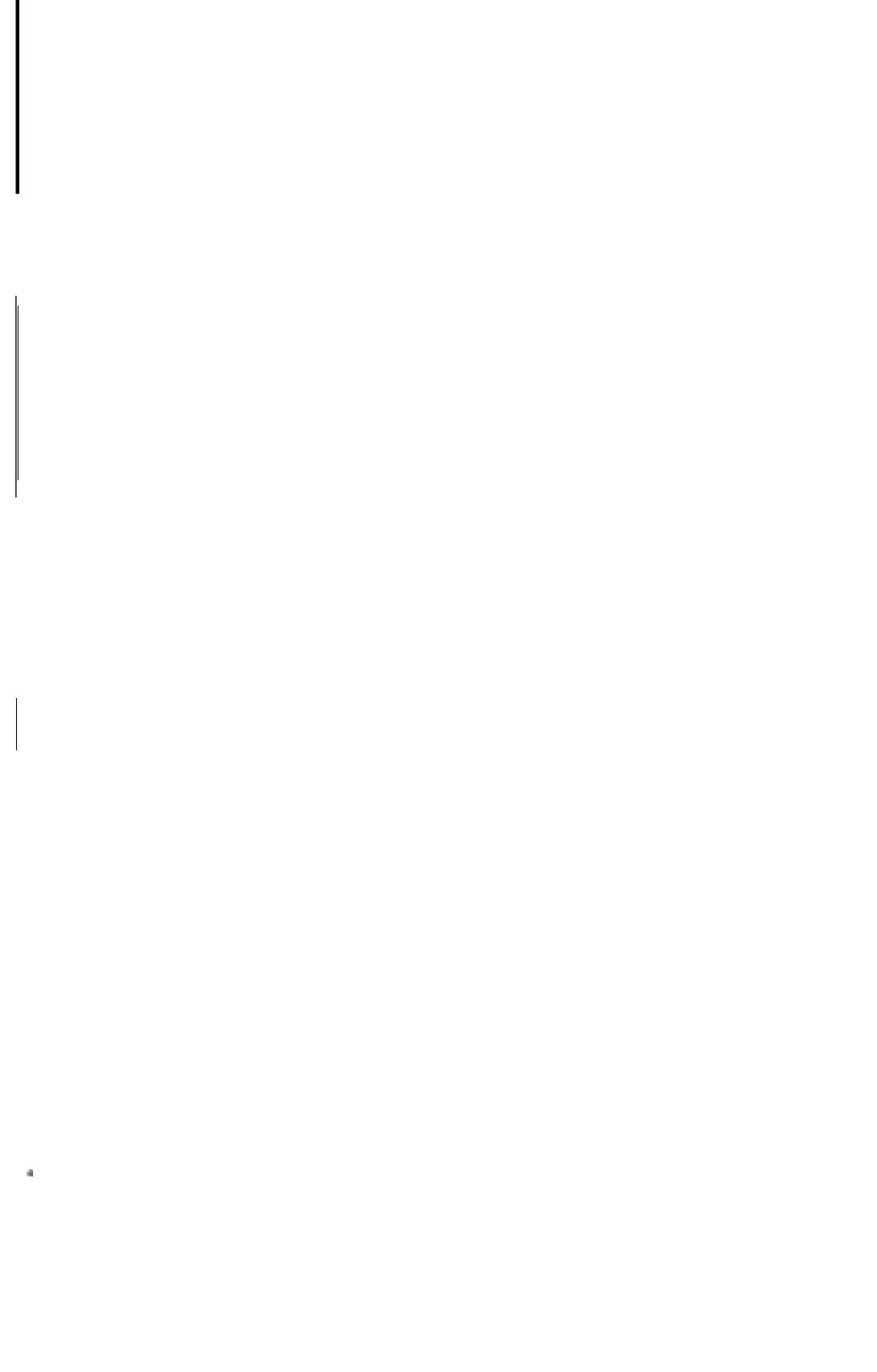
En l'état actuel des connaissances, une contribution significative à la gestion des ressources génétiques, en génétique et écologie évolutives, nous paraît donc être d'établir les conditions favorisant le fonctionnement et l'évolution des **métapopulations** domestiques ou sauvages. Par conséquent, l'action à mener doit être une gestion des gènes ; elle doit *préserver les conditions d'une évolution* aussi bien dans les écosystèmes ordinaires que dans les **agrosystèmes**.

Bibliographie

- ALLARD R.W., 1975 — The mating system and microevolution. *Genetics*, 79 : 115-126.
- ALLARD R.W., 1988 — Genetic changes associated with the evolution of adaptedness in cultivated plants and their wild progenitors. *J. of Hered.*, 79 : 225-238.
- ALLARD R.W., 1990 — *Future directions in plants population genetics, evolution, and breeding, in Plant population genetics, breeding, and genetic resources* (Brown, Clegg, Kalher and Weir eds), 1-17, Sinauer Assoc. Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- ALLARD R.W., BABEL, G.R., CLEGG M.T. and KALHER A.L., 1972 — Evidence for coadaptation in *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69: 3043-3048.
- ANTONOVICS J. and BRADSHAW A.D., 1970 — Evolution in closely adjacent populations. VII. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity*, 23 : 507-524.
- ATLAN, 1991 — Sexe et hérédité maternelle : évolution de la stérilité mâle chez *Thymus vulgaris* L. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier 2, France, 49 p.
- BELHASSEN E., DOCKES E., GLIDDON C. and GOUYON P.H., 1987 — Dissémination et voisinage chez une espèce gynodioïque : le cas de *Thymus vulgaris* L. *Génét. Sél. Evol.*, 19: 307-320.
- BROWN, 1979 — Enzyme polymorphism in plant populations. *Theor. Pop. Biol.*, 15 : 1-42.
- BRUNEL D. and RODOLPHE F., 1985 — Genetic neighborhood structure in a population of *Picea abies*. *Theor. Appl. Genet.*, 71 : 101-110.
- CASWELL H., 1982 — Life history theory and the equilibrium status of populations. *Am. Nat.*, 120: 317-339.
- COSMIDES L.M. and TOOBY J., 1981 — Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict. *J. Theor. Biol.*, 89: 83-129.
- COUVET D., ATLAN A., BELHASSEN A., GLIDDON C., GOUYON P.H. and KJELLBERG F. Coevolution between two symbionts : the case of cytoplasmic male-sterility in higher plants. in *Oxford surveys in evolutionary biology Futuyama and Antonovics* (eds.) sous presse.
- CUGUEN J., MERZEAU D. and THIEBAUT B., 1988 — Genetic structure of European beech stands (*Fagus sylvatica* L.) : F-Statistics and importance of mating system characteristics in their evolution. *Heredity*, 60 : 91-100.
- DANICK B.P. and YEY F.C., 1983 — Allozyme variability and evolution of lodge pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) and jack pine (*P. banksiana*) in Alberta.
- DESPREZ, 1980 — Observations et remarques sur la montée à graine chez les betteraves sucrières, *C. R. Acad. Agric.*, France, 44-53.
- DOMMEE B., GUILLERM J.L. et VALDEYRON G., 1983 — Régime de reproduction et hétérozygotie des populations de Thym, *Thymus vulgaris* L., dans une succession postculturelle, *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. III, 296 : 111-114.
- DUCOUSSO A., PETIT D., VALERO M. and VERNET Ph., 1990 — Genetic variation between and within populations of a perennial grass : *Arrhenatherum elatius*. *Heredity*, 65 : 179-188.
- EPPERSON, 1990 — Spatial patterns of genetic variation within plant populations. in *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Brown, Clegg, Kalher and Weir (eds), 229-253, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- GALOUX, 1966 — La variabilité génécologique du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) en Belgique. *Tray. Stat. Rech.*, Groenendaal, sér. A, n° 11, 121 p.

- GOUYON P.H. and COUVET D., 1985 — Selfish cytoplasm and adaptation : variations in the reproductive system of thyme. In : *Structure and functioning of plant populations*. Haeck J. and Woldendorp (eds), North Holland, Amsterdam, 299-319.
- GOUYON P.H. and COUVET D., 1987 — A conflict between two sexes, females and hermaphrodites. In : *The evolution of sex and its consequences*. Stearns S. (ed.), 245-261.
- GURIES R.P. and LEDIG F.T., 1982 — Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida*). *Evolution*, 36 : 382-402.
- HAMRICK and ALLARD, 1972 — Microgeographical variation in allozyme frequencies in *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69: 2100-2104.
- HAMRICK J.L. 1982 — Plant population genetics and evolution. *Amer. J. Bot.*, 69 : 1685-1693.
- HAMRICK J.L. and HOLDEN L.R., 1979 — Influence of microhabitat heterogeneity on gene frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. *Evolution*, 33: 521-533.
- HEDRICK P.W. and HOLDEN L., 1979 — Hitch-hiking : an alternative to coadaptation for barley and slender wild oat examples. *Heredity*, 43 : 79-86.
- HEDRICK P.W., 1982 — Genetic hitchhiking : a new factor in evolution. *BioScience*, 32 : 845-853.
- JAIN S.K. and BRADSHAW A.D., 1966 — Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. Evidence and its theoretical analysis. *Heredity*, 21 : 407-441.
- JAIN S.K., 1975 — Population structure and the effects of breeding system. In : *Plant Genetic Resources : Today and Tomorrow*, Frankel O. and Hawkes J. G. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 15-36.
- KNIGHT R., 1973 — The climatic adaptation of populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) from southern France. *J. Appl. Écol.*, 10: 1-12.
- LEVIN D.A. and KERSTER H.W., 1974 — Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.*, 7 : 139-220.
- LEVIN D.A., 1988 — Local differentiation and the breeding structure of plant populations. In : *Plant Evolutionary Biology*, Gottlieb L.D. and Jain S.K. (eds), 305-329.
- LINHART Y.B., MITTON J.B., STURGEON K.B. and DAVIS M.L., 1981 — Genetic variation in time and space in a population of Ponderosa pine. *Heredity*, 46 : 407-426.
- LUMARET R., 1981 — Structure génétique d'un complexe polyploïde : *Dactylis glomerata* L. Thèse Doct. Etat, 168 p.
- NEVO E., BEILES A., KAPLAN D., GOLENBERG E.M., OLSVIG-WHITTAKER L. and NAVEH Z., 1986 Natural selection of allozyme polymorphisms : a microsite test revealing ecological differentiation in wild barley. *Evolution*, 40 : 13-20.
- OLIVIERI I. and GOUYON P.H., 1985 — Seed dimorphism for dispersal : theory and implications. in *Structure and functioning of plant populations*, Haeck J. and Woldendorp J.W. (eds), 77-90, North Holland.
- OLIVIERI I. et GOUYON P.H., 1992 — Evolution des métapopulations et biodiversité. Actes du colloque Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes« . BRG, Paris.
- OLIVIERI I., COUVET D. and GOUYON P.H., 1990 — The genetics of transient populations : research at the metapopulation level, *Tree*, 5 : 207-210.
- OLIVIERI I., SWANN M. and GOUYON P.H., 1983 — Reproductive system and colonizing strategy of two species of *Carduus Compositae*). *Oecologia* (Berl.), 60: 114-117.

- PARK Y.S. and FOWLER D.P., 1982 — Effects of inbreeding and genetic variances in a naturel population of Tamarack (*Larix lancina* (Du Roi) K. Koch) in eastern Canada. *Silvae Genet.*, 31 : 21-26.
- SAUMITOU-LAPRADE P., 1989 — De la stérilité mâle à la gynodioécie chez *Beta maritima* L. : aspects génétiques et moléculaires. These Université Lille (France), 196 p.
- TIGERSTED P.M.A., RUDIN D., NIEMALA T. and TAMMISOLA J., 1982 — Competition and neighboring effect in a naturally regenerating population of Scots pine. *Silvae Fenn.*, 16: 122-129.
- TURKINGTON R. and HARPER J.L., 1979 — The growth distribution and neighbor relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. *J. Ecol.*, 67 : 201-218.
- VALERO M., 1988 — Système de reproduction et fonctionnement des populations de deux espèces de légumineuses du genre *Lathyrus*. Thèse Doct. Etat, 310 p.
- VAN DIJK H., 1985 — Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. Thesis, Groningen, 157 p.
- VAN DIJK H., WOLFF K., DE VRIES A., 1988 — Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. 3. Genetic structure of populations of *P. major*, *P. lanceolate*, *P. coronopus*. *Theor. Appl. Genet.*, 75 : 518-528.
- VAN VALEN, 1973 — A new evolutionary law. *Evol. Theory*, 1: 1-30.
- VENABLE D.L. and LEVIN D.A., 1983 — Morphological dispersal structures in relation to growth form in the *Compositae*. *Plant Syst. Evol.*, 143: 1-16.
- VERNET Ph., DUCOUSSO A., PETIT D. and VALERO M., 1987 — Genetic structure and diversity patterns in adjacent populations : *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. In : *Differentiation Patterns in Higher Plants*, Urbanska K.M. (ed), 131-152.
- WRIGHT S., 1931 — Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.
- WRIGHT S., 1938 — Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science*, 87: 430-431.
- WRIGHT S., 1946 — Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics*, 31 : 39-59.



Evolution des métapopulations et biodiversité

Isabelle OLIVIERI * et Pierre-Henri GOUYON **

Résumé : Cet article a pour but de montrer que le niveau de la métapopulation est un niveau important pour les réflexions sur le maintien de la biodiversité et des ressources génétiques, réflexions qui doivent combiner les approches de la génétique et de l'écologie.

Mots-clés : métapopulation, extinction d'espèces, démographie, génétique, dispersion.

Réalité de l'évolution et niveaux de sélection

Selon Levins (1), c'est vers les années 60 que les évolutionnistes ont commencé à défendre l'intérêt des études de populations, en particulier des études théoriques. On a de fait accumulé une multitude de preuves que les événements évolutifs, biogéographiques, démographiques, ne se déroulent pas à des échelles de temps incommensurables. Les observations de cas réels ont montré l'évolution remarquablement rapide des espèces introduites accidentellement. Les travaux sur les plantes adventices ayant envahi le continent australien et une partie des Etats-Unis montrent des changements très rapides de leur système génétique (2, 3, 4, 5, 6, 7). La sélection naturelle est souvent assez forte pour maintenir des différences génétiques entre populations adjacentes, distantes de quelques mètres seulement (8, 9). Cependant, comme le montre Meyer (10), le fonctionnement d'un système biologique est toujours « explicable », mais cela ne prouve aucunement que celui-ci se soit formé selon la même logique banale. Tout le problème biologique se concentre donc sur sa dimension historique, c'est-à-dire sur le problème de l'évolution. Les traits dont on observe aujourd'hui qu'ils confèrent un avantage sélectif aux individus qui les possèdent sont-ils apparus en réponse aux facteurs sélectifs qui les maintiennent ? Est-il possible que l'avantage qu'ils ont ne soit qu'un sous-produit d'un facteur sélectif autre, qui aurait disparu, ou qui s'exercerait à un autre niveau de perception ? Par exemple, on peut montrer (11, 12) que le maintien de traits tels

* INRA Montpellier, Domaine de Melgueil, 34130 Mauguio, France.

** ESV Université Paris-Sud, Bât. 362, 91405 Orsay cedex, France.

que l'existence d'un mécanisme de dispersion des graines à longue distance doit s'expliquer en considérant un niveau supérieur à celui de la population ; les migrants sont en effet avantagés lors de la fondation de nouvelles populations, alors, que de toute évidence, ils ne peuvent l'être au niveau de la population, puisqu'ils quittent celle-ci. Ce trait permet probablement à l'espèce (ou au génotype) de se maintenir dans l'écosystème, puisqu'aucune population n'est éternelle. Or, rien ne prouve que c'est pour cette raison (création de nouvelles populations) que le mécanisme de dispersion est maintenu. On peut très bien imaginer que la migration à longue distance n'est qu'un sous-produit de la sélection pour la migration à courte distance, surtout chez les végétaux, pour coloniser des sites de germination vides par exemple, en réponse à des phénomènes locaux de compétition. Des exemples de polymorphisme pour la proportion de graines dispersées sont connus chez plusieurs espèces (13), comme les chardons du genre *Carduus* (11, 14).

Étant donné le nombre de niveaux d'intégration qui caractérisent les systèmes écologiques, on peut s'attendre à ce que la sélection d'un trait à un niveau donné ait des répercussions sur d'autres niveaux et que ne soient conservées que les adaptations utiles à différents points de vue (15). Par exemple, il existe des espèces « gynodioïques », c'est-à-dire composées d'individus hermaphrodites et d'individus mâle-stériles, dits femelles. Il est assez simple de montrer que, en l'absence d'avantage sur le nombre de graines viables qu'elles produisent, les femelles devraient disparaître. En effet, elles ne transmettent leurs gènes que par la voie femelle, il leur faut donc produire, en théorie, au moins deux fois plus de graines viables que les hermaphrodites. Même dans ce cas, on peut montrer que la proportion maximale de femelles à l'équilibre ne peut dépasser 50 %. Les théories relatives au maintien de femelles dans des proportions parfois très élevées (jusqu'à 90 %) dans les populations naturelles font appel à l'avantage procuré par l'allofécondation (hétérosis), obligatoire chez les femelles. C'est-à-dire que, non seulement elles se reproduiraient plus, mais en outre leurs descendants seraient « meilleurs ». Or, dans le cas où l'hérédité de la stérilité mâle est cytoplasmique plutôt que nucléaire (ce qui est le cas chez beaucoup d'espèces cultivées), il suffit d'un avantage très faible aux femelles pour se maintenir en proportions très élevées. Ceci provient du fait que les gènes cytoplasmiques ne sont transmis que par les femelles. Le maintien des femelles apparaît alors comme le résultat (4, 16) d'un conflit entre les gènes nucléaires (pour lesquels l'idéal est de se trouver dans un hermaphrodite) et les gènes cytoplasmiques (pour lesquels l'idéal est de se trouver dans une femelle). Le « bien » de l'espèce n'a rien à voir ici. En particulier, nul besoin d'invoquer l'hétérosis. Il n'empêche que l'existence de ce conflit est peut-être ce qui permet, en maintenant beaucoup de femelles « bonnes pour l'espèce » (elles produisent effectivement, chez le thym, environ quatre fois plus de graines que les hermaphrodites), de maintenir certaines espèces gynodioïques dans leur habitat. Notons au passage que le problème du maintien de polymorphisme pour le système nucléo-cytoplasmique est loin d'être résolu (17). Ce qui est certain, c'est qu'il est facilité par l'existence de déséquilibre démographique des populations naturelles de thym (18), soumises régulièrement à des extinctions et recolonisations locales, tout comme le sont celles de chardons. Ces recolonisations peuvent suivre divers événements comme des perturbations par l'homme ou des accidents comme le feu, ou, par exemple dans le cas de certaines populations animales, être dues à de mauvaises conditions climatiques (19).

Métapopulations, extinctions locales et maintien de la diversité

D'une manière générale, la cohésion génétique des espèces est rendue possible par le fait que les populations parviennent à échanger des informations génétiques, si bien que l'évolution sous l'action conjointe du hasard et de la sélection naturelle se fait à divers niveaux. L'étude du fonctionnement génétique et démographique des **métapopulations**, c'est-à-dire d'ensembles de populations soumises à des extinctions locales, interconnectées par des événements de migration (20, 21, 22), permet donc de prédire et de comprendre, pour des systèmes génétiques comme le taux de dispersion ou le régime de reproduction, le fait que chaque population contenue dans la **métapopulation** tend à perdre constamment sa variabilité génétique alors que celle-ci est conservée de façon dynamique, par le jeu des **extinctions-recolonisations**, à l'échelle de l'ensemble. Les échanges entre populations ne seront vraiment importants qu'à la faveur des **recolonisations** de milieux vides. Chaque population, de sa fondation à son extinction, passe par une phase d'accroissement démographique, puis, éventuellement, de stabilisation. Si les pressions évolutives varient en fonction de l'état démographique de la population, chaque population sera en déséquilibre génétique aux locus polymorphes soumis à ces pressions de sélection variables. L'issue dépendra de différents paramètres du paysage (taux d'extinctions locales, succession écologique). Ce concept a été à la base de programmes expérimentaux de gestion dynamique de la variabilité génétique. Dans certains cas, la variabilité des pressions évolutives est la conséquence directe de la variation de l'état démographique de la population. Par exemple, la sélection sur l'effort de reproduction par rapport à la survie est d'autant plus forte que l'espace à coloniser localement est grand, c'est-à-dire que la population est jeune. On peut même dans ce cas prévoir une sélection disruptive sur cet effort de reproduction, et donc, dans certains milieux, la quasi-inexistence d'espèces à taux de survie intermédiaire, au profit d'espèces ou bien annuelles, ou bien très pérennes (18, 22). Pour d'autres systèmes où les hétérozygotes ou les hybrides entre espèces proches ont une valeur sélective plus faible que celle des homozygotes ou des espèces parentes, la subdivision des populations et l'existence de phénomènes **d'extinction-recolonisation** peut permettre la fixation de mutants rares initialement contre-sélectionnés, grâce au fait que la dérive prédomine par rapport à la sélection dans les populations en cours de fondation (23). L'existence d'extinctions locales ne favorise cependant pas nécessairement le maintien de la variabilité génétique. Par exemple, dans le système chardon (*Onopordum*) — charançon (*Larinus*), si les extinctions locales favorisent bien la différenciation génétique entre populations de chardons (et donc une augmentation de la variabilité génétique de l'ensemble), elles ont l'effet inverse sur les populations de charançons vivant sur les chardons, qui doivent migrer massivement lorsque leur population-hôte s'éteint. Ce fonctionnement, qui augmente les flux géniques entre sous-populations d'insectes, permet probablement d'expliquer la spécialisation locale des charançons sur une seule espèce de plante-hôte, avec des races géographiques spécialisées sur des hôtes différents, alors que la plupart des hôtes potentiels sont présents sur toute l'aire de répartition du charançon. Il n'existe en revanche pas de coexistence de races d'hôtes en **sympatrie** (24). Des modèles sur l'évolution de la sélection d'habitat et de la **spéciali-**

sation permettent de montrer, dans certains cas, la possibilité d'évolution vers la fixation d'un génotype spécialiste d'un milieu (d'une plante-hôte), avec non exploitation d'un autre milieu disponible (25).

Evolution génétique et démographie

L'un des handicaps principaux de la génétique des populations, est qu'elle ne travaille que sur les proportions des gènes et des génotypes, en éliminant d'entrée l'effectif de la population (ou de la **métapopulation**) comme variable. Cet effectif n'est alors plus qu'un paramètre du modèle, et l'étude de ses variations est laissée au démographe. Un des enjeux des études rendues nécessaires par la problématique « Biodiversité » est l'étude conjointe des deux types d'évolution : génétique et démographique.

L'étude que nous avons réalisée sur la dispersion dans une **métapopulation**, permet de montrer l'intérêt de cette double approche. Dans une **métapopulation**, on peut définir un effectif total. Cet effectif croît ou décroît en fonction du nombre de sites colonisables d'une part, et du nombre de migrants émis par l'ensemble des populations d'autre part. On peut donc définir deux taux de dispersion particuliers :

- un taux optimal ; celui qui maximise l'effectif de la **métapopulation**,
- un taux **évolutivement** stable (26) ; celui qui est fixé sous l'action de la sélection naturelle à l'échelle de la **métapopulation** (avec toutes les nuances que nous avons pu apporter plus haut).

Ces deux taux de dispersion ne sont pas égaux. La figure 1 donne, pour deux fécondités différentes dans un paysage donné, l'effectif total de la **métapopulation** en fonction du taux de dispersion. Quelques points doivent être soulignés ici.

Le taux optimal est toujours supérieur au taux sélectionné. Ceci a une conséquence pratique évidente. L'effectif d'une **métapopulation** doit augmenter sous l'action d'une augmentation artificielle du taux de dispersion. Ceci va à l'encontre de toute une série de pratiques de conservation qui privilégient les spécificités locales, et exercent un tabou sur le déplacement artificiel d'une plante ou d'un **propagule**. On peut donc conseiller aux gestionnaires de réserves de réaliser des dispersions artificielles dans des sites qu'ils jugent potentiellement colonisables (27) pour conserver des espèces en danger d'extinction plutôt que de laisser faire la nature et de contempler, impuissants, l'extinction du patrimoine biologique.

A l'extérieur d'un certain intervalle, le taux de dispersion ne permet pas à la **métapopulation** de se maintenir. *L'extinction de la métapopulation se produit alors que chaque population est en croissance démographique.* Il arrive simplement de moins en moins de migrants dans chaque site colonisable, chaque type de population (défini par son âge) a de ce fait un effectif de moins en moins élevé, la **métapopulation** produit donc un nombre de plus en plus faible de migrants ce qui renforce le processus, et ainsi de suite.

Pour certaines valeurs des paramètres du paysage, la gamme de valeurs du taux de dispersion qui permet à la **métapopulation** d'exister peut être très réduite. Une **métapopulation** ne possédant pas la variabilité génétique

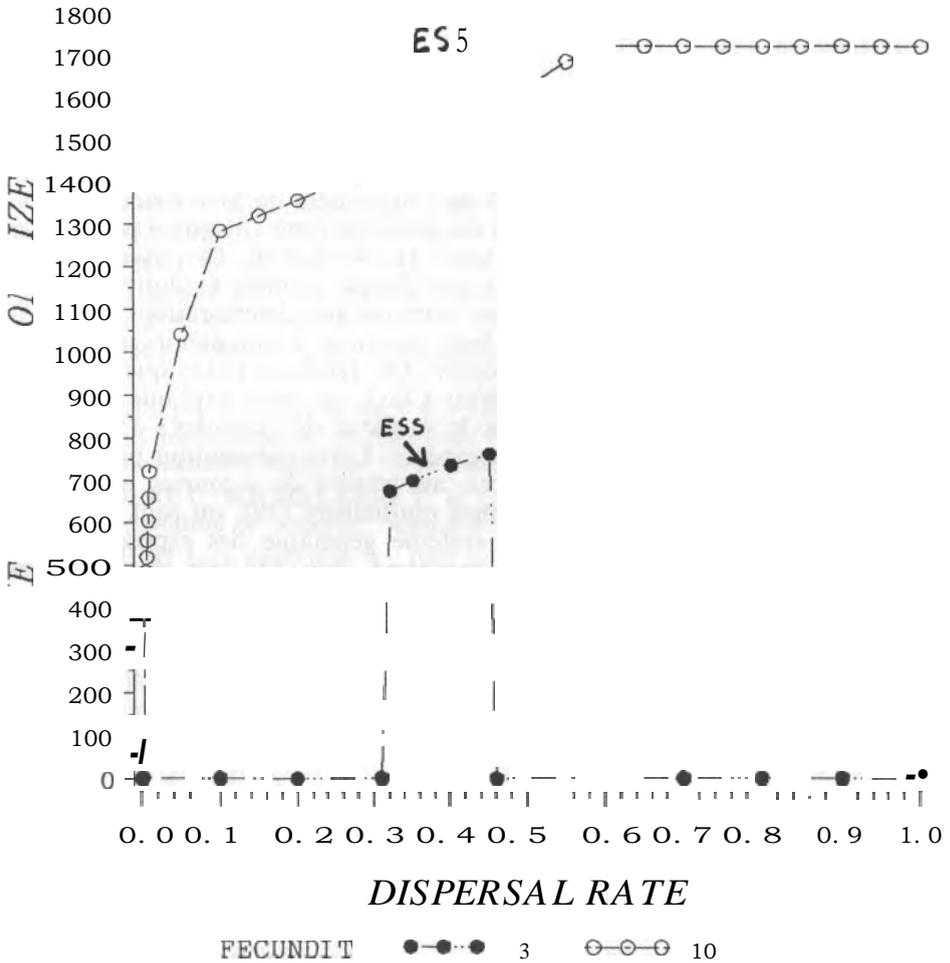


Fig. 1. — Effectif d'équilibre d'une métapopulation (en nombre moyen d'individus par site) en fonction du taux de dispersion, pour deux fécondités. La flèche indique le taux de dispersion évolutivement stable. Le taux optimal de dispersion est celui qui maximise l'effectif d'équilibre. La métapopulation est déterminée ici par un taux de perturbation annuel de 10 %, un remplacement par compétition au bout de 5 ans, une espèce annuelle de capacité biotique égale à 104 individus par site.

nécessaire à un ajustement rapide du taux de dispersion peut donc s'éteindre faute de s'être adaptée à temps.

Le taux de dispersion sélectionné fait toujours partie de la gamme permettant l'existence de la métapopulation. La sélection à l'intérieur de la métapopulation ne peut donc pas conduire seule à son extinction. En revanche, comme nous venons de le voir, si la sélection conduisait à la perte de la variabilité génétique, un changement des paramètres du paysage peut placer la métapopulation hors de ses possibilités d'existence. Ceci est d'autant plus vrai que le taux de dispersion sélectionné est parfois proche du taux limite d'existence de la métapopulation.

« Fardeau temporel » et **coévolution** entre espèces

Cette idée de décalage entre l'adaptation au milieu et la variabilité de celui-ci se retrouve dans le concept de « fardeau temporel », ou « fardeau de décalage » (« lag load ») développé par Maynard Smith (28), la suite de l'introduction par van **Valen** (29) de l'hypothèse de la « Reine rouge ». La reine rouge auquel il fait allusion est celle qui nous dit que « pour rester à la même place, il faut courir très vite » (Lewis **Carroll**, *De l'autre côté du miroir*). L'hypothèse de van **Valen** est que chaque avancée évolutive par une espèce dans un écosystème est perçue comme une détérioration de l'environnement par les autres espèces, si bien que pour se maintenir, une espèce doit constamment et rapidement évoluer. On retrouve l'idée que « l'enfer, c'est les autres » (Jean-Paul Sartre, *Huis Clos*), qui nous explique pourquoi tout n'est pas « pour le mieux dans le meilleur des mondes » (5). Il y a donc constamment **coévolution** entre espèces. Cette **coévolution** peut mener à des extinctions de certaines espèces, au travers de « courses aux armements », ou au contraire à des systèmes mutualistes (30), ou tout au moins à une certaine adéquation entre le système génétique des espèces et leur habitat (5, 7). Ces considérations montrent bien l'intérêt des systèmes « dynamiques » de gestion des ressources génétiques, puisqu'il est nécessaire de constamment « **coadapter** » le matériel d'intérêt agronomique (ou esthétique) aux variations (biotiques et abiotiques) du milieu. Certaines de ces **coadaptations** seront éventuellement le résultat de **coévolution**, si bien que la gestion dynamique n'agit sans doute pas que sur la ressource à gérer, mais également sur le milieu en interaction avec cette ressource. Il est donc possible, en théorie, et par une gestion appropriée, de parvenir à faire évoluer les espèces vers des systèmes mutualistes plutôt que des courses aux armements.

Bibliographie

- (1) **LEVINS R.**, 1968 — *Evolution in changing environments*. Princeton University Press.
- (2) **OLIVIERI I.**, 1984 — Effect of *Puccinia cardui-pycnocephali* on Slender Thistles (*Carduus pycnocephalus* and *C. tenuiflorus*). *Weed Science*, 32 : 508-510.
- (3) **OLIVIERI I.**, 1985 — Comparative electrophoretic studies of *Carduus pycnocephalus* L., *C. tenuiflorus* Curt. (*Asteraceae*), and their hybrids. *Am. J. Bot.*, 72 (5) : 715-718.
- (4) **OLIVIERI I.**, **GOUYON P.H.** et **PROSPERI J.M.**, 1991 — Life-cycles of Mediterranean invasive plants. In *Biogeography of Mediterranean Invasions*, R.H. Groves & F. Di Castri (eds). Cambridge University Press : 145-147.
- (5) **GOUYON P.H.** et **OLIVIERI I.**, 1989 — Processus génétiques associés aux invasions. *Le Courrier du CNRS — Dossiers scientifiques*: 78-79.
- (6) **GROVES R.H.**, **OLIVIERI I.** et **PARSONS W.T.**, 1984 — Survivorship of *Carduus* spp. in France and Australia. *Proc. 4th Int. Con: Mediterranean Ecosystems*, Perth, B. Dell (ed.) : 65-66. Botany Dpt, Univ. West. Australia, Nedlands.

- (7) GOUYON P.H., OLIVIERI I. et REBOUD X., 1991 — Les invasions biologiques : un problème de déséquilibre ? In *Réactions des êtres vivants aux changements de l'environnement*. Actes des Journées de l'Environnement du CNRS, PIREN.
- (8) VALERO M. et OLIVIERI I., 1985 — Gene flow between adjacent populations of Cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) : detailed study of two transects. NATO ASI Series, *Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*, P. Jacquard, G. Heim et J. Antonovics (eds), : 339-354. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- (9) OLIVIERI I. et PROSPERI J.M., 1986 — Différenciation dans une population continue : notion de voisinage, méthodes de calcul. In *Distance, Divergence, et variabilité génétique*. Méribel 86, : 74-85. INRA.
- (10) MEYER F., 1967 — In *Biologie, Logique et Connaissance scientifique, La Pléiade* : 781-821.
- (11) OLIVIERI I. et GOUYON P.H., 1985 — Seed dimorphism for dispersal: theory and implications. In *Structure and functioning of plant populations*. J. Haeck et J.W. Woldendorp (eds), pp. 77-90. North Holland Pub., Amsterdam.
- (12) OLIVIERI I., MICHALAKIS Y. et GOUYON P.H. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. Soumis à *American Naturalist*.
- (13) OLIVIERI I. et BERGER A., 1985 — Seed dimorphism for dispersal: physiological, genetic, and demographical aspects. NATO ASI Series, *In Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*. P. Jacquard, G. Heim et J. Antonovics (eds) : 413-429. Springer, Berlin, Heidelberg.
- (14) OLIVIERI I., SWAN M. et GOUYON P.H., 1983 — Reproductive system and colonizing strategy of two species of *Carduus* (*Compositae*). *Oecologia*, 60, : 114-117.
- (15) GOUYON P.H. et GLIDDON C.J., 1989 — The levels of selection. *Trends Ecol. Evol.*, 4 : 204-208.
- (16) COUVET D., ATLAN A., BELHASSEN E., GLIDDON C., et GOUYON P.H., 1990 — Coevolution between two symbionts. In *Oxford Sur. Evol. Biol.* : 225-247.
- (17) BELHASSEN E., BELTRAND M., COUVET D., GOUYON P.H. et OLIVIERI I., 1990 — Evolution des taux de femelles dans les populations naturelles de Thym, *Thymus vulgaris* L. : Deux hypothèses alternatives confirmées. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 310, Série III, 371-375.
- (18) MANICACCI D., OLIVIERI I., PERROT V., ATLAN A., GOUYON P.H., PROSPERI J.M., et COUVET D., 1991 — Landscape ecology : a population genetics approach. *Landscape Ecology* (sous presse).
- (19) DOBKIN D.S., OLIVIERI I. et EHRLICH P.R., 1987 — Rainfall and the interaction of microclimate with larval resources in the population dynamics of checkerspot butterflies (*Euphydryas editha*) inhabiting serpentine grassland. *Oecologia* (Berlin), 71 (2) : 161-166.
- (20) COUVET D., GOUYON P.H., KJELLBERG F., OLIVIERI I., POMENTE D. et VALDEYRON G., 1985 — De la métapopulation au voisinage : la génétique des populations en déséquilibre. *Génét., Sél., Evol.*, 17 (3) : 407-414.
- (21) OLIVIERI I., COUVET D. et GOUYON P.H., 1990 — The genetics of transient populations : Research at the métapopulation level. *Trends Ecol. Evol.*, 5 (7) : 207-210.
- (22) OLIVIERI I., 1987 - *Sélection et optimisation : au carrefour de la génétique, de la démographie et de l'écologie*. Thèse de Doctorat d'Etat, U.S.T.L. Montpellier, 304 p.
- (23) MICHALAKIS Y. et OLIVIERI I., The influence of local extinctions on the probability to fixation of chromosomal rearrangements. Accepté à *J. Evol. Biol.*

- (24) **MICHALAKIS Y.**, 1992 — *Evolution des systèmes plantes hôtes — insectes parasites*. Thèse USTL Montpellier.
- (25) **DE MEEUS T.**, **MICHALAKIS Y.**, **RENAUD F.** et **OLIVIERI I.** Adaptation and habitat selection in a coarse-grained environment with local random mating, under hard and soft selection. Soumis à *Evol. Ecol.*
- (26) **GOUYON P.H.** et **OLIVIERI I.**, 1989 — Génétique évolutive et théorie des jeux. *Biométrie*, In *Biométrie et Génétique*. B. Asselain, C. Duby, C. Lopez, J.P. Masson et J. Tranchefort (eds), Société Française de Biométrie, n° 8, ENSA Rennes.
- (27) **GILPIN M.** 1989 — Population viability analysis for the **Concho** water snake. *Endangered Species Update*, 6: 15-18.
- (28) **MAYNARD SMITH J.**, 1976 — What determines the rate of evolution ? *Amer. Natur.*, 110: 331-338.
- (29) **VAN VALEN L.** 1973 — A new evolutionary law. *Evol. Theor.*, 1: 1-30.
- (30) **MICHALAKIS Y.**, **OLIVIERI I.**, **RENAUD F.** et **RAYMOND M.**, 1992 — **Pleiotropic** action of parasites : how to be good for the host ? *Trends Ecol. Evol.*, 7 (2) : 59-62.

Méthode de gestion dynamique de la variabilité génétique. Exemple d'un réseau expérimental de populations composites de blé tendre

Jacques L. DAVID *, Yvan SAVY *, Maxime TROTTEY **
et Maurice PICHON ***

Résumé: Un réseau de populations composites de blé tendre a été installé en 1983 pour étudier une méthode de gestion dynamique de la variabilité génétique. En 1991, la différenciation des populations de ce réseau a été évaluée en fonction de leur localisation géographique et de leur mode cultural. L'expérimentation portait sur des caractères morphologiques mesurés sur des plantes individuelles. Il ressort que les populations se sont différenciées en fonction de leur environnement. Un gradient Nord-Sud a pu être mis en évidence pour l'évolution de la précocité. La taille moyenne des plantes a augmenté dans toutes les populations sous l'effet de la compétition, mais de manière variable selon le mode de culture. L'aristation des épis a également évolué par entraînement avec d'autres caractères. Les gradients de sélection, calculés sur deux populations, montrent que des sélections antagonistes et par entraînement ont eu lieu et ont modifié les corrélations entre les caractères. L'intérêt d'une gestion intégrée des ressources génétiques associant conservation statique et gestion dynamique est discutée.

Mots-clés: ressources génétiques, gestion dynamique, caractères quantitatifs, populations végétales, réseaux, différenciation génétique, variabilité.

Abstract: A network of composite cross populations of winter wheat has been installed in 1983 to study a method for a dynamic management of genetic resources. In 1991, the **differentiation** between the populations was assessed according to their geographic origin and their cultural conditions. Morphological traits were recorded on isolated plants. Results showed that the populations exhibited significant differences according to the environment they come from. A North-South gradient was found explaining the evolution of the heading date. The between genotypes competition is responsible for the increase of plant height found in all

* Laboratoire Blé, Station de Génétique Végétale, INRA-UPS, Ferme du Moulon, 91190 Gif sur Yvette, France.

** Laboratoire d'Amélioration des Plantes, INRA, BP 29, 35650 Le Rheu, France.

*** Laboratoire d'Amélioration des Plantes, INRA Domaine de la Crouëlle, 63039 Clermont-Ferrand cedex, France.

the populations. Some variations in this increase have been found according to cultural conditions. The bearded individuals have surely been hitch-hiked by others selected traits and they also increased in frequency. The selection gradients assessed on two populations showed that both antagonistic and correlative selections took place in the **differenciation**. They also demonstrated that the correlations between traits were modified under those selections. We discuss the interest of an integrated management of genetic resources combining usual conservation in gene banks with dynamic management in natural conditions.

Key words: genetic resources, dynamic management, quantitative traits, populations, network, genetic **differenciation**, variability.

Introduction

Une gestion efficace des ressources génétiques pose de nombreux problèmes dont certains restent difficiles à résoudre (**Shands**, 1990). Une des solutions proposées pour faire face à l'inflation du nombre d'échantillons à conserver consiste à séparer les collections complètes en deux parties inégales, dont les priorités de conservation sont différentes, à savoir une **core-collection** et une collection de réserve (Frankel 1984, Brown 1989). La première est constituée d'un nombre restreint de génotypes représentant de 80 90 % de la variabilité totale de l'espèce. Ces génotypes sont évalués sur un grand nombre de critères, multipliés fréquemment et sont tenus à disposition des utilisateurs. Par contre, la collection de réserve serait maintenue en l'état avec un minimum d'interventions.

Si cette solution peut s'avérer **efficace** à court terme, on mesure le risque encouru pour la collection de base et il est possible que de nombreux génotypes ne soient jamais évalués, donc restent inutilisés et finissent par être perdus (Hawkes 1991). Par ailleurs, on reproche souvent aux banques de gènes leur aspect statique quant à l'évolution des milieux tant biotiques que physiques. Ainsi d'autres approches, basées sur une gestion dynamique de populations en milieu naturel, ont été envisagées pour compléter l'action entreprise par les banques de génotypes (Allard 1990, **Pernès** 1984, Henry *et al.* 1991).

Comment en effet imiter la nature dans ses capacités à maintenir une grande variabilité au sein de petites populations ? Comment utiliser les variations de conditions de milieux dans l'espace (sols, climats, etc..) ou dans le temps (évolution des relations hôte-parasite, changement global du climat mondial prévu à court terme) ? De même, comment explorer les « pics adaptatifs de Wright », qui sont basés sur l'existence de relations **épistatiques** entre gènes et qui permettent d'expliquer le maintien d'un fort polymorphisme entre différentes populations d'une même **métapopulation** (voir l'article de **Gouyon et al.** dans ce volume) ?

Si la sélection naturelle est en partie à l'origine de la variation observée dans les populations naturelles, il faut baser notre compréhension du maintien du polymorphisme sur une hypothèse partiellement **sélectionniste**, au moins à certaines échelles d'observation. Comment enfin utiliser ces forces

sélectives pour maintenir et gérer de manière plus ou moins rationnelle les ressources génétiques des espèces cultivées ?

L'expérimentation pilote sur la gestion dynamique des ressources génétiques du blé tendre s'insère dans ce cadre de recherche. L'espèce choisie, le blé tendre d'hiver, est une **autogame** préférentielle, annuelle et **hexaploïde**. Nous avons utilisé 3 croisements composites élaborés par l'INRA autour des années 1970. Deux d'entre eux, PA et PB, sont préférentiellement **autogames** et descendent de croisements pyramidaux à 16 parents, leur conférant une base génétique relativement large (Picard 1984, Thomas *et al.* 1991). Le dernier, PS, a été « **allogamisé** » par l'introduction d'un gène de stérilité mâle récessif. Les 3 pools sont polymorphes pour 2 loci de nanisme, *rht1* et *rht2*. En 1983, les échantillons initiaux des 3 pools, PAo, PBo et PSo, ont été subdivisés pour qu'un certain nombre de populations puissent être implantées en isolement sur un réseau de multiplication à l'échelle nationale. Une quinzaine d'établissements d'enseignement agricole et agronomique constitue l'armature de ce réseau et lui permet de couvrir une large gamme de conditions de milieux. Dans la majorité des sites, cet échantillon initial a été de nouveau divisé en 2, le premier étant cultivé selon les conditions classiques de la région, dites « intensives », le second, qualifié d'« extensif », ne recevant qu' $1/3$ de la dose d'azote et moins de traitements fongicides.

Pour les pools A et B, la totalité de l'isolement est récoltée et un échantillon est **resémé** pour implanter la génération suivante, dans les mêmes conditions culturales et dans le même site. Pour le pool S, les épis mâles stériles, homozygotes pour le gène de stérilité mâle sont marqués à la floraison grâce à un bâillement typique de leurs glumes. Seuls ces épis sont récoltés et donnent naissance à la génération suivante. De cette façon, le gène de stérilité se maintient d'une génération à l'autre et tous les individus sont idéalement issus de croisements **panmictiques**. Les premières récoltes ont eu lieu en 1984. Certains isolements connurent des accidents, leur population a alors été reconstituée à partir d'un stock de sécurité. Ceci a entraîné un décalage entre les populations pour le nombre de générations.

Les études sur la différenciation des populations au sein de ce réseau de multiplication ont débuté en 1988. L'un des premiers objectifs était de comparer l'évolution subie par les populations suivant leur site d'origine et leur mode cultural, de quantifier ces différences et éventuellement d'en identifier les causes. Les premiers résultats ont porté sur l'analyse des protéines de réserve (Henry *et al.* 1991), de caractères morphologiques et de résistance à l'**oïdium**. Ils indiquent un début de différenciation assez nette malgré un faible nombre d'années de multiplication.

Le travail présenté ici donne une partie des résultats obtenus en 1991 lors d'une évaluation **multilocale** de l'ensemble des populations. Cette étude portait sur trois critères morphologiques simples. Les résultats les plus marquants de cette expérimentation seront évoqués et discutés.

Trois populations du pool B ont été analysées plus profondément durant **cette** même étude. Grâce à la méthode de calcul des gradients de sélection proposée par Lande et Arnold (Lande 1979, Lande et Arnold 1983), nous avons tenté de préciser les forces sélectives qu'ont subies ces populations. Assez proche des index de sélection, cette méthode permet de tenir compte de l'évolution imposée par la sélection naturelle à un ensemble de caractères

et non de les expliquer indépendamment les uns des autres. Ces gradients de sélection peuvent, à notre avis, devenir un outil intéressant dans la gestion dynamique des ressources génétiques dans la mesure où ils permettent de caractériser une évolution **multicaractère** d'une population donnée dans un certain milieu.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

Cinquante des 52 populations du programme ont été testées en 1991 dans les stations de l'IN RA de Rennes, de Clermont-Ferrand et du **Moulon**. Le pool A est représenté par 14 populations installées dans 7 sites différents. Le pool B compte 17 populations réparties sur 9 sites, seul le site de Vervins ne comprend qu'un mode de culture. Enfin le pool S comprend 21 populations maintenues dans 12 sites différents, 9 d'entre eux comportant les deux modes de culture.

Pour chaque population et dans chaque lieu d'expérimentation, une centaine d'individus ont été disposés dans un dispositif en plantes isolées et ont été évalués individuellement. Ces plantes proviennent d'échantillons aléatoires prélevés en août 1990 lors de la récolte des différents isolements. De plus, des échantillons de grains des pools géniques de base **PAo**, **PBo** et **PSo**, conservés en chambre froide ont été semés afin d'évaluer l'évolution du réseau de multiplication.

Les grains de la **PAo**, produits en 1981 ont très mal germé : seules 17 plantes ont germé à Clermont et aucune n'a été notée au **Moulon** et à Rennes. Ceci rend la comparaison avec la situation originelle **difficile** pour ce pool.

Afin d'évaluer les effets dus au milieu, 12 témoins ont été introduits dans les dispositifs du **Moulon** et de Clermont, 40 plantes étant notées pour chacun d'entre eux. Ces témoins sont des variétés représentant une gamme de résistance à l'**oïdium**. L'effectif total est finalement de 15 271 plantes.

Caractères mesurés

Le nombre de caractères **agromorphologiques** mesurés sur chaque plante varie selon le lieu d'expérimentation.

La date d'épiaison (précocité) a été notée en nombre de jours à partir du 01/05/91. Les notations ont été effectuées tous les deux jours à Rennes et au **Moulon**, l'épiaison correspondant à la sortie à mi-gaine du premier épi de la plante.

L'**aristation** de l'épi a été notée dans les trois lieux d'expérimentation. Selon ces lieux, 2, 3 ou 4 types d'épis ont été distingués. Nous ne retiendrons finalement que 2 classes : la plante est **aristée** : les barbes mesurent plus de 3 cm sur l'ensemble de l'épi ; la plante est mutique : les épis sont glabres ou présentent une **aristation** partielle.

La hauteur a été mesurée fin juin dans les trois lieux également, lorsque la croissance de l'ensemble des plantes était terminée. La mesure est effectuée sur la talle la plus haute entre le plateau de tallage et l'extrémité de l'épi sans tenir compte de la barbe.

De plus, les populations **PBo**, **Moulon B** extensif et **Toulouse B** extensif, ont été mesurées pour le nombre de talles, le poids de grains de 5 épis, le nombre d'épillets par épi et la longueur de l'épi (moyenne sur les 5 épis récoltés) ainsi que le poids de 200 grains. Le nombre de grains par épillet a été calculé comme indicateur de fertilité à partir du poids de 200 grains, du poids de grains de 5 épis et du nombre d'épillets par épi. Ces mesures ont été faites uniquement dans l'expérimentation du **Moulon**.

Méthodes

Etude de la différenciation du réseau

L'ensemble des analyses a été effectué par le logiciel SAS et son module **IML** de calcul matriciel. Les pools **A**, **B** et **S** sont étudiés séparément. Les analyses de variance ont été faites en déclarant les facteurs lieu d'expérimentation, site d'origine de la population et mode cultural hiérarchisé au site. En utilisant un modèle à effet fixe, les comparaisons de moyennes ont été faites par un test de Newman et **Keuls** au seuil de 5 %.

Estimation des gradients de sélection

Dans le cadre d'une hypothèse **sélectionniste** pour l'évolution des populations, il est possible d'estimer les forces que la sélection naturelle applique à chacun des caractères séparément. En effet, il n'est pas possible d'interpréter l'évolution d'un caractère en négligeant les évolutions subies par les autres caractères, en raison des liaisons existant entre eux. Lorsqu'une différence apparaît sur un caractère au cours de générations successives, il n'est pas aisé de savoir si la sélection a porté de manière directe sur ce caractère ou si cette différence est due à une réponse corrélative d'une sélection sur un ou plusieurs caractères auxquels il est lié. Si l'on connaît la distribution des caractères avant et après sélection et s'il y a **multinormalité** entre les variables dans la population initiale, les gradients de sélection directionnelle et stabilisante peuvent être calculés (Lande 1979, Lande et Arnold 1983).

Dans notre cas, il était raisonnable d'envisager cette méthode. Nous disposons de la population initiale **PBo** et de 2 populations finales, **Le Moulon** et **Toulouse** extensif pour lesquelles un nombre raisonnable de variables avaient été mesurées. De plus, le blé étant préférentiellement **autogame**, les populations finales pouvaient représenter le sous-échantillon non recombiné de la population **PBo** sélectionnée dans chacun des 2 sites puisque les individus du **Moulon** et de **Toulouse** descendent théoriquement par autofécondation de **PBo**.

Si B_k est le vecteur des gradients de sélection directionnelle subie par l'ensemble des caractères pris en compte dans la population k , on montre que :

$$B_k = P \leftarrow S_k$$

où P_o est la matrice des variances phénotypiques de la population **PBo** et S_k est le vecteur des différentielles de sélection entre la population **PBo** et la population k , c'est-à-dire le vecteur de différence de moyennes sur l'ensemble des caractères mesurés.

Les éléments du vecteur B donnent les gradients de sélection directionnelle appliquée directement à chacun des caractères et permettent de savoir si l'évolution (ou la non-évolution) observée est due à une sélection directe ou si elle est due à un effet d'entraînement sur d'autres caractères.

De même, G_k est le gradient de sélection stabilisante subie par la population k . Il tient compte de l'évolution de la matrice des variances entre l'état initial et l'état final. Ses coefficients précisent les changements de structuration de la variabilité d'une génération à l'autre une fois ôtée l'influence de la sélection directionnelle. Il vaut :

$$G_k = P^{-1} \circ (P_o - P_k) P^{-1} + B_k B_k^t$$

où P_k est la matrice de variances phénotypiques dans la population k , la notation B_k^t signifiant matrice transposée de B_k .

La variable poids de 5 épis étant très corrélée au poids de 200 grains, elle a été éliminée pour assurer la stabilité de la matrice P^{-1} . Toutes les variables ont été centrées et réduites par rapport à la population **PBo**. Les différences significatives entre **PBo** et les 2 autres populations ont été testées par un test de **Bonferroni**.

Résultats

Différenciation du réseau

Les facteurs lieu d'expérimentation, site et mode dans site ont révélé des effets très significatifs pour les 2 caractères, hauteur et précocité, sur les 3 pools. Les décalages de semis et des conditions édaphiques différentes expliquent le fort effet du lieu d'expérimentation. Les interactions lieu-site et lieu-mode (site) sont significatives dans tous les cas sauf pour la précocité dans le pool **B**.

Les moyennes par population et par site sont présentées dans le tableau 1. Les écarts entre la population la plus précoce et la plus tardive sont respectivement de 4,5, 5,5 et 8,2 jours pour les pools **B**, **A** et **S**. Les écarts maximaux de hauteur sont aussi très importants, respectivement 12, 13,5 et 17,3 cm pour **PA**, **PS** et **PB**. On observe également des différences dans la fréquence significative des plantes *aristées* : elle varie entre 33,7 et 81,6 % chez **PA**, entre 24,7 et 56,5 % chez **PB** et entre 0,7 et 16,3 % chez **PS**.

L'analyse par site révèle une corrélation positive entre la latitude et la date d'épiaison pour les pools **A** ($r = 0,80$, $p < 2\%$) et **B** ($r = 0,612$, $p < 6\%$). Les populations maintenues dans le nord sont plus tardives que celles évoluant dans le sud. Cette liaison n'apparaît pas pour le pool **S** ($r = -0,013$) pour lequel les différences de précocité ne sont pas liées à l'origine géographique des sites.

A										B															
Population		PRECOCITE				HAUTEUR				ARISTATION				PRECOCITE				HAUTEUR				ARISTATION			
Site	Mode	Latitu	par site		par site		par site		par site		par site		par site		par site		par site		par site		par site				
Chions	E		33.5	od		99.2 e		43.3		34.3 ab		34.3 ab		98.5	af		42.1								
Chalons	I	47°2	34.6	be	34.1 be	106.0 od		102.6 c	34.7	39.0	33.4 abed	33.8 b	95.0	f	96.6 d	39.7	40.9								
Le Chesnoy	E										32.4 ode		106.3	abed		40.1									
Le Chesnoy	I	48°0									32.9 cd	32.7 e	106.9	abed	106.6 b	46.7	43.5								
Le Moulon	I		34.0	be		103.9 d		33.7			32.5 ode		106.2	abed		32.3									
Le Moulon	I	48°9	34.1	be	34.1 be	111.2 a		107.6 a	43.9	38.8	32.7 ode	32.6e	113.0	a	1093 a	28.5	30.4								
Montreuil	E		33.8	he		105.9 cd		41.5			34.7 a		103.2	hede		27.4									
Montreuil	I	47°0	33.5	cd	33.6c	103.7 d		104.8 b	40.9	41.2	33.5 be	34.1 ab	107.4	abed	É05.3 b	34.4	30.9								
Nerac	E		34.0	be		104.4 d		36.8			32.4 odef		108.9	ab		29.5									
Serre	I	44°2	32.7	de	33.3e	108.7 abc		106.6 ab	42.3	39.6	31.8 defg	32.2 c	112.3	a	110.5 a	37.5	33.3								
Rennes	E		34.8	hi		107.1 bed		72.8			-					43.3									
Rennes	I	48°2	34.2	hi	34.5 b	109.4 ab		108.2 a	81.6	77.2	34.8 a	34.8a	110.5	a	1103 a	41.8	42.6								
Toulouse	E		32.4	e		100.7 e		52.0			31.1 fg		108.3	abc		36.3									
Toulouse	I	43°6	31.3	f	31.8 d	104.5 d		102.6 e	57.1	54.6	30.8 g	31.0 d	109.5	ah	108.8 a	26.1	3É.2								
Venoursi	E										30.4 g		102.2	hede		24.9									
Venoursi	I	46°5									31.5 afg	30.9 d	101.3	ode	101.8 c	24.7	24.8								
Vervins	E	46°9	36.8	a	36.8 a	108.5 abc		108.5 a	38.5	38.5															
Vervins	I		35.8	h		105.4		63.9			33.7 abc	33.7 a	100.5	de	100.5 e	56.5	56.5								
Populations initiales						74.4		41.2			30.8		99.6									13.5			

Population		PRECOCITE				HAUTEUR				ARISTATION				
Site	Mode	Latitu	par site		par site		par site		par site		par site		par site	
Auzeville	E	43°5	32.1	ode	32.1 b	105.6 bed		105.6 e	0.7	0.7				
Dijon	E		29.3	fg		107.5 abc								
Dijon	I	47°3	27.6	gh	28.4 d	107.7 abc		É07.6 b	4.5	3.6				
Le Chesnoy	E		30.8	def		109.3 ab		6.4						
Le Chesnoy	I	48°0	30.3	af	30.3 a	110.7 ab		110.0 a	3.3	4.9				
Le Mouton	E		34.7	ab		111.5 a		1.9						
Le Mouton	I	48°9	32.9	be	33.8 a	107.3 abc		É09.4 ab	3.6	2.8				
Merval	I	49°4	32.1	ode	32.1 b	100.1 er		É00.1 d	9.4	9.4				
Montreuil	E		33.0	bed		102.2 def		7.5						
Montreuil	I	47°0	30.8	def	31.9 c	98.0 f		100.1 d	3.9	5.7				
Rennes	E		30.9	def		108.5 abc		3.8						
Rennes	I	48°2	28.6	fgh	30.É e	105.8 bed		107.4 b	2.5	3.2				
Toulouse	E		30.2	ef		108.0 abc		2.7						
Toulouse	I	43°6	30.2	ef	30.2 e	109.4 ab		108.7 ab	4.2	3.4				
Valence	E		35.0			101.7 def		14.6						
Valence	I	45°2	33.9	abc	34.4 a	98.9 of		100.3 d	16.3	15.3				
Venoursi	E		26.8	h		100.7 of		2.1						
Venoursi	I	46°5	27.0	h	26.8 e	104.0 ode		102.1 d	5.2	3.7				
Populations initiales			29.2			97.4								

Tableau 1. Moyennes ajustées par population et par site (en gras) pour trois caractères morphologiques. Date d'épiaison (en j. à partir du 01/05191) hauteur (en cm.) fréquence des individus aristés (en %)

Les groupes de moyennes homogènes sont indiqués par des lettres.

	A			B			S		
Mode	Précocité	Hauteur	Aristation	Précocité	Hauteur	Aristation	Précocité	Hauteur	Aristation
Extensif	34.2 a	104.3 b	45.5	32.5 b	105.0 b	34.5	31.4 a	106.2 a	4.7
Intensif	33.4 b	107.3 a	50.8	32.8 a	106.2 a	37.3	30.5 b	104.6 b	6.1

Tableau 2. Moyennes ajustées par mode de culture pour les trois pools A, B et S. Les lettres distinguent les groupes significativement différents.

L'effet du mode de culture est variable selon les sites de multiplication (tableau 2). Une comparaison globale des moyennes par mode conduit cependant à des différences significatives. Pour les pools A et B, les plantes sont en moyenne plus courtes et plus précoces en mode extensif, à l'inverse de la situation observée dans le pool S.

Par rapport aux populations initiales, on constate une nette augmentation de la hauteur pour les 3 pools sur l'ensemble du réseau. Toutefois, les 2 populations PB de Châlons sont plus courtes que PBo. Pour la précocité, toutes les populations du pool B montrent un retard à l'épiaison par rapport

à PBo. Dans le pool S, 5 populations sur les 18 testées sont plus précoces que PSo. La fréquence des plantes aristées a augmenté considérablement dans de nombreuses populations des 3 pools.

Les gradients de sélection

Les estimations des variances phénotypiques sont données dans le tableau 3 et celles des gradients de sélection dans le tableau 4. Peu de différences entre PBo et les 2 populations multipliées à Toulouse et au Moulon apparaissent significatives (hauteur et nombre de grains par épillet pour Toulouse et Le Moulon et poids de 200 grains pour Toulouse).

Les vecteurs de gradient de sélection directionnelle reflètent assez bien cette situation par d'assez forts coefficients de sélection associés à ces évolutions.

Toutefois, pour le Moulon, une sélection pour la tardiveté a eu lieu bien que la différence avec PBo n'apparaisse pas significative. La précocité et le nombre de grains par épillet étant négativement corrélés dans PBo ($r = -0,23$), la sélection a été antagoniste sur ces deux caractères. Par conséquent, les pressions sélectives associées ont été fortes. La hauteur étant faiblement corrélée à ces deux caractères, un faible gradient de sélection directionnelle a suffi pour parvenir à l'état final.

Variances phénotypiques de la PBo

	Préco	Nepilt	Poi200	Nbgr/ep	Longep	Talles	Haut.
Préco	1.00	0.19	-0.28	-0.23	-0.11	-0.19	-0.09
Nepilt	0.19	1.00	0.01	0.11	0.41	0.04	0.08
Poi200	-0.28	0.01	1.00	-0.11	-0.05	-0.14	0.14
Nbgr/ep	-0.23	0.11	-0.11	1.00	0.00	-0.05	0.11
Longep	-0.11	0.41	-0.05	0.00	1.00	0.37	0.45
Nbre tal.	-0.19	0.04	-0.14	-0.05	0.37	1.00	0.03
Hauteur	-0.09	0.08	0.14	0.11	0.45	0.03	1.00

Tableau 3. Matrices des variances covariances phénotypiques

sur les populations PBo, Moulon PB extensif, Toulouse PB extensif.
 Les données sont exprimées en unités d'écart-type de la population PBo.
 Les liaisons significatives sont indiquées en gras
 Précocité : date d'épaison en jours à partir du 01/05/91.
 Poi200 : Poids de 200 grains, Nepilt : nombre d'épillets par épi, Nbgr/ep : nombre de grains par épillet, longep : longueur de l'épi, Nbre tal. : nombre de talles par plantes,

Variances phénotypiques de la population du Moulon

	Préco	Nepilt	Poi200	Nbgr/ep	Longep	Talles	Haut.
Préco	0.73	0.08	-0.21	0.15	-0.41	0.15	-0.18
Nepilt	0.08	0.70	0.06	-0.29	-0.10	0.09	0.16
Poi200	-0.21	0.06	1.13	-0.49	0.22	-0.04	0.70
Nbgr/ep	0.15	-0.29	-0.49	0.75	0.03	0.07	-0.11
Longep	-0.41	-0.10	0.22	0.03	1.01	0.20	0.43
Nbre tal.	0.15	0.09	-0.04	0.07	0.20	0.86	0.01
Hauteur	-0.18	0.16	0.70	-0.11	0.43	0.01	1.05

Variances phénotypiques de la population de Toulouse.

	Préco	Nepilt	Poi200	Nbgr/ep	Longep	Talles	Haut.
Préco	1.00	0.18	0.05	-0.09	-0.28	0.06	0.26
Nepilt	0.18	1.10	-0.28	-0.03	-0.08	0.20	-0.02
Poi200	0.05	-0.28	0.65	0.00	0.17	-0.09	0.34
Nbgr/ep	-0.09	-0.03	0.00	0.66	-0.05	-0.17	-0.08
Longep	-0.28	-0.08	0.17	-0.05	1.43	0.04	0.38
Nbre tal.	0.06	0.20	-0.09	-0.17	0.04	0.76	-0.04
Hauteur	0.26	-0.02	0.34	-0.08	0.38	-0.04	0.99

A Toulouse, la sélection la plus forte semble avoir porté sur la hauteur, la longueur de l'épi, le nombre de grains par épillet et non sur le poids de 200 grains bien que la différence avec PBo soit significativement positive. La sélection sur la hauteur aurait dû entraîner une augmentation de la taille de l'épi ($r=0,45$ dans PBo) si un fort gradient antagoniste ne s'y était opposé pour maintenir des épis assez courts avec un nombre d'épillets identique à celui de la PBo. La diminution du nombre de grains par épillet est également forte et ne semble pas liée à l'évolution d'un autre caractère mesuré. La hauteur a également entraîné une diminution du nombre de talles, bien que ce caractère n'ait pas subi de pression sélective directe. Par ailleurs, la précocité est restée stable grâce à une sélection faible.

Aucun des termes de la diagonale des deux matrices de gradients de sélection stabilisante n'est négatif. Cela signifie que les variances n'ont pas autant diminué qu'elles le devaient eu égard aux pressions directionnelles appliquées. On constate cet excès même lorsqu'elles semblent avoir diminué pour certains caractères (précocité, nombre d'épillets par épi et nombre de grains par épillet pour le **Moulon**, poids de 200 grains et nombre de grains par épillet à Toulouse).

Les corrélations du nombre d'épillets avec le nombre de grains par épillet et la longueur de l'épi sont les plus affectées dans la population du **Moulon**; elles sont plus faible ou plus négatives que dans **PBo**. A Toulouse, les relations du nombre d'épillets et de la longueur de l'épi avec la hauteur ont également été modifiées.

Discussion

Evolution des populations du réseau

Dans les trois pools, les populations montrent une différenciation nette vis-à-vis de la précocité, de la hauteur et de l'**aristation** de l'épi. Ces trois caractères morphologiques ont été soumis à des facteurs d'évolution différents.

Adaptation au milieu pour la précocité

Dans les pools A et B, l'évolution de la précocité est très liée à la localisation géographique des sites de multiplication. Plusieurs explications peuvent être avancées, l'une des plus séduisantes étant une adaptation aux conditions climatiques. Dans le sud, les plantes à cycle court arrivent à maturité plus tôt en moyenne et remplissent leurs grains en évitant un échaudage provoqué par un stress hydrique précoce. Leurs grains ont une viabilité meilleure que celle des plantes tardives et la population reste précoce en moyenne par rapport aux populations initiales. Par contre, au nord, la période végétative est plus longue et favorise les plantes tardives. Le décalage moyen de cinq jours observé entre les sites de Toulouse et de Vervins pour le pool A s'explique en partie par ce phénomène d'adaptation au climat.

Pour le pool S, l'évolution de la précocité s'explique essentiellement par les dates d'interventions humaines pour le marquage des épis.

Compétition pour la hauteur

L'augmentation générale de hauteur dans les trois pools montre que ce caractère est fortement affecté par les conditions de culture en bulks. Dans chaque isolement, des plantes de génotypes très variés sont en compétition pour des ressources limitées telles que la lumière ou l'eau. Dans ces conditions les plantes hautes exploitent mieux les ressources disponibles aux

Le Moulon	Différentielle de sélection	Gradient de sélection		Gradient de sélection stabilisante G						
		D(Z)	B	Préco	Nepilt	Poi200	Nbgr/ep	Longep	Talles	Haut.
Précocité	0.22	0.46	0.51	-0.59	0.31	0.93	0.06	0.53	0.11	
Nepilt	0.01	-0.26	-0.59	1.06	-0.36	-1.14	-1.81	0.44	0.85	
Poi200	-0.01	0.11	0.31	-0.36	0.04	-0.06	0.15	0.23	0.58	
Nbgr/ep	0.50	0.60	0.93	-1.14	-0.06	0.61	0.87	0.02	-0.18	
Longep	0.14	0.24	0.06	-1.81	0.15	0.87	1.99	-0.76	-0.82	
Nbre talles	-0.27	-0.23	0.53	0.44	0.23	0.02	-0.76	0.50	0.28	
Hauteur	0.45	0.33	0.11	0.85	0.58	-0.18	-0.82	0.28	0.40	

Toulouse	D(Z)	B	Gradient de sélection stabilisante G						
			Préco	Nepilt	Poi200	Nbgr/ep	Longep	Talles	Haut.
Précocité	-0.07	-0.30	0.96	-0.92	0.84	0.73	0.57	0.29	-0.01
Nepilt	0.09	0.38	-0.92	2.10	-1.11	-1.09	-3.10	0.96	1.43
Poi200	0.37	0.02	0.84	-1.11	0.18	0.47	0.97	-0.12	0.03
Nbgr/ep	-0.51	-0.73	0.73	-1.09	0.47	0.58	1.27	-0.21	-1.05
Longep	0.03	-0.56	0.57	-3.10	0.97	1.27	4.52	-1.65	-2.25
Nbre talles	-0.17	-0.09	0.29	0.96	-0.12	-0.21	-1.65	0.55	0.71
Hauteur	0.67	0.95	-0.01	1.43	0.03	-1.05	-2.25	0.71	1.59

Tableau 4. Différentiels de sélection, $D(Z)$, exprimés en unités d'écart-type phénotypique de la population **PBo** pour les populations **Moulon PB** extensif et Toulouse **PB** extensif, gradients de sélection directionnelle, B, et stabilisante, G, sur ces mêmes populations estimés par la méthode de Lande et Arnold.

dépend des plantes courtes. La sélection naturelle confère alors un avantage aux plantes hautes qui augmentent en fréquence dans les populations.

Les études menées sur l'orge aux USA ne montrent pas une telle évolution pour la hauteur. Celle-ci augmente également mais après une durée de multiplication assez longue d'une quinzaine de générations et de manière beaucoup moins marquée. Notre matériel comportant des gènes de nanisme en assez forte fréquence au départ (C. Pontis, comm. pers.), la différence de valeur sélective entre les génotypes nains ou demi-nains et les génotypes normaux est grande et elle est de plus très **héritable**. Par conséquent, l'évolution peut avoir lieu très rapidement. Si ces gènes avaient été absents (ou complètement fixés), l'évolution pour la hauteur n'aurait vraisemblablement pas été aussi forte.

Les différences constatées entre les populations peuvent s'interpréter comme une réponse spécifique aux conditions de compétition dans chaque isolement. Ainsi pour les pools A et B, les populations intensives sont plus hautes que les populations extensives. Le mode de culture intensif fournit aux plantes des conditions favorables d'installation, la densité de peuplement est forte et les plantes hautes sont très favorisées par la compétition. En mode extensif par contre, le peuplement est plus lâche, la compétition moins forte et les plantes courtes sont moins contre-sélectionnées.

Les différences de hauteur au niveau des sites peuvent indiquer d'autres variations sur les densités de semis, la pluviométrie et la pédologie.

Sélection indirecte pour l'aristation

On considère généralement l'aristation de l'épi comme un caractère neutre. Aussi son évolution au sein du réseau est difficile à interpréter. La dérive peut être à l'origine de certaines évolutions. Ainsi, dans le pool S, où les

populations ont généralement gardé des fréquences très faibles d'individus barbus, les deux populations de Valence présentent environ 15 % de plantes **aristées**. Or ces populations ont été réimplantées dans le réseau un an seulement avant l'expérimentation après un arrêt de quelques années, et ce à partir d'un échantillon très réduit de grains. Pour ces populations, la dérive a pu jouer un très grand rôle.

D'autre part, la sélection inconsciente des épis barbus (rares dans les isolements) lors du repérage des épis mâles stériles explique probablement la légère augmentation de fréquence dans les autres populations de PS.

L'augmentation générale de l'**aristation** dans le pool B par rapport à **PBo** et la tendance observée chez PA (la faible taille de l'échantillon de **PAo** testé rend les comparaisons peu fiables) ne peut être justifiée par la simple dérive. Si un avantage sélectif direct pour les plantes barbues ne peut être exclu, l'hypothèse la plus vraisemblable est la liaison avec un caractère sélectionné, soit par linkage soit par un déséquilibre entraîné par la sélection naturelle. L'**aristation** n'est pas significativement liée à la précocité ou à la hauteur dans **PBo**. Par contre, dans 6 populations l'**aristation** est liée à la hauteur ; dans 5 cas les plantes barbues sont plus hautes (jusqu'à 9 cm chez Vervins PA intensif). Dans 4 populations, elle est liée à la précocité, les plantes barbues étant plus précoces dans 3 cas. La sélection indirecte de l'**aristation** a pu avoir lieu dans ces populations par entraînement vis à vis de la hauteur ou de la précocité. D'autres caractères, en rapport avec le rendement ou les résistances aux maladies par exemple, peuvent être envisagés pour expliquer cette sélection indirecte.

Evolution multicaractère

Tout d'abord, il faut rappeler que la validité des gradients de sélection dépend étroitement de la qualité de la détermination des valeurs de la population initiale, surtout en ce qui concerne sa matrice des variances phénotypiques, toutes les évolutions étant interprétées à partir de cet état initial de la variabilité. De plus, plusieurs hypothèses sont requises. Les caractères mesurés doivent expliquer la totalité de la fitness ou doivent être indépendants d'autres critères non évalués et impliqués dans la fitness comme les résistances aux maladies par exemple. Ensuite, il faut supposer que les descendants observés sont un échantillon représentatif de la sous-population sélectionnée chez leur parents, c'est-à-dire qu'ils en descendent sans recombinaison. Dans notre cas, il semble que l'**allogamie** résiduelle, qui n'est pas négligeable au moins pour le **Moulon** (résultats non publiés) ainsi que le résidu d'hétérozygotes dans la population **PBo** aient permis une redistribution de la variabilité chez les descendants. Ceci peut expliquer en partie que les variances n'aient pas autant diminué que prévu compte tenu de l'évolution observée dans les deux populations étudiées.

La variabilité exprimée dans l'expérimentation du **Moulon** n'est pas celle qui s'exprime à Toulouse au sein de bulks, mais elle reflète la projection de cette variabilité dans d'autres conditions de culture. Par exemple, la diminution observée du nombre de grains par épillet de la population de Toulouse ne veut pas dire que cette dernière a une mauvaise fertilité lorsqu'elle est cultivée à Toulouse, cela signifie qu'un certain nombre de gènes ont évolué dans cette population sous l'effet de la sélection et que

cela se traduit au **Moulon** par une diminution de fertilité des épis. Les gradients de sélection doivent donc plutôt être envisagés comme ceux qui se seraient exercés au **Moulon** sur des plantes isolées de la population **PBo** pour parvenir à l'état des populations étudiées. De ce point de vue, ils doivent être considérés comme des matrices de passage d'un état à un autre.

Toutefois, si l'on admet que la population **PBo** a été correctement estimée au **Moulon** et que les modifications observées dans cette expérimentation sont corrélatives aux pressions sélectives effectivement exercées dans les isolements, la méthode des gradients met en évidence que les forces mises en oeuvre par la sélection naturelle sont complexes, que les plantes sont soumises à des sélections antagonistes pour plusieurs caractères et que quelques différences significatives s'expliquent essentiellement par entraînement. De plus, ces forces diffèrent en intensité et en direction selon les sites. Les caractères sélectionnés semblent principalement liés à deux grandes fonctions, à savoir l'aptitude à la compétition par la sélection directe des plantes hautes et le maintien des caractéristiques de productivité de l'épi qui se manifeste par des stratégies différentes selon les sites. Au **Moulon**, elle passe par une augmentation du nombre de grains par épillet, due en partie à la tardiveté moyenne des plantes. A Toulouse, malgré l'augmentation marquée de la taille des plantes, une sélection antagoniste a maintenu des épis courts, avec un nombre d'épillets assez grand.

Cette sélection a entraîné une modification de la structuration de la variabilité au sein des populations. Les relations entre les caractères changent, certaines variances s'épuisent. Il est donc probable que la différenciation du réseau connaisse plusieurs phases en fonction de cette évolution. Les gradients de sélection peuvent évoluer et la fitness d'un individu peut changer de forme au fur et à mesure des générations. La hauteur des plantes, qui en est une composante essentielle dans les premières années, verra son rôle s'amoinrir lorsque les gènes de nanisme deviendront rares dans les populations. D'autres caractères prendront alors une importance plus grande.

Conclusions

Cette expérimentation confirme les premiers résultats obtenus sur ce programme de gestion dynamique de la variabilité. Elle met en évidence qu'une certaine variabilité est apparue entre les populations et elle montre la diversité des facteurs évolutifs mis en jeu. Tout d'abord, une adaptation aux conditions climatiques locales a joué un rôle dans l'évolution de la précocité. Ensuite, la compétition entre génotypes, variable selon les conditions de culture locales, a favorisé l'augmentation de la taille, catalysée par la présence des gènes de nanisme. Enfin, dans le cas de l'**aristation**, la dérive génétique a abouti à différencier les populations de Valence. L'ensemble de ces facteurs évolutifs interagissent pour déterminer l'orientation prise par une population dans un environnement donné.

D'autre part, la sélection agit de manière complexe sur de nombreux caractères et remodèle la structuration de la variabilité. La gamme de milieux étant large sur l'ensemble du réseau, les gradients de sélection varient ainsi

d'un site à l'autre et ils ont permis de maintenir globalement sur le réseau une part de la variabilité qui aurait été perdue si les populations initiales avaient été maintenues dans un site unique.

Des résultats comparables ont été trouvés sur les populations composites d'orge aux Etats-Unis. Des combinaisons **génotypiques** sur plusieurs loci **d'estérases** sont spécifiques de certains environnements et se retrouvent majoritaires après quelques années de multiplication quelles que soient les perturbations apportées au système (Luckett et Edwards, 1986). Il semble donc possible d'utiliser la variabilité des milieux pour gérer une part de la variabilité génétique en adaptant des individus à des environnements différents, comme cela a été proposé au départ de ce programme.

Une méthode de gestion dynamique de la variabilité est envisageable sur ces bases à condition de pouvoir maîtriser **certaines** évolutions défavorables comme l'augmentation de la taille des plantes et la disparition des gènes de nanisme. En conditions de faible compétition, les plantes courtes peuvent exprimer un potentiel de production de grains égal voire supérieur à celui des plantes hautes et un équilibre avec des individus de grande taille est possible.

D'autres aménagements sont à réaliser avant qu'un schéma de ce type soit opérationnel. Il sera nécessaire de déterminer les flux de gènes à effectuer entre les populations pour permettre aux populations de continuer à s'adapter. Ces flux sont indispensables pour restituer à une population les gènes qui seraient favorables dans ses conditions de milieu et qu'elle aurait perdus lors de phases de sélection antérieures par dérive. Ces gènes peuvent être présents, au moins **transitoirement**, dans d'autres populations où ils sont neutres ou dans lesquelles ils ont été entraînés par sélection. Une migration faible au sein du réseau peut permettre de les transférer dans un site où ils seront maintenus. Par contre, si cette migration est trop forte, elle risque de déstabiliser les génotypes déjà adaptés localement.

A l'avenir, il sera intéressant de cumuler les avantages de la conservation en banque de gènes et ceux de la gestion dynamique en milieu naturel dans une politique intégrée des ressources génétiques (Allard 1970, **Pernès** 1984). Les intérêts de cette gestion intégrée sont multiples. La diminution de la charge de conservation au niveau des banques de gènes permet une meilleure qualité de l'évaluation et du maintien de la core collection. Le placement des génotypes surnuméraires de la collection de réserve dans un réseau de multiplication permet un maintien à peu près certain de leurs gènes à moindre frais, même si une part de l'information **génotypique** est perdue. Enfin, il est possible de réaliser une préadaptation de matériel exotique à des conditions de culture particulières. Un réseau de nature internationale permettrait la prise en compte d'un très grand nombre de milieux différents et assurerait le maintien d'un grand nombre de gènes, neutres ou non.

Remerciements

Nous tenons à remercier spécialement MM. les professeurs **Gallais** et **Gouyon** en tant qu'initiateurs et responsables de ce programme ainsi que **J.P. Henry** et **P. Brabant** pour leur aide et leurs précieux commentaires tout au long de cette étude.

Nous remercions également pour leur support sur le terrain MM. Oulié, Sarrafi, Thomas, Laloy, Martineau, Loubradou, Dufour, Roger, Lévêque, Mignon, Seyves, Maître et Tardivon.

Ce travail a été soutenu par l'Institut National de la Recherche Agronomique.

Bibliographie

- ALLARD R.W., 1970 — Population structure and sampling methods. *In Genetic resources in plants*. Ed. O.H Frankel and E. Bennett : 97-118.
- ALLARD R.W., 1988 — Genetic changes associated with the evolution of **adaptedness** in cultivated plants and their wild progenitors. *J. Hered.*, 79 : 25-238.
- ALLARD R.W., 1990 — The genetics of host-pathogen **coevolution**. Implication for genetic resources conservation. *J. Hered.*, 81 : 1-6.
- BROWN A.H.D., 1989 — The case for **core-collections**. In A.H.D Brown, O.H. Frankel, D.R. Marshall & J.T. Williams (eds). *The use of plant genetic resources*. University Press, Cambridge. : 136-156.
- FRANKEL O.H., 1984 — Genetic perspectives of **germplasm** conservation. *In Genetic manipulation : Impact on man and society*. p. 161-170, Arber W. Limensee K., Peacock W.J. & Starlinger P. (eds). University Press, Cambridge.
- HAWKES J.G., 1991 — The importance of the genetic resources in plant breeding. *Biol. J. Linn. Soc.*, 43 : 3-10.
- HENRY J.P., PONTIS C., DAVID J., GOUYON P.H., 1991 — An experiment on dynamic conservation of genetic resources with **metapopulations**. In A. Seitz & V. Loeschcke (eds). *Species conservation : A population-biological approach*. Birkhäuser, Basel : 185-198.
- LANDE R., 1979 — Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain : body size **allometry**. *Evolution*, 33 : 402-416.
- LANDE R., ARNOLD S.J., 1983 — The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37 : 1210-1226.
- LUCKETT D.J., EDWARDS K.J.R., 1986 — Esterase genes in parallel composite cross barley populations. *Genetics*, 114 : 289-302.
- PERNÈS J., 1984 — *Gestion des ressources génétiques des plantes*. Tome 2. Technique et Documentation. Lavoisier : 198-202.
- PICARD E., 1984 — Contribution à l'étude de l'hérédité et de l'utilisation en sélection de l'**haplodiploïdisation** par **androgenèse** in vitro chez une céréale autogame *Triticum aestivum* L. Thèse d'état n° 2902. Université Paris Sud.
- THOMAS G., ROUSSET M., PICHON M., TROTTET M., DOUSSINAULT G., PICARD E., 1991 — Méthodologie de l'amélioration du Blé tendre (*Triticum aestivum* L.). I. Création par croisements et analyse d'une population artificielle à 16 parents, base de cette étude méthodologique. *Agronomie*, 11 : 359-368.
- SHANDS H.L., 1990 — Plant genetic resources conservation : the role of the gene bank in delivering useful genetic materials to the research scientist. *J. Hered.*, 81 : 7-10.

Structuration de la variabilité génétique du pin maritime dans l'ensemble de son aire naturelle. Hypothèses explicatrices

Nasser **BAHRMAN**, Philippe **BARADAT**, Rémy **PETIT** *

Résumé: L'aire naturelle du pin maritime est limitée à la partie occidentale du Bassin méditerranéen. Elle concerne la France continentale (essentiellement l'Aquitaine et les départements du Sud-Est), la Corse, l'Espagne, le Portugal, l'Italie continentale (Ligurie et Toscane) et insulaire (Sardaigne, île de **Pantelleria**), le Maroc et la Tunisie.

La structuration à grande échelle de la variabilité génétique est due conjointement à la sélection naturelle, aux effets de dérive génétique liés notamment aux glaciations du Quaternaire ainsi qu'à l'action plus récente de l'homme. Le recoupement des données génétiques avec des éléments palynologiques, **anthracologiques**, **paléoclimatiques** et historiques a permis de construire un scénario de différenciation de l'espèce sur 3 millions d'années. Des caractères typiquement influencés par la sélection naturelle (liés à la forme et à la croissance) donnent une structuration globale de la variabilité voisine de celle obtenue à partir de gènes *a priori* plus neutres (terpènes, **isoenzymes**, protéines totales).

Mots-clés: pin maritime, *Pinus*, sélection, gènes neutres, palynologie, **anthracologie**, terpènes, **isoenzymes**, protéines totales.

Abstract : Natural area of maritime Pine is restricted to the occidental part of Mediterranean basin. Concerned countries and regions are continental France (mainly Aquitaine and **south-eastern** departments), Corsica, Spain, Portugal, continental Italy (Liguria and Tuscany), Italian islands (Sardinia and **Pantelleria**), Morocco and Tunisia.

Range-wide structuration of genetic variability is explained both by natural selection, genetic drift, caused to a great extent by quaternary glaciations, and more recent human influence. Combination of genetic data with informations from **palynology**, **anthracology**, **paleoclimatology** and history allowed to build-up a scenario of **differentiation** of the species since 3 millions years.

Traits typically influenced by natural selection (in relation with shape and growth) display an average structuration of variability close to the structuration obtained from *a priori* more neutral genes (**terpenes**, **isoenzymes**, total proteins).

Key words : maritime pine, *Pinus*, selection, neutral genes, **palynology**, **anthracology**, **terpenes**, **isoenzymes**, total proteins.

* Laboratoire de Génétique et **Amélioration** des arbres forestiers de Bordeaux-Cestas (INRA), BP 45 **Gazinet**, **Pierréton** 33610 Cestas, France.

Introduction

Chez les espèces résineuses, le profil terpénique permet, à condition de respecter des règles strictes d'échantillonnage, d'obtenir une caractérisation des individus et des populations parfaitement indépendante de l'âge des arbres ou de la station (Bernard-Dagan *et al.*, 1971, Baradat et Yazdani, 1988). L'analyse du profil terpénique est d'ailleurs largement utilisée pour caractériser la variabilité géographique et la structure génétique des populations chez de très nombreuses espèces forestières appartenant à des genres variés, le genre *Pinus* étant néanmoins le mieux représenté : le pin d'Elliott (Gansel et Squillace, 1976), le pin Lodgepole (Forrest, 1979), le pin maritime (Baradat *et al.*, 1979 ; Baradat et Marpeau, 1988), le pin sylvestre (Forrest, 1979, 1980 ; Yazdani *et al.*, 1985 ; Yazdani et Nilsson, 1986), le pin d'Alep (Schiller et Grunwald, 1987 ; Baradat *et al.*, 1989), le pin noir (Gerber, 1989, Costa, 1992), les cyprès (Yani *et al.*, 1989, Schiller, 1990), les sapins (Moreau, 1989 ; Beyaut, 1990 ; Fady, 1990), le Douglas (Von Rudloff, 1973) pour ne citer que les principales espèces étudiées. La puissance des terpènes pour décrire la variabilité géographique a pu être mise à profit pour élaborer des tests variétaux : sur pin maritime (Baradat et Marpeau, 1988) et sur pin noir (Costa, 1992). Cette technique a aussi été étendue à l'identification de clones chez le Douglas (Bastien et Marpeau, 1990). Müller-Starck *et al.* (1991), Baradat *et al.* (1991) ont réalisé une synthèse sur l'apport des diverses classes de gènes marqueurs à la connaissance de la variabilité génétique des espèces forestières européennes. Ces auteurs font ressortir la bonne adéquation des gènes contrôlant la synthèse des métabolites secondaires, terpènes et polyphénols, pour l'étude de la variabilité géographique à grande échelle, les isoenzymes étant mieux adaptés pour les recherches portant sur la structure des populations. L'interprétation du déterminisme génétique des profils terpéniques doit toutefois être prudente à cause des auto-corrélations entre données exprimées en pourcentage (Birks et Kownski, 1988).

Si, en règle générale, l'expression du génotype pour le profil terpénique est indépendante des effets du milieu, il en va autrement dans certains cas extrêmes. Ainsi, il a été montré chez le pin maritime qu'un froid intense pouvait entraîner une synthèse massive d'un sesquiterpène, le germacrène, chez des arbres de provenances portugaises ou galicienne (Marpeau *et al.*, 1989b). Ce sesquiterpène n'est normalement synthétisé qu'en faible quantité chez le pin maritime (moins de 2 % des terpènes totaux). Par ailleurs, des blessures au niveau du tronc ou des branches (attaques d'insectes notamment), peuvent entraîner une variation significative de la composition terpénique de l'oléorésine du cortex (Marpeau *et al.*, 1989a). Toutefois, il est facile de s'affranchir, lors d'un échantillonnage, de ces sources de biais par le choix des rameaux (les effets des blessures sont très localisés) ou en écartant tous les arbres présentant un stress quelconque.

Le caractère de quasi-neutralité des gènes contrôlant la biosynthèse des composés terpéniques est loin de faire l'unanimité auprès des chercheurs et l'on évoque souvent un lien entre profil terpénique et sensibilité aux attaques d'insectes (Li et Adams, 1989). Cependant, la même présomption de non neutralité peut s'appliquer aux isoenzymes, particulièrement aux peroxydases qui interviennent dans la lignification ou aux déshydrogénases qui peuvent

influer sur la résistance à l'anoxie racinaire. De plus, comme le remarquent Bush et Smouse (1991), des gènes neutres peuvent subir des effets de sélection indirecte, par le jeu de déséquilibre de linkage avec des gènes non neutres et ceci est vrai pour ceux contrôlant les isoenzymes comme pour ceux qui relèvent d'autres classes de marqueurs. Les protéines totales et, particulièrement, celles qui se traduisent en électrophorèse bidimensionnelle par des spots à effet quantitatif (Bahrman et Damerval, 1989), peuvent également être suspectées du point de vue de leur qualité de marqueurs neutres. En fait, le pouvoir discriminant des diverses classes de marqueurs au niveau de l'ensemble de l'aire naturelle d'une espèce peut être dû au moins autant à leur caractère « conservatif » qu'à leur plus ou moins grande sensibilité à la sélection naturelle (Gregorius et Baradat, 1991). Les marqueurs les plus conservatifs, dans le temps et dans l'espace, sont ceux qui subissent les plus faibles taux de mutations efficaces (conduisant à des fonctionnalités nouvelles). On conçoit que des métabolites secondaires, issus de chaînes de biosynthèse complexes et ramifiées, avec des effets d'épistasie multiples, soient des marqueurs très conservatifs. Par ailleurs, il est peu vraisemblable qu'ils puissent à la fois être très sensibles à la sélection naturelle et présenter un polymorphisme intra-population élevé, sauf en présence de flux géniques importants entre populations. *A fortiori*, une grande sensibilité à la sélection naturelle est peu compatible avec des fréquences génotypiques intra-population en accord avec l'équilibre panmictique. Or, le pin maritime se révèle, sur la base des gènes contrôlant la synthèse des terpènes, largement panmictique sur l'ensemble de son aire naturelle (Baradat et Marpeau, 1988). En effet ces auteurs ont estimé à seulement 12 le nombre d'écartés réels à l'équilibre panmictique sur 348 combinaisons peuplement/locus testées (au risque global de 5 %). Se fondant sur une large revue bibliographique, Hanover (1991) conclut à une relative neutralité des marqueurs terpéniques chez les arbres forestiers.

Des conclusions d'ordre phylogénétique postulent bien évidemment la quasi-neutralité des marqueurs utilisés pour décrire la variabilité géographique. Si cette condition n'est pas réalisée, les ressemblances constatées entre populations peuvent traduire non pas une communauté d'origine mais de simples effets de convergence liés à des pressions de sélection semblables.

En l'absence de preuve directe et indiscutable de la neutralité des gènes utilisés pour rendre compte de la structuration de la variabilité d'une espèce, une technique empirique pour valider des conclusions d'ordre phylogénétique est la suivante : comparer les similarités entre populations en utilisant des classes de marqueurs très différentes. Les résultats convergents pourront alors raisonnablement être interprétés en termes neutralistes. Ce type d'interprétation serait erroné si les différentes classes de marqueurs réagissaient de façon similaire à la sélection naturelle. Il en serait de même si les fréquences alléliques entre classes étaient corrélées par le jeu de forts déséquilibres de linkage. Ces deux possibilités d'erreur sont très improbables si le nombre de locus en ségrégation est élevé pour chaque classe de marqueurs ou si les caractères exprimés sont physiologiquement indépendants.

Nous avons donc cherché à valider selon cette méthode l'interprétation neutraliste de la variabilité géographique du pin maritime pour les profils terpéniques, pour lesquels un bon échantillonnage de l'ensemble de l'aire naturelle a été réalisé.

Scénario de la différenciation fondé sur la structure de la variabilité géographique selon des marqueurs terpéniques

Le pin maritime est une espèce dont l'aire naturelle est confinée sur la partie occidentale du Bassin méditerranéen. Sur le continent européen, cette aire est répartie dans 4 pays : la France (Aquitaine, Var, Alpes maritimes et Corse), l'Italie (Ligurie, Toscane, nord de la Sardaigne et île de **Pantelleria**), l'Espagne (Vieille Castille, Galice et Monts Cantabriques à l'Ouest, pied des Monts Ibériques, Sierra de Teruel, provinces de la Manche, de Murcie et Andalousie à l'Est), et enfin, le Portugal (surtout au nord de la vallée du Tage, mais également à l'extrême Sud, dans la Serra de **Monchique**). Au Maghreb, l'espèce se rencontre à l'état naturel dans 3 pays : le Maroc (Rif occidental, Rif oriental, Moyen Atlas et limite du Haut Atlas), l'Algérie (région de Bone Oran) et la Tunisie (forêt d'Ain **Baccouch**, au sud de Tabarka).

Il est possible de tenter d'élaborer un scénario de la différenciation du pin maritime sur 3 millions d'années, c'est à dire depuis la fin du Pliocène. Les plus anciens fossiles connus de l'espèce (Teixeira, 1945) datent en effet de cette époque. Dans ce scénario, les effets anciens dus à l'action de l'homme ne doivent pas être oubliés. Ce type d'action, dû à la domestication ou à d'autres causes, a pu être démontré sur beaucoup d'espèces **circum-méditerranéennes**, par exemple *Castanea sativa* (Frascaria, 1991), *Pinus halepensis* (Schiller et Grunwald, 1987) ou *Cupressus sempervirens* (Schiller, 1990).

Echantillonnage réalisé et traitement **biométrique**

Cette partie du travail a été réalisée par **Baradat et Marpeau** (1988). La description de la variabilité géographique de l'espèce a été établie par les fréquences conjointes de 6 allèles contrôlant la biosynthèse de 4 **monoterpènes** et 2 **sesquiterpènes**. Les échantillons, prélevés sur 105 peuplement de l'ensemble de l'aire naturelle, ont été initialement répartis en 36 zones géographiques élémentaires (Fig. 1). Dans chaque peuplement, 30 arbres au moins ont été échantillonnés. Les chromatographies en phase gazeuse permettant de doser les terpènes ont porté sur l'**oléorésine** du cortex de jeunes rameaux d'arbres de plus de 10 ans (prélèvements *in situ* ou en plantations comparatives). A partir des données élémentaires (les 6 fréquences géniques par peuplement) a été réalisée une analyse discriminante suivie d'une représentation en **dendrogramme** des similarités issues des distances de **Mahalanobis** (algorithme d'agglomération à lien moyen : **Sneath et Sokal**, 1973). Pour cette analyse, le nombre de populations a été ramené à 18 par regroupement des zones géographiques élémentaires voisines et génétiquement homogènes (Tableau 1). Chaque zone est ainsi représentée par 6 peuplements en moyenne. La fréquence de l'allèle de richesse en chaque terpène a été calculée pour chacune des 36 zones géographiques élémentaires. Les gradients de fréquence constatés au niveau de certaines portions de l'aire naturelle ont été interprétés en terme de flux génique (migrations plus ou moins récentes).

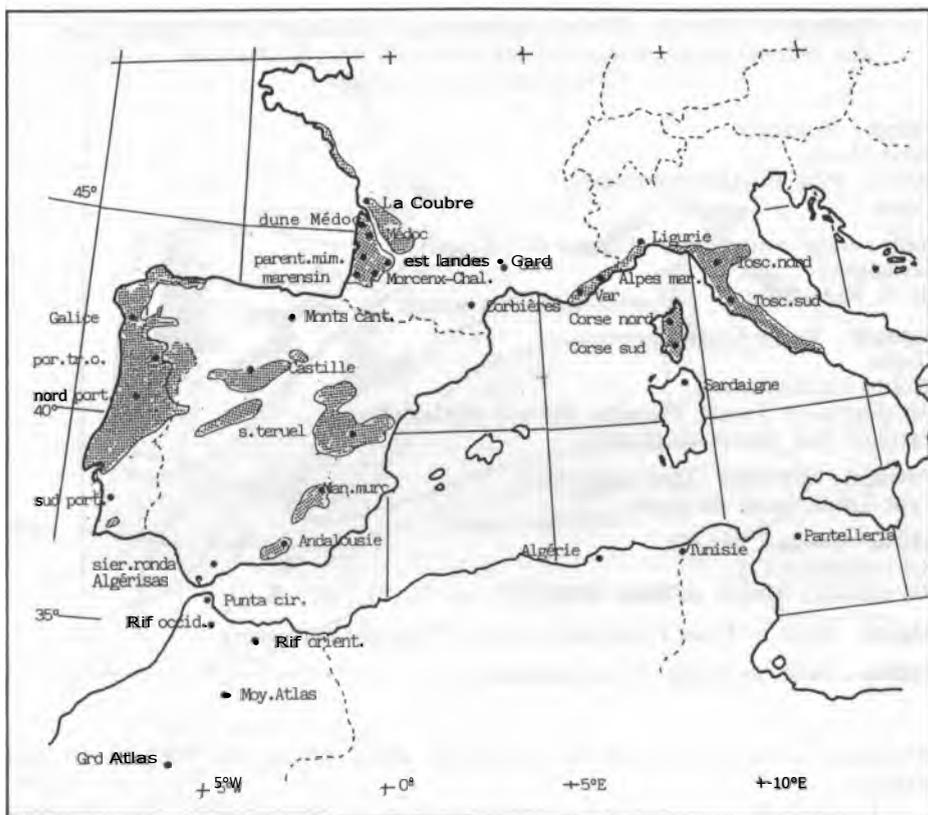


Fig. 1. — Positions des 36 zones géographiques élémentaires correspondant aux 105 peuplements échantillonnés dans l'aire naturelle du pin maritime.

Prise en compte des informations paléoclimatiques, palynologiques, anthracologiques et historiques

Une revue bibliographique exhaustive a été entreprise pour dater les traces fossiles du pin maritime sur l'ensemble de son aire naturelle (pollen et bois fossiles). La liste complète des références est donnée par Baradat et Marpeau (1988). Les dates obtenues ont été situées par rapport aux grands événements géologiques (par exemple, formation du détroit de Gibraltar au début du Quaternaire) ou climatiques (notamment les périodes glaciaires les plus récentes). Les dates sont reportées sur la figure 3 qui résume le scénario de différenciation du pin maritime depuis 3 millions d'années. Quelques exemples des résultats obtenus sont commentés ci-dessous.

Résultats commentés

La figure 2 (b) donne le dendrogramme des similarités dont le principe de réalisation a été décrit précédemment. Ce dendrogramme correspond aux 18 zones géographiques énumérées dans le tableau 1. On constate une

Tableau 1 : Liste des 18 zones géographiques obtenues après regroupement des 36 zones géographiques élémentaires (Rif oriental marocain et Algérie forment une zone homogène).

France : Aquitaine

dune Médoc

Sud-Est (Var et Alpes-maritimes)

Corse

Italie : Italie continentale (Ligurie et Toscane)

Sardaigne

Ile de **Pantelleria**

Espagne : Vieille-Castille

Galice

Monts Cantabriques

Est (Sierra de Teruel, Manche, Murcie, Andalousie)

Extrême Sud (Sierra de Ronda)

Portugal : Nord-Est (**Tras-os-Montes**)

Type Leiria (reste du pays)

Maroc : Punta Cirés (1)

Rif occidental (2)

Rif oriental, Moyen et Haut Atlas (3)

Algérie : Bone — Oran (homogène avec le 3e groupe marocain)

Tunisie : Tabarka (Forêt d'Ain **Baccouch**)

structuration très nette de la variabilité géographique de l'espèce en trois groupes :

- Un groupe « atlantique », constitué par les peuplements d'Aquitaine et de l'ouest de la Péninsule Ibérique,
- Un groupe « maghrébin », constitué des peuplements du Maroc, d'Algérie et de Tunisie, mais aussi de ceux de la Sierra de Ronda, à l'extrême sud de l'Espagne et de l'île de **Pantelleria**,
- Un groupe « **périméditerranéen** », enfin, intermédiaire entre les deux précédents. qui comprend les peuplements du sud-est de la France, Corse comprise, de l'est de l'Espagne, de l'Italie continentale et de la Sardaigne. La pointe nord du Maroc, Punta Cirés, se rattache à ce groupe.

Les contours des portions de l'aire naturelle correspondant à ces trois groupes sont indiqués sur la figure 2 (a).

La figure 3 donne l'interprétation évolutive de l'ensemble des informations disponibles, de nature génétique, **paléoclimatique**, palynologique, **anthracologique** et historique. Les informations génétiques comprennent bien entendu les gradients de fréquences géniques, indices de flux géniques, et la matrice de distances entre populations qui ne peut être donnée ici faute de place.

De façon très schématique, trois grandes phases peuvent être distinguées. Une phase initiale s'étendant depuis l'origine de l'espèce jusqu'au maximum de glaciations du Quaternaire, à — 35 000 ans (**Pléniglaciaire** ou Würm III). Au cours de cette phase, le pin maritime aurait colonisé le Maghreb avant la formation du détroit de Gibraltar et migré vers le nord de la Péninsule Ibérique selon deux « branches » principales (Ouest et Est). A cette époque, la Péninsule Italienne et l'Aquitaine auraient été colonisées. Toutefois, les

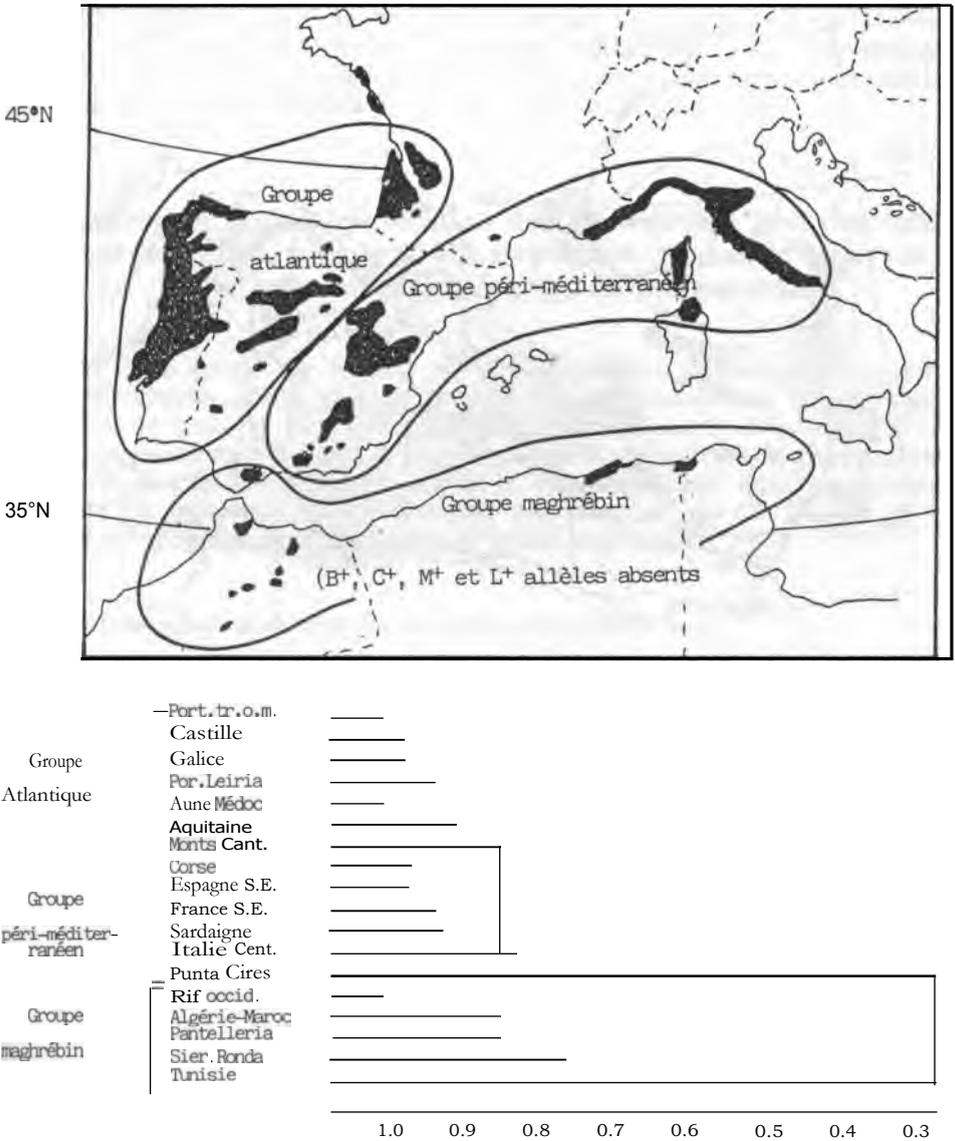


Fig. 2. — (a) Contours des zones correspondant aux grands groupes géographiques du pin maritime. (b) Structuration de la variabilité géographique par les fréquences conjointes de 6 allèles de richesse en terpènes.

documents fossiles concernant cette période n'existent qu'en Dordogne (— 17 000 ans, ce qui correspond au Magdalénien). Après une période où l'espèce, très thermophile, ne subsiste que dans des zones refuges (Espagne, Italie du Sud...), l'espèce recolonise le territoire perdu dans la partie européenne de son aire, à partir du Boréal (— 9 000 à — 8 000 ans). De cette époque date l'arrivée massive du pin maritime sur le littoral aquitain comme l'attestent des relevés palynologiques réalisés dans les tourbières du Médoc

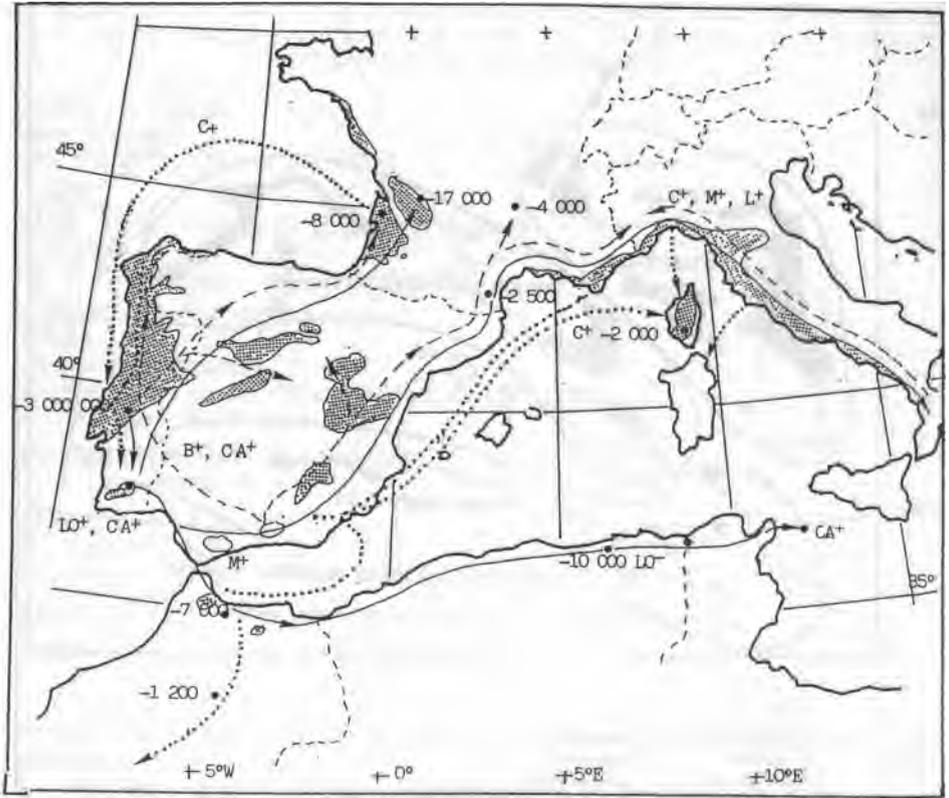


Fig. 3. — Scénario de la différenciation génétique déduit de la structuration de la variabilité géographique du profil terpénique et d'informations externes.

Légende : migrations à l'époque historique, d'origine humaine.

----- migrations naturelles postérieures à Würm III

_____ migrations naturelles depuis la fin du Pliocène jusqu'à Würm III
(- 35 000 ans)

* datation de vestiges fossiles (charbon ou pollen)

B+, C+, M+, L+, LO+, LO-, Ca+ : allèles dont la fréquence augmente dans le sens de migration des populations.

(Paquereau, 1964). Enfin la troisième phase de migration, beaucoup plus récente, est due à l'intervention humaine. Un exemple particulièrement net est l'extension du pin maritime du Rif au Moyen Atlas qui correspond précisément à la conquête arabe (VIII^{ème} siècle) et à la réduction de l'importance du cèdre. Ces évolutions des deux espèces ont été établies et datées à partir de leurs diagrammes polliniques (Reille, 1976). Un autre exemple est celui du Portugal où les données génétiques recourent exactement les renseignements d'ordre historique et sylvicole : maintien de la race locale dans le Nord-Est du pays (Tras-os-Montes), région où la régénération naturelle des peuplements de pin maritime est la règle. Par ailleurs, diffusion dans tous le reste du pays du « type Leiria », vraisemblablement issu d'une ancienne *introgression* de la race locale et de peuplements d'origine aquitaine issus de graine importée (Scott, 1962). On sait en effet, que la grande

pineraie de Leiria, située au Nord de Lisbonne a, depuis la fin du **Moyen-Age** jusqu'à nos jours, fourni la graine utilisée pour les reboisements artificiels. Pour le profil terpénique, le « type Leiria » est bien intermédiaire entre le « type **Tras-os-Montes** » et le « type aquitain ».

Comparaison de la structuration de la variabilité géographique du pin maritime pour le profil terpénique avec celle observée pour trois autres catégories de marqueurs

Dans cette partie du travail ont été utilisés les résultats des auteurs suivants : Guyon (1980) traitant de caractères physiologiques, de croissance et de forme mesurés en plantation comparative, Petit (1988), interprétant des données **isoenzymatiques** et Bahrman (1989) utilisant des électrophorèses bidimensionnelles de protéines totales. L'échantillonnage de zones géographiques est beaucoup moins complet que dans le cas de l'étude de la variabilité géographique fondée sur le profil terpénique.

Echantillonnage réalisé avec les nouveaux marqueurs

Le nombre de peuplements représentés est de 12 (cas des marqueurs quantitatifs, de croissance et de forme) ou 7 (cas des **isoenzymes** ou des protéines totales). Le tableau 2 donne, pour chaque catégorie de marqueurs, selon la même terminologie que dans le tableau 1, les zones géographiques représentées, ainsi que le nombre de peuplements représentant chaque zone.

Tableau 2 : Zones géographiques représentées dans les études portant sur les nouveaux marqueurs (physiologiques, de croissance et de forme : marqueurs *pcf*, *isoenzymatiques* : marqueurs *iso*, *et* protéines totales : marqueurs *pt*).

	Marqueurs <i>pcf</i>	Marqueurs <i>iso</i>	Marqueurs <i>pt</i>
France :			
Aquitaine	2	1	1
Sud-Est (Var)	1	0	0
Corse	3	1	1
Italie :			
Ligurie-Toscane	2	1	1
Sardaigne	0	1	1
Espagne :			
Galice	1	0	0
Est et Sud-Est	2	1	1
Portugal :			
Type Leiria	1	1	1
Maroc :			
Rif Occidental	1	0	0
Moyen-Atlas	2	1	1
Tunisie :			
Tabarka	1	0	0
Nb total peuplements	16	7	7

Caractères étudiés et traitements biométriques

En ce qui concerne le premier groupe de marqueurs, les caractères quantitatifs (mesures en plantation comparative), on a retenu les 6 données suivantes observées à l'âge de 9 ans depuis la graine : la hauteur totale, le degré de **polycyclisme** sur les 6 dernières années (rapport de la longueur cumulée des pousses secondaires à celle des pousses totales), l'écart angulaire à la verticalité basale, le degré de dominance apicale sur 6 ans (rapport de la longueur cumulée des pousses principales à celles d'un verticille latéral de 6 ans), l'angle d'insertion de la plus grosse branche et, enfin, le taux de décroissance en circonférence du tronc. Le nombre d'arbres mesurés par peuplement est assez constant (entre 37 et 40).

Pour les **isoenzymes**, les fréquences **alléliques** ont été déterminées pour 10 loci polymorphes. Un total de 220 graines par population ont été analysées. Les estimations de fréquences **alléliques** ont porté sur l'ensemble des pools **gamétiques** mâle et femelle pour 2 peuplements : **Fontanin** (Ligurie) et **Monte Pino** (Sardaigne). Les données ont été obtenues par analyse conjointe de l'endosperme haploïde et de l'embryon diploïde. Pour les 5 autres peuplements, seul le pool **gamétique** femelle a été pris en compte (analyses d'endospermes seulement).

Pour ce qui est des protéines totales, seules des analyses d'endospermes ont été effectuées (électrophorèses bidimensionnelles). Parmi les spots identifiés, les 320 les plus polymorphes ont été retenus. Ils correspondaient à des gènes de structure (spots à variation qualitative) ou de régulation (spots à variation quantitative). Compte tenu de la longueur et, surtout, du temps de dépouillement des électrophorèses, chaque peuplement a été représenté par 6 graines seulement.

Les traitements **biométriques** retenus pour la comparaison des populations ont été les suivants :

(a) Pour les caractères quantitatifs, observés en plantation comparative, une analyse discriminante portant sur les effets population ajustés à l'effet bloc.

(b) Pour les caractères qualitatifs (**isoenzymes** et protéines totales), une analyse des correspondances permettant de générer des variables **pseudo-quantitatives** (coordonnées de chaque analyse sur les axes expliquant 95 % au moins de l'inertie totale). Cette première analyse a été suivie d'une analyse discriminante portant sur ces coordonnées.

Résultats

Les résultats obtenus ne sont rigoureusement comparables qu'en ce qui concerne les marqueurs protéiques, les peuplements étudiés étant, dans ce cas, exactement les mêmes. Par contre, l'échantillonnage réalisé pour les marqueurs terpéniques et pour les caractères observés en plantation comparative n'est pas le même : les peuplements ne se correspondent pas exactement. Chaque zone géographique est par ailleurs beaucoup mieux représentée pour la première catégorie de marqueurs. Ces remarques sont encore plus vraies si l'on compare l'échantillonnage réalisé pour les marqueurs protéiques d'une part et les marqueurs terpéniques d'autre part. Par ailleurs, si les

données de base sont des fréquences **alléliques** (cas des terpènes) ou des grandeurs étroitement liées à ces fréquences (cas des marqueurs protéiques), les caractères quantitatifs mesurés en plantation comparative sont en rapport avec les fréquences **génomiques** aux différents locus qui contrôlent leur expression.

Compte tenu de ces réserves, une comparaison ne peut être réalisée entre les structurations obtenues par les différents marqueurs que pour les grandes tendances. Cette précaution s'impose encore plus si l'on considère que, pour les marqueurs protéiques, chaque zone géographique est représentée par seulement un peuplement et, dans le cas des protéines totales, par 6 graines.

L'analyse des correspondances et l'analyse discriminante tiennent compte des associations **gamétiques** (cas des marqueurs à contrôle **monogénique**) ou des associations **génomiques** (cas des caractères quantitatifs), paramètres distincts mais étroitement corrélés.

Structuration par les caractères quantitatifs

La figure 4 donne la position des 16 **centroïdes** de peuplements pour les 2 premiers axes de l'analyse discriminante portant sur les 6 caractères quantitatifs. Ces 2 axes cumulent 90,2 % de la discrimination.

La matrice des corrélations entre les variables canoniques et les effets peuplement montre que le premier axe est surtout déterminé par la vigueur (hauteur : $r = -0,97$ et la dominance apicale : $r = -0,78$), l'angle d'insertion des branches ($r = 0,78$) et le taux de décroissance en circonférence ($r = 0,66$). Le deuxième axe correspond surtout aux différences pour l'écart à la verticalité basale ($r = -0,97$). Aux valeurs d'abscisse les plus faibles correspondent donc en moyenne les défauts de rectitude les plus importants.

On remarque que le premier axe sépare nettement les trois groupes : atlantique, **périméditerranéen** et maghrébin, les 3 peuplements de Corse restant étroitement associés. Sur l'axe 2, le peuplement tunisien (Tabarka) se sépare nettement des 3 peuplements marocains et se rapproche de celui du Var. Ce phénomène peut s'expliquer par les conditions pluviométriques très semblables régnant en forêt d'Ain-Baccouch et dans le massif des Maures d'où est originaire le peuplement varois (plus de 1 m de précipitations annuelles) et très différentes de celles du Rif et du Moyen Atlas, nettement plus arides. En effet, chez le pin maritime, la rectitude du fût est directement liée aux importances relatives des biomasses des parties aériennes et **racinaires**. On conçoit qu'un accroissement de la proportion de la biomasse **racinaire** soit un facteur important de l'adaptation pour la résistance à la sécheresse.

Structuration par les isoenzymes

Les positions des 7 **centroïdes** sur les 2 premiers axes de l'analyse discriminante portant sur les données **isoenzymatiques** sont données par la figure 5. Ces deux axes totalisent près de 80 % de la discrimination.

On remarque la très bonne séparation sur l'axe 1 du peuplement du Moyen-Atlas (**Tamjout**). Par ailleurs, les deux peuplements du groupe atlantique (Portugal Leiria et Aquitaine) sont très proches sur les 2 axes. Enfin, le peuplement d'Espagne de l'Est (Cuenca) est plus voisin du peuplement

- Tunisie

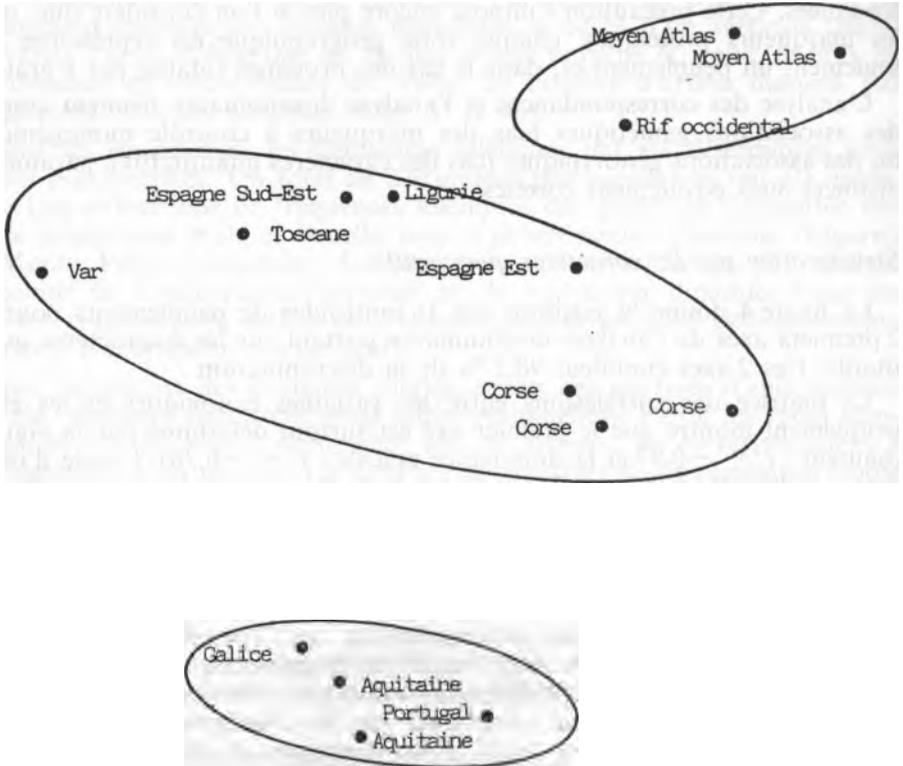


Fig. 4. Positions des **centroïdes** des 16 peuplements étudiés pour 6 caractères quantitatifs (**croissance** et forme) sur les deux premiers axes d'une analyse discriminante.

aquitain que du peuplement portugais. Cette plus grande proximité se retrouve sur les distances de **Mahalanobis** correspondant aux 6 dimensions de l'analyse discriminante. Toutefois, globalement, la séparation entre les 3 groupes : atlantique, **périméditerranéen** et maghrébin, est conservée, bien qu'elle soit moins nette qu'avec les marqueurs terpéniques ou les caractères de croissance et de forme. Autre résultat confirmé par l'examen des distances de **Mahalanobis**, le peuplement de Corse (**Vivario**) est intermédiaire, sur l'axe 2, entre Cuenca et le peuplement ligure (**Fontanin**). Cette situation est également rencontrée dans le cas des terpènes. Elle constitue un argument pour attribuer l'origine du pin maritime de Corse, dont les premières traces palynologiques remontent à - 2 000 ans (Reille, 1975) à une double introduction artificielle depuis l'Espagne de l'Est et la Ligurie. Compte tenu des

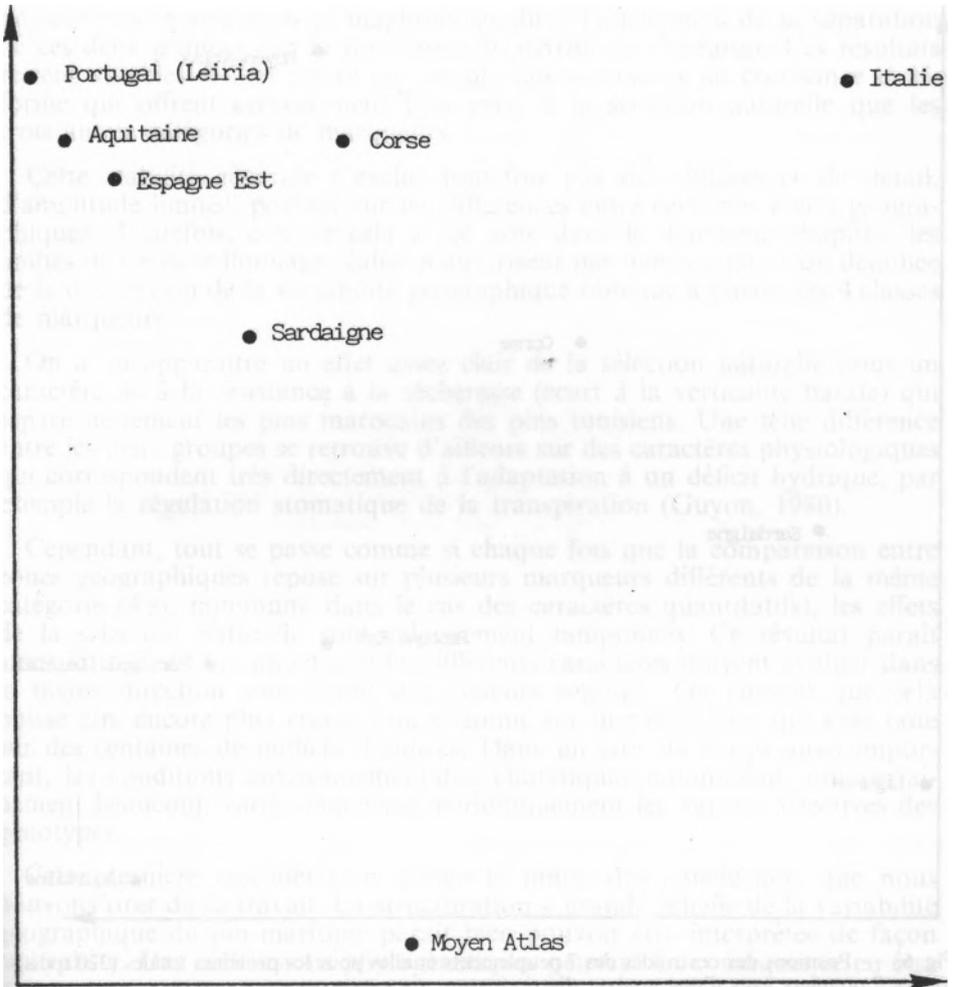


Fig. 5. Positions des **centroïdes** des 7 peuplements étudiés pour le profil **isoenzymatique** (10 locus polymorphes) sur les deux premiers axes d'une analyse discriminante.

imprécisions de datation du pollen fossile, ces introductions pourraient être dues à l'Empire de Carthage, au II^e siècle avant J.C. et à la République de Gènes, au XIII^e siècle de notre ère.

Structuration par les protéines totales

La figure 6 donne sur les 2 premiers axes de l'analyse discriminante (98,4 % de la discrimination), les positions des **centroïdes** correspondant aux mêmes 7 peuplements pour les protéines totales. On retrouve le décentrement du peuplement du Moyen Atlas par rapport aux 6 autres populations.

Par ailleurs, contrairement à ce que l'on obtient avec les **isoenzymes**, le peuplement portugais (Leiria) est plus proche de l'Espagne de l'Est (Cuenca)



Fig. 6. Positions des **centroïdes** des 7 peuplements étudiés pour les protéines totales (320 spots) sur les 2 premiers axes d'une **analyse** discriminante.

que du peuplement aquitain. Le reste du groupe **pèriméditerranéen** (Ligurie, Sardaigne et Corse) demeure bien individualisé. On retrouve enfin le caractère intermédiaire de la Corse par rapport à l'Espagne de l'Est et à la Ligurie, que sur le 2e axe, qui ne représente que 4,6 % de la discrimination.

Discussion et conclusion

La structuration de la variabilité géographique du pin maritime apparaît donc relativement stable sur l'ensemble de l'aire naturelle de l'espèce si l'on utilise différentes catégories de marqueurs génétiques. En particulier, on retrouve pour l'ensemble des marqueurs utilisés le profond clivage entre les

populations européennes et maghrébines dû à l'ancienneté de la séparation de ces deux groupes par la formation du détroit de Gibraltar. Ces résultats restent valables si l'on prend en compte des caractères de croissance et de forme qui offrent certainement plus prise à la sélection naturelle que les trois autres catégories de marqueurs.

Cette stabilité générale n'exclut toutefois pas des différences de détail, d'amplitude limitée, portant sur les différences entre certaines zones géographiques. Toutefois, comme cela a été noté dans le deuxième chapitre, les limites de l'échantillonnage réalisé n'autorisent pas une comparaison détaillée de la description de la variabilité géographique obtenue à partir des 4 classes de marqueurs.

On a vu apparaître un effet assez clair de la sélection naturelle pour un caractère lié à la résistance à la sécheresse (écart à la verticalité basale) qui sépare nettement les pins marocains des pins tunisiens. Une telle différence entre les deux groupes se retrouve d'ailleurs sur des caractères physiologiques qui correspondent très directement à l'adaptation à un déficit hydrique, par exemple la régulation **stomatique** de la transpiration (Guyon, 1980).

Cependant, tout se passe comme si chaque fois que la comparaison entre zones géographiques repose sur plusieurs marqueurs différents de la même catégorie (4 au minimum, dans le cas des caractères quantitatifs), les effets de la sélection naturelle sont relativement tamponnés. Ce résultat paraît assez intuitif si l'on admet que les différents caractères doivent évoluer dans la même direction sous l'effet des facteurs sélectifs. On conçoit que cela puisse être encore plus vrai si l'on raisonne sur une évolution qui s'est faite sur des centaines de milliers d'années. Dans un laps de temps aussi important, les conditions environnementales, climatiques notamment, ont certainement beaucoup varié, changeant périodiquement les valeurs sélectives des génotypes.

Cette dernière considération donne la limite des conclusions que nous pouvons tirer de ce travail. La structuration à grande échelle de la variabilité géographique du pin maritime paraît bien pouvoir être interprétée de façon neutraliste. Des conclusions phylogénétiques peuvent en conséquence en être tirées.

Par contre, à une échelle de temps plus courte et sur une portion de l'aire naturelle plus limitée, il n'est pas du tout sûr que l'on puisse tirer les mêmes conclusions. Il serait à ce titre intéressant de faire un échantillonnage plus dense que celui qui a été réalisé en analysant si possible exactement les mêmes populations, et si possible les mêmes individus avec les diverses catégories de marqueurs. L'utilisation des **RFLP** ou des **RAPD** serait tout indiquée pour ces nouvelles recherches.

Il serait intéressant d'étudier spécifiquement la variabilité des séquences d'ADN d'origines nucléaire, **mitochondriale** ou **chloroplastique**.

Chez une Pinacée comme le pin maritime, on isolerait ainsi les marqueurs subsistant dans le premier cas des flux géniques «équilibrés», d'origine maternelle et paternelle. Dans le deuxième cas, la structuration dépendrait principalement des flux géniques d'origine maternelle (migration sous forme de graines). Pour le troisième type de marqueurs, on mettrait en évidence une structuration géographique influencée surtout par la migration du pollen.

Bibliographie

- BAHRMAN N., 1989 — Compte rendu des travaux réalisés dans le cadre de l'AIP-INRA « Sélection précoce et caractérisation du génome des arbres forestiers », 8 p.
- BAHRMAN N. et DAMERVAL C., 1989 — Linkage relationships of loci controlling protein amounts in maritime pine. *Heredity*, 63 : 267-274.
- BARADAT Ph., BERNARD-DAGAN C. et MARPEAU A., 1979 — *Variation of terpenes within and between populations of maritime pine*. Proceedings of the IUFRO Conference on Biochemical Genetics of forest trees, Umea, Nov. 1979 : 151-169.
- BARADAT Ph. et MARPEAU A., 1988 — *Le pin maritime. Biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce*. Thèse doctorat d'Etat Université Bordeaux-I, 551 p.
- BARADAT Ph., LAMBARDI M. et MICHELOZZI M., 1989 — Terpene composition in four italian provenances of Aleppo Pine. *J. Genet. Breeding*, 43: 195-200.
- BARADAT Ph. et YAZDANI R., 1988 — Stability of genotypic expression for monoterpene synthesis in clones of Scots pine growing in different sites. *Scand. J. For. Res.*, 3 : 25-36.
- BARADAT Ph., MARPEAU, A. et WALTER J., 1991 — Terpene markers. In *Genetic variation of Forest tree populations in Europe*, G. Müller-Starck et M. Ziehe (eds) (sous presse).
- BASTIEN J. CH. et MARPEAU A., 1990 — *Utilisation des terpènes comme outil d'identification variétale chez le Douglas*. Rapport de fin de contrat MRT.
- BERNARD-DAGAN C., FILLON C., PAULY G., BARADAT Ph. et ILLY G., 1971 — Les terpènes du pin maritime : aspects biologiques et génétiques. 1 : Variabilité de la composition monoterpénique dans un individu et entre provenances. *Ann. Sci. For.*, 28 (3) : 223-258.
- BEYAUT G., 1990 — *Etude de la variabilité géographique du sapin pectiné dans son aire naturelle française*. DEA Université de Pau et des Pays de l'Adour.
- BIRKS J.S. et KANOWSKI J.S., 1988 — Interpretation of the composition of coniferous resin. *Silvae Genetica*, 37 (1) : 29-39.
- BUSH R.M. et SMOUSE P.E., 1991 — *Evidence for the adaptative significance of allozymes in forest trees*. Proceedings on International Symposium on Population genetics of forest trees. Oregon State University, 31/07 02/08/1990. A paraître dans *New Forest* (sous presse).
- COSTA P., 1992 — *Etude de la variabilité génétique du pin noir pour le profil terpénique*. Rapport de stage CEE Comet, Laboratoire de Génétique et Amélioration de Pierroton — Cestas, 36 p.
- FADY B., 1990 — *Variabilité génétique du Sapin de Grèce*. Thèse Université d'Aix — Marseille.
- FORREST G.I., 1979 — *Monoterpenic variation in Lodgepole pine and Scots pine*. Proceedings of the IUFRO Conference on Biochemical Genetics of forest trees, Umea, Nov. 1979: 136-150.
- FORREST G.I., 1980 — Genotypic variation among native Scots pine populations based on monoterpene analysis. *Forestry*, 53 (2) : 101-128.
- FRASCARIA N., 1991 — *Variabilité génétique d'un arbre forestier : le châtaignier*. Thèse Université de Paris Sud — Orsay, 123 p.
- GANSEL C.E. et SQUILLACE A.E., 1976 — Geographic variation in cortical oleoresin of Slash pine. *Silvae Genetica*, 25 (5-6) : 150-154.

- GERBER S., 1989 — *Chimiataxonomie et hybridation inter-raciale chez les pins noirs*. DEA Ressources Génétiques, Amélioration des Plantes et Création Variétale. Université de Paris Sud Orsay.
- GREGORIUS H.R. et BARADAT Ph., 1991 — *A commentary on current approaches to Forest Population Genetics*. Proceedings of International Symposium on Population Genetics of forest trees. Oregon State University, 31/07 — 02/08/1990. A paraître dans *New Forest* (sous presse).
- GUYON J.P., 1980 — *Variabilité géographique et écophysiological du pin maritime*. Mémoire de 3^e année d'ENITEF, 121 p.
- HANOVER J.W., 1991 — *Tree fitness as a function of terpene composition*. Proceedings of International Symposium on Population Genetics of forest trees. Oregon State University, 31/07 — 02/08/1990. A paraître dans *New Forest* (sous presse).
- LIP. et ADAMS W.T., 1989 — Range-wide patterns of allozyme variation in Douglas-fir. *Can. J. For. Res.*, **19** : 149-161.
- MARPEAU A., WALTER J., LAUNAY J., CHARON J., BARADAT Ph. et GLEIZES, J.P., 1989a — Effects of wounds on the terpene content of twigs of maritime pine. 2: Changes on the volatile terpenes hydrocarbons composition. *Trees*, Springer Verlag, **89** (4) : 220-226.
- MARPEAU A., BARADAT Ph., PASTUSZKA P., BOISSEAU Th., WALTER J. et CARDE J.P., 1989b — Intraspecific variability in cold hardiness of maritime pine and frost induced changes in terpene hydrocarbon composition of oleoresin. *In Biological role of plant lipids*, Plenum Press N.Y. : 585-590.
- MOREAU M.C., 1989 — *Contribution à l'étude de la structure génétique d'un peuplement de Sapin pectiné des Basses Vosges*. DEA Université de Pau et des Pays de l'Adour.
- MULLER-STARCK G., BARADAT Ph. et BERGMANN F., 1991 — *Genetic variation within European tree species*. Proceedings of International Symposium on Population Genetics of forest trees. Oregon State University, 31/07 — 02/08/1990. A paraître dans *New Forest* (sous presse).
- PAQUEREAU M.M., 1964 — Flores et climats post-glaciaires en Gironde. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, **101** : 1-156.
- PETIT R., 1988 — *Ressources génétiques du pin maritime : Apport des marqueurs enzymatiques*. DEA Ressources Génétiques, Amélioration des Plantes et Création Variétale. Université de Paris Sud — Orsay.
- REILLE M., 1975 — *Contribution polléanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse*. Thèse doctorat ès Sciences Univ. d'Aix-Marseille, 206 p.
- REILLE M., 1976 — Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen-Atlas et le Haut-Atlas marocains. *Ecol. Médit.*, **2** : 153-170.
- SCHILLER G. et GRUNWALD C., 1987 — Resin monoterpenes in range-wide provenance trials of *Pinus halepensis* in Israel. *Silvae Genetica*, **36** : 109-114.
- SCHILLER G., 1990 -Variation in resin composition of the italian cypress. *Silvae Genetica*, **39** (3-4) : 89-95.
- SCOTT C.W., 1962 — A summary of informations on *Pinus pinaster*. *Forestry Abstracts*, **23** : 1-17
- SNEATH P.H.A. et SOKAL R.R., 1973 — *Numerical taxonomy — the principles and practice of numerical classification*. Freeman, San Francisco, 573 p.
- TEIXEIRA C., 1945 — Subsídios para a historia evolutiva do pinheiro dentro de flora portuguesa. *Boll. Soc. Broteriana*, **19** : 209-221.
- VON RUDLOFF E., 1973 — Geographical variation in the terpene composition of the leaf oil of Douglas-fir. *Pure Appl. Chem.*, **34**: 201-208.

- YANI A., BARADAT Ph. et BERNARD-DAGAN C., 1989 — *Chemotaxinomy of Cupressus species*. In Progr. in E.E.C. Res. on Cypress diseases. Ed. CEE Bruxelles, 29-39.
- YAZDANI R., NILSSON J.E. et ERICSSON T., 1985 — Geographical variation in the relative proportion of *monoterpenes* in cortical oleoresin of *Pinus sylvestris* in Sweden. *Silvae Genetica*, 34 (6) : 201-208.
- YAZDANI R. et NILSSON J.E., 1986 Cortical *monoterpene* variation in natural populations of *Pinus sylvestris* in Sweden. *Scand. J. For. Res.*, 1: 85-93.

Ecosystèmes et biodiversité

Eco systèmes et biodiversité

Biodiversité et changements globaux

Bernard SAUGIER *

Résumé : L'article ci-dessous présente quelques aspects de la **biodiversité** à l'échelle globale, de la façon dont elle est réduite par les activités humaines. On a inventorié 1,4 million d'espèces vivantes mais il en existe peut-être 20 fois plus. La **biodiversité** augmente dans les milieux favorables et aussi avec la variété des milieux occupés. Elle s'accroît aussi avec le temps de colonisation et la surface du biome occupé. La coupe des forêts tropicales et les changements climatiques risquent d'entraîner une forte baisse de la **biodiversité**. Son maintien est important pour des raisons éthiques, et peut-être aussi pour assurer une certaine stabilité dans le fonctionnement des écosystèmes. L'intensification de l'agriculture et de la sylviculture est un moyen de nourrir une population croissante sans accroître la surface des terres cultivées.

Mots-clés : richesse spécifique, extinction d'espèces, déforestation, changement climatique, fonctionnement de l'écosystème.

Abstract : The present paper reviews some aspects of **biodiversity** at a global scale and on the mechanisms by which it is reduced by man's activities. 1.4 million of living species have been inventoried but the real number may be 20 times larger. **Biodiversity** increases in favourable environments and also with the diversity of the environment. It also increases with the time of colonization and the surface of the biome. Tropical deforestation and climatic change are likely to decrease **biodiversity**. Maintenance of **biodiversity** is important for ethical reasons, for the benefit of man, and perhaps also to ensure stability in **ecosystems' processes**. Intensification of agriculture and sylviculture is a way to feed more people without increasing the area of cultivated land.

Key words : species richness, species extinction, deforestation, temperature change, ecosystem functioning.

Il existe une grande diversité des formes vivantes à la surface de la terre, particulièrement manifeste dans les milieux riches comme les forêts équatoriales. L'augmentation des activités humaines entraîne directement ou indirectement la disparition de nombreuses espèces, ce qui constitue une perte de notre patrimoine naturel et pourrait à terme avoir des conséquences

* **Ecologie** Végétale, URA 121, Bât. 362, Université Paris Sud, 91405 Orsay cedex, France.

fâcheuses. Dans ce qui suit nous parlerons essentiellement du nombre d'espèces (richesse spécifique) en laissant de côté la diversité génétique qui en dépend et l'**équitabilité** qui mesure les effectifs relatifs des diverses espèces. Comment se créent les espèces ? Qu'est-ce qui favorise la diversité, comment se maintient-elle, à quoi sert-elle ? Pourquoi est-elle menacée ? Faut-il chercher à conserver toutes les espèces ? Si ce n'est pas possible, comment choisir celles à conserver ? Voici quelques questions qui vont alimenter notre réflexion, à défaut d'y apporter des réponses.

Combien y a-t-il d'espèces vivantes actuellement ?

Divers travaux et une revue par Ehrlich et Wilson (1991) estiment qu'il y a environ 1,4 million d'espèces recensées avec des noms latins, avec 350 000 plantes (dont 220 000 plantes à fleurs), 750 000 insectes, 130 000 mollusques et 50 000 chordés dont 6 000 mammifères et 9 000 oiseaux. Il y a plus d'espèces sur les continents et en eau douce que dans les océans, par contre au niveau taxonomique supérieur il y a seulement 17 phyla sur les continents contre 33 dans les océans, ce qui reflète sans doute les origines marines de la vie.

Il existe beaucoup d'espèces inconnues. Ainsi Erwin (1982, cité par Ehrlich et Wilson, 1991) a utilisé des nuages d'insecticide pour récolter des insectes arboricoles, et a compté 1 200 espèces d'insectes sur une seule espèce d'arbre au Panama. Par extrapolation il estime qu'il doit exister en tout 30 millions d'espèces. D'autres auteurs (Stork, 1988) avancent 10 80 millions d'espèces. Certains groupes comme les bactéries avec 4 000 espèces restent presque inconnus, faute d'études sur leur diversité et aussi parce que la notion d'espèce y est particulièrement difficile à définir. Le cas des plantes supérieures qui nous intéresse ici est plus simple, car on connaît sans doute la majeure partie des espèces vivantes.

Comment se créent les espèces ?

On ignore toujours la manière précise dont la vie est apparue sur la terre il y a plus de 3 milliards d'années, mais on connaît plusieurs mécanismes conduisant à de nouvelles espèces. Chez les plantes, la **polyploidie** est répandue : la multiplication du nombre de chromosomes à l'intérieur d'une espèce ou chez des hybrides d'espèces différentes isole la descendance de ses parents en une seule étape. Elle a engendré environ 40 % des espèces actuelles de plantes (Ehrlich et Wilson, 1991). Un autre processus est l'isolement géographique de populations qui conduit à une évolution divergente puis à une spéciation, dite **allopatrique**. La spéciation **sympatrique** est plus difficile à mettre en évidence : dans ce cas il y a divergence dans un même territoire chez des individus de populations assez voisines pour continuer à échanger des gènes. Chez les insectes, on observe souvent la

spécialisation de certaines populations à une espèce particulière de plante hôte. La spéciation suit l'évolution de ces populations sur des **microhabitats** différents. Certaines formes de spéciation peuvent se produire en moins de 10 générations. Y a-t-il un taux d'extinction élevé pour compenser cette rapide augmentation ? On ne le sait pas vraiment.

Qu'est-ce qui favorise la diversité biologique ?

On trouve plus d'espèces dans les milieux favorables. Ainsi le nombre de familles de plantes supérieures décroît de l'équateur vers les pôles (Fig. 1), apparemment à cause des basses températures (Fig. 2). On trouve aussi une diminution de la diversité dans les endroits secs, lorsqu'on passe en Afrique tropicale de la forêt dense au désert du Sahara. Les forêts équatoriales avec un climat chaud et humide sont les milieux les plus riches en espèces du globe : Gentry (1988) a dénombré 300 espèces d'arbres sur des parcelles d'un hectare au Pérou, alors que toute l'Amérique du Nord contient seulement 700 espèces d'arbres indigènes. Dans la même région du Pérou, Wilson (1987) a dénombré sur un seul arbre 43 espèces de fourmis appartenant à 26 genres, une richesse équivalente à toute la faune de fourmis des îles britanniques !

Pour un climat donné, la **biodiversité** augmente avec le nombre de milieux offerts. Ainsi il est connu depuis Odum (1969) que lorsqu'un nouveau milieu est colonisé (nouvelle île) ou **recolonisé** (culture abandonnée), le nombre d'espèces croît avec le temps, passe par un maximum puis diminue pour se stabiliser lorsqu'on approche d'un état d'équilibre (Fig. 3). Ainsi dans les réserves biologiques de Fontainebleau protégées depuis 3 siècles de l'exploitation forestière, le mélange chênaie-hêtraie d'origine évolue vers une hêtraie pure, le chêne, assez intolérant à l'ombrage ne pouvant régénérer sous un couvert trop dense (Lemée, 1987). Inversement, dans le parc naturel de Yellowstone ravagé par un gigantesque incendie en 1988, on observe davantage d'espèces maintenant qu'avant l'incendie parce que l'ouverture des milieux a favorisé l'arrivée d'espèces qui n'existaient plus dans le parc.

Il est donc clair que les sites non perturbés ne sont pas les plus riches en espèces. Cependant des perturbations trop fréquentes ont un effet néfaste car elles sélectionnent les espèces pionnières à forte dissémination et fort taux de croissance, au détriment d'espèces plus exigeantes : on reste au début de la courbe de la figure 3 en revenant à l'origine à chaque perturbation importante. L'optimum de diversité se situe donc pour un rythme moyen de perturbation (Fig. 3) ; on a du mal à préciser davantage à cause du manque de connaissance sur les mécanismes de coexistence d'un grand nombre d'espèces dans une communauté.

Un autre point est aussi assez clair : la **biodiversité** est favorisée par la diversité des milieux offerts à la colonisation. En France, on trouve la plus grande richesse botanique en montagne et dans la région méditerranéenne. En montagne, le relief et les différences d'orientation engendrent des types de microclimat et de sol variés, en région méditerranéenne l'effet de la sécheresse estivale est très variable selon la nature et la profondeur du sol,

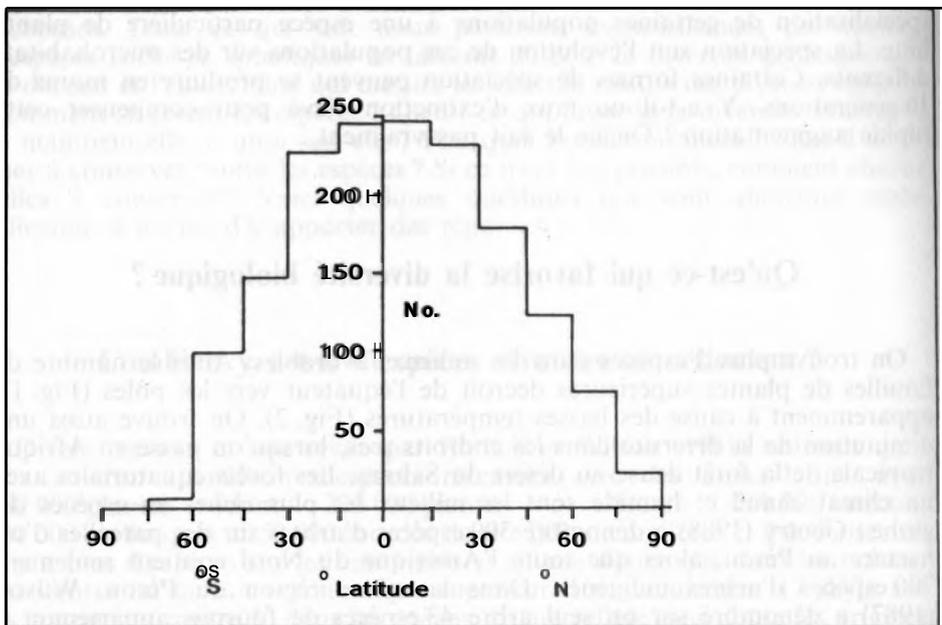


Fig. 1. — Variation du nombre de familles de plantes supérieures avec la latitude (d'après Woodward, 1987).

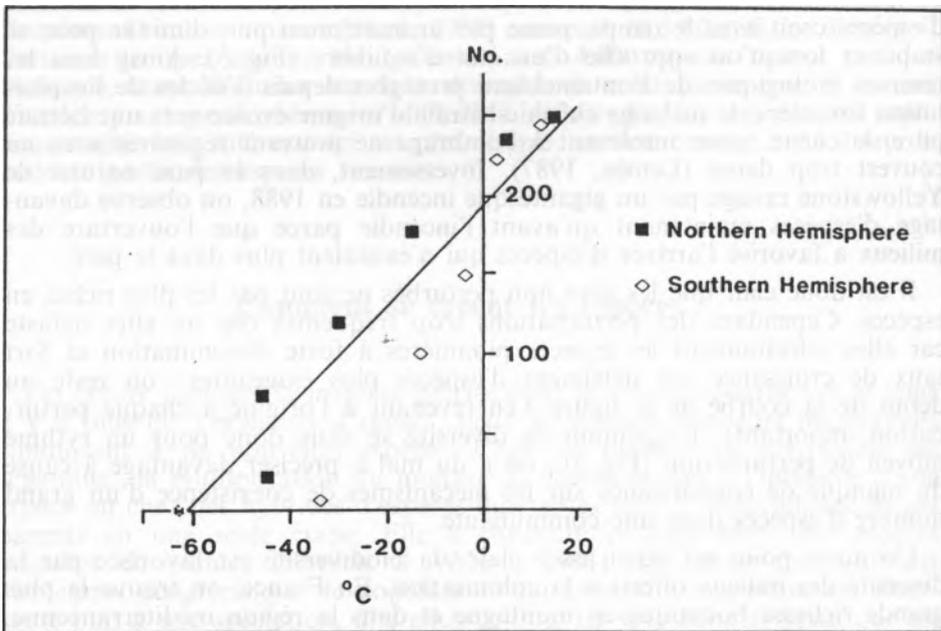


Fig. 2. — Variation du nombre de familles de plantes supérieures avec la température minimale absolue (d'après Woodward, 1987).



Fig. 3. — Evolution schématique du nombre d'espèces vivantes au cours d'une succession primaire. Le nombre maximal correspond à un mélange d'espèces pionnières et d'espèces climaciques.

ce qui sélectionne des espèces présentant divers degrés d'adaptation à cette sécheresse. D'autres facteurs jouent certainement un rôle et il serait très utile de dresser simultanément des cartes de la richesse floristique et de la diversité des milieux à l'échelle régionale.

Une conséquence inattendue de cette relation diversité biologique — diversité des milieux est que l'intervention de l'homme est souvent bénéfique pour maintenir la biodiversité. C'est le cas en moyenne montagne où le maintien de prairies et de cultures en lisière des forêts permet aux espèces herbacées exigeantes en lumière de se maintenir en plus des espèces forestières. C'est le cas aussi de nombreuses pelouses calcaires, qui font le plaisir du botaniste parce qu'elles contiennent de belles espèces d'orchidées, mais qui ne sont maintenues que grâce à un pâturage extensif.

Dans ce cas, comment expliquer la grande richesse des forêts tropicales qui paraissent bien monotones au visiteur pressé qui les survole en avion ? Plusieurs facteurs paraissent intervenir. D'abord le temps qui permet la différenciation de nombreuses espèces : à la différence de la flore d'Europe du Nord qui est périodiquement rajeunie par les glaciations, la flore tropicale subsiste depuis des millions d'années, avec cependant des variations climatiques : ainsi la forêt amazonienne était apparemment plus réduite il y a quelques milliers d'années parce que le climat était plus sec (Servant *et al.*, 1989). Ensuite la topographie et la distance aux rivières induit des différences importantes d'alimentation en eau qui peuvent jouer un rôle sélectif. Enfin le cycle même de la régénération naturelle (mort d'un arbre âgé, ouverture d'une clairière et recolonisation par des espèces pionnières puis climaciques) permet de maintenir dans un même site des espèces climaciques tolérantes à l'ombrage et des espèces pionnières ou secondaires plus exigeantes en lumière (Lemée, 1987).

Comment évolue la biodiversité ?

Il est important devant une question si vaste de prendre la mesure de notre ignorance : nous ne savons pas combien il y a d'espèces vivantes (à un facteur 10 près !), nous connaissons encore moins le rôle de nombreuses espèces déjà répertoriées. L'évolution a permis une augmentation énorme du nombre d'espèces et de formes vivantes à la surface du globe. Il y a eu

aussi de nombreuses extinctions d'espèces qui se sont faites soit de façon graduelle, soit massivement en cas de changement brusque du climat.

Ainsi vers la fin du Permien il y a quelques 230 millions d'années, il semble que 95 % des espèces aient disparu ainsi que 80 % des genres et 54 % des familles (Erwin, 1989). Ces chiffres proviennent de l'étude des fossiles d'organismes marins et témoignent d'un cataclysme qui aurait pu détruire la vie même sur la terre. Plus récemment, on connaît le refroidissement qui a conduit à l'extinction des dinosaures il y a 65 millions d'années ; cet épisode a aussi réduit brutalement la biodiversité, mais il a permis aux mammifères de se développer, ce dont nous ne pouvons nous plaindre : le malheur des uns fait le bonheur des autres...

Quelle est la durée de vie des espèces ? En dehors des épisodes d'extinction massive, elle paraît être d'après les traces fossiles en moyenne de 10 millions d'années, avec de grandes variations allant de 100 000 à plus de 100 millions d'années (Ehrlich et Wilson, 1991). Autrement dit, s'il y a actuellement 30 millions d'espèces, il peut en disparaître naturellement 3 par an. Compte tenu des incertitudes sur le nombre d'espèces et sur le taux naturel d'extinction (entre 10^{-6} et 10^{-7} espèces par espèce et par an) on peut estimer qu'entre 1 à 100 espèces disparaissent chaque année pour des raisons extérieures à l'homme.

La présence humaine a beaucoup diminué la durée de vie des espèces : sur 9 000 espèces d'oiseaux, 88 se sont éteintes depuis 1 600, donnant une durée de vie moyenne de 40 000 ans, qui diminue beaucoup avec l'augmentation de la population humaine. Selon certains naturalistes, une espèce de mammifère (sur 4 000) disparaîtrait chaque année, ce qui porterait à 4 000 ans la durée de vie moyenne. L'estimation paraît pessimiste, mais il ne fait aucun doute que la durée de vie des espèces a diminué de plusieurs ordres de grandeur avec l'accroissement exponentiel des activités humaines.

Un calcul simple permet de réaliser que le phénomène est important. On sait, d'après les données sur la biogéographie des îles, que le nombre d'espèces n augmente avec la surface S occupée par ces espèces :

$$(1) \quad n = S^a$$

soit en différenciant :

$$(2) \quad \Delta n/n = a(\Delta S/S)$$

Ainsi toute diminution de surface ΔS entraîne une diminution du nombre d'espèces Δn . Le paramètre a est habituellement voisin de 0,25 mais peut avoir des valeurs un peu plus faibles (0,15 à 0,25).

La forêt équatoriale occupé actuellement environ 55 % de sa surface d'origine ; en 1989 environ 1,8 % des forêts actuelles disparaissaient chaque année, presque deux fois plus qu'en 1979 (Myers, 1989). En prenant $a = 0,15$ et $\Delta S/S = 1,8$ % par an on déduit de l'équation (2) que le taux d'extinction $\Delta n/n$ est de 0,22 % par an, ou encore que la durée de vie moyenne des espèces de forêts équatoriales est tombée à un peu moins de 500 ans. Les forêts équatoriales sont les milieux les plus riches du globe et renferment au moins deux millions d'espèces : il en disparaît donc au moins 4 000 par an.

On peut contester la précision des calculs ci-dessus, mais l'ordre de grandeur est certainement correct : les taux actuels d'extinction d'espèces sont de 10 à 1 000 fois supérieurs aux taux naturels (hormis les épisodes d'extinction massive).

Changements globaux et biodiversité

Les changements du mode d'occupation des terres comme la déforestation sont certainement la cause principale actuelle des extinctions d'espèces. D'autres facteurs plus indirects pourraient jouer un rôle important au cours du siècle prochain.

Tout d'abord la composition de l'atmosphère a varié : depuis 1800 environ la teneur en CO₂ a augmenté de 25 % passant de 280 ppm à plus de 350 ppm ; la teneur en chlorofluorocarbures (CFC) est passée de 0 à 0,76 ppb ; la teneur en méthane a plus que doublé, passant de 0,8 à 1,72 ppm (Houghton *et al.*, 1990, Acad. Sciences, 1990). Ces gaz absorbent le rayonnement infra-rouge thermique émis par la terre entre 4 et 50 μm , et leur augmentation accroît donc l'effet de serre naturel dû à la vapeur d'eau (pour 2/3) et au CO₂ (pour 1/3). L'accroissement actuel du chauffage radiatif de l'atmosphère est dû au CO₂ pour 55 %, aux CFC pour 24 o./ au méthane pour 15 % et à l'oxyde nitreux pour 6 % (Houghton *et al.*, 1990).

Au rythme actuel, on pense qu'une augmentation de ce chauffage radiatif équivalente à un doublement de teneur en CO₂, interviendra vers le milieu du 21^e siècle, le doublement réel de teneur en CO₂, étant prévu au plus tôt vers 2100. Les effets climatiques de ces changements dans l'atmosphère sont étudiés à l'aide de modèles complexes de bilan radiatif et de circulation générale de l'atmosphère, qui commencent à être couplés à des modèles de circulation des océans.

Selon les estimations actuelles (Houghton *et al.*, 1990) l'équivalent d'un doublement du CO₂ provoquera une augmentation de température moyenne de surface de 2 à 5 °C, plus forte aux latitudes élevées, un peu plus faible aux basses latitudes. L'évaporation des océans augmentera, ainsi que les précipitations moyennes sur les continents. Cependant il pourrait y avoir une baisse de précipitations estivales dans des régions déjà assez sèches (Europe méditerranéenne, centre des grands continents de l'hémisphère nord) bien que la localisation des changements d'alimentation en eau soit très dépendante du modèle utilisé. Enfin on peut s'attendre à une montée du niveau des mers de 60 \pm 30 cm. La vitesse avec laquelle ces changements se produiront dépend du rôle tampon exercé par les océans qui ont une grande inertie thermique et peuvent retarder de quelques décennies les effets prédicts.

Certains changements ont déjà eu lieu depuis un siècle : la température moyenne a augmenté de 0,5 °C environ (Fig. 4), et le niveau des mers de 12 cm (Fig. 5). Toutefois il n'est pas possible actuellement de dire si ces augmentations sont causées par une augmentation de l'effet de serre de l'atmosphère ou par la variabilité naturelle du climat. On ne comprend pas par exemple pourquoi la température a plutôt baissé entre 1945 et 1975, mais il ne fait guère de doute que l'on va vers une augmentation de plusieurs degrés, c'est-à-dire comparable à l'augmentation qui s'est produite (5 °C environ) quand on est passé d'une période glaciaire il y a 18 000 ans à la période plus chaude de l'actuel.

Quelles seront les conséquences de ces changements climatiques sur la répartition des types de végétation et sur la biodiversité ? On a surtout des interrogations dans ce domaine et peu d'éléments de réponse. Pourtant les

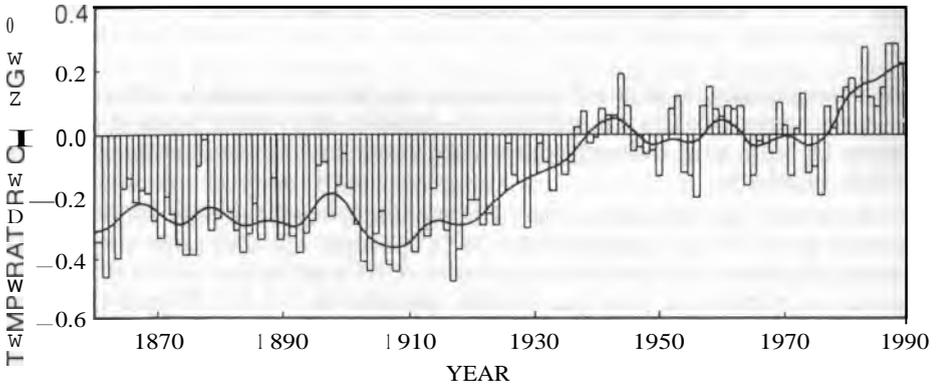


Fig. 4. — Températures moyennes globales de la surface terrestre (continentale et océanique) de 1861 à 1989, relativement à la moyenne pour 1951-1980 (d'après Houghton *et al.*, 1990).

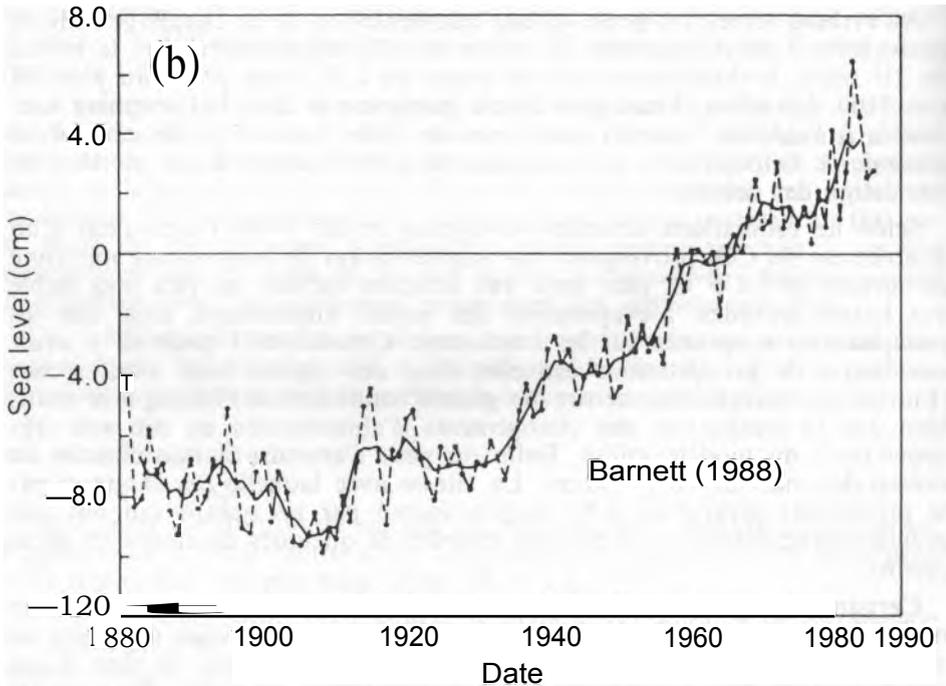


Fig. 5. — Augmentation de la moyenne globale du niveau des mers (d'après Barnett, 1988).

observations de profils polliniques permettent de dresser des cartes approximatives de répartition des espèces importantes, depuis la dernière glaciation il y a 18 000 ans. Ainsi la carte de la figure 6 montre la reconquête progressive de l'Amérique du Nord par *Castanea dentata*, une espèce de châtaignier américain (aujourd'hui presque disparue suite à une attaque par un champignon parasite). On voit que cette espèce a progressé d'environ 800 km en 8 000 ans, soit 0,1 km par an. D'autres espèces ont des vitesses

de progression un peu plus rapides. C'est peu devant la vitesse de remontée des isothermes, qui sera de l'ordre de 6 km par an pour un réchauffement de 0,3 °C par décennie.

On peut donc s'attendre à des déséquilibres dans la composition des forêts non plantées : il y aura disparition des espèces en limite Sud de leur aire à cause du réchauffement, non compensée par l'extension de l'aire de répartition en limite Nord. On aura donc de vastes espaces aux marges entre les grands biomes où l'absence des espèces climaciques sera compensée par l'invasion d'espèces opportunistes, sans qu'on puisse actuellement prédire s'il en résultera ou non une perte de biodiversité. Si l'on regarde la figure 2, on pourrait être optimiste puisqu'une température plus élevée correspond (à l'équilibre au moins !) à une plus grande diversité. Cependant la relativement grande vitesse à laquelle se produiront ces changements pourrait entraîner la disparition d'espèces menacées. De plus les parasites (nombreux en zone tropicale) pourraient augmenter leur aire de répartition et créer des déséquilibres en s'ajustant plus rapidement que leurs hôtes aux nouvelles conditions climatiques.

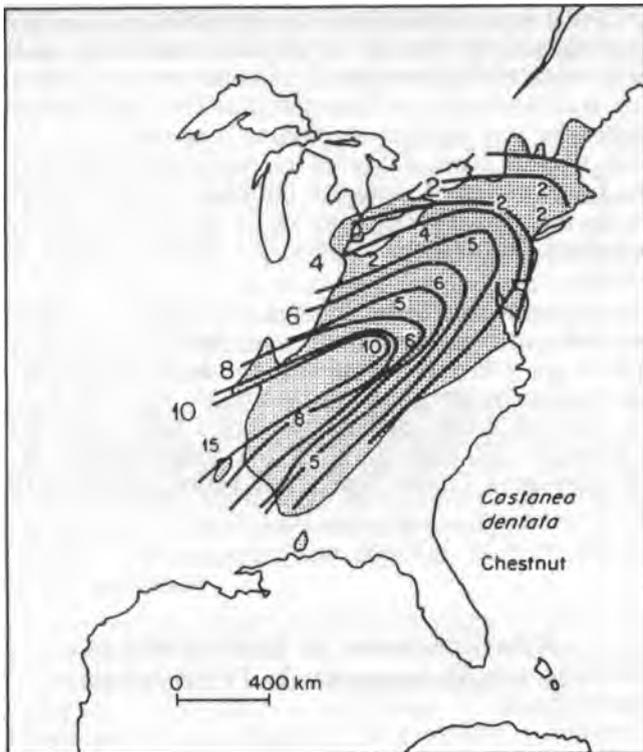


Fig. 6. — Reconquête de son territoire par le châtaignier américain, *Castanea dentata*, après la dernière glaciation, d'après les données de pollen (in Shugart, 1984). Les courbes indiquent la limite de l'aire de répartition à diverses dates, en milliers d'années avant l'actuel (datation au radiocarbone).

A quoi sert la biodiversité ?

La première réponse à cette question est d'ordre esthétique et éthique (Ehrlich et Wilson, 1991). Le charme de la nature sauvage provient pour une large part de la très grande diversité des formes vivantes qui s'agencent en ensembles organisés et harmonieux. La découverte d'une orchidée sauvage dans une pelouse calcaire ou d'un blaireau dans une forêt épaisse constituent une source d'émerveillement pour beaucoup de naturalistes professionnels ou amateurs, qui considèrent la nature comme un patrimoine à conserver contre les agressions humaines. Nous avons une responsabilité particulière en ce domaine, qui est de maintenir et de protéger les espèces vivantes qui nous entourent.

La seconde réponse est d'ordre économique. Nous dépendons des plantes pour nous nourrir, pour nous soigner, comme source d'énergie (bois de feu) et de matières premières (bois matériau, pâte à papier). Nous n'avons encore exploré qu'une fraction des ressources disponibles : d'après Myers (1984) les hommes auraient utilisé environ 7 000 espèces de plantes comme nourriture sur quelques 75 000 espèces de plantes comestibles, et il n'existe à l'heure actuelle qu'une centaine de plantes de grande culture. Les molécules actives des médicaments sont d'origine végétale pour environ la moitié d'entre elles, et la médecine traditionnelle, utilisée par plus de 3 milliards de personnes, utilise essentiellement des extraits de plantes (Farnsworth *et al.*, 1985), mais on est très loin d'avoir recensé toutes les molécules et espèces utiles de ce point de vue. Enfin si l'on a souvent remplacé la forêt tropicale par des monocultures de pins ou d'eucalyptus (avec un succès très variable), c'est par méconnaissance des caractéristiques des espèces locales d'arbres et de leur sylviculture.

La troisième réponse est d'ordre écologique. Il est très vraisemblable qu'il existe une relation entre le fonctionnement durable d'un écosystème et le nombre d'espèces qui y vivent, même si l'état de nos connaissances ne nous permet pas actuellement de préciser davantage. On sait les perturbations entraînées par l'apport d'une espèce étrangère à une communauté (exemple du lapin en Australie, du chat dans les îles antarctiques) ; le système doit aussi être perturbé dans l'autre sens, c'est-à-dire lorsque certaines espèces disparaissent.

Relations entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème

A ce sujet on trouve deux opinions contrastées parmi les écologistes (Lawton, 1992). Pour certains toutes les espèces sont également importantes, et doivent donc être préservées ; pour eux un écosystème se comporte comme un avion avec tous les rivets qui assemblent les diverses parties : la rupture d'un seul rivet peut entraîner un accident.

Pour d'autres il existe beaucoup d'espèces redondantes dans un écosystème, qu'on peut enlever sans mettre en danger son fonctionnement. L'his-

toire de l'évolution biologique atteste l'existence d'épisodes d'extinction massive qui ne se sont pas traduits par des catastrophes, au moins pour l'ensemble de la biosphère. Nous avons déjà discuté les extinctions massives de la fin des ères primaire (Permien) et secondaire (Crétacé).

Peut-on trancher entre ces deux opinions ? Il est hautement probable que toutes les espèces ne soient pas égales, mais qu'il existe des espèces clés qu'on ne peut enlever sans mettre en danger le fonctionnement de l'écosystème. C'est le cas des grands prédateurs qui contrôlent toute la chaîne trophique, mais d'autres espèces, plus discrètes, peuvent être aussi très importantes. Quelle fraction des espèces peut-elle être considérée comme appartenant aux espèces clés ? Cette fraction est sans doute faible, et il peut exister une certaine redondance même chez les espèces jouant un rôle important. On mesure ici l'étendue de notre ignorance. Pour progresser, il faut d'abord mieux comprendre le rôle des diverses espèces au sein des communautés, et les mécanismes permettant de prédire la dynamique de ces communautés. Jusqu'ici, les écologistes intéressés par la **biodiversité** se sont surtout contentés de décrire cette diversité, à l'aide de relations rang-fréquence ou de mesures à l'aide d'indices comme celui de Shannon. Les écologistes intéressés par les aspects fonctionnels ont cherché à mesurer le fonctionnement global de l'écosystème et celui de certaines espèces dominantes, mais ont rarement cherché à intégrer le fonctionnement des espèces pour comprendre celui de l'écosystème.

Sur le plan théorique, May (1973) a montré que la stabilité d'un écosystème théorique diminuait lorsque le nombre d'espèces qui le composent augmentait. Cette conclusion paraît contradictoire avec l'expérience de nombreux écologistes de terrain. May a alors suggéré que dans la réalité, on arrivait à des systèmes stables parce que leur fonctionnement était en fait contrôlé par un petit nombre d'espèces étroitement reliées les unes aux autres, et que les autres espèces avaient un rôle mineur. Les études intégrant une vraie théorie de l'écosystème et des mesures soignées sont trop rares pour qu'on puisse tirer une conclusion.

Pour étudier la stabilité dans le temps des communautés, Shugart (1984) a eu l'idée de déterminer des périodes caractéristiques du fonctionnement de ces communautés et de les comparer aux périodes des variations naturelles (climat). Il a mis au point un modèle de croissance de forêts **plurispécifiques** permettant de simuler les mini-successions écologiques entraînées par la mort d'un grand arbre et l'ouverture d'une clairière, et le remplacement éventuel d'une espèce par une autre.

La figure 7 montre les périodes caractéristiques (= périodes où on observe de grands changements) dans un tel modèle. On reconnaît une période de 50-100 ans correspondant à la disparition des espèces intolérantes à l'ombrage, une période à 150-200 ans traduisant le remplacement des espèces **climaciques** (tolérantes à l'ombrage), et une période à 500 ans correspondant au remplacement d'une espèce par une autre.

A titre de comparaison, la figure 8 (Mitchell, 1976) montre les périodes caractéristiques des variations climatiques : 1 jour, 3-7 jours (persistance des masses d'air), 1 an, 2 500 ans (alternances **froid/chaud, sec/humide**), 20 000, 40 000 et 100 000 ans (glaciations dues aux variations des paramètres de l'orbite terrestre), 30-60 millions et 200-500 millions d'années (grands bouleversements vraisemblablement d'origine tectonique et volcanique).

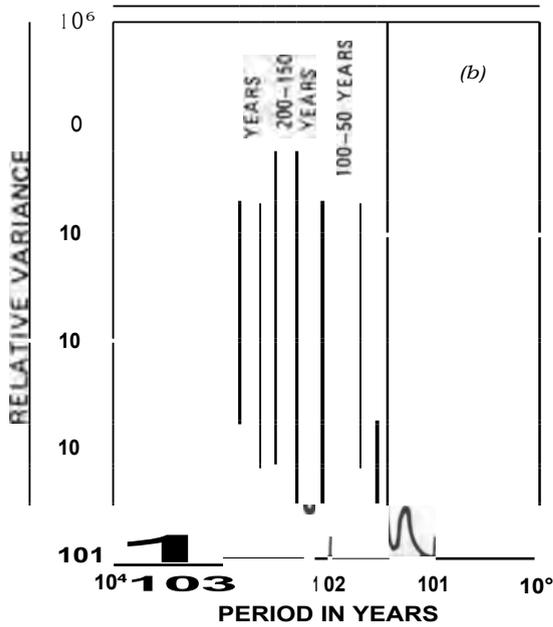


Fig. 7. Variations relatives des facteurs périodiques dans un modèle de simulation de croissance des forêts (in Shugart, 1984).

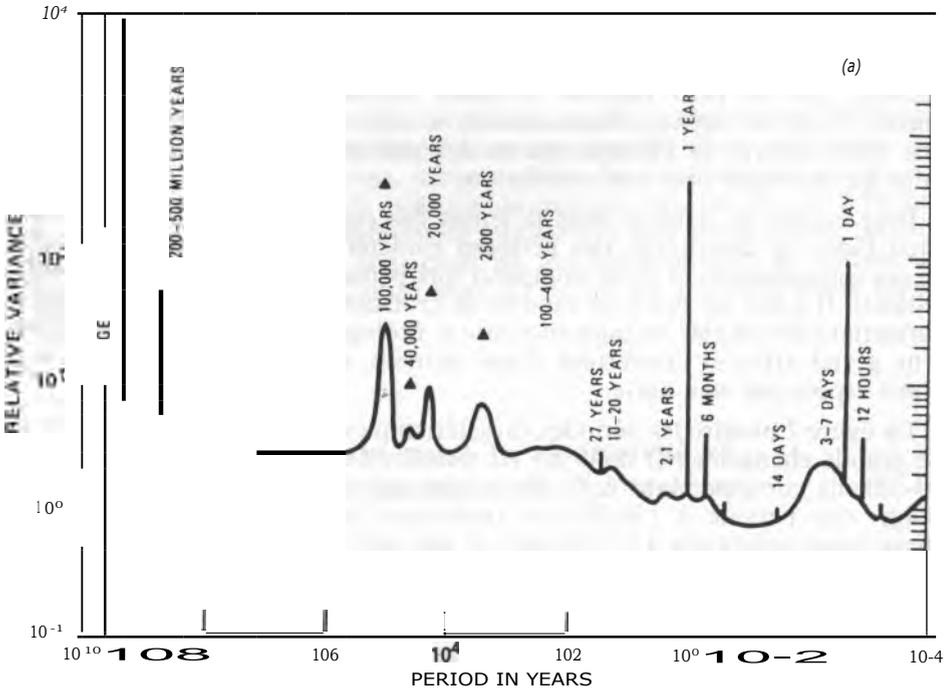


Fig. 8. — Variations relatives du climat à toutes les périodes de variation, depuis l'âge de la terre jusqu'à environ 1 h (d'après Mitchell, 1976).

Un argument développé par certains écologistes est qu'un écosystème, pour être stable, doit présenter un nombre élevé de périodes caractéristiques ou pics. Woodward (1992) souligne que le nombre de ces pics augmente avec la diversité spécifique. Les écosystèmes à forte diversité seraient donc les plus stables. Les données sont encore **insuffisantes** pour conclure.

Conclusion : que faire ?

La diversité dans le monde vivant est extrême et c'est une grande richesse dont l'homme a largement bénéficié depuis son apparition il y a quelques centaines de milliers d'années. Devenue espèce dominante, l'homme a par sa croissance et son industrie considérablement modifié la surface de notre planète.

La population mondiale est passée de 2,5 milliards en 1950 à 5 milliards en 1987 et passera à 10-12 milliards vers 2100 avant de se stabiliser (Vallin, 1989). Il en résulte une pression croissante sur les écosystèmes naturels ou peu exploités, pour la production de nourriture et la production de bois. On ne pourra donc pas éviter la disparition d'un nombre important d'espèces et il faut donc faire des choix : quelles espèces, quels écosystèmes conserver, avec quelle surface minimale ? Comment assurer cette conservation ? Actuellement les cultures représentent environ 11 % de la surface des continents, et les zones utilisées par l'homme (villes et voies de transport) environ 2 % (Ajtay *et al.*, 1979). Les zones de réserves naturelles (toutes catégories confondues) en représentent, elles, environ 4 % en 1990 (UICN, 1990). Faut-il accroître cette surface et de quelle façon ? Il est clair qu'il y a un prix à payer pour conserver les espèces et les milieux naturels, bien illustré par Lévêque et Glachant (*La Recherche*, janvier 1992). Comme les pays les plus riches ne sont pas ceux qui contiennent la plus grande **biodiversité**, ils doivent envisager de subventionner fortement la création de réserves dans les milieux intéressants comme les forêts équatoriales. C'est un problème de politique nationale et internationale avec des sensibilités très variées selon les pays.

Plutôt que d'augmenter la surface des cultures, il paraît plus judicieux d'augmenter le rendement des cultures par l'intensification dans les pays à forte croissance démographique. De ce point de vue les subventions à l'achat d'engrais sont un moyen de préserver des surfaces naturelles. De même une bonne sylviculture de quelques espèces productrices de bois de feu sur des espaces limités permettrait d'éviter le drame du déboisement irréversible de très grandes zones qui risquent la désertification.

Sur le plan scientifique, il est important de comprendre les mécanismes régissant la dynamique des communautés végétales et animales, et de chercher à caractériser le rôle des diverses espèces dans le fonctionnement de l'écosystème. Ce travail peut être entrepris d'abord sur des systèmes simples naturels ou artificiels. Il est nécessaire pour parvenir à une véritable théorie de la **biodiversité** qui pourra servir de base à une politique raisonnée de conservation des espèces.

Bibliographie

- Académie des Sciences, 1990 — *L'effet de serre et ses conséquences climatiques. Evaluation scientifique*. Rapport n° 25, Académie des Sciences, 23 quai de Conti, Paris.
- AJTAY G.L., KETNER P. and DUVIGNEAUD P., 1979 — Terrestrial primary production and **phytomass**. In : *The global carbon cycle*, B. Bolin *et al.* (eds.), Scope 13, J. Wiley : 129-181.
- EHRICH P.R. et WILSON E.O., 1991 — **Biodiversity** studies: science and policy. *Science*, **253**: 758-762.
- ERWIN D.H., 1989 — The end-Permian mass extinction : what really happened and did it matter ? *TREE*, 4 : 225-229.
- FARNSWORTH N.R., AKEROELE O., BINGEL A.S., SOEJONTO D.D. and GNO S.G., 1985 — Medicinal plants in therapy. *Bull. WHO*, **63**: 965-981.
- GENTRY A.H., 1988 — Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Nation. Acad. Sci. USA*, **85**: 156-159.
- HOUGHTON J.T., JENKINS G.J. and EPHRAUMS J.J., 1990 — *Climate change. The IPCC scientific assessment*. Cambridge University Press.
- LAWTON J.H. and BROWN V.K., 1992 — Redundancy in ecosystems. In « *Ecosystem function of biodiversity* » (E.D. Schulze and H.A. Mooney, eds.), Springer Verlag (sous presse).
- LEMEE G., 1987 — Les populations de chênes (*Quercus petraea* Liebl.) des réserves biologiques de la Tillaie et du Gros Fouteau en forêt de Fontainebleau : structure, démographie, évolution. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **42** : 329-355.
- LEVEQUE F. et GLACHANT M. 1992 — Diversité génétique. La gestion mondiale des ressources vivantes. *La Recherche*, **239**: 114-123.
- MAY R.M., 1973 — *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, 235 p.
- MITCHELL J.M. Jr, 1976 — An overview of climatic variability and its causal mechanisms. *Quaternary Research*, **6**: 481-493.
- MYERS N., 1984 — *The primary source: tropical forests and our future*. W.W. Norton, New York, U.S.A., 399 p.
- MYERS N., 1989 — *Deforestation rates in tropical forests and their climatic implications* (Friends of the Earth, London).
- ODUM E.P., 1969 — *Fundamentals of Ecology*, 2nd ed., Saunders, Philadelphia.
- SERVANT M., FOURNIER M., SOUBIES F., SUGUIO K., TURCQ B., 1989 — Sécheresse holocène au Brésil (18° -20° lat. S). Implications météorologiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **309**: 153-156.
- SHUGART H.H., 1984 — *A theory of forest dynamics*. Springer-Verlag, 267 p.
- STORK N.E., 1988 — Insect diversity : facts, fiction and speculation. *Biol. J. Linn. Soc.*, **35**: 321-337.
- UICN, 1990 — *Liste des Nations Unies des parcs nationaux et des aires protégées*. UICN, Gland ; Suisse et Cambridge, Royaume Uni, 284 p.
- VALLIN J., 1989 — *La population mondiale*. Editions La Découverte, Paris, 127 p.
- WILSON E.O., 1987 — The arboreal ant fauna of **peruvian** amazon forests : a first assessment. *Biotropica*, **19** : 245-252.
- WOODWARD F.I., 1987 — *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, 174 p.
- WOODWARD F.I., 1992 — How many species are required for a functional ecosystem ? In « *Ecosystem function of biodiversity* » (E.D. Schulze and H.A. Mooney, eds.), Springer Verlag (sous presse).

Des forêts et des hommes : ressources végétales connues et méconnues en Amazonie

Jean-Louis **GUILLAUMET** et Maurice **LOURD** *

Résumé : La diversité des écosystèmes amazoniens, leur richesse **floristique**, ont donné lieu, de la cueillette à la domestication, à de multiples utilisations par les sociétés humaines au cours des temps. Les potentialités génétiques actuelles doivent être considérées sous ces deux aspects : 1) contexte culturel avec sa diversité créée et entretenue, relations plante cultivée-plante sauvage, 2) diversité naturelle encore à exploiter. Des exemples illustrent les potentialités génétiques des plantes cultivées aux origines encore incertaines, celles d'espèces en phase récente d'exploration, enfin les nouvelles possibilités offertes par des plantes, encore peu connues sous cet aspect. Cette diversité, saisie à différents niveaux, doit pouvoir être utilisée à diverses fins.

Mots-clés : Amazonie, richesse spécifique, milieux naturels, ressources génétiques, domestication.

La flore amazonienne compterait entre 60 et 100 000 espèces de végétaux supérieurs (Schultes, 1977, 1979 ; Gentry, 1986) ; curieusement, peu ont été diffusées hors de leur région d'origine. Manioc, ananas, cacaoyer, hévéa, rocoyer, piments, prune **mombin**, anacarde, chou caraïbe sont à peu près les seules connues largement dans les pays tropicaux, encore que l'on dénie à certaines une origine amazonienne. Et pourtant, bien d'autres ont eu une « destinée alimentaire » pour avoir été, et être encore, largement en usage parmi les habitants de l'Amazonie.

La richesse **floristique**, et quelle que soit la valeur des estimations citées ci-dessus, s'explique, au moins en partie, par l'extension du massif amazonien et son hétérogénéité, quelques 6 000 000 km² partagés en milieux différents, très individualisés et eux-mêmes résultats d'une longue histoire pendant laquelle le massif amazonien connut extensions et régressions liées aux changements climatiques. Actuellement donc une flore très riche, très originale avec un taux élevé d'**endémisme** au niveau général comme au niveau

Botaniste, **ORSTOM**, Laboratoire de **Phanérogamie**, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

* **Phytopathologiste**, Centre **ORSTOM**, BP 5045, 34032 Montpellier cedex 1, France.

régional. Ajoutons à cela enfin une indéniable augmentation de la richesse d'Est en Ouest.

A ces cadres botaniques rapidement esquissés se surimpose une diversité humaine intense, de grandes et antiques civilisations dont témoignent des restes prestigieux. Si l'agriculture sur brûlis est, ici comme dans tous les tropiques humides, la plus manifeste des exploitations du milieu, elle a revêtu et existe encore sous des formes bien différentes selon qu'elle se pratique en zone de terre ferme ou en zone inondée. A côté de cette activité basée sur des plantes à cycle court, les systèmes **agroforestiers** de la forêt aménagée aux vergers **polyspécifiques**, ou jardins vergers familiaux, ont une importance fondamentale dans le processus de domestication (Guillaumet *et al.*, 1990).

L'exploitation du monde végétal amazonien par l'homme recouvre en conséquence une grande diversité de situations qu'il est possible de regrouper selon Harlan (1975) :

- les plantes non domestiquées utilisées par l'homme mais n'ayant pas subi de transformations génétiques. Ce sont les plantes de cueillette, quelquefois protégées voire plantées près des maisons ;
- les plantes domestiquées, génétiquement transformées par l'homme. Processus évolutif, la domestication entraîne des modifications morphologiques et tous les intermédiaires sont possibles entre formes sauvages et formes domestiquées. La majorité des plantes cultivées appartient à cette catégorie ou à une des quatre catégories proposées par Clement (1990) à la suite de Hawkes (1983) : plantes entretenues, cultivées, semi-domestiquées et domestiquées.

Inutile de préciser qu'en pratique la distinction n'est pas toujours claire : d'un lieu à l'autre une plante peut avoir un statut différent. Ainsi *Pourouma cecropiaefolia* Mart., semi-domestiqué dans l'ouest du bassin avec des formes à gros fruits, est incontestablement sauvage aux confins occidentaux de la Guyane. *Solanum sessiliflorum* Dunal. est, là, plante de culture avec de nombreuses formes et de multiples usages, commensale ici, clairement spontanée ailleurs. Le châtaignier du Brésil, *Bertholletia excelsa* Humb. et Bompl., a-t-il, dans l'ensemble de son aire, toujours le même statut ? N'est-il pas en train de monter dans l'échelle de la domestication ?

L'important réside dans l'existence d'un continuum entre le sauvage et le domestique, dans l'ampleur du processus de domestication, dans le nombre d'espèces en jeu et dans le potentiel qu'elles représentent, mais dont l'essentiel est méconnu hors d'Amazonie.

Ressources végétales connues de l'Amazonie

On ne peut évoquer l'Amazonie sans penser au moins à deux plantes dont l'importance économique est énorme : l'hévéa et le cacaoyer. A un degré moindre, parce qu'il s'agit d'une plante vivrière n'entrant guère dans les circuits commerciaux, le manioc qui est la plante symbole de l'Amazonie. Il faudrait aussi citer l'ananas et le discret **roucouyer**, omniprésents sous les tropiques. L'histoire de leur découverte, de leur domestication est liée à celle

de l'homme amazonien. Seul l'hévéa a été mis en culture récemment, les autres sont des domestications anciennes, toutes ont vu de nouveaux usages.

La plante alimentaire de base de l'Amazonie : le manioc

Manihot esculenta Crantz. n'est pas connu à l'état spontané. Son histoire est inséparable de celle des peuples qui l'ont domestiquée et diffusée à travers toute l'Amérique tropicale continentale et insulaire. La plupart des auteurs considèrent qu'il s'agit d'un complexe spécifique né, à la fois, de l'hybridation naturelle d'espèces sauvages et de croisements entre plantes sauvages et cultivées, ayant eu lieu au hasard des pérégrinations des Amérindiens (Rogers et Appan, 1973). L'interfertilité entre espèces sauvages et entre celles-ci et divers cultivars de *M. esculenta* conforte cette hypothèse (Simmonds, 1976).

Il existe deux centres principaux de spéciation et de dispersion du genre *Manihot*, à partir desquels l'homme aurait domestiqué puis diffusé *M. esculenta* (Rogers, 1965). Les recherches archéologiques et ethnologiques apportent des précisions sur la domestication et la diffusion du manioc. Des indices de présence, qu'il faut utiliser avec précaution, vers 200 avant notre ère ont été relevés au Mexique, tandis que des sites datant de 2 700 et 1 200 avant J.C., découverts respectivement en Colombie et Vénézuëla, attestent de sa culture (Leon, 1977). Lathrap *in* Lescure et al. (1987) la fait remonter jusqu'à 5 à 7 000 ans avant J.C. Schmidt (1951) montre que les migrations des Indiens Arawaks seraient à l'origine de la culture dans les Caraïbes et l'Amérique centrale ; tandis que les Tupi-Guarani seraient les principaux responsables de la diffusion du manioc dans le bassin amazonien et les régions limitrophes. Le Brésil, et particulièrement l'Amazonie, est donc un pôle important dans l'histoire évolutive du manioc, tant par l'abondance des espèces existant à l'état spontané que par l'importance des courants de domestication qui l'ont traversé au cours de l'histoire antérieure à la conquête.

Actuellement, la culture du manioc est répandue dans toute l'Amérique inter-tropicale, selon deux grands courants distincts par la nature des cultivars utilisés : en Amérique Centrale, dans les régions occidentales et méridionales de l'Amérique du Sud, le manioc doux est préférentiellement cultivé, alors que le manioc amer domine aux Antilles, dans le nord et l'est du continent. L'un des traits les plus remarquables de la culture du manioc réside dans l'extrême diversité des cultivars, diversité d'autant plus surprenante qu'il s'agit d'une plante exclusivement multipliée par voie végétative. Ainsi, au Brésil, Kerr et Clement (1980) signalent l'existence de plus de 40 cultivars dans les plantations d'un village Dessana, Chernella (1980) en donne 98 pour trois villages Tukano, Grenand (1980) 27 dans un village Wayampi de Guyane. Cette diversité, maintenue par les coutumes et les traditions indigènes, répond à la diversité des usages ; elle est un exemple d'utilisation rationnelle des ressources génétiques afin de répondre aux besoins des populations.

La richesse du pool génétique amazonien est cependant bien loin d'avoir été explorée dans le cadre de programmes modernes d'amélioration. Tout un travail de collection et d'évaluation reste à faire pour répondre aux besoins actuels, principalement en ce qui concerne la résistance aux maladies, bactériose et virose notamment, dans les autres continents où le manioc fut introduit dès le XVI^e siècle, mais sur une base génétique inévitablement restreinte, et où sa culture ne fait que prendre de l'ampleur.

Un arbuste oublié et un produit méconnu : rocouyer et rocou

On sera peut être surpris de voir aussitôt après le manioc, ce *Bixa orellana* L. qui hors d'Amérique n'est plus guère connu que comme arbuste ornemental. Et cependant, il est au même titre que le manioc indissociable de la culture amérindienne, il est aussi inconnu à l'état spontané et présente une variabilité importante, infiniment moindre bien sûr que celle du manioc, mais qui en fait une authentique plante domestiquée. Les Amérindiens utilisent la pulpe du fruit, le rocou, comme teinture corporelle et protection contre le soleil et les insectes. Très vite l'Europe l'utilisa comme teinture, puis elle disparut au profit des teintures chimiques. Le rocou reste un des colorants pharmaceutiques et surtout alimentaires (E 160 de la CEE) parmi les plus utilisés. Il existe des formes différemment colorées et ornées, plus ou moins riches en colorant. La collection mondiale est au Pérou à l'IIAP d'Iquitos. Les botanistes reconnaissent une ou deux espèces spontanées, assez mal connues, en Amazonie et dont on ignore les liens avec l'espèce cultivée.

Un des premiers fruits américains connus en Europe : l'ananas

Il n'est pas possible d'affirmer actuellement que l'ananas, *Ananas comosus* (L.) Merrill, ait été domestiqué en Amazonie, mais il est certain que des populations indéniablement sauvages y existent dans des formations ouvertes de l'espace forestier, fréquemment à côté d'espèces voisines. Si on ajoute, qu'en Amazonie centrale au moins, de petites cultures d'ananas se rencontrent souvent aux mêmes endroits, on ne peut pas ne pas penser à la possibilité de croisements et d'hybridations entre toutes ces populations. Le fait que la seule espèce *A. comosus* soit parthénocarpique (auto-incompatible) indique-t-il le résultat d'une sélection ou d'une simple mutation à partir des autres espèces qui n'ont pas cette caractéristique (Simmonds, op. cit.) ? Si on connaît de très nombreux cultivars d'ananas, Johnson (1935) en cite 135, on ne sait pratiquement rien de ceux cultivés traditionnellement en Amazonie où pourtant il existe des fruits atteignant le poids de 20 kg (Cavalcante, 1988). L'Amazonie est certainement un lieu privilégié pour une meilleure connaissance de cette plante qui fut l'une des premières à être introduites en Europe.

Un arbuste très proche de l'état spontané : le cacaoyer

Le centre d'origine du cacaoyer, *Theobroma cacao* L. présent dans la plus grande partie du massif amazonien, se situerait dans l'extrême Ouest au pied des premiers contreforts andins, où se rencontre la plus grande variabilité génétique dans les populations naturelles (Cheesmann, 1944). En Amérique Centrale, il aurait été introduit par les Indiens qui le cultivaient il y a plus de 2 000 ans (Purseglove, 1974). Cuatrecasas (1964) pense qu'il s'est très rapidement répandu dans l'ensemble de l'Amazonie, en Amérique Centrale jusqu'au sud du Mexique. Les deux foyers donnèrent alors naissance à des populations (« forastero » et « criollo ») séparées par l'isthme de Panama. En Amazonie, le cacaoyer est essentiellement cultivée pour la pulpe de son fruit, consommée ainsi ou sous forme de jus. En Amérique Centrale,

les fèves mélangées à du maïs et du piment servaient à confectionner une boisson, ainsi que des sauces. Cependant, ce furent les Espagnols qui inventèrent la boisson connue aujourd'hui. Le chocolat était né et, avec lui, le succès commercial du cacao. En Amazonie, le cacao a été le premier produit d'**extractivisme** ouvert sur les marchés européens et sa culture s'est très rapidement étendue. En 1730, le cacao représentait 90 % de la valeur des exportations de l'Amazonie brésilienne (Santos, 1980).

Il ne fait aucun doute que, depuis les Mayas, le cacaoyer a fait l'objet d'une intense sélection **massale**. Les cultivars modernes sont issus d'hybridations, visant à la fois une meilleure production et une bonne résistance aux diverses maladies. Malgré ces efforts, différents pathogènes constituent, en Amazonie, un facteur limitant à la culture, en particulier *Monilia roseri* Cif., responsable d'une pourriture des cabosses en **Equateur** et surtout *Crinipellis pernicioso* (Stahl.) Sing., originaire comme son hôte d'Amazonie, responsable de la maladie du balai de sorcière, commune à beaucoup d'espèces du genre *Theobroma* et de son très proche parent *Herrania*. La situation épidémiologique du cacao en Amazonie est en tout point comparable à celle de l'hévéa : toute rupture de l'équilibre établi entre le parasite et son hôte dans les conditions naturelles entraîne inévitablement une explosion épidémique de la maladie. En l'absence de résultats satisfaisants pour la résistance au pathogène, la **cacaoculture** demeure quasi impraticable en Amazonie. De plus, la maladie constitue une menace très sérieuse pour les plantations de l'Etat de la Bahia qui font du Brésil le premier producteur mondial de cacao. La maladie y aurait fait son apparition, suscitant la plus grande inquiétude des producteurs (Takatsu, comm. pers.).

La domestication moderne d'un arbre : l'hévéa

Avec l'hévéa, il s'agit maintenant d'une plante moderne, récemment mise en culture. Outre *Hevea brasiliensis* Muell. Arg., d'autres espèces du genre, dont la répartition recouvre, très exactement, les limites du massif amazonien furent exploitées pour leur latex : *H. benthamiana* Muell. Arg., *H. guianensis* Aubl., *H. spruceana* Muell. Arg. Les populations amérindiennes en consommaient les graines après une technique d'élimination des principes toxiques très comparable à celle utilisée de nos jours pour le manioc. Le latex servait aussi à confectionner des objets divers, mais il faut attendre Goodyear et la découverte de la vulcanisation, en 1829, pour véritablement voir l'essor de l'arbre à caoutchouc avec l'avènement de l'industrie de l'automobile et des pneumatiques dans la seconde moitié du XIX^e siècle. De 1870 à 1920, c'est l'âge d'or du caoutchouc, l'épopée de la « **borracha** », qui vit l'émergence d'immenses fortunes et la naissance d'une ville lumière, Manaus avec son opéra, son port flottant, ses palais... Mais c'est aussi la mort des Indiens, l'arrivée en masse des **Nordestins** qui marquèrent profondément l'histoire récente de l'Amazonie. Cet « Age d'or » prit fin lorsque les premières plantations asiatiques, issues des quelques plants ayant survécus du lot de graines exporté par Wickam en 1876, entrèrent en production, avec toutefois un regain d'activité durant la seconde guerre, lorsque les plantations asiatiques se trouvèrent entre les mains du Japon (Dean, 1989).

L'extraction du latex des hévéas naturels est maintenant une activité économiquement marginale. Toutes les tentatives de plantation en Amazonie

ont échoué par la faute d'un champignon, *Microcyclus ulei* (P. Henn) Arx, responsable de la maladie sud-américaine des feuilles. La greffe des couronnes de *H. pauciflora* (Spruce ex Benth.) Muell. Arg., résistante à la maladie, sur des porte-greffes hauts producteurs semblait prometteuse, mais une très forte sensibilité à la pourriture causée par le *Phytophthora* en a limité le développement. La solution réside dans les plantations où la présence d'une saison sèche permet de rompre le cycle du champignon. Et c'est ainsi que, depuis les années 70, l'hévéaculture se développe au sud du massif amazonien dans les Etats du Mato Grosso, de la Bahia, de Sao Paulo.

Seules les plantations asiatiques et africaines, où le parasite est absent, présentent les conditions d'une bonne production. Compte tenu de la très faible base génétique sur laquelle reposent ces plantations, il est clair que l'arrivée de *Microcyclus* y aurait des conséquences catastrophiques. Il est aussi important d'élargir cette base génétique en vue d'améliorer la qualité, la production et bien d'autres caractéristiques. Ce fut l'objectif des prospections réalisées en 1974 et 1981 sous les auspices de l'IRDB (Nicolas, 1981). L'évaluation du matériel génétique est en cours à l'EMBRAPA de Manaus et de Belem mais les résultats sont encore peu significatifs quant à l'obtention de clones résistants (Dean, op. cit.).

Ressources végétales méconnues

Si on ne s'en tient qu'aux espèces entrant dans les catégories distinguées par Hawkes (op. cit.), espèces entretenues, cultivées, semi-domestiquées et domestiquées, la liste est considérable et hors de notre propos. On ne traitera que quelques exemples pouvant illustrer ces quatre catégories.

Un palmier strictement domestiqué : *Bactris gasipaes* HBK

Des preuves archéologiques d'une culture ancienne de *Bactris gasipaes* existent dans différents sites du Costa Rica : des graines de variétés à petits fruits datées de 300 ans avant J.C. (Ulloa et Mora Urpi, 1990). Cependant, l'origine génétique et géographique est encore controversée. Le genre est largement distribué sur le contrefort oriental mais aussi sur le versant Pacifique des Andes. *Bactris gasipaes* dériverait d'une espèce proche à petits fruits (Mac Bride, 1960) soit directement ou à la suite d'une hybridation avec une autre espèce (Huber, 1904). Mora Urpi (1979) complète cette hypothèse en suggérant des hybridations dans des lieux séparés entre espèces différentes, — il y a là une grande analogie avec l'origine présumée du manioc —, et retient 3 sites d'origine : nord-est de la Colombie, ouest du Brésil et sud-est du Pérou.

La *pupunha*, de son nom brésilien, est cultivée par toutes les populations amazoniennes pour son fruit consommable après cuisson, soit directement, soit sous forme de farine ou encore pour fabriquer une boisson. Mais les autres parties servent à de multiples usages (Patino, 1963) : les racines sont

médicinales, le stipe donne arcs, flèches, harpons, perches, planchers et parois des maisons, les feuilles servent en vannerie et à confectionner des toitures, les épines peuvent être utilisées comme aiguilles et **alènes**, les fleurs mâles parfument les mets, les graines se mâchent, le bourgeon terminal donne un chou palmiste.

Les prospections récemment effectuées en Amazonie occidentale ont porté sur des populations « modernes », résultant du brassage réalisé par l'homme. La variabilité affecte les dimensions et le port, la **spinescence** son absence est très recherchée —, la forme, la couleur, les dimensions et les qualités **organoleptiques** du fruit, la dimension de la graine... Les populations présentent une grande variabilité et de nombreux hybrides **interspécifiques** ont été identifiés.

Un programme international de sélection (Brésil et Costa Rica) s'intéresse aux potentialités de cette plante : fruits pour l'alimentation humaine et animale, production d'amidon et d'huile, coeur (Clement, 1988). Aujourd'hui, alors qu'elle est déjà importante au Costa Rica, la culture de la **pupunha** reste encore limitée à quelques pieds dans les jardins citadins ou dans les systèmes **agroforestiers** de terre ferme. Quelques plantations expérimentales ont été mises en place pour la production de fruits et de choux palmistes. La pauvreté des sols, la pression phytosanitaire (chute précoce des fruits, syndrome complexe associant insectes, champignons et désordre physiologique) et l'**insuffisance** de la sélection sont les principales raisons évoquées pour justifier le retard pris dans le développement de cette culture.

Une plante stimulante semi-domestiquée : le **guarana**

On a prêté au *Paullinia cupana* HBK pratiquement toutes les vertus. En réalité, la très forte teneur en caféine de ses graines en fait un tonocardiaque hautement apprécié pour ses propriétés stimulantes (Erikson *et al.*, 1984). L'espèce, dont l'existence à l'état spontané n'est pas confirmée, a été distinguée en deux variétés : **sorbilis** (Mart.) Ducke d'Amazonie centrale où elle aurait été domestiquée dans la région du Rio Madeira actuellement peuplée par les Indiens **Maué**, **typica** localisée exclusivement aux bassins de l'**Orénoque** et du Rio Negro, où elle n'est plus cultivée et où les recherches pour la retrouver sont restées infructueuses (Cavalcante, *op. cit.*).

L'extension de la culture du **guarana** n'a pas eu le succès escompté du fait de problèmes sanitaires sérieux (anthracnose et *Fusarium*), du manque de matériel végétal de bonne qualité et de différents écueils techniques et socio-économiques. La culture et la production restent donc très localisées à la région de **Parintins** où la préparation du produit achevé, poudre et « bâton », est essentiellement familiale et artisanale.

Un palmier entretenu et cultivé : l'**açai**

Ce nom désigne *Euterpe oleracea* Mart. et l'espèce voisine *precatória* Mart. Leur aire de distribution recouvre toute la partie septentrionale de l'Amérique du Sud. La première domine jusqu'à parfois être exclusive de certains sols inondés de l'estuaire de l'Amazone, la seconde est plus de l'intérieur et sur des sols moins **hydromorphes**. Compte tenu de son intense exploitation

par l'homme, il est bien difficile de distinguer les peuplements naturels de ceux entretenus et enrichis. En quelques régions, *E. oleracea* est incontestablement cultivé. Dans la région de Belem, on distinguerait au moins deux formes différentes selon les caractères du fruit. Comme le fruit de *Bactris gasipaes*, celui d'açai a, au Brésil, une importance fondamentale dans l'alimentation humaine. Le « vin d'açai », boisson non fermentée obtenue à partir des fruits, fait l'objet d'un commerce intense surtout dans l'état du Para. La production de fruits d'açai est la principale activité et la principale ressource économique d'une partie de la population de la région de Belem.

En outre, l'açai offre une vaste gamme de produits dérivés de toutes ses parties. Anderson (1986) donne plus de vingt possibilités d'utilisations alimentaire, médicinale, agricole, technologique... L'exploitation récente pour la production de coeurs, dont l'intérêt économique est certain, met sérieusement en danger les populations naturelles et compromet la ressource. Des études sont en cours au Brésil pour l'exploitation rationnelle du chou palmiste et son introduction dans l'agroforesterie (Clement, 1989).

Un grand arbre entretenu, peut être semi-domestiqué et en voie de domestication : le noyer du Brésil

L'aire de distribution de cet arbre, *Bertholletia excelsa* Humb. et Bompl., un des plus grands de la forêt amazonienne avec ses 40 à 50 mètres de hauteur, recouvre la quasi-totalité du massif amazonien, exclusivement en forêt dense de terre ferme où il peut constituer des populations importantes. Il ne s'agit pas seulement d'une plante de ramassage, mais bien d'une plante protégée et entretenue par différentes populations de l'Amazonie (Posey, 1984) et comme nous avons pu le constater sur le Purus ou le moyen Rio Negro. D'après Clement (1990), sa distribution actuelle serait due pour l'essentiel aux Amérindiens. Des tentatives de culture à grande échelle ont été tentées avec plus ou moins de succès depuis quelques décennies et dans différentes parties d'Amazonie.

L'espèce présente une grande variabilité génétique qui se manifeste au niveau de la productivité individuelle, de la taille de l'arbre, de la quantité d'amandes par fruit, de la teneur en matière grasse, de l'intercompatibilité, etc. Parmi les premiers résultats obtenus notamment à l'EMBRAPA de Belem, on notera la pratique de la greffe qui permet d'atteindre la production de fruits dès 10 ans au lieu des 20-25 ans requis à la suite du semis, également l'obtention d'individus de taillé réduite. Ce ne sont que les débuts d'une véritable domestication.

Vers la culture et la domestication

Il est impossible de traiter toutes les espèces végétales en voie de domestication en Amazonie, dans un long processus, plus ou moins achevé de nos jours pour certaines, qui n'en est qu'aux balbutiements pour d'autres. Nous parlerons de trois plantes qui paraissent prometteuses, parmi tant d'autres, et qui font l'objet d'études dans plusieurs pays.

Le cupuaçu : *Theobroma grandiflorum* (Willd ex Spreng) Schum

Ce cousin du cacaoyer est un des fruits symboles de l'Amazonie par sa popularité liée à ses qualités gustatives et par le fait qu'il soit pratiquement inconnu hors de sa région d'origine, l'Amazonie orientale où il est encore abondamment rencontré en forêt. Il constitue un des composants de base des jardins-vergers de terre ferme et des zones inondées (Guillaumet et al., op. cit.). Sa pulpe sert de base à la préparation de jus, sorbet, glace, liqueur, confiseries, pâtisseries et confiture. Ses graines ont été utilisées, avec un certain succès, à la fabrication de chocolat blanc. L'espèce présente une grande variabilité génétique. La mise en collection et l'évaluation en vue d'une sélection sont les premières étapes d'une recherche actuellement en cours à l'EMBRAPA et à l'INPA. Pressés par la forte demande du marché et la valeur élevée du produit, quelques investisseurs se sont hasardés dans la culture. Le manque de connaissances sur les exigences agronomiques, le risque sanitaire causé par la maladie du balai de sorcière laissent mal augurer de l'avenir de ces plantations. Le cupuaçu est en effet un des hôtes naturels du champignon pathogène, *Crinipellis pernicioso*, que nous avons vu être une grave menace pour le cacaoyer. Il y a tout lieu de penser, à l'exemple de l'expérience catastrophique de la culture de l'hévéa, que la pression sélective induite par la monoculture entraîne une explosion épidémique de la maladie.

Le « camu-camu » : *Myrciaria dubia* (HBK) McVaugh

Cette *Myrtaceae*, présente dans le nord-ouest de l'Amazonie brésilienne, au Venezuela, en Equateur et au Pérou, se développe essentiellement dans les zones inondées et sur les berges des cours d'eau. Son fruit recèle une très haute teneur en vitamine C (2 000 mg par 100 g de fruits frais) qui lui confère un grand intérêt économique. Il est traditionnellement consommé sous forme de jus, sorbet, liqueur et confiture. Les études relatives à l'écologie et la génétique du camu-camu en sont à leurs prémices, à l'INPA de Manaus comme à l'IIAP d'Iquitos (Clement et al., 1982).

L'araça-boi : *Eugenia stipitata* McVaugh

Ce petit arbuste est natif de l'Amazonie péruvienne où il est très abondant dans le bassin du Rio Ucaiali (Pinedo et al., 1981). Au Brésil, il est cultivé dans les jardins de la région de Manaus ainsi que dans les vergers des riverains du Rio Solimões. Riche en vitamines A, B et C, sa saveur très acidulée mais agréable en fait un fruit prisé pour la confection de jus et sorbet. Cette plante présente des caractéristiques agronomiques tout à fait intéressantes comme une bonne croissance sur tous les types de sol, une entrée en production dès deux ans, un port réduit et très ramifié facilitant la cueillette. Malheureusement l'araça-boi est très sensible à la mouche *Anastrepha* dont les larves abondent dans la pulpe des fruits mûrs, altérant sérieusement sa qualité.

Conclusions

La richesse floristique amazonienne, loin d'être connue avec précision, est cependant très élevée. Le nombre d'espèces utilisées par l'homme est important comme le montrent quelques travaux récents, relevant des sciences biologiques comme des sciences de l'homme, relatifs à un usage ou au savoir des sociétés (Cavalcante, op. cit. ; Grenand, 1980 ; Grenand *et al.*, 1987 ; Lescure *et al.*, 1987 ; Schultes et Raffaut, 1990). Beaucoup de choses restent à faire dans ce seul domaine des inventaires ; prospections, et collections sont encore nécessaires. Les plantes cultivées et encore plus les espèces véritablement domestiquées ne représentent qu'une faible fraction de ce potentiel. Même là, il y a encore beaucoup à faire : des recherches en cours menées en collaboration avec P. Grenand, anthropologue à l'ORSTOM, nous ont déjà permis d'identifier des plantes jusqu'alors inconnues et de préciser le statut de certaines autres.

Les Amérindiens furent les découvreurs de ces plantes et les artisans de ce processus qui trouve son terme ultime dans la domestication, perpétué par les actuels habitants de l'Amazonie, Amérindiens ou caboclos ; ils en ont été aussi les actifs diffuseurs. Il existe, à travers la diversité existante et entretenue dans les cultivars traditionnels, une véritable diversité créée qui place le massif amazonien parmi les foyers actifs de domestication, fonctionnant comme non-centre ou comme véritable centre d'origine selon les cas (Guillaumet, 1991).

Les échanges constants ou, tout au moins, l'absence de barrière stricte entre plante sauvage et plante cultivée, qui est le cas le plus fréquent, est aussi une caractéristique fondamentale. L'agriculture sur brûlis, par son intégration au cycle naturel de reconstitution, joue un rôle prépondérant dans ce phénomène. Pour Rogers et Appan (op. cit.) l'homme, involontairement par les modifications d'habitat qu'il provoque, permettrait à la plasticité phénotypique du manioc de s'exprimer. Il y a continuité entre « sauvage » et « cultivé », l'homme amazonien traditionnel puisant ses ressources dans le champ aussi bien que dans la forêt environnante ; il y a continuité aussi, et souvent complémentarité, entre les différentes formes d'utilisation du milieu : cueillette, extractivisme, agriculture et agroforesterie. Une même plante, suivant les lieux et les époques, peut se trouver à ces différentes étapes.

A partir de cette réalité et de la prise de conscience de l'énorme potentiel que représente l'Amazonie, malgré les importantes recherches menées par les institutions et équipes scientifiques de la région, il reste beaucoup à faire en terme d'amélioration génétique : prospection, évaluation, sélection.

Bibliographie

- ANDERSON A.H., 1986 — Use and management of native forests dominated by açai palm (*Euterpe oleracea* Mart.) in the Amazon estuary. *Adv. Econ. Bot.*, 6: 144-154.
- CAVALCANTE P.B., 1988 — *Frutas comestíveis da Amazônia*. 4^o edição. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belem. 279 p.

- CHEESMANN E.E., 1944 — Notes on the nomenclature, classification and possible relationships of cacao populations. *Trop. Agriculture, Trin.*, 21 : 144-159.
- CHERNELLA J.M., 1980 — *Diversity and selection in manioc cultivation in three amazonian indigenous populations. A report of research in progress.* Multigr. INPA, Manaus.
- CLEMENT C.R., 1988 — Domestication of the Pejibaye Palm (*Bactris gasipaes*): past and present. *Adv. Econ. Bot.*, **6**: 155-174.
- CLEMENT C.R., 1989 — The potential use of the pejibaye palm in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 7: 201-212.
- CLEMENT C.R., 1990 — Origin, domestication and genetic conservation of amazonian fruit tree species. *Proceedings of 1° Intern. Cong. Ethnobiology* (Belem, 1988), vol.1: 249-263.
- CLEMENT C.R., MULLER C.H. et CHAVES F.W.B., 1982 — Recursos genéticos de espécies frutíferas nativas da Amazônia brasileira. *Acta amazonica*, **12** (4) : 677-695.
- CUATRECASAS J., 1964 — Cacao and its allies : a taxonomic revision of the genus *Theobroma*. *Contrib. U.S. Nat. Herb.*, **35**: 379-614.
- DEAN W., 1989 — *A luta pela borracha no Brasil*. Ed. Nobel, Sao Paulo, Brasil, 286 p.
- ERIKSON H.T., CORREA M.P.F. et ESCOBAR J.F., 1984 — Guarana (*Paullinia cupana*) as a commercial crop in Brazilian Amazonia. *Econ. Bot.*, (3) : 273-286.
- GENTRY A.H., 1986 — An overview of neotropical phytogeographic patterns with an emphasis on Amazonia. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **17** : 19-35.
- GRENAND P., 1980. *Introduction à l'étude de l'univers Wayampi. Ethnoécologie des Indiens du Haut Oyapock (Guyane française)*. LACITO, Selaf Paris, 332 p.
- GRENAND P., MORETTI Ch. et JACQUEMIN H., 1987 — *Pharmacopée traditionnelle en Guyane : Créoles, Palikur, Wayapi*. ORSTOM, Paris, 569 p.
- GUILLAUMET J.-L., 1991 — *Les plantes alimentaires des forêts humides intertropicales et leur domestication : exemples africains et américains*. Symposium international. L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et applications au développement. Paris (Unesco), 10-13 septembre 1991.
- GUILLAUMET J.-L., GRENAND P., BAHRI S., GRENAND F., LOURD M., DOS SANTOS A.A. et Gély A., 1990 — Les jardins vergers familiaux d'Amazonie centrale : un exemple d'utilisation de l'espace. *Turrialba*, **40** : 63-81.
- HARLAN J.R., 1975 — *Crops and Man*. Amer. Soc. Agron./Crop Sci. Soc. Amer. Madison, Wisconsin, 295 p.
- HAWKES J.G., 1983 — *The Diversity of Crop Plants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- HUBER J., 1904 — A origem da pupunha. *Bol. Mus. Paraense Hist. Nat.*, **4**: 474-476.
- JOHNSON M.O., 1935 — *The pineapple*. Paradise of the Pacific Press, Honolulu, Hawaiï.
- KERR W. et CLEMENT C.R., 1980 — Práticas agrícolas de consequências genéticas que possibilitaram aos índios da Amazônia uma melhor adaptação as condições ecológicas da região. *Acta amazonica*, **10** (2) : 252-261.
- LEON J., 1977 — *Origin, evolution and early dispersal of root and tuber crops*. 4th Symposium of International Society for tropical Root Crops, Cali, Colombia, 1976. *Proceedings*, Ottawa, Canada : 20-30.
- LESCURE J.P., BASLEV H et ALARCON R., 1987 — *Plantas útiles de la Amazonia ecuatoriana*. ORSTOM/JUCE-INICRAE-PRONARIG, Quito, Equateur, 407 p.

- MCBRIDE J.F., 1960 — Flora of Peru. 27 *Bactris*. *Pub. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Series*, **13**: 402-412.
- MORA URPI J., 1979 — Consideraciones sobre el posible origen del pejibaye cultivado. *ASBANA* (Costa Rica) 3, 9: 14-15.
- NICOLAS D., 1981 — *Prospection et récolte de matériel végétal hévéa dans la forêt amazonienne*. Multigr., IRCA, Paris, 38 p.
- PATINO V.M., 1963 — *Plantas cultivadas y animales domésticos en América equinoccial*. Cali Univ., Colombie.
- PINEDO P.M., RAMIEREZ N.F. et BLASCO L.M., 1981 — *Notas preliminares sobre el araza (Eugenia stipitata), frutal nativo de la Amazonia peruana*. Lima, INIA/IICA, Publ. Mis. 229, 58 p.
- PURSEGLOVE J.W., 1974 — *Tropical crops. Dicotyledons*. Longman, Londres, 719 p.
- ROGERS D.J., 1965 — Some botanical and ethnological considerations of *Manihot esculenta*. *Econ. Bot.*, **19**: 369-377.
- ROGERS D.J. et APPAN S.G., 1973 — *Manihot Manihotoides (Euphorbiaceae)*. In *Flora neotropica* n° 13. pp. 272 (New York, Hather Press).
- SANTOS R., 1980 — *Historia econômica da Amazônia (1800-1920)*. Ed. Queiroz, Sao Paulo, Brésil, 358 p.
- SCHMIDT C.B., 1951 — A mandioca : contribuição para o conhecimento de sua origem. *Bol. Agr.*, 52: 73-128.
- SCHULTES R.E., 1977 — Diversas plantas comestíveis nativas do noroeste da Amazônia. *Acta amazônica*, 7 (3) : 317-327.
- SCHULTES R.E., 1979 — The Amazonia as a source of new economic plants. *Econ. Bot.*, 33 : 258-266.
- SCHULTES R.E. et RAFFAUF R.F., 1990 — *The Healing Forest. Medical and toxic plants of the Northwest Amazonia*. Dioscoride Press. 484 p.
- SIMMONDS N.W., 1976 — *Evolution of crops plants*. Longman, Londres, 339 p.
- ULLOA F.C. et MORA URPI J., 1990 — Sobre el proto-pejibaye en Costa Rica. *Ser. Tecn. Pejibaye, Bol. Infor.*, 2 (2) : 1-11.

Coévolution en agriculture chez les espèces sauvages

Jacques GASQUEZ *

Résumé : Dès l'origine de l'agriculture, les espèces cultivées par leur proximité avec les espèces sauvages ont permis l'émergence d'espèces nouvelles strictement adventives plus difficiles à détruire. La lutte biologique à partir de champignons a mis en évidence les modalités d'évolution de ces adventives et les difficultés qu'elles posent toujours viennent de la méconnaissance de leur variabilité génétique. Mais c'est dans la lutte chimique que la pression de sélection est la plus importante. L'évolution des populations peut être très rapide et brutale vers la constitution de populations entièrement résistantes. De plus, le changement d'herbicide peut entraîner l'apparition de nouvelles résistances plaçant l'agriculteur, comme pour la lutte biologique, dans une situation où il est toujours à la merci de la réaction des espèces adventives. De même, l'introduction de gènes de résistance aux herbicides dans les plantes cultivées peut être à l'origine de l'évolution d'espèces proches de la culture vers le statut d'adventives redoutables grâce à l'avantage que leur conférerait l'acquisition du gène de résistance.

Ainsi, le milieu agricole évoluant entraîne l'évolution des espèces sauvages comme dans un phénomène de **coévolution** où malheureusement l'un des partenaires est toujours dépendant de l'autre et doit constamment rechercher des techniques nouvelles.

Mots-clés: adventives, résistances, lutte biologique, **coévolution**.

Abstract: Since the **beginning** of the agriculture the relations between crops and wild species produced new strictly **adventitious** species, which are more **difficult** to control. The biological control, especially with fungi reveals the evolution of these weeds but failures of this control are generally due to the lack of knowledge of the weed variability. But this is the herbicide control which is responsible for the most important selection pressure. The evolution of the populations may be very fast and produces tremendous resistant populations. Moreover the change of herbicides may lead to the accumulation of multiple resistances in the same biotype. So the farmer is always at the mercy of the reaction of weed species. In the same way the production of **transgenic** crops with genes for herbicide resistance may lead to the appearance of new resistant weed species.

Thus the evolution of the agricultural environment leads to the evolution of wild species. This can be likened to **coevolution** where unfortunately one of the partners is still dependent from the other and must always find new techniques.

Key words: weeds, resistance, biological control, **coevolution**.

* IN RA, Laboratoire de **Malherbologie**, BV 1540, 21034 Dijon cedex, France.

Introduction

Le concept de **coévolution** a été utilisé par Ehrlich et Raven en 1964 dans leur description des influences naturelles entre plantes et insectes phytophages. **Roughgarden** en 1976 a défini cette notion comme l'évolution par laquelle la fitness de chaque génotype dépend de la densité de la population et de la composition génétique de chaque espèce. Des auteurs comme **Janzen** en 1980 considèrent plus simplement que chacune des espèces change dans sa composition génétique en réponse à un changement d'une autre espèce qui avait déjà évolué en réaction à une modification de la première.

Généralement les auteurs s'attachent à étudier les relations prédateur-proie, hôte-parasite ou les relations symbiotiques. Cette vision *sensu stricto* de la **coévolution** ne pourrait s'appliquer que lorsqu'il est possible de mettre en évidence une évolution conjointe des patrimoines génétiques (**Roughgarden**, 1976). Dans ce cas l'exemple de l'association **figuier-blastophage** est tout à fait remarquable.

Nous prendrons ici le concept de **coévolution** dans une interprétation très particulière : les relations entre les plantes et l'homme dans les milieux cultivés. Ces milieux, bien que relativement peu hétérogènes pour les caractéristiques **pédologiques**, sont soumis à des variations très marquées et plus ou moins **prédictibles** car dues à l'agriculteur. Les espèces qui colonisent ces milieux sont donc placées dans des situations où elles devraient évoluer rapidement. Ainsi, depuis toujours l'agriculteur a une relation très forte avec les adventices ; parce que certaines sont très proches de la culture et peuvent échanger des gènes mais surtout par la concurrence qu'elles exercent. Le désherbage qui a pour but de limiter leur influence a été assuré de tout temps par des moyens mécaniques peu ou pas sélectifs à l'échelle **infraspécifique**. Depuis une quarantaine d'années il a été remplacé par des herbicides de plus en plus adaptés à des tâches précises qui sont devenus totalement indispensables à l'agriculture. Le but recherché dans les cultures est donc de détruire les adventices sans affecter la plante cultivée. Cette action qui altère des mécanismes physiologiques et entraîne la mort de la plante doit nécessairement être sélective. Ceci implique que toutes les espèces ne vont pas réagir de la même façon mais aussi que la variabilité **infraspécifique** va entraîner des réponses différentes.

Certaines ont disparu essentiellement parce qu'elles avaient adopté une stratégie trop proche de celle des plantes cultivées. Aussi lorsque l'homme a cessé de les semer inconsciemment elles n'ont pu retrouver la variabilité qu'elles avaient perdue. D'autres n'ont cessé d'évoluer régulièrement avec l'évolution de la culture à tel point que l'on parle aujourd'hui de « crop-mimic ». Elles peuvent aussi développer des résistances aux herbicides. Face à ces situations l'agriculteur varie les cultures et les herbicides. Les plantes réagissent par de nouvelles adaptations.

Ainsi, dans le conflit entre les adventices et l'agriculteur, on pourra définir des relations directement entre les plantes : concurrence et échange de gènes entre culture et espèces sauvages qui peuvent être à l'origine d'espèces mieux adaptées aux cultures. L'agriculteur peut mettre à profit des relations de **coévolution** plantes-champignons pour lutter contre les adventices. Enfin, on pourra considérer que les réactions des espèces aux herbicides relèvent de relations directes plantes-hommes.

Que la définition soit très restrictive ou très large, la notion de **coévolution** pose deux questions principales : Est-ce que cette évolution sera continue et indéfinie même en environnement stable ? Ou est-ce qu'elle aurait tendance à se stabiliser vers un équilibre au fur et à mesure que les deux espèces seront de mieux en mieux adaptées entre elles et à l'environnement ?

Or, l'application de cette notion à l'étude des objectifs de la lutte contre les adventices permet de prolonger ces questions. D'une part si l'évolution est infinie, est-ce que l'homme pourra trouver à chaque fois assez rapidement des solutions à l'invasion des adventices ? D'autre part, si dans certaines conditions il s'établissait un équilibre, serait-il acceptable ou ne faudrait-il pas constamment lutter contre cette tendance ?

Relations plante-plante

Relations de concurrence

Très peu d'études ont porté sur l'évolution de la compétition entre des plantes d'espèces différentes. Il a néanmoins été observé que la production de semences de deux espèces d'*Erodium*, *E. obtusifolium* et *E. cicutarium* était supérieure dans des mélanges de plantes issues de populations sympatriques à la production de mélanges de plantes issues de populations **allopatriques** (Martin et Harding, 1981). Cependant, une telle **coévolution**, semble plutôt évidente dans des formations fermées. Ainsi, des génotypes de *Trifolium repens* d'une même prairie produisent plus de biomasse quand ils sont en compétition avec les espèces avec lesquelles ils sont associés dans cette prairie, plutôt qu'avec les espèces qui sont associées avec les génotypes d'autres prairies (Turkington et Harper, 1979).

Bien que la concurrence vis-à-vis de la culture soit la raison principale de la lutte contre les adventices et qu'il existe une flore spécifique associée à chaque culture, il n'existe pas de données sur une éventuelle adaptation conjointe des biotypes d'adventices apparaissant dans cette culture, ni des cultures vis-à-vis des adventices. Ceci bien qu'il ait été observé que tous les génotypes d'une espèce d'adventice n'exercent pas la même concurrence contre une culture donnée.

Relations génétiques

Dans la mesure où, au départ, la plupart des espèces cultivées étaient simplement récoltées dans leur milieu d'origine sans être cultivées, la culture puis la sélection ont fortement modifié les caractéristiques des variétés utilisées aujourd'hui. Même si les biotypes sauvages n'ont pas de raisons particulières de changer de stratégie, ils ont évolué souvent parallèlement à la culture, au point que certaines espèces sont devenues strictement inféodées à certaines cultures : *Camelina linicola*, *Cuscuta epilinum*, *Lolium remotum* et *Spergula maxima* avec le lin ; *Agrostemma githago* avec les céréales d'hiver. Une liaison aussi stricte ne peut se concevoir que dans la mesure où ces biotypes ont choisi une stratégie très comparable à celle de la culture ; à

savoir que ces espèces étaient régulièrement récoltées et semées par l'agriculteur. La régression de la culture de lin dans certaines régions et l'utilisation de semences certifiées non contaminées pour les céréales ont fait disparaître ces espèces.

Dans des cultures importantes comme le riz, des espèces sauvages tout en conservant la même stratégie, convergent dans leurs exigences et leur morphologie vers la culture, rendant difficile leur destruction, même avec des herbicides ; c'est le cas d'*Echinochloa phyllopogon* et *E. oryzoides*.

L'exemple le plus caractéristique de ces relations génétiques est certainement l'évolution parallèle des génotypes cultivés et sauvages de la même espèce dans la mesure où ces relations ont produit des génotypes adventices. Souvent ceux-ci se distinguent très bien des sauvages car ils sont généralement intermédiaires entre les cultivées et les sauvages : races d'orge en Turquie (Harlan et Zohary, 1966) ; races de sorgho, de riz en Asie et Afrique ; de maïs en Amérique du Sud. Si l'on admet la coévolution des races sauvages et cultivées, on peut imaginer lorsque ces formes commencent à se séparer qu'il puisse se produire de nouvelles espèces adventices réunissant les avantages des deux parents. Ainsi, bien que Harlan *et al.* (1973) les considèrent toutes comme des sous-espèces du pool génique primaire des avoines, ils associent *Avena lama* espèce adventice, à l'avoine cultivée *A. sativa* et à l'espèce sauvage *A. sterilis*. Ces observations ne sont que des preuves indirectes, il existe cependant un exemple où des croisements ont été tentés entre les biotypes cultivé et sauvage : *Setaria italica* et *S. viridis* (Li *et al.*, 1945). Des formes ayant l'aspect de *Setaria viridis major* ont été observées à la suite de tels croisements (De Wet *et al.*, 1979). Plus récemment, une étude de croisements spontanés au champ et sur la comparaison des F_2 avec les parents montre que l'hypothèse de l'origine hybride de *S. viridis major* à partir du croisement entre les espèces cultivée et sauvage est très plausible (Darmency *et al.*, 1987). Cette plante associe une forte croissance végétative à la caducité des semences, caractéristiques qui posent de nouveaux problèmes à l'agriculteur.

L'évolution des plantes cultivées inconsciente ou induite délibérément par l'homme a donc entraîné la sélection parallèle de plantes adventices mieux adaptées à ces milieux nouveaux à partir de biotypes sauvages qui ont même tendance à converger vers les caractéristiques des cultures. La réaction la plus spectaculaire des espèces sauvages face à la transformation des conditions de milieu est la production de nouvelles espèces par croisement avec la culture. Cependant, ce type d'évolution semble, dans l'état actuel de l'agriculture, un phénomène trop lent à l'échelle humaine.

Relations plantes-champignons

Devant l'invasion de zones cultivées par certaines espèces, soit dans des régions où elles ont été introduites, soit dans leur aire d'origine, certains auteurs ont pensé, dès le XVIII^e siècle, utiliser des ennemis naturels des plantes pour réduire les populations, d'abord avec des insectes puis avec des champignons. Cette technique de lutte biologique ne se propose pas une

éradication définitive mais une réduction et une stabilisation durable de la densité des adventices. L'idée de base relève directement des relations prédateur-proie ou hôte-parasite auxquelles s'adapte bien la notion de **coévolution**. On pourrait donc penser que les instigateurs de cette technique auraient une approche de génétique évolutive cherchant à déterminer les conditions qui permettront de déterminer l'équilibre souhaité entre les deux espèces.

En nous limitant à la lutte biologique à l'aide de champignons, nous allons tenter de présenter les méthodes utilisées avec quelques exemples de lutte mis en place. Cette approche a été proposée dans deux types de situation. L'approche dite « classique » tente de contrôler des espèces exotiques par l'introduction de parasites de la zone d'origine. L'approche par « augmentation » cherche à exacerber les effets de parasites connus dans l'aire normale de distribution par la dispersion de spores du pathogène.

Approche «classique»

La littérature de lutte biologique présente régulièrement de longues listes d'adventices et des agents pathogènes correspondants (Hasan, 1980 ; Templeton, 1981 ; Trujillo et Templeton, 1981). Cependant, aujourd'hui, le nombre d'exemples qui ont passé le cap de l'utilisation commerciale est très réduit. *Phragmidium violaceum* a été utilisé au Chili contre des *Rubus* introduits d'Europe (Ochrens, 1977). Trujillo (1976) rapporte le succès du contrôle de *Ageratine riparia* à Hawaï par le champignon *Cercosporella riparia*. D'autres exemples comme le couple *Puccinia xanthii* et *Xanthium strumarium* ne sont encore que des projets d'utilisation (Hasan, 1980).

L'exemple présenté comme le plus grand succès de l'approche classique est la lutte contre *Chondrilla juncea* en Australie. Cette espèce d'origine méditerranéenne y a été introduite au début du siècle et s'est répandue comme adventice des céréales. La lutte biologique a alors été tentée avec la rouille *Puccinia chondrillina*. Un programme de recherche de souches de *Puccinia* dans le bassin méditerranéen a montré l'innocuité du champignon pour toute autre espèce et a permis dès 1972 de produire une souche efficace (Hasan, 1972). Elle a fortement réduit la densité de l'adventice mais d'une manière transitoire, après quelque temps elle semblait regagner du terrain. En réalité, la souche utilisée ne s'attaquait spécifiquement qu'à une seule forme de plante d'ailleurs reconnaissable morphologiquement (Cullen *et al.*, 1973). Les prospections reprirent et une autre souche a été isolée avec à nouveau une bonne efficacité sur les plantes en extension (Hasan, 1981), mais l'utilisation exclusive de cette souche devrait conduire à la même situation. L'agriculteur semble systématiquement subir les événements. Dès qu'il utilise une souche efficace, la régression d'un biotype laisse le champ libre aux autres. Ceci traduit l'existence d'une certaine variabilité chez l'adventice liée à l'introduction d'un nombre inconnu de biotypes.

C'est pourquoi, après beaucoup d'hésitation, il a été décidé d'étudier l'adventice d'un point de vue génétique, ce qui semble être le seul cas d'étude de ce type avec *Echium plantagineum* (Burdon *et al.*, 1983). C'est ainsi qu'il a été montré que *Chondrilla juncea* est une espèce très particulière, avec des plantes **triploïdes** à reproduction strictement **apomictique** entraînant la constitution de clones. Cette situation est incompatible avec la survie de

l'espèce ; ainsi des recherches ultérieures en Turquie occidentale ont montré l'existence de populations diploïdes **allogames** et largement **autoincompatibles** (Chaboudez, 1989).

Cette espèce apparaît en réalité comme un ensemble très limité de populations diploïdes génératrices de polymorphisme dont certains états sont fixés par la constitution de clones triploïdes **apomictiques** dont les capacités colonisatrices très supérieures à celles des diploïdes leur permettent d'envahir de nombreux milieux. Dans les populations sexuées de **chondrille**, le champignon s'attaque d'une manière variable aux plantes et à leur descendance, mais à cause du comportement clonal des triploïdes, il apparaît des souches de champignons hautement adaptées à chaque clone, ce qui explique les problèmes rencontrés en Australie. En fait dans l'aire d'origine, le champignon peut accomplir son cycle complet et ajuster constamment ses génotypes à la variabilité de la plante. Ce qui n'est pas toujours le cas dans les régions colonisées par les triploïdes, soit parce qu'il ne peut avoir de reproduction sexuée, soit parce qu'il n'en a pas besoin puisqu'il n'y a que le clone triploïde.

De plus, la **coévolution** entre les deux organismes est telle qu'on peut considérer que les diploïdes se maintiennent grâce au champignon. En effet, les **apomictiques** devraient tout envahir, ils sont plus prolifiques et moins exigeants écologiquement. Cependant ils sont très sensibles à la souche de champignon qui leur est adaptée. Ainsi, le champignon assure sa survie en contribuant à maintenir les diploïdes.

C'est bien à cause de la méconnaissance de l'adventice et de ses relations avec le champignon que la lutte en Australie n'est qu'un succès apparent lié au fait qu'un biotype triploïde était très répandu. Le pays est à la merci de l'introduction accidentelle d'autres biotypes et surtout du développement de biotypes méconnus parce que leur fréquence est encore trop faible. La poursuite de la lutte telle qu'elle est conduite actuellement sera toujours une suite de succès séparés par des échecs dont la durée dépendra du temps mis pour trouver la souche adaptée au clone envahissant.

Si l'on voulait vraiment utiliser les potentialités génétiques de **coévolution** des deux espèces, l'introduction du système complet serait une solution. Il serait nécessaire de permettre au champignon de réaliser son cycle complet, donc de l'introduire dans des zones australiennes à hiver froid avec des **chondrilles** diploïdes. Toute la question est de savoir si les densités d'adventices qui seraient alors atteintes seraient acceptables. Mais il n'est pas pensable un seul instant que **des** agriculteurs, pour mieux lutter contre une adventice, introduisent celle-ci dans des formes qui permettraient la multiplication de sa variabilité.

Approche par « augmentation »

Cette approche consiste à déplacer l'équilibre naturel de **coévolution** entre l'adventice et le champignon parasite en apportant de très grandes quantités de spores. Leur production et leur formulation sont appelées **bioherbicides** ou **mycoherbicides**. Actuellement trois produits aux USA, deux au Canada et un en Chine, Australie et Pays-Bas sont commercialisés ou sur le point de l'être (Del Serronne, 1989) pour lutter contre des adventices des agrumes, du riz ou des prairies.

L'utilisation de **mycoherbicides** n'est pas différente de la démarche de l'utilisation d'herbicides chimiques ; elle en présente beaucoup d'inconvénients à l'exception de la pollution, mais n'en présente pas beaucoup d'avantages. En effet, un produit **bioherbicide** ne s'attaque qu'à une seule espèce, aussi, pour que l'entreprise soit rentable, l'espèce doit être extrêmement abondante et répandue. De plus, il n'échappe pas au dilemme de la lutte biologique. L'utilisation d'une souche très virulente est très efficace mais dans des cas très particuliers, comme les espèces **clonales**. Pour les espèces à reproduction sexuée, même très **autogames**, il n'est pas possible de trouver une souche aussi **efficace** sur toutes les plantes ; de même qu'il est très difficile de multiplier les spores d'un ensemble de souches dans des proportions constantes. Cette technique est d'autant plus acceptée qu'elle permet à une firme phytosanitaire de produire et de vendre régulièrement les spores sous une formulation spéciale qu'il faut apporter massivement. Or, malgré l'apport d'énormes quantités de spores de souches cultivées, l'adventice est le seul organisme qui puisse évoluer. Ainsi, un **mycoherbicide** n'est pas fondamentalement différent d'un herbicide chimique et, quoiqu'en pensent certains (Del **Serronne**, 1989), expose à sélectionner des plantes résistantes.

Dans la lutte contre les adventices, la lutte biologique est une approche qui pourrait paraître originale en termes de génétique et d'évolution puisqu'elle fait appel aux relations entre deux espèces qui s'opposent. Elle devrait aussi pouvoir pallier la résistance, principal défaut des herbicides chimiques, si les deux organismes étaient susceptibles de **coévoluer**. Cependant, c'est généralement impossible, soit parce que le parasite ne peut effectuer complètement son cycle, soit parce que des quantités énormes de spores de quelques souches sont apportées au détriment des éventuelles souches mieux adaptées susceptibles de se développer.

Relations plante-homme

Jusqu'à l'arrivée des herbicides, les adventices évoluaient parallèlement à l'agriculture. Les espèces annuelles en ajustant leur cycle sont capables de produire des quantités très élevées de semences persistant dans les sols plus ou moins longtemps, ce qui leur permet de constituer des populations de densités énormes. Des espèces pérennes ont développé une reproduction très largement végétative, qui peuvent profiter des façons culturales. Devant cette situation qui ne permet plus un désherbage de qualité en toute culture, les herbicides ont été introduits. Par opposition aux techniques mécaniques, les herbicides exercent une très forte pression de sélection **interspécifique** mais surtout **intraspécifique**.

Un agriculteur dispose de nombreux herbicides aux modes d'action différents (plus de 100 matières actives), plusieurs par culture plus ou moins dirigés contre telle ou telle adventice. S'il les alterne en fonction de rotations culturales, il atteindra son but : la réduction de la densité des adventices, mais aussi, il réduira le nombre de génotypes (cas du chénopode : Al **Mouemar** et **Gasquez**, 1983). Certaines espèces ainsi réduites vont avoir des

populations qui vont dériver (Gasquez, 1985), limitant leurs capacités à s'adapter et à concurrencer les cultures. Un agriculteur qui pratique la monoculture avec un seul herbicide applique une pression de sélection très étroite. Les premiers exemples observés étaient le résultat de sélections massales : par exemple *Echinochloa crus galli* dans les maïs (Gasquez et Compoin, 1977). Depuis de nombreux exemples ont été rapportés (LeBaron, 1982). Cependant le maintien de la même pression a entraîné assez rapidement l'apparition de résistances liées au développement de mécanismes particuliers : mutation du gène de la cible du produit, amplification des gènes de détoxification.

Résistances aux herbicides

La première apparue dès le début des années 70 est la résistance chloroplastique aux triazines liée à la mutation de la première base du triplet codant pour l'acide aminé en position 264 dans le gène chloroplastique *psbA*. Plus de 50 espèces présentent au moins une population résistante dans presque tous les pays industrialisés occupant plusieurs millions d'ha de milieux régulièrement désherbés aux triazines. La particularité de ce phénomène dont l'hérédité cytoplasmique garantit une dispersion rapide et très efficace, tient au fait qu'au moins chez une espèce, nous avons pu mettre en évidence que la mutation naturelle n'est pas distribuée au hasard dans tous les génotypes, mais qu'il existe, dans chaque région un génotype particulier produisant des mutants à haute fréquence (Gasquez et Darmency, 1991). Au contraire de la distribution au hasard de la mutation, la sélection d'un mutant dans une population régulièrement traitée n'est pas inexorable et d'autant plus proche que la sélection s'exerce depuis longtemps. En effet, l'apparition du mutant ne dépend que de la présence du génotype particulier qui lui donnera naissance. Or une population dans une parcelle régulièrement désherbée présente généralement un polymorphisme très réduit et donc le génotype risque d'avoir disparu. Si après de nombreuses années de monoculture traitée aux triazines (de l'ordre de 20 ans), il n'y a pas de résistants, il y a peu de chance que le mutant apparaisse. La résistance risque d'arriver par contamination de l'extérieur car les conditions de milieu sont favorables. Le mutant a d'autant plus de chances d'apparaître que la parcelle est récemment désherbée chimiquement.

De plus, il n'est pas nécessaire que le mutant ait une fitness réduite en l'absence d'herbicide, ce qui correspond mieux aux observations. De nombreux auteurs ont cherché à montrer que les résistants avaient une fitness plus faible que les sensibles pour justifier le « coût de la mutation » (Conard et Radosevich, 1979). Lorsque les comparaisons ont porté sur des plantes réellement génétiquement comparables on a surtout trouvé une différence de croissance due à l'altération du transport d'électrons dans le thylakoïde (Mc Closkey et Holt, 1990). Mais dans des conditions normales de culture, le nombre de levées les années suivantes par rapport aux semences produites est tellement faible que l'écart de fitness devrait être exceptionnellement élevé pour qu'il soit mesurable (*Chenopodium album*: Gasquez, non publié).

A l'exception de la résistance à la trifluraline qui est apparue après de nombreuses années de traitement et qui entraîne une forte réduction de fitness, les autres résistances ont envahi les parcelles assez rapidement. Ceci

laisse penser que les mutations naturelles (les herbicides ne sont pas mutagènes) sont répandues et que la fréquence des mutants peut être élevée avant le traitement. La fitness des résistants observés est donc certainement très proche de celle des plantes non mutées. C'est ce que nous avons pu observer pour des endives résistantes aux **sulfonylurées** (Gasquez, non publié), chez des vulpins résistants au **chlortoluron** (Chauve], 1991).

Actuellement, outre la résistance aux **triazines**, des résistances à trois familles d'herbicides dues à une mutation de cible ont été observées chez plusieurs espèces (Darmency et Gasquez, 1990). Elles se caractérisent par des hérédités simples et élevées. Les **toluidines** qui empêchent la polymérisation des β -**tubulines** dans la division cellulaire, ont sélectionné des mutants chez *Eleusine indica* et *Setaria viridis* ; caractère hérité par un groupe de gènes dupliqués. Après moins de 5 ans d'usage continu, les **sulfonylurées** qui bloquent l'**acétolactate synthase** (biosynthèse de la valine, leucine, isoleucine) ont sélectionné des résistants chez 5 espèces : *Lactuca serriola*, *Stellaria media*, *Kochia scoparia*, *Salsola iberica*, *Lolium rigidum*. L'hérédité est monogénique dominante. Des **phénoxypropioniques antigraminées** spécifiques qui bloquent l'**acétylCoAcarboxylase** ont sélectionné des *Lolium rigidum*.

Parmi les résistances dues à des amplifications de détoxification, *Abutilon theophrasti* détoxifie l'atrazine grâce à une amplification **monogénique** dominante de la **glutathion S-transférase**. Neuf espèces, dont *Erigeron canadense*, résistent au **paraquat**, découplant du **photosystème I**, certainement grâce à plusieurs mécanismes, mais dont l'hérédité est généralement monogénique dominante ou semi dominante.

La résistance du vulpin au **chlortoluron** est apparemment le seul exemple de plantes résistantes par détoxification dans laquelle l'hérédité du mécanisme est polygénique. De plus, la fitness des plantes résistantes n'est pas affectée. Cependant, l'hérédité liée à une forte allogamie réduit fortement la dispersion des biotypes résistants (Chauve], 1991).

Bien que les herbicides agissent sur des points métaboliques très variés et que les espèces touchées soient très différentes, ces résistances présentent plusieurs points communs. Il s'agit de mutations dont l'hérédité est simple, soit cytoplasmique, soit **monogénique** dominante, ce qui leur permet d'envahir rapidement les zones traitées. L'observation rapide de ces biotypes dès les premiers traitements doit être directement corrélée à la fitness relative : le coût de ces mutations doit être faible. Enfin les niveaux de résistance sont si élevés que ces herbicides ne peuvent plus être utilisés sans détruire la plante cultivée.

Résistances multiples

Cette évolution génétique face à une pression de sélection spécifique a entraîné une réaction simpliste de l'agriculteur qui continue à utiliser le produit responsable de la résistance pour tuer les sensibles et ajoute d'autres herbicides pour tuer les résistants. Ceci a pour conséquence d'exacerber l'avantage des plantes résistantes par rapport à toutes les autres et de permettre à toutes les espèces résistantes de la région de se développer dans la même parcelle. Cette attitude qui conduit à augmenter les herbicides sans se soucier du contexte génétique et sans pour autant assurer un contrôle

aussi bon qu'avant peut entraîner en réaction l'apparition de plantes résistantes à d'autres herbicides. Ainsi, dans des vignobles hongrois, des *Coniza canadensis* résistants aux triazines sont devenus résistants au paraquat utilisé en association pour lutter spécifiquement contre ces plantes (Pölös *et al.*, 1988).

En général, ces évolutions sont trop récentes, mais il existe au moins un exemple d'évolution vers des résistances successives à la suite de changements d'herbicides. Une population de *Lolium rigidum* en Australie après 7 années de traitement est devenue résistante à la trifluraline, l'agriculteur utilisa alors un phenoxypropionique, trois ans plus tard, la présence de résistants était évidente. L'agriculteur persista encore deux ans puis apporta alors une sulfonilurée, un an plus tard, le contrôle n'était plus correctement assuré. Deux ans plus tard, l'agriculteur remplaça ce produit par une cyclohexenedione et après trois traitements, la population résistait déjà à ce nouveau produit. Ainsi en dix ans, cette population de ray grass a accumulé quatre résistances successives en réponse aux changements de produits effectués par l'agriculteur (Powles et Matthews, 1991).

Introduction de cultures résistantes

Devant l'évolution des adventices vers la résistance à des herbicides sélectifs (les plantes cultivées ne sont pas résistantes) et même déjà vers des résistances multiples, une réaction est la proposition d'introduire des gènes de résistance dans les plantes cultivées à des herbicides non sélectifs. Il existe déjà plusieurs exemples de transfert de gènes : le gène de l'enzyme qui détoxifie le glufosinate a été transféré du champignon qui produit la toxine vers plusieurs cultures (colza, luzerne, tomate, pomme de terre...). Un gène muté de l'EPSP synthase a été transféré d'un *Salmonella* vers plusieurs cultures dont le tabac et la betterave. Par la suite des transferts et des sélections *in vitro* ont été réalisés pour des familles d'herbicides sélectifs (Gressel, 1991).

Parce qu'elles sont transgéniques, ces plantes modifiées ne peuvent pas encore être commercialisées. Cependant des expérimentations sont poursuivies pour déterminer le risque de dispersion du gène vers des espèces sauvages. En effet, avec plusieurs espèces, le risque d'introgression n'est pas nul. La betterave est bien connue pour ses relations avec *Beta maritima*. Des croisements ont été observés entre le colza et *Hirschfeldia incana* (Lefol *et al.*, 1991). Ainsi, ces plantés peuvent disperser le gène introduit dans les plantes sauvages et poser d'autant plus de problèmes que le gène de résistance peut être très rare parce qu'il est naturellement contre-sélectionné. C'est le cas du glyphosate pour lequel il n'a pas encore été observé d'adventices résistantes. Comme pour les autres cultures, les cultivars résistants peuvent aussi sélectionner des résistants chez les adventices si l'herbicide est utilisé seul et en continu, d'autant plus rapidement qu'il fait partie d'une famille qui sélectionne facilement des résistants (cf. les sulfonilurées).

Mais ces conséquences pourraient aussi être à l'origine de la formation de nouvelles adventices. La résistance pourrait être suffisamment favorable à des F₁, qui en temps normal auraient disparu pour qu'ils puissent par back-cross avec les parents créer dans les générations suivantes des plantes associant les avantages des parents cultivés et sauvages, qui seraient alors

de redoutables adventices (exemple des endives résistantes aux **sulfonylurées** et les chicorées sauvages).

L'hypothèse de la Reine Rouge pourrait tout à fait s'appliquer aux herbicides qui sont responsables d'une accélération de l'évolution des adventices. Les premiers cas de résistances multiples observés augurent d'une situation qui va devenir difficile pour les agriculteurs s'il n'y a pas de solutions nouvelles. Même l'introduction de cultures modifiées n'est pas une solution définitive, puisqu'il existe toujours des possibilités d'évolution chez les adventices.

Conclusion

Dès le début de l'agriculture, les espèces sauvages qui disputent le terrain aux cultures ont évolué avec l'évolution des pratiques agricoles. Avec l'ouverture du sol pour mettre en place les cultures, des espèces sauvages ont retenu des stratégies particulières pour coloniser ces nouveaux milieux. La sélection de cultivars et l'**efficacité** du désherbage manuel ou mécanique ont entraîné d'une part, la formation de nouvelles espèces adventices encore plus proches de la culture et d'autre part, la sélection d'espèces qui miment la culture morphologiquement et physiologiquement. Pour améliorer le désherbage et assurer l'intensification, on a introduit les premiers herbicides, les hormones, qui ont éliminé les dicotylédones, mais les graminées ont pris le dessus • les **antigraminées** ont alors été introduits, puis des herbicides de plus en plus spécifiques. C'est alors que les adventices ont répondu par le développement de biotypes résistants d'abord à un produit puis à plusieurs lorsqu'on a voulu les contrôler avec d'autres herbicides. La lutte biologique apparaît comme une approche possible à condition qu'elle permette aux deux organismes d'évoluer, sinon elle ne sera qu'un herbicide supplémentaire. Enfin, on peut déjà entrevoir les évolutions possibles des adventices que l'introduction de cultivars résistants peut entraîner. Cette revue rapide de la **coévolution** des adventices et des méthodes de lutte exercées par l'agriculteur montre que les deux partenaires ne luttent pas avec les mêmes armes : les plantes disposent de la variabilité génétique, l'homme doit varier les cultures, les façons, les herbicides....

Il semble bien que dans le couple agriculteur-espèces sauvages, l'évolution soit continue, l'accélération du phénomène pose cependant la question de savoir si l'homme pourra toujours réagir assez rapidement, en trouvant de nouveaux herbicides ou de nouvelles stratégies de lutte. Il existe déjà des biotypes de vulpin résistants au **chlortoluron** résistants à des herbicides avant leur homologation définitive. Dans la mesure où les adventices continueront à poser un problème économique, l'attitude des agronomes devra passer de l'ignorance complète, à la découverte récente pour en arriver à la prise en compte de la connaissance génétique des espèces sauvages et adventices comme un objectif au même titre que la lutte elle-même.

Bibliographie

- AL MOUEMAR A., GASQUEZ J., 1983 — Environmental conditions and isozyme polymorphism in *Chenopodium album*. *Weed Res.*, **23**: 141-149.
- BURDON J.J., MARSHALL D.R., BROWN A.H.D., 1983 — Demographic and genetic changes in populations of *Echium plantagineum*. *J. Ecol.*, **71**: 667-679.
- CHABOUDEZ P., 1989 — Modes de reproduction et variabilité génétique des populations de *Chondrilla juncea* L. : implication dans la lutte microbiologique contre cette mauvaise herbe. Thèse Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- CHAUVEL B., 1991 — Polymorphisme génétique et sélection de la résistance aux urées substituées chez *Alopecurus myosuroides* Huds. Thèse Université Paris-Sud, Orsay.
- CONARD S.G. et RADOSEVICH S.R., 1982 — Ecological fitness of *Senecio vulgaris* and *Amaranthus retroflexus* biotypes susceptible and resistant to atrazine. *J. Appl. Ecol.*, **16**: 171-177.
- CULLEN J.M., KABLE P.F. et COTT M., 1973 — Epidemic spread of a rust imported for biological control. *Nature*, **244**: 462-464.
- DARMENCY H. et GASQUEZ J., 1990 — Résistances aux herbicides chez les mauvaises herbes. *Agronomie*, **6**: 457-472.
- DARMENCY H., ZANGRE G.R. et PERNÈS J., 1987 — The wild-weed-crop complex in *Setaria* : a hybridization study. *Genetica*, **75**: 103-107.
- DEL SERRONNE P., 1990. Mycoherbicides : an alternative control methods ? *In Importance and Perspectives on herbicide-resistant weeds*. Ed. by R. Cavalloro et G. Noyé, Luxembourg, 161-166.
- DE WET J.M.J., OESTRY-STIDD L.L. et CUBERO J.I., 1979 — Origins and evolution of foxtail-millet. *J. Agric. Trad. Bot. Appl.*, **26**: 53-64.
- EHRlich P.R., RAVEN P.H., 1964 — Butterflies and plants : a study in coevolution. *Evolution*, **18**: 586-608.
- GASQUEZ J., 1985 — Breeding system and genetic structure of a *Chenopodium album* population according to crop and herbicide rotation. *In Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*. 57-66. Ed Jacquard P., Heim G. et Antonovics J., Springer Verlag.
- GASQUEZ J. et DARMENCY H., 1991 — *Variation in herbicide response within weed species*. Brighton Crop Protection Conference Weeds : 1023-1032.
- GASQUEZ J. et COMPOINT J.P., 1977 — Mise en évidence de la variabilité génétique infraspécifique par l'utilisation d'isoenzymes foliaires chez *Echinochloa crus galli* (L.) P.B. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**: 267-278.
- GRESSEL J., 1991 — *The needs for new herbicide-resistant crops in Resistance 91. Achievements and developments in combating Pesticide Resistance*. Elsevier Press, Rothamsted.
- HARLAN J.R. et ZOHARY D., 1966 — Distribution of wild wheats and barley. *Science*, **153**: 1074-1080.
- HARLAN J.R., DE WET J.M.J. et PRICE E.G., 1973 — Comparative evolution or cereals. *Evolution*, **27**: 311-325.
- HASAN S., 1972 — Specificity and host specialization of *Puccinia chondrillina*. *Ann. Appl. Biol.*, **72**: 257-263.
- HASAN S., 1980 — Plant pathogens and biological control of weeds. *Review of Plant Pathol.*, **59**: 349-356.

- HASAN S., 1981 — A new strain of the rust fungus *Puccinia chondrillina* for biological control of skeleton weed in Australia. *Ann. Appl. Biol.*, 99 : 119-124.
- JANZEN D.H., 1980 — When is it coevolution ? *Evolution*, 34 : 611-612.
- LEBARON H.M. et GRESSEL J., 1982 — *Herbicide resistance in plants*. Wiley et Sons, New York.
- LEFOL E., DANIELOU V., KERLAN M.C., VALLEE P., REBOUD X., 1991 — *Escape of engineered genes from rapeseed to wild Brassicaceae*. Brighton Crop Protection Conference Weeds : 1049-1058.
- LI H.W., LI C.H. et PAO W.K., 1945 — Cytological and genetical studies of the interspecific cross of the cultivated foxtail millet *Setaria italica* (L.) Beauv. and the green foxtail millet *S. viridis* L. *J. Amer. Soc. Agron.*, 37 : 32-54.
- MARTIN M.M. et HARDING J., 1981 — Evidence for the evolution of competition between two species of annual plants. *Evolution*, 35 : 975-987.
- MC CLOSKEY W.B. et HOLT J.S., 1990 — Triazine resistance in *Senecio vulgaris* parental and nearly isonuclear backcrossed biotypes is correlated with reduced productivity. *Plant Physiol.*, 92 : 954-962.
- OCHREND E., 1977 — Biological control of the blackberry through the introduction of rust *Phragmidium violaceum* in Chile. *FAO Plant Protection Bull.*, 25 : 26-28.
- POLOS E., MIKULAS J., SZIGETI Z., MATKOVICS B., DO QUY HAI, PADUCZ A.J., LEHOCZKI E., 1988 Paraquat and atrazine coresistance in *Coniza canadensis* (L.) Cronq. *Pestic. Bioch. Physiol.*, 30: 142-154.
- POWLES S.B., MATTHEWS J.M., 1991 *Multiple herbicide resistance in annual rye grass (Lolium rigidum). A driving force for the adoption of integrated weed management in Resistance 91*. Achievements and developments in Combating Pesticides Resistance, Elsevier Press, Rothamsted.
- ROUGHGARDEN J., 1976 Resource partitioning among competing species a coevolutionary approach. *Theor. Pop. Biol.*, 9 : 388-424.
- TEMPLETON G.E., 1981 — *Status of weed control with plant pathogens in biological control of weeds with plant pathogens*. ed. : Charudattan R. Walker H.L., Wiley et Sons, New York.
- TRUJILLO E.E., 1976 — Biological control of hamakua pamakain with plant pathogens. *Proc. of The Amer. Phytopath. Soc.*, 3 : 298.
- TRUJILLO E.E. et TEMPLETON G.E., 1981 — *The use of plant pathogens in biological control of weeds in integrated pest management*. Ed. Primental D. Chemical Rubler Company Press Inc. Boca Raton, Floride.
- TURKINGTON R., HARPER J.L., 1979 The growth distribution and neighbor relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. *J. Ecol.*, 67 : 245-254.

Ressources génétiques et société

123456

Genetic resources and society : preservation of genetic resources. A tribute to Jean **Pernès**

Arthur-Hugues BUNTING *

Abstract : Plant genetic resources include the populations of cultivated plants, in developed as well as developing countries ; of their known or presumed wild relatives ; of the linking hybrid populations ; and of wild plants which are actually or potentially useful to society. These may be preserved as seed or as stem-tip cultures, as living collections, or in protected and managed areas of wild vegetation. Society includes all humans, and especially those who grow and harvest economic plants, but governments, other agencies, and scientists and breeders stand proxy for most of their interests. They are interested in plant genetic resources for aesthetic, scientific and practical reasons. The main practical reason is to provide plant populations which producers can use to supply the increasing requirements of society for plant products in the future, as human numbers increase to perhaps 11 billions during the coming century. Geographic information systems are needed to identify possible sources of general adaptations to defined environments, and studies are needed of the management of seed and planting materials by « traditional » producers.

Key words : genetic resources of plants, plant breeding, conservation, adaptations, human populations, development, cereals, wood, geographic information systems, seed stocks.

Mots-clés : ressources génétiques, amélioration des plantes, conservation, adaptation, populations humaines, développement, céréales, systèmes d'information géographique, semences.

It is a very great honour for a tropical agronomist, who has not worked directly with genetic resources material for many years, to be invited to contribute to this distinguished international colloquium in honour of a dear friend, lost but never forgotten, Jean **Pernès**.

I was associated with Jean from about 1970, first as a member of a committee of **ORSTOM** ; second as a foundation member from 1974-8 of the International Board for Plant Genetic Resources, which supported part

* University of Reading, Plant Science Laboratories, Q7/8 N° 4 Early Gate, **Whiteknights** road, Reading **RG6 2AS**, United Kingdom.

of Jean's work on *Sorghum* and *Pennisetum* in West Africa and the oases of the Sahara, reflected in the proceedings of this colloquium ; and third as a member of the advisory committee for research on crops and plants of the Fondation Internationale pour la Science (FIS). FIS now supports expeditions to collect plant genetic resources only where it is assured that a responsible institution not only needs the materials, but will also ensure that they are correctly collected, documented, conserved and used, and that they will be freely available to all who are able to use them productively.

Through these years I came to admire Jean's personal qualities of modesty, kindness, penetrating intelligence, friendliness and good humour ; and his formidable professional qualities of broad and penetrating scholarship ; creative and critical imagination, which crossed without effort the boundaries which confine lesser people within their narrow disciplines ; and his precise thought, precisely and clearly expressed. I became particularly fond of the doubtful, questioning frown which so often accompanied his conclusions. I am proud to have known him and I treasure his memory with the warmest affection.

Scope

My title requires me to consider the preservation of genetic resources in relation to the needs and interests of society. I shall disregard the genetic resources of animals ; this paper is restricted to the genetic resources of plants. With so many abstract nouns, we must start with some definitions.

The genetic resources of plants

I take « plant genetic resources » to include four classes of populations of plants.

First, it includes the cultivated plants, that is to say all the populations of plants which are deliberately produced by humans.

Much of the present interest in plant genetic resources is in the cultivated plants which are found in those regions of the earth where modern plant breeding and new methods of production are altering more traditional systems of agricultural production and land use. In such regions both the older cultivated materials, which become less profitable for producers, and the wild materials (classes 2 and 4 below), are currently at risk of loss.

Change of this sort has accompanied the progress of agriculture ever since domestication began to supplement gathering from the wild, ten thousand years ago. During that time, humans have domesticated, improved, and often discarded, large numbers of species, in many environments of the earth. Older forms have been replaced by better adapted and more productive materials. Many older forms and unimproved relatives are known today

only through archaeology and history. Others are scarce relics found in remote areas, and many of these may become extinct as agricultural development advances. The so-called « genetic erosion » may be more visible in our time than ever before, but it has been a constant feature of our agricultural progress for thousands of years, in less-developed and more-developed production systems alike.

Second, « plant genetic resources » includes the populations of known or presumed wild relatives of the domesticated forms.

Third, the term includes those populations, usually neither planted or used by humans, which are found as weeds or hybrid swarms in and around the fields, and which are in genetic contact with both the domesticated forms and their wild relatives.

Fourth, it includes wild, unimproved populations of plants, mostly wild or protected trees, forage plants, and some **medicinals** and amenity plants, which are actually or potentially useful to man, both in their native regions and elsewhere in the world, but have been little affected, or not at all, by selection or breeding.

I do not include as « plant genetic resources » in this paper the great majority of the wild plants, those which do not fall into any of these classes. Of course these wild plants are a genetic resource of society in an aesthetic sense, and they are elements of **biodiversity**, whatever that may be, but I have neither knowledge nor time enough to consider them.

Preservation

By preservation I mean the preservation of accessions of living material, including seed, from which the original accessions, or parts of them, can be regenerated and grown when required. This includes seed banks, stem-tip cultures, living collections in the field or in protected cultivation, and protected areas of wild vegetation containing plants of the second, third and fourth classes above.

It is also possible in principle to conserve traditional plant genetic resources by conserving the customary systems of production of plants and animals as a whole, together with the customary life systems of the human populations which use them. In Europe, only the most wealthy regions can afford « preservation » of this sort.

Society

By society, I think we mean a number of different things. We certainly mean mankind as a whole, now and in the future, or at least the present and future inhabitants of a particular geographical area. We can measure the present use of plant products by these people, and we can estimate their

future effective demand, but we cannot consult them directly to find out what they expect from plant genetic resources. As an entity, we can reach « society » only through proxies.

The farmers, **pastoralists** and forest workers who use plant genetic resources to produce crops, tree products and livestock in rural society, form the most important sub-set of society for our purpose. Where there are no seed industries, they powerfully influence the constitution of the populations of economic plants.

Of the proxies, the most important are the governments, the multinational bodies, and the private-sector commercial companies, foundations and voluntary organizations, which believe that they speak for society, and which pay for the work we do. We must often feel that it is fortunate for our science that they do not all speak with one voice, or at one time.

In addition, our own community, the community of the genetic resources scientists, often appears to regard itself as a proxy for society.

Why is society interested in plant genetic resources ?

I believe that the reasons why these proxies pay for work on plant genetic resources are of three kinds.

Aesthetic reasons

I can interpret these reasons personally. I was drawn to botany in the first place, and later to diversity in cultivated plants, because the variations of form and adaptation in plants seemed beautiful to me and were a source of continuing pleasure as well as intellectual stimulation, which often led on to fuller scientific understanding as well as practical results (for example Bunting, 1955, 1975, 1990 ; Gibbons *et al.*, 1972). Most farmers and horticulturists, perhaps especially in developing countries, seem to have similar interests. Aesthetic reasons of this sort are one of the roots of the modern interest in environmental matters in general, of which the international concern with the genetic resources of plants is a part.

Another root is attachment to the past, real or imagined. Though I share this attachment, I see that for some it leads on to fear of change and forebodings of impending catastrophe, a recurring psychological feature of our species throughout history. As I see it, change is both necessary and inevitable. Our task is to manage it correctly, so that we can welcome and enjoy it, not fear and oppose it.

It is of course difficult to place an economic value on the aesthetic value of plant genetic resources. As a result, in a world which is dominated by « the bottom line », we say little about it, and emphasize the second and third reasons for interest instead.

Scientific reasons

In this company, I do not need to devote time to the scientific reasons for our interest in plant genetic resources. They are the same as Darwin's interest in diversity in domesticated plants and animals. That evolution and adaptation can be studied in cultivated plants, through living materials which we can actually handle.

However I do not know how widely these reasons are shared by ordinary members of society who believe that they have good reasons to distrust science and scientists. They appear to be shared by many of the proxies for society who judge and finance our work ; but I do not believe they are shared by all. From the earliest days of the International Board for Plant Genetic Resources, it was **difficult** to persuade some of our non-professional supporters that the scientific study of diversity and evolution was a legitimate reason for spending money on collection, documentation and conservation. It did not help to cite Hutchinson and the Cotton Research Corporation on the evolution of *Gossypium*, or Gregory's work on *Arachis* these supporters had never heard of either.

Practical reasons

The main reasons why they, and many other people, were interested in plant genetic resources was that they expected them to be useful in plant breeding and agronomy. In these ways they expected them to help to produce the greatly increased supply of plant products which the developments of the coming century will require.

We now turn, therefore, to consider the size and nature of this requirement.

The tasks of development

Development

Development, as society has known it ever since agriculture was invented, is a process of technical, economic and social change and growth, in which the resources available to society are made to produce a larger volume of goods and services which are required by society, and particularly by its socially and economically dominant elements. Though development may lessen absolute poverty, development tends to increase inequity, except in so far as it is compelled by political forces to do otherwise. The most developed societies do not appear, in general, to be the most equitable.

Population

The tasks of development are strongly affected by the growth of population. I have lived through the period of most rapid increase of human numbers. When I was a student, more than half a century ago, the world

contained about 2.1 billion people. The average rate of growth of human numbers increased for a further 25 years until it reached a peak at about 2.2 % per year around 1960. Since then it has decreased steadily to 1.8 % per year. It is expected to continue to decline, to reach zero in nation after nation during the coming century. Over this period the human population of the world, which is at present about 5.4 billion, seems likely to double to about 11 billion (World Bank 1991 and previous years).

It will not continue to grow in this way because birth rates are increasing : they are either constant or falling everywhere. Growth rate is positive because death rates, particularly of infants and children, are falling more rapidly, and average expectations of life at birth are increasing, as nutritional and health conditions improve in most of the human societies of the earth.

Over the past 50 years, as numbers have increased, development has increased effective demand per head also. The average growth rate of gross national product per head from 1965 to 1989, world-wide, was positive at about 1.6 % per year (World Bank, 1991). The effective demand for food and other biological products consequently increased rather more rapidly than the numbers of consumers and users.

Biological production

The great achievement of the farmers and other biological producers during the past half-century has been to increase output to meet this rapidly increasing effective demand. I propose to illustrate this achievement by reference to the cereals, the most important foodstuffs of mankind, but comparable accounts could be given for most other biological products (FAO, 1991 and earlier years).

In the mid-thirties, the world's farmers produced about 650 million tons of cereals. In 1987-89, the output was nearly three times as large, about 1800 million tons per year. An annual output of 2 billion tons is in sight.

Both developed and developing countries shared in these increases. In the developing countries, output increased from 295 to 965 million tons ; in the developed countries the increase was from 355 to 830 million tons.

The increased outputs were due mainly to increases in yield. In the mid-thirties, average yields in the developing and developed countries appear to have been very similar, at 1.13 and 1.18 tons per hectare respectively. In the developing countries harvested area increased more rapidly than yield up to about 1960 ; since then increased yield has been the dominant component. The average is now about 2.3 tons per hectare. In the richer countries yield has been the dominant component throughout. Harvested area has tended to decline and yields have increased to an average of 3.0 tons per hectare.

The trends to larger yields are based everywhere on improved plant materials (produced by breeding and selection from plant genetic resources), more effective protection against diseases, pests and weeds (partly based on inherited tolerances and resistances from plant genetic resources), and more productive agronomic methods including fertilizers. These trends were powerfully reinforced during the second world war in North America and Western Europe. By about 1960 they were well established in developing countries also, in some of which they were described as the « green revolution ».

Compared with the ecological potentials, the average yields are modest ; but they appear to represent the most profitable ways in which producers can meet the market demand. Scientists, even if they are the daughters and sons of farmers, often forget that farmers are interested in profit, not in yield for its own sake.

Tasks for the future

Against the background of these achievements we can now consider the needs of the much larger populations of the future.

During the coming century, the increase of human numbers, to perhaps 11 billion, will more than double the demand for biological products. Important as food is, in many developing countries food is not the only, or even the most important, limiting biological resource.

Fuel and timber

For many human societies in developing countries, shortages of timber and domestic fuel are already continuous and severe. Food is often less scarce than the fuel with which to cook it, and to keep the consumers warm and dry during cold and wet seasons ; and shelter and domestic amenity suffer for lack of timber. The growth of population is rapidly increasing these difficulties. Until some future revolution in energy technique provides cheap supplies of energy to the towns and villages of the poorer nations, these difficulties are bound to continue and increase, unless society rapidly increases the area of properly-managed short-cycle forest.

Though cultural methods and protection are as important in tree crops as in any other crops, adaptation to environment, in perennials which have to survive both the favourable and the unfavourable seasons of the year, is even more important. For many years past forest scientists have studied the environmental adaptations of provenances of suitable timber and fuel species, and have identified the areas of the world in which they might be suitable. In this work the Division of Forest Research of the Institute of Biological Resources of the Australian Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization has been among the leaders for many years in field collection, mapping, evaluation and conservation.

Future needs for cereals

The growth of human numbers in the coming century is likely to require an increase in the output of cereals from about 1.9 billion tons today to 5.5 billion. The harvested area of cereals does not seem likely to increase by more than 40 %, from about 700 to perhaps 1000 million hectares, mostly in developing countries, in many of which **sufficient** land does in fact exist.

The average yields of cereals may be expected to increase more rapidly than the area, from 2.6 to 5.5 tons per hectare, rather more than double. These average values will still be considerably smaller than the average biological potentials of the world's cereal producing environments.

Of course neither environmental resources nor human populations are distributed uniformly in the world, so that there are both potential deficit and potential surplus areas between which food and other products will continue to be exchanged, as they are now. It will also be necessary, in many countries, for society to develop social and economic environments within which biological producers can profit by using technical advances to increase output.

There will be particular difficulties for the societies of two regions of the earth. In North Africa and Western Asia environmental resources are limited and populations are growing rapidly. In Africa, south of the Sahara population is also growing rapidly. It may multiply by a factor of four during the coming century. In this region total environmental resources are more than adequate to meet the very large increases we must expect in demand for biological products, but they are unevenly distributed among many small nations. Moreover, not all of their governments have been able to manage development in the past, even with substantial international aid.

With these possible exceptions, I believe the job can be done, and there is a century in which to do it. But there is no time to lose, since the peak rates of absolute increase in human numbers, and so in demand for biological products, are expected between 20 and 40 years hence. This is the time-scale within which I believe society must expect the biological sciences, and our work on genetic resources within them, to deliver the goods.

Genetic resources and development

For success in these tasks of the future, new and improved populations of crop plants will be required, which are able to respond to improved management to produce larger yields profitably and so increase output. Society will expect the scientists who are concerned with plant genetic resources, including plant breeders, to find the raw materials for these populations, and prepare them for use.

I do not expect that we shall need to domesticate new species for this purpose. More attention may be needed for some economic plants which have not been sufficiently studied, provided it does not lessen support for continuing work on the really important crop species which already produce the great bulk of the biological products which society will need.

The remainder of this paper is concerned with two topics which seem to me to need more attention in our work.

Adaptation to environment and geographic information systems

In the past, many plant breeders used « genetic resource » to obtain what I think of as point characters, such as resistances to pests and diseases, larger ears or grains, or particular qualities of the produce. This has of course been very productive. Each year, thousands of accessions in the great collection of types of rice at the International Rice Research Institute are

planted out and screened by specialists of all relevant disciplines. This has led to the steady accumulation of multiple resistances and tolerances, and other desirable characters, which has been so important in IRRI's support for increasing output of rice in many nations of the developing world.

As a consequence, most of the descriptors of plant genetic resources are concerned with botanical attributes and point characters.

It is however not always as easy as some enthusiasts assume to transfer point characters, by conventional breeding procedures, from agronomically unimproved forms to improved types which are already well adapted to advanced systems of production, and to the requirements of the markets they serve. Moreover, some point characters have already been transferred by molecular methods ; and some desirable point attributes have been obtained with synthetic « genes », unknown in nature. We may expect continued progress in these directions to lessen the importance of plant genetic resources for point characters.

Valuable as these point attributes are, the main bases of larger yield and output lie in more complex attributes of general adaptation to the environmental and cultural conditions of the places where the crops are to be grown. The adaptive features may include appropriate phenology, including photoperiodic behaviour or lack of it (Bunting, 1975), or morphological as well as physiological adaptation to complex limiting conditions, like extreme winter cold or intermittent or seasonal dry conditions. Twenty years ago Professor Kuckuck and I outlined the information about the environments of accessions which is needed to study these matters (Bunting and Kuckuck, 1970).

These general adaptive characters can only be identified by experiment, and by the competent analysis of phenological and agronomic information. They are not easily represented by conventional descriptors. They are best documented by mapping, using geographic information systems techniques which can relate the spatial distributions of accessions and production systems, to the spatial distributions of environmental characters such as the mean temperature and length of the growing season, seasonal flooding and waterlogging, and so on, by which agricultural environments are characterised.

So for example the FAO Agro-Ecological Zones study (e.g. FAO/AEZ, 1982) has led on to the use of geographic information systems for land use planning. GIS methods have also been used to match environments which may be suitable for particular provenances of trees or populations of other plants. Work of this sort has been prominent in advancing biological production in Australia and in other regions. Among the contributors are R.L. Burt (e.g. 1983), C. Hackett (e.g. 1988) and H. Nix (e.g. 1987).

Land races and seeds

Many of the crop populations grown in traditional systems of production are genetically diverse : they consist of mixtures of forms, known collectively as land races. Though these populations are broadly adapted to the locations in which they are grown, the components often appear to have different adaptations around a national long-term general average. The land races

may consequently vary considerably in composition from place to place and from season to season.

Part of the variation is produced by the breeding systems of the components of the land race. But in addition the land races are subject to two sets of selection pressures, exerted each season.

First are the pressures exerted by the environment, which varies from season to season and from field to field. These affect the relative contributions of different components to the appearance of the population and the composition of the produce.

A second, and partly opposite, set of pressures is exerted by the producers themselves, through the decisions they take at sowing time, when they compose mixtures of seeds for sowing according to the conditions at the time, the conditions they expect during the season, and the requirements they foresee for family consumption and for sale at the end of the season. They exert further pressures during the season, when they remove undesirable types from the crops, and towards harvest, when they decide which plants to harvest for seed, and so deliberately constitute a seed stock from which they will choose seeds to be sown in the following season.

Very little information has been recorded about these human selection pressures. They were described in reports from Malawi (Bean/Cowpea CRSP, 1990 and earlier years) of work with producers of *Phaseolus vulgaris*, but never adequately published. Most Africans are aware of them, and their consequences in the appearance of crop populations of wheat are known in Turkey but have not been formally described. But it appears likely that all producers manage their seed and planting materials dynamically, from season to season, in all countries and regions which are not served by seed industries.

I suggest that in future we must regard the plant genetic resources in the fields of producers in developing countries, not as more or less constant natural taxonomic entities which happen to grow in producers' fields, but as continually fluctuating but always deliberate artefacts of man.

This is perhaps the most intimate relation which exists between plant genetic resources and society. To advance studies of this kind would, I submit, be one of the most enduring monuments we could build to the memory of Jean Pernès.

References

- BUNTING A.H., 1955 — A classification of cultivated groundnuts. *Emp. J. expl. Agr.*, 23: 158-170.
- BUNTING A.H., 1975 — Time, phenology and the yields of crops. *Weather*, 30: 312-325.
- BUNTING A.H., 1990 — The pleasures of diversity. *Biol. J. Linn. Soc.*, 39 : 79-87
- BUNTING A.H. and KUCKUCK H., 1970 — Ecological and agronomic studies related to plant exploration. In *Genetic resources in plants — their exploration and conservation*. Edited by O.H. Frankel and E. Bennett. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp.181-188.

- Bean/Cowpea CRSP** (Cooperative Research Support Program), 1990 and earlier years
Annual reports. Centre for International Programs, Michigan State University,
East Lansing.
- BURT R.L.**, 1983 — Observation, classification and description. In *Genetic resources
of forage plants*. Edited by J.G. Melvor and R.A. Bray. Commonwealth Scientific
and Industrial Research Organization, Melbourne. pp 169-181.
- FAO/AEZ (HIGGINS G.M., KASSAM A.H., NAIKEN L., FISCHER G. and
SHAH M.M.)**, 1982 — *Potential population supporting capacities of lands in the
developing world*. Technical report of project FPA/INT/513, Land Resources for
the Populations of the Future. Food and Agriculture Organization of the United
Nations, United Nations Fund for Population Activities, and International Insti-
tute for Applied Systems Analysis. FAO, Rome.
- FAO**, 1991 and earlier years *Production and Trade Yearbooks*. Rome : Food and
Agriculture Organization of the United Nations.
- GIBBONS R.W., BUNTING A.H. and SMARTT J.**, 1972. The classification of
varieties of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Euphytica*, 21 : 78-85.
- HACKETT C.**, 1988 — *Matching plants and land. Development of a general broad-
scale system for Papua New Guinea*. Natural Resources Series 11. Division of Water
and Land Resources, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organi-
zation, Melbourne.
- NIX H.**, 1987 — The role of crop modelling, minimum data sets and geographic
information systems in the transfer of agricultural technology. In *Agricultural
environments*. Edited by A.H. Bunting. Commonwealth Agricultural Bureaux (CAB)
International, Wallingford, Oxon, U.K.
- World Bank**, 1991 — *The Challenge of Development*. World Development Report
1991. Oxford : The University Press.