

GESTION DES RESSOURCES GENETIQUES DES PLANTES

TOME 2: Manuel

J PERNES



Brae

Robert Ali Bric de la Perrière

16, Chemin Mustapha Khérouf

EL - BIAA 16030 - Alger

IC

**GESTION DES
RESSOURCES GENETIQUES
DES PLANTES**

Tome II

AGENCE DE COOPERATION CULTURELLE ET TECHNIQUE

L'Agence de Coopération Culturelle et Technique, organisation intergouvernementale, créée par le Traité de Niamey en mars 1970, rassemble des pays liés par l'usage commun de la langue française, à des fins de coopération dans les domaines de l'éducation, de la culture, des sciences et de la technologie, et plus généralement, dans tout ce qui concourt au développement de ses Etats membres et au rapprochement des peuples.

Les activités de l'Agence dans les domaines de la coopération scientifique et technique et du développement se groupent en quatre programmes prioritaires aux objectifs complémentaires:

- Développement du potentiel scientifique et technique;
- Inventaire et valorisation des ressources naturelles;
- Transformation et exploitation des ressources naturelles;
- Autosuffisance des communautés humaines.

Toutes les actions menées dans le cadre des quatre programmes sont complémentaires et ont pour finalité le développement du monde rural. Celles résultant des deux premiers se situent en amont et tendent à renforcer les structures de la recherche appliquée et à favoriser la concertation et le transfert des données scientifiques et des technologies dans des domaines précis prioritaires pour le développement.

Les actions du troisième programme se placent à un niveau intermédiaire et **œuvrent** pour l'implantation d'un tissu industriel intégré au milieu rural : petites et moyennes entreprises disséminées dans ce milieu, valorisant la production de la terre et de la mer et procurant du travail à une population en rapide croissance. Le dernier programme, enfin, se situe en aval de l'action : il associe les populations elles-mêmes à l'amélioration globale de leur condition par une formation intimement liée à l'action, s'adressant particulièrement aux jeunes et concernant des domaines aussi vitaux pour les ruraux que leur habitat, leur santé et leur éducation.

PAYS MEMBRES

Belgique, Bénin, Burundi, Canada, République Centrafricaine, Comores, Congo, Côte d'Ivoire, Djibouti, Dominique, France, Gabon, Guinée, Haïti, Haute Volta, Liban, Luxembourg, Mali, île Maurice, Monaco, Niger, Rwanda, Sénégal, Seychelles, Tchad, Togo, Tunisie, Vanuatu, **Viet-Nam**, Zaïre.

ETATS ASSOCIES

Cameroun, **Egypte**, Guinée-Bissau, Laos, Maroc, Mauritanie, Sainte-Lucie.

GOVERNEMENTS PARTICIPANTS

Nouveau-Brunswick, Québec.

GESTION DES RESSOURCES GENETIQUES DES PLANTES

TOME 2: Manuel

J. PERNES

avec la collaboration de:

A. CHARRIER, D. COMBES, J.L. GUILLAUMET,
J.M. LEBLANC, M. LOURD, E. NGUYEN VAN,
Y. SAVIDAN, G. SECOND

diffuseur:

Technique & Documentation- LAVOISIER

11, rue Lavoisier 75384 PARIS cedex 08



Dans la même série

- Les céréales mineures. Bibliographie analytique. S. BAUDET.
- L'agriculture au Cambodge. L. TICHIT.
- L'agriculture fruitière et maraîchère traditionnelle en république de Djibouti. J.P. AMAT et al.
- Guide à l'intention des bibliothécaires agricoles. O. LENDVAY.
- L'amélioration des systèmes post récolte en Afrique de l'ouest.
- Abrégé agro-pastoral *rwanda*. S. DESOUTER.
- Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome I: monographies. J. PERNES et al.

Les opinions exprimées ainsi que les orthographes de noms propres et les limites territoriales figurant dans le présent document n'engagent que les auteurs et nullement la position officielle et la responsabilité de l'Agence de Coopération Culturelle et Technique.

SOMMAIRE DU TOME II

I — ORGANISATION DES COMPLEXES D'ESPÈCES

J. Pernès et M. Lourd

I. INTRODUCTION	7
II. COMPLEXES D'ESPÈCES: COMPARTIMENTS ET CONTRÔLE DES FLUX DE GÈNES ENTRE COMPARTIMENTS	9
A. Définition des complexes d'espèces	9
B. Compartiments des complexes d'espèces	11
C. Contrôles des flux de gènes entre compartiments d'un complexe d'espèces	12
III. DIVERS ASPECTS DE LA SPÉCIATION, FRAGMENTATIONS PROGRESSIVES	12
IV. MESURE ET SIGNIFICATION DES DISTANCES GÉNÉTIQUES —ANALYSE DES STRUCTURES DE COMPLEXES D'ESPÈCES	19
A. Polymorphisme	20
B. Distance génétique	24
C. Déséquilibre <i>gamétique</i>	31
V. DYNAMIQUE DES ADAPTATIONS	49
A. Changements dus à des sélections constantes dans une population infinie considérée pour un seul locus	50
B. Transformations dans les collections multipliées sexuellement	56
C. Conclusions	64
VI. ORGANISATION GÉOGRAPHIQUE DES COMPLEXES D'ESPÈCES ET QUELQUES CONSÉQUENCES	64
A. Domestication des plantes et agriculture	64
B. Les centres d'origine	67
C. Le couplage des formes sauvages et des formes cultivées	86
D. Conservation — réserves	87
VII. CENTRES D'ORIGINE COMME CENTRES DE DIVERSITÉ DES PARASITES	88
A. Les ressources génétiques naturelles et la résistance aux maladies	90
B. Les interactions génétiques hôte-pathogène	92

II — STRATÉGIES DE PROSPECTION

J.L. Guillaumet et J. Pernès

I. ORGANISATION DE LA PROSPECTION	109
A. Buts d'une prospection	109
B. Préparation de la prospection	110
C. Déroulement sur le terrain	118
II. MÉTHODOLOGIE D'ÉCHANTILLONNAGE	121
A. Objectifs de la collecte des ressources génétiques	122
B. Données a priori pour la réalisation de l'échantillonnage	123

III — ÉVALUATION

M. Lourd, J. Pernès, Y. Savidan, G. Second

I. INTRODUCTION 137
II. ÉVALUATIONS DIRECTES EN COLLECTIONS ET TRAITEMENT DE CES OBSERVATIONS 139
A. Observations, acquisitions des données 139
B. Traitement des données 139
III. ÉVALUATION GÉNÉTIQUE 142
A. Les méthodes de la génétique quantitative 142
B. Autres méthodes classiques d'évaluation génétique 153
C. Evaluation par les méthodes de la biologie moléculaire 167

IV. — LA CONSERVATION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

A. Charrier, M. Lourd et J. Pernès

I. INTRODUCTION 193
II. LES DIFFÉRENTES STRATÉGIES DE CONSERVATION 194
A. La mise en réserve des écosystèmes 194
B. Les collections de plantes vivantes 198
III. MOYENS DE CONSERVATION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES 205
A. Stockage de longue durée des graines 205
B. Stockage de longue durée du pollen 215
C. Les techniques classiques de la multiplication végétative 219
D. La multiplication végétative in vitro comme technique de conservation des ressources génétiques 221
E. Les transferts de ressources génétiques et la mise en quarantaine 228

V — LES BASES DE DONNÉES ET LEUR EXPLOITATION STATISTIQUE

E. Nguyen Van et J. Pernès

I. PRINCIPES 238
A. L'importance des effectifs 238
B. Utilisation des données 239
C. Les utilisateurs des données 242
II. LES LISTES DE DESCRIPTEURS 244
A. Caractérisation, numérotation de l'échantillon 245
B. Informations acquises lors des collectes 246
C. Informations génétiques bases d'élaboration de taxo- nomies, observations qualitatives à hérédité bien préci- sée, caractérisations morphologiques très <i>répétables</i> dans des milieux variés 246
D. Informations de l'évaluation agronomique 246

III. GESTION INFORMATIQUE DES DONNÉES247
A. Données de base248
B. Problèmes à résoudre pour installer une banque de données en ressources génétiques256
C. Etude de certains systèmes258
IV. ORGANISATION TAXONOMIQUE DU COMPLEXE ÉTUDIÉ268
A. Les grands ensembles établis par l'étude génétique qualitative268
B. Recherche de classifications plus fines construites sur des données génétiques ponctuelles269
C. Illustration des méthodes d'analyse des données et de taxonomie numérique270
Annexe283
VI — CENTRES DE RESSOURCES GÉNÉTIQUES ET FORMATION DES PERSONNELS DE GESTION	
J. Pernès	
I. INTRODUCTION295
II. ORGANISATION MONDIALE DES RESSOURCES GÉNÉTI- QUES ET LES PRINCIPAUX CENTRES DE CONSERVATION296
A. Historique et vocation296
B. Recommandations de la Conférence technique (Rome 1981)303
C. Organisation305
III. SCHÉMAS D'ORGANISATION DE CENTRES DE RESSOURCES GÉNÉTIQUES305
A. Organisation centrale306
B. Organisations en réseau313
IV. GRANDS ÉLÉMENTS D'ORGANISATION ET VOCATIONS DES CENTRES DE RESSOURCES GÉNÉTIQUES318
V. FORMATION ET ENSEIGNEMENT319
A. Initiation aux aspects théoriques et pratiques de futurs responsables321
B. Enseignement technique322
C. Enseignement universitaire et de recherche de niveau supérieur323
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES327
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE337
INDEX DES TERMES SCIENTIFIQUES341
INDEX DES VÉGÉTAUX345

SOMMAIRE DU TOME I

PANICUM MAXIMUM

Savidan Y, Combes, D. Pernès J.

I. INTRODUCTION

II. PROSPECTIONS

- A. Préparation
- B. Réalisation
- C. Echantillonnage

III. COLLECTIONS

- A. Réussite à l'implantation
- B. Perte de matériel sur dix ans
- C. Conservation des graines et problèmes de germination

IV. EVALUATION

- A. Description de la diversité-Elaboration des classifications
- B. Organisation des populations
- C. Cytogénétique
- D. Les modes de reproduction
- E. Organisation et évolution du complexe

V. UTILISATION

- A. Schéma de sélection et de création du matériel
- B. Clones vulgarisables directement à partir des collections
- C. Essais agronomiques

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LES CAFEIERS

Berthaud J., Charrier A.,
Guillaumet J.L. et Lourd M.

I. INTRODUCTION

- A. Données botaniques sur les caféiers (*Coffea* et genres affines)
- B. Le complexe multispécifique des caféiers
- C. La mise en culture des caféiers
- D. Le travail de sélection

II. LES PROSPECTIONS

- A. L'organisation des prospections
- B. Réalisation pratique des prospections
- C. Un exemple de prospection des caféiers spontanés (Kenya)
- D. Bilan des prospections

III. LES COLLECTIONS

- A. La mise en place des collections
- B. Les collections d'études
- C. Gestion et échanges des collections

IV. L'EVALUATION DU MATERIEL VEGETAL

- A. Etude de la variabilité générale
- B. Etude de certaines caractéristiques

V. CONCLUSION

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LES RIZ

Bezançon G. et Second G.

I. INTRODUCTION

II. LES GENRES *ORYZA* ET LE COMPLEXE *SATIVA* DANS LE MONDE

III. LES ESPECES DU COMPLEXE *SATIVA* EN AFRIQUE ET A MADAGASCAR

- A. *Oryza longistaminata* A. Chev. et Roehr
- B. *Oryza breviligulata* A. Chev. et Roehr
- C. Les autres espèces sauvages
- D. Les hybridations naturelles entre les différentes espèces sauvages et cultivées du génome A en Afrique

IV. LES ESPECES CULTIVEES ET LA RIZICULTURE EN AFRIQUE

V. LES PROSPECTIONS

- A. Préparation et établissement d'un projet
- B. Financement et planification des collectes au niveau international
- C. Réalisation pratique des prospections
- D. Evolution des prospections
- E. Rapport de mission et exemple de fiches accompagnant les échantillons

VI. EVALUATION DE LA VARIABILITE GENETIQUE, DES BARRIERES REPRODUCTIVES ET DES RELATIONS PHYLOGENETIQUES ENTRE LES DIVERSES ESPECES DE RIZ (GROUPE *SATIVA* GENOME AA)

- A. Les relations phylogénétiques et la variabilité génétique des espèces
- B. Etude des barrières reproductives
- C. Conclusion

ANNEXE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LE MIL

Pernès J , Combes D. et Leblanc J.M.

I. INTRODUCTION

II. ORIGINE ET DOMESTICATION DU MIL

III. PROSPECTIONS

- A. Les méthodes de prospection
- B. Les cultivars récoltés

IV. CONSERVATION DES ECHANTILLONS

V. EVALUATION

- A. Un exemple de pertes **alléliques** dans les collections du mil : le système des alcools déshydrogénases (ADH)
- B. Quelques données sur les échanges géniques entre les formes spontanées et cultivées

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

INDEX DES TERMES SCIENTIFIQUES

INDEX DES VEGETAUX

LISTE DES AUTEURS

CHARRIER André, **ORSTOM**, Laboratoire de Génétique, Centre d'Adiopodoumé, B.P. V. 51, Abidjan, République de Côte d'Ivoire.

COMBES Daniel, **IBEAS**, Parc Beaumont 64000 PAU, France.

GUILLAUMET Jean Louis, **I.N.P.A.**, C.P. 478, 69000 Manaus AM Brésil.

LEBLANC Jean Marc, **I.N.R.A.**, Station de Physiologie Végétale, 33140 Pont de la Maye, France.

LOURD Maurice, **I.N.P.A. Ecologia**, C.P. 478, 69000 Manaus AM, Brésil.

NGUYEN VAN Elizabeth, **CNRS**, Laboratoire de Génétique et Physiologie du Développement des Plantes, 91190 Gif sur Yvette, France.

SAVIDAN Yves, **EMBRAPA, CNPQC**, Cx Postal 154, 79100 Campo Grande MS, Brésil.

SECOND Gérard, Centre Louis **Emberger CEPE**, **CNRS** Montpellier, Route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex, France.

Les auteurs remercient tout particulièrement **Liliane MORICE** pour les travaux de dactylographie et ses nombreuses autres contributions à l'achèvement des deux volumes.

AVANT-PROPOS

Alors que les progrès de la recherche agronomique de la dernière décennie avaient permis d'espérer une amélioration progressive de la situation alimentaire des populations du tiers-monde, on est bien obligé aujourd'hui de constater que, loin de s'améliorer, la situation s'est, en fait, souvent encore dégradée.

Cette évolution a des raisons multiples. Au premier plan de celles-ci se place, bien sûr, l'expansion démographique, plus rapide que l'amélioration des rendements des cultures. Par ailleurs, la disparition chaque année de considérables surfaces de terres de culture suite à l'érosion, à la salinisation ou à l'urbanisation, d'une part, et la persistance d'un taux élevé de pertes alimentaires avant et après récolte, liée notamment à une accoutumance des parasites aux pesticides, d'autre part, aggravent notablement la situation.

Les solutions agronomiques à ce problème portent soit sur l'amélioration des techniques d'exploitation (irrigation, fertilisation, rotation des cultures, travail du sol,...) soit sur l'amélioration génétique du matériel végétal cultivé. En fait ces deux catégories de solutions doivent être étroitement associées, tant il est évident qu'il est préférable de fertiliser et d'irriguer des variétés améliorées, à fortes potentialités de rendement, plutôt que des variétés rustiques, adaptées aux conditions naturelles locales. L'amélioration variétale des cultures pour l'élévation des rendements et la disponibilité d'une gamme de variétés adaptées aux différentes contraintes du milieu (sol, climat, parasites,...) passe par l'inventaire, l'analyse, la conservation, l'échange et l'expérimentation du patrimoine génétique que constituent les populations sauvages et cultivées d'une espèce.

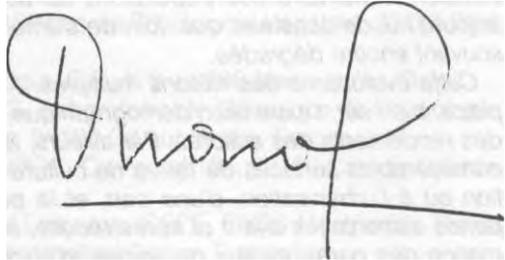
Or la dégradation rapide actuelle des écosystèmes naturels et la disparition accélérée dans les cultures des variétés locales, au profit de quelques variétés « améliorées », confèrent à ce travail d'inventaire, de conservation et d'analyse, une grande urgence.

Consciente de cette urgente priorité, l'Agence de Coopération Culturelle et Technique développe depuis plusieurs années un projet dans ce domaine.

Dans un premier temps, elle a surtout cherché à favoriser le stockage, l'échange et le traitement des informations afférentes à ces ressources en intervenant au niveau de l'inventaire sur le terrain, de l'analyse en laboratoire, de la constitution d'une banque de données informatisée et d'un réseau de spécialistes, et des publications. Dans une deuxième phase, le projet est appelé à s'orienter davantage vers l'application en s'ouvrant plus largement aux sélectionneurs, en mettant l'accent sur certaines productions et favorisant une recherche interdisciplinaire.

*Le présent manuel, rédigé par une équipe de spécialistes, sous la haute autorité du professeur PERNES, fait partie de ce projet. Sur la base d'exemples concrets qui sont l'objet du premier volume et **constituent** la synthèse de nombreuses années de recherches sur le terrain et au laboratoire, les auteurs développent, dans le deuxième volume, les principes et les techniques concernant la gestion des ressources génétiques. Ils ne cherchent pas à fournir au lecteur des « recettes de cuisine », mais à lui permettre, grâce à une revue large des concepts, des outils et des stratégies, de*

déterminer ses propres *orientations*. Je ne doute pas qu'avec la clarté et l'ouverture sur l'avenir qu'a su lui imprimer le Professeur *PERNES*, ce manuel deviendra rapidement un document de référence indispensable à tous ceux qui sont concernés par la gestion des ressources génétiques.

A handwritten signature in black ink on a light background. The signature is highly stylized and cursive, appearing to read 'François Owono-Nguema'. It features large, sweeping loops and a prominent horizontal line at the bottom.

François OWONO-NGUEMA
Secrétaire Général de l'Agence de Coopération
Culturelle et Technique

AVERTISSEMENT

Deux conceptions différentes d'un manuel de gestion des Ressources Génétiques des Plantes s'offraient à nous. Nous n'avons pas voulu faire exclusivement un livre de recettes très pratiques et notre objectif est de donner au lecteur le moyen d'acquérir par lui-même une idée de ce que veut dire «gérer des ressources génétiques» et, cette idée établie, de lui donner les éléments pour **qu'il** constitue son arsenal méthodologique et technique.

Deux raisons justifient ce choix (et cette tentative) :

— Des manuels pratiques (ou des éléments) existent déjà et ce travail est remarquablement développé par l'**IBPGR** et les organismes internationaux qui lui sont liés. Ce n'est donc pas la peine de refaire ou de copier ce qui est facilement accessible et au besoin peut être traduit (ou est déjà traduit) en français.

— La deuxième raison, beaucoup plus profonde est que les notions de «banques de gènes» ou de «ressources génétiques», très galvaudées maintenant, commencent de plus en plus à être faussées par des interventions de style journalistique (mais le plus souvent pas par des journalistes), au mauvais sens du terme, qui tendent à faire un amalgame entre «banque de gènes» et «guerre des semences», à traiter le problème comme s'il s'agissait exclusivement d'un enjeu politique. Le jeu des propos alarmistes et passionnels dans ce domaine tendent à laisser croire: 1) que les sélectionneurs sont les artisans de catastrophes génétiques (et mettent dans l'ombre leurs contributions créatrices et innovations), 2) qu'il faut ramasser et stocker de toute urgence le plus possible d'échantillons, «tous azimuts» et dans la précipitation car il y a sûrement un «**trésor** caché dedans» même si on ne sait pas comment le faire apparaître! Si nous sommes bien persuadé que «trésor il y a» ça n'est justement pas pour s'asseoir sur un tas d'or mais bien au contraire pour travailler et prendre la peine de montrer comment **biologiquement** sont constituées ces ressources (faites de la diversité génétique et de l'action continue de l'homme depuis des millénaires), comment leur étude peut suggérer des utilisations nouvelles, une gestion dynamique créatrice où s'intègrent les actions de sélection, et les travaux variés d'ethnologues, **ethno-botanistes**, généticiens, biochimistes, écologistes, gestionnaires des parcs, etc... C'est ainsi qu'on peut échapper à l'affolante illusion que des coffres-forts climatisés (stocks de graines, stock de culture de tissus) soient l'unique solution pour nous protéger contre notre propre gaspillage. Les stockages en conditions contrôlées sont bien entendu indispensables, mais ne constituent qu'une contribution partielle à notre gestion des ressources génétiques. **L'œuvre** profonde à réaliser est beaucoup plus collective et exige une réelle réforme de nos **mœurs**.

C'est donc pour éviter de donner l'illusion de techniques sécurisantes, pour assurer que les solutions ne sont pas encore trouvées que nous avons voulu ce manuel orienté vers la mise en évidence de concepts, la potentialité des outils, l'éclairage de stratégies variées; bref, l'ouverture sur l'avenir.

Dépendant, que cet avant-propos n'égare pas le lecteur, les techniques sont présentes dans tous les chapitres, la pratique quotidienne des équipes de gestion de ressources génétiques inspire ces rédactions (et renvoie aux monographies précises du Tome I). Ce manuel est réellement

un élément de base pour permettre l'acquisition des méthodes par un minimum de consultations complémentaires. Nous avons cherché à démystifier des méthodologies modernes en les présentant dans un langage le moins spécialisé possible, car nous souhaiterions que tous les chapitres soient également lisibles, sans imposer des connaissances préalables lourdes en informatique, statistique, biochimie ou génétique des populations. Nous avons illustré des méthodes pour en signaler l'état d'esprit et le but, nous n'avons pas cherché à en décrire tous les aspects. Ainsi la génétique quantitative n'est pas traitée mais l'utilisation de l'analyse de variance hiérarchique permet de situer son approche, d'autres études d'héritabilité, de systèmes de croisements auraient dû être décrits si notre objectif avait été de fournir les outils de base de cette génétique statistique; mais nous préférons faciliter l'acquisition de cette tournure d'esprit particulière et renvoyer aux manuels complets. Les mêmes déficiences seront décelables dans tous les chapitres, il n'y a pas un traité de génétique des populations mais un choix d'idées motrices; pas davantage un manuel de cytogénétique, de statistique **multivariée**, de physiologie des semences, d'informatique, etc...

Nous avons voulu faciliter au lecteur le travail d'intégration des méthodologies variées, indispensables à un gestionnaire aux vues larges, responsable; tenter de lui montrer les différents domaines scientifiques qui pourront soutenir ses pensées et ses actes. A lui ensuite de juger quelles sont ses responsabilités politiques ou humaines, sans être dupé par d'éventuels prestiges technologiques qui ne seront jamais des panacées pour échapper au souci des solutions approximatives, des erreurs mal décelées, des risques de ceux qui travaillent à préserver l'avenir. Gérer les ressources génétiques c'est assurer un avenir à l'humanité, c'est donc un pari incertain que force nous est de tenir.

CHAPITRE | ORGANISATION DES COMPLEXES D'ESPÈCES

J. Pernès et M. Lourd

I. INTRODUCTION

La constitution, la conservation et l'évaluation des ressources génétiques ne sont pas des tâches de collectionneur d'objets ou d'œuvres immuables à simplement maintenir, étiqueter et répertorier. La diversité d'un groupe de plantes cultivées donné (par exemple le mil cultivé et les formes spontanées voisines, ou les caféiers) est une diversité dynamique, mobile, en évolution sans cesse recréée, perdue, réorganisée. L'observateur, l'analyste, décrit à un moment donné un certain nombre de formes qu'il peut cataloguer. Il peut identifier dans une zone géographique donnée un nombre de formes plus ou moins grand, des séparations plus ou moins nettes entre elles (présence ou non d'intermédiaires). Il sera conduit à dénombrer des *unités taxonomiques* qu'il appellera *des espèces* (avec une dénomination et des clés de détermination) et des formes intermédiaires qu'il appellera des *hybrides interspécifiques*, et à définir ainsi en certains points du globe, des *zones de diversité*. Ce n'est qu'en projetant l'idée d'une évolution, d'une dynamique, qu'à ce recueil statique il fera correspondre un ensemble de formes en mouvement, organisées sans cesse au cours du temps. Ces zones de diversité il les verra alors comme des témoignages de centres actifs de création et d'entretien de variations par les jeux de l'hybridation et de la sélection face à un environnement hétérogène et variable: cette conception fera parler de *centres d'origine* de la diversité.

On peut faire reposer la compréhension de l'organisation des complexes d'espèces sur 5 réflexions portées par des observations bien méditées.

DARWIN, puis VAVILOV, intéressés particulièrement par la domestication des plantes, introduiront l'élément humain par deux aspects:

1. Même si les formes sauvages initiales dont dérivent les formes cultivées ne sont pas reconnues ou identifiées par le botaniste, il est impossible de considérer que ces formes sont d'une rareté extrême ou localisées dans des zones encore inexplorées.

C'est l'action de l'homme qui a conduit leurs transformations à un point tel que la parenté sauvage-cultivé n'est plus *phénotypiquement* visible. Le plus souvent la difficile identification des formes sauvages, ancêtres des formes cultivées, ne résulte pas de leur disparition, ou de leur absence, mais d'un problème de reconnaissance.

2. L'homme sélectionne, spécialise les plantes pour qu'elles répondent à des conditions variées de culture ou d'exploitation. Outre la transformation globale de l'état spontané vers l'état cultivé, il a diversifié les formes cultivées, maintenu et renouvelé soigneusement cette diversité (seule l'agriculture récente, mécanisée et *énergétiquement* gaspilleuse, a conduit à la fabrication de variétés uniformes, vulnérables et assistées).

DARWIN avait noté un autre élément de la dynamique des formes cultivées et spontanées.

3. Des plantes, arrivées à un certain état de domestication pouvaient, de façon secondaire, réacquérir une aptitude à se disséminer spontanément (échappant ainsi à «l'assistance» de l'homme). Il y a une réversibilité du fait «spontané» ou une *réacquisition* de «l'état sauvage». Ceci peut avoir lieu par la récupération de structures héréditaires nouvelles propres à l'adaptation spontanée (exemples de mécanismes nouveaux d'égrenage spontané dans le complexe des sorghos, la forme *stapfii* chez le riz).

On doit à HARLAN un quatrième élément important de cette dynamique de l'alternance des formes spontanées et des formes cultivées:

4. L'homme a pu conduire, en confrontation, ces couples de formes (**cultivées-spontanées**) identifiables dans une multitude de contextes différents et à travers l'histoire de ses migrations. La notion de *centres d'origine*, ponctuels et localisés, doit être revue. HARLAN parle de *non centres* pour décrire les confrontations spontanées-cultivées entretenues pour certaines plantes tout au long d'étendues considérables (le mil ou les sorghos en Afrique par exemple).

Enfin on doit à une certaine génétique des populations moderne l'idée suivante: l'organisation dynamique des diversités génétiques par des formes couplées et apparemment très différenciées (malgré l'absence de barrière reproductive intégrale) peut résulter de situations écologiques indépendantes de l'action **domesticatrice** directe de l'homme.

5. Des milieux très structurés peuvent permettre cette diversité apparente, discontinue pour des caractères d'adaptation primordiaux, mais construite de façon stationnaire, à condition que les flux de gènes **et/ou** les recombinaisons génétiques soient *limitées* (sans être supprimées). 'Stationnaire' (équilibre mobile) indique que les «coupures» observées entre les formes d'adaptation ne sont ni figées, ni irréversibles. Elles sont entretenues par la confrontation de pressions de sélection dues au milieu et de structures génétiques gérant les échanges et les recombinaisons.

Certaines plantes qui n'ont jamais été concernées par l'action **domesticatrice** de l'homme présentent une organisation génétique de leur diversité construite sur un mode dynamique (état stationnaire). Les concepts figés de l'espèce comprise comme unité taxonomique, reproductive, adaptative (écologique) ou évolutive ne se prêtent alors pas à l'analyse ou à la restitution de ces «équilibres dynamiques». Un autre vocabulaire moins ambigu s'impose, pour préserver au concept d'espèces sa seule signification taxonomique: une forme reconnue et désignée, identifiable à l'aide d'une clé.

Un «vocabulaire» des complexes d'espèces sera donc présenté, ainsi que des méthodes d'analyse de ces complexes et d'identification de leurs structures. Les modèles de sélection permettront d'apprécier la mobilité de ces structures. Pour conclure on s'interrogera sur la manière dont on peut recueillir et préserver, *dans toute leur dynamique*, les éléments essentiels de ressources génétiques des plantes utiles constituées par ces complexes.

Ce vocabulaire n'est pas destiné à remplacer les termes précis nécessaires pour chaque description (barrière reproductive, décalage de floraison, stérilité hybride, groupe de plante particulier...) mais à montrer que chaque analyse révélera, à travers des modalités biologiques spécifiques d'un complexe d'espèces donné, un même principe d'organisation. Cette compréhension facilitée par un vocabulaire le moins restrictif possible aidera l'action des spécialistes des ressources génétiques confrontés à d'autres plantes.

II. COMPLEXES D'ESPÈCES: COMPARTIMENTS ET CONTRÔLE DES FLUX DE GÈNES ENTRE COMPARTIMENTS

Nous devons beaucoup à HARLAN pour l'importance et l'extension de la notion de «pool génétique» que nous traduirons par «complexe d'espèces». Ses préoccupations d'analyste de l'évolution des végétaux cultivés l'ont confronté à des situations où le vocabulaire taxonomique et la diversité des formes ne permettaient guère une description aisée des processus de domestication. Nombre des exemples seront tirés des végétaux anciennement cultivés; cela ne veut pas dire que l'homme ait été davantage qu'une accentuation de la sélection naturelle. La domestication a été l'occasion de mettre en lumière, et nettement, des processus qui nous paraissent de toute façon au cœur de la logique de l'organisation évolutive des plantes.

A. DÉFINITION DES COMPLEXES D'ESPÈCES

Deux plantes appartiennent au même complexe si dans les conditions naturelles elles peuvent, avec une probabilité non nulle, échanger des gènes par hybridation, soit directement, soit par le relais de plantes intermédiaires.

Commentaires:

- Cette définition correspond aux «pools géniques» primaires et secondaires définis par HARLAN et DE WET (1971). Elle exclut les manipulations de laboratoire type fusion de protoplastes, les transferts du type transformation bactérienne, les inoculations virales...
- L'existence de plantes relais permet d'intégrer dans le même complexe des plantes dont l'éloignement géographique empêche l'interpollinisation immédiate. De même des plantes entre lesquelles existent des mécanismes d'incompatibilité unilatérale peuvent indirectement «échanger» des gènes.
- Les taux d'hybridation, ou d'échanges, peuvent être très faibles (inférieur à 1% par exemple); une frontière qualitative considérable sépare dans ce domaine 0 de ϵ (taux si petit soit-il mais non nul), ceci justifie d'étudier précisément les barrières reproductives naturelles.

Exemples:

1) Deux plantes interfertiles d'une même population naturelle appartiennent évidemment au même complexe d'espèces; un représentant de l'espèce *Aegilops speltoides* (diploïde) et de l'espèce *Triticum durum* (tétra-ploïde cultivé) appartiennent au même complexe d'espèces, bien que l'hybride naturel triploïde soit peu fréquent et très peu fertile et qu'il faille plusieurs (2 à 3) générations de réhybridation avec les parents *A. spel-*

toides ou *T. durum* pour retrouver des descendants bien équilibrés. Bien entendu, dans ce cas l'appartenance au même complexe demande à être démontrée.

2) Deux plantes **interfertiles** mais complètement séparées géographiquement, sans aucune population intermédiaire peuvent cesser d'appartenir au même complexe d'espèces, si les variations de milieu ne donnent plus l'occasion de les relier. L'homme, par collecte et transport, peut réintégrer dans le même complexe d'espèces des plantes isolées. Cette situation nouvelle conduira à de nouvelles structures ou à une nouvelle organisation. Ceci a eu lieu lors de l'introduction en Argentine des *Sorghum halepense* fourragers tétraploïdes méditerranéens qui ont été confrontés à des *Sorghum bicolor* africains céréaliers diploïdes eux-mêmes introduits. La création spontanée des *Sorghum alnum* tétraploïdes a ouvert ainsi toute une cascade de réorganisation des sorghos avec des répercussions majeures sur leur voie d'amélioration génétique.

3) Le complexe des « *alatae* » (*Nicotiana*) comprend des plantes appartenant à *N. langsdorffii* (diploïdes **autogames**) et *N. bonariensis* (diploïdes **autoincompatibles**). Le mécanisme d'incompatibilité unilatérale empêche tout croisement dans le sens de la pollinisation de *N. bonariensis* par *N. langsdorffii*, mais pas inversement; des hybrides *N. bonariensis* d' X *N. langsdorffii* ♀ sont produits et leur descendance peut comporter des plantes **pollinisables** par *N. langsdorffii*; des transferts génétiques spontanés peuvent ainsi avoir lieu (directement, ou indirectement, dans les 2 sens: schéma 1).

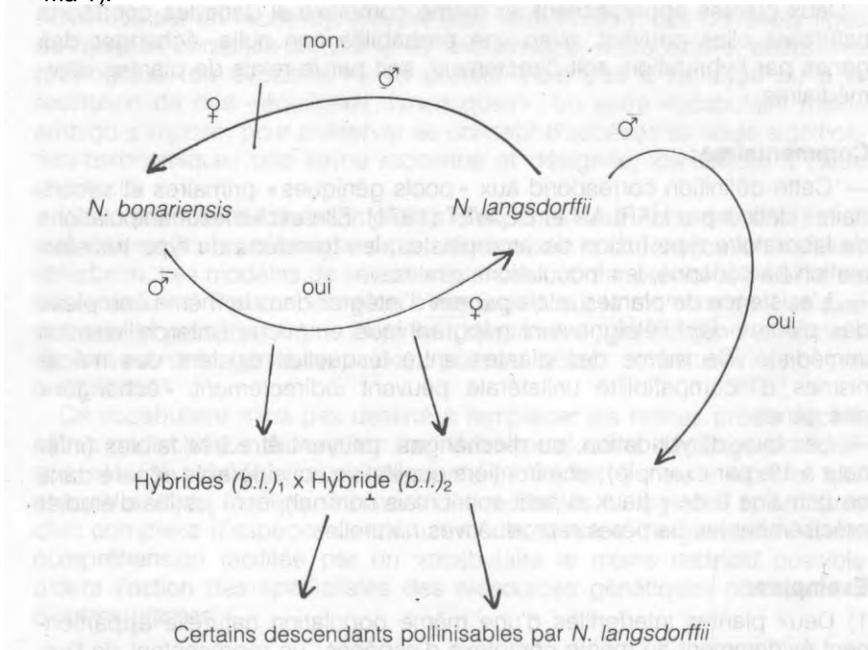


Schéma 1: Echanges directs, *N. bonariensis* fournisseur de pollen, et indirects, *N. langsdorffii* fournisseur de pollen, entre plantes du complexe des « *alatae* ».

L'analyse plus précise de ce processus fait appel à la connaissance des gènes responsables de l'incompatibilité.

Remarque: Du point de vue taxonomique ces exemples montrent qu'il n'y a aucune correspondance simple entre diverses acceptions du mot « espèce » et le « complexe ». *Le terme « espèce » ne sera utilisé que pour référence taxonomique et renvoi aux clés de détermination et sans autre signification.*

B. COMPARTIMENTS DU COMPLEXE D'ESPÈCES

Définition: deux plantes d'un même complexe appartiennent à des compartiments différents s'il existe entre elles des limitations à la réussite de leur hybridation spontanée.

Commentaires:

— Un compartiment peut être défini comme une *population mendélienne**. Nous n'avons pas choisi cette définition simple et directe pour les raisons suivantes:

- 1) Elle ne fait que renvoyer à une entité difficile à préciser concrètement en terme de génétique des populations.
- 2) Elle interfère avec la notion écologique de population mono-spécifique qui ne correspond pas forcément à un seul compartiment. En effet on trouve des populations naturelles de *Panicum maximum* qui contiennent en mélange des plantes taxonomiquement indistinguables, les unes diploïdes sexuées et les autres tétraploïdes apomictiques facultatives. Entre ces types de plantes des échanges géniques sont possibles et efficaces mais extrêmement réduits; il y a donc deux compartiments nettement et objectivement définissables et apparemment une seule population du point de vue écologique.
- 3) Les mode de reproduction tels que l'autogamie préférentielle** ou l'apomixie facultative*** ne constituent pas des obstacles absolus à la réussite des hybridations, l'éloignement géographique progressif (isolement par distance) non plus mais il ne s'agit plus là, à proprement parler, de populations mendéliennes.

*En terme de génétique, une population est un groupe spacio-temporel d'individus de la même espèce s'intercroisant (METTLER et GREGG, 1969). Quand les croisements ont lieu au hasard on parle de gamodème (GILMOUR et GREGOR, cf. GILMOUR, 1960), d'unité panmictique (WRIGHT), de population mendélienne locale (DOBZHANSKY) ou simplement de deme.

**Autogamie préférentielle: mode de reproduction par lequel la descendance d'une plante est obtenue en majorité par autofécondation (le taux d'autogamie, le % d'autofécondation, peut dépasser 99% chez certaines plantes pour lesquelles la libération du pollen a lieu à maturité avant l'ouverture de la fleur hermaphrodite, la partie femelle étant déjà réceptive {cléistogamie}).

***Apomixie facultative: mode de reproduction par lequel une certaine proportion des descendances est obtenue par développement sans fécondation d'une oosphère non réduite, le reste de la descendance (en proportion α) est obtenu de façon normalement sexuée (réduction suivie de fécondation). α est le taux de sexualité.

— La notion de compartiment est liée à une structure effective du complexe d'espèces et des compartiments peuvent être hiérarchiquement emboîtés en fonction du degré de limitation des réussites à l'hybridation (Cf. infra: contrôles des flux de gènes); de ce fait cette notion ne couvrira pas des entités rigides et inamovibles et est très liée à l'évaluation quantitative des transferts géniques.

Exemples:

1) Deux populations mendéliennes partiellement isolées géographiquement, entre lesquelles quelques échanges peuvent avoir lieu par dispersion lointaine de graines ou de pollen, constituent deux compartiments d'un complexe d'espèces.

2) *Pennisetum violaceum* adventice voisin d'un champ de *Pennisetum typhoides* (*americanum*) (mil à chandelles), tous deux **allogames** diploïdes, constituent deux compartiments distincts et morphologiquement faciles à différencier. Ils s'entrecroisent pourtant librement et leurs hybrides tout en étant fertiles et bien développés, sont régulièrement très sévèrement éliminés à chaque génération (ils n'ont pas les combinaisons de caractères permettant une récolte satisfaisante pour le cultivateur, ils n'ont pas l'efficacité de la dissémination spontanée de l'adventice). Deux pressions de sélection différentes maintiennent en un même lieu des formes distinctes qui **s'intercroisent** librement mais les échanges sont limités par un décalage léger des floraisons et par la faible réussite adaptative des hybrides pourtant fertiles et bien développés.

3) Deux populations adjacentes constituées de plantes d'une même espèce, l'une adaptée à un milieu riche en résidus miniers, l'autre poussant sur un milieu indemne de ces déchets, et qui limitent leurs échanges géniques par décalage de leurs périodes de floraison, forment deux compartiments.

4) Dans les exemples précédents concernant les complexes d'espèces, les *Panicum maximum* diploïdes sexués forment un compartiment différent des *Panicum maximum* tétraploïdes **apomictiques**; de même les *Aegilops speltoides* des *Triticum durum*.

C. CONTRÔLES DES FLUX DE GÈNES ENTRE COMPARTIMENTS D'UN COMPLEXE D'ESPÈCES

Définitions :

— **Les flux de gènes** résultent des hybridations, directes ou indirectes, ayant lieu entre plantes n'appartenant pas à un même compartiment. Le transport résulte soit de migrations de sporophytes (graines, boutures...) soit de migrations de pollen.

— **Les contrôles des flux** de gènes sont les mécanismes qui : 1) limitent la réussite de l'hybridation entre plantes, soit au niveau de la réalisation du croisement, soit au niveau du pouvoir reproductif du produit (stérilité, faiblesse de l'hybride ou de ses descendances; de ce fait ces plantes appartiennent à des compartiments différents, 2) ou modulent quantitativement le taux des échanges (ou flux).

— **Le degré de contrôle** est le taux d'échanges géniques réalisés entre deux compartiments.

Commentaires:

— Les contrôles apparaissent à la fois comme des *obstacles* aux échanges (barrières reproductives par exemple) et les *moyens* de franchir ces obstacles. Ces aspects *négatifs* et *positifs* justifient qu'on choisisse de parler de *contrôles* plutôt que de *barrières d'isolement* (barrières géographiques, barrières reproductives ou barrière de stérilité). En effet:

- le terme de barrière ne souligne que *l'échec* des croisements, (toute hybridation malgré la barrière semble un *accident* dû au non fonctionnement de celle-ci),
- le degré souligne, *ce qui est essentiel*, que le contrôle peut être *évolutivement établi* et *ajusté**. Il est une *réponse adaptative* ou un *élément d'organisation optimisable* des complexes d'espèces.

Le choix du terme de «contrôle» est au **cœur** même de la compréhension de l'organisation des complexes et de la constitution de ressources génétiques. Tout mécanisme d'isolement non régulé et absolu est une démonstration de la non appartenance à un même complexe, des plantes mises en présence, c'est un témoignage d'une différenciation évolutive plus ou moins lointaine et irréversible (sauf manipulations génétiques particulières).

L'intérêt fondamental de *l'idée de contrôle* et de *compartiment* est cette distinction entre le *constat d'un échec pur et simple à l'échange génique* (existence de complexes distincts) et la mise en évidence d'une structure génétique organisée. La notion de compartiment est liée à l'aspect positif de ce contrôle, c'est-à-dire d'un certain degré de transfert, surtout pas à l'absence d'échanges géniques.

Faute d'une attention particulière, une confusion entre les deux concepts de *contrôle* et de *barrières d'isolement* empêcherait de se donner pour objectif la compréhension de l'organisation des complexes (*deux compartiments étant pris pour deux ensembles distincts non connectés de façon coordonnée*).

Les analyses de *l'hybridation introgressive* (ANDERSON, 1049), constituent des exemples d'échanges entre deux compartiments, mais ce n'est que récemment que les descriptions cohérentes de l'évolution coordonnée de plusieurs compartiments ont été soulignées par HARLAN (1970).

Exemples:

1) La situation la plus simple est celle de la séparation géographique de deux populations, liée à la présence d'une zone inexploitable par les plantes du complexe considéré. La distance est une limitation dont la genèse est extérieure au complexe, mais le degré d'échange, ici le taux de migration, est *ajustable* génétiquement. L'acquisition d'un flux génique

*Dans certains cas, seulement ajusté quand un accident géographique, par exemple, est à l'origine de la restriction du flux de gènes.

satisfaisant entre les deux compartiments (populations) est lié aux modifications des pouvoirs de dissémination (légèreté ou prise au vent du pollen, attraction ou transport animal des graines, etc...).

2) Les espèces africaines *Oryza breviligulata* (diploïde, autogame, forme spontanée, adventice) et *Oryza glaberrima* (diploïde, autogame, forme cultivée) du complexe des riz constituent deux compartiments dont les échanges peuvent être contrôlés par un système génique simple responsable de la faiblesse de leurs hybrides. Deux locus complémentaires conditionnent cette faiblesse; certains allèles, en l'un ou l'autre des locus, n'entraînent pas cette faiblesse. Ils permettent l'obtention occasionnelle d'hybrides normaux et fertiles; c'est par la fréquence de ces allèles dans l'un des compartiments (de l'ordre de 1%) que s'ajuste le degré des échanges.

3) Le degré de ploïdie permet fréquemment la réalisation « sympatrique » de deux compartiments. Le flux de gènes entre ces deux compartiments est limité par les accidents méiotiques chez les hybrides triploïdes entre plantes diploïdes et tétraploïdes (s'il s'agit des degrés 2x et 4x).

Les transferts dans les deux sens sont réalisés de façon très diverses suivant le complexe d'espèces. Dans le complexe *Panicum maximum* le passage di — vers tétra — se fait par le biais de la pollinisation par un pollen 2x (produit par un tétraploïde 4x) d'une oosphère exceptionnellement non réduite chez une plante diploïde (2x). Le transfert inverse (tétra — vers di —) se fait par le développement sans fécondation d'une oosphère exceptionnellement** réduite produite par les plantes apomictiques tétraploïdes (phénomène de polyhaploïdisation) (Schéma 2).

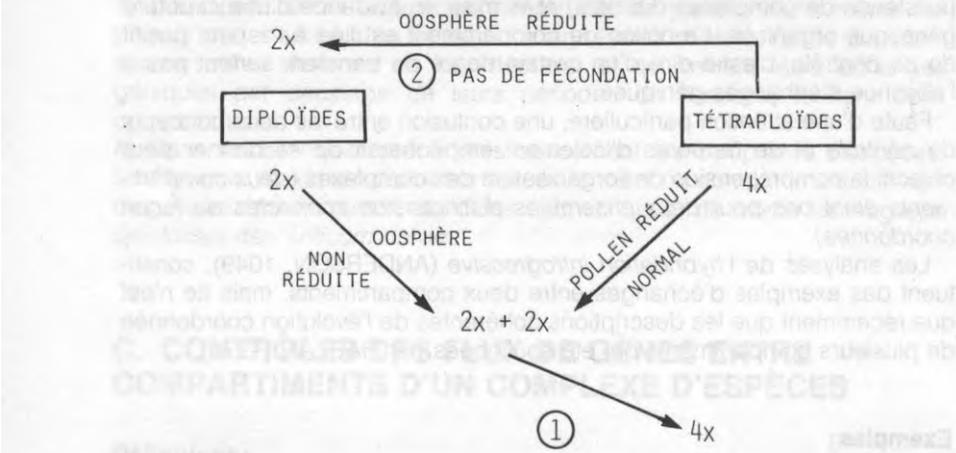


Schéma 2: Exemple d'échanges géniques entre deux compartiments diploïde et tétraploïde.

Chez *P. maximum* la voie ① peut atteindre une fréquence de 1% dans la descendance de certains diploïdes.

La voie ② a pu être sélectionnée particulièrement chez un tétraploïde, et atteint 10% de sa descendance (PERNES et al., 1975).

*allopatrique : en des lieux ou des sites géographiques différents; sympatrique : en un même lieu; parapatricque : en des sites adjacents.

**Dans ce complexe, les diploïdes sont des plantes sexuées, les tétraploïdes sont des apomictiques facultatives.

Le complexe *Triticum-Aegilops* réalise ces transferts par le biais de triploïdes partiellement fertiles et la **réacquisition** progressive de la **diploïdie** ou de la tétraploïdie par **recroisements** successifs avec les diploïdes ou les tétraploïdes initiaux.

Résumé des définitions

Le complexe d'espèces est constitué par l'ensemble des plantes susceptibles d'associer, dans leurs descendance par hybridation, directement ou indirectement, des constituants de leurs **gémones**. Des compartiments sont définis dans ces complexes selon le critère suivant: l'hybridation (viabilité et fertilité) réussit avec une probabilité supérieure entre plantes d'un même compartiment qu'entre plantes de compartiments différents. On dit alors qu'il y a un contrôle du flux de gènes entre les compartiments; le degré de contrôle est l'évaluation quantitative du taux d'échanges géniques entre compartiments. Les compartiments ne sont donc pas étanches, par définition; différents contrôles de différents degrés peuvent constituer différentes partitions d'un même complexe (Schémas 3 et 4); ces partitions peuvent être soit des inclusions successives (contrôles hiérarchisés) de compartiments, soit des intersections (contrôles multiplicatifs ou en compétition). L'organisation et l'évolution du complexe passe par l'acquisition et la sélection des contrôles conduisant aux partitions les plus efficaces.

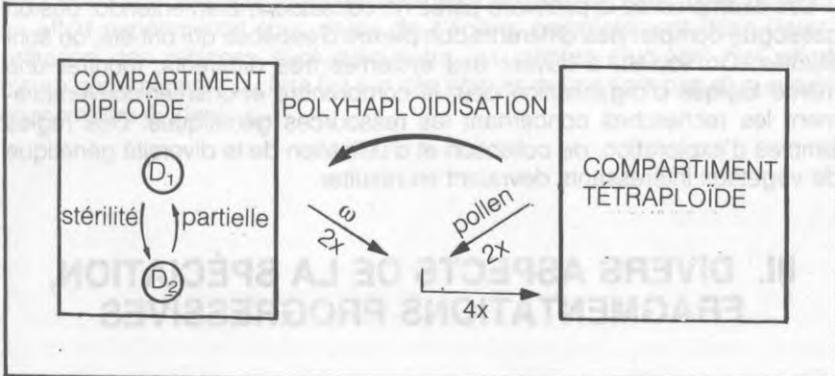


Schéma 3: Exemple de contrôles hiérarchisés.

Le compartiment diploïde est structuré en deux sous-compartiments D₁, D₂ dont les échanges sont contrôlés par un système de stérilité hybride type *O. glaberrima* — *O. breviligulata* et il est couplé à un compartiment tétraploïde par un contrôle de type *Panicum*.

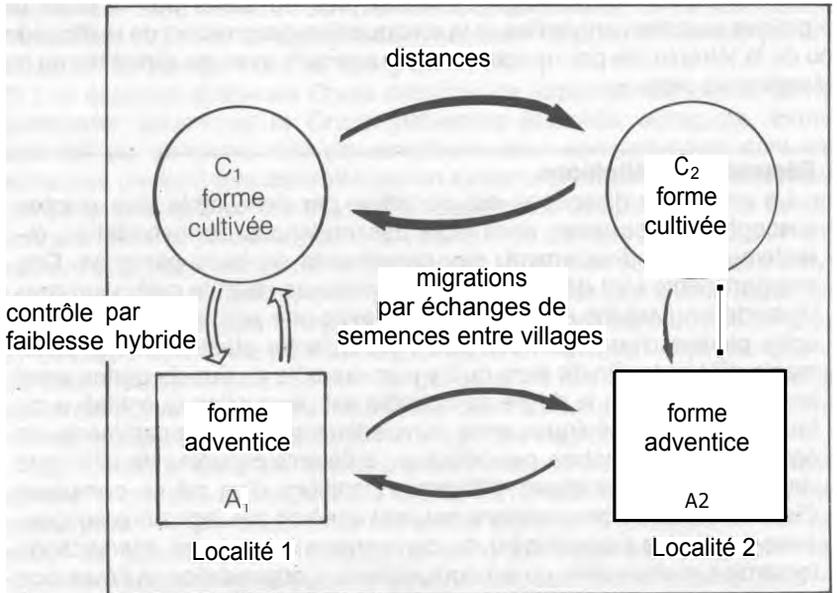


Schéma 4: Exemple de deux contrôles non hiérarchisés avec quatre sous-compartiments regroupables en deux partitions différentes:
 A: compartiment de l'espèce cultivée couplé au compartiment de l'espèce adventice (contrôle type *Pennisetum* par sélection disruptive)
 B: compartiment des isolements géographiques (par localité), contrôlé par les potentiels de dissémination.

Les exemples de la première partie ne constituent, bien entendu, pas un catalogue complet des différents complexes d'espèces qui ont été, ou sont étudiés. On voulait, à travers des systèmes très différents, montrer une même logique d'organisation pour la comprendre et orienter convenablement les recherches concernant les ressources génétiques. Des règles simples d'exploration, de collection et d'utilisation de la diversité génétique de végétaux intéressants devraient en résulter.

III. DIVERS ASPECTS DE LA SPÉCIATION, FRAGMENTATIONS PROGRESSIVES

La notion de complexe d'espèces se situe à une charnière entre la génétique des populations et la macroévolution là où traditionnellement on parle de spéciation. Ce n'est pourtant pas de spéciation qu'il s'agit; mais l'organisation en compartiments crée des zones de fragilité où des ruptures irréversibles sont préférentiellement possibles. L'organisation compartimentée est l'occasion pour que des chemins évolutifs indépendants soient pris.

Les compartiments se créent par sélection disruptive, c'est une réponse adaptative génétiquement coordonnée. Quand le contrôle des échanges

est constitué par une barrière reproductive, celle-ci n'est pas subie mais établie activement, dans un contexte évolutif qui la rend désirable, par sélection dans la diversité génétique disponible.

Cette organisation sans cesse remaniée au cours de l'évolution constitue un noyau d'une grande pérennité, qui se déleste régulièrement de compartiments devenus plus ou moins fortuitement indépendants (à l'occasion de colonisations ou de migrations lointaines, par suite de modifications brusques ou progressives du milieu; mais au-delà du domaine où les contrôles sont ajustables). Ce noyau est l'élément de continuité de l'évolution, il se transforme mais sa structure lui confère une espérance de vie (une probabilité de survie) incomparablement plus grande que celle des compartiments marginaux pour lesquels il y a un renouvellement important (séparation, extinction, nouveau délestage à partir du noyau). La partition en compartiments est source de stabilité pour le complexe (multiplicité et diversité sont des gages de stabilité), mais les compartiments eux sont vulnérables.

Cette situation évolutive hypothétique est résumée dans le Schéma 5 et apporte des distinctions nettes sur certains problèmes de macroévolution: — L'existence d'une barrière reproductive est soit le constat d'une différenciation génétique irréversible et indépendante (on confronte deux délestages différents), soit le moteur d'une différenciation réversible intégrée (on confronte deux compartiments d'un complexe actif). Dans le premier cas l'isolement reproductif reflète une désorganisation passive, plus ou moins importante, et peut-être génétiquement impossible à manipuler. Dans le second cas la compréhension de cette barrière (le déterminisme génétique du contrôle des échanges, de son degré) devrait être accessible à l'expérimentation. Elle définira les voies d'accès au réservoir génétique naturel des plantes étudiées. Si le contrôle est très efficace il faudra une étude très soigneuse pour le distinguer d'une barrière de premier type; cela justifiera un effort expérimental sous peine de s'égarer complètement dans l'interprétation des relations évolutives entre les plantes étudiées. Cet effort n'aura généralement pu être fait sur des plantes qui ne sont pas d'un intérêt économique évident.

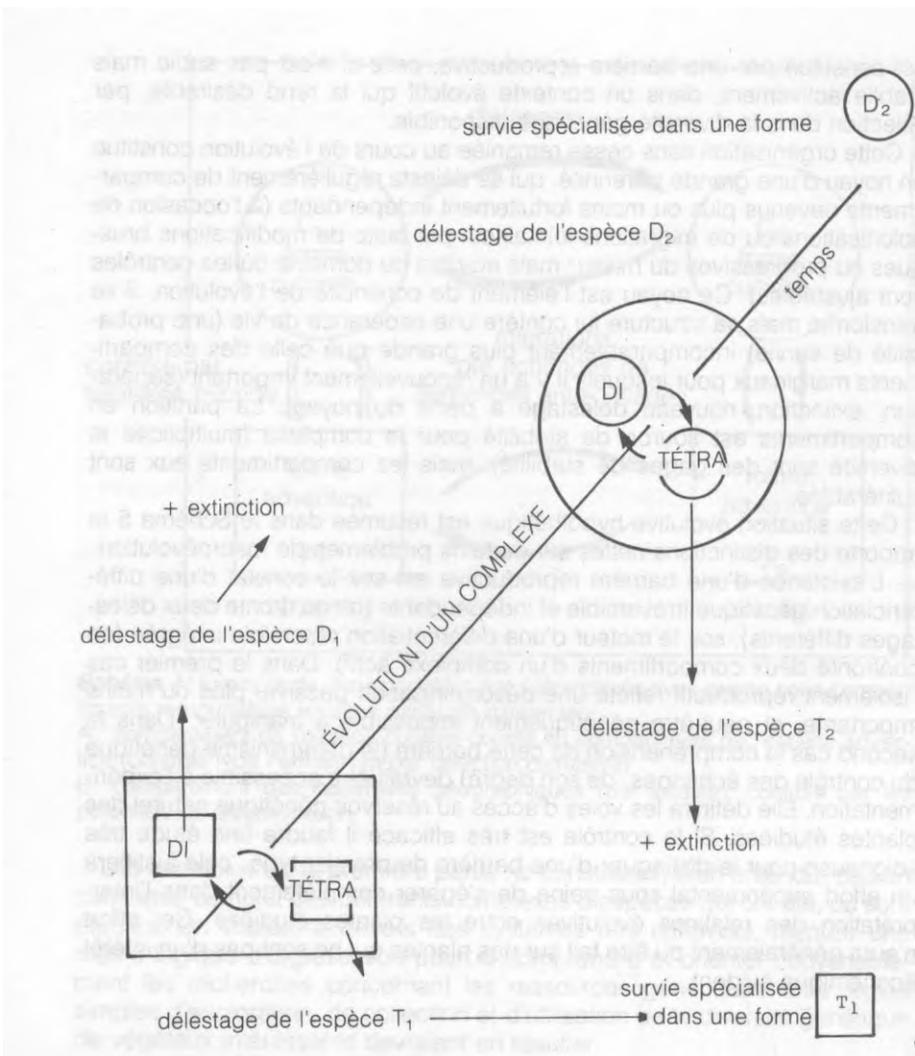


Schéma 5: Evolution d'un complexe construit sur deux compartiments (diploïde et tétraploïde). L'ensemble transforme globalement son phénotype de la forme □ à la forme ○. Des délestages ont lieu régulièrement au cours de cette évolution à partir de l'un ou/et l'autre des deux compartiments; des extinctions des espèces délestées et privées des variabilités du complexe ont lieu, et celles qui survivent restent spécialisées. Le taxonomiste et l'évolutionniste macroscopique enchaîneront d'après les caractères l'évolution temporelle $T_1 \rightarrow D_2$ et seront gênés par l'apparente naissance de D_2 par « dépolyploïdisation » de T_1 .

— Les délestages à partir de compartiments différents, à des étapes différentes de l'histoire d'un complexe peuvent conduire, en ce qui concerne les compartiments restants, à des situations taxonomiques difficilement explicables. Le schéma 5 peut en être l'illustration*. T_1 et D_2 appartiennent à un même groupe botanique par exemples des *Phyllanthus*, T_1 a gardé des caractères primitifs (aborescent), D_2 est manifestement plus moderne (herbacé). Leurs degrés de ploïdie gênent, on admet plus gêné-

ralement l'accroissement des nombres chromosomiques (on tolère des pertes unitaires et on accepte confortablement des remaniements structuraux et des fusions). L'analyse de l'organisation du complexe si elle était possible rassurerait; T₁ n'a pas donné D₂ en perdant la moitié de ses chromosomes; l'organisation en compartiments dont les échanges sont contrôlés par le niveau de ploïdie est antérieure à la tendance vers l'évolution herbacée.

Des complexes ont été parfois complètement morcelés par les péripéties d'ordre géographique (failles, dérives des continents, etc...); si ces événements ont eu lieu à des époques relativement peu éloignées (relativement aux changements de structures génétiques), l'action raisonnée de l'homme peut restaurer leur dynamisme. C'est probablement le cas du complexe des cotonniers dont les compartiments sont géographiquement très fragmentés; c'est l'action de l'homme qui rétablit maintenant des échanges géniques par l'hybridation interspécifique (base de nombreux schémas de sélection) et restitue une activité nouvelle et systématique à ce complexe fossile».

La colonisation étendue à des aires considérables, crée des fragmentations (ou des partitions) progressives du complexe; les contrôles des échanges paraissent alors organisés en gradients suivant les éloignements géographiques des compartiments. Le complexe des caféiers constitue un tel exemple d'organisation progressive, par distance, des compartiments.

IV. MESURE ET SIGNIFICATION DES DISTANCES GÉNÉTIQUES - ANALYSE DES STRUCTURES DES COMPLEXES D'ESPÈCES

Il s'agit de donner maintenant les moyens de définir opérationnellement les complexes d'espèces.

Une population** est souvent définie comme un ensemble de plantes appartenant à la même espèce au sens taxonomique, de même niveau de ploïdie, de même mode de reproduction, occupant le même habitat. La taille de l'habitat est définie par les distances d'interpollinisation possibles. Les populations très étendues peuvent être conventionnellement découpées par l'échantillonnage en sous-populations de dimension définie par les distances d'interpollinisation efficace. En pratique la définition précise des limites d'une population (quand elles ne sont pas géographiquement évidentes) ne justifie pas une dépense de réflexion considérable: c'est toujours un échantillon que l'on étudie et des relations entre échantillons que l'on établit. Il appartiendra à l'expérimentateur de définir précisément et convenablement la manière dont l'échantillon est constitué.

*alimentée par des discussions captivantes avec le Professeur MANGENOT.

**Dans la pratique on étudie des populations; c'est la compréhension de l'ensemble du complexe d'espèces qui permettra de les ériger en compartiments.

Empiriquement les différences de mode de reproduction (apomixie facultative, autogamie partielle, allogamie) ou de niveaux de **pléïdie** peuvent conduire à elles seules à différencier a priori des compartiments différents dans un groupe de plantes de la même espèce qui, sans ces distinctions, paraîtraient constituer une unique population du fait de leur habitat et de leur aspect.

De même des variétés **taxonomiquement** très dissemblables peuvent s'avérer n'être que des compartiments ayant une communauté de mode de reproduction, de **pléïdie** et même à la rigueur d'habitat (exemple des confrontations de formes cultivées (*Zea mays*) et spontanées (*Euchlena mexicana*) du Maïs au Mexique).

Des habitats très voisins, même en partiel recouvrement (à l'intérieur d'une même distance d'**interpollinisation**) peuvent être source d'une dissociation de compartiments bien différenciés (populations **parapatriques** étudiées par **ANTONOVICS**).

Autrement dit, le terme de *population* est réservé à un ensemble de plantes sur lequel certains échantillons sont étudiés. La définition de cette entité est sans cesse révisable au fur et à mesure de l'analyse. C'est donc *l'échantillon*, support de toutes les analyses, qui doit être parfaitement connu et bien défini.

C'est par extrapolation qu'on passera de *l'échantillon* à la *population* pour définir les bases théoriques suivantes.

A. POLYMORPHISME

1. Fréquences **génotypiques** et fréquences **alléliques**

Dans une population donnée on recense pour un locus particulier les différents génotypes présents. Ceci permet de définir les **fréquences génotypiques**. Si les individus étudiés sont diploïdes, on note pour chaque locus la présence de deux allèles (identiques ou non); s'ils sont tétraploïdes 4 allèles seront recensés par génotype. Connaissant les fréquences **génotypiques** et la nature des allèles dans chaque génotype on déduit les **fréquences alléliques**.

Exemples :

1) Pour le locus A une population de N individus diploïdes est étudiée. On trouve les génotypes, avec leurs effectifs respectifs suivants:

A_1A_1	N_{11}
A_1A_2	N_{12}
A_2A_2	N_{22}
A_iA_3	N_{13}
A_2A_3	N_{23}
A_3A_3	N_{33}
	N

Les fréquences **génotypiques** sont:

$$P_{11} = \frac{N_{11}}{N}, \quad P_{12} = \frac{N_{12}}{N}$$

Pour l'ensemble des N individus exactement 3 états **alléliques** différents sont présents A_1, A_2, A_3 . Puisqu'il y a 2 allèles au locus A pour chaque individu (organisme diploïde), l'ensemble de la population comporte 2N gènes et on peut recenser le nombre de fois où les états A_1, A_2, A_3 sont respectivement représentés. L'effectif pour l'état A_1 sera:

$$2N_{11} \quad + \quad N_{12} \quad + \quad N_{13}$$

(génotypes A_1A_1) (génotype A_1A_2) (génotype A_1A_3)

pour les états A_2 et A_3 , ce sera:

$$A_2 : N_{12} + 2N_{22} + N_{23}$$

$$A_3 : N_{13} + N_{23} + 2N_{33}$$

Les **fréquences alléliques** seront respectivement:

$$A_1 \quad p_1 = \frac{2N_{11} + N_{12} + N_{13}}{2N}$$

$$A_2 \quad p_2 = \frac{N_{12} + 2N_{22} + N_{23}}{2N}$$

$$A_3 \quad p_3 = \frac{N_{13} + N_{23} + 2N_{33}}{2N}$$

$$p_1 + p_2 + p_3 = 1$$

2) On peut généraliser au cas où le nombre d'états **alléliques** différents possibles est k. Dans ce cas, $\frac{k(k+1)}{2}$ génotypes différents pour un orga-

nisme diploïde sont possibles. Soit i et j deux des k états **alléliques** possibles, la fréquence du génotype ij sera:

$$P_{ij} = \frac{N_{ij}}{N}$$

N_{ij} est évidemment un nombre positif (ou nul si aucun génotype ij n'est présent dans la population). La fréquence de l'état allélique i sera:

$$p_i = \frac{N_{i1} + N_{i2} + \dots + 2N_{ii} + \dots + N_{ij} + \dots + N_{ik}}{2N}$$

$$p_i = \frac{N_{ii} + \sum_{j=1}^k N_{ij}}{2N}$$

et de même on établira toutes les fréquences alléliques p_1, p_2, \dots, p_k .

Evidemment:

$$\sum_{i=1}^k p_i = 1$$

3) Très souvent on considère des situations où n'existent que 2 états alléliques A_1, A_2 . Les fréquences génotypiques sont conventionnellement:

$$A_1A_1:P \quad ; \quad A_1A_2:2Q \quad ; \quad A_2A_2:R$$

$$P + 2Q + R = 1$$

Les fréquences alléliques s'ont alors:

$$\begin{array}{l} A_1 \quad p = P + Q \\ A_2 \quad q = Q + R \end{array} \quad \text{et bien sûr } p + q = 1$$

Remarques

a) *notations*: On ne fait pas de différence entre AA_1 et A_1A_1 , c'est-à-dire qu'on n'identifie pas le sens du croisement ayant conduit au génotype A_1A_1 , on ne s'intéresse qu'à des locus sur l'ADN nucléaire.

b) *mode de reproduction*: Ces définitions et évaluations sont entièrement indépendantes du mode de reproduction des plantes étudiées. Même si le mode de reproduction des plantes est complètement asexué (donc que les allèles ne sont jamais individualisés dans des gamètes efficaces reproducteurs) ou si l'autogamie est absolue, on peut toujours évaluer les fréquences génotypiques et alléliques.

c) *méthodes d'évaluation des états alléliques et des génotypes*: On a supposé qu'il était possible d'évaluer exactement pour chaque plante le génotype pour le locus A. La réalisation pratique pour tout locus donné a priori est généralement impossible. Cela veut dire que l'on n'étudiera une population qu'à travers les locus pour lesquels on sait distinguer les génotypes de façon assez satisfaisante. En gros les méthodes actuelles permettent d'envisager qu'on puisse se faire une idée assez précise des géno-

types pour une fraction de l'ordre de 1⁻¹). des différents locus structuraux qui composent l'ensemble du génome d'une plante (en étant très optimiste de 20 à 100 locus). La **fiabilité** des observations et des mesures faites est donc comparable à celle d'un «sondage d'opinion» ou d'une «**estimation**» des résultats d'une élection en début de dépouillement du scrutin.

Les méthodes les plus satisfaisantes actuellement pour évaluer les structures des différents génotypes sont les *études enzymatiques* (par séparations **électrophorétiques**) accompagnées d'une bonne *analyse mendélienne*. Nous renvoyons au chapitre concernant ces méthodes pour leur analyse détaillée.

2. Définition du polymorphisme d'une population pour un locus. Taux de polymorphisme des populations

Définitions:

- On dit qu'une population donnée est polymorphe pour le locus A si la fréquence **allélique** de l'allèle le plus fréquent est inférieure à 95%*.
- Le *taux de polymorphisme*'* d'une population, sur l'ensemble des locus étudiés est mesuré par la proportion de ceux-ci pour laquelle la population a été décrétée polymorphe selon le critère précédent.

On parle de polymorphisme enzymatique lorsque le polymorphisme est étudié à l'aide de l'identification des génotypes par séparation **électrophorétique** des **isozymes**.

Remarques:

- Le taux de polymorphisme d'une population dépend donc des seuils pour le critère retenu et du choix des différents locus étudiés.
- Les nombreuses études du polymorphisme enzymatique montrent que pour certains locus, les populations semblent très polymorphes (cas des **estérases**, peroxydases) alors que pour d'autres elles paraissent très homogènes ou peu variables, c'est-à-dire **monomorphes** (GDH).
- L'étude des populations naturelles (aussi bien dans le domaine animal (y compris l'homme) que végétal), depuis plus de 10 ans, a montré que les

*Une autre définition, utilisée concurremment (*il faut donc toujours préciser la définition et le seuil choisi*) est la suivante: une population est polymorphe pour le locus A si la fréquence du 2^{ème} atèle le plus fréquent (donc on classe par ordre de fréquences **alléliques** décroissantes) est au moins 1%.

terminologie: les termes de *diversité*, *variabilité*, *d'hétérogénéité génétique* et *polymorphisme* sont souvent utilisés avec des sens voisins. Nous réserverons le terme de *polymorphisme* pour la description des populations à l'aide de systèmes géniques analysés précisément et permettant l'**évaluation** ainsi définie. Le terme de *variabilité génétique* sera de préférence utilisé lorsque l'instrument d'analyse est la génétique statistique ou quantitative, avec des descriptions en termes de variance. Nous réserverons le terme de *diversité génétique* pour une appréciation beaucoup plus globale, sans référence à un outil particulier. Nous éviterons le terme *d'hétérogénéité génétique* qui ferait **plutôt** référence à la juxtaposition de complexes d'espèces différents et non à la diversité d'un même complexe. Nous parlerons plus facilement de l'hétérogénéité du milieu (environnement).

taux de polymorphisme étaient généralement d'environ 50% (avec une étendue de variation très grande) et ce, assez **indépendamment** du mode de reproduction (sauf pour les populations marginales à mode de reproduction essentiellement **uniparental**).

La signification biologique et adaptative de ce polymorphisme est un sujet de polémique scientifique encore très actif (voir passionnel). L'adaptation des populations à des milieux hétérogènes, dans le temps et dans l'espace pourrait en être une source d'explication (d'autant plus facilement que l'organisation même du développement des organismes constitue une hétérogénéité interne à l'individu). Ce polymorphisme peut aussi, pour une bonne part, témoigner de simples variations fonctionnellement neutres (en moyenne pour la population) dont les fréquences dérivent aléatoirement de générations en générations. Il peut être entretenu par des transferts génétiques récurrents entre compartiments explorant des environnements très différents.

Dans le cadre de l'analyse des ressources génétiques le taux de polymorphisme sera d'abord un moyen d'apprécier la diversité globale des complexes d'espèces étudiés et, au moyen du calcul des distances génétiques, d'étudier les relations entre ses divers compartiments.

d) L'observation visuelle de l'aspect des plantes d'une population, leur plus ou moins grande uniformité, permet mal d'apprécier le polymorphisme génétique sous-jacent. Ceci est particulièrement vrai pour les variétés traditionnelles régulièrement suivies par les paysans. En effet ceux-ci interviennent directement sur des caractéristiques morphologiques ou **phénologiques** faciles à identifier, soit dans un but d'homogénéisation, soit au contraire pour entretenir une certaine diversité qui leur paraît une bonne sécurité vis-à-vis des aléas du milieu. Ceci ne concerne qu'un petit nombre de caractères et le cultivateur ne peut réellement ni suivre ni maîtriser tous les processus susceptibles de conduire le polymorphisme génétique sous-jacent.

B. DISTANCE GÉNÉTIQUE*

L'établissement de distances génétiques est destiné à évaluer le degré de ressemblance des structures génétiques entre populations, ou entre compartiments d'un même complexe d'espèces, ou mieux à *déterminer si des groupes de plantes répertoriées sous des noms d'espèces différents appartiennent ou non à un même complexe d'espèces.*

Plusieurs mesures de distance ont été proposées. Dans le cadre de ce manuel nous sommes intéressés par l'acquisition correcte de cette notion, de son sens et des possibilités de l'évaluer. Nous renvoyons à la très abondante littérature spécialisée pour discuter des diverses formulations concurrentes ou complémentaires.

Nous présenterons une distance de **NEI** dont l'acquisition prolonge très naturellement l'étude du polymorphisme enzymatique:

*Ce terme ne doit pas être confondu avec la distance de recombinaison, ou taux de **linkage**, ou de crossing-over, qui traite de la distance entre deux locus situés sur un même chromosome.

1. Définition du coefficient de ressemblance pour un locus, entre 2 populations A et B

Soit deux populations A et B pour lesquelles l'étude du polymorphisme a été faite sur les mêmes locus. Considérons un de ces locus; les fréquences des différents états **alléliques** sont désignées par p_{iA} et p_{iB} (les fréquences de l'état **allélique** i dans les populations A et B respectivement).

$$\sum_{i=1}^k p_{iA} = 1 \quad ; \quad \sum_{i=1}^k p_{iB} = 1.$$

$$J_{AA} = \sum_{i=1}^k p_{iA}^2 \quad ; \quad J_{BB} = \sum_{i=1}^k p_{iB}^2 \quad \text{et} \quad J_{AB} = \sum_{i=1}^k p_{iA} \cdot p_{iB}$$

sont trois paramètres purement théoriques évaluant les probabilités des opérations suivantes (uniquement faites par la pensée) dans lesquelles on assimile chaque population à un sac de billes de couleurs différentes (représentant chaque état **allélique**), les effectifs de ces billes étant proportionnels aux fréquences des allèles qu'elles représentent.

J_{AA} est ainsi la probabilité en deux tirages (en remettant la bille dans le sac après le premier tirage) d'obtenir deux fois le même état **allélique** à partir du sac représentatif de la population A.

J_{BB} est la même probabilité attribuée à la population B.

J_{AB} est la probabilité d'avoir le même état **allélique** en tirant une fois à partir du sac A, une fois à partir du sac B.

Le coefficient d'identité I_{AB} ou indice de ressemblance de la population A avec la population B est défini, **pour le locus considéré**, par la formule:

$$I_{AB} = \frac{J_{AB}}{\sqrt{J_{AA} J_{BB}}}$$

Remarques :

a) on voit que si les 2 populations, toutes deux polymorphes, n'ont aucune allèle en commun, $J_{AB} = 0$ et donc $I_{AB} = 0$. Leur identité est nulle.

b) si les 2 populations ont la même composition **allélique** (mêmes états, mêmes fréquences), c'est-à-dire que $p_{iA} = p_{iB}$ quel que soit i :

$$\sum_{i=1}^k p_{iA}^2 = \sum_{i=1}^k p_{iB}^2 = \sum_{i=1}^k p_{iA} p_{iB} \quad \text{ou} \quad J_{AA} = J_{BB} = J_{AB}$$

et donc $I_{AB} = 1$, les deux populations sont identiques pour ce locus.

c) la remarque précédente montre que si les fréquences **génotypiques** sont différentes mais les fréquences **alléliques** égales, cette définition du coefficient d'identité conduit encore à la valeur $I_{AB} = 1$. Ainsi supposons que

la population A soit un mélange de 2 lignées pures ($A_1 A_1$, $A_2 A_2$ en proportions p et q) et que la population B comprenne les 3 génotypes $A_1 A_1$, $A_1 A_2$, $A_2 A_2$, en fréquence p^2 , $2pq$, q^2 respectivement, dans les deux cas on aura les mêmes fréquences alléliques:

fréquence de l'allèle A_1 dans la population A: p

fréquence de l'allèle A_1 dans le population B: $p^2 + pq = p$

fréquence de l'allèle A_2 dans la population A: q

fréquence de l'allèle A_2 dans la population B: $pq + q^2 = q$

et malgré des structures génotypiques très distinctes, l'identité I_{AB} sera maximale et égale à 1.

Ceci ne discrédite pas la mesure d'identité retenue mais précise et restreint sa signification. La connaissance de I n'exclut ni ne remplace une étude des fréquences génotypiques (fréquence des hétérozygotes).

2. Définition de la distance génétique entre les deux populations A et B

Si plusieurs locus ont été analysés dans chaque population pour chaque locus J_{AA} , J_{BB} , J_{AB} pourront être calculés. Soit \bar{J}_{AA} , \bar{J}_{BB} , \bar{J}_{AB} les moyennes arithmétiques* de ces valeurs calculées sur tous les locus étudiés, on définira:

$$\bar{I}_{AB} = \frac{\bar{J}_{AB}}{\sqrt{\bar{J}_{AA} \cdot \bar{J}_{BB}}}$$

et D , la distance génétique entre les deux populations, est calculée par

$$D = -\text{Log } I_{AB}$$

et varie donc de 0 s'il y a identité à l'infini si l'identité est nulle, ce qui satisfait assez bien comme étendue de variation pour un paramètre de distance.

3. Propriétés de la distance génétique de NEI évaluée à partir des études de polymorphisme enzymatique

— *Distance génétique et substitution d'acides aminés en isolement complet:*

Les estimations faites par l'étude de l'évolution moléculaire (en comparant acide aminé par acide aminé, certaines protéines comme les cytochromes ou les hémoglobines chez des organismes très variés et en rapportant au temps de séparation évalué à partir des données de la

*d'autres moyennes peuvent être plus justifiées (moyennes géométriques en particulier) mais cela n'ajoutera rien à la clarté du concept.

paléontologie), permettent de considérer que sur de grandes échelles de temps, les protéines ont approximativement évolué à un rythme constant, qui leur est propre, par substitutions successives d'acides aminés. Cela signifie qu'au niveau de l'ADN les mutations «tolérables» apparues sur un codon peuvent, pour l'ensemble des individus appartenant à une même entité évolutive, être progressivement substituées à un taux constant au cours du temps. Ceci peut résulter de facteurs extrêmement variés (phénomènes sélectifs, variation d'effectifs ou dérives aléatoires) non encore complètement élucidés. Mais empiriquement et en moyenne, tout se passe comme si après un intervalle de temps t assez long, une population A étudiée pour un locus donné ne sera plus rigoureusement identique à elle-même; son changement sera en probabilité prévisible grâce aux deux paramètres t en années et α taux de substitution d'un acide aminé par un autre dans l'ensemble de la population pour une protéine moyenne par an. Ce que l'on ne peut pas prévoir c'est la nature du nouvel acide aminé substitué, s'il y a substitution. Puisque les valeurs obtenues pour α sont relativement faibles (10^{-8} à 10^{-9} par an par site d'acide aminé), on peut faire en outre l'approximation qu'est négligeable la probabilité pour que deux substitutions indépendantes concernent le même passage d'un acide aminé donné à un autre acide aminé donné.

Considérons alors qu'une population unique au temps $t = 0$ se subdivise instantanément en 2 populations indépendantes A et B complètement isolées reproductivement. Chaque nouvelle population au cours du temps connaît donc indépendamment des substitutions. Au temps t leurs populations sont respectivement A' et B'. On va calculer leur degré d'identité $I_{A'B'}$ et leur distance génétique.

$$I_{A'B'} = I_{AB}^0 (1-\alpha)^t (1-\alpha)^t$$

$$I_{A'B'} \approx I_{AB} e^{-2\alpha t}$$

En effet la probabilité pour que A n'ait pas changé par rapport à A est $(1-\alpha)^t$. A chaque unité de temps, α est la probabilité d'une substitution, donc $1-\alpha$ est la probabilité qu'aucune substitution n'ait eu lieu. En t unités de temps la probabilité d'aucun changement est $(1-\alpha)^t$, et pour l'ensemble du génome (c'est-à-dire de tous les sites d'acides aminés sur tout le matériel ADN nucléaire codant pour des protéines), l'identité ne concernera plus qu'une fraction $(1-\alpha)^t$. La population B connaîtra indépendamment la même évolution vers B'. B' et A ne seront donc identiques au bout du délai t que par les fractions du génome n'ayant pas subi de substitution.

L'approximation exponentielle classique pour α petit permet de passer à la distance par

$$D_{A'B'} = 2\alpha t - \text{Log} I_{A'B'}^0$$

et puisque le point de départ était une population unique

$$I_{AB}^0 = 1, \text{Log} I_{AB}^0 = 0 \text{ d'où}$$

$$D_{AB} = 2\alpha t$$

Les conséquences de cette formule très simple, dans laquelle empiriquement α est à peu près constant, sont les suivantes:

— quand deux populations sont complètement isolées leur distance génétique (définie par la formule de NEI) augmente linéairement avec le temps (en année, pas en génération puisque la constance α observée empiriquement ne dépend pas des durées de génération des organismes étudiés).

— Le paramètre D, quand il est ainsi rapporté aux conditions d'évolution moléculaire, a une dimension puisque α est un nombre d'acides aminés substitués par unité de temps, D est exprimée en nombre d'acide aminés différents (ou par la probabilité pour que tout site donné a priori ne soit pas occupé par le même acide aminé) quand on compare l'ensemble des protéines produites par un individu issu de la population A à celles d'un individu issu de la population B'.

— *Distance génétique mesurée à partir d'études du polymorphisme enzymatique*

L'analyse enzymatique par électrophorèse révèle la différence d'états alléliques non pas par unité codon (un acide aminé) mais par molécule de protéines entières, ensemble de plusieurs centaines d'acides aminés. Seules des substitutions d'acides aminés qui diffèrent par leurs charges peuvent se traduire par des niveaux de migrations tels qu'on puisse séparer des phénotypes d'isozyme, et donc par référence aux analyses génétiques, discriminer des allèles (cf. chapitre III).

La proportion, déduite de l'examen du code génétique, de substitutions d'acides aminés conduisant à des changements de charge est d'environ 1/4 (25%). En considérant que la longueur moyenne d'une protéine codée par un gène de structure est d'environ 400 acides aminés, le taux de substitution moyen détectable par électrophorèse est donc:

$$\alpha \times 400 \times \frac{1}{4} = \alpha'$$

Ainsi la distance génétique déduite par l'étude comparative des polymorphismes enzymatiques est:

$$D = 2\alpha't$$

Avec α compris entre 10^{-8} et 10^{-9} substitutions par site d'acides aminés, par an

$$D \approx 2 \times 100.5 \cdot 10^{-8} t$$

$$D \approx 10^{-6} t$$

où D est la distance évaluée en substitutions d'acides aminés par protéine moyenne.

Exemple: Si DAB = 0,2 cela veut dire qu'en moyenne 20% des protéines d'un individu de la population A diffère par un acide aminé des protéines homologues d'un individu de la population B. En gros si A et B étaient complètement isolées depuis leur séparation, on peut approximativement estimer que cette séparation a eu lieu $0,2 \times 10^6 = 200.000$ ans auparavant.

— *Distance génétique pour des populations incomplètement isolées*

La relation linéaire $D = 2\alpha't$ ne tient plus si les populations considérées ne sont pas complètement isolées, c'est-à-dire si elles sont des compartiment-

ments d'un même complexe d'espèces entre lesquels un échange régulier de gènes a lieu (flux de gamètes ou migrations de quelques graines à chaque génération, ...).

Plusieurs situations d'échanges entre compartiments ont été traitées sous formes de modèles mathématiques:

- isolement progressif par distance, à travers une occupation continue d'un territoire,
- système d'isolats appartenant, par une fraction de chacun d'eux, à un même complexe de migrants,
- colonies successives n'échangeant des migrants qu'entre populations adjacentes.

Un premier résultat commun à tous ces modèles, est que, dans tous les cas la distance génétique entre deux populations non complètement isolées n'augmente pas indéfiniment au cours du temps. Elle est asymptotiquement plafonnée.

Le deuxième résultat commun à tous ces modèles est donné par le paramètre fondamental dont dépend la valeur asymptotique: c'est le rapport μ/m (g taux de mutation spontanée, de l'ordre de $5 \cdot 10^{-6}$, m le taux de migration, l'un et l'autre pris par génération).

$$D_{AB} = f \left(\frac{\mu}{m} \right)$$

La fonction f (toujours monotone croissante) dépend du modèle choisi, c'est une fonction à peu près linéaire dans le système d'isolats, c'est une fonction racine ($\sqrt{\quad}$), dans le modèle de colonies successives.

Dans tous les cas D reste une valeur faible tant que le taux migration est nettement supérieur au taux de mutation. Ceci veut dire que des flux de gènes mêmes très faibles, de l'ordre de 1% ou 1‰ suffisent à empêcher une différenciation marquée, dans son ensemble, des structures géniques des compartiments d'un même complexe d'espèces.

— Signification et utilisation des distances génétiques

Les expériences conduites sur des populations naturelles variées, d'organismes autres que les mammifères supérieurs (primates) montrent que les distances génétiques testées sur les polymorphismes enzymatiques sont inférieures à 0,02 (différence d'acides aminés par protéine moyenne) pour des populations appartenant à la même espèce (unité taxonomique et reproductive). Des différences entre espèces bien isolées reproductivement, mais appartenant à un même genre et bien typées taxonomiquement correspondent à des distances de l'ordre de 0,10 à 1,00. Evidemment ces valeurs deviennent d'autant plus élevées que l'on compare des groupes plus extrêmement éloignés.

Les différences entre individus appartenant à des populations dont on se demande si elles constituent ou non des compartiments différents d'un même complexe d'espèces, peuvent être apparemment très fortes (sur quelques caractères très évidents). Telle est la situation des formes cultivées du maïs (*Zea mays*) et des formes spontanées (*Euchlana mexicana*). Pourtant il existe dans certaines régions du Mexique des échanges géniques continus (sans perte de l'identité taxonomique des populations sym-

patriques de l'une et l'autre forme), entre ces compartiments. La prévision est que les distances génétiques entre *Zea* et *Euchlœna* devraient être quasi nulles si elles sont lues sur un échantillonnage de gènes révélant les différences géniques d'ensemble du génome, et pas les caractéristiques d'adaptation immédiate, à la culture ou à la dissémination spontanée.

L'organisation des plantes, leur mode de différenciation et de développement, ont abouti à définir des espèces taxonomiques très clairement, mais sans démontrer l'existence entre elles d'une barrière reproductive, permanente ou totale. La polyploïdie permet d'échapper aux barrières reproductives et de constituer des relais d'échanges géniques. Dans ce monde des plantes cultivées (et même spontanées) la vieille remarque de DARWIN est toujours fondée: on ne sait pas vraiment reconnaître les formes sauvages dont les formes cultivées sont issues (la domestication a commencé il y a moins de 10.000 ans). L'analyse systématique des barrières reproductives partielles demande du temps et de l'espace (quelle énergie pour montrer qu'il existe quand même un échange récurrent de 1% entre compartiments et que les barrières ne sont pas absolues ou sont contournées!). Quelles formes exclure a priori des analyses quand on pense au Mais dont la forme spontanée a été enregistrée dans un genre différent (et c'était légitime d'un point de vue purement taxonomique!)? Comment savoir si l'incommunicabilité géographique évidente entre deux groupes s'est installée récemment (sans les différencier génétiquement en profondeur)?

Les critères de distances génétiques devraient clarifier la situation pour le biologiste chargé de gérer les ressources génétiques: si les distances génétiques testées sur le meilleur échantillonnage possible de systèmes enzymatiques (supposé non directement compromis par la différenciation liée à la domestication) sont très faibles (inférieur à 0,1) on pourrait légitimement suggérer qu'il n'y a pas de barrière reproductive absolue entre les deux compartiments étudiés ou que si elle existe elle n'aura été que récemment instaurée (moins de 50.000 ans) et ne se sera pas accompagnée de remaniements très profonds de l'ensemble des structures. Si par contre les distances observées sont notables, l'appartenance au même complexe d'espèces sera exclue, les problèmes d'utilisation de ces formes dans un même programme d'amélioration seront d'un tout autre ordre de difficultés génétiques, et l'organisation de leur conservation aura un autre sens.

Les relations phylogénétiques entre compartiments ou entre complexes d'espèces peuvent être clarifiées par l'observation et l'interprétation de toutes les distances deux à deux. Une histoire des différenciations, des migrations ou des adaptations pourra être bâtie.

En résumé, l'outil distance génétique lue sur les polymorphismes enzymatiques permet de dépasser les différenciations morphologiques apparentes (et d'ailleurs très importantes à considérer) pour lire plus profondément l'histoire et l'organisation du complexe d'espèces par le témoignage des structures génétiques elles-mêmes.

Cet outil est un des instruments modernes fondamentaux nécessaires à la connaissance des compartiments d'un même complexe d'espèces et à la compréhension de son histoire. C'est grâce à lui que les véritables réservoirs génétiques des formes spontanées pourront être identifiés, puis préservés et exploités rationnellement. Ces mêmes acquisitions, moins systématiquement faites qu'il n'est possible maintenant, demandaient

beaucoup plus de moyens et d'efforts expérimentaux (surtout pour les plantes à cycles longs).

La distance génétique essaie d'évaluer le plus objectivement possible les différences d'ensemble du matériel héréditaire nucléaire, les méthodes auxquelles nous ferons références maintenant seront tout à fait complémentaires et s'intéresseront à l'organisation des différences entre compartiments d'un même complexe. Elles seront donc limitées à quelques systèmes particuliers, c'est-à-dire à des points d'organisation locaux du matériel génétique (responsable des grandes différences affichées qui permettaient de définir les compartiments).

La mise en œuvre du concept de distance est récente et de nombreux progrès (modifications, critiques, limites) sont en cours.

C. DÉSÉQUILIBRE GAMÉTIQUE

Cette notion paraîtra moins opérationnelle que celle de distance génétique. Elle concernera des groupes de gènes dont on peut penser qu'ils sont directement liés au processus d'adaptation. Ce sont justement les gènes qu'on aurait tendance à écarter d'une étude de distance génétique (ils seraient suspectés de faire dériver la description par l'accentuation des distances). L'identification de ces groupes de gènes est assez évidente (ce sont eux que le taxonomiste, ou le descripteur de différents syndromes d'adaptation, affiche). Ce qui importera c'est la connaissance de l'organisation structurale de ces gènes les uns par rapport aux autres: sont-ils organisés en **supergènes** très liés? Sont-ils regroupés en groupes de **linkage** plus ou moins indépendants les uns par rapport aux autres? Quelle est la fragilité de cette structure **coadaptée** dispersée sur des groupes géniques partiellement liés? Où réside la robustesse du syndrome de domestication vis-à-vis des **introgressions** récurrentes (flux de gènes partiellement contrôlés à partir des formes spontanées voisines)?

Les mesures biologiques sur lesquelles débouche ce concept ne seront pas nouvelles, ce sont:

1. l'identification des contrôles des flux de gènes entre compartiments,
2. l'organisation des recombinaisons entre les gènes concernés.

Ces tâches sont, de tout temps, la base de l'expérimentation des spécialistes des ressources génétiques et de l'amélioration des plantes. Elles seront étudiées dans le chapitre « Evaluation ». Pourquoi organiser la présentation sous l'intitulé d'un concept particulier?

Plusieurs raisons:

a) Ce concept permet d'introduire le caractère dynamique de la structuration des complexes d'espèces. Caractère primordial pour concevoir une conservation réaliste des ressources génétiques qui en préserve la mobilité et **d'adaptivité**.

b) Il permet aussi d'unifier, sous l'aspect de la recombinaison (soit entre compartiments, soit interne au génome), des observations qui sans cela paraîtraient circonstancielles et non **extrapolables**, dans leur logique, d'un complexe d'espèces à l'autre (barrières reproductives, **polyploïdies**, systèmes d'incompatibilité **uniparentaux**, hybridations **interspécifiques**, **introgressions**, contrôles sur les modes de reproduction, pouvoir de dissémina-

tion, **supergènes** ou groupes géniques **coadaptés**). Cela définit et clarifie les objectifs de l'analyste des complexes d'espèces.

c) Il permet de légitimer les questions d'introduction de ce paragraphe; tout particulièrement de s'interroger sur la fragilité ou la robustesse de certaines structures adaptatives (domestication par exemple) qu'il faut maintenir, sans perdre les possibilités d'enrichissement pour d'autres propriétés héréditaires dont l'approvisionnement peut être assuré à partir d'autres compartiments.

L'illustration suivante permettra de saisir plus concrètement les notions visées.

Schématiquement, peut être qu'un des grands secrets du succès prolongé de la domestication des végétaux cultivés vient du fait suivant. L'homme a sélectionné constamment et intensément des structures morphologiques qui rendaient la plante récoltable et exploitable. Ces propriétés étaient contrôlées par quelques états **alléliques** particuliers en des groupes de gènes peu nombreux (structure de l'épi et du grain, morphogénèse et floraisons compactes, dormances et puissance des semences). Les formes spontanées, dont les plantes cultivées étaient originaires, étaient partout présentes et beaucoup moins protégées vis-à-vis de l'ensemble des aléas du milieu, puisque non cultivées en champ. Sans **cessé** leur survie était associée à la résistance ou à la tolérance aux adversités du biotope. Le cultivateur procédait dans son champ par éradications et choix assez catégoriques visant la protection de types définis précisément adaptés à ses besoins; les formes spontanées établissaient un équilibre quantitatif avec leur milieu extrêmement hétérogène, c'est-à-dire que les sélections n'y sont pas de type survie ou élimination pure et simple, au contraire elles se traduisent par des contributions modulées des plantes à la génération suivante; elles produisent des quantités variables de graines. Sans cesse, les cultures sont pénétrées par des flux de gènes issus des formes spontanées; si les gènes qui contrôlent les syndromes de domestication sont répartis en un petit nombre de groupes **coadaptés**, le cultivateur pourra à chaque génération récupérer les phénotypes cultivés (sélection et recombinaison faible). En même temps, et pour les autres territoires chromosomiques un polymorphisme **allélique** similaire à celui exploré par les formes spontanées sera entretenu (distance génétique cultivé-spontané = 0). Autrement dit les formes spontanées explorent des adaptations et des tolérances très générales au milieu. Elles constituent le « système sensoriel » et l'ajustement large de tout le complexe d'espèces. Le flux de gènes (limité mais non nul) permet les transferts de ces polymorphismes adaptatifs (à un milieu hétérogène et instable) vers les variétés traditionnelles cultivées dont l'homme protège seulement les caractères (peu nombreux) qui les rendent exploitables ou récoltables. L'homme veille à la sauvegarde de quelques petits ensembles chromosomiques peu nombreux, les formes spontanées garantissent l'adaptation générale et l'ajustement à long terme. L'absence d'étanchéité entre les compartiments des formes cultivées traditionnelles et de leurs adventices a assuré dynamiquement la sauvegarde du réservoir génétique des plantes cultivées, en le remettant sans cesse à jour des dernières fluctuations du milieu. Loin de leurs formes spontanées, avec des **agri-**

culteurs motivés par des critères d'uniformité, les variétés s'appauvrissent, perdent leur tolérance à des milieux variés, deviennent vulnérables et exigent sans cesse d'être renouvelées par d'autres variétés fabriquées à l'aide de techniques d'amélioration des plantes de plus en plus laborieuses ou élaborées. Ces techniques elles-mêmes dépendent indéfiniment du patrimoine des systèmes géniques de tolérance aux milieux maintenus dans les formes spontanées. Il faut encore que ces formes survivent et continuent d'éprouver les adversités du biotope.

1. La recombinaison génétique du point de vue de l'étude des populations

Les plantes sont génétiquement organisées suivant le mode de reproduction sexué. Même chez les végétaux où la sexualité a été court-circuitée ou abandonnée (multiplication végétative, apomixie) les structures génétiques restent héritées de l'organisation reproductive antérieure où la recombinaison génétique a lieu.

La reproduction sexuée couvre simultanément plusieurs événements dont :

- La réduction chromatique au cours de la méiose et, à cette occasion, la constitution de gamètes éventuellement recombinés.
- La modification profonde de l'état fonctionnel de la chromatine (association ADN-protéines chromosomiques).
- Le choc de la rencontre des gamètes ♂ et ♀ (confrontations d'allèles différents, introduction dans le cytoplasme ♀ d'éléments cytoplasmiques nouveaux, mise en place des gènes du gamète ♂ dans un contexte de régulation différent).
- Une séquence de développement déterminée (l'embryogenèse).

De tous ces phénomènes biologiquement majeurs, les réflexions qui suivent en privilégieront* un: la recombinaison génétique. C'est-à-dire la possibilité d'obtenir grâce au relais de parents diploïdes, des gamètes AB et ab, là où initialement seuls les gamètes Ab et aB étaient présents (Schéma 6).

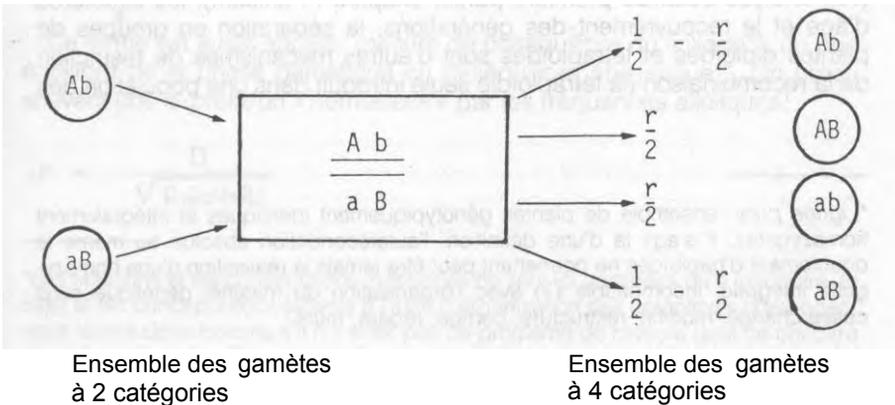


Schéma 6: Schématisation de la recombinaison génétique r taux de recombinaison: $r = \frac{1}{2}$ si les locus A et B ne sont pas liés.

L'autofécondation obligatoire (autogamie absolue) établie dans une collection de plantes homozygotes pour les deux locus A et B ne sera pas l'occasion de recombinaisons génétiques et, malgré la méiose et la fusion des gamètes, elle sera équivalente à un mécanisme asexué du point de vue que nous étudions.

Mécanismes limitant la recombinaison

Le **linkage** est une limitation à la recombinaison (par la structure des chromosomes) et deux gènes liés absolument se comportent l'un par rapport à l'autre comme ils le feraient dans un mode de reproduction asexué. Cependant, hormis la recombinaison, leur situation est très différente de celle où ils seraient s'ils étaient figés par multiplications **clonale** ou par autogamie stricte dans une lignée pure*; autour d'eux tout le contexte génétique change, se recombine et de ce fait leurs expressions et leurs interactions sont sans cesse remaniées.

L'autogamie partielle du point de vue de la recombinaison ressemble au **linkage**, même pour des locus indépendants. Le Schéma 7 montre l'ensemble des gamètes obtenus, après une génération d'autogamie partielle, à partir d'une population constituée par deux plantes homozygotes dont les descendances sont produites avec une fréquence α par autofécondation et une fréquence $1-\alpha$ par fécondation libre du mélange de leurs pollens.

Du fait de l'autogamie partielle le taux de recombinaison apparent devient $r' = r(1-\alpha)$ au lieu de r ; deux locus indépendants paraissent ainsi liés (avec $r' = \frac{1-\alpha}{2}$ au lieu de $1/2$). De ce point de vue l'introduction de l'autoga-

mie apporte une restriction à la recombinaison pour tous les locus, c'est une sorte de **linkage** généralisé.

La subdivision entre des populations partiellement isolées apporte des restrictions analogues. Avec un taux de migration pollinique m (proportion de croisements obtenus dans une population à partir du pollen venu de l'autre population) le nouveau taux de recombinaison apparent est rm (Schéma 8).

Un mode de reproduction plus complexe comme l'apomixie facultative (voir analyse détaillée première partie, chapitre I *Panicum*), les structures d'âge et le recouvrement des générations, la séparation en groupes de plantes diploïdes et tétraploïdes sont d'autres mécanismes de restriction de la recombinaison (la tétraploïdie seule introduit dans une population des

*Lignée pure: ensemble de plantes **génotypiquement** identiques et intégralement homozygotes. Il s'agit là d'une définition, l'autofécondation absolue ou même le doublement d'haploïdes ne permettant peut être jamais la réalisation d'une **homozygotie** intégrale, incompatible (?) avec l'organisation du matériel génétique sans cesse changé, modifié, restructuré, corrigé, réparé, muté.

*La présentation de ces mécanismes a volontairement été limitée à la transformation réalisée en une génération à partir de situations simplifiées. Des analyses mathématiques de ces modèles permettraient d'étudier plus largement le devenir de ces schémas sur plusieurs générations à partir d'ensembles de gamètes initiaux plus réalistes.

retards à l'atteinte de l'équilibre (équilibre panmictique en particulier): comme l'autogamie partielle et l'apomixie).

Ainsi, l'existence de la recombinaison (sexualité) est associée de façon permanente à des processus qui en tempèrent l'ampleur et tendent à limiter quantitativement la diversité des gamètes réalisables.

Coefficients de déséquilibre gamétique entre deux locus et notations algébriques

Soit une population de plantes diploïdes: on s'intéresse à deux locus A et B avec deux allèles (respectivement A, a et B, b). On peut théoriquement recenser soit l'ensemble des génotypes présents soit l'ensemble des gamètes qui ont donné naissance à cet ensemble (ou celui qui donnera naissance à la génération suivante).

Les génotypes (et leurs propriétés biologiques: mode de reproduction, pouvoir de dissémination, valeur adaptative...) sont les intermédiaires qui permettent la transformation de l'ensemble des gamètes; on s'intéressera donc prioritairement aux fréquences gamétiques*.

P₁, P₂, P₃, P₄ sont les fréquences des gamètes AB, ab, Ab et aB respectivement. Les fréquences des allèles aux deux locus sont donc:

$$\begin{array}{l} \text{Locus A} \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{fréquence A} \quad p_1 = P_1 + P_3 \\ \text{fréquence a} \quad q_1 = 1-p_1 = P_2 + P_4 \end{array} \right. \\ \text{Locus B} \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{fréquence B} \quad P_2 = P_1 + P_4 \\ \text{fréquence b} \quad q_2 = 1-p_2 = P_3 + P_4 \end{array} \right. \end{array}$$

de sorte que $p_1 + q_1 = p_2 + q_2$ $P_1 + P_2 + P_3 + P_4 = 1$

Par définition le paramètre de déséquilibre gamétique est:

$D = P_1 P_2 - P_3 P_4$

Formule 1

C'est-à-dire la différence entre le produit des fréquences des gamètes AB et ab et le produit des fréquences de aB et Ab. La valeur absolue maximale pour D est:

$$D = \frac{1}{4}$$

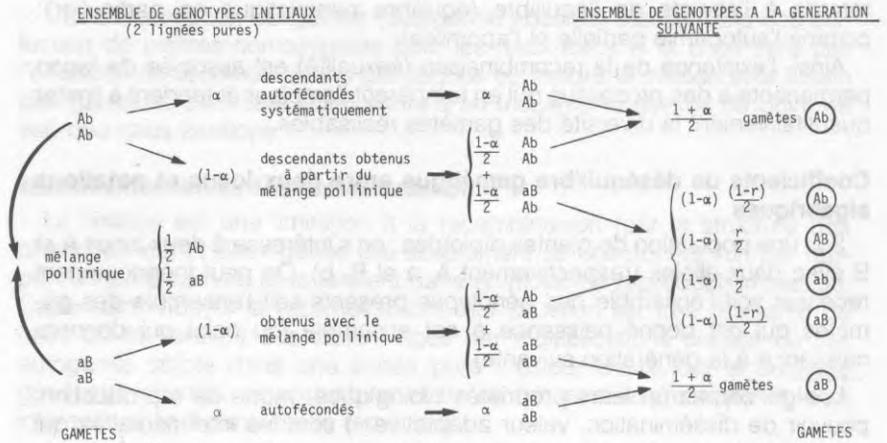
Ce terme est aussi appelé: mesure de déséquilibre du linkage**, du non équilibre de la phase gamétique ou déséquilibre épistatique**. On utilise souvent une expression normalisée par les fréquences alléliques:

$$D' = \frac{D}{\sqrt{p_1 p_2 q_1 q_2}}$$

*Les notations et les constructions théoriques ne sont ici destinées qu'à introduire, le sujet et les concepts sous-jacents à l'idée d'organisation des complexes d'espèces; nous ferons donc comme s'il n'y avait pas de problème de mesure (tout ce chapitre est selon l'expression de Pascal une expérience par la pensée). C'est l'existence (conditions de genèse et de stabilité) de structures et leur sensibilité aux variations des paramètres qui importent plus que la description quantitative précise.

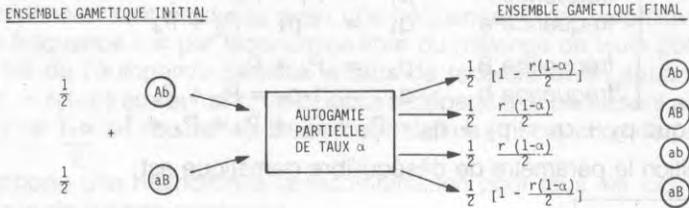
**Ces deux termes sont impropres D = 0 peut apparaître sans linkage et sans interactions épistatiques entre locus.

I.



OU

II.



LE CROISEMENT LIBRE AU HASARD DONNERAIT :

III.

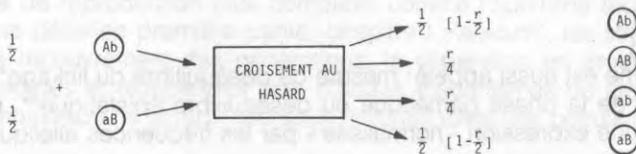


Schéma 7: Transformation d'un ensemble gamétique obtenu pour deux locus liés (taux de recombinaison r) et autogamie partielle (taux d'autofécondation α).

I. détail du schéma d'obtention des fréquences gamétiques terminales

II. résumé de la transformation

III. représentation analogue dans le cas du croisement au hasard en pollinisation libre des deux mêmes plantes de départ (sans autofécondation préférentielle).

Les fréquences de gamètes recombinés sont évidemment la moitié de celles du schéma 6 (où seul le croisement $\text{Ab} \times \text{aB}$ était considéré, alors qu'il ne représente que la moitié des unions au hasard).

La confrontation des points II et III montre que l'autogamie impose un taux de recombinaison équivalent $r^o = r(1-\alpha)$ au lieu de r .

Chaque fréquence **gamétique** peut être décrite par référence au produit des fréquences **alléliques**, c'est-à-dire:

P_1	$=$	$p_1 p_2 + D$
P_2	$=$	$q_1 q_2 + D$
P_3	$=$	$p_1 q_2 - D$
P_4	$=$	$p_2 q_1 - D$

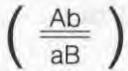
Formule 2

à titre d'exemple:

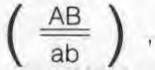
$$\begin{aligned}
 p_1 p_2 + D &= (P_1 + P_3)(P_1 + P_4) + P_1 P_2 - P_3 P_4 \\
 &= P_1(P_1 + P_4 + P_3 + P_2) \\
 &= P_1
 \end{aligned}$$

le taux de recombinaison r entre A et B est faible. Les ensembles de gamètes issus de ces deux populations sont très différents malgré l'égalité des fréquences **alléliques** $p_1 = p_2 = q_1 = q_2 = 1/2$

La première donne l'ensemble des gamètes suivants:



l'autre de génotypes



Le paramètre D définit des caractéristiques importantes de la population dont les fréquences **alléliques** ne rendent pas compte. Utilisons un exemple schématique: considérons deux populations, l'une constituée uniquement de génotypes

$$\left. \begin{array}{l}
 AB: P_1 = \frac{r}{2} \\
 Ab: P_2 = \frac{1-r}{2} \\
 aB: P_3 = \frac{1-r}{2} \\
 ab: P_4 = \frac{r}{2}
 \end{array} \right\} \text{soit } D = \frac{r^2}{4} - \frac{(1-r)^2}{4} = -\frac{1}{4}(1-2r) \text{ ou } D' = -(1-2r)$$

et la seconde

$$\left. \begin{array}{l}
 \text{AB: } P_1 = \frac{1-r}{2} \\
 \text{Ab: } P_2 = \frac{r}{2} \\
 \text{aB: } P_3 = \frac{r}{2} \\
 \text{ab: } P_4 = \frac{1-r}{2}
 \end{array} \right\} \text{ soit } D = \frac{1}{4} (1-2r) \text{ ou } D' = (1-2r)$$

Il serait souhaitable d'obtenir un paramètre décrivant globalement l'état de déséquilibre **gamétique** sur un grand nombre de locus mais, actuellement, on ne dispose comme paramètres bien analysés que des bilans de valeurs de D sur tous les locus pris deux à deux et les moyennes de leurs valeurs absolues normalisées.

Evolution du déséquilibre **gamétique** en panmixie

La **panmixie** est une situation théorique de référence dans laquelle on suppose que la population est infinie, que les croisements ont lieu au hasard et avec une chance égale entre tous les génotypes considérés. Les analyses à un locus montrent qu'en une génération* un état d'équilibre est atteint pour lequel les fréquences des génotypes sont obtenues comme s'ils résultaient de l'union au hasard des gamètes. D'où les fréquences **génotypiques** (loi de **HARDY-WEINBERG**):

$$\begin{array}{l}
 \text{AA } p_1^2 \\
 \text{Aa } 2p_1q_1 \\
 \text{aa } q_1^2
 \end{array}$$

*L'obtention d'un état d'équilibre en une seule génération montre que la **panmixie** considérée au niveau d'un locus est un système sans mémoire (qui ne comptabilise pas le temps). Tout écart à la **panmixie** au niveau diploïde conduit à un système dont l'état dépend du temps (c'est le cas de l'autofécondation partielle, de l'apomixie facultative, de la **panmixie** au niveau **tétraploïde** aussi). C'est-à-dire que les fréquences **génotypiques** en un locus tendent **asymptotiquement** vers un état d'équilibre qui peut être défini par les seules caractéristiques des fréquences **alléliques** et du mode de reproduction. La limitation de l'effectif des populations introduit également des évolutions asymptotiques.

Étudions l'évolution de D en régime panmictique (en utilisant la démonstration de NEI, 1975). Étant donné les différents génotypes qui se croisent au hasard à la génération t (ils sont issus de l'union au hasard des 4 catégories de gamètes), il y a deux manières possibles d'obtenir un gamète AB à la génération t + 1 :

- 1) Il résulte des génotypes AB, sans recombinaison (où . réfère à un allèle arbitraire au locus spécifié). La probabilité de cet événement est 1-r. La fréquence de ces génotypes est $P_1(t)$ (fréquence du gamète AB).
- 2) Il peut être le produit d'une recombinaison dans les génotypes A .

B

La probabilité de cet événement est r. La fréquence de ces génotypes est $p_1 p_2$ (probabilité pour qu'un gamète A de fréquence p_1 rencontre un gamète B de fréquence p_2).

Ainsi:

$$P_1^{(t+1)} = (1-r) P_1^{(t)} + r p_1 p_2 \quad \text{Formule 3}$$

où $P_1^{(t+1)}$ et $P_1^{(t)}$ sont les fréquences du gamète AB aux générations (t + 1) et t respectivement.

Les expressions de la formule 2 permettent d'écrire:

$$P_1^{(t+1)} = p_1 p_2 + D^{(t+1)}$$

$$P_1^{(t)} = p_1 p_2 + D^{(t)}$$

où $D^{(t+1)}$ et $D^{(t)}$ sont les valeurs prises par le paramètre de déséquilibre gamétique aux temps (t + 1) et t respectivement.

L'expression de la formule 3 devient alors:

$$D^{(t+1)} = (1-r) D^{(t)} \quad \text{Formule 4}$$

et de proche en proche, à partir de l'instant origine t = 0:

$$D^{(t)} = (1-r)^t D^{(0)} \quad \text{Formule 5}$$

Le même résultat aurait été obtenu à partir de n'importe quelle configuration gamétique initiale.

Donc:

1) Spontanément le déséquilibre gamétique décroît à chaque génération (sauf si r = 0), jusqu'à une valeur d'équilibre D = 0 atteinte asymptotiquement. Cette évolution a lieu sans que les fréquences alléliques à chaque locus ne changent.

2) L'évolution est d'autant plus rapide que r est plus élevé; cependant, même quand les locus sont indépendants (r = 1/2) l'équilibre n'est pas atteint immédiatement. Le système à 2 locus permet une « mémorisation » prolongée de l'état de déséquilibre initial malgré la panmixie.

La figure 1 montre l'évolution de D pour différentes valeurs de r.

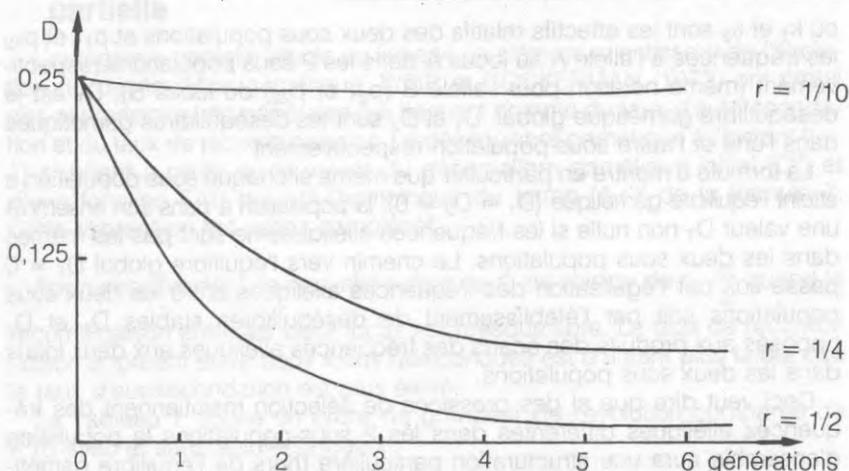


Fig. 1: Evolution du paramètre D (déséquilibre gamétique) en fonction de r (taux de recombinaison entre deux locus) dans une population panmictique.

L'évolution de D peut être très lente pour des taux de recombinaison très faibles. Il faut à peu près 30 générations pour diminuer D de 50% si r est de l'ordre de 1%. Certains taux d'autogamie partielle (99% d'autofécondation par exemple) peuvent simuler cette recombinaison faible pour tous les locus.

Plus cette évolution sera lente et plus des sources de déséquilibres gamétiques pourront avoir un effet suffisant pour maintenir de façon stable une valeur D différente de 0. Les systèmes réducteurs de la recombinaison facilitent l'apparition et le maintien de déséquilibres gamétiques, c'est-à-dire des ensembles de gamètes structurés (différents de l'ensemble des gamètes obtenu par le simple produit des fréquences alléliques). Nous verrons plus loin l'importance des ensembles de gamètes structurés pour une population; en bref ils confèrent:

1. des valeurs adaptatives moyennes supérieures,
2. une meilleure économie de l'entretien d'une variabilité génétique importante,
3. la pérennité des partitions des complexes d'espèces.

2. Evolution du déséquilibre gamétique dans une population subdivisée

Evoquons simplement certains résultats mis en évidence par NEI et LI (1973).

a. La valeur du déséquilibre gamétique global (D_i) dans une population subdivisée est obtenue à partir des fréquences gamétiques dans les sous populations constituantes et de leurs déséquilibres respectifs (en tenant compte des effectifs relatifs des sous populations). Pour une subdivision en deux populations on a:

$$D_T = k_1 D_1 + k_2 D_2 + k_1 k_2 (p_{11} - p_{12})(p_{21} - p_{22})$$

Formule 6

où k_1 et k_2 sont les effectifs relatifs des deux sous populations et p_{11} et p_{12} les fréquences à l'allèle A au locus A dans les 2 sous populations respectivement (même notation pour l'allèle B (p_{21} et p_{22}) du locus B), D_T est le déséquilibre **gamétique** global. D_1 et D_2 sont les déséquilibres **gamétiques** dans l'une et l'autre sous population respectivement.

La formule 6 montre en particulier que même si chaque sous population a atteint l'équilibre **gamétique** ($D_1 = D_2 = 0$), la population a dans son ensemble une valeur D_T non nulle si les fréquences **alléliques** ne sont pas les mêmes dans les deux sous populations. Le chemin vers l'équilibre global $D_T = 0$ passe soit par l'égalisation des fréquences **alléliques** entre les deux sous populations soit par l'établissement de déséquilibres stables D_1 et D_2 opposés aux produits des écarts des fréquences **alléliques** aux deux locus dans les deux sous populations.

Ceci veut dire que si des pressions de sélection maintiennent des fréquences **alléliques** différentes dans les 2 sous-populations la population d'ensemble aura une structuration particulière (hors de l'équilibre **gamétique**) de son ensemble de gamètes. Autrement dit, l'existence d'un déséquilibre **gamétique** global reflétera la partition de la population en deux compartiments.

b. *La migration entre les sous-populations* tend à permettre l'acquisition asymptotique d'un ensemble de gamètes sans déséquilibres, comme s'il n'y avait qu'une population, avec une vitesse égale au plus grand des termes $(1-r)$ ou $(1-m_1-m_2)^*$. Si $1-(1-m_1-m_2)^* < r$ le taux d'atteinte de l'équilibre **gamétique** est retardé dans une population subdivisée par rapport à ce qui aurait lieu dans une population **panmictique**.

Par exemple si $r = 1/2$ (indépendance) et $m_1 = m_2 = 1\%$ la disparition du déséquilibre global, en absence de toute sélection différentielle entre sous-populations, se fait à peu près au taux:

$$D_T^{(t)} = (1-r')^t D_D^{(0)}$$

Formule 7

où $r' = 1-(1-m_1-m_2)^*$,
soit $r' = 2(m_2 + m_1) - (m_1 + m_2)^2 = 4\%$

Un contrôle des échanges de degré de 1% entre les compartiments se traduit pour tous les locus, du point de vue de l'évolution du déséquilibre **gamétique**, par une situation équivalente à celle qu'ils auraient s'ils étaient tous liés avec un taux de recombinaison de 4%. Ainsi, du point de vue des fréquences **alléliques**, des taux de migration faibles suffisent pour homogénéiser les compartiments d'une population subdivisée, mais il n'est pas de même pour les associations **gamétiques**. Il y a uniformisation importante du complexe au niveau des fréquences **alléliques** par une migration, même faible, sans perte de la structure compartimentée.

* m_1 et m_2 sont définis de la façon suivante par un schéma de migration particulier: chaque population a un effectif élevé constant égal à N_1 ou N_2 ; elles échangent M individus par génération; les proportions de migrants sont $m_1 = M/N_1$, et $m_2 = M/N_2$. Les valeurs $m_1 = m_2 = 0,5$ correspondent au croisement au hasard pour l'ensemble de la population.

3. Evolution du déséquilibre gamétique en autogamie partielle

L'autogamie partielle ajoute au linkage un élément ralentisseur de l'évolution du déséquilibre gamétique. WEIR et COCKERMAN (1973) ont établi des expressions très générales qui tiennent compte du taux d'autofécondation et du taux de recombinaison r . Le déséquilibre gamétique à l'instant $(t + 1)$ s'obtient à partir de la valeur du déséquilibre gamétique initial (D^0) et d'une fonction $F^1(t)$ qui est l'homologue du terme $(1-r)$ de la formule 7. Cette expression est assez complexe* .

- Approximativement, la nouvelle valeur de r' est voisine de $r - \frac{\alpha}{2}$ quand la recombinaison entre les deux locus est presque libre. Le taux de recombinaison apparent entre deux locus quelconques est d'autant plus faible que le taux d'autofécondation est plus élevé.

Le Tableau 1 donne un ordre de grandeur de l'évolution comparée de $F^1(t)$ avec et sans autofécondation.

*
$$\left[F^1(t) = \frac{1}{2\delta} \left\{ (C_1 - \frac{\alpha}{2}) C_1^t + (\frac{\alpha}{2} - C_2) C_2^t \right\} \right]$$

$$C_1 = \frac{\alpha + 2(1-r)}{4} + \delta$$

avec $\delta^2 = \left[\frac{\alpha + 2(1-r)}{4} \right] - \frac{\alpha(1-2r)}{2}$

$$C_2 = \frac{\alpha + 2(1-r)}{4} - \delta$$

quand $r \neq 0, \alpha \neq 1$

$$\frac{\alpha}{2}(1-2r) \leq C_2 \leq \min. \left(\frac{1-2r}{2}, \frac{\alpha}{2} \right) < \frac{1}{2} < C_1 < 1$$

$$C_1 > \max. (\alpha, 1-2r)$$

Quand $r = 0$ $F^1(t) = 1$ (un locus)
 Quand $\alpha = 1$ autogamie stricte

$$F^1(t) = \frac{1}{1+2r} + \frac{2r}{1+2r} \times \left(\frac{1-2r}{r} \right)^t$$

TABLEAU 1:

Evolution du déséquilibre gamétique $D(t) = F^1(t)D^0$ suivie à travers $F^1(t)$ (qui vaut $(1-r)^t$ en panmixie): donnée de WEIR, ALLARD and KAHLER (1973). α : taux d'auto-gamie.

		$F^1(t)$							
		génération							
		0	1	2	3	5	10	30	100
$r = 1/2$	$\alpha = 0$	1	0,5	0,250	0,125	0,031	0,001	0,000	0,000
	$\alpha = 99,4\%$	1	0,5	0,499	0,497	0,494	0,487	0,460	0,368
$r = 0,006$	$\alpha = 0$	1	0,004	0,988	0,982	0,972	0,924	0,835	0,548
	$\alpha = 99,4\%$	1	0,994	0,991	0,990	0,989	0,988	0,987	0,982

4. Remarques sur les états stationnaires de non-équilibre

Les notions d'équilibre ont été bien définies dans le cadre de la thermodynamique et dans le traitement mathématique des systèmes dynamiques (théories qualitative des équations différentielles). Ces remarques ont pour but de schématiser les diverses situations que nous rencontrerons.

Un système isolé tend à évoluer par sa dynamique propre vers un état d'équilibre caractérisé par différents paramètres (un ensemble de gamètes isolé considéré pour deux locus tend à évoluer vers une valeur nulle de son paramètre D , avec une vitesse plus ou moins grande qui dépend de ses caractéristiques: taux de recombinaison entre les locus, subdivision et taux de migration, autogamie...).

Lorsque le système est plongé dans un milieu qui lui impose un ensemble de contraintes, l'évolution vers cet état d'équilibre est perturbée. Si, du fait des contraintes extérieures à partir d'un certain niveau d'évolution, le système est écarté de son état d'équilibre avec la même intensité qu'il met à y revenir spontanément, un régime permanent s'établit, différent de l'état d'équilibre, c'est un état stationnaire de non-équilibre*.

Cet état stationnaire n'existe que tant que les contraintes sont présentes: si une petite modification quantitative de ces contraintes ne se traduit que par un petit déplacement de cet état, le régime stationnaire est dit stable (Figure 2).

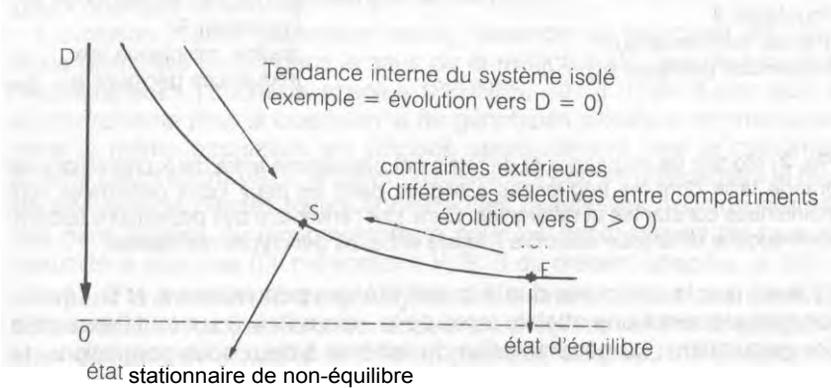
a. Exemples d'états stationnaires de non équilibre pour D .

— Paramètre de déséquilibre gamétique. Pour un complexe d'espèces les contraintes peuvent être celles de l'adaptation au milieu, c'est-à-dire les pressions de sélection. Une situation assez typique est la suivante, le milieu impose deux tendances adaptatives différentes** (formes sauvages et cultivées, ou deux types de sols occupés par des populations adjacentes)

*On parle aussi d'«équilibre dynamique» ou mobile, ou régime stationnaire.

**Sélection disruptive.

et la recombinaison entre les locus est limitée (locus très voisins, contrôle des échanges par barrières reproductives ou distances, etc...). L'évolution spontanée de D est alors suffisamment ralentie pour que la tendance sélective à la différenciation puisse s'y opposer et maintenir une valeur $D > 0$.



A chaque génération, les contraintes extérieures augmentent D d'une quantité égale en valeur absolue à la diminution imposée par la tendance interne.

Fig. 2: Schématisation des états d'équilibre (E) et stationnaire (S) pour un complexe d'espèce vis-à-vis du paramètre D .

Il n'existera d'états stationnaires S que si les deux tendances antagonistes peuvent conduire à des déplacements équivalents (mais opposés) du paramètre considéré. En dehors de cette zone d'ajustement quantitatif, des situations S (état stationnaire) ne seront plus possibles. Si D évolue spontanément beaucoup plus rapidement que ce que les contraintes externes peuvent limiter, l'état d'équilibre (E) sera atteint de toute façon (mais plus ou moins rapidement) et aucune structure organisée nouvelle n'aura lieu. On voit donc comment les modifications quantitatives de la recombinaison peuvent avoir des répercussions qualitatives sur l'existence d'un état S structuré, stable.

Nous verrons plus en détail dans le paragraphe suivant, les résultats concernant l'acquisition d'états stationnaires variés pour plusieurs locus en fonction des degrés de **linkage** et des intensités de sélection.

— **Déséquilibre dans les populations subdivisées.** FELDMAN et CHRISTIANSEN (1975) ont étudié le modèle suivant (fig. 3).

On suit l'évolution du paramètre de déséquilibre **gamétique** le long de la série de populations intermédiaires. Les deux locus liés ont un taux de recombinaison r , il y a deux allèles par locus et on n'impose pas de différences sélectives entre les génotypes dans les populations intermédiaires.

Une contrainte (différence de potentiel) est maintenue par les deux grandes populations A et B dont les fréquences **alléliques** aux deux locus sont différentes. Les populations A et B sont en équilibre de **linkage**.

Nous avons vu que l'effet de subdivision sur des gènes liés peut être interprété comme une restriction secondaire à la recombinaison, ce qui se traduit par une convergence retardée vers l'équilibre **gamétique** $D = 0$. S'il

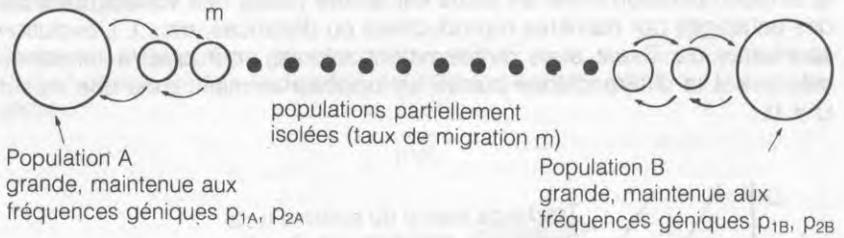


Fig. 3: Modèle de migrations et de relais par populations entre deux populations de grande taille dont les fréquences alléliques dans les deux locus considérés sont maintenues constantes et différentes. Dans tout l'ensemble des populations subdivisées aucune différence sélective n'existe entre les génotypes réalisables.

n'y avait pas la contrainte due à la stabilité des populations A et B, l'évolution globale serait une atteinte lente de la valeur $D = 0$ sur tout l'ensemble des populations. La généralisation du schéma à deux sous-populations de NEI et al. (1973) étudié plus haut montre que si le nombre de sous-populations est grand, le déclin asymptotique du déséquilibre est entièrement sous le contrôle du taux de migration si les valeurs de r sont modérées.

L'introduction de contraintes par la stabilité des fréquences A et B se traduit par l'organisation, à travers les populations intermédiaires d'un gradient stable des valeurs de D (séquence des états stationnaires) et la vitesse du changement de D n'est apparemment pas influencée par le degré de *linkage* ; la migration en est le seul facteur déterminant. Ainsi deux gradients: fréquence génique et déséquilibre *gamétique*, sont stationnairement associés, et stabilisés, par suite du couplage d'un échange, contrôlé par la migration, et d'une contrainte extérieure.

b. *Evolution des modes de reproduction (autogamie, apomixie)*

— *Evolution interne* de l'autogamie.* Dans une population génétiquement polymorphe pour le taux d'autogamie des individus, on peut montrer qu'en l'absence d'effets sélectifs, l'autogamie tend à devenir de plus en plus importante dans le population (accroissement du taux α éventuellement jusqu'à 1)**. Cette évolution tend à réduire la fréquence des hétérozygotes dans la population, ce qui entraîne généralement une baisse de vigueur des plantes. A partir d'un certain niveau, cette baisse de vigueur peut être telle que tout accroissement de α est contre-balançé par ce désavantage, et une valeur α stationnaire différente de 1 s'établit (cf. KAHLER et al., 1975). Si le désavantage dû à la perte de l'hétérozygotie peut être réduit (par duplication et fixation homozygote des allèles complémentaires qui

*L'expression «évolution interne» signifie que l'on ne s'intéresse qu'aux variations de fréquences et aux réorganisations propres au compartiment lui-même, soumis à des contraintes définies, et pas à sa croissance ou son extinction, ni aux compétitions et remplacements par divers autres compartiments.

**Le mécanisme est analogue à celui décrit pour l'apomixie (ci-après et paragraphe V, B, 3, p. 54).

rendaient l'hétérozygotie nécessaire) le système peut faire disparaître cet état stationnaire d'origine interne et libérer la tendance spontanée vers $CC = 1$. Un autre processus (externe cette fois) peut être responsable d'un nouveau type d'état stationnaire, comme nous allons le voir maintenant.

— *Type d'état stationnaire créé et entretenu par la sélection de groupe, pour l'apomixie facultative.*

L'évolution interne (population isolée, absence de sélection) de l'apomixie facultative se fait dans le sens de la réduction du taux de sexualité, l'équilibre étant l'apomixie absolue (PERNES, 1970). C'est-à-dire que le polymorphisme pour la coexistence de génotypes sexués et apomictiques dans la même population est déplacé spontanément vers le monomorphisme pour l'apomixie. Si le polymorphisme concernait uniquement le taux de sexualité de plantes toutes apomictiques facultatives, l'évolution aurait lieu dans le sens du monomorphisme pour les apomictiques de taux de sexualité le plus bas (cf. paragraphe V, B, 3 du présent chapitre, p. 58).

A partir d'un réservoir de génotypes entièrement sexués des colonisations créent des populations qui acquièrent progressivement et spontanément des taux de sexualité de plus en plus bas. Le milieu instable soumet ces populations à des pressions irrégulières telles que si la variabilité génétique de ces populations est insuffisante elles disparaîtront faute de disposer, lors d'un état extrême du milieu, des quelques génotypes particuliers capables d'assurer la survie à la population. Ce modèle schématique (PERNES, 1975) constitue ainsi des états stationnaires du taux de sexualité où les deux tendances antagonistes sont:

- réduction interne de la sexualité dans chaque population,
- disparition récurrente des populations au-dessous d'un certain seuil de sexualité (sélection de groupe) (Fig. 4).

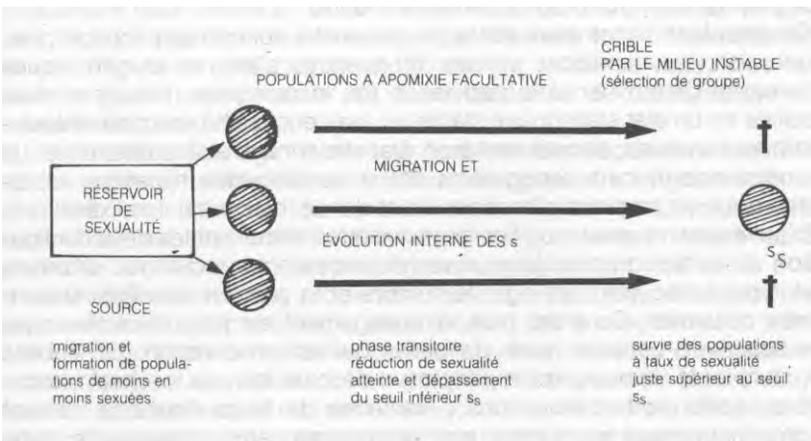


Fig. 4: Stationnarité apparente du taux de sexualité S_s dans la zone du crible par élimination des populations à s (taux de sexualité) $< S_s$ et approvisionnement régulier par migration des populations atteignant le seuil S_s au cours des phases de dispersion transitoires.

Le système paraît stationnaire dans la zone du crible pour la valeur S_s et dépend du flux continu de populations qui transforment s de façon interne, à partir du réservoir sexué.

c. *Multiplicité des états stationnaires accessibles, bifurcations et zones d'instabilité.* Les caractéristiques de stabilité des équilibres et des états stationnaires doivent être soigneusement définies. Ces états sont stables si une petite variation dans les paramètres du système ou des petites variations de conditions initiales permettent, après relâchement ou non de ces perturbations, de retrouver des états stationnaires identiques ou voisins, ayant qualitativement les mêmes propriétés. Si l'état stationnaire n'était pas encore atteint au moment des perturbations la stabilité se traduira par une reprise de l'évolution vers un état stationnaire voisin, ou le même.

Toutes les perturbations, ou modifications de paramètres, n'ont pas lieu dans des phases où les tendances sont aussi nettement canalisées. Il existe toute une gamme de valeurs des paramètres, ou des conditions de contraintes, pour lesquelles les orientations vers l'état stationnaire sont moins déterminées. A partir de ces zones d'instabilité plusieurs états stationnaires distincts sont susceptibles d'être atteints, une petite perturbation suffit alors pour franchir un seuil et faire basculer l'évolution d'ensemble dans une autre direction, vers un autre état stationnaire de non-équilibre. Ces situations ont lieu quand le système est loin de l'état d'équilibre, aux confins des domaines ou bassins d'attraction de ces états stationnaires (ou attracteurs). A ce niveau les fluctuations aléatoires peuvent avoir des répercussions considérables et être amplifiées jusqu'à s'exprimer par des changements qualitatifs importants du système.

Exemple: Pour un ensemble de locus liés avec un taux de recombinaison donné et en présence d'effets sélectifs déterminés (définissant les valeurs adaptatives des différents génotypes) plusieurs états stationnaires différents peuvent être atteints. Certains, instables, constituent des zones de bifurcation à partir desquelles des états stables distincts peuvent être atteints. WRIGHT appelait l'ensemble des chemins d'évolution possible, la topographie adaptative du système considéré.

On peut faire varier deux sortes de paramètre sur une telle topographie. D'une part, les conditions initiales (fréquences alléliques et gamétiques initiales) et déterminer si la population (ou le complexe d'espèces) était installée en un état stationnaire stable ou avait enclenché une piste d'évolution bien canalisée, aboutissant à un état stationnaire stable déterminé. La connaissance de cette topographie définit les différentes situations accessibles pour le complexe d'espèces étant donné les contraintes fixées.

D'autre part, on peut modifier les paramètres responsables de la configuration de la topographie adaptative (distances entre locus des différents génotypes), ceci peut changer le nombre et la position des états stationnaires possibles. Ce n'est plus le changement de piste évolutive mais l'existence de certains types de pistes qui est en question. La stabilité structurelle de la topographie adaptative décrit le fait que les états stationnaires, après perturbations des paramètres de la configuration, restent approximativement les mêmes, avec les mêmes caractéristiques de stabilité. La variation du taux de recombinaison peut faire disparaître la possibilité d'un état stationnaire stable à $D = 0$, le complexe d'espèces évoluera vers une homogénéisation des combinaisons gamétiques, sans structure, à $D = 0$ (un certain niveau de la recombinaison peut être incompatible avec une organisation compartimentée pour les locus considérés). De nombreuses études seront beaucoup moins intéressées par l'analyse quantitative précise des évolutions que par le dénombrement des états station-

naires, leur stabilité, leurs conditions d'accès et l'impact des variations quantitatives des paramètres sur leur existence.

Remarque: D'après le paramètre dont on suit l'évolution, la même population peut être soit en équilibre soit stationnaire. Les pics adaptatifs sont des états d'équilibre du point de vue des fréquences géniques, ils peuvent être des états stationnaires du point de vue du déséquilibre **gamétique**. L'accent mis sur les fréquences conduit à parler plutôt d'équilibre tout en sachant qu'il peut y avoir stationnarité pour D.

La structure compartimentée peut ne concerner que quelques locus clés du génome (aux manifestations très apparentes), d'autres n'étant coordonnés par aucun déséquilibre **gamétique** stable. Ce peut être le cas de la confrontation **sympatrique** au niveau diploïde des formes sauvages et cultivées où le déséquilibre ne concerne que les locus responsables des caractères utilisés par la domestication.

Les questions que nous poserons concernent l'existence et l'identification des compartiments du complexe d'espèces et leur entretien: quels flux les connectent, quelles sont les contraintes (sélection) qui imposent, ou sont compatibles avec, cette organisation? quelle en est la stabilité?

V. DYNAMIQUE DES ADAPTATIONS

Ce paragraphe rapportera quelques résultats simples de génétique des populations pour mettre en évidence des modifications possibles du polymorphisme et apprécier leurs vitesses. Ces données sont indispensables à la compréhension des problèmes posés par la conservation des ressources génétiques (chapitre IV). Deux modalités de conservation sont couramment pratiquées:

1) Après échantillonnage, le meilleur possible, des populations naturelles ou des variétés traditionnelles, on stocke les graines à long terme ou on entretient une collection par multiplication végétative. L'évolution des échantillons est ainsi arrêtée, le but étant de pouvoir les réutiliser après plusieurs années dans un programme d'amélioration confronté à un contexte différent et à des problèmes nouveaux. Les caractéristiques physiques du milieu (micro-climats, désertification par sur-exploitation...) ainsi que les populations de parasites (races nouvelles, espèces en expansion) auront changé. Les populations en place auraient répondu à ce changement en se transformant (« **coévolution** » du milieu et des populations). On peut penser que ces réponses adaptatives sont suffisamment rapides pour que les collections stockées soient « désuètes » ou « dépassées » 20 ou 50 ans plus tard.

2) La deuxième modalité de conservation est l'**entretien** de collections vivantes, dans des stations expérimentales, où le passage de génération en génération est rigoureusement contrôlé par des programmes de croisements (autofécondations, **interpollinisations** sous sac, petites parcelles isolées laissées en pollinisation libre...). Ceci crée de nouvelles conditions

d'évolution pour les échantillons de variétés ou de populations: les effectifs sont réduits (souvent quelques dizaines d'individus), les plantes sont protégées, la station ne correspond pas au milieu d'origine des populations, les règles de croisement sont différentes (l'autofécondation est devenue stricte ou exclue), un choix nouveau est imposé pour les pieds producteurs des semences (conformité à un «type», fertilité...). Cette manière de procéder peut-elle entraîner des transformations importantes (des pertes d'allèles ou d'associations prédominantes) des collections par rapport à l'échantillon initial?

A. CHANGEMENTS DUS A DES SÉLECTIONS CONSTANTES, DANS UNE POPULATION INFINIE CONSIDÉRÉE POUR UN SEUL LOCUS

Les traités classiques de génétique des populations décrivent une situation où les 3 génotypes A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 de fréquence P , $2Q$, R contribuent à la génération suivante de façon différente, par leur nombre de descendants. Les coefficients w_1 , w_2 , w_3 désignent ces contributions relatives des différents génotypes. Si l'on considère que pour des raisons variées, extérieures à la population, l'effectif d'ensemble est maintenu constant et très grand, ces coefficients ne régiront que l'évolution des valeurs P , $2Q$ et R de génération en génération et pas la survie de la population, phénomène qui entre dans un autre cadre d'interprétation et d'analyse. Le polymorphisme décrit par les fréquences alléliques ($p = P + Q$, $q = Q + R$) est donc susceptible de se modifier par changement de p et q au cours des générations. L'hypothèse de stabilité de l'effectif de la population sert à faciliter la représentation et à mettre l'accent sur la transformation du polymorphisme, c'est-à-dire l'éventuelle perte de diversité génétique par élimination d'un allèle dans une collection vivante maintenue à effectif constant par le conservateur (ou chez un cultivateur qui emblave toujours la même surface) ou la substitution d'un allèle par un autre, quand celle-ci est une condition de survie pour la population confrontée à une nouvelle agression par exemple. Il est bien évident que dans les conditions naturelles les variations d'effectifs peuvent être considérables et affecter largement les transformations des polymorphismes alléliques.

Le problème simplifié à résoudre sera le suivant: sachant qu'à la génération initiale le polymorphisme A_1, A_2 est décrit par les fréquences p_0, q_0 , quel sera-t-il à la génération x (donc décrit par p_x, q_x) du fait des effets différentiels w_1, w_2, w_3 les mêmes à chaque génération. On ajoute une hypothèse complémentaire: les croisements ont lieu au hasard. Donc en résumé:

Dans une population infinie où les croisements ont lieu au hasard quel est l'effet de coefficients de sélection constants w_1, w_2, w_3^* sur l'évolution des fréquences alléliques au cours de générations sans recouvrements?

Le croisement au hasard se traduit à la génération n par les fréquences génotypiques :

$$P_n = p_n^2, \quad 2Q_n = 2p_nq_n, \quad R_n = q_n^2$$

après sélection (w_1, w_2, w_3) les fréquences deviennent :

$$P_{n+1} = \frac{p_n^2 w_1}{w}, \quad 2Q_{n+1} = \frac{2p_nq_n w_2}{w}, \quad R_{n+1} = \frac{q_n^2 w_3}{w}$$

où w est le paramètre de normalisation $w_1p^2 + 2w_2pq + w_3q^2 = w$ appelé valeur adaptative moyenne de la population :

$$p_{n+1} = P_{n+1} + Q_{n+1}$$

$$= \frac{p_n}{w} \left[w_1p_n + w_2q_n \right]$$

Le changement de fréquence de l'allèle A_1 est

$$\begin{aligned} \Delta p &= p_{n+1} - p_n = \frac{p_n}{w} \left[w_1p_n + w_2q_n - \bar{w} \right] \\ &= \frac{p_n}{w} \left[w_1p_n - w_1p_n^2 + w_2q_n - 2w_2p_nq_n - w_3q_n^2 \right] \\ &= \frac{p_n}{w} \left[\underbrace{w_1p_n(1 - p_n)}_{q_n} + \underbrace{w_2q_n(1 - 2p_n)}_{\substack{p_n + q_n - 2p_n \\ = q_n - p_n}} - w_3q_n^2 \right] \end{aligned}$$

Après mise en facteur de p_n et regroupement des termes

$$\Delta p = \frac{p_nq_n}{w} \left[(w_1 - w_2)p_n + (w_2 - w_3) \frac{q_n}{1 - p_n} \right] \quad [1]$$

*Certaines notations appellent w_1, w_2, w_3 des valeurs adaptatives en réservant aux termes de coefficients de sélection les paramètres qui représentent les valeurs observées par référence à l'un d'entre eux. Par exemple $w_1 = 1-s, w_2 = 1, w_3 = 1-t$. Dans ce cas s et t sont qualifiés de coefficients de sélection. Le contexte éclairera la notation.

$$\Delta p = \frac{p_n q_n}{w} \left[w_2 - w_3 + (w_1 - 2w_2 + w_3) p_n \right] \quad [2]$$

que l'on peut écrire sous la forme suivante si $w_1 - 2w_2 + w_3 \neq 0$

$$\Delta p = \frac{p_n q_n}{w} (w_1 - 2w_2 + w_3) \left[p_n - \hat{p} \right] \quad [3]$$

Cette expression montre que p_n change à chaque génération sauf si $p_n = 0$ ou $q_n = 0$ (pas de polymorphisme) ou si

$$p_n = \frac{w_3 - w_2}{(w_1 - w_2) + (w_3 - w_2)} = \hat{p}$$

Cette dernière condition n'est un état d'équilibre possible que si p est réellement une fréquence allélique (c'est-à-dire $0 < p < 1$). Ceci n'a lieu que pour l'un ou l'autre des deux ensembles de conditions suivants:

$$(w_3 - w_2) > 0 \text{ et } (w_1 - w_2) > 0 \quad \text{soit } w_3 > w_2; w_1 > w_2$$

numérateur positif dénominateur > numérateur

ou

$$(w_3 - w_2) < 0 \text{ et } (w_2 - w_1) < 0 \text{ soit } w_2 > w_3; w_2 > w_1$$

numérateur négatif dénominateur négatif et de valeur absolue > valeur absolue numérateur

Le tableau suivant permet de suivre l'évolution de p

①	$w_3 < w_2 < w_1$	$(\Delta p > 0)^*$	$p_n \rightarrow 1$ (élimination de A_2)
②	$w_3 > w_2 > w_1$	$(\Delta p < 0)^{**}$	$p_n \rightarrow 0$ (élimination de A_1)
③	$w_3 > w_2$ $w_1 > w_2$	si $p_n > \hat{p}$, $\Delta p > 0$ si $p_n < \hat{p}$, $\Delta p < 0$ si $p_n = \hat{p}$, $\Delta p = 0$	$p_n \rightarrow 1$ (élimination de A_2) $p_n \rightarrow 0$ (élimination de A_1) équilibre instable
④	$w_2 > w_3$ $w_2 > w_1$	$p_n > \hat{p}$, $\Delta p > 0$ $p_n < \hat{p}$, $\Delta p < 0$ $p_n = \hat{p}$, $\Delta p = 0$	$p_n \rightarrow \hat{p}$ équilibre polymorphe stable atteint quelque soit $p_n (\neq 0 \text{ ou } \neq 1)$

*évident sur la formule [1] (tous les termes sont positifs); **même formule, la partie [2] est négative; ***évident sur formule [3] $w_1 + w_3 - 2w_2 > 0$; **** évident d'après [3] $w_1 + w_3 - 2w_2 < 0$.

Ces analyses montrent donc que le polymorphisme **allélique** varie du fait des coefficients de sélection qui sont un moyen de décrire l'adaptation relative des différents génotypes. On suppose que ces adaptations correspondent aux effets moyens de ces génotypes pour toutes les associations possibles qu'ils peuvent avoir dans chaque plante avec les génotypes en tous les autres locus. Parmi ces polymorphismes décrits au paragraphe IV. A combien en est-il pour lesquels des effets moyens w_1, w_2, w_3 différents peuvent être décelés? Pour l'ensemble de tous les locus d'une plante, la réponse est encore impossible et controversée. Pour des gènes dont on sait qu'ils contrôlent des résistances ponctuelles à des races de parasites, ou des caractères d'adaptation très précis (égrenage spontané d'une forme sauvage par opposition à la fixation forte sur l'épi de la forme cultivée) les valeurs w_1, w_2, w_3 peuvent être notablement différentes, comme 0,5 et 1*. Pour un système enzymatique (alcool **désydrégénase**) marquant fortement le métabolisme énergétique en anaérobiose des valeurs 0,9 et 1 sont vraisemblables (LEBLANC, 1978). Un gène contrôlant un mode de reproduction (apomixie alternative de sexualité **allogame** ; autofécondation alternative **d'allogamie**) peut pour les différents génotypes conduire à des coefficients de sélection équivalents dans un rapport de 0,5 à 1

Les tendances des transformations des polymorphismes étant ainsi démontrées il reste à envisager leur vitesse. Les formules [1], [2] ou [3] permettent de calculer de proche en proche les changements de fréquence. Supposons qu'à la génération initiale $t = 0$,

$$p_0 = 0,1; q_0 = 0,9$$

$$\text{et } w_1 = 1,2; w_2 = 1,0; w_3 = 0,8$$

on a:

$$\begin{array}{cccc}
 p_1 = 0,12 & p_2 = 0,15 & p_3 = 0,18 & p_4 = 0,20 \\
 q_1 = 0,88 & q_2 = 0,85 & q_3 = 0,82 & q_4 = 0,80
 \end{array}$$

On voit que ces changements sont assez rapides, avec des coefficients de sélection assez raisonnables.

Les courbes suivantes (tirées de CAVALLI-SFORZA et BODMER, 1971) montrent deux évolutions l'une correspondant à $w_1 = 1+s; w_2 = 1; w_3 = 1-s$ (Fig. 5), l'autre avec $w_1 = 1-s, w_2 = 1, w_3 = 0,33$ (fig. 6).

* $w_3 = 0, w_1, w_2 = 1$ décrivent un allèle récessif léthal; $w_3 = 0,3, w_2 = 1, w_1 = 0,9$ peuvent décrire les coefficients propres aux génotypes d'hémoglobine SS, AS, AA chez l'homme dans un milieu fortement impaludé.

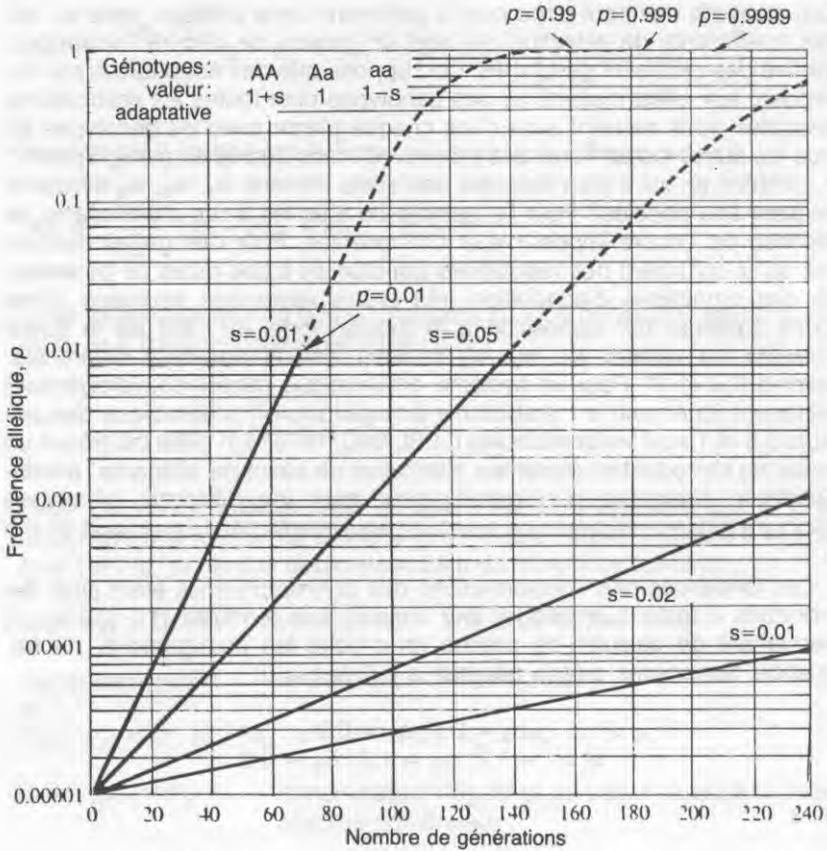


Fig. 5: Evolution pour des coefficients de sélection correspondant à une dominance intermédiaire en faveur du nouvel atèle A

On voit qu'il suffit de quelques dizaines de générations (70, fig. 5 avec $s = 0,1$; 25 fig. 5 avec $s = 0,3$; 20 fig. 6 avec $s = 0,3$) pour qu'un allèle passe d'une fréquence inaccessible pour un échantillonnage raisonnable (10^{-4}) à une fréquence telle que l'on sera quasiment sûr de le posséder (10^{-1}). Ainsi, pour des gènes soumis à des conditions d'évolution de ce genre (des résistances à des parasites en particulier) il est évident qu'en peu de décades, les échantillons prélevés ne sont plus à jour. Face à des parasites qui eux sont restés soumis à ce régime évolutif et substituent sans cesse gène de virulence à gène de virulence les collections stockées ne possèdent pas en fréquence utile les gènes de résistance aux races récentes.

*En «fréquence utile» signifie que les allèles existent probablement avec des fréquences proches des équilibres mutationnels (10^{-5} - 10^{-4}) trop faibles pour que le sélectionneur qui en a besoin rapidement puisse être véritablement aidé par les collections de ressources génétiques.

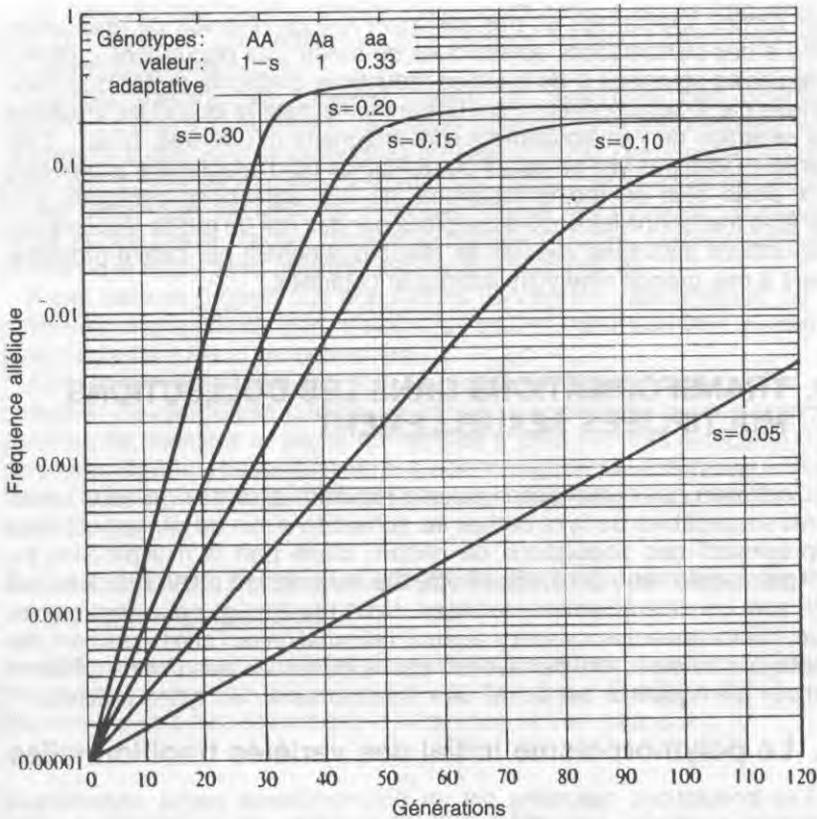


Fig. 6: Atteinte d'un équilibre dans le cas de **superdominance**

Des modèles construits sur des modes de reproduction différents (**auto-gamie**, allogamie) ne donneraient pas de cinétiques plus lentes).

L'idée que l'évolution est un processus lent est issue des observations, paléontologiques ou paléobotaniques, des **phylla**. Quand on analyse les transformations des polymorphismes génétiques des populations naturelles ce point de vue n'est pas réaliste. Il y a probablement un mouvement régulier rapide d'adaptation ponctuelle des populations à leur milieu. Toute population artificielle arrêtée dans son ajustement au milieu est rapidement (en quelques dizaines de générations) «**décrochée**» du mouvement adaptatif d'ensemble. Telles pourraient être en partie les grandes collections en chambre froide (cf. Chapitre IV), véritablement anachroniques!

Lorsque les pressions de sélection majeures cessent (relaxation), des différences moyennes légères peuvent subsister entre deux génotypes. Les valeurs de s prennent alors des ordres de grandeur de 0,01 à 0,001, les fréquences **alléliques** n'évolueront plus que très lentement. Cela signifie que les polymorphismes des populations naturelles mémorisent très longtemps les effets sur les fréquences **alléliques** de sélections anciennes qui ont pu disparaître. Cette relaxation lente confère *aux grandes populations*

des formes spontanées un très important rôle de réservoir de résistances face à des perturbations épisodiques du milieu. Les populations cultivées marginales soumises à de brutales réductions d'effectifs du fait des choix dirigés par le sélectionneur n'ont pas la même stabilité quand les pressions de sélection de l'environnement sont relâchées (cf. dérives, p. 52). Elles perdent donc très vite ce volant de résistance ou d'adaptations potentielles aux aléas plus ou moins récurrents ou aux agressions cycliques. Les variétés traditionnelles encore couplées par des flux de gènes réguliers aux populations sauvages voisines se réapprovisionnent par contre régulièrement à ces grands réservoirs adaptatifs potentiels.

B. TRANSFORMATIONS DANS LES COLLECTIONS MULTIPLIÉES SEXUELLEMENT

L'entretien par multiplication sexuée régulière en station, a deux caractères susceptibles de faire dériver les échantillons loin de leur aspect initial représentatif des populations de départ: d'une part la multiplication est obligatoirement en effectif très limité, d'autre part, les pressions de sélection sont considérablement modifiées. Nous montrerons par des exemples que, contrairement aux espoirs à priori, l'élimination ou l'affaiblissement des pressions de sélection, ne favorise pas la protection des polymorphismes initiaux bien que leur but ait été de mieux conserver les types variétaux.

1. Le polymorphisme initial des variétés traditionnelles

Les populations naturelles ont un polymorphisme caché considérable (on peut estimer qu'il touche plus de la moitié des gènes: cf. paragraphe III) malgré un aspect souvent assez uniforme et même très typé (norme adaptative, aspect écotypique). Cette constatation est aussi valable pour les variétés cultivées traditionnelles. Une idée reçue très fautive est de croire que les variétés traditionnelles de plantes très autogames (blé, millet, riz, orge, haricots...) soient très monomorphes construites essentiellement sur une lignée pure type. Ces modes de reproduction se traduisent par des niveaux d'hétérozygotie plus élevés qu'il n'est attendu. Même quand l'observation de caractères tels que l'aspect de l'épi conduit à croire en leur uniformité, les sélectionneurs obtiennent des réponses à des sélections massales qu'ils leur imposent. Ce polymorphisme et cette hétérozygotie non négligeable résultent de l'accumulation au cours des générations de facteurs suivants:

- D'abord une pression de sélection forte en faveur des pieds les plus vigoureux par le paysan qui fabrique sa semence.
- Cette pression tend à renforcer la fréquence des génotypes hétérozygotes issus des quelques hybridations dues aux légers taux d'allogamie, renforcée par l'existence récurrente de plantes mâles stériles, généralement non comptabilisées dans l'évaluation de l'autogamie facultative.
- Les taux de recombinaison (c.o.), qui semblent plus élevés chez les autogames que chez les allogames des mêmes génomes, amplifient les polymorphismes réalisables à partir des ségrégations des descendants d'hybrides occasionnels.

En outre les coefficients de sélection peuvent varier avec les fréquences des génotypes, en avantageant les plus rares ce qui tend à prolonger l'effet de ségrégation précédent.

D'autres mécanismes externes créent ou renforcent ces polymorphismes: certains cultivateurs «experts» composent et recomposent soigneusement des variétés mélangées (PERNES, 1979). Des flux de gènes à partir des formes spontanées **parapatriques** augmentent encore ces possibilités parce que, souvent, le cultivateur laisse les hybrides spontanés fleurir et que dès le premier **backcross** hybride x cultivé, l'aspect extérieur cultivé se retrouve avec souvent une vigueur plus grande.

A ces facteurs propres aux populations de variétés traditionnelles, où le cultivateur a une grande part, s'ajoute les causes habituellement susceptibles d'entretenir les polymorphismes.

Ainsi toute variété traditionnelle correctement échantillonnée, mise en collection de ressources génétiques, doit être considérée a priori comme polymorphe, même si la plante est réputée à juste titre très **autogame**. Ce polymorphisme a vraisemblablement une composante adaptative importante. Sera-t-il préservé par une multiplication soignée des collections en station?

2. Les dérives dues aux effectifs limités (en absence de toute sélection)

— Dans une population **allogame** maintenue à effectif constant, N, si la fréquence initiale des hétérozygotes est $2pq$ (pour 2 allèles A_1, A_2 de fréquence p et q respectivement) la fréquence ne sera plus que

$$\left(1 - \frac{n}{2N}\right)^n 2pq$$

après n générations (en absence de toute sélection). On peut dire aussi que la probabilité pour que la population soit devenue monomorphe pour l'un ou l'autre des allèles est

$$1 - \left(\frac{2N-1}{2N}\right)^n$$

Puisque $\frac{2N-1}{2N} < 1$, quand $n \rightarrow \infty$, la probabilité de perdre tous les allèles

sauf 1 pour chacun des locus du génome dans la population, tend vers 1. S'il y a L locus polymorphes dans la population initiale, après n générations une fraction $L \left[1 - \left(\frac{2N-1}{2N}\right)^n\right]$ aura perdu ce polymorphisme.

Supposons que le système de maintenance dans la station soit une règle de croisement au hasard de 20 pieds (**pollinisés** par un mélange de pollen équitablement issus des 20 pieds) et qu'à chaque génération de multiplication on installe 20 pieds. Dès la première génération on aura perdu le polymorphisme pour $L \left[1 - \frac{39}{40}\right]$, soit $\frac{L}{40}$ locus.

En admettant un nombre de 10.000 locus pour un génome de plante, 5000 d'entre eux auraient été polymorphes dans la population initiale (taux de polymorphisme généralement considéré d'au moins 50%). Dès la première multiplication on a perdu ce polymorphisme pour 125 d'entre eux. En 10 générations on aura perdu une fraction de:

$$1 - \left(\frac{39}{40}\right)^{10}$$

soit près de 20% du polymorphisme initial.

— Une autre manière de considérer les effets de dérive est d'étudier ce qui arriverait pour les allèles les plus rares à l'issue de la première multiplication. Si l'effectif est N , l'allèle le plus rare présent en un seul exemplaire a pour

fréquence $\frac{1}{2N}$. Deux autres résultats de la génétique des populations à effectif limité nous disent que ces allèles ont une probabilité $1 - \frac{1}{2N}$ d'être

perdus et $\frac{1}{2N}$ d'être conservés et fixés (donc élimination des autres allèles) au cours des générations successives et que l'événement fixation de l'allèle rare aura en moyenne lieu au bout de $4N$ générations. La perte de cet allèle est évidemment beaucoup plus rapide.

Si l'on se réfère aux courbes de sélection décrites dans le paragraphe A, on voit qu'une telle substitution en $4N$ générations, avec $N = 20$, est équivalente à un avantage sélectif considérable de l'allèle si la population était infinie et le remplacement dû seulement à la sélection.

Les forces aveugles produites par la limitation de l'effectif dans les collections sont aussi puissantes que si, simultanément, des coefficients de sélection indépendants très élevés agissaient sur tous les locus polymorphes.

Parmi les allèles rares, $\frac{1}{2N} = 2,5\%$ (dans notre exemple $N = 20$) seront fixés; c'est-à-dire que 2,5% de ces locus qui, bien que polymorphes, donnent l'aspect dominant ou typique de la variété, perdront leur allèle majoritaire.

— Ainsi ces règles d'entretien très soigneuses des collections ne sont pas du tout conservatrices « des allèles »; elles sont évidemment encore moins conservatrices du fonctionnement général de la variété initiale puisque toute hétérozygotie disparaît rapidement.

3. Les sélections involontaires qui échappent au contrôle du conservateur de ressources génétiques

Trois situations vont être décrites, elles montreront comment malgré sa bonne volonté le gestionnaire voit son matériel initial se dégrader et perdre son polymorphisme quand il résulte d'équilibres sélectifs qu'il ne peut maîtriser.

a. *Polymorphisme apomixie-sexualité.* Dans la première partie, on a évoqué un complexe polymorphe pour la sexualité et l'apomixie. Pour simplifier l'exemple on supposera l'apomixie absolue et une population initiale polymorphe tétraploïde.

Les génotypes *aaaa* sont sexués, en fréquence P ; les génotypes *Aaaa* sont apomictiques en fréquence Q . L'apomixie absolue permet de ne pas considérer les autres génotypes possibles (supposés tous apomictiques, A dominant). Les conclusions sont les mêmes en apomixie facultative (PERNES, 1970, 1972, 1975).

Les génotypes **aaaa** produisent des gamètes mâles et femelles **aa**. Les génotypes **Aaaa** produisent les gamètes mâles suivant la ségrégation 1/2 Aa, 1/2 aa ; les gamètes femelles, toujours non fécondés, sont tous **Aaaa**. En supposant qu'il n'y a aucune différence sélective pour les productions **grainières** et polliniques entre les deux génotypes, la génération suivante aura les fréquences suivantes:

$$P' = P \left(1 - \frac{Q}{2}\right)$$

$$Q' = Q \left(1 + \frac{P}{2}\right)$$

Les fréquences **d'apomictiques** sont augmentées à chaque génération de la fraction des descendants de sexués issus de la pollinisation par les gamètes Aa. Les **apomictiques** ne peuvent que croître, les sexués que décroître. Les plantes sexuées et **apomictiques** étant morphologiquement **indistinguables** (seule l'étude des sacs embryonnaires, ou l'observation des ségrégations dans les descendances, permettent le tri), les collections de populations polymorphes **sexuées-apomictiques** même de très grande taille évolueront inéluctablement en perdant la sexualité. C'est-à-dire en perdant l'outil le plus efficace pour le sélectionneur*.

On pourrait montrer que pour préserver le polymorphisme il faudrait une certaine sélection en faveur des sexués et chercher à quelle condition on aura

$$P' = P \left(1 - \frac{Q}{2}\right) \frac{(1+s)}{1+sP} = \text{constante}$$

$$Q' = Q \left(1 + \frac{P}{2}\right) \frac{1}{1+sP} = \text{constante}$$

où $1 + s$ et 1 sont les coefficients de sélection des sexués et des **apomictiques** respectivement.

On trouve $s = 0,5$. La force «d'inertie» de l'apomixie est telle qu'il faut des coefficients de sélection $1,5$ et 1 (respectivement pour les sexués et les **apomictiques**) pour maintenir les deux modes de reproduction en équilibre polymorphe.

b. Polymorphisme stérilité-fertilité mâle en autogamie

Les populations de plantes très **autogames** sont susceptibles de maintenir un polymorphisme modéré pour un gène contrôlant la stérilité mâle. Les plantes **mm** sont naturellement hermaphrodites fertiles (9 et ♂) et supposons-les, pour un calcul simple, **autogames** strictes. Les plantes **Mm** sont fertiles

* Cette situation a eu lieu aussi dans les conditions naturelles, les tétraploïdes sont tous **apomictiques** et la sexualité n'a été conservée dans le complexe des *Panicum* qu'au niveau diploïde où l'apomixie semble non fonctionnelle et A induire une stérilité complète.

femelles et stériles mâles. Elles ne donnent donc que des descendants hybrides par pollinisation à partir des plantes mm. Si la vigueur hybride est en moyenne très forte (ce qui est très souvent le cas chez les plantes **autogames**) les descendants des plantes Mm, tous hybrides, seront en moyenne plus vigoureux. Les plantes Mm étant obligatoirement hybrides, nous admettrons ainsi qu'elles ont en moyenne un avantage sélectif $(1+s)$ **.

Si P est la fréquence des plantes stériles mâles Mm, et Q la fréquence des plantes **autogames** fertiles tant mâles que femelles, on obtiendra ainsi la génération suivante:

- un seul type de pollen : m
 - les descendants de Mm sont donc $1/2$ Mm, $1/2$ mm
 - tous les descendants de mm sont mm et **autofécondés**.
- Donc avant sélection :

$$P_1 = \frac{1}{2} P$$

$$Q_1 = Q + \frac{1}{2} P$$

La sélection conduit à $(1+s)P$, et Q_1 , relativement. Pour trouver P et Q' il faut ramener les fréquences à l'unité en divisant par

$$(1+s)P_1 + Q_1 = 1 + \frac{Ps}{2} \quad \text{soit:}$$

$$P' = \frac{1}{2} P \times \frac{1+s}{1 + \frac{Ps}{2}}$$

$$Q' = \frac{Q + \frac{1}{2}P}{1 + \frac{Ps}{2}}$$

L'équilibre correspondrait à $P' = P$, donc avec

$$1 + \frac{Ps}{2} = \frac{1+s}{2}$$

$$\text{soit} \quad P = \frac{s-1}{2s}.$$

**Ce modèle très simplifié ne donne qu'une vision très imparfaite de la situation.

Si la vigueur ne donne pas en moyenne aux Mm un avantage sélectif double de celui de mm, le gène M disparaîtra; pour $s = 1,1$, $P \approx 5\%$, les fréquences naturellement observées pour le gène **M** (de l'ordre de 1%) ne permettent pas d'accepter un avantage sélectif aussi élevé. Il est plus raisonnable de considérer que la disparition de M est seulement freinée par l'avantage sélectif indirect que lui procure la vigueur hybride et qu'il n'est entretenu de façon stable que par le jeu des mutations de taux μ .

Dans ces conditions, la fréquence des Mm est augmentée par μQ , très proche de si Q est voisin de 1

$$P'' = \frac{1+s}{2+Ps} P + \mu(1-P_1) \sim \frac{1+s}{2+Ps} P_1 + \mu$$

Pour la situation limite où $s = 1$ (sans mutation M disparaîtrait complètement) on trouve:

P d'équilibre $= \sqrt{\mu}$, soit une fréquence de 1% si $\mu = 10^{-6}$. D'une façon générale on a pour $0 < s < 1$

$$P = \frac{2\mu^{**}}{1-s}$$

Pour $s = 0,9$, $P = 20\mu$; pour $s = 0,5$, $P = 4\mu$. La fréquence d'équilibre de **M** devient rapidement peu différente d'un taux de mutation quand l'avantage sélectif n'approche plus le double de celui des plantes hermaphrodites.

Ainsi, les plantes stériles mâles peuvent atteindre des fréquences de 10^{-2} à 10^{-3} si $s = 1$, dans des variétés traditionnelles où le sélectionneur fait un choix très strict pour sa semence. Le conservateur de ressources génétiques soucieux d'éviter des pollinisations étrangères conduit sa collection sous sac d'autofécondation. Il perd automatiquement M qu'il ne rencontrera plus dans ses collections qu'avec une fréquence égale au taux de mutation. Par contre en inspectant n'importe quel champ de variétés tradi-

$$\hat{p} = \frac{2\hat{p}}{\hat{p}+2} + \mu \Rightarrow \hat{p}^2 - \mu\hat{p} - 2\mu = 0 \quad \hat{p} = \frac{\mu + \sqrt{\mu^2 + 4\mu}}{2}$$

$$= \frac{\mu}{2} + \frac{\sqrt{4\mu}}{2} \quad \mu^2 \text{ étant négligeable devant } 4\mu$$

d'où $\hat{p} \approx \sqrt{\mu}$ μ étant négligeable devant $\sqrt{\mu}$

$$* \quad \hat{p} = \frac{1+s}{2+Ps} \hat{p} + \mu \Rightarrow \hat{p}^2 s + \hat{p}(1-s-\mu s) - 2\mu = 0$$

$$\hat{p} = -\frac{1-s-\mu s}{2s} + \frac{1}{2s} \sqrt{(1-s-\mu s)^2 + 8\mu s}$$

$$= -\frac{1-s-\mu s}{2s} + \frac{1-s-\mu s}{2s} \sqrt{1 + \frac{8\mu s}{(1-s-\mu s)^2}}$$

et si $1-s-\mu s$ grand devant $8\mu s$:

$$= -\frac{1-s-\mu s}{2s} + \frac{1-s-\mu s}{2s} \left(1 + \frac{8\mu s}{2(1-s-\mu s)^2} \right)$$

$$= \frac{2\mu}{(1-s)-\mu s}$$

d'où : $\hat{p} = \frac{2\mu}{1-s}$

tionnelles il est raisonnablement certain de trouver quelques plantes Mm. Sa méthode de conservation lui fait perdre à la fois M et une clé de la compréhension d'un certain polymorphisme et du taux **d'hétérozygotie** inattendu dans les variétés traditionnelles (le phénomène stationnaire d'entretien des plantes mâles stériles peut en être une explication importante).

Les sélectionneurs recherchent très fréquemment des stérilités mâles héréditaires, on peut faire le pari que la moisson sera meilleure en criblant pour ce caractère des variétés traditionnelles plutôt que la collection « **sagement** » (?) entretenue par autofécondation contrôlée!

c. *Polymorphisme entretenu par une sélection antagoniste **gamétique-sporophytique***. (Exemple de l'alcool **déshydrogenase** ADH du Mil, LEBLANC 1979). Pour un locus d'ADH, deux **allozymes** S et F (Cf. chapitre III et chapitre IV, partie I) ont été identifiés chez le Mil. Les observations des variétés traditionnelles montrent très fréquemment un polymorphisme marqué pour ce locus. Par contre les collections entretenues depuis longtemps par croisements contrôlés montrent exclusivement du **monomorphisme** pour chaque variété; la fixation a eu lieu pour l'**allozyme** F (à une exception près sur 100 lignées testées). L'analyse mendélienne d'une F₂ issue d'un hybride FS met en évidence une distorsion par rapport aux ségrégations attendues 1 FF : 2 FS : 1 SS, avec un déficit des SS. Les résultats observés sont compatibles avec le modèle suivant (donné à titre d'illustration).

Au niveau des gamétophytes, les coefficients de sélection défavorisent S :

S coefficient 1-s
F coefficient 1

Au niveau **zygotique** (et probablement au stade plantule), les coefficients de sélection sont en faveur de S :

SS coefficient 1
SF coefficient 1-a
FF coefficient 1-2a

Si les fréquences **génomiques** dans la population initiale sont p^2 , $2pq$, q^2 (donc fréquence p , q pour S et F) on a après sélection **gamétique** et pollinisation au hasard les fréquences de zygotes :

SS : p'^2
SF : $2p'q'$
FF : q'^2

$$\text{avec } p' = \frac{p(1-s)}{1-ps} \quad \text{et} \quad q' = \frac{q}{1-ps}$$

l'application des coefficients de sélection au niveau **zygotique** conduit aux nouvelles fréquences :

$$P' \quad SS : \frac{p'^2}{1-2q'\sigma}$$

$$2Q' \quad SF : \quad \frac{2p'q'(1-\sigma)}{1-2q'\sigma}$$

$$R' \quad FF : \quad \frac{q'^2(1-2\sigma)}{1-2q'\sigma}$$

et on déduit les nouvelles fréquences de S et F après le cycle complet de deux sélections

$$p = P + Q \quad ; \quad q = Q + R'$$

d'où $\Delta p = p'' - p$. Il est plus facile de calculer p d'abord en fonction des fréquences alléliques intermédiaires p', q' :

$$p = \frac{p' \cdot s}{1 - q' \cdot s} \quad ; \quad p'' = \frac{p'(1 - q' \cdot \sigma)}{1 - 2q' \cdot \sigma}$$

$$\Delta p = p' \left(\frac{1 - q' \cdot \sigma}{1 - 2q' \cdot \sigma} - \frac{1}{1 - q' \cdot s} \right)$$

Des équilibres stables peuvent être acquis soit pour p' = 0 (S perdu F fixé) soit avec $(1 - q' \cdot \sigma)(1 - q' \cdot s) - (1 - 2q' \cdot \sigma) = 0$. Ce dernier terme s'écrit :

$$q' (q' \cdot s \sigma - s + \sigma) = 0$$

Un deuxième équilibre banal est possible: q' = 0 (F perdu, S fixé). Reste un troisième équilibre possible si $q' \cdot s \sigma - s + \sigma = 0$.

En remplaçant q' par sa valeur en fonction de q ou p on trouve que ce terme s'annule pour

$$\hat{p} = \frac{(\sigma - s) + s\sigma}{2\sigma - s}$$

Deux domaines de solutions sont possibles, pour lesquelles

$$0 < \hat{p} < 1 : \text{ soit } 0 < \sigma < \frac{s}{2} \quad ; \quad \text{ soit } \frac{1}{2} > \sigma > \frac{s}{1+s}$$

Le deuxième domaine seul conduit à un équilibre stable.

Ainsi, deux sélections antagonistes peuvent conduire à des équilibres polymorphes stables à condition que les coefficients a et s soient en relation convenable. Supposons que le jeu des cultures en poquet et le régime des pluies aient conduit à de telles valeurs (l'étude expérimentale suggère $s = 0,2$ et $0,17 < a < 0,5$) pour les variétés traditionnelles. La mise en collection de conservation va changer la situation non au niveau gamétique (inaccessible à l'expérimentateur) mais au niveau génotypique : pour ne pas risquer de perdre la collection on irrigue (souvent une culture de contre-saison), on ne sème pas en poquets mais on tente de repérer

chaque plante individuellement (on ne laisse en tout cas pas la sélection naturelle agir aussi nettement). Dans ces conditions s reste inchangé, mais a tend à être annulé. Les sélections antagonistes ne s'équilibreront plus, seul S contre sélectionné au niveau **gamétique** sera désavantagé et par suite éliminé.

Paradoxalement, dans le cadre de ce modèle, c'est l'allèle le plus avantageux pour le sélectionneur qui disparaîtra de la collection!

C. CONCLUSIONS

Ces modèles **illustratifs** et les aspects simplifiés des études théoriques en effectifs limités mettent l'accent sur les transformations très fortes qui ont lieu, malgré les soins du conservateur, dans les collections entretenues régulièrement par multiplication sexuée contrôlée. Ces «dérives» sont très difficiles à apprécier lorsqu'on ne suit pas spécifiquement chaque caractère. La valeur estimée des coefficients de sélection est telle que quelques dix générations suffisent pour perdre irrémédiablement les polymorphismes concernés. Ces dérives ont lieu:

1. du fait des réductions d'effectifs: elles concernent alors indifféremment tous les locus.
2. du fait du changement de conditions de reproduction et de sélection: elles touchent alors des caractères adaptatifs importants, ceux que le sélectionneur n'aurait pas voulu perdre, et ce quels que soient les effectifs entretenus. Les fréquences deviennent rapidement très faibles et l'organisation fonctionnelle des populations ou des variétés traditionnelles se désagrège et devient inanalysable. La conservation conduit à la perte d'allèles et à la perte d'information.

Ces changements sont rapides et incompatibles avec une conservation valable des ressources génétiques tant à long terme qu'à moyen terme.

VI ORGANISATION GÉOGRAPHIQUES DES COMPLEXES D'ESPÈCES ET QUELQUES CONSÉQUENCES

Les représentations simplifiées, les outils d'analyses, et les aspects dynamiques des transformations des populations étant acquis il convient de revenir aux faits accumulés depuis **presqu'un** siècle sur la distribution des plantes utiles.

A. DOMESTICATION DES PLANTES ET AGRICULTURES

Des restes de plantes cultivées, particulièrement des céréales, ont été découverts en plusieurs points du globe et assez correctement datés: il y avait du blé cultivé, du maïs, du millet, du riz plusieurs millénaires avant

notre ère (au moins 5000 ans av. J.C.). A ces périodes des sociétés de chasseurs, pêcheurs, éleveurs, **récolteurs** itinérants se sont transformées en sociétés d'agriculteurs. Ces transitions sont difficiles à imaginer ainsi que la vitesse de cette transformation.

Certains admettent que l'**acquisition** de l'agriculture (imposant la domestication des plantes) est une réponse à deux types de contraintes possibles: soit un changement assez radical du milieu (désertification) dispersant le gibier, réduisant les points de pêche, soit un accroissement démographique dépassant les possibilités offertes par la cueillette. Les études archéologiques et **paléoclimatiques** montrent que de tels événements ont eu lieu, mais peut-être se sont-ils produits après les premières domestications car comment imaginer que dans l'affolement des disettes, des famines, l'homme puisse initier une sélection de formes cultivées à partir des formes sauvages et pressentir que ce sera la solution à ses problèmes urgents.

D'autres pensent que la domestication des céréales aurait pu précéder l'agriculture, elle aurait répondu à d'autres besoins. En particulier elles auraient d'abord été le moyen de fabriquer des boissons alcoolisées (ce qui n'étonnera pas nos modernes consommateurs de bière, de «**mao-tai**» (alcool de sorgho ou de cinq céréales mélangées), de saké (riz), de whisky (orge) ou de bourbon... et secondairement, les contraintes de surpeuplement, la réduction de l'efficacité des cueillettes et de la chasse, auraient conduit à utiliser ces plantes comme base alimentaire plus directe et à fonder l'agriculture.

Des sociétés intermédiaires, éleveurs itinérants avec des petites périodes de semis et récolte intégrées dans les parcours, ont été décrites (BENNET, c.p., de nos jours des nomades d'Afghanistan) ou peuvent être supputés (ethnie **DAHOUR** domestiquant le «millet mongol» au cours du dernier millénaire). De telles sociétés de transition se seraient sédentarisées en des zones propices. Les conflits très forts entre éleveurs et agriculteurs dans les zones limites de l'agriculture (nord **Shensi**, centre nord Sénégal, centre Niger par exemple) n'aident pas à imaginer ce passage hors de conditions géographiques très particulières ou indépendamment des contraintes politiques du monde extérieur. Il est plus facile d'imaginer une transformation de sociétés déjà sédentaires: pêche et cueillette, que le nomade devenant agriculteur. Les pasteurs nomades exploitent actuellement des zones particulièrement ingrates, inaccessibles à l'agriculture et ne se sont pas transformés, sous le choc des désertifications, ils ont changé leurs itinéraires.

La domestication d'une céréale à partir des formes sauvages constitue-t-elle une sélection complexe de très longue durée? Peut-être la discussion autour des arguments précédents sera-t-elle simplifiée par une analyse génétique de cette question.

La domestication ne correspond pas à des changements très complexes. Les premiers blés cultivés *Triticum monococcum* diploïde: (**einkorn**), et *Triticum beoticum* tétraploïde (**emmer**) n'étaient probablement qu'une spécialisation modérée des formes spontanées diploïdes et tétraploïdes respectivement. Les différents niveaux de **ploïdie** existent dans le complexe *Triticum-Aegilops* indépendamment et bien antérieurement à la domestication. De chaque groupe et espèce de **polyploïdes** des formes cultivées ont été sélectionnées mais la domestication ne consistait pas en

la création de ces **polyploïdes**. Le Mais ne diffère génétiquement pas dans son ensemble de la forme spontanée *Euchlana mexicana* (téosinte) malgré la spectaculaire dissemblance de leurs épis; le millet sauvage *Setaria viridis*) et le millet cultivé (*Setaria italica*) sont deux diploïdes comme le sont les mils *Pennisetum mollissimum* (spontané) et *P. typhoides* (cultivé). Les formes spontanées annuelles pour les riz existaient avant la domestication et ce n'est probablement que secondairement que des obstacles reproductifs se sont établis avec les formes cultivées. Du point de vue des structures génétiques il n'existe pas de différences profondes entre les formes spontanées et cultivées qui en dérivent. Les complexes d'espèces profondément compartimentés sont issus d'une évolution beaucoup plus ancienne que la domestication; celle-ci n'a subdivisé et créé que des compartiments très voisins avec des contrôles de flux de gènes légers (mais suffisants pour assurer l'originalité morphologique de la forme cultivée). L'analyse fouillée des complexes d'espèces concerne l'étude de l'ensemble des plantes génétiquement connectées, parmi lesquelles l'homme a très localement assuré une partition complémentaire pour laquelle les contrôles des flux se sont peu à peu renforcés.

L'analyse physiologique des capacités de photosynthèse et la simulation de cueillettes soigneuses (et encore pratiquées parfois) des formes sauvages montrent que la domestication n'a pas concerné les potentiels de production. Comment les premiers **domesticateurs** auraient-ils pu suivre un tel caractère? Les caractères possibles (ce que HARLAN appelle « le syndrome de domestication des **céréales** ») devaient être évidemment accessibles à une sélection intuitive améliorant *les conditions de la cueillette* (fixation sur les épis des grains à maturité, regroupement des floraisons et de la maturation par simplification de la morphogenèse du végétal : diminution du nombre des épis et augmentation de leur taille), *les conditions de semis et de conservation des semences* (accroissement des réserves du grain et des réserves glucidiques pour une meilleure compétition à la levée, dormance limitée) dont la sélection est implicite et automatique dès que des semences sont constituées, *les facilités de préparation culinaire* (grosses graines nues ou à enveloppes légères). Le contrôle génétique de ces propriétés ne requiert des allèles particuliers, initialement, que pour très peu de locus et l'étude des descendances d'hybrides spontanés x cultivés le confirme. L'acquisition de formes à peu près cultivables a pu être très rapide dès que l'idée vient de semer les graines des plantes remarquables dont le **récolteur** avait constaté l'absence d'égrenage spontané à maturité (Cf. IV, dynamique de la sélection). Sur cette amorce des plantes sans égrenage spontané (scrupuleusement protégée), le repérage des autres caractères permet de perfectionner progressivement la plante, mais l'initiation est déjà faite et l'ardeur du sélectionneur néophyte très grande (il ne pense qu'à ça) et ses coefficients de sélection sont donc très forts.

Si le bilan des millénaires de sélection empirique et les décades récentes d'amélioration des plantes ont abouti à des plantes cultivées spectaculairement dissemblables des formes spontanées il ne faut pas cependant conclure que l'initiation de la domestication suppose une conjoncture biologique exceptionnelle.

L'idée de domestication par contre semble elle rare, mais elle est née à plusieurs reprises et indépendamment, dans des contextes écologiques

différents et avec des complexes d'espèces spontanées exploitables, variés.

Le grand complexe des *Triticum-Aegilops* a été plusieurs fois exploité, à partir de compartiments spontanés différents. La première idée a dû produire un résultat suffisamment convaincant dans les zones fertiles irrigables de Mésopotamie pour qu'elle soit reprise ailleurs de l'Afrique du nord au Tibet.

Le complexe des *Oryza perennis* a pu être indépendamment exploité en Afrique (delta central du Niger), en Chine du nord, aux Indes.

L'idée de domestication a pu passer du blé (Égypte) à d'autres complexes (les mils, les sorghos) et étendre en Afrique ces créations de céréales jusqu'à l'Atlantique.

En Chine, avec le millet, une agriculture de zones sèches très différente a été créée à partir du complexe des *Setaria*; les mils des pays du Sahel ont été une réponse analogue à partir des *Pennisetum mollissimum*.

Le nouveau monde, dans les mêmes millénaires, installait aussi ses céréales (quinoa, maïs, millet (?), amaranthes) en des zones variées.

Entre -10000 et -3000 avant le temps présent (une fourchette de temps relativement restreinte dans l'histoire de l'humanité), à plusieurs reprises l'idée de domestication a surgi, s'est efficacement appliquée et a largement circulé.

B. LES CENTRES D'ORIGINE

VAVILOV organisa à travers le monde de très nombreuses prospections. En réunissant les informations acquises, qui concernaient toutes les plantes utiles, il constate que la diversité des formes cultivées pour chaque espèce et le nombre des espèces cultivées n'étaient pas distribués uniformément mais que certaines zones étaient particulièrement riches et assez bien localisées géographiquement. Ces centres de diversité correspondaient selon lui à des centres d'origine, non seulement des espèces cultivées, mais de l'agriculture elle-même. Centre de diversité est une observation, centre d'origine est une interprétation.

Ces centres sont classiquement représentés comme l'indique la Figure 7. (Fig. 7a: représentation simplifiée et plus moderne).

Les caractéristiques de la diversité permettant d'identifier ces centres étaient principalement:

- Hétérogénéités du milieu (diversité des paysages et multiplicité des cycles culturels potentiels; diversité des parasites).
- Multiplicité d'espèces voisines de l'espèce cultivée: il existe plusieurs compartiments du complexe d'espèces concerné.
- Présence d'hybrides interspécifiques: évidence de flux de gènes entre compartiments (introgressions)
- Diversité des variétés cultivées variétés polymorphes: polymorphisme intraspécifique et intrapopulation élevé
- Fréquence élevée de caractères à allèles dominants: indication d'un taux d'hétérozygotie moyen élevé

Des enquêtes ethnographiques et linguistiques, des données archéologiques, l'observation des multiplicités des usages des plantes permettaient d'adjoindre à l'idée de zone centrale pour les complexes d'espèces

concernés l'idée d'un lieu de domestication initial et encore actif, et de zones de naissance de l'agriculture c'est-à-dire l'identification de centres d'origine.

Des zones de partition des complexes d'espèces existent **indépendement** de l'agriculture, elles sont plutôt liées à la multiplicité des composantes physiques (reliefs, climats) et biologiques du milieu; il n'est pas impossible que cette diversité initiale du complexe d'espèces ait favorisé la naissance d'une agriculture en ces zones, mais, pour des plantes n'ayant pas subi de domestication ancienne marquée, la notion de zone centrale pour un complexe d'espèces est parfaitement recevable.

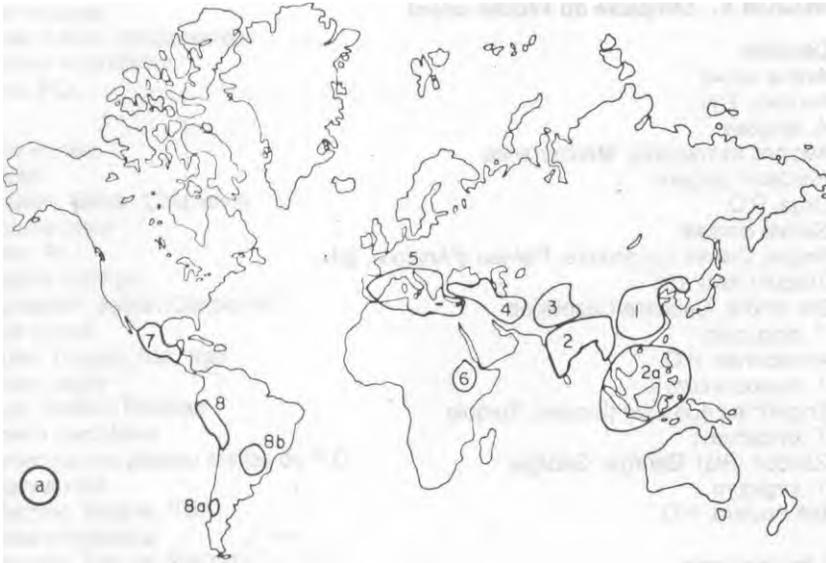
Depuis les travaux de **VAVILOV**, l'aspect très étroitement circonscrit de ces centres d'origine est quelque peu revu. L'origine des agricultures ne semblent plus devoir être aussi strictement localisée. **HARLAN** qualifie de «non-centres» des zones extrêmement étendues (sur des milliers de kilomètres) où peut s'être produite la domestication d'une plante donnée (le mil ou le sorgho en Afrique de l'**Ethiopie** à l'Atlantique). Des grands ensembles géographiques peuvent être décrits ainsi plus grossièrement (Fig. 7b).

L'aire de répartition d'un complexe d'espèces peut être subdivisée selon les zones suivantes:

A Zones centrales (observation de la plus grande diversité de compartiments du complexe d'espèces, grand polymorphisme **intrapopulation**, fortes **hétérozygoties** moyennes). Dans ces zones centrales certaines parties très restreintes, parfois certaines populations, mettent en évidence des recombinaisons ou des flux de gènes **intercompartiments** très actifs, des situations **d'introgession** sont évidentes: ce sont les **microcentres**, zones de création active de variabilité.

B Zones marginales: le complexe d'espèces n'est plus représenté que par quelques compartiments; d'une zone à l'autre ce ne sont pas forcément les mêmes; les populations sont moins polymorphes, **l'hétérozygotie** moindre permet l'affichage phénotypique de caractères déterminés par des allèles récessifs.

La collecte des formes effectuées à travers des zones marginales très différentes conduit à une diversité évidente interzone très grande et une diversité **intrazone** modérée. Extérieurement **cette diversité** artificiellement regroupée en collection paraît plus grande que celle réunie dans une prospection de la zone centrale. Les potentialités de variabilité de la zone centrale sont masquées par les effets de dominance et les recombinaisons très actives; l'analyse génétique permet de lire cette variabilité cachée. L'histoire des migrations vers les zones marginales a assuré une première lecture de cette variabilité en **restreignant** la recombinaison au sous-échantillonnage des migrants, en **imposant** des adaptations précises, en réduisant le polymorphisme **intrapopulation** et donc en affichant par **homozygotie** l'expression des gènes récessifs.



Pernes 1984

Fig. 7: CENTRES D'ORIGINE

a: Centres d'origine selon VAVILOV

b: Centres d'origine et non Centres d'origine selon HARLAN

LISTE SUCCINCTE DE PLANTES CULTIVÉES ET LEUR ORIGINE PROBABLE

REGION A₁, complexe du Proche-orient

Céréales

Avena sativa

Avoines, E.N.

A. strigosa

Avoines fourragères, Méditerranée

Hordeum vulgare

Orge, P.O.

Secalé cereale

Seigle, Culture secondaire, Plateau d'Anatolie, E.N.

Triticum aestivum

Blé tendre, Caucase-Caspienne

T. dicoccum

Amidonnier, P.O.

T. monococcum

Engrain ou épeautre (locular), Turquie

T. timopheevi

Zanduri (Blé), Géorgie, Géorgie

T. turgidum

Blé Poulard, P.O.

Légumineuses

Cicer arietinum

Pois chiche,

Lathyrus sativus

Vesce, pois carré, P.O.

Lens esculenta

Lentille cultivée, P.O.

Lupinus albus

Lupin blanc, P.O.

Pisum sativum

Petit pois, transplanté de méditerranée

Vicia ervilia

Lentille bâtarde, P.O.

V. faba

Fève, P.O. ou méditerranée

Racines et tubercules

Beta vulgaris

Betterave, méditerranée, E.O.

Brassica rapa

Navet, méditerranée, Chine (probable)

Daucus carota

Carotte, méditerranée

Raphanus sativus

Radis, formes sauvages et spontanées répandues

Oléagineux

Brassica campestris

Colza, Est méditerranéen

B. nigra

Moutarde, Est méditerranéen

Carthamus tinctorius

Carthame ou faux safran, P.O.

Linum usitatissimum

Lin, culture primaire, P.O.

Olea europea

Olivier cultivé, méditerranée

Papaver somniferum

Pavot, P.O.

Fruits et noix

Corylus

Noisetier, Balkan Caspienne

Cucumis melo

Melon, P.O.

Cydonia oblonga

Cognassier, Balkan Caspienne

Ficus carica

Figuier, Turquie, Irak, Iran

Juglans regia

Noyer, Balkan, Pakistan

Phoenix dactylifera

Palmier dattier, plateau steffes du P.O.

Pistacea vera

Pistachier, Turquie, Iran

Prunus amygdalus

Amandier, Turquie, Pakistan

P. armeniaca

Abricotier, Turquie, Iran

P. avium

Cerisier, Balkan Caspienne

P. domestica

Prunier, Balkan et Europe de l'Est

Punica granatum

Grenadier, Caucase Caspienne

Pyrus communis

Poirier, Turquie, Iran

P. malus

Pommier, Balkan, Caucase Caspienne

Vitis vinifera

Vigne, Méditerranée

Légumes et épices

Allium cepa

Oignon, Méditerranée

A. sativum

Ail, Méditerranée

A. porrum

Poireau, Méditerranée

Anethum graveolens

Aneth (odorant), Méditerranée

Brassica oleracea

Chou, transplanté de l'Europe de l'Ouest

Carum carvi

Cumin (carvi), P.O.

Coriandrum sativum

Coriandre, P.O.

Cucumis sativus

Concombre, P.O.?, Inde? (domestication probable dans les 2 endroits)

Cuminum cuminum
Cumin, P.O.
Foeniculum vulgare
Fenouil, Méditerranée (très répandu)
Lactuca sativa
Laitue, Méditerranée
Lepidium sativum
Cresson, Méditerranée
Petroselinum sativum
Persil, Méditerranée
Pimpinella anisum
Anis, Méditerranée
Portulaca oleracea
Pourpier cultivé, Méditerranée
Trigonella foenum-graecum
Fenugrec, Turquie

Plantes textiles
Cannabis sativa
Chanvre, très répandu, Eurasie
Linum usitatissimum
Lin, Culture primaire, P.O.

Farineux, Plantes à sucre (hormis racines)
Ceratonia siliqua
Caroubier, Est de la Méditerranée

Fourrages
Agropyron
Graminée fourragère, Formes utiles de la Turquie et URSS
Agrostis
Graminée fourragère, Agrostide, E.N.
Bromus inermis
Graminée fourragère, Brome, Turquie, Europe centrale
Dactylis glomerata
Graminée fourragère, Dactyle, Europe et Méditerranée
Festuca arundinacea
Graminée fourragère, Fétuque élevée, Europe Méditerranée
Lolium
Ray-grass, Europe, Méditerranée
Medicago sativa
Luzerne, Asie centrale, Turquie, Iran
Medicago
Luzernes, Surtout Méditerranée
Melilotus
Melilot, Europe et P.O.
Onobrychis viciifolia
Sainfoin, Turquie
Phalaris arundinacea
Alpiste, Europe
P. tuberosa
Alpiste, Méditerranée
Phleum pratense
Fléole des prés, Europe
Sorghum halepense
Graminée fourragère, Paille à balai. Méditerranée, P

Trifolium

Trèfles, Europe, P.O.

Vicia

Vesces fourragères, Méditerranée

Poisons, Narcotiques et Plantes médicinales

Atropa belladonna

Belle-donne, Méditerranée

Digitalis purpurea

Digitale, Europe

Glycyrrhiza glabra

Régilisse, Méditerranée, P.O.

Hyoscyamus muticus

Jusquiamme, Méditerranée, P.O.

Papaver somniferum

Pavot, Méditerranée.

Plantago psyllium

Pucier, Méditerranée

RÉGION A2, Afrique

Céréales

Avena abyssinica

Avoine, Ethiopie, à partir de *A. barbata*

Barchiaria deflexa

Millet de guinée, Guinée

Digitaria exilis

Fonio, A.O., Nigeria-Sénégal

D. iburua

Fonio boie, Nigeria, Togo, Savanna

Eleusine coracana

Eleusine, Ethiopie, Ouganda

Eragrostis tef

Tef, Ethiopie

Oryza glaberrima

Ris, A.O.

Pennisetum americanum

Mil à chandelles, Savane aride du Soudan au Sénégal

Sorghum bicolor

Sorgho, Zone de savane du Soudan au Tchad

Légumineuses

Kerstingiella geocarpa

Noix de terre, Savane de l'Afrique de l'Ouest

Lablab niger

Dolique, Savanes de l'Afrique de l'Est

Vigna unguiculata

Niebe (pois à vaches), A.O., Bordure des forêts

Voandzeia subterranea

Voandzou (pois Bambara, noix de terre), Savane d'Afrique de l'Ouest

Racines et Tubercules

Dioscorea cayenensis

Igname, Côte-d'Ivoire, Cameroun

D. rotundata

Igname, Côte-d'Ivoire, Cameroun

Dioscorea

Igname, Guinée, Cameroun
Plectranthus esculentus
Patate caffre, A.O.
Sphenostylis stenocarpa
Igname pois, A.O., zone de forêt
Solenostemon rotundifolius
Piasa, A.O

Oléagineux

Butyrospermum paradoxum
Karité, A.O., savane
Elaeis guineensis
Palmier à huile, A.O., bordure des forêts
Guizotia abyssinica
Noog, Ethiopie
Ricinus communis
Ricin, Ethiopie-Egypte
Telfairia occidentalis
Gourde à graine oléagineuse, A.O.

Fruits et Noix

Adansonia digitata
Baobab, arbre à pain de singe, Savanes africaines
Blighia sapida
Pommier akee, A.O.
Colocynthis citrullus
Pastèque, savane sèche, Sud et Est Afrique

Légumes et épices

Abelmoschus esculentus
Gombo, A.O.
Aframomum melegueta
Malaguette, A.O. Ethiopie
Ceratotheca sesamoides
Feuilles et graines, Savane
Corchorus olitorius
Corette, très répandu
Cucumeropsis edulis
feuilles et graines, A.O.
Hibiscus sabdariffa
Roselle, Savanes
H. cannabinus
Dâ, A.O.
Piper guineense
Poivrier de Guinée, 1.O.
Sesamum alatum
Sesame, savanes
S. radiatum
Morelle, feuilles, savanes
Solanum aethiopicum
Morelle, Fruits, savanes
S. macrocarpon
Morelle, feuilles et fruits, savanes et forêts
Solanum
Morelle, feuilles et fruits

Plantes textiles

Adansonia digitata

Baobab, Savane très répandu

Gossypium herbaceum

Coton, Soudan?

Farineux, Plantes à sucre

Ensete ventricosa

Ensete (faux bananier), Ethiopie

Parkia biglobosa

Sorho, Savanes

Tamarindus indica

Tamarin, arbre à gousses et graines comestibles, savane (ou Inde?)

Fourrages

Chions gayana

Graminée fourragère, herbe de Rhode, Kenya, Afrique du Sud

Cynodon aethiopicum

Graminée fourragère, Ethiopie-Transvaal

C. dactylon

Graminée fourragère, Chiendent vrai,

C. nlemfuensis

Graminée fourragère, Kenya, Afrique du Sud

Digitaria decumbens

Graminée fourragère, Afrique du Sud

Eragrostis curvula

Graminée fourragère, Tanzanie, Afrique du Sud

E. lehmanniana

Graminée fourragère, Afrique du Sud

Hyparrhenia rufa

Graminée fourragère, Afrique de l'Est

Panicum maximum

Herbe de Guinée, Centre du Kenya, Tanzanie

Pennisetum clandestinum

Kikuyu, Kenya, Ouganda

P. purpureum

Herbe à éléphant

Sorghum bicolor

Sorgho, Zones de savane

Poisons, Narcotiques et Plantes médicinales

Coffea arabica

Café, Ethiopie, forêt

C. canephora

Café, forêt

Coffea

Café, zones de forêts

Catha edulis

Cat, Ethiopie

Cola acuminata

Noix de cola, A.O.

C. nitida

Noix de cola, A.O.

Strychnos

Noix vomique

Plantes utiles

Lagenaria siceraria

Gourde bouteille, très répandu

RÉGION B₁, Chine centrale

Céréales et Pseudocéréales

Echinochloa frumentacea

Millet japonais, Chine de l'Est

Fagopyrum esculentum

Blé noir, sarrasin, Chine de l'Ouest

F. tataricum

Blé noir, Chine de l'Ouest

Oryza sativa

Riz, Sud de la Chine et Inde

Panicum miliaceum

Millet Proso, Chine du Nord

Setaria italica

Millet des oiseaux, Chine du Nord

Légumineuses

Glycine max

Soja, Nord Est de la Chine

Stizolobium hassjoo

Haricot velours, Sud de la Chine

Vigna angularis

Haricot, Sud de la Chine

Racines et Tubercules

Brassica rapa

Navet, Chine du Nord, méditerranée

Dioscorea esculenta

Igname, Chine du Sud

Lilium tigrinum

Lys tigré, Chine tempérée

Nelumbium speciosum

Lotus

Raphanus sativus var. raphanistroides

Radis chinois (Daikon)

Sagittaria sagittifolia

Oreille d'éléphant, flèche d'eau, Chine du Sud

Eleocharis tuberosa

Souchet tubereux, Chine du Sud

Oléagineux

Aleurites fordii

Tung, Chine du Sud

Brassica campestris

Colza, Chine tempérée

B. juncea

Moutarde de Sarepte, Chine tempérée

Sapium sebiferum

Arbre à lard chinois (Croton), Chine du Sud

Fruits et Noix

Canarium album

Olivier chinois, Chine du Sud
Carya
Hыckory, noix et bois, Chine tempérée
Castanea henryi
Châtaignier de Chine, Chine tempérée
Corylus
Noisetier de Chine, Chine tempérée
Eriobotrya japonica
Néflier du Japon, Montagnes du Sud Ouest Chinois
Gynkgo biloba
Amandes comestibles, arbre aux 40 écus, Chine du Nord
Juglans regia
Noyer, Montagnes, Sud Ouest chinois
Litchi chinensis
Litchi, Chine du Sud
Prunus armeniaca
Abricotier, Chine tempérée de l'Ouest
P. persica
Pêcher
Pyrus
Poirier, Chine tempérée
Trapa natans
Châtaignier d'eau, Chine du Sud
Zizyphus sativa
Jujubier, Chine tempérée de l'Ouest

Légume et épices
Allium bakeri
Echalotte chinoise, Chine tempérée
A. ramosum
Poireau chinois
Aralia cordata
Udo
Benincasa hispida
Melon d'hiver, gourde cirée
Brassica cernua
feuilles comestibles, Chine tempérée
B. chinensis
Choux chinois, Chine tempérée
Cinnamomum cassia
Canellier chinois, Chine du Sud
Cucumis conomon
Melon à conserve
C. sativus
Concombre
Lagenaria siceraria
Gourde bouteille
Malva verticillata
mauve
Oenanthe stolonifera
Céleri oriental
Stackys sieboldi
Crosne du Japon, Artichaut chinois
Wasavia japonica
Radis de cheval
Zanthoxylum bungei

Poivre chinois et japonais, Chine du Sud
Zingiber officinale
Gingembre, Chine du Sud
Zizania latifolia
Riz sauvage d'Asie, Chine tempérée

Plantes Textiles
Abutilon avicennae
Abitilon, Chine du Sud
Boehmeria nivea
Ramie, Chine du Sud
Cannabis sativa
Chanvre, Chine centrale

Poisons, Narcotiques et Plantes médicinales
Aralia quinquefolia
Ginseng
Arctium major
Bardane, Chine tempérée
Camellia sinensis
Thé, Chine du Sud et Sud Ouest
Cinnamomum camphora
Camphrier, Chine du Sud
Rheum palmatum
Rhubarbe, Chine tempérée
Plantes utilitaires
Arundinaria
Bambou, Chine du Sud
Bambusa
Bambou
Phyllostachys
Bambou
Rhus vernicifera
Arbre à laque, vernis vrai, Chine du Sud
Strobilanthes flaccidifolius
Indigo, Chine du Sud

REGION B2 **Asie Occidentale et lies du Pacifique**

Céréales
Coix lachryma-jobi
Larme de Job, Coix, Indochine
Digitaria cruciata
Millet, Nord Est de l'Inde
Oryza sativa
Riz, de l'Est de l'Inde au Sud Chinois
Panicum miliare
Millet, Himalaya
Paspalum scrobiculatum
Millet, Sud de l'Inde
Légumineuses
Cajanus cajan
Cajan (pois de pigeon), origine incertaine
Canavalia gladiata
Haricot glaive, Sud Est asiatique
Cyamopsis tetragonolobus

Guar, origine incertaine

lichos biflorus

tricot Jacinthe, Sud Est Asiatique

Psophocarpus tetragonolobus

Pois de la forêt (Kaldjang-Outang), Nouvelle-Guinée

Vigna aconitifolia

Haricot mat, Sud Est Asiatique

V. calcarata

Riz, Sud Est Asiatique

V. mungo

Urd ou **pois chiche noir**, Inde et Sud chinois

V. radiata

Haricot Mung, Inde et Sud **chinois**

Racines et Tubercules

Alocasia macrorhiza

Faux taro, oreille d'éléphant, Indonésie

Amorphophallus

Faux taro, Sud Est asiatique

Colocasia esculenta

Vrai taro

Cytosperma chamissonis

Faux taro, Polynésie

Dioscorea alata

Igname, Sud Est asiatique

Pueraria lobata

Igname haricot, Kudzy, Indonésie

Tacca leontopetaloides

Feuille de Piat, Iles du Pacifique Sud

Oléagineux

Brassica juncea

Moutarde **sarepte**, Nord de l'Inde

Cocos nucifera

Cocotier, Sud Est asiatique

Sesamum indicum

Sésame

Fruits et Noix

Artocarpus communis

Arbre à pain, Iles du Pacifique

A. integrifolia

Jacquier, Pacifique sud et Sud Est asiatique

Averrhoa bilimbi

Bilimbi, Sud Est asiatique

A. carambola

Carambolier, Sud Est **asiatique**

Citrus aurantiifolia

Limier, Sud Est asiatique et sud chinois

C. aurantium

Brigadier, Sud Est asiatique et sud chinois

C. decumanus

Pamplemoussier, Sud-Est asiatique et sud chinois

C. limon

Citronnier, Sud Est asiatique et sud chinois

C. medica

Cedratier, Sud Est asiatique et sud chinois

C. nobilis
Mandarinier, Sud *Est asiatique et sud chinois*
C. paradisi
Grappe-fruit, Sud *Est asiatique et sud chinois*
C. sinensis
Oranger à fruits doux, Sud *Est asiatique et sud chinois*
Durio zibethinus
Durian, Sud *Est asiatique et sud chinois*
Eugenia
Pommier rose (Jambolan), Sud *Est asiatique*
Garcinia mangostana
Mangoustanier, Sud *Est asiatique*
Mangifera indica
Manguier, Malaisie
Musa acuminata
Bananier, de l'est indien à Bornéo
M. balbisiensis
Bananier plantain, Polynésie
M. sapientum
Bananier cultivé, de l'Est indien à Bornéo
Musa sect. *Australomusa*
Chanvre de Manille, Polynésie
Nephelium lappaceum
Ramboutan, Sud *Est asiatique*
N. longana
Longan, Sud *Est asiatique*

Légumes et Epices

Amaranthus
Amaranthe, Iles du Pacifique
Curcuma longa
Curry, Safran des Indes, Inde, Malaisie
Eleteria cardamomum
Cardamum vrai, Sud *Est asiatique*
Syzygium aromaticum
Giroflier
Myristica fragrans
Muscadier
Piper nigrum
Poivre noir, Sud *Est asiatique*
Solanum melongena
Aubergine

Plantes Textiles

Cocos nucifera
Cocotier, Iles du Pacifique
Corchorus capsularis
Jute, Inde
Crotalaria juncea
Chanvre crotalaire, Inde
Hibiscus cannabinus
Kenaf
Musa textilis
Chanvre de manille, Abaca, Philippines

Farineux et Plantes à sucre

Arenga saccharifera

Palmier à sucre, Sud Est asiatique, Pacifique sud

Borassus flabellifer

Rônier, Sud Est asiatique

Metroxylon sagus

Sagoutier, Iles du Pacifique

Metroxylon

Sagoutier

Saccharum officinarum

Canne à sucre, Inde ou Nouvelle-Guinée

Tamarindus indica

Tamarin, Savane ou Afrique

Poisons, Narcotique et Plantes médicinales

Areca catechu

Noix de betel Sud Est asiatique

Cassia angustifolia

Sene, Sud Est asiatique

Croton tiglium

Croton, Sud Est asiatique

Lausonia inermis

Henné, mignonette, Sud Est asiatique

Piper bette

Betel, feuille, Sud Est asiatique

P. methysticum

Kawa, Polynésie

A.O.: Afrique de l'Ouest

E.N.: Europe du Nord

E.O.: Europe de l'Ouest

P.O.: Proche Orient

RÉGION C₁, AMÉRIQUE CENTRALE RÉGION c₂, AMÉRIQUE DU SUD

Céréales

Panicum sonorum Millet

Zea mays Maïs

Bromus mango

Graminées
céréales

Pseudo-céréales

Amaranthus

cruentus

Amaranthe céréale

Amaranthus caudatus Amaranthe, Achis

A. leucocarpus

Amaranthe Huauhtli

Chenopodium

nuttalliae

Huozontle

Chenopodium
pollidicaule

Canihua
Quinoa

Hyptis suaveolens

Chia grande

C. quinoa

Salvia hispanica

Chia Grande

Légumineuses

Arachis hypogaea

Arachide

<i>Canavalia ensiformis</i>	Haricot épais	<i>Canavalia plagiosperma</i>	Haricot Jack
		<i>Inga feuillei</i>	Pacao
		<i>Lupinus mutabilis</i>	Lupin chocho
<i>Phaseolus acutifolius</i>	Haricot tepary		
<i>P. coccineus</i>	Haricot fleur d'Espagne		
<i>P. lunatus</i>	Haricot Lima ou Kissi	<i>Phaseolus lunatus</i>	Haricot lun
<i>P. vulgaris</i>	Haricot commun	<i>P. vulgaris</i>	Haricot commun

Racines et Tubercules

<i>Bomarea edulis</i>	Sarculla	<i>Arracacia xanthorrhiza</i>	Arracacha
		<i>Calathea allouia</i>	Topitambou
		<i>Canna edulis</i>	Achira
		<i>Dioscorea trifida</i>	Igname
<i>Ipomoea batatas</i>	Patate douce	<i>Lepidium meyenii</i>	Maca
<i>Manihot esculenta</i>	Manioc	<i>Manihot esculenta</i>	Manioc
<i>Maranta arundinacea</i>	Plante à tapioca		
<i>Pachyrrhizus erosus</i>	Haricot Igname, Jimaca	<i>Pachyrrhizus ahipa</i>	Jicama, Ajipa
		<i>P. tuberosus</i>	Jicama, Ajupa
		<i>Oxalis tuberosa</i>	Oca
		<i>Polymnia sonchifolia</i>	Yacon
		<i>Solanum tuberosum</i>	Pomme de terre
		<i>Tropaeolum tuberosum</i>	Capucine anu
		<i>Ullacus tuberosus</i>	Melloco
		<i>Xanthosoma sagittifolium</i>	Igname coco

Oléagineux

<i>Helianthus annuus</i>	Tournesol	<i>Arachis hypogaea</i>	Arachide
<i>Gossypium hirsutum</i>	Coton	<i>Gossypium barbadense</i>	Coton

REGION C₁, AMERIQUE DU NORD

Fruits et Noix

<i>Achras zapota</i>	Sapote, neflier d'Amérique	<i>Anacardium occidentale</i>	Pomme cajou
<i>Ananas comosus</i>	Ananas	<i>Ananas comosus</i>	Ananas
<i>Annona diversifolia</i>	Annonier ilama	<i>Annona cherimolia</i>	Annonier
<i>A. glabra</i>	Annonier		
<i>A. purpurea</i>	Soncoya	<i>A. muricata</i>	Annonier à fruits acides

RÉGION c₂, AMÉRIQUE DU SUD

<i>A. reticulata</i>	Corossolier, cœur de bœuf	<i>A. reticulata</i>	Corossolier, Cœur de bœuf
<i>A. squamosa</i>	Pomme canelle	<i>A. squamosa</i> <i>Bertholletia excelsa</i>	Pomme canelle Noyer du Brésil
<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Byrsonima crassifolia</i> <i>Carica (papaya)</i>	Ramonier Nance Papaye	<i>Bunchosia armeniaca</i> <i>Carica candicans</i> <i>Carica</i>	Cerise verte Papaye Papaye
<i>Casimiroa edulis</i> <i>C. sapota lineatifolia</i> <i>Crataegus pubescens</i>	Sapotillier blanc Matasanier Piliillo Tejecote	<i>Campomanesia</i> <i>Cyclanthera pedata</i> <i>Cyphomandra betacea</i> <i>C. splendens</i>	Achocha Cyphomandre, arbre à tomates Cyphomandre, arbre à tomates
<i>Diospyros ebenaster</i>	Sapotillier noir, Kaki noir		
<i>Opuntia</i> <i>Parmentiera edulis</i> <i>Persea americana</i> <i>P. schiedeana</i> <i>Prunus serotina</i> <i>Psidium guajava</i>	Figuier de Barbarie Caujilote Avocatier Avocatier, Capulinier Goyavier	<i>Opuntia exaltata</i> <i>Passiflora</i> <i>Persea americana</i> <i>Psidium guajava</i> <i>Solanum muricatum</i> <i>S. topiro</i> <i>S. quitoense</i>	Cactacée Passiflore Avocatier Goyavier Pepino (baies) Cocona (baies) Lulo (baies)
<i>Spondias mombin</i> <i>S. purpurea</i>	Jocotier, mombinier jaune Jocotier, mombinier rouge		

Légumes et épices

<i>Capsicum annuum</i>	Piment, Poivron	<i>Capsicum baccatum</i> <i>C. chinense</i> <i>C. frutescens</i> <i>C. pubescens</i>	Piment, Poivron Piment, Poivron Piment, Poivron Piment, Poivron
<i>C. frutescens</i>	Piment, chili		
<i>Chenopodium nuttaliae</i> <i>Cucurbita ficifolia</i> <i>C. mixta</i> <i>C. moschata</i> <i>C. pepo</i> <i>Lycopersicon esculentum</i> <i>Physalis ixocarpa</i>	Huazonthe Courge, courgette Courge, courgette Pâtisson, gourde Citrouille Tomate Physalis, Coqueret tomate	<i>Cucurbita maxima</i> <i>Physalis peruvianum</i>	Potiron Coqueret du Pérou
<i>Sechium edule</i> <i>Vanilla planifolia</i>	Chayotte Vanille		

Plantes Textiles

<i>Agave atrovirens</i>	Maguey		
<i>A. fourcroydes</i>	Henequin		
<i>A. sisalana</i>	Sisal		
<i>A. tequilina</i>	Maguey		
<i>Gossypium hirsutum</i>	Coton	<i>Gossypium barbadense</i>	Coton

Fourrages

		<i>Centrosema pubescens</i>	Légumineuse fourragère
		<i>Desmodium</i>	Trèfle « Tick », légumineuse fourragère
		<i>Stylosanthes gracilis</i>	Légumineuse fourragère, Stylo
		<i>Tripsacum laxum</i>	Légumineuse fourragère, herbe du Guatemala
		<i>Paspalum dilatatum</i>	Graminée fourragère

Poisons, Narcotiques et Plantes médicinales

<i>Agave</i>	Agave		
<i>Datura stramonium</i>	Herbe à la taupe, stramoine	<i>Datura</i>	Stramoines
		<i>Erythroxylon coca</i>	Coca (cocaïne)
		<i>Ilex paraguariensis</i>	Maté
		<i>I. vomitoria</i>	Cassena
<i>Lophophora williamsii</i>	Peyote	<i>Nicotiana rustica</i>	Tabac
		<i>N. tabacum</i>	Tabac
		<i>Paullinia cupana</i>	Guarana
		IP. yoco	
<i>Theobroma cacao</i>	Cacaoyer		

Plantes utiles

<i>Bixa orellana</i>	Rocou, Achiote	<i>Bixa orellana</i>	Roquou, Achiote
<i>Crescentia cujete</i>	Calbassier, Cujete	<i>Crescentia cujete</i>	Calbassier, Cujete
<i>Indigo fera</i>			
<i>suffruticosa</i>	Indigo	<i>Indigo fera suffruticosa</i>	Indigo
<i>Lagenaria siceraria</i>	Gourde bouteille	<i>Lagenaria siceraria</i>	Gourde bouteille

C Isolats: Les zones marginales représentent un isolement partiel par distance, le flux de migration est encore abondant, les populations ou les cultures occupent de grands espaces continus. Des migrations exceptionnelles, des changements de milieu (avancée du désert isolant des oasis, îlots forestiers, îles) peuvent conduire à des populations d'effectif limité évoluant sur elles-mêmes, très coupées du reste du complexe d'espèces. Ce sont des isolats où l'on attend des effets de dérive aléatoire très forts, une diversité très faible, un polymorphisme intrapopulation réduit, une forte

homozygotie et l'expression de nombreux gènes récessifs. La spécialisation adaptative à un milieu restreint et la dérive due aux faibles effectifs rendent ces populations vraisemblablement très vulnérables aux parasites de la zone centrale. On y trouve des formes cultivées étranges, originales, très excentriques. Des différenciations du génome importantes peuvent s'être produites et les descendances issues d'hybridations artificielles entre elles ou avec les formes centrales, peuvent conduire à des dysharmonies fonctionnelles marquées. Des stérilités peuvent s'exprimer, elles ne témoignent pas d'un contrôle régulier d'un flux de gène réduit entre compartiments mais elles sont l'expression de l'accumulation plus ou moins anarchique de remaniements structuraux, en situation homozygote, différents d'un isolat à l'autre.

A ce tableau simplifié doit s'ajouter le terme de *centre endémique* qui décrit des zones où les populations du complexe d'espèces sont installées de façon stable et ancienne sans que l'analyse des diversités ait encore permis de parler de zone centrale, marginale ou d'isolat ancien.

Pour des complexes d'espèces très anciens il est possible que les changements géologiques du milieu (éclatement du Gondwana par exemple) ne permettent plus de retrouver précisément cette organisation de zones centrales et marginales. Le complexe sera éclaté en isolats où les compartiments seront complètement coupés les uns des autres. Le complexe des cotonniers diploïdes pourrait être de ce genre. Les grandes migrations humaines pourraient être à l'origine de nouveaux rapprochements entre ces compartiments isolés et des flux de gènes se réorganiser; les cotonniers tétraploïdes pourraient être le produit de tels mouvements. Les sorghos méditerranéens tétraploïdes ont réintégré ainsi le complexe des diploïdes dans deux zones marginales (les Indes anciennement, l'Argentine en 1930).

Les complexes récemment étudiés ou en cours d'investigation permettent d'illustrer ces termes (Cf. Tome I).

1. Le complexe des maximae (*Panicum*) paraît correspondre réellement au schéma de base suivant: une zone centrale en Afrique de l'est avec des microcentres constitués par des populations de couplages sexués diploïdes-apomictiques tétraploïdes; les zones marginales sont très étendues sur l'Afrique; la Côte-d'Ivoire correspondrait à un centre endémique (faible diversité) mais l'ancienneté de la colonisation a valu à *Panicum maximum* le nom d'Herbe de Guinée.

2. Complexe des caféiers: La zone centrale a été probablement morcelée à la suite des disparitions de forêts et d'extension de savanes dans les confins sud: Éthiopie, nord Kenya, nord Ouganda, sud Soudan. Les zones marginales se développent en un vaste continuum couvrant l'Afrique, Madagascar représente des multitudes d'isolats.

3. Complexe du mil à chandelles:: Cette céréale a été probablement domestiquée à plusieurs reprises sur le « non-centre » s'étendant du Tchad à l'Atlantique; les zones marginales se prolongent jusqu'aux Indes et en Afrique orientale et australe et des isolats nombreux ont été constitués: isolat en cours de disparition en Chine, isolats d'oasis du Sahara, de Tunisie, du Maroc et d'Espagne.

4. Complexe des riz: au moins 3 domestications indépendantes ont vraisemblablement créé le vaste ensemble des riz cultivés asiatiques et afri-

cains ; les formes spontanées ancestrales ont subi des différenciations géographiques assez marquées avant la domestication (évolution des **perennes allogames** vers les annuelles **autogames** en particulier). Les domestications à partir des formes annuelles **autogames** ont eu lieu dans des zones centrale de genèse d'agricultures: au Mali (delta central du Niger), aux Indes et en Chine. En Afrique des zones marginales ont été bien décrites comme des centres de différenciation secondaire, en Guinée et en Sénégal. Des échanges comparables entre compartiments cultivés ont lieu en Asie du sud est (structure de passage **javanica** entre **indica** (Indes) et **japonica** (Chine du Nord) et en Afrique (création d'un compartiment spontané nouveau (*O. stapfii*) à partir des contacts **glaberrima-sativa** africain-asiatique). Indépendamment de la domestication, les formes spontanées ont été **évolutivement** organisées en un complexe **multispécifique** encore bien marqué et, postérieurement à la domestication, des formes spontanées éloignées génétiquement (*O. longistaminata*) ont été réintégrées dans le complexe.

C. LE COUPLAGE DES FORMES SAUVAGES ET DES FORMES CULTIVÉES

La domestication a créé un compartiment cultivé à partir de compartiments sauvages particuliers. Cette création s'est faite sans création de barrière reproductive a priori, par le seul jeu de la sélection des caractères favorisant la récolte et l'exploitation de la plante cultivée. L'accumulation de plusieurs gènes responsables du «syndrome de domestication» n'a pu acquiescer cependant une certaine stabilité (conduire à des déséquilibres **gamétiques** stables) qu'en réduisant les recombinaisons et en isolant suffisamment un compartiment cultivé.

Cet état de confrontation stationnaire de deux compartiments couplés est, en général, fonctionnel dans les zones d'origine répertoriées pour les plantes cultivées.

1. Les formes spontanées et les formes cultivées coexistent **sympatriquement** ou **parapatricement**.

2. les flux de gènes existent entre ces deux compartiments et sont contrôlés:

— d'une part par des barrières reproductives partielles génétiquement simples (haricot, riz, maïs), par des décalages de floraison (mil, maïs), par des niveaux de **pléidie** différents entre lesquels les flux sont récurrents et simples (pomme de terre, blé), par des modes de reproduction différents (autogamie, apomixie) réduisant les échanges (millet, riz, blé, pomme de terre, *Nicotiana*, *Panicum*)

— d'autre part, du fait de l'intervention du cultivateur qui exclut de sa semence les plantes n'ayant pas le phénotype cultivé mais qui tolère souvent la participation à la pollinisation des hybrides spontanés entre cultivés et sauvages.

3. Les formes back-cross et parfois F_2 issues des hybrides sauvages x cultivés peuvent avoir un phénotype cultivé tel que le cultivateur les réintègre dans sa variété au cours du choix de ses semences.

Cette situation assure la maintenance du compartiment cultivé pour son phénotype domestiqué tout en permettant de faire communiquer pour toutes les autres caractéristiques d'adaptation, les polymorphismes généraux entre sauvages et cultivés. Le cultivateur impose une sélection très stricte pour les caractères de domestication; les polymorphismes très anciennement stockés dans le compartiment spontané traduisent les adaptations très larges à l'écosystème (équilibre des diversités parasitaires, enregistrement de toutes les alternances climatiques, des diversités des sols...). Le flux de gènes, faible mais régulier, des formes spontanées aux formes cultivées maintient des distances génétiques d'ensemble négligeables; seules sont affichées les distances pour les gènes du « syndrome de domestication » (une très petite minorité de locus par rapport à l'ensemble des locus polymorphes). Les déséquilibres **gamétiques** (bilans des effets de sélection et de la réduction des flux de gènes et des recombinaisons) sont cependant assurés (d'où l'autonomie apparente des deux compartiments). Les flux de gènes probablement réalisés sont de l'ordre de 1‰.

Ce couplage permet aux variétés traditionnelles de ne pas perdre la rusticité ni le potentiel d'adaptation et de tolérance qu'elles doivent aux formes spontanées. Elles ont ainsi accès à une réserve génétique presque inépuisable. La sagesse séculaire des agriculteurs (transmises par mythes, croyances variées, imposées par la menace des famines ou fruit d'un certain bon sens) a maintenu ce couplage. Les formes spontanées réalisent à travers de grosses fluctuations d'effectifs dues souvent à des sélections fortes, l'ajustement de leur polymorphisme génétique au milieu; elles servent ainsi de relais à la **coévolution** des variétés traditionnelles et de l'écosystème. Les formes spontanées sont les véritables réalisateurs de l'adaptation large des variétés traditionnelles. On voit l'importance des enquêtes auprès des cultivateurs qui permettent d'identifier le plus précisément possible la réalité de ce couplage.

D. CONSERVATION — RESERVES

Quelques principes résultent naturellement de toutes les descriptions faites:

1. La planification des collectes doit tenir compte de l'organisation géographique de la dispersion du complexe d'espèces étudié. Une bonne prospection résulte d'une bonne connaissance et d'une bonne identification des zones centrales, marginales et des isolats. La découverte et l'échantillonnage des **microcentres** apporteront non seulement de la diversité génétique mais surtout des **clés biologiques**, propres aux complexes étudiés, qui *permettent l'entretien et la création par recombinaison de cette variabilité*. Les complexes d'espèces doivent être largement définis avec leurs règles de partition et d'échanges géniques entre compartiments.
2. L'analyse de la variabilité génétique ne peut se limiter aux différences morphologiques ou agronomiques affichées. Les outils de lecture de la variabilité cachée sont indispensables pour atteindre de grands potentiels de ressources génétiques.
3. L'identification et la collecte des formes sauvages couplées aux formes cultivées est une tâche fondamentale. La lecture de ce couplage impose

l'observation des **introgressions** sur le terrain (identification d'hybrides) et des enquêtes **ethnobotaniques** auprès des cultivateurs (quelle est leur stratégie de fabrication de semence, leur attitude vis-à-vis des hybrides sauvage x cultivé... ?)

4. Les conservations classiques (chambres froides, multiplications végétatives, cultures in vitro) et les collections en multiplication sexuée contrôlée sont deux systèmes gravement défectueux pour la maintenance des ressources génétiques. Les premières ne suivent pas la dynamique des transformations du biotope (particulièrement l'évolution des agresseurs) et ne sont peut être pas génétiquement stables, les secondes dérivent fortement et ne savent pas préserver les organisations les plus fonctionnelles des populations et des variétés traditionnelles.

La connaissance précise de l'organisation des zones centrales et l'identification de **microcentres** peuvent ouvrir la porte à des conservations dynamiques et efficaces, et même à des transferts originaux de polymorphisme adaptatif. Elles peuvent orienter les méthodes d'amélioration des plantes vers la recherche de structures **variétales** moins simplistes, plus stables et plus économiques. Les conservations dynamiques peuvent être le résultat de la mise en place de réserves en des points privilégiés des zones de diversité (conservation de plusieurs complexes simultanément dans le cadre d'agricultures traditionnelles protégées et largement financées). L'organisation d'un réseau de stations de conservation dynamique simulant des couplages **sauvagès** x cultivés en contrôlant les paramètres qui régissent la compartimentation et les flux de gènes peut être, souvent, plus réaliste. La détermination de ces paramètres et leur mesure constituent une tâche prioritaire des chercheurs travaillant dans le domaine des ressources génétiques.

VII. CENTRES D'ORIGINE COMME CENTRES DE DIVERSITÉ DES PARASITES

Les paragraphes précédents ont montré sur quelles bases il était possible d'aborder rationnellement l'étude de l'échantillonnage et de la différenciation des populations de plantes; ces données seront mises en pratique dans les chapitres suivants. Il reste cependant toute une information importante sur la différenciation des complexes d'espèces qui ne dépend pas seulement des génotypes des plantes étudiées: c'est tout la part concernant la relation avec cette composante de l'écosystème constituée par les populations d'autres espèces, en compétition ou parasites. Ces autres espèces peuvent être directement étudiées pour leur variabilité génétique en elle-même avec les méthodes que nous venons d'évoquer. Mais, certaines données exigent une attention et une méthodologie particulières, ce sont celles qui concernent les contrôles génétiques de la relation entre ces espèces et la plante cultivée étudiée: les relations hôtes-parasites (bactéries, champignons, virus, mycoplasmes...); insectes, oiseaux, chauve-souris (**pollinisateur**, consommateur, et élément de dissémination), plantes; les relations symbiotiques (légumineuses et **rhyzobium**, etc...).

Dans la conservation des ressources génétiques, ou dans les introductions en collection, il faudra assurer aussi l'entretien des *inoculum* de bactéries fixatrices d'azote, tenir compte de l'absence d'insectes *pollinisateurs* normalement *associés* aux plantes dans les centres d'origine (sans ces insectes les populations conservées n'auront plus la même structure reproductrice, elles passeront de *l'allogamie* à l'autogamie, ou même *acquériront* la stérilité pour les multiplications sexuées). Certaines multiplications végétatives d'organes spécialisés imposent aussi parfois la contribution de champignons associés.

Ces couplages positifs doivent donc être soigneusement préservés et analysés. Les couplages négatifs (parasitismes) doivent aussi retenir une attention toute particulière. La présentation des études appropriées font l'objet du présent paragraphe en utilisant le seul exemple de la relation plante-champignon pathogène. Nombre de situations sont transposables pour la relation avec l'insecte (phytophage ou parasite) avec l'oiseau (consommateur intelligent capable de déjouer les ruses du sélectionneur en changeant d'approche) mais les études génétiques sont beaucoup moins élaborées pour permettre une illustration complète des problèmes. Les relations *hôtes-parasites* dans le cas des maladies à virus, à mycoplasmes ou à bactéries peuvent être souvent bien comprises à travers le schéma plante-champignon mais possèdent un aspect particulier qu'il ne faut jamais négliger c'est leur intégration plus ou moins totale aux cellules de l'hôte qui leur confère une résistance particulière aux traitements physiques destinés à les éliminer. De là vient leur transmission particulièrement importante au cours des introductions malgré des désinfections soigneuses. Les traitements particuliers (*thermothérapie* sur bouturage in vitro, culture de méristème) peuvent être parfois efficaces mais souvent il faudra accepter d'échanger des graines au lieu de boutures (cas du manioc) quitte à perdre, du fait de la recombinaison génétique entraînée par la sexualité, l'exact génotype initial et à devoir le retrouver approximativement en criblant de larges descendance.

L'analyse de la relation hôte-parasite qui suivra est un des éléments primordiaux de l'étude des ressources génétiques car elle conditionne:

- *l'analyse du rôle des quarantaines* pour l'introduction des plantes collectées, et donc la planification des campagnes de prospection en intégrant cette composante,
- *la planification des prospections* et leur réalisation pour aider à rechercher des zones où des variétés, ou des populations, résistantes peuvent être découvertes,
- *l'organisation des évaluations* ou, dans certains cas, la possibilité d'inoculer systématiquement les plantes étudiées pour leur résistance dans un centre isolé des zones de culture disposant de collections bien répertoriées des races de parasites,
- la nécessité, quand, ce qui est le cas général, les inoculations artificielles ne sont pas possibles, de *distribuer largement les expériences d'évaluation* dans des écologies très variées (relais des évaluations agronomiques hiérarchisées assumées dans les lieux de sélection même),
- *la pratique des conservations*, et les surveillances indispensables:
 - pour éviter que des conservations dynamiques dérivent en perdant toute résistance génétique si par exemple les parcelles sont abusivement traitées ou que les parasites ont disparu,

- pour signaler la valeur des réservoirs massais qui auront été longuement confrontés à des populations de parasites donnés,
 - pour déterminer enfin des zones de réserves qui pourront être particulièrement efficaces pour protéger la dynamique des résistances.
- l'information prioritaire qu'attendent souvent les sélectionneurs d'une banque de gènes: possédez-vous des géniteurs résistant à tel parasite? éléments les plus **souvents** inscrits dans les listes de descripteurs.

La logique qu'il convient d'acquérir pour aborder ces problèmes s'établit à partir des études génétiques du parasitisme, virulence ou agressivité des parasites ici avec leurs schémas simples (Théories de FLOR et de VAN DER PLANCK) et leurs faiblesses.

Le développement des variétés résistantes aux maladies est un des objectifs prioritaires des sélectionneurs. Dans l'agriculture moderne, le déploiement de variétés hautement productives, génétiquement homogènes, implantées sur de grandes surfaces, entraîne inévitablement un accroissement des risques d'épidémie donc des pertes potentielles importantes. Le recours à la lutte chimique, onéreux et non exempt de danger aussi bien pour l'homme que pour l'environnement, ne résout que partiellement et à court terme les problèmes posés par les parasites et ravageurs. Dans le cas des cultures **vivières**, la sélection génétique constitue une voie rationnelle de lutte dans la mesure où l'application de produits pesticides ne peut être envisagée pour des raisons économiques et techniques évidentes.

La mise en **œuvre** d'un programme d'amélioration pour la résistance aux maladies exige la mobilisation d'un potentiel génétique large et diversifié afin de réunir toutes les sources possibles de résistance. Elle implique également la détermination de tous les caractères de pathogénie chez le parasite. L'exploration et l'exploitation des ressources végétales naturelles disponibles répond à cette double nécessité. A cet égard, il apparaît que les centres d'origine et de diversification des plantes présentent un intérêt tout particulier du fait d'une évolution vraisemblablement conjointe des plantes hôtes et de leurs pathogènes.

A. LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES NATURELLES ET LA RÉSISTANCE AUX MALADIES

Depuis les travaux de **VAVILOV**, il est largement admis que les centres d'origine et de diversification des plantes constituent les principales sources de résistance aux maladies. **LEPPIK** (1970) montre, en étudiant le cas des principales plantes cultivées, que la plupart des caractères de résistance actuellement connus et intégrés dans les cultivars modernes proviennent des espèces sauvages ou de variétés ancestrales. Corrélativement, la diversité des facteurs de résistance coïncide le plus souvent avec celle des caractères de pathogénie chez les parasites. En toute hypothèse, les aires d'origine sont vraisemblablement communes à la plante hôte et à ses parasites spécifiques. Il semble, d'après **HARLAN** (1976) que les conditions y sont réunies pour que s'établisse entre les populations hôtes et pathogènes un régime stationnaire de **co-évolution** équilibrée. Au cours

des multiples générations pendant lesquelles ils ont été en contact, l'hôte et le parasite se sont parallèlement et très largement diversifiés. Il est alors concevable que l'on retrouve encore au sein des populations naturelles la plus grande diversité des races du pathogène et des formes de résistance chez l'hôte.

Il reste également beaucoup à explorer parmi les cultivars primitifs existant dans les régions où la domestication s'est effectuée très lentement en dehors de l'influence des technologies modernes. Bien que l'équilibre initial ait été sans doute perturbé, ces cultivars ont pu conserver une bonne part de la variabilité génétique des plantes sauvages dont ils sont issus et avec lesquels les échanges géniques ne sont souvent pas complètement interrompus (ex. maïs-téosinte, HARLAN, 1975). L'Éthiopie et l'Inde constituent deux exemples de pays où se maintient une agriculture archaïque, dans laquelle il est encore possible de retrouver ce type de matériel végétal. Ainsi, parmi les collections originaires d'Éthiopie, il a été découvert la seule source de résistance actuellement connue au «Barley Yellow virus» qui cause de très graves dégâts aux cultures d'orge (QUALSET, 1975). Aux Indes, les récentes explorations des régions montagneuses du Nord Est ont permis de collecter un grand nombre de cultivars primitifs de riz parmi lesquels on retrouve des caractères de résistance aux principaux pathogènes de cette culture (FRANKEL, 1977).

S'il apparaît que, d'une manière générale, la diversité génétique du pathogène est en correspondance avec celle de la plante cultivée, il existe cependant des cas où ce parallélisme ne se retrouve pas.

Chez la pomme de terre, on connaît deux centres d'origine distincts qui sont: les Hauts plateaux du Mexique pour le groupe des *Solanum demissum* et les Andes bolivienne et péruvienne pour les *Solanum tuberosum*. Cette dernière espèce, qui est à l'origine de nos cultivars modernes, s'est diversifiée puis a été domestiquée en dehors de la présence du *Phytophthora infestans*, agent pathogène du mildiou, dont l'aire d'origine correspond à celles des *Solanum demissum*. Les facteurs de résistance dont *Solanum tuberosum* est totalement dépourvue ont été retrouvés chez *S. demissum*.

Dans le cas des champignons pathogènes agents des rouilles, il existe un certain nombre d'espèces dont le cycle biologique complet s'effectue sur deux hôtes distincts. L'absence de l'hôte intermédiaire dans l'aire d'origine de l'hôte principal entraîne l'absence de reproduction sexuée chez le pathogène et par conséquent la suppression d'une importante source de variabilité pour les caractères de pathogénie. Cette situation se rencontre en Israël où le *Thalictrum*, hôte intermédiaire de la rouille noire du blé *Puccinia recondita* n'existe pas (WATSON, 1970).

Il y a sans doute d'autres exemples où, pour des raisons moins évidentes, la diversification génétique de l'hôte et celle du parasite ne coïncident apparemment pas. A cet égard le cas du couple caféier-rouille orange est significatif. Bien que le centre d'origine de la rouille du caféier *Hemileia vastatrix* demeure inconnu, il est largement admis que celui-ci recouvre l'aire de son hôte, c'est-à-dire le continent africain, et plus précisément la partie centre-orientale qui constitue le centre de diversification le plus important des *Eucosmea*. Or, l'étude de la répartition géographique des différentes races de la rouille montre que l'Inde recèle le plus grand nombre

de races biologiques du champignon (GOUJON, 1971), beaucoup plus que l'Éthiopie, l'Ouganda ou le Kenya. Plusieurs raisons peuvent être à l'origine de cette situation dont deux nous paraissent essentielles.

D'une part les connaissances relatives aux races de rouilles présentes sur les caféiers spontanés sont extrêmement faibles parce que la prospection n'a jamais été effectuée de façon systématique. Nos connaissances actuelles sur la diversité génétique du parasite en Afrique ne sont donc qu'un reflet très partiel de la réalité. Ceci est une situation très générale sur la méconnaissance du parasitisme dans les populations de plantes spontanées.

D'autre part, la diversité des races de la rouille observée aux Indes peut s'expliquer par le fait qu'il s'agit du seul pays, si l'on excepte l'île Bourbon et l'île Maurice, où le *Coffea arabica* ait été introduit directement d'Éthiopie, son pays d'origine. On y retrouve sans doute une part de la très grande diversité génétique du caféier éthiopien.

Ainsi, il est important de considérer que les centres d'origine ou de diversification des plantes ne constituent pas toujours la source de toute la diversité génétique chez le parasite.

Dans la pratique, l'identification puis l'introduction de nouveaux gènes de résistance dans les espèces cultivées sont des procédures qui nécessitent une parfaite connaissance des relations génétiques unissant la plante hôte et ses pathogènes. Cette connaissance a énormément progressé depuis que les hypothèses sur les interactions hôte-parasite émises par FISCHER et GAUDMANN (1929) ont trouvé une première confirmation dans les travaux de FLOR (1956) sur la rouille du lin. Les résultats de FLOR montrent l'existence d'une correspondance gène pour gène entre la résistance de la plante et la virulence du pathogène. Cet auteur considère que des systèmes génétiques complémentaires gouvernent le déterminisme des relations *Linum — Melampsora lini*. A chaque gène de résistance de l'hôte le parasite se montre capable d'opposer un gène de virulence spécifique.

Depuis ces travaux, le système du gène pour gène a été expérimentalement mis en évidence chez de nombreux complexes hôtes-parasites qui impliquent surtout des champignons mais également des nématodes, des insectes et des virus (tableau 3).

Toutes les études conduites sur la sélection pour la résistance aux maladies reposent désormais sur l'analyse préalable des interactions génétiques hôtes-pathogènes dont nous allons définir les principaux aspects.

B. LES INTERACTIONS GÉNÉTIQUES HÔTE-PATHOGENE

Trois composantes essentielles interviennent dans le déroulement du processus parasitaire: le génotype de l'hôte et celui du parasite dont dépendent les mécanismes de résistance et de pathogénie, ainsi que l'environnement dont les effets agissent directement sur l'évolution de la maladie. Nous allons porter tout particulièrement notre attention sur les deux premiers termes de cette trilogie.

TABLEAU 3

Complexes hôte-parasite dans lesquels le système du gène pour gène a été mis en évidence (extrait de FLOR, 1971 et SIDHU, 1975).

Plante hôte	Pathogène*
Avena	C. <i>Helminthosporium victoriae</i>
Avena	C. <i>Puccinia graminis avenae</i>
Avena	C. <i>Ustilago avenae</i>
Coffea	C. <i>Hemileia vastatrix</i>
Gossypium	B. <i>Xanthomonas malvacearum</i>
Helianthus	C. <i>Puccinia helianthi</i>
Hordeum	C. <i>Erysiphe graminis hordei</i>
Hordeum	N. <i>Heterodera avenae</i>
Hordeum	C. <i>Ustilago hordei</i>
Linum	C. <i>Melampsora lini</i>
Lycopersicon	C. <i>Uredosporium fulvum</i>
Malus	C. <i>Venturia inaequalis</i>
Oryza	C. <i>Pyricularia oryzae</i>
Phaseolus	C. <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>
Phaseolus	V. <i>Bean common mosaic virus</i>
Solanum	N. <i>Heterodera rostochiensis</i>
Solanum	C. <i>Phytophthora infestans</i>
Solanum	C. <i>Synchytrium endobioticum</i>
Triticum	C. <i>Erysiphe graminis tritici</i>
Triticum	I. <i>Mayetiola destructor</i>
Triticum	C. <i>Puccinia graminis tritici</i>
Triticum	C. <i>Puccinia recondita</i>
Triticum	C. <i>Puccinia sorghi</i>
Triticum	C. <i>Puccinia striiformis</i>
Triticum	C. <i>Tilletia caries</i>
Triticum	C. <i>Tilletia controversa</i>
Triticum	C. <i>Ustilago tritici</i>

*B = bactérie; C = champignon; I = insecte; N = nématode; V= virus;

1. Définitions

Les définitions qui vont suivre sont en grande partie empruntées à VAN DER PLANK (1968) qui a très largement développé le concept d'interaction hôte-parasite.

Considérons différentes variétés d'une même plante confrontées à plusieurs souches d'un parasite et placées dans des conditions favorables au développement de la maladie. Schématiquement deux situations se présentent: ou bien toutes les souches du parasite sont pathogènes à l'égard de toutes les variétés de l'hôte ou bien chaque souche n'attaque que certaines variétés et pas d'autres.

Dans le premier cas, la résistance opposée par les variétés se traduit par des différences dans la gravité des symptômes. Elle est dite horizontale ou non spécifique. La gravité des lésions subies par l'hôte mesure l'agressivité du pathogène.

Dans le deuxième cas, la résistance se traduit par une réaction de quasi tout ou rien. Elle est verticale et s'oppose à la virulence du parasite. La résistance verticale implique l'existence d'une interaction différentielle entre les variétés de l'hôte et les races ou **pathotypes** du parasite du fait de la compatibilité entre certains génotypes hôtes avec certains génotypes pathogènes. Il n'y a pas d'interaction différentielle dans le cas du système résistance horizontale -agressivité.

2. La résistance verticale

FLOR (1955) a mis en évidence la relation du gène pour gène en étudiant le déterminisme génétique du pouvoir pathogène de *Melampsora lini*. Dans les descendance F₂ d'un croisement entre une race virulente et une race **avirulente** pour une variété de lin possédant un gène de résistance, les ségrégations pour la virulence sont **monofactorielles**.

Sur des variétés possédant 2, 3 ou 4 gènes de résistance, les ségrégations en F₂ du pathogène deviennent bi, tri ou **tétrafactorielles**. Il apparaît ainsi que, pour chaque gène qui conditionne la résistance chez l'hôte, il existe un gène de virulence correspondant chez le parasite. La spécificité parasitaire repose sur l'interaction étroite, gène pour gène, entre la plante et le pathogène. Ces gènes peuvent correspondre aussi bien à des séries **multialléliques** qu'à des loci différents.

Prenons l'exemple du couple *Solanum tuberosum* — *Phytophthora infestans* pour mieux comprendre le fonctionnement du système. Toutes les variétés dérivées de *S. tuberosum* ne possèdent aucun gène de résistance verticale R (génotype r) et se montrent sensibles à toutes les races du mildiou. Les gènes R proviennent de l'espèce sauvage *S. demissum* et confèrent la résistance à toutes les races qui ne possèdent pas les gènes de virulences correspondants. Par convention les variétés possédant R₁ sont résistantes aux races (0), (2), (3), (2, 3) etc... mais sensibles aux races (1), (1,2), (1,2,3), etc...

De cette façon, BLACK et al. (1953) ont dressé un tableau de correspondance entre variétés de pommes de terre et races du mildiou qui constitue une référence, au niveau international, pour la désignation des caractères de résistance chez la pomme de terre (tableau 4).

En 1966, MALCOLMSON et BLACK évaluent à 9 le nombre de gènes R identifiés ce qui correspond en théorie à $2^9 = 512$ races de parasites. A cette date, la race possédant les 9 gènes de virulence, n'était pas encore identifiée mais la plupart des races plus simples étaient connues.

3. Les effets de la résistance verticale sur le développement de la maladie

Nous allons analyser quelques unes des particularités de la résistance verticale dans son utilisation au champ.

En règle générale, pour les pathogènes tels que *Phytophthora infestans* ou *Puccinia graminis* qui provoquent des épidémies explosives, l'introduction d'un gène de résistance verticale a pour effet de retarder le déclenchement de l'épidémie.

Au niveau d'un champ, la population pathogène n'est pas homogène. Parmi les **pathotypes** en présence, ceux qui étaient virulents à l'égard des variétés précédemment cultivées sont les plus abondants du fait de leur prolifération sur les plantes sensibles. L'introduction d'une variété porteuse d'un nouveau gène R la met donc à l'abri d'une attaque massive et précoce. Si le **pathotype** capable de surmonter la résistance est présent dans la population pathogène il va s'installer progressivement sur les plantes et l'épidémie se déclenche lorsque le taux d'**inoculum** aura atteint un certain seuil. Le processus infectieux sera donc plus lent à se développer d'où le retard dans l'apparition de l'épidémie. Une fois la résistance surmontée, l'épidémie se développera de la même façon que sur les variétés précédentes.

VAN DER PLANK (1968) donne une illustration du processus en analysant un exemple hypothétique se rapportant au mildiou de la pomme de terre. Deux variétés cultivées dans des champs contigus, l'une sensible et l'autre pourvue d'un gène R de résistance verticale, sont confrontées à une attaque de mildiou. Il est supposé que seulement 1% des spores de la population pathogène possède le gène de virulence correspondant au gène R de la variété résistante. Si la vitesse d'infection est telle que la maladie augmente 100 fois en 10 jours dans les premiers stades de l'épidémie (augmentation qui peut se mesurer par exemple par le nombre de plants atteints) celle-ci sera donc retardée de 10 jours sur la variété résistante (figure 8).

En règle générale, le retard est égal au temps qu'il faut à la maladie pour se développer du niveau d'où elle est partie sur la variété résistante au niveau d'où elle est partie sur la variété sensible.

TABLEAU 4

Système de désignation des relations entre gènes de résistance et races de *Phytophthora infestans* dans le cas du couple Pomme de terre-Mildiou (BLACK et al. 1953). Extrait de VAN DER PLANK (1968).

Races du parasite	(0)	(¹)	(²)	(3)	(^{1,2})	(^{1,3})	(2,3)	(^{1,2,3})
Phénotypes hôte								
R ₁	S	S	S	S	S	S	S	S
R ₂	R	R	S	R	S	R	S	S
R ₃	R	R	R	S	R	S	S	S
R ₁ R ₂	R	R	R	R	S	R	R	S
R ₁ R ₃	R	R	R	R	R	S	R	S
R ₂ R ₃	R	R	R	R	R	R	S	S
R ₁ R ₂ R ₃	R	R	R	R	R	R	R	S

Le phénotype transcrit dans cette colonne est l'expression simplifiée du génome où les caractères de résistance correspondent aux allèles dominants:

r correspond au génotype r₁, r₂, r₃

R₁ correspond au R₁, R₂, R₃...

R₁R₂ correspond à R₁, R₂, R₃...

etc...

R = résistant

S = sensible

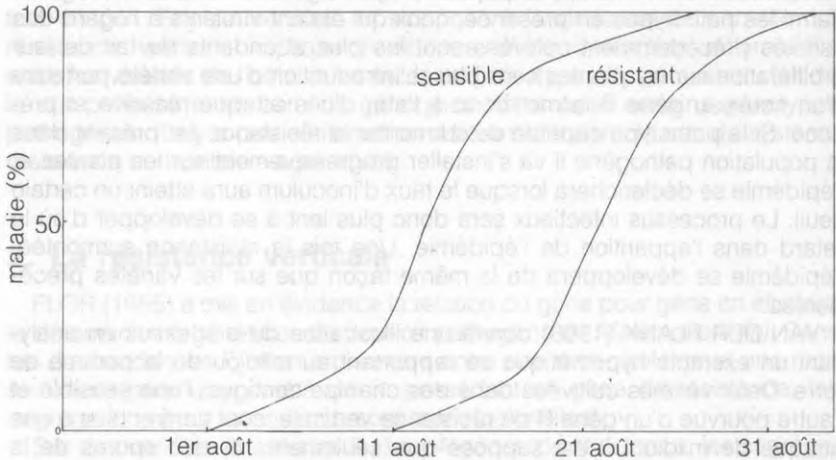


Fig. 8: Effet de la résistance verticale chez la pomme de terre sur le développement d'une épidémie de mildiou. Les courbes montrent l'évolution de la maladie sur 2 variétés, l'une sensible, l'autre résistante (d'après VAN DER PLANK, 1968).

TOXOPEUS (1956) a effectué des relevés au cours de l'année 1955 en Allemagne. Les variétés dépourvues de gène R ont montré les premiers symptômes de mildiou début juillet. Dans les variétés dotées du gène R₁ l'épidémie a commencé 1 mois plus tard, puis 15 jours après dans les variétés pourvues des gènes R₁ et R₃. Ces chiffres montrent l'effet bénéfique des gènes R où il est bien évident que plus l'attaque est tardive, plus son incidence sur la récolte sera faible.

Une condition apparaît cependant essentielle pour que l'effet de retard soit significatif: il est nécessaire que les races virulentes à l'égard du ou des gènes de résistance introduits soient peu fréquentes dans la population parasite initiale. Ce problème qui concerne la structure des populations pathogènes et la fréquence des différentes races qui la composent fait intervenir les notions de *variabilité* des pathogènes et de leur évolution génétique en fonction des différents facteurs de sélection.

4. La résistance verticale et la sélection stabilisatrice

a. *Cas des parasites obligatoires.* Les parasites obligatoires sont incapables de se développer en dehors de la plante hôte. Lors d'une épidémie, ils se propagent par l'intermédiaire des plantes sensibles. L'introduction d'une variété résistante implique, dans ces conditions, le fonctionnement d'un système à trois composantes = hôte émetteur — hôte récepteur — parasite. La variété introduite sera effectivement résistante si l'inoculum qu'elle reçoit provient d'une variété différente c'est-à-dire si le pathogène ne porte pas le gène de virulence correspondant. L'apparition d'un nouveau génotype hôte entraîne une modification de l'équilibre qui s'était établi entre la plante et le pathogène. La pression ainsi créée se traduit par la sélection de mutants virulents à l'égard de la variété résistante. Cette

faculté d'adaptation des parasites aux modifications de l'environnement hôte dépend essentiellement du niveau d'hétérogénéité génétique de la population pathogène entretenue, elle-même liée à la variabilité des individus. Celle-ci est entretenue grâce à la reproduction sexuelle, à l'intervention de mécanismes **parasexuels** et aux mutations qui interviennent au cours du cycle biologique du pathogène.

Dès que le ou les gènes de virulence apparaissent à une fréquence suffisante dans la population parasite, la résistance est surmontée. Ces mécanismes d'adaptation du pathogène mettent en évidence un des inconvénients majeurs de la résistance verticale. Bien qu'elle soit absolue c'est-à-dire qu'elle confère l'immunité, elle n'apparaît pas de durée illimitée. Cela a conduit fréquemment à des désastres lorsque des variétés porteuses des gènes de résistance verticale ont été très largement diffusées. Il semble donc que les sélectionneurs soient voués à une perpétuelle fuite en avant dans la recherche de nouveaux facteurs de résistance.

Ceci n'est que partiellement vrai car il a été montré en particulier dans le cas du couple *Phytophthora infestans*-*Solanum tuberosum* que les races virulentes à l'égard de certains gènes de résistance restent rares malgré la pression de sélection. Cette particularité que VAN DER PLANK (1968) a largement analysée repose sur le fait que les races du pathogène qui accumulent des gènes de virulence inutiles sont moins aptes à survivre. C'est la sélection stabilisatrice ou sélection disruptive dont les effets s'opposent à la pression de sélection. Elle opère en faveur des races du pathogène dépourvues de virulence inutile.

Bien qu'il ne s'agisse pas d'un parasite strict, *Phytophthora infestans* est très étroitement lié à son hôte et peut être considéré comme tel en termes d'épidémiologie. Lorsqu'il a atteint l'Europe, vers le milieu du 19^{ème} siècle, les *Solanum tuberosum* cultivées ne possédaient pas de gène de résistance verticale. Des attaques très sévères ont entraîné des pertes de récolte pratiquement totales. Les premiers croisements réalisés avec *Solanum demissum* ont permis d'incorporer un premier gène R₁ de résistance dans les variétés cultivées. La pression de sélection qui a résulté de la très large diffusion de ce gène s'est traduite par l'apparition de la race (1) et la résistance a été surmontée. Par la suite, les gènes R₂ et R₃ ont été sélectionnés. Les gènes de virulence correspondant sont apparus dans la population parasite mais ils sont restés relativement rares. Les données de SCHICK et al. (1958) illustrent parfaitement les effets de la sélection stabilisatrice. Les auteurs ont pratiqué 209 isolements au cours de la même saison sur des variétés dépourvues de gènes R. En fréquence, ils obtiennent les races suivantes: 72% des isolements appartiennent aux races (0) et (4)* dépourvues de gènes de virulence spécifiques aux gènes R de résistance, 27% correspondent aux races (1) et (1,4), (2), (2,4), etc..., un gène de virulence effectif et 0,8% pour les races avec 2 gènes de virulence. Les races plus complexes (1, 2, 3) (1, 2, 3, 4) n'ont pas été trouvées. D'après VAN DER PLANK, la tendance est manifeste: les races possédant des gènes de virulence non nécessaires sont moins abondantes et peuvent être présumées de ce fait moins aptes à survivre.

*La race (4) du mildiou est considérée comme pratiquement dépourvue de virulence, le gène R₄ contre lequel elle est spécifique étant un gène très faible.

Ces observations effectuées en Europe après de nombreuses années de sélection *variétale* ne sont *pàs* le fait d'une situation particulière. L'inventaire des races de *Phytophthora infestans* existant au Mexique, dans l'aire d'origine du parasite, sur un clone de *Solanum demissum* dépourvu de gène R et sur des cultivars de *S. tuberosum*, confirme que les races les plus abondantes sont celles qui n'ont pas de virulence superflue (GRAHAM et al. 1959).

Il faut retenir de ces notions sur les interaction entre population hôte et population pathogène que:

— d'une part, l'introduction d'un nouveau gène de résistance entraîne un déséquilibre qui favorise la sélection des races pourvues de gènes de virulence correspondants. C'est la pression de sélection.

— D'autre part, le retrait d'un caractère de résistance donné ou du gène de résistance, entraîne la disparition, ou tout au moins la raréfaction, des races virulentes correspondantes dans la population parasite qui tend à retrouver son équilibre antérieur. La sélection stabilisatrice opère en faveur de cet équilibre. On peut la considérer comme la résultante d'une quantité d'actions indéterminées conduisant à la création d'un polymorphisme dans lequel les races complexes possédant des gènes de virulence non nécessaires sont rares. Les gènes de résistance verticale sont forts si les races complémentaires sont moins aptes que les autres races à survivre en l'absence de ces gènes.

b. *Cas des parasites non obligatoires.* Les parasites non obligatoires sont ceux qui possèdent dans leur cycle biologique une phase *saprophytique* c'est-à-dire une longue période de survie en dehors de l'hôte. Dans ce cas, c'est l'ensemble milieu *saprophytique* — hôte — pathogène qui remplace le système hôte — hôte — pathogène, au cours du développement de l'épidémie. La source extérieure de l'inoculum est le sol ou les résidus de récolte ou l'endroit quelconque où le *phatogène* passe sa vie *saprophytique*. Dans un tel système chez les plantes annuelles, un seul génotype devrait suffire à conférer une résistance verticale stable. La sélection stabilisatrice agit également à l'encontre des races pourvues de caractères de virulence superflus et qui sont ainsi maintenues à une fréquence faible durant la phase *saprophytique*.

Prenons l'exemple du flétrissement *fusarien* de la tomate dû à un champignon du sol *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. L'introduction dans les sélections du gène 1, qui confère la résistance à la race 1, n'a pas entraîné l'apparition généralisée de la race 2 capable de le surmonter. Si la pression de sélection a été forte, il semble que la sélection stabilisatrice a été plus importante, puisqu'elle a permis de maintenir dans le sol la race 2 à un niveau très faible malgré une large diffusion des variétés pourvues du gène 1. D'après VAN DER PLANK (1968) il semble même que le fait de surmonter les gènes de résistance forts entraîne chez les parasites non obligatoires la perte d'une partie de l'aptitude à la vie *saprophytique*. C'est ce que laisse supposer l'exemple de *Pseudomonas solanacearum*, bactérie pathogène du bananier. Celui-ci est résistant à la race 1 de la bactérie qui est très largement répandue dans les régions tropicales et subtropicales et qui attaque principalement les Solanacées. Mais il est sensible à la race 2 qui est en fait un ensemble composite de plusieurs souches. Il a été montré que toutes les souches appartenant à la race 2 sont beaucoup moins aptes à la vie *saprophytique* et ne sont plus capables d'infecter les hôtes de la

race 1. Parmi ces souches, la plus pathogène à l'égard du bananier présente, de plus, des exigences nutritionnelles particulières qui la condamnent pratiquement au parasitisme strict.

5. Gestion de la résistance verticale en sélection végétale

Dans la pratique, il convient de retenir les caractéristiques principales de la résistance verticale. Du fait de l'étroite spécificité qui la relie au parasite, elle est la plus aisée à mettre en évidence. De nature mono ou **oligogénique**, la résistance verticale est également et relativement facile à introduire dans les espèces cultivées à partir des espèces sauvages ou des cultivars primitifs, si le ou les gènes ne sont pas liés à des caractères défavorables.

L'essentiel de la lutte consiste surtout à répartir les gènes de résistance entre les différentes variétés cultivées pour permettre à la sélection stabilisatrice de jouer convenablement. Dans le cas des parasites du sol, non obligatoire, un temps de rotation au niveau du champ dépendant de la cinétique du champignon, permettra d'assurer la stabilité de la résistance. Pour ce qui concerne les parasites stricts, la répartition des variétés devra se faire, dans un espace géographique déterminé, principalement en fonction de la dissémination du parasite. Nous avons vu que l'utilisation d'un seul gène de résistance puis sa très large diffusion pouvaient conduire à des catastrophes car la pression de sélection est telle que la résistance est rapidement surmontée par la réapparition de la virulence correspondante. Deux techniques sont le plus souvent préconisées pour éviter l'érosion rapide des gènes de résistance. La première suggérée par PERSON (1967) consiste à introduire dans le même génotype deux ou trois gènes en combinaison puis de renouveler régulièrement ces gènes pour en sauvegarder l'efficacité, ce qui revient à renouveler les variétés. Ce système présente des inconvénients liés à la difficulté d'introduire plusieurs gènes en combinaison dans le même individu et surtout exige de disposer d'un nombre important de gènes de résistance verticale forts.

VAN DER PLANK (1968) propose la création de variétés composites ou **variétés multilignes**. Celles-ci consistent en un mélange de **lignées composantes**, identiques par tous les caractères sauf pour les gènes de résistance qu'elles portent, chacune d'elles portant un seul gène. La prolifération du parasite est rendue extrêmement difficile par le fait qu'il est confronté dans un espace géographique restreint à plusieurs résistances. Par ailleurs, la sélection stabilisatrice agit pleinement puisque chaque type de plante ne possède qu'un seul gène de résistance. Le système s'oppose ainsi à la prolifération des races virulentes très défavorisées par leurs gènes inutiles.

6. La résistance horizontale

Elle se distingue de la résistance verticale essentiellement parce qu'elle ne confère pas de protection spécifique à une race déterminée de parasite. En absence d'interaction différentielle variété hôte — race du pathogène, cette résistance se traduit par un certain degré de tolérance à l'agression du parasite. Ses effets sont notables à chaque phase du processus **infec-**

tieux : réduction de la quantité d'inoculum, allongement de la phase de latence, ralentissement de la progression du parasite dans les tissus de l'hôte, sporulation plus faible. La résistance horizontale présente donc un caractère quantitatif et se révèle stable dans le temps, car non sujette aux variations de virulence du pathogène. Quel que soit son niveau, elle agit à l'égard de toutes les races de pathogènes au sens virulence-résistance verticale.

L'expérience montre qu'elle est le plus souvent de nature polygénique. La complexité des mécanismes génétiques mis en jeu et le fait qu'elle soit partielle expliquent que cette résistance ait été longtemps ignorée dans la pratique de la sélection variétale.

a. *Mise en évidence de la résistance horizontale.* Plusieurs systèmes hôte — pathogène ont fait l'objet d'études relatives à la résistance partielle ou résistance au champ (selon l'expression utilisée par de nombreux auteurs). Parmi les principaux on peut citer le cas de la pomme de terre et du mildiou (ULLRICH, 1976), du maïs et de la rouille *Puccinia sorghi* (HOCKER, 1969) ou encore de l'orge et de la rouille *Puccinia hordei* (CLIFFORD, 1972).

VAN DER PLANK (1968) a analysé le comportement de deux variétés de pomme de terre dépourvues de gènes de résistance R = *Kathadim* et *Capella*. Les observations se limitent à la réaction des parties aériennes à une attaque de mildiou. Dans les conditions favorables à la maladie, *Kathadim* est très fortement attaquée et succombe rapidement. Dans les mêmes conditions, la maladie se développe plus lentement sur *Capella*, le champignon fructifie moins abondamment, le feuillage et les tiges succombent tardivement. En l'absence de gène R il apparaît que des différences nettes permettent de distinguer le comportement des deux variétés à l'égard du *Phytophthora infestans*. *Capella* possède une résistance horizontale plus élevée que *Kathadim* bien que toutes deux soient sensibles au mildiou car dépourvues de résistance verticale.

b. *Mise en évidence de l'agressivité.* Aux Etats-Unis, WELLMAN et BLAISDELL (1940) ont étudié 28 isolats de *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* pour leur comportement pathogène à l'égard de deux variétés de tomates *Marglobe* et *Bonny Best*. Les isolats ont été regroupés suivant leurs caractères morphologiques en culture in vitro. Ce regroupement effectué par les auteurs pour la commodité de l'expérimentation permet de distinguer aisément les différents types pathogènes puisqu'il apparaît que les isolats présentent une grande homogénéité de comportement à l'intérieur d'un même groupe morphologique.

L'intensité des symptômes est évaluée selon une échelle de gravité allant de 0 (immunité) à 15 (mort de la plante).

TABLEAU 5:

Comportement parasitaire de 28 isolats de *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopercici* à l'égard de deux variétés de tomate (d'après WELLMAN et BLAISDELL, 1940, extrait de Van der PLANK, 1968).

Groupes d'isolats selon leurs caractères morphologiques (a)	Variétés Bonny Best (b)	Variétés Marglobe (b)
Complètement dressé	10,4	
Dressé avec sclérote	8,7	3
Légèrement dressé	8,3	45
Légèrement rampant	6,3	1
Rampant	4,7	3

a) le principal critère morphologique utilisé pour caractériser les souches est la forme du mycélium aérien, en culture sur milieu artificiel

b) les valeurs d'intensité des symptômes correspondent à la moyenne de plusieurs répétitions.

Les données rassemblées dans le tableau 5 montrent une variation continue des symptômes. Celle-ci va dans le même sens sur les deux variétés de tomate testées établissant une hiérarchie des souches les moins agressives aux souches les plus agressives. Ce tableau montre également que Marglobe présente une résistance horizontale plus élevée que Bonny Best. Aucune interaction différentielle n'a été observée entre races du pathogène et variétés de l'hôte, mais les isolats se sont classés par ordre croissant suivant la gravité des symptômes qu'ils ont provoqués. Ce test met en évidence les différents niveaux d'agressivité des souches pathogènes.

7. Principales caractéristiques de la résistance horizontale

Nous avons vu, lors de l'étude sur les effets de la résistance que celle-ci retarde le déclenchement de l'épidémie. Selon la règle générale proposée par VAN DER PLANK (1968) la résistance horizontale ralentit la progression de l'épidémie lorsque celle-ci a commencé. Cet effet est directement lié au niveau de tolérance de la plante face à l'agression du pathogène. Il peut se traduire par un allongement de la période de latence, un ralentissement de la progression du parasite dans les tissus hôtes, une réduction de la sporulation, etc...

L'exemple suivant illustre bien les effets de la résistance horizontale sur le développement d'une épidémie de mildiou de la pomme de terre.

Les progrès de la maladie ont été suivis en Hollande au cours de l'année 1953 sur 117 champs contenant 3 variétés de pommes de terre: Bintje, Eigenheimer et Voran (fig. 9).

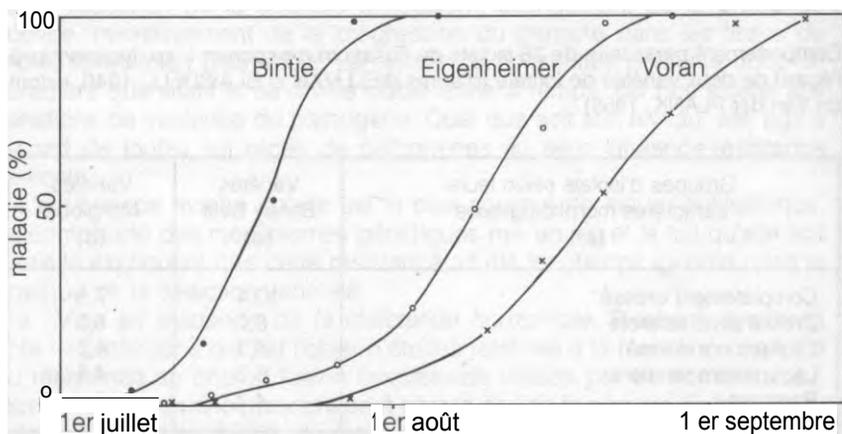


Fig. 9: Effet de la résistance horizontale chez la pomme de terre sur le développement d'une épidémie de mildiou en Hollande. Comportement de 3 variétés dans 117 champs au cours de l'année 1953 (extrait de VAN DER PLANK, 1968).

Aucune des 3 variétés observées ne possède de gène R de résistance verticale. On constate que sur la variété la plus sensible, Bintje, le mildiou s'est développé très rapidement jusqu'à détruire pratiquement tous les champs de cette variété un mois après le début de l'épidémie. A l'opposé, la variété Voran s'est montrée beaucoup plus tolérante puisqu'il a fallu attendre le mois de septembre pour constater la destruction des champs, alors que l'épidémie s'était déclenchée sur les 3 variétés étudiées à la même époque. Eigenheimer s'est comportée de façon intermédiaire.

Pour ce qui concerne les principales caractéristiques de la résistance horizontale, nous emprunterons à ROBINSON (1973) l'essentiel des remarques qui vont suivre. D'après cet auteur, deux caractéristiques principales s'attachent à ce type de résistance: elle est universelle et elle est permanente.

— On peut considérer qu'elle est universelle si on examine les situations extrêmes. Il n'existe pas, à proprement parler, de sensibilité absolue. Il est vraisemblable en effet que chaque plante, même si elle est sensible en terme d'agriculture, possède un fond de résistance, celui qui apparaît après que la résistance verticale ait été surmontée. On l'a vu chez la pomme de terre ou les variétés sans gène R sont quand même capables d'exprimer une certaine résistance à la maladie ne serait-ce qu'en subissant plus ou moins rapidement ses effets destructeurs.

Par contre, la résistance absolue existe si l'on considère les espèces au sens large. ROBINSON constate, en effet, que si le *Phytophthora infestans* est capable d'attaquer une centaine d'espèces du genre *Solanum*, il reste encore plus de 1.000 espèces dans ce genre qui possèdent une résistance absolue au parasite. D'autre part, il est une autre forme de résistance que l'on appelle la fausse résistance et qui confère une protection absolue contre l'agresseur avant le contact de celui-ci avec la plante. Ce type de résistance est le plus souvent lié à des caractères morphologiques: épaisseur de la cuticule, présence de poils à la surface des feuilles, où dans le cas de certaines variétés d'orge une morphologie florale particulière qui assure une protection totale à l'égard du charbon *Ustilago nuda*. En termes

d'interactions hôte — pathogène cette résistance peut être assimilée à une résistance de type horizontale puisque les systèmes géniques gouvernant les caractères morphologiques de la plante sont totalement indépendants de ceux gouvernant le pouvoir pathogène chez le parasite.

— La résistance horizontale est permanente dans le temps, comme on peut le constater de ce qui précède, essentiellement parce qu'elle est indépendante (relativement) des modifications génétiques intervenant dans la population pathogène au niveau des caractères de virulence. En l'absence d'interactions *différencielles* races du parasite — variété de l'hôte, les systèmes géniques complexes qui déterminent son expression lui assurent sa stabilité. Cela ne préjuge pas cependant des variations qui peuvent affecter le niveau de résistance horizontale, celle-ci pouvant être affaiblie par les phénomènes d'érosion.

Ces mécanismes d'érosion sont bien connus et peuvent résulter d'une sélection intensive pour la résistance verticale. C'est le cas de la pomme de terre. Depuis la découverte des gènes de résistance R chez *Solanum demissum*, les croisements ont été principalement orientés vers le transfert de ces gènes. La résistance verticale, disponible sous une forme *monogénique*, d'emploi facile et totalement efficace pendant les premières années masquait alors la résistance horizontale. La sélection s'est effectuée sans tenir compte de celle-ci de telle sorte qu'elle a été progressivement diluée au cours des multiples croisements *effectués*. Ce processus d'érosion est appelé « effet *Vertifolia* » du nom de la variété de pomme de terre chez laquelle il a été particulièrement remarqué (VAN DER PLANK, 1968).

La perte de résistance horizontale peut aussi résulter de l'évolution séparée de la plante et du parasite ou d'une longue période sans contact. Quand la rouille américaine *Puccinia polysora* a atteint l'Afrique en 1949, les maïs locaux, introduits d'Amérique par les Portugais, étaient restés pendant plusieurs siècles à l'écart de la maladie. L'absence de contact a vraisemblablement entraîné une perte des gènes par un effet de dérive, ceux-ci étant devenus neutres en l'absence de pression exercée par le parasite. La résistance horizontale s'est trouvée très affaiblie et les dégâts causés par le parasite lors de son introduction ont été considérables. Cependant, un bon niveau de tolérance a été très vite restauré à partir des plantes rescapées. Les gènes existaient donc dans la population hôte mais à une fréquence trop faible pour permettre une complète expression de la résistance. Cet exemple montre que la résistance horizontale peut être accumulée rapidement par fécondation croisée, sous l'effet de la pression de sélection, pourvu que la population de départ soit hétérogène et repose sur une base génétique suffisamment large.

En conclusion, s'il apparaît que la résistance horizontale présente de nombreux caractères intéressants, il ne faut pas en négliger les inconvénients. Sa nature polygénique constitue un handicap certain pour la sélection et le niveau de protection qu'elle assure n'est pas toujours satisfaisant. De plus, elle est souvent difficile à évaluer. Chez les plantes où la résistance verticale est connue, il faut chercher à renforcer la résistance horizontale. La combinaison des deux types de résistance est sans doute souhaitable et peut être très efficace dans la mesure où les gènes de résistance verticale sont employés avec discernement afin d'assurer leur fiabilité.

8. Critique des concepts: résistance verticale — résistance horizontale

Les données qui précèdent ont permis de définir de façon succincte une approche théorique des mécanismes qui interviennent dans les relations entre hôte et pathogène. Les hypothèses de VAN DER PLANK sur l'existence de deux types de résistance: horizontale et verticale permettent d'interpréter bon nombre d'observations recueillies par généticiens et phytopathologistes. Mais elles mettent en opposition, de façon abrupte, deux formes apparemment antagonistes de l'expression de la résistance. D'une part ce qui est: stabilité dans le temps, expression quantitative, hérédité polygénique et non spécificité qui caractérise la résistance horizontale; d'autre part et à l'opposé: instabilité, expression qualitative, hérédité monogénique et spécificité qui caractérisent la résistance verticale. Tout porte à croire qu'il existe deux sortes de résistance et par suite deux systèmes génétiques différents. CLIFFORT (1975) considère pour sa part et fort justement que la nature ignore sans doute cette distinction et que les deux mécanismes sont intimement mêlés au cours du processus agression parasitaire — réaction de l'hôte.

Le système du gène pour gène mis en évidence par FLOR semble en accord avec de très nombreuses observations et apparaît largement impliqué dans les interactions hôte — parasite (DAY, 1974). La résistance verticale serait le reflet de ce système en action dans lequel une race du pathogène correspondrait à une combinaison déterminée de gènes de virulence (ZADOKS, 1966). Bien que la plupart des gènes de résistance soient considérés comme des gènes majeurs (gènes ayant des effets facilement identifiables) rien ne s'oppose à ce que les gènes mineurs (à effet modéré ou faible) fonctionnent selon le même système en correspondance avec des gènes mineurs de virulence chez le pathogène (PARLEVLIET et ZADOKS, 1977). Cette réflexion rejoint l'opinion de NELSON (1975) pour qui chaque gène contribue à la fois à la résistance verticale s'il agit indépendamment dans un système gène pour gène, et à la résistance horizontale par effet additif avec d'autres gènes. Toujours selon NELSON (1978), il n'existe, à la limite, ni gènes majeurs, ni gènes mineurs, mais des gènes de résistance. Pour donner une image, cet auteur considère que les gènes fonctionnent «verticalement» lorsqu'ils sont indépendants et «horizontalement» lorsqu'ils agissent ensemble.

9. Les interactions hôte — parasite et les populations végétales naturelles

A la lumière des connaissances acquises sur les mécanismes de la résistance, l'histoire évolutive des relations entre l'hôte et le pathogène dans leur milieu naturel apparaît moins difficile à cerner. Pour NELSON (1978), l'histoire du *Phytophthora infestans* et de *Solanum demissum*, dont l'origine géographique commune est vraisemblablement la vallée Tobuca au Mexique, est édifiante. La situation telle que nous pouvons l'observer actuellement montre qu'il existe un certain équilibre entre les antagonistes. Chaque hôte subit les effets de la maladie mais de façon suffisamment modérée pour que la survie des deux partenaires ne soit pas menacée. Il semble que l'hôte et le pathogène soient parvenus à un régime de co-

existence dont le prix est moindre que l'alternance supériorité — infériorité.

Comment sont-ils parvenus à ce statut?

La résistance initiale que l'hôte a opposé à la première attaque du parasite a probablement résulté de la modification d'un seul gène et s'est sans doute traduite par une réaction de type immunité ou hypersensibilité. En réaction, la population parasite a évolué et des souches pathogènes à l'égard des individus résistants sont apparues. Si tel a été le cas, le processus de *co-évolution* s'est déroulé, étape par étape, selon le schéma initial, et a eu pour résultat une accumulation substantielle de gènes de résistance et de gènes de virulence. Le fait que *Solanum demissum* et *Phytophthora infestans* coexistent en relative harmonie au Mexique semble montrer que, à ce stade, tout nouveau gène de résistance n'inclut pas de réponse massive au sein de la population pathogène. De même chaque nouveau gène de virulence ne semble pas menacer gravement la survie des plantes. Les gènes qui à l'origine fonctionnaient séparément interviennent, à ce stade d'équilibre, collectivement. Les gènes R extraits de *Solanum demissum* qui ont procuré la résistance verticale à *S. tuberosum* parce qu'ils ont été considérés séparément, font partie du complexe génique qui confère à *S. demissum* sa résistance horizontale. C'est ainsi que NELSON considère qu'un même gène peut fonctionner dans les deux systèmes de résistance.

PARLEVLIE et ZADOKS (1977) pensent également que le stade d'équilibre atteint par les populations naturelles résulte d'une succession d'étapes selon le mécanisme du gène pour gène. La résistance globale de la population hôte est la résultante des effets cumulatifs de tous les gènes de cette population. D'une manière générale, les gènes majeurs dont les effets sont facilement mesurables parce que relativement importants sont présents dans une population d'individus à une fréquence faible. A l'inverse, les gènes mineurs dont les effets sont moindres ont une fréquence d'apparition élevée. Globalement on peut considérer que leur impact est identique dans la mesure où l'importance des effets est compensée par la fréquence. Ainsi dans l'optique d'un équilibre dynamique des systèmes géniques, l'effet des gènes (qui se traduit par un symptôme par exemple) et leur fréquence dans la population doivent être pris en considération.

Tous les gènes de résistance doivent opérer ensemble dans un vaste système où leurs effets sont additifs, aussi bien au niveau de l'individu, comme cela a été montré pour l'oïdium du blé (MARTIN et ELLINGBOE, 1976) où des gènes majeurs conditionnent des réactions quantitatives, qu'au niveau de la population où l'*additivité* intervient entre les individus.

Chaque plante présente un symptôme donné qui est le résultat de l'interaction entre ses gènes de résistance et les gènes de virulence de l'isolat pathogène qui l'atteint. Le symptôme d'ensemble est l'expression de la résistance de la population hôte à l'égard de la population pathogène.

Selon PARLEVLIE et ZADOKS (1977), au sein des populations naturelles il existe donc un système intégré de réactions auquel participent conjointement résistance verticale et résistance horizontale au sens de VAN DER PLANK. Ces deux concepts correspondent à des modes de fonctionnement différents et complémentaires d'un ensemble de gènes appartenant au même complexe génique.

La recherche des facteurs de résistance dans les populations naturelles doit impérativement tenir compte de l'état d'équilibre hôte — parasite qui

s'y perpétue. Extraire des gènes isolés de ces populations conduit inévitablement à la rupture de cet équilibre. La tendance à l'uniformité génétique dans la culture moderne a pour corollaire la spécialisation des races des pathogènes et crée ainsi les conditions de l'épidémie. L'utilisation de la variabilité génétique la plus large dans la sélection pour la résistance permettra sans doute de restaurer au mieux l'équilibre hôte — pathogène dans les **agro-écosystèmes**.

10. Conclusions

Les données que nous venons d'exposer constituent quelques éléments d'ordre fondamental qui ont permis de progresser dans la connaissance des mécanismes très complexes qui régissent les interactions hôte - parasite. Tous ces éléments font partie d'un ensemble dont les développements théoriques de VAN DER PLANK n'abordent que quelques traits essentiels. Chaque couple hôte - parasite représente un cas particulier pour lequel il est nécessaire d'adapter une stratégie correspondant aux paramètres qui lui sont propres. D'autre part, il ne faut pas oublier qu'une plante n'est pas sujette à un seul agresseur et que les systèmes génétiques mis en jeu dans la résistance sont très spécifiques. Ce sont donc plusieurs systèmes qui interviennent pour répondre à l'agression simultanée de plusieurs parasites: Il faut donc nécessairement concevoir l'amélioration en essayant de reconstituer des structures géniques et non pas en isolant un ou quelques gènes majeurs. L'introduction de structures uniques a montré ses limites. Dans le cas de l'effet **Vertifolia**, la perte de gènes redondants qui interviennent sans doute dans l'expression de la résistance horizontale a eu pour conséquence de réduire très sensiblement le niveau de celle-ci. L'exemple du caractère de stérilité mâle T. introduit chez le maïs américain a eu des conséquences beaucoup plus graves. Ce caractère gouverné par des gènes cytoplasmiques est lié à la sensibilité à *Helminthosporium maydis*. Cette liaison a été mise en évidence à la suite des épidémies catastrophiques qui ont frappé les cultures américaines en 1970 alors que la caractéristique de stérilité mâle cytoplasme T avaient été incorporé dans la plupart des cultivars haut producteurs. Cet exemple met clairement en évidence les risques encourus par la généralisation de structures géniques homogènes. Il montre de plus la complexité des mécanismes génétiques liés à la résistance puisque l'hérédité cytoplasmique semble devoir intervenir directement dans certains cas.

Il convient donc plus que jamais de prendre en considération les résistances existantes dans les populations de plantes sauvages de même qu'il est nécessaire d'étudier les populations de pathogènes qui leur sont associées, et d'étudier leur dynamique. C'est tout le problème de la stratégie des prospections, de la constitution des collections et de leur évaluation qui, bien évidemment, ne concerne pas seulement les aspects **phytopathologiques**.

Si des études suivies sont difficilement réalisables sur les **populations** sauvages en place, il reste la possibilité d'étudier les phénomènes existant dans certains types de cultures traditionnelles comme le manioc en Amazonie où l'équilibre entre la plante et ses parasites semble remarquablement maintenu grâce à la diversité des cultivars utilisés. A leur niveau, les agriculteurs traditionnels amazoniens ont constitué des collections de génotypes qu'ils gèrent de façon à assurer le maintien du polymorphisme.

CHAPITRE II STRATÉGIES DE PROSPECTION

J.L. Guillaumet et J. Pernès



I. ORGANISATION DE LA PROSPECTION

Au terme d'une suite de préoccupations et d'événements multiples dont l'origine a été exposée précédemment, il a été décidé d'élargir, pour utiliser l'expression à la mode, la base génétique d'une plante cultivée.

Considérons comme résolu le problème du financement qui est une prospection en lui-même mais d'un autre ordre.

Il va falloir maintenant envoyer une ou quelques personnes rechercher la plante là où elle se trouve, c'est la prospection proprement dite. Nous en rappellerons d'abord les buts, ensuite il faudra procéder à une certaine démarche dans la préparation, le déroulement sur le terrain, le bilan.

A. BUTS D'UNE PROSPECTION

Le but essentiel d'une prospection est la collecte de matériel vivant rassemblant la plus grande variabilité possible; cette variabilité conditionnera ensuite toutes les phases de l'amélioration proprement dite.

La nature du matériel à collecter est fonction de la plante d'une part, du type de conservation, d'autre part.

On a examiné dans les monographies ces différents aspects.

Selon le type biologique de la plante, les organes à collecter varieront:

- plantes herbacées annuelles: graines
- plantes herbacées pérennes: graines, éclats de souche, rhizomes, tubercules et tout autre organe de reproduction végétative
- plantes ligneuses: graines, rameaux aoutés ou non, plantules, jeunes plants.

La nature des organes prélevés dépend beaucoup des possibilités techniques de conservation qui suivront. On a pu envisager la collecte et la conservation de pollen vivant. Une technique prometteuse paraît être la culture in vitro (NOZERAN, 1978).

Les types de conservation classique sont: la conservation à long terme en chambre à basse température (-196°C) ou à moyen terme en chambre froide (4°C) pour les semences; les collections de plantes vivantes pour les espèces pérennes.

Les prospections sont un des moyens, souvent le seul, de sauvegarder les espèces en voie de disparition. Or, on peut considérer que toutes les espèces, cultivées comme sauvages, sont dans ce cas. Les premières par disparition des cultivars anciens au profit de cultivars modernes à large diffusion, les secondes par destruction des milieux naturels.

La prospection conduit naturellement dans certains cas à recommander des mesures de protection.

Enfin, il est utile de rappeler que les contingences matérielles ne permettent pas, le plus souvent, de visiter le même pays plusieurs fois. Etant donné l'importance des moyens mis en jeu, on considérera généralement une prospection comme définitive.

Quelques cas échappent à la règle, soit qu'on puisse parfaire une première prospection (voir *Panicum maximum*: régions de Tanga et des Monts Usambara en Tanzanie; Riz: delta intérieur du Niger au Mali; Mil au Mali),

soit que la prospection se fasse dans le pays même où se trouve la structure de recherche agissante (voir prospection de *Panicum maximum* en Côte-d'Ivoire et surtout les prospections continues de caféiers à Madagascar et en Côte-d'Ivoire).

Il arrive que la prospection soit faite dans le but précis de récolter du matériel ayant des caractéristiques déterminées: adaptations écologiques, caractères **phénologiques**, résistances à certaines maladies, etc...

Outre que, **conceptuellement**, cette démarche semble erronée — tous les témoignages de la variabilité doivent être retenus pour l'amélioration —, la précision étroite d'un objectif n'est que rarement conciliable avec les réalités du terrain. Et c'est ainsi que, s'il avait fallu s'en tenir aux seules populations sauvages de basse altitude, au-dessous de 1300-1200 m, de *Coffea arabica*, la prospection de 1966 en **Ethiopie** aurait été un échec total: il n'y a pratiquement pas de vraies populations sauvages, elles ne donnent que très peu de fruits, elles ne se trouvent pas au-dessous de 1600-1500 m !

Outre la collecte du matériel vivant et des observations qui y sont relatives, les prospecteurs ne doivent négliger aucune information sur la plante et son contexte. Par la nature même du but, par les moyens et les techniques mis en **œuvre**, une prospection en vue de l'amélioration génétique d'une plante se doit d'être totale, de tendre vers la connaissance la plus étendue possible de la plante en question. Ainsi, il faudra envisager la récolte de matériel traditionnel: herbier, fruits et fleurs conservés en milieu liquide, bois, etc...

B. PRÉPARATION DE LA PROSPECTION

t. Choix et constitution de l'équipe de prospection

Le portrait, ou le profil, du prospecteur de caféiers tracé par R. PORTERES (1963) reste un idéal applicable à toutes les plantes:

«Le prospecteur doit déjà être préparé à ce type de recherches sur le terrain.

Il doit être à la fois agronome et écologiste, connaître la **caféiculture** et tous les problèmes que pose son amélioration.

Ses connaissances générales doivent porter sur la climatologie, la pédologie, la flore.

L'histoire régionale à la **caféiculture** est à apprendre ».

Il est certain que PORTERES répondait à ce portrait et qu'il a payé de sa personne à la recherche des caféiers, en Afrique et à Madagascar.

Mais — décadence des jeunes générations selon les chercheurs du troisième âge, plus vraisemblablement spécialisation ou plus prosaïquement création d'emploi? — maintenant la tendance va plutôt à la constitution d'équipes dont la somme des composantes tend **vers** ce portrait.

Il n'est pas évident que la formation de «prospecteurs» se justifie; il est certain par contre qu'on doit être formé à la prospection. Il est important qu'il n'y ait pas de hiatus entre la prospection et la suite des opérations, que le prospecteur soit intéressé aux recherches post-prospection et qu'inversement le personnel responsable des activités d'amélioration participe à la

prospection. En effet, dans ce cas, ce que le chercheur envisage d'effectuer comme études ultérieures pourra en partie le guider au cours de la collecte, comme les observations effectuées durant la prospection orienteront ces travaux.

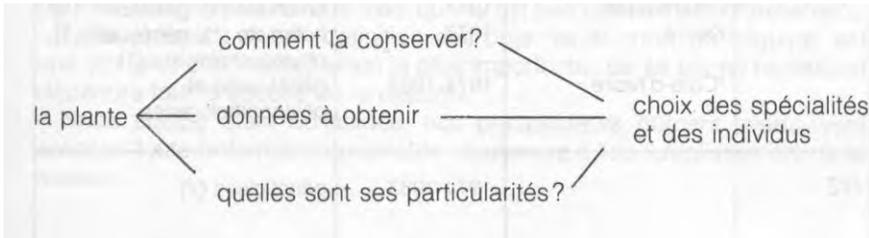
Cet aspect est très important: la connaissance du matériel végétal tel qu'il se présente sur le terrain d'origine fournit au chercheur qui l'étudiera ensuite en station une image concrète très stimulante pour la réflexion. Cette image a manqué cruellement à certains qui n'ont pas eu la chance de participer à des prospections...

À l'expérience, la composition de l'équipe dépend en fait de la plante à prospector, d'un intérêt particulier, des individus, de leurs motivations et de leurs rapports. Elle dépend aussi beaucoup des disponibilités (tableau 6).

Les rapports entre les personnes sont particulièrement importants, ce point n'est pas à sous-estimer quand on prend la responsabilité d'envoyer des gens vivre longtemps dans des conditions qui ne sont pas toujours du plus grand confort et toujours fatigantes. Il doit se créer une compréhension collective des objectifs à atteindre. Ces recommandations ne sont pas puériles car beaucoup de **prospections** ont connu des difficultés et n'ont pas donné les résultats escomptés pour de telles raisons.

Le choix des prospecteurs revient à créer une équipe chargée de ramener le maximum de matériel et de données dans des conditions particulières de vie et de travail. De la qualité de ce matériel va dépendre tout le programme ultérieur d'amélioration.

La nature et le statut de la plante vont commander la composition de l'équipe selon la démarche suivante:



Il s'est avéré que pour le caféier le maximum d'efficacité était la réunion de spécialistes de botanique, génétique et phytopathologie.

La démarche peut être présentée ainsi:

- connaissance de la plante.
 - caractéristiques du genre et genres voisins.
 - caractéristiques globales des espèces.

Les plantes doivent être reconnues à tous les stades de développement, sur les seuls caractères végétatifs le plus souvent. Alors que la collecte botanique classique se fait en règle très générale seulement sur du matériel en fleurs et en fruits.

- méthodes de conservation et de multiplication.

Dans chaque population il convient de choisir le type de matériel qui a les meilleures chances de survie. Il est nécessaire d'avoir connaissance des pratiques horticoles classiques complétées par des mises au point spécifiques, les techniques utilisées en prospection se différenciant de la manipulation de grandes séries de plantes. Par exemple, pour un individu remar-

quable, duquel on ne peut prélever que quelques boutures, il est fondamental de conserver et d'obtenir la reprise d'au moins l'une d'entre elles. Un soin particulier et «personnalisé» leur sera donc accordé (cf. café Tome I, p. 66 ou riz p. 141).

— Connaissance de la plante dans son milieu.

— Approche des conditions d'habitat des espèces de caféiers et recherche des nouvelles stations.

— Définition des relations de la plante avec ses parasites. On tentera de décrire le « paysage phytosanitaire » de la plante dans son milieu: parasites de la plante elle-même, passage à d'autres espèces de la même station, etc...

TABLEAU 6: Composition des équipes de prospection (ORSTOM — Afrique et région malgache)

PLANTE	PAYS	ANNÉE	COMPOSITION
<i>Panicum</i>	Côte-d'Ivoire	1964	généticiens (2)
	Côte-d'Ivoire	1966	généticiens (2)
	Kenya, Tanzanie	1967	généticiens (2)
	Tanzanie	1967	généticiens (2)
CAFÉ	Ethiopie	1966	botanistes (2), pédologue (1)
	*Madagascar	1960-1974	botanistes et généticiens
	Comores	1975	généticiens (2)
	Réunion, Maurice	1974	botaniste (1), généticien (1)
	Centrafrique	1977	botaniste (1), généticien (1), phytopathologiste (1)
	Kenya	1974-1983	généticiens et phytopathologistes
*Côte-d'Ivoire			
RIZ		1974-1983	généticiens (2)
MIL	Sénégal	1976	généticiens (2)
	Mali	1975-1976	généticien (1), botaniste (1)
		1978-1979	généticiens (2)
	Haute-Volta	1975	généticien (1), botaniste (1)
	Togo	1977	généticiens (2)
	Niger	1976	généticiens (2)

*Prospections de type continu

Les parasites des caféiers, par exemple, ont été également isolés dans toutes les régions de **caféiculture** par les chercheurs portugais qui ont alors pu procéder à l'infection systématique d'un grand nombre de caféiers à **Oeiras** au Portugal.

On est amené donc pour atteindre ces objectifs à faire appel à des spécialistes aptes à assurer les tâches préalablement définies: botaniste, généticien, horticulteur et **phytopathologiste**.

Ce schéma est applicable aux plantes arborées ou arbustives de forêt: colatiers, cacaoyers, hévéas, essences forestières. Il suffira de remplacer une spécialité ou l'autre. La contribution d'un sylviculteur paraît souhaitable dans la prospection d'une essence forestière par exemple. Plus que le titre, c'est la qualification du prospecteur qui est importante.

Pour une plante domestiquée, mil, riz, l'aspect humain peut réclamer la présence d'un « anthropologue », spécialiste de géographie humaine ou d'anthropo-économie. A notre connaissance, en Afrique, jamais un tel spécialiste n'a participé à une prospection et on ne peut que le regretter. Généticiens ou botanistes sont capables de faire des observations sur les pratiques culturelles, ils l'ont fait quand c'était nécessaire. Mais il y a, à la base de la domestication d'une plante, une réalité socio-économique ou socio-culturelle, qu'ils ne peuvent aborder.

La recherche des formes sauvages des plantes demande de bonnes connaissances en botanique et en écologie. Dans ce cas, la présence d'un botaniste sera des plus utiles. C'est ainsi que dans les premières prospections de mil pénicillaire, la mission au Mali en 1975, composée d'un généticien et d'un botaniste, a bien précisé le statut de la forme sauvage (cf. Mil Tome I et GROUZIS, 1979).

Par contre, si on imagine la prospection d'une espèce introduite dans une zone où elle est uniquement connue comme cultivée, tel le maïs ou le manioc en Afrique, l'apport botanique n'est pas nécessaire. Il peut devenir fondamental pour une plante domestiquée dans une autre région du monde mais dont on recherche des formes ou des espèces voisines sauvages. Ce pourrait être le cas de *Psophocarpus tetragonolobus* *gombo* peut-être originaire d'Afrique mais qui n'y est pas cultivé traditionnellement.

Cette première phase, définition des objectifs et choix de l'équipe, est une des plus importantes sinon la plus importante; de sa bonne réalisation dépendra tout le succès de la mission.

Notre équipe étant constituée, nos prospecteurs dûment avertis vont collecter toute l'information préalable nécessaire à l'accomplissement de la mission.

2. Recherche préalable de l'information

L'information préliminaire doit être la plus complète possible; elle touchera les domaines de la botanique: taxonomie et systématique, variabilité, écologie, biologie et répartition; de la génétique: polymorphisme, modes de reproduction, diversité chromosomique; de l'agronomie: formes cultivées, pratiques culturelles, stockage; des maladies: parasites, résistances, modes de transmission; des données ethnographiques.

Il faudra s'informer sur l'aspect matériel de la mission, connaissance générale des pays à visiter, zones de végétations naturelles, zones de cultures, climats, routes, etc...

Enfin le dernier point mais non le moindre est la préparation administrative: autorités et personnalités scientifiques à contacter, formalités d'exportation du matériel, possibilités de transport et d'expédition du matériel. Ainsi les contacts pris avec le Dr. AGNEW, botaniste à Nairobi, furent déterminants pour la réussite des prospections *Panicum* en Afrique de l'est.

Il est bien évident que toutes ces informations ne pourront être recueillies, beaucoup n'existent pas. Il est nécessaire d'avoir une image aussi

précise que possible de la plante et du pays à prospector. Une prospection n'est jamais trop bien préparée.

a. *Connaissance de la plante.* Elle commence par la connaissance de l'espèce ou des espèces recherchées, de leurs rapports avec des espèces voisines voire des genres voisins.

Ainsi considérons quelques exemples analysés en première partie:

Panicum maximum. A cette espèce ont été adjointes lors de la prospection *P. infestum* et *P. trichocladum* qui fait partie du même complexe d'espèces: la section des *maximae* du genre *Panicum* pour les systématiciens. Des hybrides entre ces espèces ont été découverts et croisés avec les *P. maximum*.

Café. Au sein des Rubiacées se distinguent un certain nombre d'espèces présentant la placentation *cafféenne*, les vicissitudes de la nomenclature les ont fait se disperser ou se rassembler. La tendance la plus moderne (travaux de LEROY) est de distribuer cette centaine d'espèces en 4 genres étroitement alliés. Les prospecteurs doivent dépasser la nomenclature pour ne retenir que les rapports inter-taxonomiques et considérer l'ensemble.

Riz. Ont été collectés: *Oryza glaberrima* et *O. saliva*, formes cultivées, leurs éventuels hybrides, les espèces sauvages et adventices (*O. longistaminata*, *O. breviligulata*, etc...) mais aussi *Leersia* qui ressemble aux riz sauvages.

Mil. La prospection s'est efforcée d'englober la totalité des espèces du complexe: les *Pennisetum* de la section *pennicillaria* (*P. typhoides*, mais aussi *P. violaceum* forme sauvage et également *P. purpureum* allotetraploïde dont un génome est celui de *P. typhoides*).

A ce stade et dans certains des cas, il pourra être envisagé de requérir le concours d'un botaniste pour se retrouver dans les méandres de la nomenclature. Les règles de la nomenclature, pour si compliquées qu'elles paraissent, n'en sont pas moins d'une utilité absolue; elles ne sont pas toujours un pur jeu de l'esprit... botanique, elles permettent parfois d'identifier des taxons qui ont un sens biologique.

La nomenclature des plantes cultivées est particulièrement compliquée, ceci tient à leur variabilité même. Très souvent celle-là est un reflet de celle-ci ! Beaucoup de botanistes ont décrit comme espèces des cultivars.

De même les espèces à large répartition géographique ont reçu plusieurs noms si elles varient quelque peu dans une aire de dimensions importantes.

Si les deux causes s'ajoutent, on arrive à des situations très complexes: *Coffea canephora* Pierre a été décrit sous une dizaine de nom différents, et on a donné un nom scientifique à près de 20 variétés!

Pennisetum typhoides a reçu 17 noms différents (cf. tome I, p. 174 à 176) correspondants à des phénotypes présentant une légère homogénéité et ayant des aires de répartition géographique différentes.

Dépendant cette variabilité taxonomique présente une certaine utilité: c'est un indicateur de variabilité génétique: les sections des *maximae* du genre *Panicum* ou des *pennicillaria* du genre *Pennisetum* (mil), se superposent aux complexes d'espèces.

Rappelons que sans analyse critique, et ce sera un des résultats des études ultérieures, on ne pourra pas prendre, à ce stade, de position définitive par rapport à la nomenclature. N'oublions pas que la taxonomie

est un produit de l'esprit humain et qu'il s'y exerce deux tendances celle de ceux qui regroupent et celle de ceux qui pulvérisent! En définitive, il faudra s'efforcer d'avoir une image aussi précise que possible des problèmes taxonomiques de la plante recherchée.

Un bon ouvrage de départ pour les plantes cultivées tropicales est «Tropical crops» de PURSEGLOVE en 2 volumes. On peut également conseiller «Evolution of crop plants» de SIMMONDS 1976.

Les flores, dans leur laconisme, sont indispensables à consulter. Aucune ne couvre toute d'Afrique tropicale, peu sont complètes!

La «Flora of Tropical Africa» est ancienne. La «Flora of West Tropical Africa» révisée récemment, est fondamentale pour toute la région du Sénégal au Cameroun oriental, sa position n'est pas toujours en pointe (voir l'exemple des caféiers et des mils). Son pendant oriental «Flora of East Tropical Africa» est loin d'être achevé, de même que la «Flore du Cameroun», la «Flore du Congo», la «Flore du Zaïre», la «Flore de Madagascar»!

Les monographies, quand il en existe, sont à rechercher. La première partie de cet ouvrage donne une idée des sources bibliographiques.

L'Association pour l'étude taxonomique de la flore d'Afrique tropicale AETFAT publie chaque année un index bibliographique relatif à tous les Phanérogames africains et malgaches au sud du Sahara. Cette publication dépasse souvent les cadres de la seule systématique.

On ne fera que rappeler les différents bulletins signalétiques et «abstracts» spécialisés.

Une source indispensable de données est fournie par les collections de plantes sèches, les herbiers ou herbarium. Leur consultation est indispensable.

— L'examen des échantillons d'herbier, si elle ne permet pas d'avoir la vision globale de la plante, permettra d'apprécier les caractères indiqués dans la littérature, de les concrétiser: la longueur de la ligule d'*Oryza sativa* par rapport à celle réduite d'*O. glaberrima*, les différences entre les inflorescences des 3 *Panicum*, les soies basilaires des épillets de mil.

Les herbiers possèdent généralement d'autres collections de fruits, de graines, de bois, qu'il sera utile de consulter.

— Une même plante est souvent représentée par de nombreux échantillons, c'est le cas des plantes cultivées ou utiles, qui donneront une première idée de l'éventuelle variabilité. N'oublions pas que «les systématiciens... (ont porté)... plus d'intérêt aux caractères morphologiques des types déposés (holotypes) qu'au polymorphisme et aux variations des populations naturelles» (CHARRIER, 1978).

— Les types doivent être examinés attentivement et avec soin; ils sont les étalons qui ont servi de référence pour la description du taxon auquel on a attribué un nom. Les types sont généralement signalés sur la feuille elle-même. Ce n'est pas toujours le cas et on devra se référer à la description, la diagnose, pour identifier le type. Il y a là un travail difficile, souvent fastidieux, qui demande une grande habitude. S'il se présente quelques difficultés, on fera appel aux conservateurs des herbiers.

— Les mentions portées sur les étiquettes accompagnant les échantillons seront lues avec soin. Tous les collecteurs n'ont pas attaché la même attention à leur rédaction. Quelques plantes, rares il est vrai et généralement anciennes, sont étiquetées d'Afrique ou de Madagascar! Une bonne

étiquette devrait porter le nom du collecteur, le numéro de récolte, la localité, le type de milieu, puis des informations sur le port, la couleur des différents organes, leur forme, leur odeur, etc..., enfin le nom en langue locale, l'usage, etc...

— La plus grande partie de ces échantillons est déterminée, c'est-à-dire qu'ils portent un nom donné par le collecteur ou un spécialiste ayant examiné le matériel. Des échantillons restent innomés ou un doute se pose à leur sujet, souvent mentionné par le collecteur. Ainsi un échantillon de *Coffea* du Gabon est considéré par son découvreur, comme proche de *C. humilis* qui n'est connu que de l'Ouest africain. C'est grâce à un échantillon indéterminé de l'herbier de l'Afrique de l'Est à Nairobi qu'a pu être retrouvée, récoltée et mise en collection une espèce intéressante, vraisemblablement nouvelle.

— Pour l'Afrique et pour des raisons historiques évidentes les grandes collections sont en Europe: Belgique, herbier royal de Bruxelles-Meise; France, Museum national d'histoire naturelle de Paris; Grande-Bretagne, Royal botanical gardens de Kew et British Museum de Londres; Italie, herbier du Jardin botanique de Florence. Chacun a sa spécialité géographique: Belgique, Zaïre, Burundi, Ruanda; France, Afrique de l'Ouest et Centrale; Grande-Bretagne, Afrique de l'Est, Ghana, Nigeria, Afrique du Sud; Italie, Ethiopie, Somalie, Lybie.

On trouvera aussi de riches collections, souvent récentes, dans les herbiers locaux que l'on visitera dès le début de la mission de prospection.

Beaucoup d'autres données pourront être recherchées dans la bibliographie qui seront utiles à la prospection. Les travaux de CHEVALIER et PORTERES restent toujours d'un grand intérêt et forment une base de données qui sera complétée par une recherche bibliographique plus moderne de la plus grande utilité pour la suite du programme.

b. *Connaissance de la zone de prospection.* Là, encore, les informations seront recueillies par la recherche de la littérature: climat, végétation, agriculture, etc... Les données cartographiques sont à rechercher avec beaucoup de soin. Tous les pays ne sont pas connus avec la même précision. En Afrique, la plupart des pays de langue française par exemple, ont une très bonne couverture cartographique à plusieurs échelles, établies à partir de photographies aériennes en général récentes. Mais certains pays n'ont que d'anciennes cartes élaborées à partir de cheminements sur le terrain, le relief y est approximatif, les noms et la place des localités sujets à caution.

Il faut obtenir des renseignements administratifs sur les possibilités d'hébergement, les points de ravitaillement en carburant surtout, les moyens de transports, les possibilités d'expédition de matériel vivant, les centres de recherches, les collections vivantes, etc...

Enfin on pourra recueillir beaucoup d'informations auprès des personnes connaissant le pays et la plante.

Bien souvent documents et renseignements ne sont obtenus que sur place. Cependant, il est maintenant possible d'établir un projet de prospection relativement précis.

3. Projet de prospection

A partir de la distribution du matériel à rechercher, qui sera une aire ou une série d'aires pour une plante domestique, des localités pour une plante

sauvage, et en fonction des voies de communication ou des moyens de transports existants, on établira un itinéraire possible.

Rappelons que l'identification des lieux de récolte est souvent très compliquée:

— La graphie est incorrecte pour beaucoup de langues africaines non écrites; le collecteur écrit le nom de la localité comme il l'entend et selon qu'il parle l'allemand, l'anglais, le français ou le portugais le résultat peut être bien différent, et beaucoup de collectes ont été faites avant qu'il y ait des cartes de la région. En **Ethiopie**, les transcriptions sont **amhariques**; italiennes, anglaises à partir de noms qui n'appartiennent à aucune de ces langues mais au **galla**, au **kaffa** ou au **guraje**!

— La localité est imprécise parce que le nom très répandu. (Tels à Madagascar les **Ambohimanga** et les **Moramanga**, par exemple).

— Le nom a changé: les villages des sultanats orientaux de Centrafrique portent le nom de leurs chefs jusqu'en 1954. Les premiers collecteurs ont donné les noms utilisés par les premiers navigateurs ou les premiers colons qui n'ont jamais été utilisés par les habitants et non maintenus.

— La localité, le village a disparu; il a pu aussi se déplacer, ce qui est très fréquent.

— Les noms ne correspondent pas à une localité; le collecteur de bonne foi, a noté le nom d'une tribu ou d'un clan.

— La localité est connue sous deux noms, le nom vrai dans la langue de l'ethnie qui l'habite et un nom donné par une autre ethnie. C'est très souvent celui-ci qui figure sur les cartes.

— La difficulté est encore accrue s'il s'agit d'un lieu-dit: forêt, montagne, etc... Ces appellations sont rarement mentionnées sur les cartes et rarement générales, même les noms des fleuves et cours d'eau varient: un même fleuve a souvent autant de noms que d'ethnies riveraines (Amour = Hei Long Kiang par exemple).

Bref, c'est à une véritable recherche historique qu'il faudra se livrer dans certains cas pour situer les localités et ces cas sont souvent la majorité. Pour le Cameroun, **LETOUZEY** a établi un index des localités botaniques (Flore du Cameroun). Il existe aussi un répertoire mondial des localités mais encore inachevé.

On se rappellera ces trop longues remarques quand il s'agira d'identifier le matériel collecté!

L'itinéraire étant défini, on précisera les lieux d'expédition du matériel, objectif primordial de la prospection. Il n'y a pas de problème quand la récolte porte sur des semences, il risque d'être difficile à résoudre quand ce sera du matériel vivant.

Toute facilité permettant d'accélérer le transport est un facteur de succès complémentaire.

La prospection des plantes cultivées profitera évidemment d'une meilleure accessibilité que celle de plantes sauvages. Ici les facilités de circulation automobile pour avoir accès rapidement et facilement aux différentes zones à prospecter sont particulièrement indispensables.

La période de prospection doit tenir compte de la période favorable pour récolter le matériel et aussi des possibilités de déplacements sur le terrain. Il faudra établir un compromis entre ces deux impératifs. En règle générale, la saison des pluies sera à déconseiller: difficultés voire impossibilité de déplacement et de travail efficace sur le terrain. En ce qui concerne le mil,

par exemple, la solution retenue a consisté à choisir une époque de prospection en fonction de la maturation des cultivars les plus tardifs. Ce passage après la récolte permet d'apprécier plus facilement qu'au champ la variabilité des cultivars. Les agriculteurs sont aussi plus disponibles pour répondre aux questions des enquêteurs. Cependant les cultivars très précoces risquent d'avoir été consommés, ayant joué le rôle de «vivre de soudure». D'autre part les formes sauvages à épillet caduque ne doivent pas être récoltées trop tard. Ainsi, dans la pratique, lorsqu'une prospection en deux temps n'a pas été possible, la collecte a commencé au cours du mois de novembre, certaines cultures étant encore sur pied.

Le projet de prospection comportera finalement l'objet de la prospection, l'itinéraire, le calendrier, la durée, la période, les modalités de transport et d'expédition du matériel, les besoins matériels et l'estimation financière.

C. DÉROULEMENT SUR LE TERRAIN

Dans le cadre des objectifs, des projets et des moyens mis en œuvre, les prospecteurs doivent pouvoir bénéficier de la plus grande liberté d'action possible: il leur faudra faire preuve d'initiative à tout instant.

1. Phase préliminaire

Avant d'aller sur le terrain même, on se doit de prendre contact avec les autorités compétentes. Il est toujours souhaitable, et c'est la règle générale, d'être accompagné par un spécialiste délégué par les autorités locales. Connaissance du milieu et de la plante, du pays même, contacts lors des enquêtes sont des plus fructueux.

C'est à ce moment qu'il faudra régler les modalités pratiques de dédouanement de la collection et le lieu d'implantation de la partie devant rester dans le pays. De même que les modalités législatives d'exportation du matériel.

On recherchera les informations nécessaires précises pour l'accomplissement du projet: état des routes, lieux d'envois, moyens de transports, etc... Très souvent le projet sera remanié à ce moment-là en fonction de ces nouveaux éléments.

Nous passerons sur la préparation matérielle domestique et le transport pour n'insister que sur ce qui a trait à la récolte et au conditionnement du matériel. Beaucoup de choses peuvent être achetées ou fabriquées sur place, les caisses isothermiques pour la conservation et l'envoi du matériel végétatif par exemple. Certains centres de recherche peuvent fournir du matériel spécial, on devra le savoir avant de venir, sinon l'apporter: instruments d'optique, de mesure, etc...

C'est souvent à ce moment-là que les prospecteurs pourront prendre connaissance du matériel vivant qu'ils vont s'efforcer de rechercher dans les collections ou les jardins des centres de recherche. Ainsi au Kenya, à la station de Ruiru ce fut le cas pour *Coffea eugenoides* qu'aucun des trois prospecteurs n'avaient vu vivant. Si même le matériel est connu, c'est une démarche à ne pas négliger.

Enfin comme il a été dit précédemment, l'examen des collections d'herbier va encore apporter des données importantes.

Les discussions, les échanges de vue avec les personnalités résidant dans le pays et portant quelque intérêt aux plantes sont un apport inestimable: la présence de *Coffea arabica* au Marsabit (Kenya) n'a été connue que par des informations recueillies sur place, il n'y a pas de référence d'herbier à Bruxelles, Kew, Paris, ni à Nairobi. Cependant, il en est fait mention dans *Trees and shrubs of Kenya*. La faute dans la préparation a pu être rattrapée ! De même il a été signalé à propos de *Panicum* que ce sont les conseils du Dr AGNEW à l'Université de Nairobi qui ont amené les prospecteurs à modifier leur itinéraire et à collecter les échantillons les plus intéressants dans des zones qui ne figuraient pas sur le parcours initialement prévu.

2. Phase active

Le matériel prêt, les données diverses bien assimilées et ordonnées, les prospecteurs quittent enfin la ville qui les a accueillis les premiers jours, la prospection entre dans sa phase active.

Une chose est de connaître la plante en collection, champ ou jardin, une autre est de la trouver et de la reconnaître sur le terrain ! Difficultés réduites au minimum, évidemment, pour une plante domestique, poussées à l'extrême, au contraire, dans le cas d'un arbre ou arbuste de forêt.

La recherche de la plante ne se fait pas au hasard. On connaît, par les données de la bibliographie, la zone d'altitude *et/ou* la formation végétale par exemple. Mais les prospecteurs ne connaissent pas le pays et ils doivent concrétiser leurs connaissances livresques. Les indications d'habitat relatives à *Coffea eugenioides* conduisent à la rechercher dans une «forêt de montagne» alors qu'il se situe à la partie supérieure de la forêt de basse altitude.

L'expérience montre que c'est moins la difficulté de reconnaître l'espèce que de la situer dans son contexte de végétation qui est importante.

Il est presque toujours plus difficile par exemple de trouver la forêt qu'un caféier! Ce n'est pas une boutade: comme nous le disions ci-dessus, il faut trouver le type d'habitat, par ailleurs bien des forêts dont on conserve des récoltes dans les grands herbiers ont disparu.

Or, n'oublions pas que le maximum de collectes a été fait dans la seconde moitié du siècle dernier et les toutes premières décennies du nôtre. Combien de forêts ont disparu depuis! Raison de plus, s'il en fallait, pour accélérer le mouvement de prospection.

Le champ ou la station une fois repérés, une enquête auprès du cultivateur est indispensable pour comprendre l'organisation *variétale* au niveau du village ou de la région. Les informations recueillies comprennent: les noms du village, de l'ethnie, les noms vernaculaires, l'origine de la semence, les dates de semis et de récolte de chaque cultivar, les techniques culturales, l'attitude du cultivateur vis-à-vis des formes spontanées ou adventices, les usages (culinaires ou autres) le comportement vis-à-vis des aléas climatiques ou parasitaires, etc... Ces informations sont à confronter avec celles des cultivateurs des points de récolte voisins et avec la propre appréciation du prospecteur. Ainsi peut naître un dialogue des plus utiles avec les cultivateurs (cf. Tome I, p. 187 pour le Mil).

On recueillera, préparera et conditionnera le matériel végétatif vivant immédiatement et sur les lieux mêmes de récolte. Ce matériel est d'une très grande fragilité, sauf bien sûr quand il s'agit d'organes de reproduction végétative spécialisés. Les fruits seront traités plus tard.

Quand il y a une hésitation sur la nature du matériel il faut le récolter plutôt que de passer à côté de quelque chose d'intéressant — et à Madagascar, nous avons les erreurs de collecteurs souvent illustres!

Il sera souvent nécessaire de faire des herbiers avec fleurs et fruits. On s'attachera à conserver en milieu liquide (alcool, formol ou autre) quelques-uns de ces organes reproducteurs. Pour les espèces ligneuses, il est bon de prendre un morceau de tronc.

Les parasites cryptogamiques seront collectés selon les méthodes en usage.

Des exemples circonstanciés ont été donnés dans les monographies.

L'identification du matériel est très importante: un matériel non identifié ou mal identifié perd beaucoup de sa valeur. Les échantillons prélevés portent tous un numéro; le but de la numérotation doit être de pouvoir retrouver la provenance du matériel, de connaître le type de matériel collecté et de montrer clairement les relations entre les différents échantillons.

La localisation géographique doit être faite avec le plus grand soin possible, on se rappellera les difficultés rencontrées avec les herbiers! Il convient d'utiliser les noms mentionnés sur les cartes et de faire référence à celles-ci: la distance à un centre et la position géographique par rapport à celui-ci, les coordonnées géographiques à partir des cartes seront notées.

Il n'est pas utile de s'étendre sur le déroulement de la prospection. Il devra être adapté à la plante et au pays; les beaux projets, le bel ordonnancement avant le départ vont se trouver confrontés à la réalité. L'important est de trouver et de rapporter le matériel. Les routes prévues ne sont pas accessibles, les points d'expédition ont disparu, il faudra improviser. Les prospecteurs devront utiliser, ils l'avaient prévu, des moyens locaux, pirogues, animaux de bât, transports en commun. Il faudra toujours estimer les moyens et le temps passé en fonction des résultats escomptés.

L'observation des étalages de marchés permet de découvrir parfois des cultivars oubliés ou peu accessibles, ou elle peut en enquêtant auprès des marchands faire découvrir des zones de cultures inconnues jusque-là. La visite des greniers est indispensable car il s'y trouve rassemblée la totalité de la variabilité rencontrée dans les cultures du village.

Il ne faut pas trop attendre des paysans pour obtenir des renseignements sur une plante sauvage à moins qu'elle ne soit utilisée ou l'ait été. A Madagascar, les villageois ne connaissent généralement pas les caféiers sauvages en tant que tels, par contre ils recouvrent sous le nom de « **café-ala** » café de forêt, beaucoup de plantes qui n'ont rien à voir avec les Rubiacées mais possèdent des graines aplaties et des fruits rouges.

C'est cependant une source de renseignements à ne pas négliger: dans une prospection, rien n'est à négliger.

Les paysans, s'ils ne se soucient que peu de classification et de systématique ou mieux s'ils n'ont pas les mêmes critères que ceux utilisés en botanique, sont des observateurs de premier ordre. Un rameau ou mieux encore une plante en place permettra à un guide de retrouver immédiatement cette plante.

La prospection se terminera par la remise du double du matériel collecté à l'institution prévue du pays hôte.

3. Bilan de la prospection

Il est important d'insister sur le rapport de prospection destiné à faire le bilan de toutes les observations de terrain pour les utilisateurs du matériel végétal. Ce doit être un document analytique qui réunit cependant les observations des différents prospecteurs.

Le rapport comprendra nécessairement:

- l'itinéraire suivi avec une carte précisant la situation des points de collecte,
- la description des conditions géographiques, climatiques, édaphiques, ethniques des zones prospectées,
- une liste des échantillons récoltés avec leur point de collecte, le nom vernaculaire et l'ethnie du cultivateur,
- une description du matériel collecté par cultivar accompagné éventuellement d'illustrations, et des caractéristiques morphologiques, adaptatives, culturelles de ce cultivar.

Des fiches descriptives sont ensuite réalisées pour chaque échantillon (cf. chapitre Descripteurs: descripteurs de terrain).

Ces différents points seront présents selon l'initiative des auteurs. Rappelez que ce rapport est indispensable pour la suite du programme mais aussi pour les organismes qui ont initié et financé la mission. Il devra aussi être impérativement remis aux autorités du pays où s'est faite la mission.

Ce rapport, quelques années après, restera avec le matériel mis en collection, le seul souvenir de la prospection.

II. MÉTHODOLOGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

Avant d'établir quelques principes d'échantillonnage il faut distinguer deux étapes dans les prospections et les collectes:

— La première est une véritable exploration, on ne sait même pas au départ si dans la région explorée, il sera seulement possible de découvrir et de rapporter des plantes du type recherché (telles étaient par exemple les conditions de la récupération de *Coffea congensis*, la découverte de plantes diploïdes sexuées de *Panicum maximum*). Dans ces conditions il serait absurde d'alourdir la tâche des prospecteurs par des exigences systématiques pour l'échantillonnage. C'est sur place qu'ils orienteront leurs parcours et leurs prélèvements en fonction des renseignements de tous ordres qu'ils obtiendront.

— La deuxième concerne des plantes bien connues, très bien recensées; des populations déjà repérées. Dans ce cas on peut envisager de planifier un échantillonnage le plus correctement possible.

Pratiquement le réalisme imposera trois recommandations:

— Les bons programmes de collecte se déroulent au moins en deux temps: un premier repérage et une récolte préliminaire, base d'études

permettent de mieux planifier une deuxième campagne plus systématique.

Les échantillonnages doivent aussi être planifiés et aussi objectifs que possible mais jamais au prix d'émousser le sens d'observation des prospecteurs et d'affaiblir leur potentiel de décision sur le terrain.

— La primauté du jugement sur l'aspect systématique impose que les collectes soient faites par des spécialistes de la plante concernée, préoccupés des ressources génétiques plus que des intérêts appliqués immédiats mais parfaitement informés des problèmes posés par l'amélioration de la plante.

A. OBJECTIFS DE LA COLLECTE DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

Il ne faut pas perdre de vue que les objectifs généraux sont doubles:

— Rappporter le maximum de diversité génétique pour le complexe étudié (conservation d'une banque de gènes).

— Déterminer les mécanismes générateurs de cette diversité et localiser les sites où ces mécanismes semblent mis en oeuvre (conservation dynamique des ressources génétiques et connaissance de leur gestion).

Le premier point vise des conservations centralisées plus ou moins indépendantes des zones d'origine, le deuxième prépare la constitution de conservations dynamiques (réserves, stations de conservation reproduisant les mécanismes d'entretien et de création de diversité).

Si l'on se reporte aux descriptions schématiques des aires d'origine (chapitre I), le premier objectif tend à privilégier des échantillonnages peu abondants couvrant les aires les plus vastes possibles, le deuxième objectif visera des échantillonnages abondants, relativement peu dispersés dans quelques zones centrales pour tenter d'identifier et d'étudier précisément des **microcentres**.

La nature du matériel végétal échantillonné a une incidence très grande également sur l'organisation des collectes, suivant que l'on cherche à échantillonner des variétés améliorées adaptées à des écologies variées, des variétés traditionnelles ou des populations spontanées.

La première catégorie milite en faveur de parcours rapides sur de très grandes distances ponctués de prélèvements assez peu détaillés. La deuxième catégorie conduit à préférer des échantillonnages dans les villages, à une date à peine postérieure à la récolte, accompagnés d'enquêtes et d'observations comparées des semences stockées dans divers greniers. L'observation des variétés en place est cependant nécessaire (particulièrement pour juger des phénotypes des formes de transition avec les formes spontanées) et un premier parcours avant les récoltes doit permettre de bons repérages. L'échantillonnage des populations spontanées est encore plus exigeant en temps passé pour rapporter un échantillon de dimension donnée ou pour couvrir une région. La maturation des graines est échelonnée, souvent sporadique; pour des graminées ou d'autres plantes annuelles les populations ne peuvent être détectées qu'à des moments très particuliers, elles peuvent disparaître complètement après maturité des graines. Les «mauvaises herbes» peuvent être arrachées par l'entretien des routes ou par les troupeaux en déplacement. Pour des

plantes pérennes (caféiers, hévéas) il est difficile de synchroniser la collecte et la maturation des fruits pour des raisons de repérage ou d'accès au matériel; l'échantillonnage d'arbres dispersés dans une forêt où l'espèce n'est pas écologiquement dominante pose non seulement le problème du repérage mais aussi celui de la délimitation des populations.

Les échelles de temps de ces trois types de prospections ne sont pas comparables et leur simultanéité est généralement inconciliable.

B. DONNÉES A PRIORI POUR LA RÉALISATION DE L'ÉCHANTILLONNAGE

La recherche des diversités sera aidée par quelques considérations de génétique des populations rapprochant les observations des polymorphismes et l'existence de groupes géniques **coadaptés**, les modes de reproduction, les diversités des milieux, les règles d'échanges de semence ou de migrations spontanées (pollens et graines).

1. Diversités génétiques observées

Les analyses **d'isoenzymes** par électrophorèse (cf. méthodes d'évaluation génétique, chap. III) permettent de donner une image du polymorphisme des populations naturelles et de la variabilité des variétés traditionnelles en termes de taux de polymorphisme, **d'hétérozygotie** et de distance génétique (cf. chap. I). Les études détaillées sont encore très succinctes, quelques données existent cependant.

Le tableau 7 recense, sur des plantes pour lesquelles les résultats concernent plus de 10 locus, les paramètres suivants:

— Le nombre de locus (locus variables) pour lesquels sur l'ensemble des populations recensées on trouve plus d'un allèle: soit par polymorphisme **intrapopulation**, soit **monomorphisme** pour des allèles majoritaires différents (cf. chapitre I, définition du polymorphisme).

— Un indice de diversité moyen* calculé comme moyenne, pour l'ensemble des populations et des locus variables de $H_c = \sum_i p_i(1-p_i)$ où (i) désigne un allèle particulier de fréquence p_i dans la population considérée pour le locus variable observé.

On peut remarquer l'irrégularité des résultats d'une plante à l'autre et souligner l'absence de liaison nette entre le mode de reproduction et la diversité génétique.

*définition NEI « Molecular population genetics and evolution ».

TABLEAU 7: Extrait de BROWN, 1978

Espèces et régions		Mode de reproduction	Nombre de populations	Nombre de locus étudiés	Nombre de locus variables	Densité moyenne He x 100
<i>Oenothera biennis</i>	Cook County	Autogame	16	20	1	8 %
	S. Illinois	Autogame	28	20	4	22 %
<i>Hordeum spontaneum</i>	Israël	Autogame	28	28	25	11 %
<i>Lycopersicon pimpinellifolium</i>	(Equateur	Autogame	43	11	11	14 %
	(Perou					
<i>Phlox cuspidata</i>	Texas	autoincompatible	10	16	7	11 %
<i>P. drummondii</i>	Texas	autoincompatible	10	16	4	27 %
<i>Stephanomeria exigua</i>	Californie	autoincompatible	11	14	8	30 %

TABLEAU 8: Nombre d'allèles de chaque catégorie.

Espèces	échantillons	Locus	nombre de protéines	C			R	
				D	S	L	D	L
<i>Phlox drummondii</i> cultivars'	16 variétés nommées	19	13	24 [72]	1 [14]	1 [14]		
<i>Hordeum spontaneum</i> formes spontanées	28 populations de 7 régions (Israël)	28	16	45 [22]	16 [21]	25 [33]	6 [8]	12 [16]
<i>Lycopersicon</i> <i>pimpinellifolium</i> formes spontanées	¹¹ Equateur Perou	11	3	22 [28]	3 [8]	9 [23]	2 [5]	14 [36]
<i>Phlox cuspidata</i> formes spontanées	10 populations Texas	16	9	19 [42]	2 [29]	2 [50]		
<i>Phlox drummondii</i> formes spontanées	10 populations Texas	16	9	21 [100]				
<i>Stephanomeria</i> <i>exigua</i> formes sauvages	11 populations Californie	14	8	22 [26]	6 [19]	8 [26]	5 [16]	4 [13]

[] % d'allèles fournis par la catégorie concernée

Un deuxième type d'observations (cf. tableau 8) apporte des informations sur la distribution géographique des allèles. Un peu arbitrairement, 5 catégories d'allèles sont définis:

	dispersé D:	observé à fréquence > 10% dans plus de 2 régions
Allèle commun C fréquence > 10% dans au moins un échantillon	sporadique S:	observé à fréquence > 10% dans seulement 2 régions
	localisé L:	observé à fréquence > 10% dans une seule région
Allèle rare R fréquence toujours < 10%	dispersé D:	il est observé dans plus d'une région
	localisé L:	il n'est observé que dans une région

Le Tableau 8 souligne que pour les allèles rencontrés, on trouve des différenciations locales notables puisque la colonne C D est en général loin de fournir la majorité des allèles recensés (2 parmi 6). Les allèles RL sont bien représentés et ne contribuent donc pas de façon négligeable à la diversité d'ensemble. Si l'on considère les ressources génétiques du point de vue d'une banque de gènes il y a fort intérêt à ce que l'échantillonnage concerne le maximum de populations et de régions: échantillonner davantage de sites avec moins d'individus par site.

La encore ce tableau ne met pas en évidence des particularités liées au mode de reproduction.

Le Tableau 9 concerne les données relatives aux richesses alléliques comparées entre les formes cultivées et les formes spontanées observées sur des collections de 3 complexes (orge, tomate, riz).

Le Tableau 9 souligne l'importance des formes spontanées comme réserve originale d'allèles, (malgré un pourcentage commun toujours important). *H. spontaneum* avec seulement 20 échantillons introduit 18% d'allèles nouveaux. Les populations de *H. spontaneum* d'Israël sont en moyenne de 50% plus variables que le fameux composite XXI en sa 17^{ème} génération (ce composite avait été synthétisé à partir de 6.200 origines d'orges de la collection mondiale).

Un dernier point que nous n'illustrerons pas concerne l'observation des déséquilibres gamétiques dans les populations naturelles. Il semblerait que des complexes coadaptés (lisibles à travers des déséquilibres gamétiques de locus dont la signification adaptative directe, comme les estérases, n'est pas évidente) puissent être mis en évidence tant chez les formes spontanées que dans les variétés traditionnelles. Leur signification pourrait être importante en ce qu'ils soulignent l'incidence des corrélations environnement-polymorphisme enzymatique.

Des données de génétique quantitative rapportées chapitre III, 3, permettent également de considérer le même problème: quelle est la part de diversité interpopulation par rapport à la part de polymorphisme intrapopulation. Pour deux plantes du même complexe d'espèce (*Triticum-Aegilops*) et d'habitats très comparables, on peut noter de fortes différences dans la valeur relative des deux sources de variabilité.

NEVO et al. (1982) donnent un autre exemple d'observations de caractères morphologiques et enzymatiques et des conséquences qu'il convient de tirer pour l'organisation de l'échantillonnage. Il s'agit cette fois des formes spontanées *Triticum diccocoïdes* des blés tétraploïdes. Cette forme est l'ancêtre spontané immédiate de toutes les formes tétraploïdes cultivées avec lesquelles elle est pleinement interfertile, elle est aussi partiellement fertile avec les blés hexaploïdes, elle est autogame comme tous les blés cultivés (taux d'allogamie de l'ordre de 3%). Des allèles peuvent être ainsi facilement transférés de ces formes spontanées aux formes cultivées. On trouve chez *T. diccocoïdes* des caractéristiques agronomiques intéressantes (gros grains, haute teneur en protéine, résistance à la rouille jaune). L'étude de NEVO et al. concerne 50 loci analysés sur 457 individus représentatifs de 12 populations en Israël. 32% des loci étaient polymorphes dans toutes les 12 populations, 30% étaient localement polymorphes, les derniers étaient polymorphes au niveau de la région. Pour 49 des loci le taux de polymorphisme était supérieur à 10%. L'hétérozygotie atteignait au maximum 6% loci par individus. La distance génétique maximum entre 2 populations valait 0,248. Les variations concernant les polymorphismes enzymatiques et les caractéristiques d'épillets pouvaient être significativement corrélées avec des facteurs du milieu et la répartition géographique (longitude). NEVO proposait les stratégies d'échantillonnage suivantes pour maximiser la variation génétique collectée en terme d'unité de coût et d'effort :

« 1. Il n'existe pas, à l'intérieur d'Israël, une région unique riche en diversité. Le patron de différenciation, sporadique, local et régional concerne des populations différentes par leur effectif et leur degré d'isolement.

2. Plusieurs allèles sont limités à une ou deux populations ou zones, mais ils y sont présents en fréquence appréciable ($\geq 10\%$). La proportion d'allèles sporadiques communs et localisés atteint 68% et seuls 8% sont rares sur l'ensemble de l'aire. Il est donc souhaitable de collecter des petits échantillons dans un aussi grand nombre de localités que possible. Dans cette espèce la probabilité est forte de trouver des variants nouveaux, localement communs dans des régions nouvelles non encore explorées. MARSHALL et BROWN (1975) ont déjà souligné l'importance d'échanger en priorité des allèles localisés.

3. Puisque la différenciation est partiellement adaptative et significative écologiquement, l'échantillonnage doit concerner la plus grande diversité environnementale possible (altitude, latitude, longitude variées; conditions climatiques, édaphiques et biotiques. »

Cependant la diversité interpopulation reste (même pour la plante allogame), très fortement prédominante et l'on retrouve la conclusion du tableau 8.

L'analyse des populations d'une région donnée permet d'organiser un meilleur échantillonnage ultérieur et de déterminer en fonction des coûts

des diverses étapes de la collecte, les effectifs des échantillons à prélever dans chaque situation*. (BOGYO et al. 1980)

*Si on prélève des échantillons de n_2 individus sur n_1 populations, on peut évaluer le coût C de la collecte par: $C = C_1 n_1 + C_2 n_1 n_2$ ou C_1 est le coût lié aux changements de populations et C_2 le coût de prélèvement d'un individu dans une population.

Un principe d'optimisation de n_1 et n_2 proposé par COCHRAN et appliqué par PORCEDDU serait de choisir n_1 et n_2 de façon telle que le produit du coût global C par la contribution moyenne d'un individu à la variance entre populations (σ_B^2) soit minimum. Le principe permet de situer n_1 et n_2 à un niveau tel que relativement au coût l'apport de tout individu supplémentaire ne soit plus très élevé (C faible mais σ_B^2 élevé) et ne soit pas insignifiant (C fort avec une contribution individuelle à la variance négligeable).

La contribution à la variance σ_B^2 de chaque individu collecté est

$$\frac{\sigma_B^2}{n_1 n_2} = \frac{\sigma_e^2}{n_1 n_2} + \frac{\sigma_P^2}{n_1}$$

ou σ_B^2 est la variance intrapopulation et σ_P^2 la variance due à l'hétérogénéité entre populations (cf. analyse de variance hiérarchisée p. 137 et suivantes).

Il faut donc rendre minimum:

$$\Delta_c = C \times \frac{\sigma_B^2}{n_1 n_2} = (C_1 + C_2 n_2) \left(\frac{\sigma_e^2}{n_2} + \sigma_P^2 \right)$$

soit: $\Delta_c = C_2 n_2 \sigma_P^2 + \frac{C_1 \sigma_e^2}{n_2} + C_2 \sigma_e^2 + C_1 \sigma_P^2$

ce qui revient à annuler:

$$\frac{d\Delta_c}{dn_2} = C_2 \sigma_P^2 - \frac{C_1 \sigma_e^2}{n_2^2}$$

$$\frac{d\Delta_c}{dn_2} = 0 \text{ si } C_2 \sigma_P^2 - \frac{C_1 \sigma_e^2}{n_2} = 0$$

$$\text{d'où } n_2 = \sqrt{\frac{C_1 \sigma_e^2}{C_2 \sigma_P^2}}$$

Supposons que les coûts de collecter une population de plus (temps, déplacement) soit 16 fois le coût de prendre une plante de plus dans la population (temps) on a $C_1 = 16 C_2$. En prenant des valeurs de variances calculées sur des populations d'Israël d'*Aegilops speltaoides* (allogame) et d'*Aegilops longissimum* (autogame) on trouve pour la floraison:

$$\frac{\sigma_e^2}{\sigma_p^2} = \frac{47}{19}, n_2 = 4 \sqrt{\frac{47}{19}} \approx 6 \text{ et}$$

$$\frac{\sigma_e^2}{\sigma_p^2} = \frac{83}{184}, n_2 = 4 \sqrt{\frac{83}{184}} \approx 3 \text{ respectivement.}$$

Si on disposait d'un seul budget global $C = 1000 C_2$, $C = 16C_2n_1 + n_2C_2n_2$ on obtient

$$1000 C_2 = \begin{matrix} n_1 (16C_2 + 6C_2) \text{ pour } \textit{spaltoïdes} \\ n_1 (16C_2 + 3C_2) \text{ pour } \textit{longissimum} \end{matrix}$$

$$\text{d'où } n_1 = \begin{matrix} 1000/19 \# 53 \text{ populations.} \\ 1000/22 \# 46 \text{ populations} \end{matrix}$$

On voit ainsi l'incidence, sur le nombre de populations échantillonnables, de la connaissance acquise sur la variabilité de ces populations analysées à la suite d'une prospection préliminaire.

2. Incidence du mode de reproduction

TABLEAU 9: Variabilité allélique comparée entre formes cultivées et formes spontanées de trois complexes d'espèces (orge, tomate, riz).

	Nombre d'entrées	Bases de mesures	Résultats
<i>Hordeum vulgare</i> <i>Hordeum spontaneum</i>	297 20	43 allèles en 3 locus d'estérases	40% des allèles en commun dans les collections 32% des allèles ne sont observés que dans <i>H. vulgare</i> 18% des allèles que dans <i>H. spontaneum</i>
<i>Lycopersicum esculentum</i> cultivé <i>Lycopersicum pimpinellifolium</i> spontané	47 cultivars du Pérou 43 populations spontanées (+ 1 de <i>L. e. var. cerasiformae</i>)	49 allèles en 10 locus	37% allèles en commun 2% allèles que dans les formes cultivées 61% allèles que dans les formes spontanées exclusivement
<i>Oryza sativa</i> cultivé <i>Oryza perennis</i> spontané		série 1 (17 allèles) série 2 (9 bandes estérases)	53% en commun 47% chez <i>O. perennis</i> seulement 78% en commun 22% dans <i>O. perennis</i> seulement

On dispose de trop peu d'études détaillées pour permettre de suggérer des consignes d'échantillonnage en fonction de la seule connaissance a priori du mode de reproduction.

La diversité génétique des **autogames** peut, à tous les niveaux, être comparable à celle des **allogames**. Les connaissances acquises sur les variétés traditionnelles des plantes **autogames** montre que leur polymorphisme **intrapopulation** peut être considérable et que celui-ci peut avoir une grande importance adaptative face à la diversité des écosystèmes cultivés.

L'amélioration des plantes à l'avenir, fortement échaudée par la vulnérabilité des variétés récentes, aura besoin non seulement de riches banques de gènes mais aussi d'exemples opérationnels de variétés polymorphes stables présentant des **coadaptations** en régime stationnaire. Celles-ci représentent probablement **Ces** bilans adaptatifs face à des milieux bien déterminés tant pour leur tendance générale que pour leurs types de complexité (diversité, irrégularité). Des ressources génétiques qui ambitionnent d'être à la fois banque de gènes et conservation d'organisation adaptatives complexes ne peuvent escamoter un échantillonnage serré de quelques populations naturelles ou variétés traditionnelles, et ce, quel que soit le mode de reproduction des plantes du complexe d'espèces (autogamie, allogamie, apomixie). Les populations **apomictiques** centrales couplées aux formes sexuées **ches** *Panicum maximum* ont un polymorphisme comparable à celui attendu chez des populations sexuées **allogames**; la diversité des cultivars de pommes de terre tétraploïdes (autogamie et multiplication végétative) du Pérou est nourrie de celle des **autoincompatibles** diploïdes; les *Aegilops* diploïdes **autogames** ne sont pas moins polymorphes (**intrapopulations** et **intrafamilles**) que les *Aegilops* diploïdes **allogames**; les variétés traditionnelles de millet du nord **Shensi** sont extrêmement polymorphes malgré leur taux d'autogamie supérieur à 99%.

Le mode de reproduction par contre intervient plus valablement pour définir la taille d'une unité à échantillonner pour des populations naturelles: l'isolement par distance est beaucoup plus réduit chez les **allogames** (**pollinisateurs** lointains) que chez les **autogames**.

3. Distribution géographique du complexe d'espèces

Le chapitre I, 6, schématise la distribution de complexes d'espèces en zones centrales (dont des **microcentres**), zones marginales et isolats. Malgré le manque d'analyses détaillées prouvant **complètement** ce schéma, on voit que les stratégies d'échantillonnage peuvent être modulées de la façon suivante:

Zone centrale: proximités modérées entre prélèvements, plus grande chez les **allogames** que chez les **autogames**. Les échantillons en chaque point peuvent être abondants. Les zones à **introgression**, les **microcentres**, doivent être prospectés en jumelant des échantillonnages au hasard et des repérages visuels de hors-types.

Zones marginales et isolats: Les consignes correspondant à des objectifs « banque de gènes » peuvent être suivis, il faut mettre l'accent plus sur la diversité des sites que sur le nombre des individus par site.

4. Consignes pratiques d'échantillonnage

La lecture des monographies de la première partie montre la diversité de ce qu'on appelle un échantillon. La taille de l'échantillon dépend d'abord de sa nature (éléments de multiplication végétative, plantules, graines, pollens) et de la plante.

La dimension de l'échantillon doit être calculée en fonction des objectifs d'étude qui le concerne (prévoir un excédent pour l'analyse génétique par les laboratoires de ressources génétiques) et des possibilités de conservation (coûts des chambres froides, surfaces disponibles par les collections de plantes pérennes). Ce n'est que très secondairement qu'une justification de la taille de l'échantillon dépendra d'optimisations mathématiques. A titre d'exemple on trouvera tableau 10 le nombre d'échantillons prélevés au cours des différentes prospections de riz depuis 1974.

Les contrats de collecte **prévoieront** des dimensions d'échantillon type. Il faudra explicitement détailler ces formats suivant qu'il s'agit d'échantillons de petites graines à fort égrenage spontané de formes sauvages ou de lots de cultivars plus faciles à collecter en grenier. Les échantillons des hors-types, témoins d'une **introgression**, serviront à des recherches sur l'organisation du complexe des espèces prospectées; ils ne doivent pas figurer dans le catalogue de collecte destiné à la conservation générale.

Sur les populations ou variétés en place les échantillons doivent être réalisés par regroupement de plusieurs prélèvements aléatoirement distribués sur l'ensemble du champ. L'information concernant cette distribution n'est pas utilisable dans le cadre de la conservation générale, le maintien de lots séparés par épis d'un même champ ne se justifie donc pas, sauf si la collecte doit servir à analyser la structure reproductive de la variété.

Accompagnant certains échantillons, des exemplaires botaniques types doivent être rapportés (épis ou graines caractéristiques, planches d'herbier) mais l'encombrement de ce matériel ne justifie pas de le multiplier systématiquement. Là encore le jugement des collecteurs est déterminant.

S'astreindre à accompagner chaque échantillon de fiches détaillées est un travail dont l'efficacité est illusoire (même si la perspective de beaux descripteurs mis en mémoire informatisée est alléchante). Il vaut mieux garantir quelques informations peu **nombreuses** mais solides et rédiger en fin de collecte un compte-rendu synthétique replaçant le mieux possible les grands ensembles d'échantillons par zone écologique, avec des repères ethnographiques et des données sur l'agriculture. Autant que possible il ne faut cependant pas descendre en dessous du minimum suivant:

- N° de prospection,
- nom d'espèce (latin, après vérification si nécessaire),
- nom vernaculaire,
type de précocité défini par le paysan,
- position précise du prélèvement (longitude, latitude, altitude),
- condition (grenier, champ, population naturelle, hors-type particulier),
- taille approximative du lot à partir duquel l'échantillon est prélevé,
- pratique de l'échantillonnage:
 - graines au hasard (battues, par épi ou par pied)
 - bouture,
 - tubercule,

- dimension approximative de l'échantillon,
- caractéristiques particulières frappantes.

Les notations de parasites, les données d'enquête doivent être rapportées par ensemble dans le rapport plutôt que par échantillon (sauf attaque très exceptionnelle et échantillonnage sur de rares survivants). Les méthodes de gestion des bases de données (Chap. IV) permettent d'enregistrer les observations en clair; il est superflu de vouloir coder au maximum les notations au risque de les biaiser.

TABLEAU 10: Prospections (échantillons prospectés par l'ORSTOM et l'IRAT depuis 1974).

Pays prospectés	Année	Prospecteurs IRAT/ORSTOM	Nombre d'échantillons						
			<i>O. satyria</i> x/mia	<i>O. bursarius</i> spontanée	<i>O. bursarius</i> guilata adventice	<i>O. longicauda</i> tamara	<i>O. bursarius</i> x/mia	<i>O. satyria</i> peris	
Mali	oct-déc. 1974	BEZANCON/BOZZA	-	-	53	8	2	-	-
Sénégal	oct. 1974 Janv. 1975	SECOND	31	9	30	44	-	-	-
Mali, delta In'ri, Niger	nov.-déc. 1975	BEZANCON SECOND	8	-	(53)	36	-	-	-
Haute-Volta	oct. 1976	BOZZA / SECOND	4	3	5	7	1	-	-
Côte d'Ivoire	nov. 1976	BEZANCON KOFFI GOLI	24	1	-	2	-	6	1
Mali, périphérie du delta	nov. 1977	BEZANCON BOZZA	1	-	25	1	5	7	-
Sénégal, région du Fleuve Sénégal	déc. 1977	BEZANCON BOZZA	1	3	12	(8)	6	-	-
Cameroun, lac et région Sud	nov. 1977	BORGEL SECOND	16	12	49	(2)	8	1	3
Nord Cameroun	déc. 1977	BORGEL SECOND	14	16	13	(7)	10	3	1
Côte d'Ivoire	nov. 1977	KOFFI GOLI N'GUËSSAN YDOBLE	394	15	-	-	-	-	-
Zambie	mai-juin 1978	BEZANCON SECOND	20	-	4	-	10	-	-
Guinée-Bissau	nov.-déc. 1978	BORGEL BOZZA	134	47	2	4	7	-	-
Zambie	mai-juin 1979	MIEZAN SECOND	53	3	6	-	12	2	5
Guinée Conakry	nov.-déc. 1979	BEZANCON KOFFI GOLI	296	75	5	-	3	-	-
TOTAL			996	636	129	163	158	16	15

5. Rappels

- Les populations spontanées sont riches d'une variabilité phénotypiquement peu visible: quelques unes méritent d'être très soigneusement échantillonnées (une ou deux par zone écologique).
 - Il vaut mieux multiplier les sites de prélèvement qu'augmenter la taille des échantillons (c'est d'autant plus vrai que l'on est loin des zones centrales).
 - Les échantillons très méticuleux et statistiquement très planifiés ne concernent que des populations ou des champs bien repérés à la suite d'enquêtes précises ou **d'études** préliminaires qui en font suspecter l'importance. Ces travaux concernent alors les recherches en ressources génétiques mais pas le lot de conservation, « banques de gènes », général.
 - Les collecteurs quadrillant systématiquement une région doivent toujours avoir présent à l'esprit que les **déterminations** de zones relevant de la consigne ci-dessus est de toute première importance pour préparer la conservation dynamique des ressources génétiques (le seul type de conservation qu'il faudra en définitive chercher à réaliser, la constitution de banques de gènes » n'étant qu'une mesure de première urgence).
 - Le souci d'efficacité doit primer l'excessive méticulosité bureaucratique. Quelques bonnes informations nettes et sûres et des échantillons bien répertoriés valent mieux que pléthore de détails incertains sur des lots à délimitation confuse. Le bon sens des collecteurs connaissant bien leur plante et leurs objectifs doit toujours se traduire par une décision nette dans la définition des échantillons et la stratégie de prélèvement sur le terrain.
 - Il est rare qu'une collecte valable puisse concerner des plantes très diverses; une équipe de spécialistes différents (sélectionneurs, généticiens, **phytopathologistes**, botanistes), prospectant le même complexe d'espèces est efficace là où plusieurs sélectionneurs de plantes différentes ne réaliseront qu'un survol assurant l'illusion du nombre mais pas de la solidité des ressources collectées. Beaucoup de kilomètres de routes goudronnées ne valent que si, en quelques sites, elles aboutissent à de grandes randonnées pédestres ou de pistes plus difficiles où les équipes prennent le temps d'observer et de questionner plus que de prélever. Des heures de « palabre » avec un bon cultivateur ou un groupe de villageois, des journées de discussions, de promenade et d'échantillonnage dans une seule population rapportent souvent autant d'information véritable que des centaines d'échantillons. La collecte des ressources génétiques ne se juge pas au nombre d'échantillons mais à la qualité des conservations qu'elle permettra.

CHAPITRE III

ÉVALUATION

M. Lourd, Y. Savidan, G. Second et J. Pernès

I. INTRODUCTION

Le matériel végétal accumulé au cours des prospections représente des milliers, voire des dizaines de milliers d'échantillons. Des observations ont été consignées au cours des collectes, mais elles sont de valeur très inégales, rapidement faites, dépendant des circonstances particulières du moment où l'échantillon est prélevé. Il faut donc organiser une analyse des collections. C'est le programme d'évaluation.

Les ressources génétiques accumulées doivent être évaluées de façon à répondre aux ensembles de problèmes posés par l'utilisation future:

— Quelles sont les caractéristiques agronomiques des échantillons, lesquels d'entre eux possèdent des résistances à des parasites donnés, des caractères technologiques ou organoleptiques recherchés, un cycle végétatif donné?...

— Comment peut-on utiliser les caractères intéressants distribués dans des compartiments différents du complexe? Quelles sont les règles de transfert génétique entre compartiments, quels seront les obstacles à surmonter?

— Connaissant la structure du complexe d'espèces, comment assurer la meilleure conservation des ressources génétiques?

On comprend aisément que les réponses au deuxième ensemble de problèmes supposent tout un travail d'analyse génétique du complexe d'espèces: études cytogénétiques, recherches de distances génétiques au moyen d'outils biochimiques ou d'analyses de génétique quantitative, programmes d'hybridation... Il s'agit là d'une évaluation génétique des ressources.

Le premier ensemble de problèmes semble faire appel à des observations plus immédiates. Il concerne plus directement les sélectionneurs utilisant les voies classiques d'amélioration à l'intérieur d'un seul compartiment de formes cultivées. Il semble pouvoir être résolu assez simplement par la mise en place de quelques collections complètes de l'ensemble des échantillons réunis, les observations étant effectuées successivement sur quelques années dans plusieurs localités représentatives des grandes zones écologiques de cette culture. Ces évaluations directes en collection constituent l'évaluation agronomique. L'idée qu'elle puisse être suffisante et réalisée indépendamment de toute évaluation génétique est illusoire.

Organisation hiérarchisée des évaluations agronomiques

Une collection de ressources génétiques des céréales telles que le blé ou le riz comprend des dizaines de milliers d'échantillons. Une collection de ressources génétiques de caféiers couvre des dizaines d'hectares installés pour de nombreuses années. La diversité des conditions écologiques de la culture d'une plante donnée est considérable. Il est impossible d'installer de grandes collections d'évaluations agronomiques dans la multiplicité des milieux souhaités; cela demanderait des moyens énormes d'installation, d'observations et d'interprétation.

Quelques grandes collections mondiales d'observations (2 ou 3) de tous les échantillons n'apporteront pas de renseignements réellement utilisables. Des caractères morphologiques seront en gros assez stables (formes de l'épi, diverses notations de coloration ou de pilosité). Les caractères de

longueur de cycles, de hauteur de plantes dépendront beaucoup de la latitude d'observation, de l'ensoleillement, des températures, de l'hygrométrie, de l'altitude, etc... L'utilisation de quelques témoins et d'une échelle de précocité ne permet pas de transposer correctement d'une région à l'autre les données des cycles. Le polymorphisme génétique des systèmes de réponse floral est très grand et non complètement recensé.

Les caractères de sensibilité à des parasites dépendront des races présentes dans la localité d'observation, des conditions climatiques de l'année favorisant, ou non, une pullulation. L'inoculation systématique n'est pas possible pour toutes les races d'un parasite (on ne va pas introduire dans un pays de culture d'une plante donnée une collection mondiale complète de parasites!); la plupart des tests sont effectués très empiriquement, surtout quand il s'agit des insectes, des mammifères, des oiseaux, ils sont très sensibles aux biais dus au voisinage de variétés particulièrement attractives et l'hétérogénéité des attaques sur le terrain est considérable. Quelle sera la valeur pour l'utilisateur du Nord Niger des observations rapportées au centre Sénégal?

Les évaluations agronomiques consignées dans quelques grandes collections n'ont aucune valeur universelle. Leur stockage informatisé donne des facilités d'accès qui renforcent l'illusion d'une signification générale. Il ne faut pas être dupe, l'évaluation agronomique n'est utilisable que si elle est menée dans les conditions écologiques du projet d'amélioration des plantes.

Dans chaque zone écologique il n'est possible de consigner des observations valables et des tests de résistances que pour au plus quelques centaines d'échantillons. Aussi les utilisateurs procéderont-ils en deux temps:

- Ils demandent un sous-ensemble représentatif de quelques centaines d'échantillons des ressources génétiques concernées. Ils observent dans leurs localités de travail ces collections.
- Ayant déterminé parmi ce sous-ensemble quelques échantillons qui présentent un intérêt particulier, ils redemandent un échantillonnage plus **substantiel** des groupes auxquels appartiennent ces échantillons. Ils observeront alors comme précédemment ces nouveaux sous-ensembles.

Ainsi à chacune des étapes le volume des collections mises en place et observées est suffisamment réduit pour que l'évaluation agronomique locale soit correcte.

Cette évaluation agronomique hiérarchisée n'est possible que si au départ on dispose d'une classification objective, à valeur universelle de la collection des ressources génétiques. Cette classification est la tâche principale de l'évaluation génétique. Son succès conditionne la possibilité du réseau hiérarchisé d'évaluation agronomique. Toutes les méthodes d'évaluation et de traitement de ces évaluations, présentées dans ce chapitre, contribuent conjointement, et en fonction des types de plantes étudiées, à réaliser une évaluation génétique de qualité, donc à créer les conditions d'une évaluation agronomique correcte et régulièrement mise à jour.

II. ÉVALUATIONS DIRECTES EN COLLECTIONS ET TRAITEMENT DE CES OBSERVATIONS

L'essentiel du paragraphe concerne le traitement des données recueillies de façon à réaliser les meilleurs classifications possibles des ressources génétiques et une représentation significative du complexe d'espèces dont on constitue ces ressources. De ce fait les acquisitions du paragraphe III (Evaluation génétique) entrent naturellement dans les informations traitées et sont susceptibles d'être soumises aux mêmes types d'analyses.

A. OBSERVATIONS, ACQUISITIONS DES DONNEES

Les collections d'observation sont disposées sur le terrain en une série de petites parcelles, quelques lignes pour chaque échantillon, avec répétitions (de préférence plus de 2). L'ensemble est disposé sur une même grande parcelle de façon à ce que les observateurs puissent aisément parcourir toute la collection. C'est peu à peu, par le jeu des observations répétées, des aller et retour, de la familiarité avec le matériel végétal, que les caractères à noter prennent forme, que les différences deviennent descriptibles, même **codifiables**. Aucun fichier, aucun descripteur à priori ne vaudront les leçons portées par une fréquentation quotidienne des collections.

De là un premier recensement de caractères, un choix de leurs différents états (coloration des limbes: vert bleu, vert, vert pâle; pilosité des gaines: glabre, modérée, abondante...) et un premier catalogue constituent les éléments préliminaires des descripteurs (cf. exemples des descripteurs et définitions, chapitre V). Des observations successives, des tentatives de comparaison conduiront à simplifier ces descripteurs, à introduire d'autres caractères. Des notations standardisées de sensibilité aux maladies, les données des **électrophorégrammes** (cf. paragraphe IIIc), toutes autres informations systématiques sur les différents échantillons permettront la constitution d'un dossier répertoriant toutes les données d'observation, avec une certaine codification numérotant chaque caractère et les états des caractères. Quelle mise en forme peut-on faire de ces données?

Les méthodes informatiques de stockage, d'utilisation des fichiers en tant que tels constituent la mise en place et la constitution des banques de données de ressources génétiques étudiées (chapitre V).

Le paragraphe suivant est destiné à décrire comment transformer ces données pour acquérir les connaissances nécessaires à la planification des programmes d'évaluation agronomique hiérarchisée.

B. TRAITEMENT DES OBSERVATIONS

L'acquisition d'une vue synthétique d'un grand ensemble de données (des milliers d'échantillons, une centaine de notations pour chacun d'eux) s'acquiert en trois étapes:

1. Description des grandes orientations de la diversité d'ensemble, repérage de caractères et d'associations de caractères prépondérants. Quels sont les grands axes de la variabilité d'ensemble? Ces descriptions sont acquises au moyen de représentations graphiques (nuages de points représentatifs des échantillons ou des caractères, projetés dans des plans correspondants aux étirements maximaux) et de paramètres (coordonnées des points, mesures de la représentativité de la projection d'un point dans le plan étudié). Les méthodes types sont des analyses en composantes principales ou des analyses de correspondance.

2. *Construction de classifications.* Pour permettre un échantillonnage acceptable de l'ensemble de la collection il est commode de réaliser des regroupements, de constituer des classes. Ces méthodes de taxonomie numérique ou de constitution de groupes utilisent diverses approches, avec certains choix arbitraires. La pratique judicieuse utilisera simultanément plusieurs méthodes pour retenir les points communs. Une classification est satisfaisante si la partition de l'ensemble conduit à des regroupements tels que les ressemblances d'individus appartenant à un même groupe sont plus grandes que les ressemblances entre individus appartenant à des groupes différents. Ce principe n'est pas si simple ou si banal quand il s'agit de le réaliser sous forme d'un algorithme de construction de classes. Il faudra résumer l'ensemble des observations concernant deux individus en un indice décrivant leur ressemblance ou leur distance (dans le même esprit que les définitions d'identité génétique ou de distance génétique entre populations: (chap. I. D)), puis établir des règles de regroupement qui correspondent en gros à trois attitudes:

1/ On regroupe de proche en proche, deux à deux, les échantillons les plus semblables (ou les groupes ainsi constitués après les premières étapes) jusqu'à constitution d'un unique groupe final qui englobe toute la collection. Ces regroupements successifs, ascendants conduisent à des diagrammes en forme d'arbres, analogues à des schémas phylogéniques. La constitution de *dendrogrammes* en est le type. La décision d'arrêter les regroupements à un certain niveau de ressemblance est arbitraire et on peut proposer plusieurs découpages. (Figure 10).

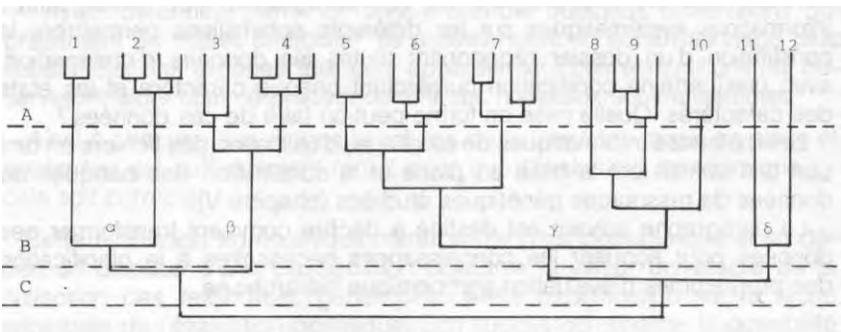


Fig. 10: Exemple de dendrogramme

La coupure A définirait 12 groupes, dont 3 réduits à un seul individu (groupes 8, 11, 12). La coupure B définirait 4 groupes (a, 13, γ , δ), la coupure C, 2 groupes (a + β ; γ + δ). Ces 3 coupures sont construites sur un

paramètre commun à tous les groupes ainsi constitués: la dissemblance des individus d'un groupe n'excède pas la valeur seuil définie par la coupure. On pourrait cependant souhaiter ne pas être aussi arbitraire et tenir compte de la physionomie de l'arbre de regroupement: souhaiter une partition telle que α , β , (5-6-7), (8-9-10), 6.

2/ On constitue d'emblée un groupe central, le plus typique constitué par un ensemble dont les échantillons ont une bonne ressemblance entre eux et qui sont le moins excentriques possible dans la collection. Ce groupe central étant constitué, un deuxième groupe central sera obtenu selon le même principe à partir des échantillons de la collection restant après élimination de ceux entrant dans la composition du premier groupe central. Et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'à considérer les échantillons les plus excentriques. La *Méthode nodale* est un exemple d'un tel processus de regroupement. Contrairement aux approches (1) la constitution des groupes conditionne ici le déroulement de la méthode. Dans le cas précédent on associait les individus sans présumer de ce que serait la partition définitive établie a posteriori.

3/ On essaie de trouver au départ quelques échantillons très différents susceptibles d'être chacun des noyaux de regroupement raisonnables. [En absence d'amorces convaincantes a priori, on essaie plusieurs points de départ différents pour voir si l'on aboutit à des classifications ayant des points communs forts satisfaisants]. Tous les échantillons de la collection sont alors regroupés à l'un ou l'autre des noyaux de départs. Autant de sous-ensembles sont ainsi constitués qu'il y a d'échantillons noyaux choisis a priori. Dans chacun de ses sous-ensembles la même démarche permet d'aboutir à une partition plus fine. Les programmes utilisables imposent pratiquement une telle progression, ils ne peuvent efficacement construire un grand nombre de groupes a priori. Cette démarche facilite aussi la constitution étape par étape des noyaux de regroupement raisonnables. La méthode des *nuées dynamiques* (DIDAY) correspond à cette règle de regroupement.

3. *Classement et établissement de critères de classement.* Les classifications étant faites il est intéressant de découvrir quels critères principaux, quels caractères typiques permettent en gros de retrouver les groupes, d'en constituer en quelque sorte les clés de détermination. Les clés permettront d'introduire des échantillons, nouveaux venus, qui n'avaient pu être pris en compte pour construire la classification. Il s'agit de classer ces échantillons dans le cadre de groupes constitués et non plus de créer des groupes. La valeur d'indices construits à partir des états de caractères clés définit l'appartenance de l'échantillon à tel groupe. Avec ce type d'analyse on pourra aussi apprécier comment d'autres mesures, non introduites dans les descripteurs initiaux, permettent de placer correctement les échantillons observés dans leur groupe. Cet aspect est particulièrement utile dans les évaluations agronomiques locales faites en un point sur des sous-ensembles de la collection. Les évaluations locales portant sur des nombres plus restreints, des parcelles disposées sur un terrain d'expérience plus homogène peuvent être l'objet de mesures plus précises et pas seulement de notations et donc approcher des données d'intérêt agronomique plus immédiat (précocité, poids de graines, hauteur, matières sèches, etc...). **Etablir** des correspondances entre les classifications générales et les observations locales est un moyen de donner au niveau de l'utilisateur,

une image pratique des groupes constitués, et donc de bien guider le choix pour le test suivant. Les méthodes correspondant à ce Sème volet sont les *analyses discriminantes*.

Les livres spécialisés de l'analyse multivariable décrivent les techniques de calcul appropriées.

L'enchaînement de ces méthodes est illustré et décrit p. 269 et suivantes (chapitre IV, bases de données et leur exploitation).

III. ÉVALUATION GÉNÉTIQUE

A. LES MÉTHODES DE LA GÉNÉTIQUE QUANTITATIVE

Il ne s'agit pas d'introduire ici l'ensemble des méthodes de la génétique quantitative. On cherchera surtout à en clarifier l'emploi et les conditions d'utilisation.

1. Génétique quantitative et ressources génétiques

La génétique quantitative est l'application des méthodes statistiques, essentiellement analyses de variances, corrélations et régressions, sur des mesures faites sur des plantes appartenant à des familles ordonnées par des règles de croisement. De cette définition résultent deux considérations:

— Les rigueurs de statistiques de la planification des expériences et des conditions agronomiques de leur réalisation imposent l'étude simultanée d'un nombre restreint de familles. Ne seront donc traités par ces méthodes que des sous-ensembles très restreints issus des collections de ressources génétiques. L'objectif sera donc la mise en évidence de propriétés génétiques typiques du complexe étudié, à partir de cas particuliers choisis le mieux possible dans le complexe d'espèces. L'usage de la génétique quantitative n'est donc pas destiné à fournir des données de description mais à mettre en évidence des propriétés génétiques pertinentes du complexe étudié.

— Décrire les méthodes de génétique quantitative revient donc d'abord à classer les différents schémas expérimentaux d'après les règles de croisement qui lient les familles concernées. A partir de là, la poursuite des analyses est de deux ordres:

— Les méthodes de décomposition de la variance ou d'analyse des corrélations sont appliquées comme dans toutes les analyses linéaires et l'on se contente de déceler certains effets familiaux ou d'estimer des variances décrivant les variabilités manifestées dans des catégories données. Dans ce cas la description reste objective et apporte dans le domaine des ressources génétiques des informations utiles.

— Des modèles d'hérédité sont définis à priori et ce sont ces paramètres qui sont mesurés ou testés, on parle d'effets additifs, de dominances, d'épistasie, d'aptitude à la combinaison (générale ou spécifique), etc. Dans ces cas, la validité des conclusions reste douteuse et biaisée par un vocabulaire qui dépasse largement les possibilités d'une expérience réaliste: on estime une aptitude «générale» à la combinaison à partir d'un ensemble de croisements concernant 10 individus, on parle « d'épistasies »

là où on teste des « résidus de variations » après avoir choisi à priori que les facteurs importants **étaient obligatoirement** l'additivité ou la dominance; on apprécie la valeur en combinaison des plantes avec une « population » en comparant quelques dizaines de leurs descendants issus des pollinisations, forcément différentes, par le mélange de pollens produits par la population... Ces méthodes qui peuvent être de bons guides pour les sélectionneurs réalistes dotés de bon sens ne constituent pas un apport notable à l'évaluation des ressources génétiques.

Ainsi nous restreindront la présentation de l'apport de la génétique quantitative en analysant un type d'expérience en nous efforçant de mettre en lumière les types de significations biologiques des résultats acquis.

2. Un schéma d'analyse hiérarchisée construit sur une généalogie par autofécondation

a. Position du problème.

— Plusieurs populations naturelles (ou plusieurs champs de variétés traditionnelles) d'une plante donnée ont été repérées. A partir de mesures de différents caractères que l'on effectuera sur un terrain d'expérience convenable on aimerait apprécier les caractéristiques suivantes

— A-t-on des arguments pour penser qu'il y a une **hétérozygotie** importante des plantes de chaque population pour des gènes ayant une incidence sur les caractères qu'on se propose de mesurer?

— Les populations présentent-elles chacune un certain polymorphisme pour les déterminismes génétiques de ces mêmes caractères (est-il facile de trouver dans une population des plantes ayant un génotype différent)?

— Les populations diffèrent-elles notablement les unes des autres pour leurs génotypes d'ensemble pour ces caractères?

Ces questions sont homologues à celles que le chapitre I.D analysait au moyen des études de polymorphisme enzymatique:

- taux **d'hétérozygotie**
- taux de polymorphisme
- distances entre populations

Mais là, dans le domaine de la génétique quantitative, les phénotypes observés sont loin des gènes et le déterminisme génétique précis des caractères observés n'est pas connu. Ceci justifie la modestie des questions et la prudence des réponses qui seront du type:

soit

- on n'a pas été capable de mettre en évidence une certaine **hétérozygotie**, polymorphisme ou différence entre populations, respectivement;

ou encore

- des différences ont été observées, il existe une certaine **hétérozygotie**, un certain polymorphisme mais les différences entre populations (tant pour les degrés **d'hétérozygotie** et de polymorphisme que pour leurs valeurs moyennes) pourraient être dues à des biais d'échantillonnage incontrôlés (et d'autant plus importants que l'expérimentation ne peut porter sur un très grand nombre de plantes par population).

L'aspect quantitatif des résultats sera des variances mesurant les variabilités génétiques relatives dues aux facteurs **hétérozygotie**, polymorphisme **intrapopulation**, variation **interpopulations**.

Le principe de la génétique quantitative est que la comparaison directe de deux plantes ne permet pas d'attribuer leur différence au fait qu'elles ont des génotypes différents ou qu'elles ont rencontré des conditions de développement différentes. Si on **autoféconde** ces deux plantes et que sur le même terrain on compare au même moment leur descendance en nombre suffisant, l'existence de différences significatives entre les deux familles démontrera que les génotypes des deux plantes étaient différents. Si ces plantes étaient des plantes **sœurs** issues de l'autofécondation d'une plante unique (la grand-mère des plantes observées sur le champ d'expérience), la conclusion sera encore plus précise: cette plante de départ, la grand-mère, était hétérozygote pour au moins une partie des gènes qui avaient une incidence sur le caractère étudié. L'**hétérozygotie** peut s'apprécier à partir des observations de la deuxième génération d'autofécondation; les différences héréditaires entre deux plantes se jugent en comparant leurs premières générations d'autofécondation.

Ce principe mène au schéma suivant (schéma 9):

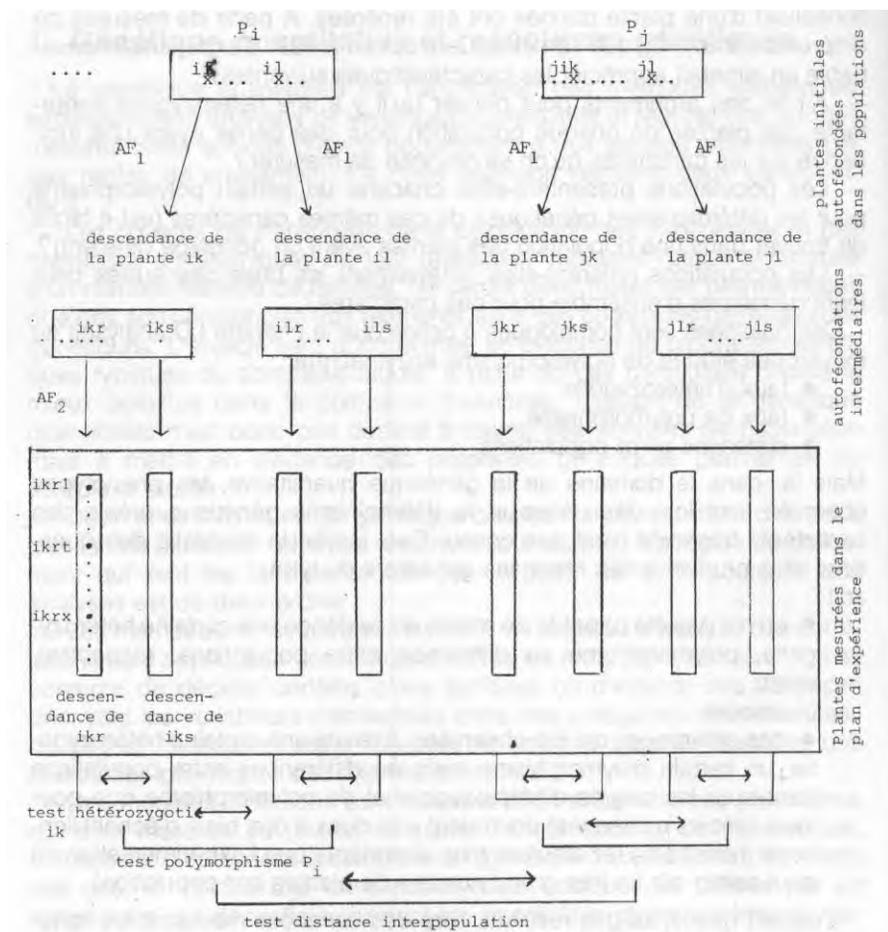


Schéma 9 : généalogie de l'analyse hiérarchique.

b. *Méthode de calculs.* Le plan d'expérience agronomique porte sur les descendants de la 2^{ème} génération d'autofécondation, ce qui représente un nombre de plantes mesurées égal à $p.a.b.c$. si:

p = nombre de populations comparées (numérotées sur l'indice i)

a = nombre de plantes ensachées par population (numérotées sur l'indice j)

b = nombre de plantes filles autofécondées pour chaque plante précédemment ensachées (numérotées sur l'indice k)

c = nombre de plantes observées pour chacune des plantes filles autofécondées (numérotées sur l'indice l).

Ainsi la descendance de chacune des plantes d'une population donnée comprend bc plantes petites filles réparties en b familles. On mesure un caractère X : la valeur observée sur une plante numérotée $ijkl$ est

$$X_{ijkl}$$

c'est la mesure de la $l^{\text{ème}}$ des c plantes issues de la $k^{\text{ème}}$ plante parmi les b plantes autofécondées de la $j^{\text{ème}}$ plante parmi les a plantes de la population i .

Les mesures des c plantes d'une famille (ijk) diffèrent pour deux raisons:

1. des inégalités du milieu (le terrain d'expérience, quelle que soit sa qualité présente toujours quelques hétérogénéités).
2. des différences génotypiques éventuelles pour le déterminisme du caractère X , encore en ségrégation après 2 générations d'autofécondation.

$$\bar{X}_{ijk} = \frac{\sum_{l=1}^c X_{ijkl}}{c}, \quad S_{ijk}^2 = \frac{\sum_{l=1}^c (X_{ijkl} - \bar{X}_{ijk})^2}{c-1}$$

sont les estimations des moyennes et des variances de la descendance de la plante ijk .

Tester l'hétérogénéité des moyennes $X_{i1}, X_{i2} \dots X_{ijb}$ se fait par une analyse de variance à une catégorie, acceptable si les $S_{i1}, S_{i2} \dots S_{ijk}, \dots S_{ijb}$ ne sont pas trop dissemblables. Si la conclusion statistique tend à repousser l'hypothèse d'homogénéité de ces moyennes, cela mettra en évidence l'existence de différences génotypiques entre les b plantes $ij1, ij2, ijk, \dots, ijb$, donc que la plante ij (mère de ces b plantes) était hétérozygote pour certains des gènes ayant une incidence sur le caractère X . Ce test se résume par le tableau suivant (tableau 11).

TABLEAU 11

Sources de variations	Evaluation	Calcul	dl	Espérance
variations entre famille ijk	c fois la variance des moyennes \bar{x}_{ijk} .	$c \sum_k \frac{(\bar{x}_{ijk} - \bar{x}_{ij.})^2}{b - 1}$	b-1	$s_r^2 + cs_n^2 = s_{ij}^2$
variations intrafamille ijk	moyenne des b variances s_{ijk}^2 .	$\sum_k \sum_j \frac{(x_{ijkl} - \bar{x}_{ijk})^2}{b(c - 1)}$	b(c-1)	s_r^2

* Pour retrouver une variance ramenée à l'individu puisque la variance d'une moyenne de c individus est égale à la variance individuelle divisée par c

$$\left(v_x = \frac{V_x}{c} \right)$$

s_r^2 : variance résiduelle (variance limite de résolution de l'expérience)

s_{ij}^2 : variance entre familles issues de la plante ij

s_n^2 : variance décelable due à l'hétérozygotie de la plante ij

Pour chacune des pa séries le tableau 11 peut être construit et permettre d'apprécier l'existence d'hétérozygotie pour chacune des a plantes contrôlées des p populations.

En remontant d'un cran l'analyse, on peut construire le Tableau 12.

TABLEAU 12

Sources de variations	Evaluation	Calcul	dl	Espérance
variations interplantes ij de la population i	bc fois la variance des moyennes \bar{x}_{ijk} .	$\frac{bc \sum_j (\bar{x}_{ij.} - \bar{x}_{i..})^2}{a - 1}$	a-1	$s_{ij}^2 + bcs_p^2 = s_{\pi_i}^2$
variations intrafamille ij	moyenne des des variances s_{ij}^2	$c \sum_j \sum_k \frac{(\bar{x}_{ijk} - \bar{x}_{ij.})^2}{a(c - 1)}$	a(b-1)	s_{ij}^2

$s_{\pi_i}^2$: variance entre familles de la population i

s_p^2 : variance due au polymorphisme entre génotypes de la population i à l'exclusion de l'effet de l'hétérozygotie.

TABLEAU 13

Sources de variations	Evaluation	Calcul	dl	Espérance
entre population i	abc fois la variance des moyennes $\bar{x}_{i...}$	$\frac{abc \sum_i (\bar{x}_{i...} - \bar{x}_{...})^2}{p - 1}$	p-1	$s^2 + abc s_D^2 = s_i^2$
variations moyennes intrapopulations i	moyenne des des variances $s_{\pi_i}^2$	$\frac{bc \sum_i \sum_j (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_{i...})^2}{p(a - 1)}$	p(a-1)	s_{π}^2

s_i^2 : variance entre populations

s_D^2 : part de la variance entre population due aux différences de leur polymorphisme moyen.

Le passage du tableau 11 au tableau 12 est à la fois un simple jeu d'écriture et une hypothèse implicite importante: on admet que les effets **d'hétérozygotie** sont en moyenne assez comparables pour toutes les plantes de la même population i et donc que $S^2_{f_i}$ est une bonne représentation d'ensemble de l'hétérogénéité due à la variation résiduelle incontrôlable dans l'expérience et à l'effet **d'hétérozygotie** détectée par le tableau 11. Le même jeu d'écriture, c'est-à-dire les mêmes principes et les mêmes hypothèses, permet l'étude du niveau supérieur (tableau 13): les différences entre populations.

La possibilité de construire les tableaux successifs suppose qu'à chaque niveau les populations et les plantes échantillonnées ont grossièrement la même organisation génétique (même degré de polymorphisme, même degré **d'hétérozygotie**). Pour un caractère assez global (poids de graines par plante, précocité) il n'est pas impossible que de nombreux locus contribuent à son expression. On pourrait alors imaginer qu'à travers eux on lise une certaine moyenne **d'hétérozygotie** et de polymorphisme représentative de l'organisation génétique des populations de la plante étudiée dans la région échantillonnée.

Dans ce cas les variances S^2_D , S^2_P , S^2_h permettent d'apprécier l'origine de la variabilité génétique d'ensemble pour les plantes de la zone étudiée. La variance d'un ensemble de plantes prélevé au hasard dans l'essai représentatif de la région, est:

$$S^2_E = S^2_f + S^2_h + S^2_P + S^2_D$$

les rapports (appelés corrélations intra-classes):

$$Q_H = \frac{S^2_h}{S^2_E} \quad Q_P = \frac{S^2_P}{S^2_E} \quad Q_D = \frac{S^2_D}{S^2_E}$$

TABLEAU 14

Origine des variations moyennes	Calcul	df	Espérance
Variations entre population (distance)	$\frac{abc}{p-1} \sum_i (\bar{x}_{i...} - \bar{x}_{...})^2 = D$	p-1	$s_i^2 + cs_i^2 = bcs_p^2 + abcs_D^2$
Entre familles intrapopulations (polymorphisme)	$\frac{bc}{p(a+1)} \sum_i \sum_j (\bar{x}_{ij...} - \bar{x}_{i...})^2 = P$	p(a-1)	$s_i^2 + cs_i^2 + bcs_D^2$
Entre descendants intraplantes, intrapopulations (hétérozygotie)	$\frac{c}{pa(b-1)} \sum_i \sum_j \sum_k (\bar{x}_{ijk...} - \bar{x}_{ij...})^2 = H$	pa(b-1)	$s_i^2 + cs_i^2$
Intradescendances de 2 générations intrafamiliales intrapopulations (résiduelles)	$\frac{1}{pab(c+1)} \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (\bar{x}_{ijkl} - \bar{x}_{ijk...})^2 = R$	pab(c-1)	,

Les tests de signification des effets h, p, d, se font successivement par des tests

$$F : \frac{H}{R} \text{ pour h,}$$

$$\frac{P}{H} \text{ pour p,} \quad \frac{D}{p} \text{ pour d.}$$

Les estimations des variances dues à chaque effet, et par suite, les coefficients de corrélations interclasse sont :

$$\hat{s}_h^2 = \frac{H-R}{c} ; \quad \hat{s}_p^2 = \frac{P-H}{bc} ; \quad \hat{s}_D^2 = \frac{D-P}{abc}$$

permettent d'apprécier quantitativement la part de variabilité globale due aux différentes sources: *hétérozygotie*, polymorphisme, distances *intrapopulations* et par suite de planifier un échantillonnage raisonnable (cf. chapitre II). C'est aussi une bonne indication sur la manière dont est structurée la variabilité génétique d'un groupe de population.

Si on peut, sans trop d'entorses aux rigueurs d'analyses statistiques, regrouper l'ensemble des tableaux, on arrive au schéma d'estimation suivant (tableau 14)*.

Illustration

Dans une même région (Israël) deux ensembles de populations concernant deux espèces du complexe *Triticum-Aegilops*, occupent des habitats comparables. L'un des ensembles concerne *Aegilops speltaoides*: diploïde, *allogame*; l'autre *Aegilops longissimum*: diploïde *autogame*. Ils appartiennent tous au même génome (S du point de vue cytogénétique) HILLEL et al. 1973 ont mis en place une analyse hiérarchisée simultanément pour les deux ensembles (même date d'implantation, même terrain). Ils n'ont cependant pas poussé l'essai jusqu'à la deuxième autofécondation; l'analyse globale (tableau 15) ne comprend donc que les trois premières lignes, on ne peut apprécier s_n . Le tableau 15 donne quelques résultats typiques.

Les commentaires d'un tel tableau méritent d'être gardés en mémoire:

— On ne trouve pas une résiduelle plus forte chez *speltaoides* que chez *longissimum*, alors qu'on aurait pu attendre un effet de ségrégation plus fort dû à l'*hétérozygotie* que l'on imagine chez la plante *allogame*.

— Le polymorphisme *intrapopulation* est souvent plus élevé pour la plante *autogame*. C'est une des démonstrations qui aident à chasser l'idée à priori d'un polymorphisme *intrapopulation* supérieur en allogamie qu'en autogamie. Idée qui est particulièrement nocive lorsqu'on planifie l'échantillonnage des variétés traditionnelles des plantes très *autogames* (cf. chapitre II.B).

*Nous avons choisi cette présentation intuitive, ascendante de l'analyse de variance hiérarchisée car elle nous semble plus pédagogiquement proche d'une redécouverte du raisonnement génétique la justifiant. Il aurait été plus rapide et plus simple de partir, comme on le fait classiquement du modèle linéaire suivant:

$$H_{ijkl} = \pi + D_i + P_{ij} + \dots +$$

avec

D_i = effet propre à la population i

P_{ij} = effet particulier dû à la plantation j dans la population i

= effet dû à la ségrégation dans la famille ij donnant une valeur particulière à l'individu k .

r_{ijkl} = résidu dans la 2^{ème} génération entre individus' frères-sœurs;
la valeur r_{ijkl} est due à un résidu de variation génétique
et à l'effet particulier du milieu rencontré
par l'individu $ijkl$.

= moyenne générale

Par ce modèle on peut interpréter directement les significations des variances du tableau.

TABLEAU 15

	entre populations		intrapopulations				intrafamilles	
	F		Variance S_D^2		σ_p^2		S_R^2	
	<i>longis-simum</i>	<i>spel-toïdes</i>	<i>longis-simum</i>	<i>spel-toïdes</i>	<i>longis-simum</i>	<i>spel-toïdes</i>	<i>longis-simum</i>	<i>spel-toïdes</i>
CARACTERES	6.56	4.43						
DATES DE FLORAISON	142,8***	27,3***	184	19	83	47	41,4	21,7
HAUTEUR DE LA FLORAISON	23.3***	2.2**	195	14	673	195	335	119
LONGUEUR DE L'ÉPI A LA FLORAISON	8.1***	4.5**	8	1	78	32	27	14
NOMBRE D'ÉPILLETES	16,5***	4,0**	3	1	6	4	6,1	3,7

**Seuil de signification: 1%

***Seuil de signification: 1%

— Les distances entre populations semblent beaucoup plus accentuées à l'intérieur du groupe **autogame** que du groupe **allogame** (résultat plus classiquement attendu que les deux précédents).

Ce type de résultat permet de poser une question importante, et d'encourager des recherches pour y répondre: comment les plantes **autogames** réussissent-elles à créer un polymorphisme **intrapopulation** comparable ou supérieur à celui créé par les plantes **allogames** et une variabilité résiduelle du même ordre de grandeur?

3. Les plans d'expérience adaptés aux évaluations agronomiques des collections

Nous ne développerons pas les méthodes relatives aux planifications des expériences agronomiques, si bien traitées dans les ouvrages spécialisés (les classiques **FEDERER**, **COCHRAN**, **COX**, **VESSEREAU** par exemple). Soulignons quelques problèmes pratiques.

Le « **leitmotiv** » des ressources génétiques est le problème des effectifs observés. Pour une céréale par exemple on ne peut imaginer observer correctement plus de 200 ou 300 lignes dans un même essai, bien que souvent dans les stations plusieurs milliers de lignes puissent être mises en place simultanément.

Comment organiser le champ d'expérience? Combien de répétitions? Les plans d'expériences classiques conseillent pour l'observation d'un grand nombre de variétés des plans incomplets équilibrés (blocs ou lattés) tels qu'ils sont pratiqués dans les stations bien organisées pour ce genre

d'expériences ne sont pas souvent disponibles ou accessibles au sélectionneur local désireux de faire ses propres évaluations et nous suggérons plutôt d'accepter un mauvais contrôle de l'hétérogénéité du terrain en disposant la collection en blocs complets (d'au moins 3 blocs) puis de distribuer régulièrement plusieurs lignées de référence (témoins) dans chaque bloc.

Nous ferons aussi cette remarque rassurante que l'organisation des plans d'expériences était en grande partie guidée par la nécessité d'avoir des traitements de données simples (accessibles avec les machines électromécaniques); maintenant avec les ordinateurs, malgré les irrégularités de répétitions sur les données manquantes, des traitements statistiques régionaux sont aisément effectués. Ceci même si le plan définitif ne présente aucune valeur satisfaisante compte tenu des caractéristiques: nombre de témoins, nombre de répétitions, nombre de lignées, nombre de sous-blocs.

En tout état de cause, l'objectif prioritaire à rechercher est la plus grande lisibilité possible sur le terrain, à ce niveau l'essentiel est de mettre la faculté de jugement de l'observateur dans les meilleures conditions d'appréciation possible.

B. AUTRES MÉTHODES CLASSIQUES D'ÉVALUATION GÉNÉTIQUE

1. Phytopathologie et évaluation génétique

Contrairement à de nombreux caractères agronomiques, la résistance aux maladies n'est pas un caractère stable dans le temps. L'évolution permanente des populations de pathogènes en fonction des facteurs de résistance qui leur sont opposés oblige de sélectionner à renouveler fréquemment les variétés cultivées. Pour ce faire, il peut être amené à rechercher de nouveaux caractères de résistance dans le matériel végétal issu des prospections. L'évaluation du potentiel génétique de ce matériel est la première étape importante, préalable à tout programme d'amélioration, pour laquelle se pose un problème de méthodologie. En effet, la résistance montrée par les plantes lors des tests effectués au champ ou au laboratoire est un caractère phénotypique qui peut correspondre à l'expression de nombreux géotypes différents. La caractérisation des gènes impliqués dans le mécanisme de résistance dépendra étroitement des conditions expérimentales et des souches du pathogène utilisées.

a. *La recherche des gènes de résistance verticale.* La résistance verticale implique l'existence d'interactions du type gène pour gène (FLOR, 1955), entre génomes hôte et pathogène. A chaque gène de résistance de l'hôte correspond un gène de virulence du parasite et réciproquement. Il est donc possible, à partir d'une gamme d'isolats de virulence connue de rechercher les caractères de résistance correspondants chez la plante. L'inoculation de chaque individu avec tous les pathotypes connus du parasite doit conduire à une évaluation satisfaisante des facteurs de résistance verticale. Cette phase de tri systématique permet de constituer des tableaux de

compatibilité — incompatibilité entre les races et les individus. La réponse du tout ou rien à l'inoculation permet de séparer aisément les phénotypes. Chaque inoculation doit comporter un seul biotype du pathogène afin de mettre en évidence un seul gène de résistance. Ces tests donnent une première évaluation des gènes de résistance disponibles. La seconde phase consiste à identifier les gènes par les voies classiques de l'analyse génétique: croisements et étude des descendance afin de reconstituer une partie du génome de résistance. Cette méthode est laborieuse et nécessite parfois plusieurs années d'expérimentation pour obtenir une évaluation satisfaisante des caractères disponibles. Des méthodes plus rapides faisant appel à l'ordinateur ont été développées notamment par LOEGERING et al. (1971), ainsi que DINOOR et PELEG (1972). Fondées sur la théorie du gène pour gène, elles consistent à traiter simultanément des résultats d'inoculations portant sur un très grand nombre de génotypes hôtes et pathogènes. L'analyse des données fait ressortir le nombre de locus impliqués dans les réactions chez la plante et le parasite en précisant la nature des gènes de *résistance/avirulence* et de *sensibilité/virulence*. Cette analyse rapide constitue un outil puissant pour le traitement de très nombreuses données, mais elle ne représente qu'une étape intermédiaire vers la connaissance précise des génomes de résistance. L'analyse génétique reste la seule voie permettant d'établir une cartographie des gènes.

b. *La recherche des gènes de résistance horizontale.* Selon le concept de VAN DER PLANK, la résistance horizontale est non spécifique et d'ordre quantitatif. Elle s'applique à l'égard de toutes les races du pathogène (dans le sens race = virulence = résistance verticale). Les tests d'inoculation ne peuvent plus être fondés sur des tableaux de correspondance sensible-virulent, *résistant-avirulent*. Un même plant confronté à plusieurs races réagit selon différents niveaux de tolérance qu'il est souvent difficile d'évaluer pour l'expérimentateur. De ce fait, le choix des biotypes nécessaires aux tests pose un problème particulier. Il faut d'autre part considérer que les facteurs d'environnement influent fortement sur l'expression de ce type de résistance et qu'enfin celle-ci peut s'exprimer différemment suivant le stade de développement de la plante. Le premier principe à respecter pour l'évaluation de cette résistance est de placer le parasite dans les conditions les plus favorables à son développement de façon à effectuer un tri sévère et significatif des niveaux de résistance. De multiples expérimentations sont nécessaires pour établir une échelle de gravité des symptômes aussi précise que possible. Pour être reproductibles et comparables, les tests doivent être conduits dans les conditions d'environnement rigoureusement contrôlés.

La caractérisation des gènes par l'analyse génétique classique s'avère complexe car l'expression de cette résistance est de nature polygénique. En fait de nombreux auteurs considèrent maintenant qu'il n'y a pas de séparation nette entre résistance verticale et horizontale. Cette dernière semble résulter de l'action de plusieurs gènes qui peuvent être analysés indépendamment. Ainsi NELSON et al. (1970), en étudiant le couple *Trichometasphaeria turcica* - *Zea mays* ont montré que les gènes mineurs qui confèrent une résistance de type horizontal lorsqu'ils sont associés au sein d'un même génome, peuvent être dissociés et agir indépendamment selon le principe du gène pour gène.

En supposant d'après ce qui précède qu'un certain nombre de gènes puisse être caractérisé, ces gènes ne représentent sans doute qu'une partie de l'ensemble dont l'évaluation reste partielle. La mesure de la résistance au champ dans les conditions naturelles de l'infection donne une autre évaluation, plus globale, de la résistance horizontale. Dans ce cas, l'expérimentation doit être effectuée dans le même milieu ou dans des conditions très proches de celles de l'habitat naturel de la plante. Cette méthode cependant ne permet aucune analyse de déterminisme génétique de la résistance horizontale en l'absence du contrôle des paramètres de l'infection.

c. L'évaluation de la résistance — l'intérêt des centres spécialisés. Comme nous venons de le voir, l'analyse aussi complète que possible de tous les caractères de résistance disponibles au sein d'une collection nécessite l'utilisation de toutes les sources connues de **pathotypes**. Aucun centre de recherche, au niveau régional et même au niveau national ne dispose, dans les conditions de son implantation, d'une telle diversité de génotypes pathogènes. La tentation est grande pour l'expérimentateur de constituer une collection de **pathotypes** afin de renforcer son potentiel d'analyse. Si de telles pratiques ont déjà été opérées, même dans des conditions de contrôle rigoureux, le risque de propagation de nouvelles races dans des zones géographiques où elles n'existent pas est très important et doit être absolument évité. Seule la création au niveau international de centres spécialisés, situés hors des zones de cultures des plantes considérées, offre toutes les garanties de fiabilité et de sécurité nécessaires. Les fonctions de ces centres peuvent être multiples:

Constituer des collections de tous les **pathotypes** déjà connus afin de pouvoir tester aussi bien les plantes issues de prospections que tous les nouveaux cultivars sélectionnés.

— Caractériser les nouveaux biotypes de parasite dès que ceux-ci **apparaissent** dans une quelconque région du monde.

— Effectuer toutes expériences d'hybridations entre **pathotypes**, voire même créer par mutation de nouveaux types pathogènes afin d'évaluer l'évolution possible des races de parasites et d'anticiper dans la sélection des caractères de résistance.

L'exemple du Centre international des rouilles du caféier situé à **Oeiras** au Portugal est, à cet égard, significatif. Situé hors des zones de culture des caféiers, le centre possède une vaste collection de cultivars, sélections et hybrides de caféiers dont le comportement à l'égard des races différentes de rouille est connu. Il recueille tous les isolats du pathogène afin de caractériser les facteurs de virulence, lui permettant ainsi de signaler toute apparition de nouvelle race. Chaque nouveau cultivar sélectionné dans une quelconque région de **caféiculture** peut être testé sur l'ensemble de la gamme des **pathotypes** de rouille de la collection.

De tels centres offrent les meilleures garanties pour une recherche de toutes les sources de résistance disponibles dans le cadre d'un déterminisme génétique du type gène pour gène. Mais, du fait même de leur isolement et des conditions artificiellement créées pour conduire les tests, l'évaluation de la résistance horizontale y est difficile. Celle-ci doit être effectuée dans une deuxième phase, au niveau de stations régionales, implantées dans les zones de culture où peuvent être conduites des obser-

uations au champ. Le comportement des plantes, dans les conditions climatiques de leur utilisation est analysé en terme d'épidémiologie. Une évaluation plus rigoureuse des niveaux de résistance peut ainsi être obtenue.

2. Cytogénétique et évaluation génétique

Les analyses cytogénétiques peuvent être une excellente source d'informations pour l'évaluation des ressources génétiques liées à un complexe d'espèces particulier, et ce à deux niveaux:

— Au niveau de la description de l'ensemble du matériel, parce que divers caractères cytogénétiques peuvent entrer dans les analyses de données descriptives au même titre que les caractères morphologiques ou biochimiques.

— Au niveau de l'étude des relations entre les composantes du complexe, parce qu'il appartient au cytogénéticien de tenter toutes sortes d'hybridations entre ces composantes, puis d'étudier les causes des échecs observés aussi bien que les confrontations chromosomiques réalisées quand des plantes hybrides ont été obtenues.

Parmi les mécanismes qui ont permis la spéciation ou, sans aller jusque là, simplement la création d'une grande variabilité intraspécifique, toute une série de processus ont pu intervenir qu'on pourrait regrouper sous le terme de «modifications chromosomiques». Toutes ces modifications peuvent être mises en évidence par une observation directe, quand elles touchent au nombre, à la morphologie ou la structure des chromosomes, ou par une observation indirecte — observation d'une confrontation — quand elles touchent aux relations d'homologie* ou d'homéologie entre chromosomes de plantes différentes que l'on aura réunis dans un même hybride.

a. Les descripteurs cytogénétiques.

— Nombre de chromosomes et polyploïdie.

Effectuer un comptage chromosomique de toutes les plantes collectées ou introduites peut paraître une tâche ingrate, et ceci surtout lorsque des données bibliographiques existent déjà, qui signalent l'absence de variabilité pour ce caractère. L'exemple du *Panicum maximum* montre d'abord qu'il faut parfois n'accorder qu'une confiance limitée aux données bibliographiques: avant les analyses effectuées à l'ORSTOM le nombre de base indiqué pour l'espèce était 9; tous les clones introduits en Côte-d'Ivoire ont pourtant montré être à base 8. Par ailleurs, s'il se peut que dans les plantes que vous étudiez des comptages sérieux aient été effectués sur un nombre très limité (sinon un ou deux) d'écotypes, très rarement les comptages antérieurs auront pris en compte la variabilité intraspécifique dans son ensemble. Il se peut donc qu'il y ait, au sein du complexe, des plantes ayant un nombre chromosomique différent du commun. Notamment parce que la polyploïdie est un phénomène très fréquent chez les végétaux supérieurs.

*Notre objectif n'est pas de présenter ici un résumé de cytogénétique. Il existe d'excellents ouvrages qui peuvent servir d'introduction au «jargon» cytogénétique (voir bibliographie). Certains termes ne s'en trouveront pas moins illustrés sinon expliqués dans le texte.

On peut encore illustrer ce qui précède avec l'exemple du *Panicum*. N'analysant que les six ou sept formes commercialisées de par le monde, le cytogénétiicien peut affirmer que le nombre chromosomique de l'espèce est $2n = 32$. Le travail de COMBES (1972) réalisé sur une collection d'environ 500 génotypes, a révélé qu'il existait en fait toute une série **polyploïde** à base 8, avec des plantes $2x$, $4x$, $5x$ et $6x$ à l'état spontané. Les hybridations artificielles réalisées depuis sont venues compliquer encore cette situation.

Un fait important qui justifie ce criblage cytogénétique est que bien souvent, s'il existe une différence dans le niveau de **ploïdie**, elle ne se traduit pas par des modifications morphologiques immédiatement décelables au niveau macroscopique. Encore une fois ceci se trouve illustré, chez *Panicum*, par les plantes diploïdes et tétraploïdes collectées au sein de la même population de **Konogwe**, en Tanzanie.

Si une différence de niveau de **ploïdie** ne suffit souvent pas à induire une spéciation, elle crée tout de même une certaine barrière à l'hybridation, soit que le croisement donne peu de descendants, comme on l'a observé pour les croisements $2x \times 4x$ (diploïde \times tétraploïde) chez *Panicum*, soit que les produits de ce croisement soient stériles, comme c'est le cas pour les caféiers résultant du croisement arabica ($2x$) \times **canephora** ($4x$).

Bien qu'il existe des exceptions, les plantes d'une même espèce ont généralement un même nombre de base. A l'intérieur d'un complexe d'espèces, la mise en évidence, par exemple, de plantes à $x = 7$ et d'autres à $x = 9$, comme c'est le cas chez les *Pennisetum*, est déjà une indication importante quant à la classification de ces espèces. Pour l'utilisateur de ces données, cette différence ne doit toutefois pas être considérée comme une barrière infranchissable.

Les résultats spectaculaires obtenus chez les blés par les cytogénétiiciens ont abouti à présent «à une forme de «génie génétique» dont la précision et la puissance devraient s'accroître rapidement. L'unité d'échange génétique n'est plus l'espèce (le blé tendre) mais la tribu (**Triticeés**), au sein de laquelle on modèlera de nouvelles «espèces» cultivées». (CAUDERON, 1981).

Un autre exemple, dans une autre tribu, celle des **Maydées**, montre quelles «dimensions cytogénétiques» il faut donner à la notion de complexe d'espèces quand on conserve pour objectif l'amélioration des formes cultivées. Le maïs, cultivé ou sauvage (**téosinte**) a $2n = 20$ chromosomes. Une autre **Maydée** possède le même nombre chromosomique, le *Coix lachryma jobi*. Les chromosomes de cette espèce ne présentent pourtant pratiquement aucune homologie avec ceux du maïs. Bien qu'ayant un nombre chromosomique tout autre, *Tripsacum dactyloides* ($2n = 36$ ou 72) n'en apparaît pas moins beaucoup plus proche de l'espèce cultivée. Au point que des hybrides aient été réalisés depuis fort longtemps, et que plusieurs programmes visant à l'utilisation de gènes du *Tripsacum* pour l'amélioration du maïs soient actuellement en cours.

Tout ceci montre que le nombre chromosomique est un descripteur comme les autres. Il peut être **extrêmement** précieux dans certains cas, ne pas l'être dans d'autres. Il reste que c'est un élément d'information indispensable. Un élément qu'on peut tenter d'affiner en prenant également en considération les caractéristiques morphologiques de certains des chromosomes.

— Morphologie des chromosomes (caryotypes).

La taille d'un chromosome est évidemment fonction de son état de contraction au moment de l'observation, et de fait ce caractère, en valeur absolue, se trouve inutilisable. Les tailles relatives de tous les chromosomes d'une même espèce (ou d'un génome) semblent par contre plus constantes. De plus, la position du **centromère**, et la présence de satellites, permettent une caractérisation précise de quelques uns des chromosomes de l'espèce. Mais cette description trouve sa limite* chez les espèces qui possèdent de « petits » chromosomes. Il n'y a guère de problèmes, pour les spécialistes, quand il s'agit de reconnaître les dix chromosomes du maïs (voir plus bas), mais si l'on rassemble les données obtenues à ce jour chez le riz asiatique, *Oryza sativa* (tableau 14), le résultat est catastrophique!

La première analyse (a) montre un rapport de 1 à 2,5 entre le plus petit et le plus grand chromosome, alors que ce rapport est de 1 à 4,1 pour la dernière référence citée (e) faisant appel aux techniques classiques. Les auteurs ne s'accordent même pas sur le nombre et la localisation des satellites.

Les descriptions morphologiques issues des méthodes cytologiques classiques, peuvent donc être de valeurs bien différentes. Des techniques plus récentes permettent d'affiner la caractérisation.

— Structure des chromosomes.

Des techniques de coloration nouvelles, et notamment les colorations au **Giemsa**, ont permis d'obtenir des caryotypes beaucoup plus précis, où les zones **d'euchromatine** et **d'hétérochromatine** apparaissent différenciées — d'où les « bandes » observées.

Le caryotype obtenu en utilisant cette technique chez le riz (KURATA et OMURA 1978) diffère encore singulièrement de tous ceux qui ont été obtenus auparavant (tableau 16). La **répétabilité** de l'observation pour ces petits chromosomes reste encore à vérifier. Mais pour des plantes qui ont des chromosomes de taille plus importante, une telle caractérisation doit pouvoir être codifiée en termes de descripteurs.

Il existe autant de situations particulières que de complexes d'espèces à étudier. Et des cas particuliers intéressants peuvent se rencontrer: chez le maïs, le polymorphisme cytogénétique peut ainsi s'exprimer au niveau de nodosités **hétérochromatiques** marqueurs (les « knobs »), de la présence de chromosomes B, et d'anomalies sur le chromosome 10. Une situation qui a permis la caractérisation des races, et apporté de précieuses informations sur l'évolution du maïs (McCLINTOCK et al., 1981).

b. *Les relations entre composantes du complexe.* L'analyse des descripteurs par les méthodes décrites par **ailéurs** (chapitre V) donne une image de la structure du complexe d'espèces qui peut, plus ou moins bien suivant les cas, révéler des groupes distincts et partant, permettre une classification.

Le cytogénéticien peut choisir, dans chacun de ces groupes, un ou plusieurs représentants, et tenter des hybridations, intra et intergroupes. Le résultat de ces hybridations traduit en général assez bien le degré d'éloignement des groupes ou des individus les uns par rapport aux autres, tel que le révèle l'analyse **biométrique**. Autrement dit, les croisements intra-

*Elle est également fonction du pouvoir de résolution du matériel optique utilisé.

TABLEAU 16: Tailles relatives et positions des centromères dans les chromosomes de cellules somatiques chez le riz asiatique *O. sativa*

chromosome	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(f)
n° 1	12,4 sm	11,5	12,2	12,8 sm	15,5 sm	15,2 sm
n° 2	10,9 sm	10,6	11,3	11,0 m	11,7 m SAT	12,2 m
n° 3	10,1 sm	10,6	9,8	9,8 m	10,8 m	11,2 m
n° 4	9,4 sm	9,0	9,3	8,7 sm	10,1 sm SAT	9,6 st
n° 5	9,2 sm	8,2	9,1	8,7 m	9,8 m	7,6 sm
n° 6	8,7 sm	7,7	8,1	8,4 sm	8,5 m	7,6 m
n° 7	7,7 sm	7,7	7,8	7,8 sm	7,4 m	7,0 m
n° 8	7,4 sm	7,7	7,2	7,8 m SAT	6,6 sm	6,5 m
n° 9	7,2 sm	7,2	7,0	6,9 m	5,8 st	6,2 m
n° 10	6,4 st SAT	7,2	6,7	6,9 m	5,5 m	6,2 sm SAT
n° 11	5,7 sm	6,7	6,1	6,0 sm SAT	4,5 m	5,5 m
n° 12	5,0 sm	5,8	5,5	5,4 sm	3,8 m	5,1 sm

- (a) d'après YASUI (1941), sur pointes de racines,
- (b) d'après HU (1958), sur pointes de racines,
- (c) d'après ISHII et MITSUKURI (1960) sur pointes de racines,
- (d) d'après HU (1964) sur pointes de racines,
- (e) d'après SEN (1963) sur mitose pollinique, travaux cités dans NAYAR (1973) qui utilisent toutes les techniques classiques.
- (f) d'après KURATA et OMURA (1978), sur pointes de racines, avec une technique de **banding**.

La position du **centromère** est donnée par les abréviations en deuxième ligne. m: région médiane, rapport des bras de 1,0 à 1,7. sm: **submédian**, 1,7 à 3,0. st: **subterminal**, 3,0 à 7,0.

groupes donneront beaucoup d'hybrides et peu ou pas d'anomalies de caractère chromosomique; les croisements intergroupes donneront d'autant moins d'hybrides que les groupes seront éloignés, et d'autant plus d'anomalies en tous genres: **aneuploïdie**, **haploïdie**, **polyploïdie**, plantes morphologiquement perturbées **et/ou** stériles. Un tel schéma peut être

valide dans beaucoup de cas mais bien des systèmes d'isolement particuliers peuvent intervenir et perturber cette corrélation. Il en est ainsi, par exemple, des systèmes d'incompatibilité, de l'apomixie. Tous ces systèmes rendront le croisement impossible quelle que soit la distance génétique révélée par ailleurs entre les géniteurs choisis.

Le premier niveau d'analyse, pour le cytogénéticien, est donc le degré de réussite de l'hybridation. Un certain nombre d'obstacles peuvent être mis en évidence et expliqués par l'usage d'une technique appropriée. Le cytogénéticien dispose par ailleurs d'une panoplie d'astuces pour surmonter ces différents obstacles. Tout ceci est schématisé dans le tableau 17 (inspiré de CAUDERON, 1981).

Le second niveau d'analyse concerne évidemment l'hybride lui-même; qu'il s'agisse d'un hybride contrôlé résultant d'une hybridation réussie entre deux composantes du complexe; ou qu'il s'agisse simplement d'une plante du complexe, dont l'analyse méiotique montre l'origine hybride, origine que l'on cherchera à préciser (la description rejoint ici l'analyse des relations entre composantes du complexe).

TABLEAU 17: Les obstacles au croisement, quelques techniques permettant de les observer et de les surmonter.

LES PROBLÈMES	LES TECHNIQUES DE RÉVÉLATION	LES «ASTUCES»
<p>A. Obstacles au pollen</p> <ul style="list-style-type: none"> + le pollen ne germe pas + le tube pollinique ne peut pas pénétrer dans le style + la croissance du tube pollinique s'interrompt prématurément 	<p>Fluorescence ou coloration au bleu cotton</p>	<ul style="list-style-type: none"> • pollinisation avancée ou retardée, • chimiothérapie, • croisements réciproques, • mélange de pollens, • fécondation in vitro, • doublement chromosomique de l'un des parents,
<p>B. Obstacles à la fécondation</p> <ul style="list-style-type: none"> + parthenogenèse (apomixie) + production d'un albumen plus ou moins défectueux 	<p>Méthodes d'observation des sacs embryonnaires</p>	<ul style="list-style-type: none"> • utilisation d'une espèce « ponts », • utilisation de la variabilité génétique pour le caractère « aptitude au croisement »* • fusion de cellules somatiques.

*l'étude des systèmes d'incompatibilité rentre dans cette rubrique.

Nous examinerons successivement:

- les résultats d'hybridations entre diploïdes,
- l'origine des plantes **polyploïdes**.
- les résultats d'hybridations avec des plantes **polyploïdes**.

— Les hybridations entre diploïdes.

Parmi les facteurs qui affectent l'appariement entre chromosomes, le plus important est le degré de similitude structurale et chimique qu'on appelle l'homologie. Rappelons, sans entrer dans le détail du déroulement de la méiose, supposé connu, que l'appariement étroit des chromosomes homologues se fait à un stade que l'on appelle le **zygotène**. Au stade suivant, le **pachytène**, les chromosomes sont appariés sur toute leur longueur, et si finement qu'il est généralement difficile de percevoir la nature double des filaments chromosomiques. C'est à ce stade qu'une ressemblance ou une différence précise entre deux chromosomes d'une paire peuvent être observées. Le cytogénéticien se contente trop souvent de regarder les plaques **métaphasiques**. La métaphase est évidemment le stade où les chromosomes sont le plus faciles à observer, parce que très contractés. Mais elle ne constitue pas le meilleur stade pour une bonne observation de ce que sont réellement les appariements. Nous reviendrons sur ce point plus loin.

Chez les diploïdes, la figure la plus fréquente que l'on observe en fin de prophase et en métaphase, est ce qu'on appelle un bivalent, association de deux chromosomes homologues appariés. Mais après le **pachytène**, comme les chromatides homologues tendent à se séparer, les chromosomes, au sein du bivalent, ne sont plus appariés que là (près de là) où il y a eu des échanges. Ce que l'on voit de ces échanges, est connu sous le nom de chiasma. Les configurations observées en métaphase méiotique dépendent essentiellement du nombre, de la place des **chiasmata** et de la position du centromère. Le degré de ressemblance entre deux plantes du complexe, au niveau chromosomique, peut donc s'estimer:

- soit par la fréquence des bivalents en métaphase,
- soit par le taux moyen de chiasma observé par cellule. Dans ce dernier cas, on **considèrera** qu'un bivalent droit représente la **terminalisation** d'un chiasma unique, et qu'un bivalent en anneau représente la **terminalisation** de deux **chiasmata**.

Si l'on prend l'exemple des espèces diploïdes de caféiers (tableau 18), on peut comparer les appariements chromosomiques de trois types d'hybrides avec ceux qui sont observés chez le parent commun, *Coffea canephora*. Le nombre de bivalents chez les hybrides est très proche de celui observé par LOUARN (1976) chez le parent. On peut donc déduire l'homologie des chromosomes des **quatre** espèces concernées. On dira que *Coffea canephora*, *C. congensis*, *C. liberica* et *C. eugenioides* appartiennent sans doute au même génome, le génome A. Peut-être l'espèce *eugenioides*, avec un plus grand nombre d'univalents, est-elle légèrement différente. Mais ce degré de différence se traduit généralement dans la littérature par un indice ajouté au génome (A₁, A₂ ou A, A') plutôt que par une lettre différente (génome A et B). Entre les chromosomes de *canephora* et *eugenioides*, des échanges géniques sont en effet toujours largement possibles.

TABLEAU 18: Comportement méiotique des hybrides F1 entre espèces de caféiers diploïdes ($2n = 22$ chromosomes), comparé au comportement du parent commun *C. canephora*.

	bivalents	auteurs
<i>C. canephora</i>	10,88 à 10,98	Louam (1976)
<i>C. canephora</i> x <i>C. congensis</i>	10,74 à 10,90	Charrier (1978)
<i>C. canephora</i> x <i>C. liberica</i>	9,93 à 10,66	Chinnappa (1970)
<i>C. canephora</i> x <i>C. eugenioides</i>	9,89 à 10,35	Louam (1976)

Si l'on réalise un hybride entre deux composantes du complexe qui sont suffisamment éloignées l'une de l'autre pour qu'existe une différence structurale importante entre leurs chromosomes respectifs, la méiose sera irrégulière (présence de nombreux univalents) et ses produits seront largement stériles. Si à l'intérieur du même complexe, on prend maintenant en considération un groupe plus «restreint», dont les composantes possèdent la même structure chromosomique (le même génome), les appariements chez les hybrides seront satisfaisants. L'outil — configurations méiotiques, devient alors inopérant pour juger des relations et surtout des distances entre composantes du groupe.

Par ailleurs, on sait que l'évolution ne se fait pas exclusivement par voie de remaniements structuraux. Si deux plantes donnent un hybride à méiose très irrégulière, on observera sa stérilité (sauf cas particuliers, cf. apomixie). Mais à l'inverse, si la méiose est régulière, cela ne constituera en aucun cas une garantie de fertilité. Autrement dit, suivant les complexes d'espèces, le «groupe restreint» dont nous faisons état plus haut, peut être de taille très

	<i>O. longistaminata</i> ta	<i>O. breviligulata</i> ata	<i>O. glaberrima</i> aa
<i>Oryza sativa</i> ra	33,0	0,4	0,6
<i>Oryza glaberrima</i> a	12,1	96,6	
<i>Oryza breviligulata</i> ata	1,0		

TABLEAU 19: Fertilités polliniques moyennes (%) des hybrides F1 entre espèces africaines de riz, d'après MORISHIMA et al. (1963)

différente. Des distances génétiques importantes peuvent s'exprimer utilisant d'autres n, qui ne se traduisent pas par des différences dans la structure des chromosomes. D'où par exemple les méioses régulières observées chez les hybrides interspécifiques du groupe des riz, alors que ces hybrides s'avèrent par ailleurs très fortement stériles (tableau 19).

Pour résumer on notera que les analyses méiotiques permettent d'expliquer certaines stérilités, mais en aucun cas on ne devra considérer la corrélation entre distance génétique, remaniements chromosomiques et stérilité, comme une règle générale. Des facteurs géniques peuvent interagir dans le déterminisme de la stérilité, comme démontré par CHU et OKA (1970) dans le cas des riz, et dans le déterminisme de l'appariement. On peut déjà citer ici l'exemple classique du blé tendre et du gène (Ph) porté par le chromosome 5B (OKAMOTO, 1957), bien qu'il s'agisse d'une plante polyploïde.

— L'origine des plantes polyploïdes.

De très nombreux complexes d'espèces contiennent des formes polyploïdes. Du point de vue cytogénétique l'étude des relations de ces formes polyploïdes entre elles, et des formes polyploïdes avec les formes diploïdes, consiste en une détermination de la structure génomique de ces polyploïdes. Autrement dit il s'agit très schématiquement de déterminer la nature autopolyploïde ou allopolyploïde de ces plantes diploïdes du complexe dont les génomes sont structurellement les plus proches des génomes de formes polyploïdes. La plupart des polyploïdes montrent des homologies partielles (homéologies) entre chromosomes de leurs différents génomes, et des régulateurs d'appariement peuvent aussi venir perturber la classique division entre auto et allopolyploïdes. Les problèmes de « traduction » des configurations méiotiques observées chez les plantes polyploïdes peuvent être illustrés en utilisant les résultats de nos propres recherches (voir volume I), et plus particulièrement les données *Panicum* et caféiers qui portent sur les représentants tétraploïdes de ces complexes.

Une plante autotétraploïde est une plante qui est issue du doublement chromosomique d'un diploïde. Théoriquement, la configuration méiotique peut montrer autant de tétravalents que ce qu'est le nombre de base. L'observation peut être assez proche du chiffre attendu, comme le montre le tableau 20, dans lequel les plantes ont toutes un nombre de base égal à 7.

TABLEAU 20: Appariements (tétravalents et bivalents) observés chez diverses graminées qualifiées d'autotétraploïdes, d'après MORRISON et MAJHATHY, cités dans COMBES (1975).

Espèces	Nombre de IV	Nombre de II	Nb. cell. obs.
<i>Avena strigosa</i>	4,4	5,0	125
<i>Secale cereale</i>	3,7	6,1	50
<i>Hordeum vulgare</i>	3,9	5,7	125
<i>Hordeum bulbosum</i>	4,0	5,6	200
<i>Arrhenaterum elatius</i>	4,8	4,3	150
<i>Triticum monococcum</i>	5,1	3,5	260

Mais les observations peuvent parfois traduire très imparfaitement l'origine du **polypléide**, comme le montre le tableau suivant (tableau 21) extrait de COMBES (1975).

TABLEAU 21. Appariements (tétravalents et bivalents) observés chez quatre *Panicum maximum* d'origines diverses (voir texte), d'après COMBES (1975).

Numéros d'introductions	Nombre de IV	Nombre de II	Nb cellules
267	3,56	8,59	88
T19-36,5-1,4	2,17	11,60	54
T44.T	1,59	12,52	122
K189.T	1,55	12,74	51

Les deux premières plantes de ce tableau sont deux **apomictiques** qui révèlent une possible origine **autopolyploïde** (le nombre de base est, rappelons le, de 8 dans ce groupe). Mais les deux dernières plantes sont issues d'un doublement par la colchicine de diploïdes sexués. Ce sont donc des **autotétraploïdes** indiscutables. Ils montrent cependant une fréquence de quadrivalents nettement inférieure à celle de l'**apomictique** 267. Si les analyses génétiques réalisées par ailleurs permettent de suggérer que les **apomictiques** sont largement **autotétraploïdes**, on ne peut expliquer le comportement des tétraploïdes sexués qu'en faisant appel à des hypothèses du type régulation par des facteurs géniques (voir plus haut).

Même si le *Coffea arabica*, tétraploïde du complexe des caféiers, montre une majorité de bivalents, qui laisserait supposer une origine **allotétraploïde**, environ 10% des cellules mères de pollen présentent des **multivalents** (CHARRIER, 1978). On peut ici encore faire le même type d'hypothèse que pour *Panicum*, ou privilégier l'origine **allopolypléide** en reconnaissant une certaine **homéologie** entre les génomes (d'où une désignation de type A, A').

De fait il semble que a majorité des **polypléides** naturels rentrent dans ce qu'on appelle la catégorie des **allopolypléides** segmentaires, qui dérivent d'espèces diploïdes partiellement différenciées au plan chromosomique. Quelques **multivalents** sont observés, mais l'appariement préférentiel prévaut, qui conduit à une majorité de bivalents. L'exemple le plus classique est celui du blé tendre, où les trois génomes A, B et D sont **homéologues**. Un système génique de régulation des appariements vient assurer un comportement **d'allopolypléide** strict, c'est-à-dire une méiose parfaitement régulière à 21 bivalents, assurant du même coup la fertilité de la plante.

On peut tout de même trouver des situations bien nettes **d'allotétraploïdes**, résultat d'une différenciation entre les espèces diploïdes ancestrales telle qu'il n'y a pas (ou peu) d'appariement possible entre elles. Les espèces diploïdes de départ possèdent des génomes différents, qu'on désigne dans la pratique par des lettres différentes. En dehors de l'exemple trop classique des blés, on peut citer le coton, dont le génome A est d'origine africaine, le génome D et les premiers hybrides tétraploïdes **AADD** étant d'origine américaine (PHILLIPS, 1976).

— Recherche de paternité: hybridations avec les **polypléides**.

Dans un complexe d'espèces où coexistent formes diploïdes et formes **polyploïdes**, la forme la plus intéressante pour l'utilisation peut être tétraploïde. Considérons une telle situation avec un tétraploïde de structure hybride **AABB**. On peut, pour tenter son amélioration, prendre en considération toutes les formes qui peuvent se rencontrer avec cette structure:

- Les autres tétraploïdes **AABB**,
- Les diploïdes **AA**,
- Les diploïdes **BB**,
- Les formes possédant des chromosomes **homéologues A'** ou **B'**.

D'où la nécessité d'une recherche d'homologie. On cherchera à hybrider des représentants de chaque groupe du complexe (groupes définis par ailleurs — spécificité ou classification issue de méthodes de taxinomie numérique) avec la structure **AABB** qu'on veut améliorer, en évitant les croisements entre niveaux de **pléidie** différents, par une utilisation de la colchicine.

Des croisements du type:

AAAA x **AABB** (1)

ou du type:

CCCC x **AABB** (2)

seront ainsi réalisés.

On pourra alors classer les plantes du complexe en fonction de leur possible (cas 1: observation de tétravalents) ou non (cas 2: on observe que des bivalents et des univalents). Une telle recherche **génomique** peut encore être illustrée chez les blés ou chez les caféiers, où elle a trouvé son application.

Un autre exemple intéressant est celui des graminées fourragères **penta-ploïdes**, à reproduction **apomictique**, utilisées dans le Sud-Est des Etats-Unis. On connaît ainsi un **paspalum** à $2n=50$ ($x=10$ chromosomes) et un **Cenchrus** à $2n=45$ ($x=9$) dont la fertilité, malgré une méiose irrégulière, est maintenue grâce à l'apomixie. Mais l'amélioration de ces plantes pose un problème, parce qu'on ne possède pas de formes sexuées homologues de même degré de **pléidie**, et parce que la variabilité de ces formes **apomictiques** est elle-même limitée. Alors les chercheurs concernés se penchent sur une recherche **génomique**, et une tentative de synthèse nouvelle sur une base de variabilité génétique beaucoup plus large. Dans le cas des **Paspalum**, deux des trois génomes existants chez le **pentaploïde** ont été retrouvés. Mais le troisième, qui porte le déterminisme de l'apomixie, n'a pas encore été identifié ailleurs dans le complexe (BURSON, 1981).

— Conclusion: fiabilité des configurations méiotiques.

Plus l'intervalle entre le moment où a lieu le crossing-over et celui où se fait l'observation est grand, et plus l'intervention d'un changement est possible, qui modifie la configuration des chromosomes. L'exemple le plus simple, que l'on peut rencontrer partout, c'est l'évolution des bivalents en fin de métaphase, début d'anaphase (figure 11). Après **terminalisation** d'un chiasma, le bivalent en anneau devient un bivalent droit. La **terminalisation** du second chiasma donne deux univalents. Leurs positions respectives et une faible liaison encore visible peut permettre de les assimiler encore à un bivalent. Mais l'écrasement de la préparation peut aussi modifier leur **posi-**

tion et entraîner une erreur d'interprétation. C'est ici le cas le plus simple, et l'erreur est évitable pourvu qu'on travaille au bon stade. Le problème se complique avec les **multivalents**. Il est souvent difficile de différencier deux bivalents accolés (du fait d'un étalement insuffisant) d'un tétravalent. Des observations de cellules mères de grains de pollen de caféiers tétraploïdes nous ont permis de mettre en évidence des associations de 3 ou 4 chromosomes qui pouvaient être sujettes à discussion dans une observation en métaphase (on parle souvent à ce stade de « **pseudo-quadrivalents** »), cf. **GRASSIAS** (1980) sur les caféiers.

Une autre source de difficulté peut être la petite taille des chromosomes. Les chromosomes **ponctiformes** de certaines espèces, tels qu'on les observe en métaphase I de la méiose forment-ils des bivalents en anneau ou non? L'observation de stades **prométaphasiques** peut l'être dans ce cas riche d'informations. Même chez les plantes qui ont des chromosomes très petits, il est en effet possible de mettre en évidence des remaniements structuraux. Des boucles d'inversion ont ainsi été observées chez des hybrides de caféiers (**LANAUD**, 1979).

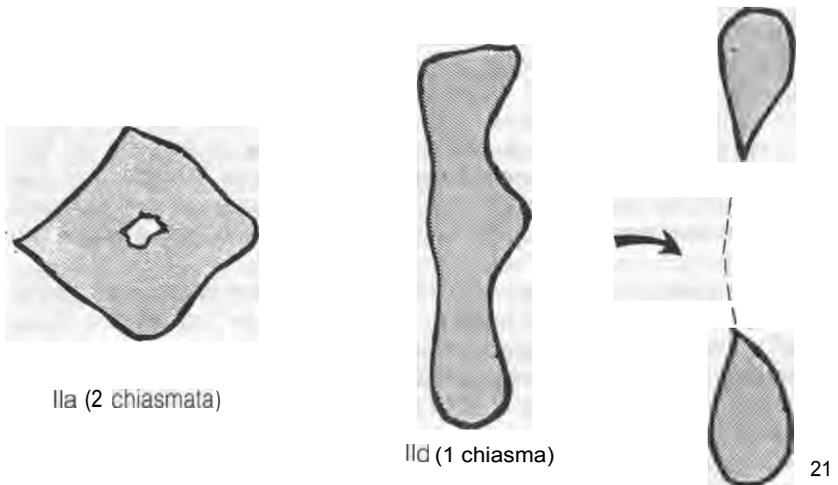


Fig. 11: Evolution des bivalents en fin de **métaphase** début d'anaphase.

Les configurations méiotiques sont les figures sous lesquelles les associations de chromosomes sont présentes à la méiose: c'est une interprétation étendue qui inclut tous les stades auxquels les chromosomes sont visibles.

Les observations en prophase (associations, remaniements), puis en métaphase (associations), en **anaphase** (**trainards**) et en télophase (associations, **micronuclei**), peuvent être réunies, de façon intéressante, dans une représentation synthétique. Une exploitation de ces données par une analyse en composantes principales peut être réalisée. Un tel exemple remarquablement étudié est réalisé par **LANAUD** (1979). D'une manière plus générale, on doit pouvoir associer les données cytogénétiques, caryotypes aussi bien que configurations méiotiques, avec des résultats de fertilités, et d'autres données, morphologiques **et/ou** biochimiques, pour une interprétation plus globale de la variabilité du groupe étudié.