

**INTERACTIONS REPRODUCTIVES ENTRE
ANTHOXANTHUM ALPINUM DIPLOÏDE ET
ANTHOXANTHUM ALPINUM TÉTRAPLOÏDE;
CONSÉQUENCE SUR LA STRUCTURE GÉNÉTIQUE
DES POPULATIONS PURES ET MIXTES.**

par
Corinne Zeroual-Humbert-Droz



THÈSE
Présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences.

Neuchâtel, novembre 1995

IMPRIMATUR POUR LA THESE

Interactions reproductives entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et *Anthoxanthum alpinum* tétraploïde; conséquences sur la structure génétique des populations pures et mixtes

Mme Corine ZEROUAL-HUMBERT-DROZ

UNIVERSITE DE NEUCHÂTEL

FACULTE DES SCIENCES

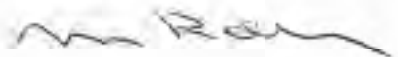
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport des membres du jury

Mmes M. Rahier, N. Galland (Lausanne)
MM. P. Küpfer (directeur de thèse), F. Felber
et J.-D. Thompson (Montpellier F)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 6 mai 2004

La doyenne:



Martine Rahier

A Essäid, Claudine, Michel et Yves

*Au fur et à mesure que la vie se diversifie, les
aliments nécessaires deviennent plus
disponible. Tout le paysage s'éveille, les
relations s'établissent, s'interpénètrent.*

Frank Herbert: "Dune"

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS

.....	Pages
1 INTRODUCTION GENERALE	1
1.1 ZONE D'HYBRIDATION.....	1
1.1.1 Définition.....	1
1.1.2 Dynamique d'une zone de contact.....	2
1.1.3 Caractères descriptifs d'une zone d'hybridation.....	3
1.2 LA POLYPLOIDIE	4
1.2.1 Définition et fréquence des polyploïdes	4
1.2.2 Origine des polyploïdes	4
1.2.3 Les types de polyploïdes.....	4
1.2.4 Flux de gènes entre degrés de polyploïdie.....	5
1.2.5 Avantages de la polyploïdie.....	6
1.3 EXEMPLES DE ZONES DE CONTACT ENTRE DIPLOIDES ET TETRAPLOIDES.....	7
1.4 ENONCE DE L'ETUDE ENTREPRISE	9
1.4.1 Présentation des taxons étudiés.....	9
1.4.2 Données déjà connues	10
1.4.3 Objectifs de l'étude	11
2 INTERACTIONS REPRODUCTIVES	13
2.1 INTRODUCTION.....	13
2.2 MATERIEL ET METHODE.....	17
2.2.1 Populations étudiées	17
2.2.2 Détermination du nombre chromosomique	18
2.2.3 Stade phénologique des plantes	19

2.2.4 Etude des stigmates pollinisés naturellement	19
2.2.5 Etude des stigmates pollinisés artificiellement	20
2.2.6 Analyses statistiques.....	21
2.2.6.1 <i>Etat phénologique des plantes</i>	21
2.2.6.2 <i>Nombre total de microgamétophytes</i>	22
2.2.6.3 <i>Inhibition en conditions naturelles</i>	22
2.2.6.4 <i>Inhibition en cas de pollinisations réalisées in vitro</i>	23
2.2.6.5 <i>Comparaison des droites de régression</i>	23
2.3 RESULTATS.....	24
2.3.1 Etude des stigmates pollinisés naturellement	24
2.3.1.1 <i>Décalage phénologique entre les zones étudiées</i>	24
2.3.1.2 <i>Taille de la population de microgamétophytes</i>	24
2.3.1.3 <i>Taux d'inhibition</i>	25
2.3.2 Etudes des stigmates pollinisés artificiellement.....	26
2.3.3 Confrontation des deux types d'expériences.....	27
2.3.5 Comparaisons des droites de régressions	28
2.4 DISCUSSION	28
2.4.1 Etude des stigmates pollinisés naturellement	28
2.4.1.1 <i>Décalage phénologique entre les diverses zones étudiées</i>	28
2.4.1.2 <i>Taille de la population de microgamétophytes</i>	29
2.4.1.3 <i>Taux d'inhibition</i>	32
2.4.1.4 <i>Répartition des plantes dans les diverses zones</i>	32
2.4.2 Etude des stigmates pollinisés "in vitro"	33
2.4.2.1 <i>Système d'incompatibilité intra-taxons</i>	33
2.4.1.2 <i>Système d'incompatibilité inter-taxons</i>	36
2.5 CONCLUSION.....	37
3 STRUCTURE GENETIQUE	39
3.1 INTRODUCTION.....	39
3.2 MATERIEL ET METHODE.....	41
3.2.1 Matériel végétal.....	41
3.2.2 Extraction.....	42
3.2.3 Séparation des protéines	42
3.2.3.1 <i>Gels de polyacrylamide</i>	42
3.2.3.2 <i>Gels d'amidon</i>	43
3.2.3.3 <i>Révélation des protéines</i>	44
3.2.4 Analyses statistiques.....	46
3.3 RESULTATS	50
3.3.1 Structure allélique	50
3.3.3. 1 <i>Phosphatases acides</i>	50
3.3.3. 2 <i>Alcool deshydrogénase</i>	52
3.3.3. 3 <i>Enzyme malique</i>	53
3.3.3. 4 <i>Glutamate déshydrogénase</i>	54
3.3.3. 5 <i>Glutamate-oxaloacétate-transaminases</i>	54
3.3.3. 6 <i>Isocitrate déshydrogénases</i>	55

3.3.3. 7 <i>Leucine-amino-peptidases</i>	56
3.3.3. 8 <i>Malate déshydrogénases</i>	58
3.3.3. 9 <i>Peroxydases</i>	59
3.3.3.10 <i>Superoxyde dismutases</i>	62
3.3.3.11 <i>Analyse du polymorphisme</i>	64
3.3.3.12 <i>Mesures du flux de gènes</i>	65
3.3.2 <i>Ecart à la loi de Hardy-Weinberg</i>	66
3.3.2.1 <i>Phosphatases acides</i>	66
3.3.2.2 <i>Alcool deshydrogénase</i>	66
3.3.2.3 <i>Enzyme malique</i>	66
3.3.2.4 <i>Glutamate-oxaloacétate-transaminases</i>	66
3.3.2.5 <i>Leucine-amino-peptidases</i>	67
3.3.2.6 <i>Peroxydases</i>	67
3.3.2.7 <i>Superoxyde dismutases</i>	68
3.3.2.8 <i>Ensemble des zones étudiées</i>	69
3.3.3 <i>Distances génétiques</i>	70
3.3.3.1 <i>Phosphatases acides</i>	70
3.3.3.2 <i>Alcool deshydrogénase</i>	70
3.3.3.3 <i>Enzyme malique</i>	70
3.3.3.4 <i>Glutamate-oxaloacétate-transaminases</i>	71
3.3.3.5 <i>Leucine-amino-peptidases</i>	71
3.3.3.6 <i>Peroxydases</i>	71
3.3.3.7 <i>Superoxyde dismutases</i>	72
3.3.3.8 <i>Ensemble des loci</i>	73
3.3.4 <i>Structure phénotypique</i>	73
3.3.4.1 <i>Autocorrélogrammes</i>	73
3.3.4.2 <i>Analyse canonique des correspondances</i>	75
3.3.5 <i>Corrélation entre l'hétérozygoté de la plante mère et le taux d'inhibition en autogamie</i>	76
3.3.6 <i>Influence de l'hétérozygoté et de la diversité génétique sur diverses variables liées à la vigueur</i>	76
3.3.6.1 <i>Effort reproductif</i>	76
3.3.6.2 <i>Taux de caryopses bien formés</i>	76
3.3.6.3 <i>Fertilité</i>	77
3.3.6.4 <i>Régression entre l'hétérozygoté et l'effort reproductif</i>	77
3.3.6.5 <i>Régression entre l'hétérozygoté et le taux de caryopses bien formés</i>	77
3.3.6.6 <i>Régression entre l'hétérozygoté et la fertilité</i>	78
3.3.6.7 <i>Régression entre la diversité allélique et l'effort reproductif</i>	78
3.3.6.8 <i>Régression entre la diversité allélique et le taux de caryopses bien formés</i>	78
3.3.6.9 <i>Régression entre la diversité allélique et la fertilité</i>	78
3.4 <i>DISCUSSION</i>	79
3.4.1 <i>Structures alléliques</i>	79
3.4.1.1 <i>Analyse du polymorphisme</i>	79
3.4.1.2 <i>Distribution allélique et flux de gènes</i>	82
3.4.2 <i>Ecart à la loi de Hardy-Weinberg</i>	84
3.4.3 <i>Distances génétiques</i>	86
3.4.4 <i>Structure phénotypique</i>	89
3.4.4.1 <i>Autocorrélation spatiale</i>	89

3.4.4.2. <i>Analyse canonique des correspondances</i>	91
3.4.5 Influence de l'hétérozygosit� et de la diversit� g�n�tique sur diverses variables li�es � la vigueur	91
3.4.6 Corr�lation entre l'h�t�rozygosit� et le taux d'inhibition en autogamie	93
3.4.7 Corr�lations entre la densit� et l'indice de fixation F	94
3.5 CONCLUSION	95
4 DISCUSSION GENERALE	97
4.1 CONSIDERATIONS GENERALES	97
4.2 LE CAS PARTICULIER DE LA DENT-DE-LYS	98
4.3 NATURE DE LA ZONE D'HYBRIDATION	98
4.3.1 M�canismes reproductifs	98
4.3.2 Modes d'introgressions	99
4.3.3 Dynamique de la zone de contact	101
4.3.3.1 <i>Diff�renciation spatiale</i>	101
4.3.3.2 <i>Diff�renciation �cologique</i>	101
4.3.3.3 <i>Barri�res au flux de g�nes</i>	102
4.3.4 Formation de la zone de contact	102
5 CONCLUSION GENERALE	104
6 RESUME	106
6.1 INTERACTIONS REPRODUCTIVES	106
6.2 STRUCTURE GENETIQUE	107
6.3 CONSIDERATIONS GENERALES	108
7 BIBLIOGRAPHIE	
A-C	110
D-F	112
G-I	113
J-L	114
M-O	118
P-R	119
S-U	120
V-Z	122
ANNEXES	

-REMERCIEMENTS-

En premier lieu, je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à mes parents et à mon grand frère qui m'ont appris à aimer la nature et m'ont toujours soutenu dans mes études.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à mon mari Essaïd, pour avoir su me supporter et m'encourager durant les quelques périodes difficiles qui émaillent toute thèse de doctorat. Je le remercie également pour ses conseils, la compréhension et l'affection qu'il m'a manifesté tout au long de ce travail.

Je remercie Monsieur le Professeur P. Küpfer d'avoir accepté de présider mon jury de thèse et d'avoir mis à ma disposition les moyens nécessaires à la réalisation de cette étude.

Monsieur F. Felber a été l'instigateur de mon projet. Il m'en a indiqué les lignes directrices et m'a aidé lors de la récolte du matériel. Je le remercie tout particulièrement pour les nombreux conseils qu'il m'a prodigués, pour son aide et ses critiques lors de la rédaction du manuscrit, ainsi que d'avoir accepté de faire partie du jury de thèse.

Je suis très reconnaissante à Madame le Professeur N. Galland, Madame le Professeur M. Rowell-Rahier et Monsieur J. D. Thompson d'avoir accepté de juger ce travail.

Mes remerciements s'adressent aussi à Mademoiselle C. Zwahlen qui, dans le cadre de son apprentissage, a participé aux travaux de laboratoire se rapportant à notre projet.

J'exprime aussi toute ma gratitude à Monsieur M. Gauteaub, Mademoiselle C. Chollet, Madame et Monsieur Humbert-Droz, Monsieur R. Martin, Mademoiselle R. Robert et à M. Zeroual pour m'avoir aidé à inventorier et à récolter les plantes.

Je remercie aussi toute l'équipe de jardiniers, particulièrement Mademoiselle C. Chollet, qui ont pris soin de ma collection d'*A. alpinum*.

Monsieur E. Fortis, préposé aux herbiers, m'a prodigué de nombreux conseils se rapportant à la photographie et m'a développé tous les clichés figurant dans le manuscrit. Qu'il en soit vivement remercié.

Je remercie également Madame et Monsieur Boss qui ont toujours répondu avec amabilité et efficacité à mes demandes de tiré-à-parts.

Madame J. Moret, conseillère en statistique de la faculté des Sciences, m'a fourni des conseils en statistique. Aussi, je lui exprime toute ma gratitude pour le temps qu'elle a bien voulu me consacrer, ainsi que pour son efficacité.

Mes remerciements s'adressent aussi à Messieurs F. Burri et M. Rolli pour leur précieux conseils en informatique.

Ce travail a été facilité par l'atmosphère stimulante et l'ambiance amicale qui régnait dans le laboratoire de phanérogamie. Je tiens à remercier plus particulièrement Mesdemoiselles K. Garcia-Herran et D. Savova, Messieurs B. Clot et M. Krähenbühl, avec qui j'ai eu de nombreuses conversations enrichissantes.

J'exprime aussi ma reconnaissance au personnel de l'Institut de Botanique, auquel j'associe la secrétaire Madame M.-A. Marguerat, qui m'a rendu de nombreux services.

Chapitre 1:

INTRODUCTION GENERALE

1.1 ZONE D'HYBRIDATION

1.1.1 Définition.

Les zones d'hybridations (ou zones de contact) ont été définies par Barton et Hewitt (1985) comme "des régions où deux taxons se rencontrent, se reproduisent et s'hybrident". On trouve des exemples de zones de contact chez tous les groupes principaux d'organismes supérieurs (Barton et Hewitt 1989). La zone d'hybridation peut correspondre à une longue et étroite bande ou présenter une structure plus complexe reflétant une distribution en mosaïque de l'habitat et des ressources (Harrison 1993). En outre, la différenciation entre deux populations séparées par une zone de contact peut être très importante ou n'impliquer que quelques gènes (Barton et Hewitt 1989).

Les processus qui régissent une zone de contact sont en fait plus complexes que la fusion de deux réservoirs géniques. En effet, l'hybridation est généralement suivie de retro-croisements avec l'un des deux types parentaux pour aboutir à l'incorporation d'allèles issus d'un taxon dans le réservoir d'un autre taxon (Anderson et Hubricht 1938). Ce phénomène a été dénommé introgression. Dans une perspective dynamique, Riesberg et Wendel (1991) définissent l'introgression comme l'incorporation permanente de gènes d'une population à l'autre.

1.1.2 Dynamique d'une zone de contact

En cas d'hybridation, la vigueur des hybrides peut différer selon les génotypes parentaux impliqués.

Les hybrides, de par l'accroissement de l'hétérozygosit , peuvent montrer une meilleure vigueur que les ph notypes parentaux. Cette vigueur hybride, caract ristique des organismes non consanguins, est appel e *h t rosis*. En revanche, lorsqu'une hybridation concerne des individus dont les liens de parent  sont par trop  loign s, les hybrides peuvent montrer une diminution de vigueur en comparaison des ph notypes parentaux. Ce ph nom ne est appel  *d pression d'hybridit *.

En th orie, une zone d'hybridation pourrait  tre maintenue par un m canisme ind pendant de la dispersion, o  la vigueur des hybrides serait sup rieure   celle des ph notypes parentaux (Moore 1977). Dans ce mod le, la vigueur des ph notypes parentaux doit d pendre des facteurs environnementaux. Ainsi, cette hypoth se implique que les types parentaux doivent  tre adapt s   diff rents environnements et qu'il existe des habitats o  les hybrides sont mieux adapt s que leurs parents. Dans ces conditions, les zones d'hybridations seraient associ es   des  cotones ou   des habitats transitoires, dans lesquels les ph notypes parentaux seraient relativement peu adapt s (Moore 1977). Selon le m me auteur, le fait que les individus issus d'anc tres diff rents survivent mieux et/ou qu'il se reproduisent avec plus de succ s que les types parentaux d montre le bien fond  de ce mod le. Cependant, de telles caract ristiques n'ont jamais clairement  t  d montr es (Harrison 1990).

En revanche, l'hybridit  semble repr senter un facteur contribuant effectivement au maintien d'une zone de contact (Barton et Hewitt 1985, 1989): en effet, une zone d'hybridation peut  tre stabilis e par un  quilibre entre la s lection contre les hybrides et la dispersion des individus purs dans la zone de m lange. De telles zones sont appel es zones de tension, au sens de Key (1968). Cet  quilibre implique une s lection ind pendante de l'environnement. Les zones de tension peuvent  tre mobiles si les populations diff rent par leur densit . Elles tendent   migrer en direction des r gions pr sentant une diminution de densit  (Barton 1980).

La coexistence de deux taxons dans une zone de contact peut  galement  tre maintenue par une diff renciation des habitats (Barton et Hewitt 1985, Harrison 1990, Felber-Girard et al. 1992). Dans ce cas la s lection sera exog ne, puisqu'elle d pend d'un facteur  cologique, alors que pour une zone de tension la s lection sera de type endog ne, car elle est g n r e par des interactions purement g n tiques (Moore et Price, 1993).

Une zone d'hybridation n'est pas forcément stable et peut évoluer selon différents schémas (Harrison 1990):

- Un renforcement des barrières reproductives peut conduire à l'élimination du phénomène d'hybridation. Les barrières au flux de gènes peuvent être de type prézygotique ou postzygotique, selon qu'elles agissent avant ou après la fécondation. Chez les végétaux, les barrières prézygotiques peuvent correspondre à un décalage phénologique, à une différenciation de l'habitat, ainsi qu'à une reproduction autogame. Les barrières postzygotiques peuvent se manifester par la létalité de l'embryon, par la stérilité de l'hybride ou par sa dépression d'hybridité (Howard, 1993). Un isolement génétique complet peut alors aboutir à la spéciation (spéciation par renforcement). Quelques auteurs, notamment Paterson (1978), ont émis des objections théoriques concernant ce processus. Néanmoins, Hewitt (1988) et Harrison (1990) relèvent plusieurs exemples de zones d'hybridation dans lesquelles un renforcement a été mis en évidence.
- Une hybridation introgressive peut conduire à la fusion des deux types parentaux: une seule population homogène (éventuellement polymorphique) se formerait alors. La sélection va faciliter ce processus en favorisant la survie et la dispersion des individus présentant l'hétérosis. Les zones d'hybridation représenteraient une source potentielle de nouveaux variants: en effet, en comparaison des populations allopatriques, les zones de contact offrent souvent un accroissement de la diversité allélique résultant des recombinaisons ou de l'augmentation du taux de mutations (Harrison 1990).
- Enfin, une compétitivité supérieure d'un des phénotypes parentaux pourrait conduire à l'éradication de l'autre.

1.1.4 Caractères descriptifs d'une zone d'hybridation

De nombreuses caractéristiques permettent de définir les zones de contact (Harrison 1990):

- L'origine de la zone, en déterminant si elle est de type primaire ou secondaire.
- L'étendue de la zone d'hybridation.
- Le rôle de l'hétérogénéité environnementale dans la détermination de la structure et de la position de la zone.
- La nature des caractères utilisés pour décrire et reconnaître les taxons qui s'hybrident.
- L'ampleur de la différenciation génétique des taxons qui s'hybrident.

- La vigueur relative des individus introgressés.
- Le degré de divergence du mode reproductif à l'intérieur de la zone d'hybridation.

1.2 LA POLYPLOIDIE

1.2.1 Définition et fréquence des polyploïdes

Les polyploïdes sont des organismes qui combinent plus de deux fois le nombre génomique de base du groupe taxonomique auquel ils appartiennent. La polyploïdie a joué un rôle fondamental dans l'évolution et la diversification des végétaux. En effet, l'estimation indiquant que 30 à 80% des espèces d'Angiospermes ont présenté au moins une fois dans leur histoire évolutive une polyploïdisation, atteste de la fréquence élevée de la polyploïdisation chez les plantes (Grant 1971, Wendel et al. 1991). En comparaison des plantes annuelles et ligneuses, les Poaceae sont les végétaux qui présentent la plus haute fréquence de polyploïdes. En effet, près de 70% d'entre eux sont polyploïdes.

1.2.2 Origine des polyploïdes

Plusieurs mécanismes permettent d'engendrer des polyploïdes: la polyploïdie peut provenir d'un doublement chromosomique zygotique ou somatique ou de la fusion de deux diplogamètes (de Wet 1980). Les deux premiers mécanismes semblent se produire extrêmement rarement dans la nature. En revanche, le dernier mécanisme, correspondant à une polyploïdisation liée à la reproduction sexuée, semble être à l'origine de la grande majorité des polyploïdes. Le niveau de production de diplogamètes ($2n$) peut varier parmi les individus d'un même groupe taxonomique, entre les plantes constituant une même population, ainsi qu'au sein d'un même individu (Veilleux 1985, Bretagnolle et Thompson 1995).

1.2.3 Les types de polyploïdes

Bien que de nombreuses controverses subsistent quant à la classification des polyploïdes (Soltis et Rieseberg, 1986), on en distingue généralement deux types principaux.

- Les allopolyploïdes: Ces polyploïdes résultent de la combinaison de deux génomes homologues issus d'espèces distinctes apparentées. Leur origine est par conséquent

polyphylétique. Ce mode de formation conduit à une hétérozygosity fixée qui minimise la consanguinité et augmente la diversité génétique. Généralement la méiose des allopolyploïdes est régulière, de type diploïde. Par conséquent, leur fertilité est élevée.

- Les autopolyploïdes: Ce type de polyploïdes possède plusieurs copies de génomes identiques ou homologues. Un autopolyploïde peut donc se former à partir d'un seul individu, ou résulter de croisements entre différents individus appartenant à une même population, ou à différentes populations de la même espèce (Bretagnolle et Thompson 1995). Les autopolyploïdes ont donc une origine monophylétique et présentent une hérédité polysomique. Précédemment, divers auteurs pensaient que les autopolyploïdes étaient plus rares que les allopolyploïdes, à cause de leur faible pouvoir adaptatif et de leur fertilité réduite. Néanmoins, les récentes études consacrées aux autopolyploïdes démontrent qu'ils ne sont pas rares (Thompson et Lumaret 1992) et que leur fertilité, de même que leur pouvoir adaptatif sont comparables à ceux des allopolyploïdes (Soltis et Rieseberg 1986).

1.2.4 Flux de gènes entre degrés de polyploïdie

Selon une conception ancienne, encore répandue, la polyploïdie correspondrait à une forme de spéciation abrupte en provoquant un isolement reproductif plus ou moins complet entre le polyploïde et le diploïde (Löve 1960). Selon de Wet (1980), la polyploïdie permettrait même la formation de nouvelles espèces en une seule génération. En fait, de nombreuses études récentes indiquent que des échanges génétiques unidirectionnels entre diploïdes et tétraploïdes peuvent se produire par l'intermédiaire de diplogamètes (den Nijs et Peloquin 1977, Soltis et Soltis 1989, Lumaret et Barrentios 1990). Le flux de gène peut également être bidirectionnel, lorsqu'il s'effectue par l'intermédiaire de triploïdes. Les triploïdes montrent généralement une faible viabilité, ainsi qu'une faible fertilité. Chez bon nombre d'espèces végétales, les diploïdes et les tétraploïdes semblent même totalement isolés reproductivement, à cause de la létalité ou de la stérilité des triploïdes (Müntzing, 1936). Chez d'autres espèces, un certain nombre de triploïdes fertiles peut être formé. Le taux de formation de ces hybrides, ainsi que leur fertilité représenteront donc des caractères qui permettront de déterminer l'intensité de la barrière au flux de gènes entre les deux degrés de polyploïdie, par l'intermédiaire de triploïdes (pont triploïde). En outre, le décalage phénologique constaté entre certains diploïdes et tétraploïdes (Felber 1988a, Lumaret et Barrentios 1990, van Dijk et al. 1991, Felber, soumis), ainsi qu'une augmentation du taux d'autogamie contribueront à renforcer la barrière au flux de gènes. De par leur nature, il semblerait que les autopolyploïdes

puissent réaliser davantage d'échanges génétiques avec leurs ancêtres diploïdes que les allopolyploïdes. (Stebbins 1950, Grant 1971).

Le maintien des polyploïdes formés au sein d'une population diploïde dépend donc du taux de production de diplogamètes (Felber 1991), du taux de polyploïdisation récurrente (Soltis et Soltis 1993), ainsi que, dans une large mesure, du flux de gènes entre les degrés de polyploïdie (Bever et Felber 1992). Les deux derniers processus contribuent à augmenter la diversité génétique des polyploïdes, à diminuer leur consanguinité et, par conséquent, à accroître leur viabilité et leur fertilité.

1.2.5 Avantages de la polyploïdie

Les auto- et les allopolyploïdes montrent généralement une augmentation de la diversité allélique et du taux d'hétérozygoté, en comparaison de leurs ancêtres diploïdes (Thompson et Lumaret 1992, Soltis et Soltis 1993). Trois hypothèses sont généralement admises afin d'expliquer la nature adaptative des polyploïdes (Bever et Felber 1992, Bever et Felber soumis):

- Briggs et Walters (1984) ont suggéré que les allèles délétères seraient moins susceptibles de s'exprimer chez un polyploïde que chez un diploïde ("hypothèse masquante").
- Bever et Felber (1992) admettent que les polyploïdes seraient mieux adaptés grâce à l'accroissement du nombre de copies des allèles fonctionnels. Cet effet adaptatif serait maximalisé si le nombre optimal d'allèles fonctionnels à un locus est supérieur à deux ("hypothèse de l'effet de dosage").
- L'hypothèse de la diversité allélique, émise notamment par Stebbins (1985), suppose que l'effet adaptatif des polyploïdes résulterait de l'augmentation de la diversité des allèles fonctionnels à un locus. Par conséquent, un individu serait susceptible d'exprimer différents optima fonctionnels d'un gène selon l'environnement.

Chez les allopolyploïdes, l'augmentation de la diversité génétique résulte de l'hétérozygoté fixée consécutive à l'hybridation, alors que chez les autopolyploïdes ce phénomène est dû à l'hérédité polysomique, c'est à dire à la formation de multivalents lors de la méiose. En effet, par rapport à l'hérédité disomique, l'hérédité polysomique présente une proportion de loci à l'état d'hétérozygotes plus importante induisant une augmentation du nombre de descendants hétérozygotes (Thompson et Lumaret 1992). Par conséquent, l'augmentation de l'hétérozygoté chez les autopolyploïdes conférerait les mêmes avantages génétiques qu'aux

allopolyploïdes (Soltis et Rieseberg 1986). En fait, le succès relatif des allopolyploïdes par rapport aux autopolyploïdes dépend probablement de la base génétique de l'établissement des autopolyploïdes (Bever et Felber 1992).

L'augmentation de la diversité allélique et de l'hétérozygosity chez les polyploïdes permettrait l'accroissement de leur vigueur grâce à leur plus grande diversité biochimique (Levin 1983 et Stebbins 1985). Cette caractéristique donnerait aux polyploïdes une capacité supérieure à répondre à des changements environnementaux (Lewis 1967) et augmenterait par conséquent leur potentiel de colonisation et d'adaptation à de nouveaux habitats. D'autre part, l'élévation de l'hétérozygosity rendrait également les polyploïdes moins susceptibles aux délétions ou aux combinaisons génétiques défavorables (Lumaret 1988).

1.3 EXEMPLES DE ZONES DE CONTACT ENTRE DIPLOIDES ET TETRAPLOIDES

Puisque la majorité des études sur les zones d'hybridation ont été conduites par des zoologues, les taxons étudiés sont généralement diploïdes (Barton et Hewitt 1985, Hewitt 1989, Harrison 1990). De même, les rares recherches se rapportant aux espèces végétales concernent essentiellement des taxons diploïdes, à l'exception de quelques études réalisées sur des zones de contact entre diploïdes et polyploïdes. Il s'agit notamment des recherches effectuée par Urbanska-Worytkiewicz et Landolt (1978) sur des diploïdes et des allohexaploïdes de *Cardamine*, ainsi que par Vuille (1986) sur des diploïdes et des allotétraploïdes de *Ranunculus* sect. *Ranuncella*. D'autres études se rapportant à des zones de contact entre diploïdes et leur autotétraploïdes, ont été effectuées par Glaszmann et al. (1982) entre deux sous-espèces de dactyles tétraploïdes, par Lumaret (1987, 1988), Lumaret et Barrientos (1990) sur *Dactylis glomerata* diploïde et tétraploïde, par den Nijs et al. (1985) sur *Rumex acetosella* tétraploïde et hexaploïde, par van Dijk et al. (1992) sur *Plantago media* diploïde et tétraploïde et par Menken et al. (soumis) sur *Taraxacum ruderalia* diploïde et triploïde.

- Urbanska-Worytkiewicz et Landolt (1978) étudièrent la caryologie et l'écologie de plantes appartenant à une population hybridogène de *Cardamine*. Cette zone comprend deux taxons diploïdes, dont les hybrides sont des triploïdes généralement stériles, ainsi qu'un cytotype allohexaploïde fertile. Les hybrides triploïdes prédominent nettement, alors que les hexaploïdes demeurent confinés en marge de la population. Les auteurs ont mis en évidence une différenciation écologique des deux taxons diploïdes, ainsi que de l'hexaploïde. Une

altération de la station originale semble être à l'origine de la zone de contact et a entraîné la disparition presque totale d'un des taxons parentaux diploïde. Les hexaploïdes paraissent se répandre et pourraient même supplanter les deux taxons diploïdes à certains endroits.

- Vuille (1986, 1990a) étudia la morphologie, la cytologie et l'écologie d'hybrides issus de deux populations hybridogènes de *Ranunculus* sect. *Ranuncella*. Ces populations comprennent comme cytotypes parentaux, un diploïde sexué et un tétraploïde facultativement apomictique. Dans les deux cas, le tétraploïde correspond à *R. parnassifolius*, alors que le diploïde de la première population est *R. amplexicaulis* et celui de la seconde est *R. pyrenaeus*. Dans les deux situations, les diploïdes et les tétraploïdes présentent une différenciation des habitats. L'hybridation de ces taxons conduit à la formation de pentaploïdes par fusion d'une oosphère tétraploïde avec un gamète haploïde issu d'une plante diploïde. Quelques triploïdes ont également été trouvés dans ces populations, mais ils demeurent rares. Dans les zones de transitions, les hybrides pentaploïdes sont abondants et tendent à supplanter progressivement les tétraploïdes.

- Dans l'étude biosystématique du complexe *Rumex acetosella* de la péninsule ibérique, den Nijs et al. (1985) ont constaté que la majorité des populations comprenaient des individus appartenant à deux ou trois degrés de polyploïdie différents. Dans certaines régions, des hybridations se produiraient assez souvent entre deux taxons, particulièrement entre les cytotypes tétraploïde et hexaploïde, les plus fréquents.

- L'étude d'une zone de contact entre *Dactylis glomerata* diploïde et son autotétraploïde (Lumaret et al. 1987, Lumaret et Barrentios 1988) a permis de démontrer que chaque taxon présentait une différenciation d'habitats. Les individus d'un degré de polyploïdie présentaient davantage de talles, de panicules et de graines aux endroits où ils sont le plus répandus. Un décalage phénologique, ainsi qu'une différenciation des besoins physiologiques résultant probablement de la polyploïdisation, a également été mis en évidence entre les deux taxons. Des études enzymatiques ont été réalisées par les mêmes auteurs sur cette zone de contact. Les résultats principaux seront cités dans le chapitre 3.1. Par ailleurs, grâce à l'étude de trois loci polymorphes appartenant à deux sous-espèces tétraploïdes de dactyles, Glaszmann et al. (1982) ont pu démontrer une corrélation entre la présence de certains allèles appartenant au premier locus des glutamate-oxaloacétate-transaminases et certains facteurs environnementaux, tel le taux d'humidité.

- Plusieurs populations de *Taraxacum ruderalia* comprennent un mélange des taxons diploïde sexué et triploïde apomictique (Menken et al., soumis). L'étude enzymatique a permis de mettre en évidence la présence d'un flux de gènes bidirectionnel entre les deux cytotypes. Les

échanges génétiques se réalisent par la formation de diplogamètes chez le diploïde sexué ou par la présence de sexualité occasionnelle chez le triploïde apomictique. Le flux de gènes peut également se réaliser grâce à la fusion de diplogamètes chez le diploïde sexué.

- Van Dijk et al. (1992) ont étudiés une zone de contact entre *Plantago media* diploïde et son autotétraploïde. Des croisements expérimentaux révélèrent la présence d'une barrière prézygotique à l'autofécondation pour les deux taxons. Par conséquent, les deux cytotypes sont strictement allogames. En revanche, aucune incompatibilité entre le pollen et le stigmate des cytotypes différents n'a pu être mise en évidence. Une forte barrière postzygotique à l'hybridation existe néanmoins sous la forme d'un "bloc triploïde" qui consiste en la dégénérescence de l'embryon triploïde. Ce phénomène a pour conséquence de limiter les échanges géniques qui s'effectuent entre les deux taxons par l'intermédiaire de triploïdes. La plus grande partie du flux de gènes semble alors s'effectuer, du diploïde vers le tétraploïde, par l'intermédiaire de diplogamètes. Les auteurs ont également mis en évidence un décalage phénologique entre les degrés de polyploïdie. Cette caractéristique, ainsi que la reproduction végétative et la répartition spatiale des cytotypes permettent la coexistence en sympatrie des deux taxons.

Le fait que les outils mathématiques utilisés pour décrire des zones d'hybridation ne sont, pour la plupart, pas applicables aux polyploïdes explique probablement en partie, la rareté des études impliquant des polyploïdes. L'étude d'une zone d'hybridation entre un polyploïde et un diploïde représente néanmoins une opportunité permettant d'appréhender la signification évolutive et adaptative de la polyploïdie.

1.4 ENONCE DE L'ETUDE ENTREPRISE

1.4.1 Présentation des taxons étudiés

Nous nous sommes intéressés à l'analyse d'une zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde trouvée par Felber au massif du Vanil Noir (à l'impression).

Le complexe polyploïde *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat (Poaceae) comprend 4 taxons: *A. alpinum* diploïde et tétraploïde, ainsi qu'*A. odoratum* diploïde et tétraploïde. En Europe occidentale, *A. alpinum* se trouve à des altitudes plus élevées qu'*A. odoratum*, alors que les taxons diploïdes et tétraploïdes des deux espèces se répartissent sur des aires complémentaires (Felber 1986, 1988b). Les diploïdes se caractérisent par $2n=10$

chromosomes et les tétraploïdes par $2n=20$ chromosomes. *A. alpinum* et *A. odoratum* se distinguent morphologiquement par la présence d'une lemme fertile scabre chez *A. alpinum*, alors que celle d'*A. odoratum* est lisse (Felber 1987a). D'autre part, contrairement à *A. odoratum*, *A. alpinum* est sensible à la rouille *Puccinia sardonensis* (Felber 1987b). Felber (1988a) observa également un décalage phénologique entre les deux espèces, puisque *A. alpinum* montre une floraison plus précoce et que l'intervalle entre l'apparition des stigmates et celle des étamines est plus réduit que pour *A. odoratum*. L'origine autopolyploïde d'*A. alpinum* tétraploïde a été démontrée sur des bases cytologiques par Hedberg (1970) et Teppner (1970). N'ayant pas étudié d'individus diploïdes d'*A. odoratum*, Rosmütz (1958) et Hedberg (1979) attribuent la même origine autopolyploïde à *A. odoratum* tétraploïde. En revanche, Teppner (1970) suggère que *A. odoratum* résulterait de la combinaison des génomes diploïdes d'*A. alpinum* et d'*A. odoratum*. Grâce à une étude caryologique et biosystématique approfondie, Felber (1987) émet l'hypothèse la plus plausible: l'auteur indique en effet qu'*A. odoratum* tétraploïde pourrait être apparu consécutivement à un phénomène d'autopolyploïdisation à partir d'*A. odoratum* diploïde. Outre le critère des valences chromosomiques, les deux taxons d'*A. alpinum* peuvent être différenciés par l'étude biométrique conjointe des cellules de garde stomatiques et des grains de pollen, puisque les tétraploïdes montrent des tailles cellulaires significativement plus élevées que les diploïdes (Humbert-Droz et Felber 1992).

1.4.2 Données déjà connues

La zone de contact entre *A. alpinum* diploïde et tétraploïde a déjà été l'objet de plusieurs études se rapportant aux fertilités et aux densités respectives des deux taxons (Gauteaub 1994, Robert, 1994, Felber, à l'impression), à leur phénologie et à leurs descendance, à des croisements expérimentaux réalisés entre les deux degrés de polyploïdie (Felber, non publié), ainsi qu'à leur écologie (Maillefer 1994, Felber-Girard et al., soumis). Diverses informations ont été apportées par ces données:

Le taux de germination déterminé sur des graines de croisements expérimentaux indique que l'allogamie prédomine chez *Anthoxanthum alpinum*.

Aucune sélection contre la dépression d'hybridité n'a pu être démontrée par l'étude de la densité et de la fertilité respective des deux taxons. Par conséquent, la dynamique de la zone de contact ne semble pas correspondre à celle d'une zone de tension. En revanche, l'analyse

écologique démontre clairement que la zone de contact est maintenue par une différenciation écologique des deux taxons.

L'analyse cytologique des descendances naturelles a permis de démontrer un flux de gènes du diploïde vers le tétraploïde. D'autre part, la mise en évidence d'un décalage phénologique entre les deux taxons révèle la présence d'une barrière prézygotique à l'hybridation.

1.4.3 Objectifs de l'étude

Le but de cette recherche est de préciser la nature de la zone de contact en la comparant avec des populations pures, ainsi que de confirmer les hypothèses déjà émises sur sa dynamique, notamment de vérifier qu'il ne s'agit pas d'une zone de tension, d'évaluer les barrières pré- et postzygotique à l'autofécondation et à l'hybridation, ainsi que d'apprécier la direction et l'intensité du flux de gènes entre les deux taxons.

Nous tenterons de préciser le système reproductif d'*Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde en révélant la présence d'une éventuelle compétition entre les microgamétophytes, ainsi qu'en déterminant le taux d'autogamie. D'autre part, nous nous efforcerons d'établir l'existence d'une modification du taux d'autogamie au niveau de la zone de contact en comparaison des populations pures, afin de définir si une différenciation du mode de reproduction participe au maintien de la parapatricie. Le système reproductif représentant un des meilleurs indicateurs des paramètres génétiques (Hamrick et Godt 1990), le taux d'autogamie nous fournira en outre des indications quant aux potentialités d'échanges génétiques à l'échelle de la zone de contact. L'ensemble des études se rapportant aux interactions reproductives figurent dans le chapitre 2.

Les données génétiques nous permettront de vérifier les hypothèses émises sur les caractères conférant un avantage aux autopolyploïdes par rapport aux diploïdes, telles l'augmentation de la diversité allélique et de l'hétérozygosity. Par ailleurs, nous pourrions déterminer l'intensité et la direction du flux de gènes à l'échelle de la zone de contact, ainsi qu'entre celle-ci et les populations pures. Nous tenterons également d'établir une relation entre le taux d'autogamie et la structure génétique, ainsi que l'influence qu'exerce l'hétérozygosity sur la fertilité des individus. La structure génétique, déterminée par électrophorèse, sera étudiée dans le troisième chapitre.

Dans la discussion générale réunissant l'ensemble des données, nous discuterons de la nature de la zone de contact qui dépendra notamment de la vigueur hybride, du mode de reproduction, de l'intensité du flux de gènes, ainsi que des barrières aux échanges géniques. De par l'importance évolutive de la polyploïdie, il est en effet intéressant de déterminer, par un exemple concret, les relations pouvant exister entre un autopolyploïde et son ancêtre diploïde. Nous pourrions ainsi appréhender les caractères adaptatifs d'un autopolyploïde, ainsi qu'une partie des processus impliqués dans son établissement.

Chapitre 2:

INTERACTIONS REPRODUCTIVES

2.1 INTRODUCTION

Dans une zone d'hybridation entre diploïdes et tétraploïdes, deux types d'interactions reproductives peuvent être observées: Les interactions entre individus d'un même cytotype (auto- et allogamie), ainsi que les interactions entre individus des deux cytotypes (hybridation).

Les chances de développement de l'ovule dépendent du mode d'interactions reproductives. Une réduction de la production des graines chez les plantes allogames facultatives est souvent observée, lorsque l'autogamie est contrainte. En outre, l'hybridation entre deux taxons entraîne presque toujours une diminution de la fertilité. Cette baisse de la production de graines en autogamie ou lors d'hybridations peut résulter de processus qui interviennent avant la formation du zygote. Elle se traduit par l'inhibition de la croissance du tube pollinique (barrière prézygotique). Une diminution de la fertilité peut également intervenir après la caryogamie, lorsque le développement du zygote avorte (barrière postzygotique). En outre, des situations intermédiaires peuvent se produire dans le cas d'hybridation, quand le tube pollinique pénètre dans le style mais n'atteint pas l'ovule. La présence d'une barrière prézygotique contre l'autogamie ou contre l'hybridation est un mécanisme qui limite le gaspillage des ovules lors de pollinisations défavorables.

Les réactions d'auto-incompatibilité ne représentent qu'un des facteurs favorisant l'allogamie. D'autres caractéristiques de la biologie florale, tel le décalage dans le temps entre la maturité du pollen et la réceptivité des stigmates, facilitent également l'allogamie. Ainsi, si la présence de réactions d'auto-incompatibilité démontre l'allogamie, l'absence de celles-ci ne laisse pas préjuger du système de reproduction de l'espèce.

L'auto-incompatibilité constitue un mécanisme obligeant la fécondation d'un ovule par du pollen allogame. De Nettancourt (1977) définit ce processus comme "the inability of a fertile hermaphrodite seed-plant to produce zygotes after self-pollination". De nombreuses phanérogames ont développé un mécanisme d'auto-incompatibilité.

L'auto-incompatibilité est sporophytique, si la réaction d'auto-incompatibilité dépend du génotype du sporophyte et non pas de celle du gamète. Elle est gamétophytique, si la réaction est conditionnée par le génotype du grain de pollen (Lundqvist 1956, de Nettancourt 1977).

Après tétraploïdisation, le pollen devient diploïde et porte ainsi deux allèles par locus. Les interactions compétitives entre différents allèles du pollen provoquent souvent une altération du système gamétophytique d'auto-incompatibilité chez les Dicotylédones. Selon de Nettancourt (1977), le système d'auto-incompatibilité gamétophytique n'est pas altéré chez les Monocotylédones. Cependant, cette affirmation ne tient pas compte des résultats de Lundqvist (1957), qui a observé une altération de ce type chez le seigle: chez des autotétraploïdes obtenus après un traitement à la colchicine, l'auteur n'a en effet, jamais observé des plantes totalement auto-incompatibles.

Plusieurs observations relatives au comportement reproductif ont été obtenues chez *A. odoratum*. Bien qu'aucune numération chromosomique n'ait été effectuée, il s'agit certainement d'*A. odoratum* tétraploïde, compte tenu de la localisation géographique des plantes étudiées. Heslop-Harrison (1982) n'a pas observé de réaction d'inhibition du pollen chez *A. odoratum* lors d'autofécondations. Cependant, cette observation ponctuelle est difficile à généraliser. Ainsi, Antonovics (1968) a observé un degré d'autogamie plus important dans des populations tolérantes aux métaux lourds que dans les prairies environnantes non contaminées. Sur d'autres provenances, Wu et Jain (1980) n'ont pas obtenu de graines après autofécondation. Ces données indiquent que le système reproductif peut varier d'une population à l'autre.

Chez les Poacées, le système d'auto-incompatibilité est de type gamétophytique et implique deux loci indépendants (S et Z), chacun d'eux étant contrôlé par plusieurs allèles. La réaction

d'incompatibilité se produit lorsque deux allèles du microgamétophyte se retrouve dans le génome maternel (Lundqvist 1956). Wehling et al. (1994) ont proposé un modèle pouvant expliquer la réaction d'auto-incompatibilité chez le seigle (*Secale cereale* L.). Il implique la présence de récepteurs S et Z, spécifiques (sans doute de type protéine kinase), qui seraient situés dans la membrane plasmique du grain de pollen. Ces récepteurs pourraient se lier de manière indépendante aux molécules S et Z (ligands) de la papille stigmatique. La réaction de liaison activerait une kinase intracellulaire, déclenchant ainsi une réponse à l'intérieur du microgamétophyte. L'activation de tous les récepteurs S et Z conduirait à un important afflux de Ca^{2+} à l'intérieur du grain de pollen. La réaction d'auto-incompatibilité se produirait dès que le taux de Ca^{2+} aurait dépassé un seuil critique. Les produits des gènes S et Z ne sont pas encore connus. Cependant, en cas d'incompatibilité, on observe un dépôt de callose dans les tubes et les grains de pollen correspondant à une réaction d'inhibition secondaire. Chez les Poacées, l'inhibition du pollen incompatible tend à être immédiate (Hayman, 1956), car elle se produit au niveau de la surface stigmatique et non pas dans le style. Chez certaines espèces (comme *Secale cereale* et *Gaudinia fragilis*), l'arrêt de la croissance des tubes polliniques incompatibles peut déjà se produire environ 5 minutes après la pollinisation (de Nettancourt 1977),

Des réactions d'incompatibilité intraspécifiques, interspécifiques, intergénériques ou interfamiliales peuvent également se produire. Ces mécanismes peuvent participer à l'isolement reproductif de différentes formes à l'intérieur des espèces, voir même, selon de Nettancourt (1977) à la formation de genres ou de familles. Ces barrières à l'hybridation peuvent être soit prézygotiques, soit postzygotiques. Chez *A. odoratum*, Heslop-Harrison (1982) a déterminé une faible inhibition pour les grains de pollen de *Gaudinia fragilis*, alors que la croissance des tubes polliniques de *Secale cereale* et *Elymus arenarius* était quelque peu retardée, bien qu'un certain nombre de tubes pouvaient pénétrer dans le stigmate. En revanche, l'auteur a montré que la croissance des tubes polliniques de *Dactylis glomerata* et de *Alopecurus pratensis* n'était pas inhibée sur les papilles stigmatiques d'*A. odoratum*.

A notre connaissance, la présence d'une barrière prézygotique à l'hybridation entre diploïdes et polyploïdes a rarement été étudiée. Lundqvist (1962) pollinisa des plantes diploïdes de *Festuca pratensis* par du pollen diploïde issus d'individus autotétraploïdes produits artificiellement par un traitement à la colchicine. L'auteur nota que les grains de pollen diploïdes germaient sur les stigmates diploïdes, mais que leur croissance était moins rapide que celle du pollen haploïde.

Les travaux que nous avons cités portent sur des expérimentations en laboratoire et en jardin expérimental. Quelques données concernant l'effectif de populations de microgamétophytes en condition naturelle ont été publiées. La taille de cette population est souvent inférieure à celle du nombre de grains de pollen en contact avec la surface stigmatique, puisque tous les grains de pollen ne germent pas (Levin 1990). L'effectif de la population de microgamétophytes peut représenter un facteur limitant pour la production de graines (Mulcahy et Mulcahy 1987). Si le nombre de microgamétophytes est supérieur au nombre d'ovules, alors une compétition microgamétophytique peut s'établir.

Le but de notre travail est de déterminer si une barrière prézygotique contre l'autogamie ou l'hybridation existe chez *Anthoxanthum alpinum*. Les résultats obtenus nous permettront d'établir si les plantes de la zone d'hybridation et celles des populations pures présentent un comportement reproductif différent. La présence d'une barrière contre l'hybridation dans la zone de contact et son absence dans les populations pures démontrerait que cette barrière se serait développée dans la zone d'hybridation, consécutivement au contact des deux taxons.

Par les pollinisations réalisées en conditions naturelles, nous chercherons à établir le nombre de microgamétophytes sur les papilles stigmatiques et le taux d'inhibition des grains de pollen. Nous saurons ainsi si la population de microgamétophytes est suffisante ou déficitaire. En outre, il sera établi si le nombre de grains de pollen dépend de la densité des plantes, du nombre de fleurs par plantes ou s'il est en relation avec le nombre de graines viables et la réaction d'auto-incompatibilité. Un taux élevé de consanguinité peut résulter de fécondations entre individus apparentés. Dans ce cas, si un mécanisme d'auto-incompatibilité existe, le taux d'inhibition relevé en conditions naturelles serait plus élevé dans les populations comprenant un important taux de consanguinité. Le taux de consanguinité pourra être déterminé grâce aux données électrophorétiques (indice de fixation F ou déficit en hétérozygotes, voir prochain chapitre). Si une barrière contre l'hybridation existe, on observera un taux d'inhibition plus élevé dans la zone de mélange, en comparaison des zones pures.

Accessoirement, le nombre de microgamétophytes observé en conditions naturelles nous permettra de vérifier si ce nombre correspond à celui des expérimentations.

Le taux d'inhibition observé en conditions naturelles dépend des effets conjugués de la population microgamétophytique, de l'autogamie, de l'allogamie et, pour la zone de contact, de l'hybridation. Afin de comprendre les facteurs qui interfèrent sur le taux d'inhibition observé "in situ", différentes expériences ont été réalisées en laboratoire.

Nous avons donc effectué deux types d'expériences. En premier lieu, nous avons déterminé le nombre de microgamétophytes, ainsi que le taux d'inhibition sur des stigmates pollinisés en conditions naturelles. En second lieu, nous avons réalisé des pollinisations 'in vitro', afin de déterminer les variations du taux d'inhibition pollinique en auto- et en allogamie ainsi que lors d'hybridations.

2.2 MATERIEL ET METHODES

2.2.1 Populations étudiées.

La zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et *A. alpinum* tétraploïde se situe dans le Massif du Vanil Noir (cantons de Fribourg et Vaud, Suisse). Felber (non publié) a établi 9 transects. Nous avons récolté des individus appartenant à deux d'entre eux, désignés ci-dessous par les lettres x et y:

- Le transect x où le diploïde occupe le versant sud-est et le tétraploïde le versant nord-ouest de la crête.
- Le transect y où les deux taxons se côtoient sur le même versant sud-est, avec le tétraploïde situé à une altitude plus élevée que le diploïde.

Deux types d'échantillonnage ont été effectués: L'échantillonnage complet sur une petite surface (échantillonnage serré) consistait à cartographier les plantes croissant sur une aire de 4.8 à 36 m². Pour ce faire, tous les individus d'une surface permanente étaient prélevés en notant leurs coordonnées par rapport à une origine arbitraire. La surface cartographiée devait comprendre une centaine d'individus pour chaque zone et chaque population pure et environ 300 plantes pour la zone de mélange, afin d'assurer la présence d'une centaine d'individus par cytotype. L'échantillonnage lâche comprenait des plantes récoltées sur une plus grande surface, en maintenant une distance d'au moins 1 mètre entre les individus. Ce type d'échantillonnage permettait de limiter les risques de consanguinité entre les plantes.

En 1991, nous avons récolté des individus diploïdes et tétraploïdes provenant des zones pures des transects x et y de la zone de contact (échantillonnage lâche, cf figure1a).

L'année suivante, afin de déterminer les interactions entre les individus de chaque population, nous avons choisi de cartographier et de prélever toutes les plantes croissant sur une aire

donnée (désignée ci-dessus comme zones à échantillonnage serré). En 1992, nous avons donc cartographié diverses zones appartenant au transect y de la zone de contact (cf figure 1b), ainsi que deux populations pures proches du Massif du Vanil Noir. Les stations de récoltes étaient les suivantes:

- Zones pures, échantillonnage serré (appelées zones restreintes), diploïde et tétraploïde du transect y.
- Zone de mélange du transect y, dans laquelle les deux taxons poussent côte à côte.
- Population pure diploïde du Moléson (Fribourg).
- Population pure tétraploïde de la Dent-de-Lys (Fribourg).

La phénologie de chaque individu a été relevée pour chaque zone cartographiée.

En 1993, nous avons cartographié deux autres populations pures (échantillonnage serré):

- Population pure diploïde de la Videmanette (Vaud).
- Population pure tétraploïde des Rochers de Naye (Vaud).

La même année, nous avons complété notre échantillonnage en récoltant, sans les cartographier, environ 70 plantes pour chaque zone pure diploïde et tétraploïde du transect y. Puisque l'échantillonnage était lâche, nous avons appelé ces échantillons zones pures larges, par opposition aux zones pures restreintes.

Toutes les plantes récoltées ont été cultivées en jardin expérimental, afin de pouvoir réaliser les pollinisations le printemps de l'année suivante.

2.2.2 Détermination du nombre chromosomique.

Les analyses cytologiques ont été effectuées sur des méristèmes racinaires, selon la méthode de Felber (1986): Le matériel était prétraité et coloré selon la méthode de Oestergren et Heneen (1962). Les méristèmes étaient alors ramollis pendant 3 heures dans une solution composée de pectinase 5% et de cellulase 3%. Le nombre chromosomique des plantes provenant des zones et des populations pures avaient été déterminé au préalable par Felber (1986). Nous avons vérifié ce nombre chromosomique en effectuant des comptages sur 20 plantes par site. En revanche, de par la nature de la zone de mélange, la détermination du nombre chromosomique de chaque individu était indispensable.

Lorsque l'observation caryologique n'a pas pu être possible, le degré de polyploïdie a été déterminé par la mesure de la taille des grains de pollen, selon la méthode de Humbert-Droz et Felber (1992), ou par l'analyse des allozymes révélés par électrophorèse. Ceux-ci permettaient de déterminer si la valence chromosomique était tétraploïde.

2.2.3 Stade phénologique des plantes.

Le stade phénologique de chaque plante a été noté pour les zones cartographiées selon l'indice de Grant et Antonovics (1978, dans Felber 1988). En premier lieu, on attribue des stades phénologiques à chaque épi. On leur donne alors les valeurs suivantes: 1 à l'apparition de l'épillet hors de la gaine; 2 à l'épillet entièrement dégagé de la gaine; 3 aux stigmates visibles; 4 aux étamines visibles; 5 à l'épillet brun. L'indice équivaut à:

$$a + 2b + 3c + 4d + 5e / a + b + c + d + e$$

ou a, b, c, d et e représentent le nombre d'épis pour chacun des états phénologiques décrits ci-dessus.

2.2.4 Etude des stigmates pollinisés naturellement.

Dans chaque zone cartographiée en 1992, nous avons récolté un épillet par inflorescence, sur environ un individu sur deux. Le choix de l'épillet reposait sur son état phénologique, puisque le stigmate devait avoir dépassé son stade de réceptivité, afin que des grains de pollens se soient déjà déposés sur sa surface. En revanche, les stigmates ne pouvaient être prélevés trop tardivement, car un champignon se développe sur les papilles stigmatiques relativement peu de temps après la fin de leur période de réceptivité. La présence de ce mycélium ne permettait plus de distinguer au microscope les grains de pollens et les tubes polliniques. Nous avons ainsi récolté les épillets de:

- 57 plantes issues de la zone diploïde pure appartenant à la zone de contact.
- 21 plantes de la zone tétraploïde pure de la zone de contact.
- 14 individus diploïdes et 53 tétraploïdes provenant de la zone de mélange.
- 45 plantes du Moléson.
- 42 individus de la Dent-de-Lys

Les épillets récoltés ont été fixés dans du FAA (formol; alcool 80%; acide acétique. 1:8:1), et pouvaient se conserver ainsi plusieurs mois à 4°C. Avant l'observation du matériel, les épillets étaient disséqués afin de ne conserver que l'ovaire, les deux styles et les stigmates. Le matériel était alors rincé dans de l'eau distillée puis éclairci durant 2 heures dans une solution de NaOH 9N. Après deux rinçages successifs à l'eau distillée, les styles étaient ensuite plongés dans un colorant composé de 0.1% de Bleu d'aniline "water-soluble" dissout dans une solution 0.1N de K₃PO₄, (Martin 1959, Kho et Baer 1968).

Le matériel pouvait être observé au microscope à fluorescence après 15 min d'incubation dans le colorant.

Le bleu d'aniline est un fluorochrome qui se fixe sélectivement sur la callose. Les tubes polliniques qui font l'objet d'une réaction d'auto-incompatibilité, présentent un épaissement de la paroi callosique. Ils deviennent par conséquent plus chromophiles que des tubes polliniques non inhibés. Des essais que nous avons préalablement effectués en laboratoire ont montré que les tubes compatibles atteignaient généralement l'ovule déjà deux heures après la pollinisation. Les tubes inhibés et non inhibés ont été distingués par leur longueur. Nous avons par conséquent déterminé que les tubes n'ayant pas atteint la partie supérieure du style étaient inhibés, à l'opposé des tubes ayant déjà amorcé la "descente" en direction de l'ovule (cf figure 2a et 2b).

2.2.5 Etude des stigmates cultivés "in vitro" et pollinisés artificiellement.

Nous avons utilisé des individus cultivés en jardin expérimental, provenant de diverses populations. Les plantes furent protégées du pollen exogène grâce à un sachet en papier et chacune d'elles fut émasculée deux fois par jour afin d'éviter qu'elle ne s'autoféconde. Selon la méthode décrite par Lundqvist (1961), les épillets, dont l'émergence des stigmates était juste perceptible, étaient récoltés en fin d'après-midi. Ils étaient ensuite répartis dans trois boîtes de pétri contenant le milieu de culture standard Murashige and Skoog (1962), pour autant que le nombre d'épillets soit suffisant. Le matin suivant la récolte des épillets, les stigmates avaient émergés presque totalement et étaient devenus réceptifs. Nous prélevions alors en tout début de matinée les étamines nécessaires à la pollinisation. Elles étaient alors placées dans une passoire à thé, au dessus de la boîte de pétri contenant les épillets, et étaient broyées afin d'en libérer le pollen. Lorsque le nombre d'étamines à l'anthèse était suffisant, nous utilisions un rapport étamines-épillets équivalant à 1:1.

Chacune des trois boîtes correspondait à un traitement différent:

- Dans la première, la pollinisation était effectuée par du pollen issu de la même plante que les épillets. Elle correspondait à une reproduction de type autogame.
- La seconde était pollinisée par un mélange de pollen provenant de diverses plantes de taxon identique à celui des épillets, en excluant le pollen autogame. Il s'agissait donc d'une pollinisation allogame.
- La troisième recevait un mélange de pollen de plantes de l'autre taxon. Ce traitement correspondait à une hybridation.

Les épillets étaient fixés deux heures après la pollinisation, délai qui garantissait la détection d'une réaction d'incompatibilité. Après fixation, les épillets furent traités de façon identique à ceux de l'expérience précédente.

Lors de la première année d'expérimentation (1992), nous avons utilisé des individus échantillonnés au hasard dans les zones pures diploïdes et tétraploïdes des transects x et y (cf chapitre 2.1). Les expériences d'autogamie et d'hybridation n'ayant pu se dérouler parallèlement, nous les réalisâmes de façons successives, avec pour chacune d'elles, une série de pollinisations allogames afin de pouvoir comparer les divers traitements. En 1993, les pollinisations concernèrent les plantes cartographiées du Moléson et de la Dent-de-Lys. En 1994, elles se rapportèrent aux plantes diploïdes et tétraploïdes des zones pures de la zone de contact, ainsi qu'à quelques individus des populations pures de la Videmanette et des Rochers de Naye. Pour les années 1993 et 1994, les traitements "autogames", "allogames" et "hybridation" ont pu se dérouler parallèlement. Pour chaque plante et chaque traitement, nous avons réalisé 1 à 7 répétitions. Chaque boîte pouvait contenir 1 à 15 épillets. Le nombre d'individus impliqués pour chaque station figure dans le tableau I.

2.2.6. Analyses statistiques

2.2.6.1 Etat phénologique des plantes

La comparaison des indices phénologiques entre chaque zone a été réalisée grâce à un test u de Mann-Withney.

2.2.6.2 *Nombre total de microgamétophytes*

L'influence des facteurs sur le nombre total de microgamétophytes a été évaluée par une analyse de variance à facteurs emboîtés (PROC GLM sur SAS). Une transformation $\log_{10}(x+1)$ a été utilisée pour normaliser la distribution des données. Deux analyses de variances ont été nécessaires, afin de prendre en compte les deux facteurs de provenance, soit le facteur zone (zone de contact ou population pure) et le facteur population (zones diploïde ou tétraploïde pures, restreinte de la zone de contact, zone de mélange, Moléson, Dent de Lys). En effet, en intégrant ces deux facteurs dans une même analyse, le nombre de degrés de liberté se réduisait à 0. Les analyses de variance concernant les autres expériences ont également été dédoublées, puisque les mêmes facteurs de provenance intervenaient.

La comparaison du nombre de microgamétophytes entre les diverses zones a été réalisée par un test u de Mann-Withney.

2.2.6.3 *Inhibition en conditions naturelles.*

Deux analyses de variance à facteurs emboîté (PROC GLM sur SAS), incluant comme covariable le nombre total de microgamétophytes, ont permis de déterminer l'influence de facteurs sur le nombre de tubes polliniques inhibés, ainsi que la valeur de la constante multipliant la covariable. Cette constante correspond à la pente de la régression entre la covariable et la variable. Elle a été déterminée pour chaque zone (cf tableau II). Pour ce faire, la distribution a également été normalisée par une transformation $\log_{10}(x+1)$ de la variable et de la covariable.

Nous avons comparé le taux d'inhibition pollinique entre les diverses zones étudiées par un test u de Mann-Withney. Nous avons utilisé ce même test pour comparer les taux de tubes inhibés. Afin d'éliminer l'influence de la covariable, nous avons travaillé sur les résidus de la régression réalisée entre le nombre total de tubes (covariable) et le nombre de tubes inhibés (variable). Les résidus ont été déterminés en soustrayant le nombre de tubes inhibés par la constante de la covariable multipliée par le nombre total de tubes :

$$\text{Résidus} = \frac{\text{nombre de tubes inhibés} - (\text{constante} \times \text{nombre total de tubes})}{\text{(variable)}} \quad \text{(covariable)}$$

Les résidus correspondent au taux d'inhibition, dont l'effet de la covariable a été soustrait. Ils ont été dénommés pour la suite du travail, taux d'inhibition.

Les pentes de régressions étant significativement différentes, nous avons utilisé pour calculer les résidus, la constante de la covariable déterminée pour la zone correspondante.

D'autre part, les covariations entre diverses variables et le taux de tubes polliniques inhibés furent mises en évidence par des régressions linéaires. Une transformation logarithmique des variables garantissant une meilleure répartition des points fut réalisée pour les régressions concernant le nombre total des tubes polliniques observés et la fréquence des tubes polliniques inhibés. Dans ce cas, l'équation de la droite fut calculée en contraignant son passage par l'origine. Les représentations en trois dimensions des surfaces cartographiées selon la densité des plantes par m² et selon le taux d'inhibition des tubes polliniques ont été réalisées par le programme UNIMAP.

2.2.6.4 Inhibition en cas de pollinisations réalisées in vitro.

Comme pour l'expérience précédente, l'influence des divers facteurs sur le nombre de tubes inhibés a été déterminée par deux analyses de variance à facteurs emboîtés incluant le nombre total de grains de pollen comme covariable. Nous avons soustrait l'effet de cette covariable au nombre de microgamétophytes inhibés selon la méthode décrite dans 2.2.5.3. Comme les pentes des régressions n'étaient pas significativement différentes, nous avons utilisé pour calculer les résidus, la constante de la covariable déterminée pour le taxon correspondant, lorsque les comparaisons concernaient deux zones diploïdes ou deux zones tétraploïdes. La valeur de la constante calculée pour l'ensemble des zones a été considérée en cas de comparaisons impliquant deux zones de taxons différents (cf tableau II). La comparaison du nombre corrigé de tubes inhibés entre les différents traitements, les taxons et les populations a été déterminée à l'aide du test *u* de Mann-Whitney. Des régressions identiques à celles du chapitre 2.2.5.3 ont été appliquées à ces données.

2.2.6.5 Comparaison des droites de régression.

Les comparaisons des pentes obtenues par les régressions effectuées entre le $\log_{10}(x+1)$ du nombre de tubes inhibés et le $\log_{10}(x+1)$ du nombre total de tubes ont été réalisées selon la méthode décrite par Hald (1952).

2.3 RESULTATS

2.3.1 Etude des stigmates pollinisés naturellement.

2.3.1.1 Décalage phénologique entre les zones étudiées

Les comparaisons des indices phénologiques (cf tableau III) ne présentent un sens biologique que pour les zones pures de la zone de contact, car ces sites sont les seuls, dont les plantes ont été récoltées le même jour. On constate que les tétraploïdes présentaient un indice phénologique significativement plus élevé, donc une floraison plus avancée que les diploïdes.

En revanche, les autres comparaisons des indices phénologiques apparaissant dans le tableau III pourraient nous permettre d'expliquer les éventuelles variations du nombre moyen de microgamétophytes relevées entre les diverses zones.

2.3.1.2 Taille de la population de microgamétophytes

Le nombre total de microgamétophytes varie significativement selon le taxon, et l'individu considéré, comme le démontre l'analyse de variance (cf tableau IV). Lorsqu'on considère la seconde analyse, dans laquelle intervient le facteur population, le nombre de grains de pollen varie significativement selon l'individu considéré, ainsi que selon l'épillet (cf tableau V).

Les résultats des comparaisons du nombre total de microgamétophytes par stigmate des diverses zones sont les suivants (cf tableau VI):

- Les diploïdes de la zone de mélange présentent un nombre de microgamétophytes plus faible que les diploïdes de la zone pure de la zone de contact, ainsi que ceux du Moléson.
- Les diploïdes de la zone pure de la zone de contact ont un nombre de microgamétophytes inférieur à celui des tétraploïdes de la zone pure.
- Les individus diploïdes du Moléson présentent davantage de microgamétophytes par stigmate que les plantes tétraploïdes de la Dent-de-Lys.
- Aucune différence significative n'a été relevée entre les tétraploïdes des trois provenances.
- Les diploïdes et les tétraploïdes de la zone de mélange ne montrent pas de différences significatives.

Les stigmates de la zone pure tétraploïde de la zone de contact, ainsi que ceux de la Dent-de-Lys ne montrent presque jamais un nombre de microgamétophytes supérieur à 9, à l'opposé des épillets des autres provenances qui peuvent en présenter jusqu'à 97 (cf figures 3 à 8). La proportion d'épillets comprenant au moins 2 grains de pollen germés s'élève au minimum à environ 55%, pour les individus diploïdes et tétraploïdes de la zone de mélange, et à environ 75% pour les plantes du Moléson.

D'autre part, les régressions n'ont pas permis d'établir de relations entre le nombre de microgamétophytes et les variables, telles la densité des plantes au m², le nombre de fleurs ou le nombre de caryopses bien formés.

2.3.1.3 Taux d'inhibition

Le taux d'inhibition pollinique observé varie significativement selon l'individu considéré, ainsi que selon la zone et la population dont il est issu (cf tableau VII et VIII). Le degré de polyploïdie n'influence le taux d'inhibition que lorsqu'on prend en compte le facteur zone (zone de contact ou populations pures, cf tableau VII). En outre, la covariable correspondant au nombre total de tubes est toujours significative. Cette covariation est confirmée par des régressions linéaires positives pour l'ensemble des populations, ainsi que pour les populations considérées séparément (cf figures 9 à 15).

La comparaison du taux de tubes inhibés entre les échantillons montre les différences significatives suivantes (cf tableau IX):

- pour chaque taxon, les individus des zones de mélange présentent un taux d'inhibition plus faible que les plantes de même degré de polyploïdie provenant des zones et des populations pures.

- en revanche, aucune différence significative n'a été relevée entre les taxons de la zone de mélange, des zones pures et des populations pures. De même, les diploïdes et les tétraploïdes ne présentent pas un taux d'inhibition différent entre les zones pures et les populations pures.

Les représentations graphiques des surfaces cartographiées en fonction de la densité des plantes et du taux d'inhibition pollinique sont présentées sur les figures 16 à 22. La densité des plantes et le taux d'inhibition pollinique de la zone de mélange montrent une structure plus irrégulière que celle des zones pures et des populations pures. Cependant, aucune corrélation significative entre le taux d'inhibition des tubes polliniques et la densité n'a pu être

démontrée. En outre, nous n'avons pu établir aucune corrélation entre le taux d'inhibition et le nombre de fleurs, le nombre de graines ainsi que la fertilité.

2.3.2 Etude des stigmates pollinisés artificiellement.

Le tableau X montre, qu'en cas de pollinisations artificielles, le nombre moyen de grains de pollen par stigmates est comparable pour chaque provenance et qu'il est toujours supérieur à celui observé sur les épillets pollinisés naturellement (entre 1.3 et 4.5 fois).

Les analyses de variance impliquant soit le facteur zone, soit le facteur population offrent des résultats similaires: La plante considérée, ainsi que le type de reproduction (autogamie, allogamie ou hybridation), représentent les seuls facteurs influençant significativement le taux d'inhibition des tubes polliniques (cf tableau XI et XII). Comme pour les stigmates pollinisés naturellement, les régressions démontrent en effet, que le taux de tubes inhibés augmente avec le nombre total de tubes, sur l'ensemble des populations et pour chaque population considérée séparément (cf figures 23 à 33).

Le tableau XIII compare les taux moyens d'inhibition des tubes polliniques relevés sur les plantes récoltées en 1992. Les deux différences significatives suivantes y sont observables:

- les individus diploïdes du transect y montrent un taux d'inhibition plus élevé en autogamie qu'en allogamie.
- les plantes de la zone de contact (transect x et y) pollinisés de façon autogame présentent un taux d'inhibition plus élevé qu'en allogamie.

Même si les différences ne sont pas significatives, on remarque de manière générale que les tétraploïdes tendent à présenter un taux d'inhibition plus faible en autogamie que les diploïdes.

La comparaison du taux de tubes polliniques inhibés relevé sur les plantes récoltées en 1993 et 1994 est exprimée par type de pollinisation et par population dans le tableau XIV. Les différences significatives suivantes, concernant uniquement les traitements autogames y sont observées:

- dans la zone de contact, les diploïdes présentent un taux d'inhibition plus important que les tétraploïdes.

- les plantes tétraploïdes de la zone de contact ont un taux d'inhibition également plus faible que celles de la Dent-de-Lys.
- les individus des Rochers de Naye montrent une inhibition plus faible que les plantes provenant des populations pures de la Dent-de-Lys et du Moléson et de la Videmanette.
- on observe, à l'exception de la Dent-de-Lys, un taux d'inhibition plus faible en autogamie pour les tétraploïdes, en comparaison des diploïdes.

Les comparaisons des reproductions autogames-allogames montrent que pour toutes les zones étudiées, le taux d'inhibition en autogamie est significativement plus élevé qu'en allogamie.

En cas d'hybridation, les comparaisons du taux d'inhibition pollinique entre les diverses populations étudiées ne montrent jamais de variations significatives. De même, ce taux en allogamie et lors d'hybridation ne diffère pas significativement au sein d'une même population.

Le taux d'inhibition des grains de pollen pour les trois types de traitements sont représentés sur la figure 34.

Les comparaisons effectuées sur le taux d'inhibition incluant la covariable fournit des résultats identiques à ceux obtenus ci-dessus.

2.3.3 Comparaison des deux types d'expériences.

Nous avons comparé pour chaque population les traitements autogames et allogames des stigmates pollinisés artificiellement à ceux pollinisés naturellement (cf tableau XV).

Bien que toutes les différences soient significatives, nous observons dans chaque cas un taux d'inhibition en conditions naturelles plus proche du taux d'inhibition "in vitro" allogame que du taux "autogame".

2.3.4 Comparaisons des droites de régressions

Pour les pollinisations réalisées en conditions naturelles, les comparaisons des coefficients de détermination des régressions entre le nombre de tubes inhibés et le nombre total de microgamétophytes montrent les différences significatives suivantes (cf tableau XVI):

- dans la zone de contact, les individus tétraploïdes de la zone de mélange présentent une pente plus élevée que celles de la zone pure.
- pour les zones pures de la zone de contact, la pente de la régression est plus importante pour les diploïdes, en comparaison des tétraploïdes.
- les individus tétraploïdes de la Dent-de-Lys présentent une pente plus faible que celle déterminée pour les plantes de même taxon provenant de la zone de mélange, ainsi que de la zone pure de la zone de contact.
- globalement, les tétraploïdes ont une pente plus faible que les diploïdes. Par conséquent en comparaison des diploïdes, le taux d'inhibition pollinique des polyploïdes est moins sensible à l'augmentation du nombre de microgamétophytes sur les papilles stigmatiques.

En revanche, lorsque seules les pollinisations réalisées "in vitro" sont considérées, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence.

En comparant les pentes calculées dans les deux types d'expériences, pour les zones de même type et de taxons différents, on ne relève des différences significatives que pour les zones tétraploïdes. En effet, ces dernières montrent des pentes de régression plus élevées pour les pollinisations effectuées "in vitro" par rapport à celles observées en conditions naturelles.

2.4 DISCUSSION

2.4.1 Etude des stigmates pollinisés naturellement.

2.4.1.1 Décalage phénologique entre les diverses zones étudiées.

Au niveau de la zone de contact, considérée globalement, nos résultats confirment ceux de Felber (à l'impression): lorsque les deux taxons croissent sur le même versant, les tétraploïdes présentent une floraison plus précoce que celle des diploïdes.

Les relevés phénologiques peuvent nous fournir de précieuses indications pour expliquer des résultats concernant les pollinisations réalisées en conditions naturelles, notamment pour les études du nombre de microgamétophytes observé sur les stigmates ou le taux d'inhibition pollinique.

2.4.1.2 Taille de la population de microgamétophytes.

Si la pollinisation est synchrone, une compétition s'instaure entre les microgamétophytes, dès que ces derniers sont au nombre de deux, puisque, chez *Anthoxanthum alpinum*, un épillet ne comprend qu'un seul ovule. Cette compétition peut se réaliser souvent en conditions naturelles, car il arrive fréquemment que le stigmate accueille plus de grains de pollens que la quantité nécessaire à la fertilisation de tous les ovules (Mulcahy et al. 1983, Walsh and Charlesworth, 1992). Chez *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde, c'est le cas pour environ 57% des individus étudiés (cf figure 3 à 8). En réalité, la compétition se produit certainement dans une proportion moindre de pistils, car les grains de pollen ne se déposent pas toujours de manière simultanée sur les papilles stigmatiques (Levin 1990). En outre, il existe une variation importante du nombre de microgamétophytes par pistil, comme l'avait déjà constaté Levin (1990) pour *Phlox drummondii*. L'environnement compétitif des microgamétophytes change donc d'un épillet à l'autre, même si l'épillet provient de la même inflorescence.

Les individus tétraploïdes de la population de la Dent-de-Lys, ainsi que ceux de la zone pure tétraploïde de la zone de contact présentent un nombre moyen de microgamétophytes particulièrement bas. Pour les tétraploïdes de la zone pure de la zone de contact, l'explication de ce phénomène pourrait provenir du décalage phénologique entre les deux taxons: Nous avons en effet déterminé que les tétraploïdes de la zone de contact fleurissaient avant les diploïdes. La récolte des stigmates a pu donc se dérouler à la fin de la période de floraison des tétraploïdes, alors que peu d'épillets étaient à l'anthèse et pouvaient féconder des stigmates réceptifs. Cette période coïncidait avec l'optimum de la floraison des diploïdes. Ce décalage phénologique expliquerait également les valeurs intermédiaires enregistrées dans la zone de mélange. Le nombre de microgamétophytes déposé sur les stigmates des plantes diploïdes serait diminué, dans cette zone, par l'influence des tétraploïdes. Inversement, ces derniers bénéficieraient de l'importante quantité de pollen provenant des diploïdes, qui se trouvaient en phase optimale de floraison. Ce phénomène pourrait donc constituer une opportunité à la réalisation d'un flux de gène du taxon diploïde vers le tétraploïde.

La faible quantité de microgamétophytes présents sur les papilles stigmatiques des plantes de la Dent-de-Lys ne résulterait pas de différences dans la période de floraison, puisque les indices phénologiques ne diffèrent pas des indices déterminés au Moléson (cf tableau III). Cependant, le nombre de microgamétophytes dépend de multiples facteurs environnementaux, tels les conditions météorologiques, la présence de bétail, etc..., qui ont pu induire cette faible valeur.

En comparant le nombre moyen de microgamétophytes par ovule observé dans les zones pures en floraison optimale (zones diploïde et tétraploïde pures de la zone de contact et Moléson), aux données relevées par quelques auteurs sur diverses espèces, on constate que nos valeurs sont particulièrement élevées. En effet, chez *Epilobium canum*, Snow (1986) détermina une moyenne de 2 microgamétophytes par ovule, chez *Polemonium viscosum* Galen et Newport (1988) observèrent environ 3 microgamétophytes par ovule, et Levin (1990), chez *Phlox drummondii* trouva une moyenne de 4.73 microgamétophytes pour chaque ovule, alors que nos valeurs moyennes sont de 8.5 pour la zone diploïde pure et de 6.97 pour le Moléson. Le mode de pollinisation pourrait constituer l'explication de ce phénomène, puisque les espèces étudiées par les auteurs cités ci-dessus sont entomophiles, alors qu'*Anthoxanthum alpinum* est anémophile.

Les valeurs moyennes du nombre de microgamétophytes par pistil, ainsi que les régressions significatives entre le taux d'inhibition et le nombre de grains de pollen présents sur les stigmates pollinisés naturellement, démontrent bien l'existence d'une compétition entre les microgamétophytes. Le niveau sélectif de cette compétition augmente avec le nombre de microgamétophytes. Cette sélection gamétophytique semblerait correspondre à un phénomène adaptatif: comme un certain nombre de gènes s'expriment dans le grain de pollen, Mulcahy et Mulcahy (1987) suggèrent qu'une sélection des gènes s'exprimant au niveau microgamétophytique pourrait s'opérer ainsi. La compétition entre tubes polliniques diminuerait par conséquent le degré de variation du sporophyte résultant, ce qui établirait une corrélation positive entre les qualités du gamétophyte et celles du sporophyte (Mulcahy et al. 1983). Les résultats de Johnson et Mulcahy (1978) ont montré que par la sélection de tubes polliniques à croissance rapide sur des styles de génotypes particuliers, on parvenait aux générations suivantes à obtenir des tubes montrant une augmentation significative de la vitesse de croissance sur le même type de style. Cette expérience prouve donc qu'il existe aussi une sélection par le biais d'une compétition entre tubes polliniques. Selon Heslop-Harrison (1982), les ressources hydriques sont également partiellement responsables de cette compétition, puisque l'attachement du pollen au stigmate est suivi d'un afflux d'eau

provenant du tissu de transmission stigmatique, vers l'intérieur du grain de pollen. L'espace disponible est également un facteur limitant, car les poils de la papille doivent se dilater pour que le tube pollinique puisse y pénétrer (Heslop-Harrison 1982). Chez le seigle, l'auteur détermina qu'un poil ne pouvait s'accommoder de plus de trois tubes et qu'il était rare que plus d'un tube ne parvienne à atteindre le style. Walsh et Charlesworth (1992) pensent qu'une densité pollinique élevée induit la plante mère à allouer plus de substances nutritives aux graines. La meilleure qualité de la descendance dépendrait donc aussi de la densité des grains de pollens présents sur le stigmate.

Les comparaisons des coefficients de régressions entre le nombre de tubes inhibés et le nombre total de microgamétophytes nous permettent d'évaluer les variations du niveau de compétition entre les zones étudiées. En effet, une pente plus élevée indique une augmentation du nombre de tubes inhibés pour un nombre de microgamétophytes donné et, par conséquent, un accroissement de l'intensité de la compétition entre les microgamétophytes. Les pollinisations réalisées en conditions naturelles montrent que seuls les tétraploïdes présentent des variations d'intensité compétitive. Celle-ci diminue, lorsqu'on s'éloigne de la zone de mélange: la compétition décroît lorsqu'on considère successivement la zone de mélange tétraploïde, la zone pure tétraploïde de la zone de contact et la population de la Dent-de-Lys. Ce phénomène pourrait signifier que la présence de microgamétophytes diploïdes sur les papilles stigmatiques des individus tétraploïdes contribuerait à augmenter l'intensité de la compétition. En revanche, l'absence d'une réaction semblable chez les diploïdes ne résulteraient pas obligatoirement d'un phénomène d'insensibilité à la présence de microgamétophytes tétraploïdes, mais du décalage phénologique entre les deux taxons. Le nombre réduit d'épillets à l'anthèse chez les tétraploïdes induirait en effet, la présence d'une quantité moindre de grains de pollen tétraploïdes sur les stigmates des individus diploïdes.

L'absence de corrélations entre le nombre de microgamétophytes d'une part, et la densité de plantes au m², le nombre d'épi, ou le nombre de fleurs d'autre part, montre que les variations interindividuelles peuvent dépendre d'une combinaison des paramètres précédants, ainsi que des caractéristiques phénologique des plantes (nombre de fleurs à l'anthèse, réceptivité stigmatique). Levin (1990) avait déjà constaté que le nombre de microgamétophytes, la densité des plantes, ainsi que le nombre de fleurs par individus ne permettaient pas de prédire le succès reproductif des épillets.

2.4.1.3 Taux d'inhibition

Contrairement aux résultats obtenus pour la population naturelle de microgamétophytes, la proportion de tubes inhibés d'un même individu ne varie pas d'un épillet à un autre. Ce phénomène démontre que la réponse de la plante à l'autofécondation est indépendante du nombre de microgamétophytes. En revanche, la variation du taux d'inhibition observée entre différents individus indique que cette réponse dépend du génotype.

Une variation interpopulation du taux d'inhibition a été mise en évidence par les analyses de variance. Ce phénomène, également relevé par Polanco et al. (1994), pourrait provenir, d'une différenciation génétique, d'un isolement reproductif partiel (Stebbins 1950) ou d'un taux de pollinisations autogames élevé. Polanco et al. (1994) ont noté que ce taux de pollinisations autogames pouvait varier d'années en années. Les causes des variations interpopulations constatées dans notre expérience, particulièrement celles concernant la zone de mélange diploïde et tétraploïde comparée aux autres sites, pourront être expliquées par les résultats obtenus consécutivement aux pollinisations effectuées "in vitro". En effet, il convient d'établir en premier lieu, si une barrière prézygotique à l'autogamie existe.

2.4.1.4 Répartition des plantes dans les diverses zones.

La distribution de la densité des plantes dans la zone de mélange est plus variable que celle des zones pures et des populations pures. Cette caractéristique montre que la répartition des individus de la zone de contact est plus irrégulière (cf figure 9 à 15). L'étude pédologique effectuée par Maillefer (1994) permet d'expliquer ce résultat par l'hétérogénéité plus élevée du sol de la zone de contact par rapport aux sols des zones pures. En outre, les relations entre la distribution des taxons et les facteurs environnementaux, tels l'association phytosociologique (Felber-Girard et al. soumis) et la profondeur du sol (Maillefer 1994) peuvent expliquer la répartition particulièrement irrégulière des individus de la zone de mélange. Malheureusement, le nombre chromosomique de nombreuses plantes appartenant à cette zone, n'a pas pu être déterminé, en raison du fort taux de mortalité enregistré en jardin expérimental durant le premier hiver. En conséquence, nous ne pouvons assigner avec certitude les fortes densités à la présence de plantes tétraploïdes. Cependant, le fait que les individus diploïdes de la zone de contact aient tendance à se développer en densité plus faible que les tétraploïdes, nous conduit à privilégier cette hypothèse.

2.4.2 Etude des stigmates pollinisés "in vitro".

2.4.2.1 Système d'incompatibilité intra-taxons

La concordance des résultats obtenus en comparant soit les taux d'inhibition bruts, soit les taux d'inhibition dont l'effet de la covariable a été soustrait, démontre que le nombre moyen de microgamétophytes ne varie pas significativement selon les expériences. Les résultats obtenus à partir des pollinisations réalisées "in vitro" semblent donc fiables.

Le taux d'inhibition montre une variation selon les individus étudiés, aussi bien pour les pollinisations naturelles que pour les artificielles. Ce phénomène a été également relevé "in vitro" notamment par Stephenson et Bertin (1983) et Heslop-Harrison (1982) qui mentionnent une variation de l'intensité d'inhibition selon le génotype.

La comparaison des taux d'inhibition observés en autogamie et en allogamie, dans toutes les zones, indique qu'*Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde présentent une barrière prézygotique à l'autofécondation. De façon générale, on constate que cette barrière est plus forte pour les diploïdes que pour les tétraploïdes, même si toutes les différences ne sont pas significatives. La faible barrière à l'autogamie des tétraploïdes est reproductible, puisque ce phénomène a déjà été mis en évidence en 1992, pour les transects x et y et pour toutes les zones étudiées, en 1993 et 1994.

Malgré l'existence d'une barrière prézygotique à l'autogamie, l'inhibition à l'autofécondation n'est pas absolue, même chez les diploïdes. En effet, Felber (non publié) a réalisé des fécondations autogames en jardin expérimental sur certains individus provenant de la zone de contact. L'auteur a obtenu des descendances viables résultant d'autofécondations pour un quart des génotypes diploïdes et près de la moitié des génotype tétraploïdes.

L'affaiblissement du mécanisme d'auto-incompatibilité peut être temporaire ou permanente.

La diminution temporaire du mécanisme d'auto-incompatibilité peut dépendre des âges respectifs du pistil et du pollen. En effet, lorsque les stigmates sont trop âgés, les grains de pollen autogames parviendraient à féconder l'ovule. De même, si les microgamétophytes autogames sont trop vieux, ces derniers ne subissent pas de réaction d'auto-incompatibilité. Les pollinisations autogames réalisées en fin de saison de floraison bénéficieraient également d'une baisse de l'efficacité du système de rejet (de Nettancourt 1977). Dans le cas des pollinisations réalisées in vitro, le taux d'humidité important qui règne dans les boîtes de pétri faciliterait l'autogamie chez certaines espèces, telle *Trifolium repens* (Leduc et al. 1990): Une

humidité élevée renforcerait les réactions hydrophobes et faciliterait de cette manière les interactions lipophiliques entre les lipides du stigmat et la sporopollenine présente dans l'exine du grain de pollen.

Le mécanisme d'auto-incompatibilité peut se transformer de manière permanente en système auto-compatible. En effet, selon Whitehouse (1951), Stebbins (1957) et Jain (1976) l'auto-compatibilité a évolué à partir de l'auto-incompatibilité. La forte capacité de la plupart des loci responsables du mécanisme de l'incompatibilité à muter en direction de l'auto-compatibilité démontre que l'émergence de l'auto-compatibilité est génétiquement possible. Son établissement et son expansion dépend de la compétitivité des individus autogames par rapport aux individus auto-incompatibles et devrait faciliter leur capacité à conquérir de nouveaux habitats (Stebbins 1957).

Une partie des variations du taux d'inhibition en autogamie chez *A. alpinum* pourrait s'expliquer par des mécanismes temporaires, tels ceux décrits ci-dessus. La diminution des réactions d'auto-incompatibilité chez les tétraploïdes pourrait cependant résulter d'une augmentation du nombre d'allèles S et Z impliqués dans le système de rejet du pollen incompatible (de Nettancourt 1977). Grant (1971) suggère que la polyploïdisation convertirait un diploïde auto-incompatible en un tétraploïde auto-compatible. Ce phénomène a en effet été démontré chez certaines Scrophulariacées et chez quelques Légumineuses (Lewis 1967). Cependant, chez les monocotylédones polyploïdes pourvues d'un système d'auto-incompatibilité gamétophytique, une baisse du taux d'inhibition a rarement été observée (Lewis 1951, Lundqvist 1964). Ce phénomène pourrait s'expliquer par le fait qu'un système d'incompatibilité avec dédoublement du nombre de loci S et Z (chez un autotétraploïde) serait moins stable et donc particulièrement susceptible à des délétions ou à des mutations reconduisant à un système d'incompatibilité à deux loci par diploïdisation.

Dans notre cas, la diminution du mécanisme d'auto-incompatibilité chez les plantes tétraploïdes devrait être permanente, puisque ce phénomène se répète d'une année à l'autre pour les populations pures de la zone de contact. En outre, les pollinisations ont été réalisées sur des stigmates généralement jeunes, en pleine saison de floraison et les expérimentations ont été conduites de manière identique pour toutes les zones étudiées.

Les différences significatives relevées entre les pollinisations autogames et allogames des zones tétraploïdes signifient bien que les réactions d'auto-incompatibilité n'ont pas disparu, mais qu'elles ont simplement diminué.

Au cas où la diminution du mécanisme d'auto-incompatibilité proviendrait de mutations, la capacité d'expansion des mutants auto-compatibles serait liée à la colonisation de nouveaux habitats et serait également basée sur leur supériorité à propager, génération après génération, le trait adaptatif qui faisait le succès des colonisateurs initiaux. Ce fait implique que les premières plantes colonisatrices soient en nombre réduit et que l'habitat demeure favorable sur une longue période (de Nettancourt 1977). Une plante devenue auto-compatibile n'a presque aucune chance de retourner à sa condition ancestrale, car les mutations qui rétablissent le caractère d'auto-incompatibilité sont extrêmement rares et très improbables (de Nettancourt 1977). Dans le cas d'*A. alpinum* tétraploïde, la diminution de l'efficacité du système d'auto-incompatibilité est partielle. Elle n'est donc probablement pas due à des mutations. En revanche, l'augmentation du nombre d'allèles S et Z, chez les polyploïdes semble pouvoir constituer une explication plausible.

Puisque, chez beaucoup d'espèces auto-compatibles, les tubes polliniques autogames atteignent l'ovaire moins rapidement que les tubes allogames (Harriss et Whelan 1993), on peut supposer qu'en cas de pollinisation mixte simultanée, aucune fécondation de type autogame ne peut se produire. Par conséquent, une diminution de l'intensité inhibitrice lors d'autofécondation n'implique pas obligatoirement une importante augmentation de l'autogamie, où les taux d'inhibition sont les plus faibles. Si tel est le cas, on ne devrait pas relever, par l'étude enzymatique (cf chapitre 3), un taux de consanguinité plus important chez les tétraploïdes de la zone pure et des Rochers de Naye. En outre, Robert (1994) et Gauteaub (1994) ont constaté une réduction de la fertilité de la zone pure tétraploïde, alors qu'en zone de mélange la fertilité des tétraploïdes correspondait à celle de la Dent-de-Lys. Il ne semblerait donc pas exister de relation directe entre le taux d'inhibition et la fertilité, comme le démontre par ailleurs, l'absence de régression significative.

Dans la population de la Dent-de-Lys, le taux d'inhibition en cas de pollinisation "in vitro" autogame est particulièrement élevée. Une forte pression sélective a pu s'exercer sur les individus de cette population, dans le but de renforcer le mécanisme d'auto-incompatibilité. Cette sélection aurait agi dans le sens d'une diploïdisation ou d'une diminution du nombre d'allèles S et Z, afin d'obtenir un nombre d'allèles équivalant à celui des diploïdes. Ce processus expliquerait la proximité des valeurs, de la population de la Dent-de-Lys et des zones diploïdes.

La comparaison des deux études d'interactions reproductives (pollinisation naturelle et pollinisation artificielle) nous permet de constater que, en conditions naturelles, toutes les zones présentent un taux d'inhibition pollinique plus proche d'une reproduction de type

allogame que d'une reproduction autogame. Puisqu'il ne peut être comparé avec des pollinisations réalisées "in vitro", le taux d'inhibition particulièrement faible observé en conditions naturelles dans la zone de mélange diploïde et tétraploïde est difficile à expliquer. Il pourrait provenir d'une diminution du taux de consanguinité résultant du flux de gènes entre les deux taxons. Comme la comparaison des stades phénologiques démontre que la floraison de chaque taxon de la zone de mélange était retardée par rapport à celle des autres sites, la diminution temporaire du mécanisme d'auto-incompatibilité due à des pollinisations réalisées au terme de la saison de floraison ne peut être prise en considération.

2.4.2.2 Système d'incompatibilité inter-taxons

La comparaison des pollinisations allogames et celles impliquant du pollen de taxons différents révèlent qu'aucune barrière prézygotique à l'hybridation n'existe chez *Anthoxanthum alpinum*, diploïde et tétraploïde, dans aucune des populations étudiées.

Les croisements expérimentaux effectués par Felber (non publié) sur les plantes de la zone de contact démontrent l'existence d'une barrière à l'hybridation des deux taxons, particulièrement lorsque la plante femelle était diploïde. En revanche, quand la plante réceptrice était tétraploïde l'auteur a obtenu des descendance viables, dont de nombreux triploïdes. L'introgression entre les deux taxons semble donc être limitée par l'existence d'une barrière postzygotique. Marks (1966) et Johnston et al. (1980) mentionnent le phénomène de "bloc triploïde" comme barrière postzygotique apparaissant fréquemment dans les croisements entre plantes de différents degrés de polyploïdie. La cause de ce "bloc triploïde" provient de la déviation du rapport habituel 2:1 des génomes maternel et paternel de l'albumen. Lorsque la mère est tétraploïde et le père diploïde ce rapport équivaut à 4:1, alors qu'il est de 1:1, lors de croisement diploïde-tétraploïde. Dans ce dernier cas, si la plante mère produit un ovule non réduit, le rapport 2:1 est restauré. En outre, lors de croisements tétraploïde-diploïde, l'absence de fusion des noyaux polaires conduit également au rapport normal des génomes de l'albumen. Ce dernier cas explique le nombre de triploïdes plus important trouvé par Felber (non publié) en cas d'hybridation tétraploïde-diploïde. Certains auteurs ont suggéré que les mécanismes d'incompatibilité inter- et intraspécifiques pourraient être commun chez les plantes herbacées, avec un système de reconnaissance initial indépendant: Dans le système intraspécifique, la croissance du tube pollinique serait arrêtée après la reconnaissance d'une similitude, alors que dans le système interspécifique le rejet se produirait après l'identification d'une différence (Heslop-Harrison 1982). Nos résultats montrent qu'aucune liaison entre les systèmes d'incompatibilité à l'hybridation et à l'autofécondation n'existe chez *Anthoxanthum alpinum*, puisque la présence d'une barrière prézygotique à l'autofécondation n'implique pas

le rejet des tubes polliniques provenant de l'autre taxon. L'hypothèse évoquée par Heslop-Harrison (1982) selon laquelle le système interspécifique d'incompatibilité pourrait dépendre de loci indépendants aux loci S et Z serait, par conséquent, confirmée. Notre résultat est cependant inattendu, car *A. alpinum* tétraploïde est un autotétraploïde d'*A. alpinum* diploïde. Leurs génomes sont donc probablement très proches, mais ont pu cependant diverger depuis l'apparition du tétraploïde.

2.5 CONCLUSIONS

Dans les populations en phase optimale de floraison, le nombre relativement élevé de microgamétophytes par pistil démontre qu'une compétition gamétophytique peut exister. L'intensité de cette compétition semble augmenter lorsque des microgamétophytes d'un autre taxon sont présents sur les papilles stigmatiques, comme c'est le cas pour les tétraploïdes de la zone de mélange.

Anthoxanthum alpinum diploïde et tétraploïde possèdent un système d'auto-incompatibilité prézygotique permettant de réduire le taux de consanguinité. Cependant, le nombre de réactions d'auto-incompatibilité est faible chez les tétraploïdes de la zone de contact et dans la population des Rochers de Naye. Cette diminution provient probablement d'une augmentation du nombre des allèles S et Z, responsables du système d'incompatibilité. D'autre part, les pollinisations naturelles semblent indiquer que les diploïdes et les tétraploïdes de la zone de mélange présentent un taux de consanguinité réduit en comparaison des zones pures.

Les comparaisons des taux d'inhibition déterminés à partir des pollinisations naturelles ou effectuées "in vitro" démontrent que généralement, en conditions naturelles, les plantes sont pollinisées par du pollen allogame. Ce résultat démontre en outre, que les pollinisations réalisées en laboratoire reproduisent d'une manière relativement fiable, les pollinisations naturelles.

Aucune incompatibilité interspécifique entre diploïde et tétraploïde n'a été démontrée. Celle-ci est régie par une barrière postzygotique dont l'efficacité est moins absolue en cas d'hybridations impliquant une plante mère tétraploïde et un microgamétophyte diploïdes. Dans la zone de contact, l'introggression entre les deux taxons semblent donc être unidirectionnelle dans le sens diploïde-tétraploïde.

Les interactions reproductives nous permettent de préciser le potentiel de flux génétique des populations d'*Anthoxanthum alpinum*. Les résultats pourront constituer une base explicative à la structure génétique qui sera déterminée dans le prochain chapitre. Cette étude ultérieure nous permettra de contrôler ces résultats, ainsi que de définir plus précisément les introgressions entre les deux taxons, à l'échelle de la zone de contact.

Chapitre 3:

STRUCTURES GENETIQUES

1 INTRODUCTION

La génétique des populations consiste en l'application des lois de Mendel et des autres facteurs interférant sur l'hérédité (mutation, sélection, migration, comportement reproductif, dérive génétique...). Les effets de ces facteurs dépendent du contexte historique et des caractéristiques biologiques des espèces végétales (Loveless et Hamrick 1984). De par leur immobilité, les populations végétales présentent généralement une organisation spatiale qui reflète une hétérogénéité environnementale (Hedrick et al. 1976). La structure génétique des populations est révélatrice de leur fonctionnement et de leur degré de différenciation. Comme l'évolution résulte de changements progressifs dans la composition génétique des espèces (Hartl et Clark 1989), ce type d'étude permet également de déterminer certains mécanismes évolutifs.

Une des méthodes les plus utilisées pour la détermination des structures génétiques est celle des isozymes. Markert et Moller (1959) définissent les "isozymes" comme différents variants de la même enzyme, possédant des fonctions similaires ou identiques, présents dans le même individu. Les isozymes présentent les avantages de présenter un taux important de polymorphisme et d'être codominants (Pasteur et al. 1987): cette dernière propriété permet d'associer précisément les phénotypes observés à des génotypes (Gottlieb 1977a, Crawford 1985). La détermination des génotypes n'est cependant possible que pour des organismes diploïdes ou éventuellement tétraploïdes. En effet, un degré de polyploïdie plus élevé

implique une importante variation d'intensité de bandes selon les types d'hétérozygotes, en raison de l'effet cumulatif des allèles. Par conséquent, la détermination génotypique devient, dans ce cas, très aléatoire.

Comme pour les allopolyploïdes (Gottlieb 1976, Stebbins 1980, Levin 1983), les électrophorèses permettent généralement de mettre en évidence un nombre plus élevé d'isozymes chez les autotétraploïdes que chez les diploïdes progéniteurs (Soltis et Rieseberg 1986, Soltis et Soltis 1989). Cette technique semble donc convenir particulièrement bien à l'étude que nous nous proposons de réaliser.

A notre connaissance, les seules zones d'hybridation étudiées sur le plan enzymatique, impliquant un diploïde et un autotétraploïde concernent *Dactylis glomerata*. Il s'agit d'une recherche conduite par Lumaret et Barrientos (1990) sur une zone de contact entre *Dactylis glomerata* diploïde et tétraploïde. Cette étude révéla une importante similarité génétique entre les deux degrés de polyploïdie. Les auteurs notèrent néanmoins une augmentation de l'hétérozygote et de la diversité allélique chez le tétraploïde grâce à la présence d'allèles supplémentaires. En outre, ils ont observé que la plus grande partie de la diversité allélique se trouvait au sein même des populations, plutôt qu'entre celles-ci ou qu'entre les degrés de polyploïdie. Bien que le flux de gènes soit limité par l'existence d'un décalage phénologique entre les dactyles diploïdes et les tétraploïdes, certains résultats démontrent l'existence d'échanges génétiques entre les deux taxons, principalement des diploïdes vers les tétraploïdes. D'autres auteurs ont également montré que des échanges génétiques pouvaient se produire entre différents degrés de polyploïdie (Brochmann et al. 1992, Menken et al. 1992).

Les données enzymatiques permettent également de caractériser l'hétérozygote des individus et d'évaluer la relation entre cette caractéristique et la vigueur ou la fertilité des plantes. Ainsi, Tomekpe et Lumaret (1991) ont trouvé des corrélations positives entre le degré d'hétérozygote et certains caractères végétatifs, tels le nombre de feuilles et le nombre de panicules qui démontre un effet d'hétérosis chez le dactyle autotétraploïde.

Le but de notre étude génétique est de:

- a) vérifier l'origine autopolyploïde d'*Anthoxanthum alpinum* tétraploïde.
- b) déterminer la nature de la zone de contact (primaire ou secondaire).

c) évaluer le système de reproduction des échantillons et déterminer l'existence d'une différenciation au sein de la zone de contact. Ces résultats basés sur les taux de consanguinité nous permettront de confirmer les données obtenues dans le chapitre précédent.

d) déterminer la structure spatiale. L'importance de cette organisation devrait augmenter avec le taux d'autogamie.

e) évaluer le degré de différenciation des différents échantillons de la zone de contact, ainsi que des populations pures avoisinantes par les calculs des indices de diversité et des distances génétiques.

f) évaluer le flux de gènes et son intensité entre les diploïdes et les tétraploïdes dans la zone de contact, ainsi qu'entre la zone de contact et les populations pures.

g) tester l'effet de la dépression d'hybridité dans la zone de contact.

Nos données relatives à la structure génétique, aux interactions reproductives, et les résultats d'autres auteurs (Felber, à l'impression, Felber-Girard et al., soumis, Gauteaub 1994, Maillefer 1994, Robert 1994), nous permettront de comprendre la dynamique de la zone de contact. Nos résultats seront comparés à ceux obtenus par divers auteurs sur d'autres groupes polyploïdes.

3.2 MATERIEL ET METHODES

3.2.1. Matériel végétal.

Les plantes utilisées correspondaient à celles récoltées en 1992 et 1993 (cf chapitre 2.1 des interactions reproductives). Seuls les individus, dont le nombre chromosomique avait pu être déterminé selon les méthodes décrites dans le chapitre 2.2.2 des interactions reproductives, ont été analysés par électrophorèse. Les nombres de plantes examinées, pour chaque échantillon, sont les suivants:

- Pour la zone de contact:
- 66 individus de la zone pure diploïde cartographiée (restreinte).
 - 70 individus de la zone pure diploïde non cartographiée (large).
 - 46 individus de la zone pure tétraploïde cartographiée (restreinte).
 - 71 individus de la zone pure tétraploïde non cartographiée (large).
 - 35 individus diploïdes de la zone de mélange.
 - 138 individus tétraploïdes de la zone de mélange.

Pour les populations pures: - 86 individus diploïdes du Moléson.
- 87 individus diploïdes de la Videmanette.
- 97 individus tétraploïdes de la Dent-de-Lys.
- 92 individus tétraploïdes des Rochers de Naye.

3.2.2. Extraction.

La méthode choisie correspond à celle de Lumaret (1981a). Deux à trois feuilles étaient broyées, à 4°C, dans un mortier contenant environ 0.5 ml de tampon d'extraction, composé d'un tampon tris-HCl 0.1 M, pH 7.6, auquel on additionnait 1 % de polyéthylèneglycol et du thioglycolate de sodium (4 mM). Pour faciliter le broyage, on ajoutait également une pointe de spatule de sable de quartz. Les broyats étaient alors centrifugés 20 min à 10 000 g, afin d'en récupérer le surnageant. Les extraits de protéines solubles obtenus pouvaient être conservés plusieurs mois à -86°C.

3.2.3. Séparation des protéines

3.2.3.1 Gels de polyacrylamide.

Nous avons utilisé la technique de Gasquez et Compoin (1976), modifiée par Lumaret (1981a). Les gels suivants, d'une épaisseur de 2.5 mm, étaient coulés entre deux plaques de verres. Ils consistent en:

- Un gel de séparation, comprenant 11.5 % d'acrylamide (6.5ml de solution 1, 11.7 ml de solution 2 et 33.6 ml de solution 3, cf tableau XVII).
- Un gel de concentration, d'environ 1cm de hauteur, composé de 2.5 % d'acrylamide (1 ml de solution 4, 2 ml de solution 4.1 ml de solution 6 et 4 ml de solution 4).
- Un gel de paroi comprenant 11.5 % d'acrylamide, qui permettait de former les puits, grâce à un peigne, dans lesquels étaient placés les extraits. Sa composition était identique à celle du gel de séparation.

Ce type d'électrophorèse exige un système de migration discontinu (composé de plusieurs gels), car, en l'absence du gel de concentration, la quantité élevée de sels présents dans les extraits provoque un front de migration irrégulier.

Le tampon de migration était constitué de 200 ml de solution stock (composée de 135.18 g de glycine et de 15.26 g de tris pour 1 l, ajustée à pH 8.6) complétée à 3.6 l par de l'eau. Chaque puits recevait 50 µl d'extrait, auxquels on ajoutait une faible quantité d'une solution de bleu de bromophénol, afin de mettre en évidence le front de migration.

La migration se déroulait sous courant pulsé, à 4°C, dans une cuve décrite par Al Mouemar (1980). Elle comprenait 3 étapes de durée différente:

- environ 10 min à 600V et 6pps (nombre d'impulsions par secondes), afin de concentrer les extraits au fond des puits.
- environ 20 min à 230V, et 7 pps. Cette phase correspondait à la migration des extraits dans le gel de concentration.
- la durée de la dernière phase variait de 2h30 à 3h, à 600V et 7pps. Elle correspondait à la séparation proprement dite des protéines.

L'électrophorèse sur gel de polyacrylamide a été utilisée pour la mise en évidence des superoxydes dismutase (SOD) (dénommées également tétrazolium oxydases, TO), ainsi que des glutamate oxaloacétate transaminases (GOT). Pour les SOD, ce système de migration permettait d'obtenir des bandes plus fines qu'en électrophorèse sur gel d'amidon et, pour le GOT, mettait en évidence un deuxième locus, qui n'apparaissait pas sur amidon.

3.2.3.2 Gels d'amidon

Les autres enzymes étaient séparés par électrophorèse sur gel d'amidon. Ce système de migration horizontal utilisait un gel de 1 cm d'épaisseur, qui pouvait être séparé en 4 tranches. Par ce moyen, nous avons la possibilité de révéler simultanément 4 systèmes enzymatiques par migration.

Chaque gel nécessitait 48 g d'amidon hydrolysé, auxquels on ajoutait 400 ml de tampon gel (cf tableau XVIII), afin d'obtenir une concentration en amidon de 12 %. La préparation des gels d'amidon est décrite par Pasteur et al. (1987) et Wendel et Weeden (1989).

Des extraits de 20 µl étaient placés sur des petits buvards de grandeur standard. Ces derniers étaient alors insérés verticalement dans le gel d'amidon, à environ 5 ou 6 cm du bord, dans de fines fentes réalisées grâce à un peigne de carton plastifié. Le front de migration était mis en évidence par l'adjonction, sur les buvards, d'une petite quantité de bleu de bromophénol. La migration se déroulait alors à 4°C, selon les phases décrites dans le tableau XIX. Lorsque le

front de migration avait atteint l'autre extrémité du gel, ce dernier était alors séparé en quatre tranches, avant de procéder à la révélation.

Les alcool déshydrogénases (ADH), les malate déshydrogénases (MDH) et les isocitrate déshydrogénases (ICD) furent séparées par le système de tampon histidine-citrate (Cardy et al. 1980, dans Trigui 1984). Le système Krisjansson (1963, dans Lumaret 1981a) fut utilisé pour les enzymes tels les phosphatases acides (AcPH), les enzymes maliques (EM), les leucine-amino-peptidases (LAP), les glutamate déshydrogénases (GLD) et les peroxydases (Px). La composition des deux systèmes de migration est présentée dans le tableau XVIII.

Trois migrations, au minimum, étaient réalisées pour chaque extrait, afin d'obtenir des résultats fiables.

3.2.3.3 Révélation des protéines

- Phosphatases acides (AcPH), selon la méthode du laboratoire de R. Lumaret, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier:

Le gel, auquel on avait ajouté le mélange réactionnel (60 ml de tampon acétate -composé de 0.58 ml d'acide acétique glacial, de 0.44 g d'acétate de sodium et de 59.42 ml d'eau-, 60 mg d' α -naphtyl phosphate, et 6 gouttes de chlorure de magnésium 0.5 M) était incubé environ 30 min à 37°C, à l'obscurité. On additionnait alors 50 mg de Fast Garret GBC.

- Alcool déshydrogénases (ADH), méthode modifiée selon Lumaret (1981a) et Pasteur et al. (1987):

Le gel était incubé 30 min, à l'obscurité, à 37°C, dans le mélange réactionnel (12.5 ml de tampon tris 0.2 M pH 8.5, 0.75 ml d'éthanol 95 %, 0.5 ml de NAD^+ 1 %), puis on ajoutait la solution de coloration (composée de 12.5 ml de tampon tris 0.2 M pH 8.5, de 0.5 ml de MTT 1 %, et de 0.13 ml de NBT 1 %). On attendait alors 15 min avant d'ajouter 0.13 ml de PMS 1 %.

- Enzymes maliques (EM), révélation modifiée selon Pasteur et al. 1987:

Le mélange réactionnel (constitué de 10 ml de tampon tris 0.2 M pH 8.0, d'1 ml de chlorure de magnésium 0.5 M, d'1 ml d'acide malique 2 M, et de 0.1 ml de NADP 1 %) était ajouté au gel avec 0.4 ml de MTT 1 % et 0.1 ml de NBT 1 %. La tranche de gel était incubée durant une vingtaine de minutes dans cette solution, à l'obscurité, à 37° C. On additionnait alors 0.1 ml de PMS.

- Glutamate déshydrogénases (GLD): Le mélange réactionnel (composé de 12.5 ml de tampon Tris 0.2 M, pH 8.0, de 1.5 ml de NAD 1%, de 1 ml de CaCl_2 1 %, et de 0.75 g d'acide L-glutamique), ainsi que la solution de coloration (0.5 ml de MTT 1 %, 0.13 ml de PMS 1 %) étaient ajoutés au gel. Celui-ci était conservé à l'obscurité, à 37°C, jusqu'à l'apparition des bandes colorées.

- Glutamate oxaloacétate transaminases (GOT), méthode modifiée, selon la recette du laboratoire de R. Lumaret).

Le gel était placé dans un demi-volume de mélange réactionnel (100 ml de tampon tris 0.2 M pH 8.0, 0.3 g d'acide α -cétoglutarique, 0.6 g d'acide aspartique, pH ajusté à 8.0) auquel on a additionné, au dernier moment, une pointe de spatule de pyridoxal 5'phosphate. Le gel était placé dans l'étuve (à 37°C), à l'obscurité, durant une dizaine de minutes. On ajoutait alors la moitié de la solution de coloration (100 ml de tampon tris 0.2 M pH 8.0, 0.2 g de Fast blue BB). Dès la formation d'un précipité, la solution de révélation était remplacée par l'adjonction successif des quarts du volume du mélange réactionnel et de la solution de coloration.

- Isocitrate déshydrogénases (ICD), révélation modifiée selon Trigui (1984).

Le mélange réactionnel (composée de 10 ml de tampon tris 0.1 M pH 8.5, de 0.2 ml de chlorure de magnésium 0.5 M, de 0.2 ml de NADP 1 %, de 60 mg de polyvinylpyrrolidon, et de 20 mg d'isocitrate de sodium) , auquel était additionné 0.6ml de MTT 1%, était versé sur la tranche de gel. Celui-ci était alors placé dans une étuve (à 37°C), à l'obscurité, durant environ 30 min, avant d'ajouter 0.3ml de PMS 1%.

- Leucine-amino-peptidases (LAP), selon la méthode de laboratoire de R. Lumaret.

Une solution de préincubation (acide borique 1.93 M, 1.18 % de chlorure de magnésium 0.5 M) était ajoutée au gel. La cuve de révélation était alors placée 10 min à l'obscurité à 37°C. Une fois, la solution d'acide borique enlevée, le gel était rincé à l'eau, puis immergé dans 25 ml de mélange réactionnel (25 ml de tampon tris-acide malique 0.2 M pH 5.2, 37.5 mg de L Leucyl- β -Naphthylamide) et 25 ml de solution de coloration (25 ml de tampon tris-acide malique 0.2 M pH 5.2, 25 mg de Fast black K).

- Malate désydrogénases (MDH), méthode modifiée selon Pasteur et al. (1987):

Le mélange réactionnel (composée de 17.5 ml de tampon tris 0.2 M pH 8, de 3 ml d'acide malique 2 M pH 7, de 0.15 ml de chlorure de magnésium 0.5 M, et d'1 ml de NAD^+ 1%) était ajouté au gel. On additionnait alors la solution de coloration (1.0 ml de MTT 1%, 0.25 ml

de NBT 1%, 0.15 ml de PMS 1%). Le tout était placé à l'obscurité, à une température de 37°C, jusqu'à l'apparition des bandes colorées.

- Peroxydases (Px), selon la méthode du laboratoire de R. Lumaret.

Le gel était immergé dans 45 ml de mélange réactionnel (45ml de tampon acétate - composé d'acide acétique 0.05M et d'acétate de sodium 0.05M-, 1 ml de goïacol 1%, 1 ml de chlorure de calcium 0.1M, 1ml d'eau oxygénée 3%) auquel était ajouté la solution de coloration (25mg de 3-amino 9-éthylcarbazole dissout dans 2.5 ml de NN diméthyl-formamide). L'incubation pouvait s'effectuer à la lumière, à température ambiante.

- Superoxyde dismutases (SOD), selon la méthode du laboratoire de R Lumaret.

L'incubation se déroulait dans 20 ml de mélange réactionnel (10 ml de tampon Tris 0.2M, 10 mg d'EGTA, 0.1 ml de chlorure de magnésium 0.5M), additionné de 0.5 ml De MTT 1%, 0.25 ml de PMS 1%. Le tout était alors placé sous une source lumineuse, jusqu'à l'apparition de bandes blanches sur fond bleu (coloration négative).

3.2.4. Analyses statistiques.

Pour les enzymes, dont la détermination génotypique était possible (SOD, GOT, ADH, LAP, AcPH, Px, EM), nous avons calculé les fréquences alléliques avec l'intervalle de confiance correspondant, dont la formule est:

$$CI = 2\sqrt{\frac{p_i(1-p_i)}{N}}$$

p_i représente la fréquence allélique et N le nombre de gènes.

Nous avons également déterminé, pour chaque échantillon, le nombre moyen d'allèles par locus, ainsi que la proportion de loci polymorphes. Un locus est considéré polymorphe, lorsque l'allèle le plus fréquent est présent à un taux inférieur à 95% (Hedrick, 1985).

Le flux de gènes a été déterminé par la méthode des allèles rares décrite par Slatkin (1985). On détermine en premier lieu, le nombre d'allèles personnels, qui sont les allèles trouvés dans un seul échantillon. Le taux moyen des allèles personnels équivaut à:

$$\bar{p} = \frac{d}{k_1 + \dots + k_d}$$

d représente le nombre d'échantillons et k_i le nombre d'allèles personnels à un même échantillon. Le taux moyen des allèles personnels $\bar{p}$ et le flux de gènes (nombre de migrants par génération = Nm) sont en relation selon la fonction suivante:

$$\ln(\bar{p}) = -0.505 \ln(Nm) - 2.44$$

Le coefficient de diversité génétique (Nei, 1972) utilisé habituellement n'a pas pu être considéré, car il a été défini selon la génétique des diploïdes. Il n'a donc pas de signification biologique pour les plantes tétraploïdes. Nous avons préféré l'indice de diversité H de Shannon et Weaver (1963), dont la formule est:

$$H = \sum_{i=1}^n -p_i \ln(p_i)$$

où p_i représente la fréquence de l'allèle i dans la population et n le nombre d'allèles.

Cet indice de diversité a été calculé pour chaque échantillon.

En outre, la fréquence moyenne de chaque allèle a été déterminée pour chaque échantillon, chaque population, pour les deux degrés de polyploïdie ainsi que pour l'ensemble des sites étudiés. L'indice de diversité de Shannon a été calculé à partir de ces fréquences, afin d'obtenir la diversité génétique de chaque échantillon ($H_{éch}$), des taxons (H_{taxa}) et de l'ensemble des sites (H_{tot}). Nous avons alors pu déterminer la diversité génétique moyenne à l'intérieur des échantillons ($D_{ié}$), entre les échantillons d'un même taxon ($D_{éch}$) ainsi qu'entre les degrés de polyploïdie (D_{taxa}) par les formules respectives suivantes (adaptées de Lumaret 1981):

$$D_{ié} = \frac{\bar{H}_{éch}}{H_{tot}} \quad D_{éch} = \frac{\bar{H}_{taxa} - \bar{H}_{éch}}{H_{tot}} \quad D_{taxa} = \frac{H_{tot} - \bar{H}_{taxa}}{H_{tot}}$$

Un dendrogramme a été constitué à partir du calcul des distances euclidiennes, en utilisant le programme R de Legendre (1984), afin de réaliser des groupements à poids proportionnels (WPGMA).

Le coefficient de consanguinité F de Wright (1921), modifié par Lumaret (1981a) pour les tétraploïdes, a également été déterminé:

$$F = 1 - \frac{H_o}{H_e}$$

Pour les diploïdes, H_o représente le taux d'hétérozygotes observés, alors que chez les tétraploïdes H_o est défini comme le taux d'hétérogénéité des allèles, calculé à partir des génotypes observés. H_e représente le taux d'hétérogénéité attendu selon les fréquences alléliques sous l'hypothèse de l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Pour les tétraploïdes, la probabilité d'obtenir des gamètes hétérozygotes à partir des individus hétérozygotes $iiij$, $iiij$, $iiij$, $ijkl$ équivaut, respectivement à $1/2$, $2/3$, $5/6$ et 1 . Par conséquent, la détermination de H_o devient:

$$H_o = \frac{1/2x(iiij) + 2/3y(iiij) + 5/6z(iiij) + w(ijkl)}{N}$$

où N représente le nombre de plantes, et x , y , z , w le nombre d'individus des différentes classes d'hétérozygotes.

Le calcul de H_e est identique pour les diploïdes et les tétraploïdes. Cependant, H_e correspond à la proportion de zygotes hétérozygotes chez les diploïdes, alors que chez les tétraploïdes, il représente la proportion de gamètes hétérozygotes:

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^m s_i^2$$

si représente la fréquence allélique du i ème allèle au locus présentant m allèles.

L'estimation de F inclut les effets de la consanguinité ainsi que celui de l'organisation spatiale de la population considérée. Bien que les contributions respectives de ces deux effets ne peuvent être évaluées, les comparaisons des valeurs F reflètent les variations de la structure

génomique des diverses populations (Ducousso et al. 1990). Par conséquent, les valeurs F positives peuvent être considérées comme le coefficient de consanguinité moyen de la population.

L'écart à la panmixie a également été déterminé en comparant les distributions génomiques observées et celles calculées à partir des fréquences alléliques, par un test du χ^2 .

Ces deux paramètres permettent d'estimer l'écart à la loi de Hardy-Weinberg. Lorsqu'une différence significative apparaissait, les fréquences génomiques des hétérozygotes étaient groupées, afin de déterminer si l'écart observé résultait d'un excès d'homozygotes.

En postulant que l'indice de fixation est déterminé seulement par le système de reproduction, le taux d'allogamie moyen peut être déterminé selon la formule suivante (Brown 1979):

$$t = 1 - F / 1 + F$$

Pour des plantes entièrement allogames, la valeur de t sera de 1, alors que pour les individus strictement autogames t sera égal à 0.

Les indices F_{IT} et F_{ST} selon Wright (1978) ne peuvent être appliqués aux tétraploïdes, puisqu'une hérédité de type diploïde est postulée. En outre, le calcul de ces indices par la méthode des variances décrite par Cockerham (1969 et 1973) ne peut pas être appliqué aux tétraploïdes: En effet, la complexité des calculs lorsque les polyploïdes sont abordés, rend les équations insolubles. Le problème est identique pour la détermination du déséquilibre de liaison ("linkage disequilibrium").

Une analyse canonique des correspondances a été réalisée, sur la base de la présence-absence des allèles, afin de déterminer si les zones étudiées présentent des allèles caractéristiques.

Sur la base des mêmes données, nous avons réalisé des autocorrélogrammes, dans le but de déterminer une éventuelle structure spatiale. Les corrélogrammes ont été effectués pour les allèles dont la fréquence était généralement supérieure à 0.3, ainsi que pour la totalité des allèles. La matrice de similarité a été effectuée par le calcul des distances euclidiennes. Comme 67% des graines se dispersent dans un rayon inférieur à 1m (Felber, non publié), nous avons choisi des classes équidistantes de 30 cm environ pour chaque zone, à l'exception de la zone de mélange diploïde, pour laquelle le nombre d'individus extrêmement réduit nous a

contraint à choisir des classes de 60 cm environ. Les seuils de signification ont été choisis en prenant en compte les corrections de Bonferroni:

Seuil de signification = 0.05/ nombre de classes équidistantes.

L'effort reproductif, le taux de caryopses bien formés et la fertilité ont été comparés, pour chaque zone, grâce à des tests u de Mann-Whitney. Ces trois variables ont été calculées à partir des résultats des travaux de Gauteaub (1994) et Robert (1994). Pour chaque plante, ces paramètres équivalent à:

$$\text{Effort reproductif} = \sum F / (\sum E)$$

$$\text{Taux de caryopses bien formés} = \sum \text{CBF} / (\sum \text{CMF} + \text{CBF})$$

$$\text{Fertilité} = \sum \text{CBF} / (\sum F)$$

Avec F représentant le nombre d'épillets, E le nombre d'épi, CBF le nombre de caryopses bien formés et CMF le nombre de caryopses mal formés.

L'influence de l'hétérozygosity et de la diversité allélique sur ces trois variables a été testée par des régressions linéaires. D'autre part, des régressions ont également été réalisées entre le taux d'autogamie et le taux d'hétérozygosity, ainsi qu'entre les indices de fixation de chaque locus et la densité des échantillons.

3.3 RESULTATS

3.3.1 Structures alléliques

Les zymogrammes ont été interprétés en terme de locus et d'allèles. L'interprétation a été facilitée par les données de la littérature, mais elle n'a pas fait l'objet d'études du déterminisme génétique.

3.3.1.1 Phosphatases acides

Ce système enzymatique offre 4 loci (cf figure 35), dont 2 sont polymorphes (loci 1 et 3). Une dégradation de l'extrait se marque par l'apparition de nouvelles taches, en lieu et place des bandes habituelles des loci 1 et 2. En outre, dans ce cas, les bandes des loci 3 et 4

s'éclaircissent considérablement. Cette enzyme est monomère, comme chez le dactyle (Lumaret 1981a, 1981b), le blé (Hart 1983) ou le seigle (Jaaska 1983).

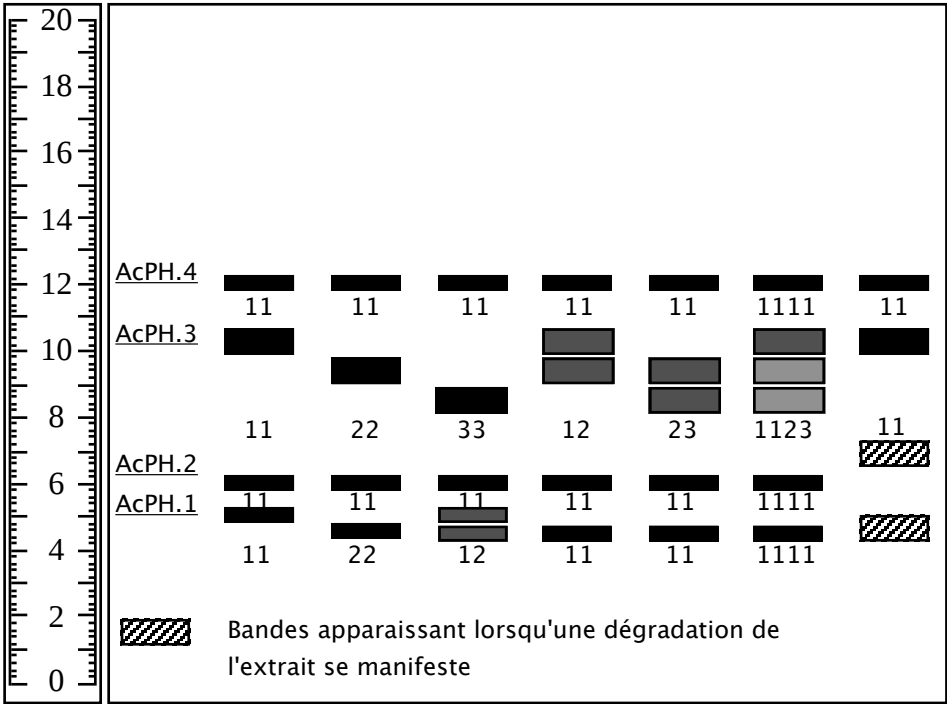


FIGURE 35:a

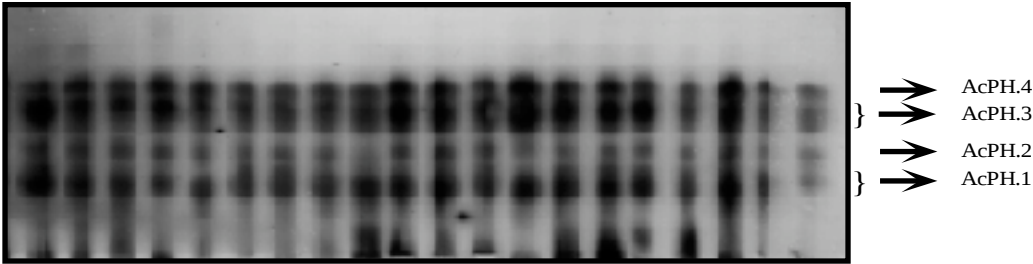


FIGURE 35b

FIGURES 35: Zymogramme des phosphatases acides.

Le locus 1 comprend 2 allèles, dont le second est rare (cf tableau XX). Celui-ci n'apparaît pas dans les populations pures de la Videmanette (2X) et de la Dent-de-Lys (4X), ainsi que dans la zone de mélange diploïde. Dans ce dernier cas, son absence peut s'expliquer par le faible effectif étudié.

Le second locus est monomorphe pour les populations étudiées.

Le locus 3 présente 3 allèles. Les allèles 2 et 3 sont les plus fréquents (cf tableau XXI). La fréquence de l'allèle 3 est inférieure à celle des deux allèles précédents, mais il est présent dans tous les échantillons.

Le quatrième locus est monomorphe.

3.3.1 2 Alcool déshydrogénase

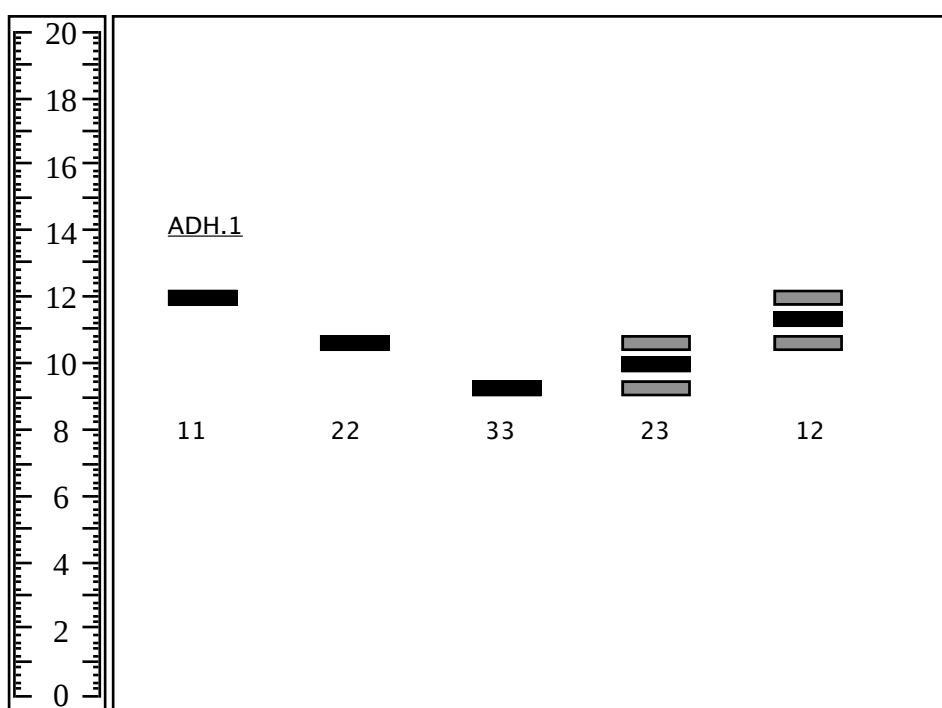


FIGURE 36a

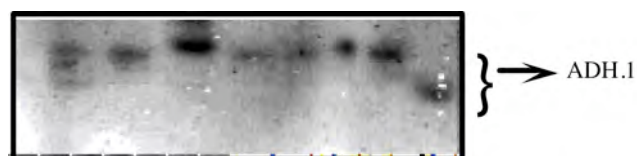


FIGURE 36b

FIGURES 36: Zymogramme de l'alcool déshydrogénase.

La figure 36 révèle la présence d'un seul locus qui a une structure dimère, comme le confirment Schwartz (1966, 1969a), Freeling et Schwartz (1973), Freeling (1974) dans Goodman et Stuber (1983) pour le maïs, Lumaret (1981a) chez le dactyle, Jaaska(1983) pour le seigle, ainsi que Trigui (1984) pour le Mil.

L'allèle ADH2 est le plus fréquent dans toutes les zones étudiées, alors que l'allèle rare ADH3 montre une répartition intéressante (cf tableau XXII): En effet, on relève sa présence dans toutes les populations pures, à l'exception de celle du Moléson. En outre, on le trouve dans la zone de contact, dans la partie tétraploïde pure prise au sens large, ainsi que dans la zone de mélange de ces mêmes tétraploïdes. En revanche chez les diploïdes du Vanil Noir, l'allèle ADH3 n'est présent que dans la zone de mélange.

3.3.1.3. *Enzymes maliques*

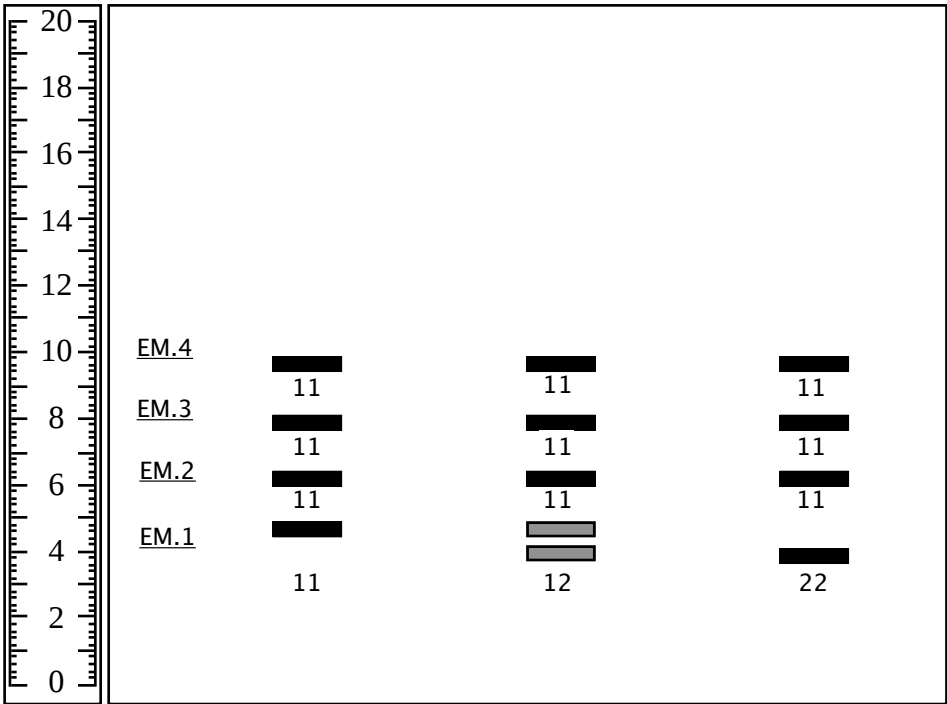


Figure 37a

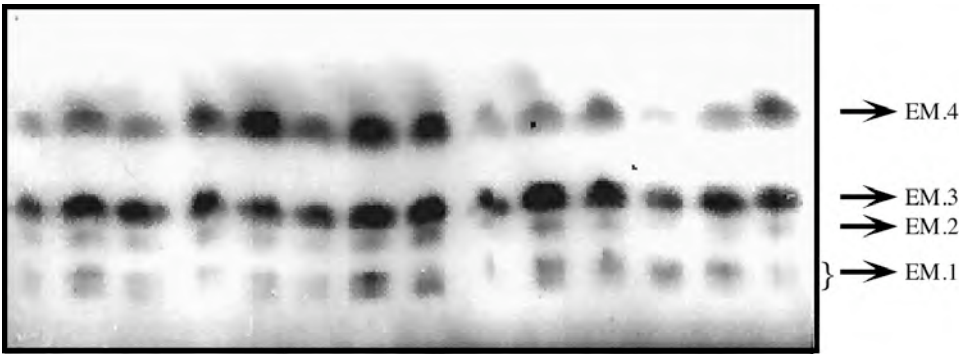


Figure 37b

Figure 37: Zymogramme des enzymes maliques.

Ce système enzymatique comprend 4 loci (cf figure 37). Seul le premier est polymorphe. Son déterminisme génétique semble être monomérique. Il se compose de 2 allèles présents dans tous les échantillons (cf tableau XXIII). L'allèle EM1-2 s'exprime presque toujours en compagnie de l'allèle EM1-1: On ne le trouve donc généralement pas à l'état d'homozygote.

En revanche, l'allèle EM1-1 se manifeste davantage en tant qu'homozygote, ce qui contribue à augmenter sa fréquence par rapport à l'allèle EM 1-2.

3.3.1.4 Glutamate déshydrogénase

Une bande unique apparaît pour chaque individu, démontrant que ce locus est monomorphe pour nos populations.

3.3.1.5 Glutamate oxaloacétate transaminases

Cette enzyme présente deux loci polymorphes, dont les associations alléliques démontrent qu'ils sont dimères (cf figure 38). Cette structure dimère se retrouve chez le maïs (Scandalios et al. 1975 dans Goodmann et Stuber 1983), le blé (Hart et Langston 1977b dans Hart 1983) le dactyle (Lumaret 1981a) et le seigle (Humphreys 1992).

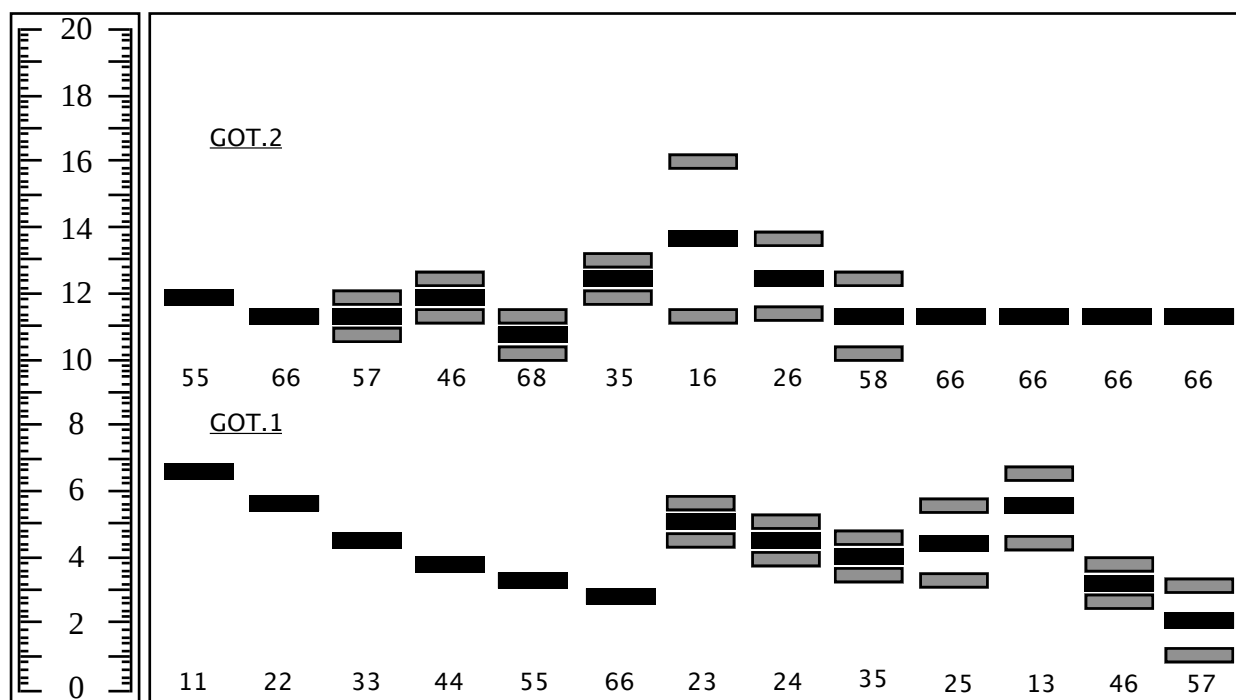


FIGURE 38a

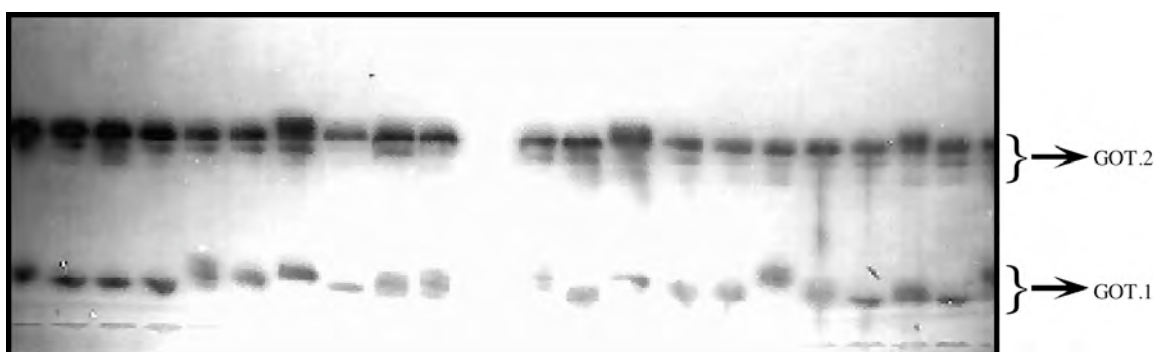


FIGURE 38b

FIGURES 38: Zymogramme des glutamate-oxaloacétate-transaminases.

Le premier locus, dont la distance de migration est la plus élevée, est spécifié par 7 allèles: l'allèle GOT1-3 est le plus fréquent (cf tableau XXIV), alors que les autres allèles sont nettement plus rares, particulièrement les allèles GOT1-2, GOT1-6 et GOT1-7. L'allèle GOT1-7 n'apparaît que dans 3 des 4 populations pures.

Le second locus comprend 8 allèles. L'allèle GOT2-3 est prédominant. Les autres allèles ont des fréquences faibles. En particulier, l'allèle GOT 2-6 a une fréquence toujours inférieure à 1%. L'allèle GOT2-8 est très rare, puisqu'il n'apparaît que dans la zone de mélange tétraploïde (cf tableau XXV).

3.3.1.6 Isocitrate déshydrogénases

Cette enzyme semble présenter 3 loci, dont deux monomorphes (cf figure 39). La structure génétique de l'isocitrate déshydrogénase est dimérique, comme chez le maïs (Stuber et Goodman 1980a).

Les locus 1 et 3, monomorphes, montrent des sub-bandes, dont la présence a été vérifiée au densitomètre.

Pour second locus, la bande de l'hétérodimère présente la particularité d'être toujours moins intense que les bandes correspondant aux homodimères. Ce phénomène pourrait signifier que l'hétérodimère est moins actif que les deux autres molécules. En outre, les bandes de ce locus apparaissaient souvent peu distinctement. De ce fait, il ne fut pas possible de comparer leur intensité respective de manière fiable. Nous n'avons donc relevé que la présence ou l'absence

de bandes. Par ailleurs, la mauvaise résolution des zymogrammes (certainement due, en partie, à une dilution trop importante des extraits) explique le nombre relativement élevé de valeurs manquantes.

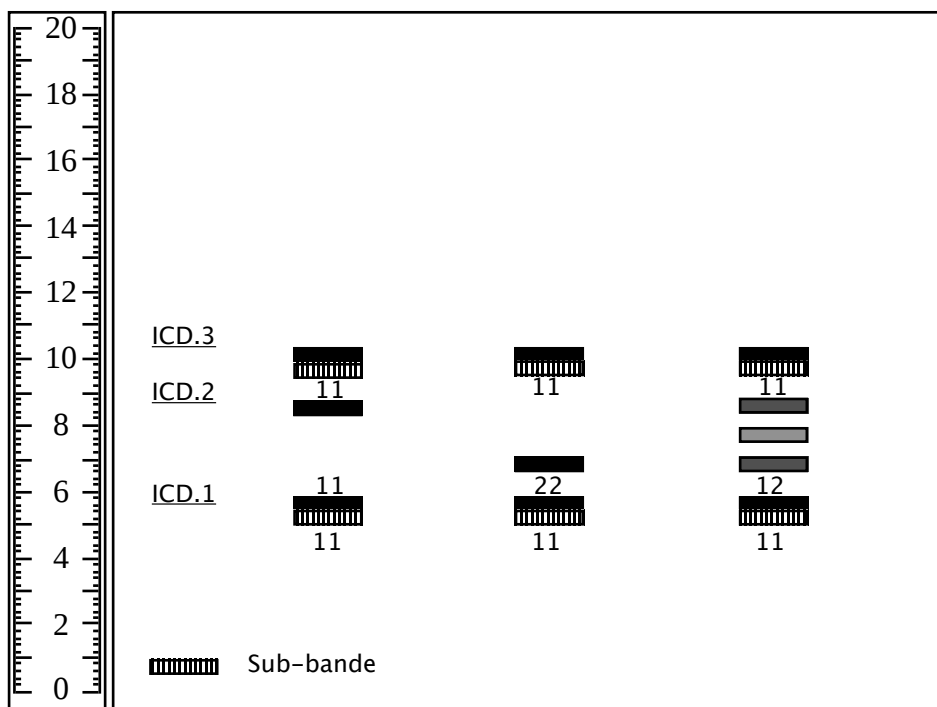


FIGURE 39a

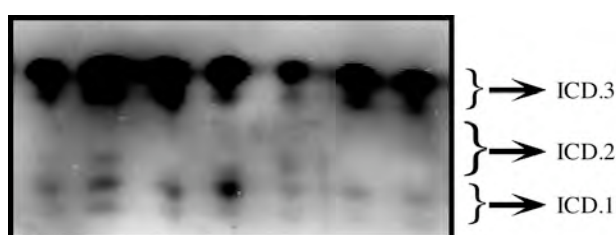


FIGURE 39b

FIGURES 39 Zymogramme des isocitrate déshydrogénases.

3.3.1.7 Leucine-amino-peptidases.

Cette enzyme comprend 2 loci polymorphes, dont la structure monomère, (cf figure 40) est identique à celle de l'orge sauvage (Gottlieb 1981).

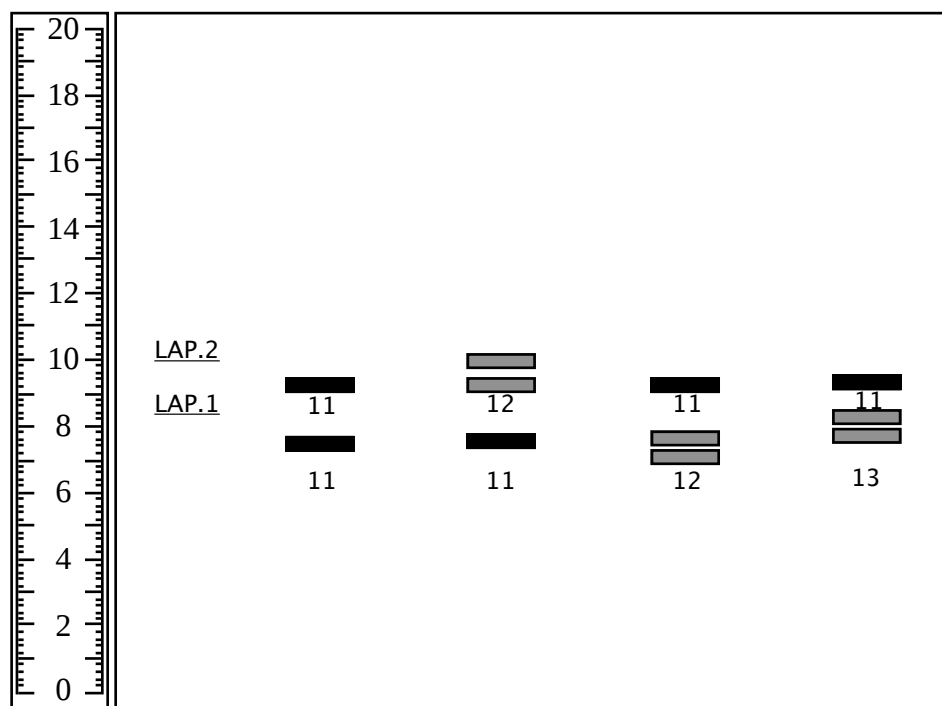


FIGURE 40a

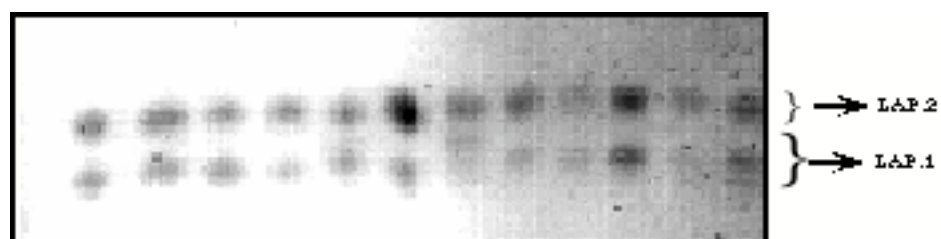


FIGURE 40b

FIGURE 40: Zymogramme des leucines aminopeptidases

Le premier locus comprend 3 allèles. L'allèle 2 est prédominant, alors que les allèles 1 et 3 présentent des fréquences très faibles. En outre, l'allèle LAP 1-1 n'a été trouvé qu'aux Rochers de Naye (cf tableau XXVI), dans les deux zones pures diploïdes de la zone de contact, ainsi que dans la zone de mélange tétraploïde. L'allèle 3 n'a été recensé que dans deux échantillons, dans la zone de mélange et aux Rochers de Naye.

Le second locus montre une distribution intéressante. L'allèle 1 est le plus fréquent. L'allèle rare LAP2-2, dont la fréquence est toujours inférieure à 9%, ne se rencontre chez aucun tétraploïde de la zone de contact, alors qu'il est présent dans toutes les sous-populations

diploïdes de cette même zone, à l'exception de la zone pure large (cf tableau XXVII). En outre, on le trouve dans les deux populations pures diploïdes et dans une seule population pure tétraploïde (Rochers de Naye).

3.3.1.8 Malate déshydrogénases

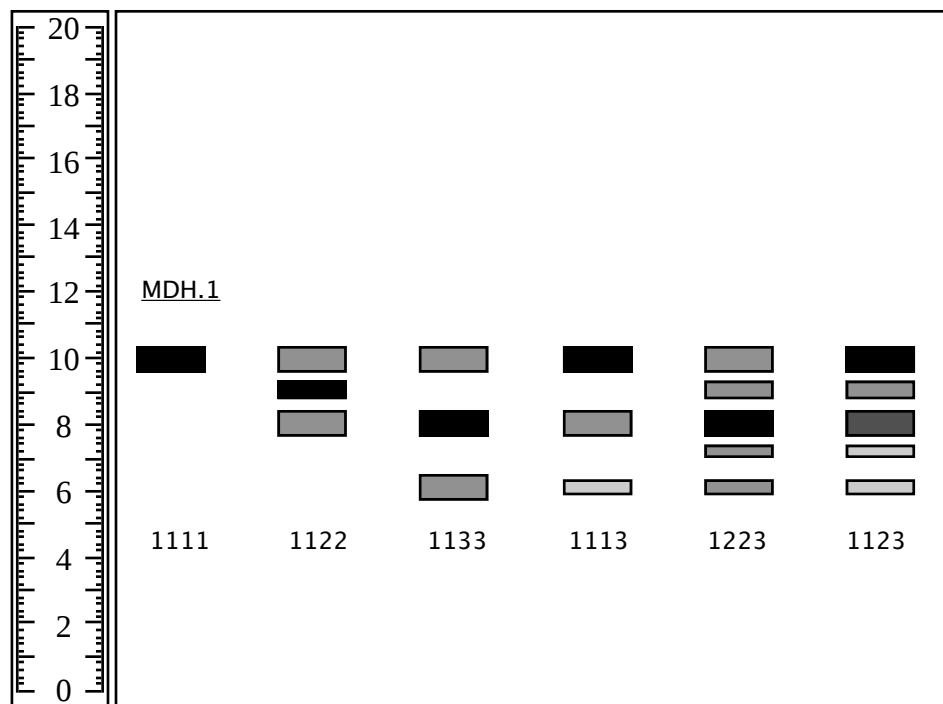


FIGURE 41a

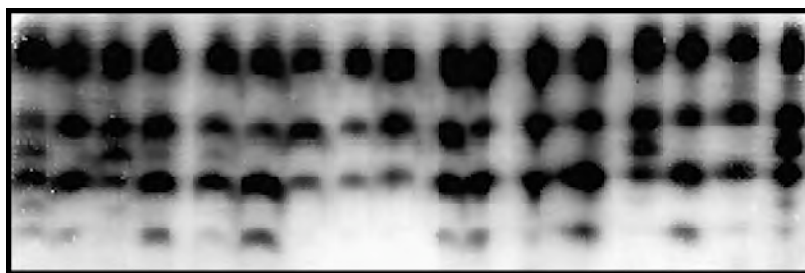


FIGURE 41b

FIGURES 41: Zymogramme des malate déshydrogénases

Cette enzyme présente une structure dimère (cf figure 41), comme chez le maïs (Longo et Scandalios 1969, dans Goodmann et Stuber 1983) ou le dactyle (Lumaret 1981a), et semble être dupliqué (2 locus présentant les mêmes allèles). Une duplication des gènes de cette

enzyme a également été déterminée chez *Deschampsia cespitosa* tétraploïde (Purdy et Bayer 1995). Le génotype d'un diploïde correspond donc à 4 allèles et celui d'un tétraploïde à 8 allèles. Dans ce dernier cas, même une analyse au densitomètre ne permet pas de déterminer avec précision les génotypes par l'intensité relative des bandes. Nous avons dû nous contenter, comme pour l'isocitrate déshydrogénase, de noter la présence ou l'absence d'allèles. En outre, l'établissement du génotype est rendue difficile par le fait que les bandes 4 et 5 apparaissent toujours moins intensément que celles de la partie supérieure du gel.

Une zone supplémentaire de bandes apparaît au-dessus de celle représentée sur la figure 7. Les taches se différenciant mal les unes des autres, nous n'avons pu l'analyser.

3.3.1.9 Peroxydases

a) Peroxydases de la cathode.

Les peroxydases de la cathode présentent 4 loci, dont 3 sont polymorphes (cf figure 42). Le système enzymatique des peroxydases est monomère. Un déterminisme identique a été rapporté par Brewbaker et Hasegawa (1975), dans Goodmann et Stuber (1983) chez le maïs, et par Lumaret (1981a) chez le dactyle.

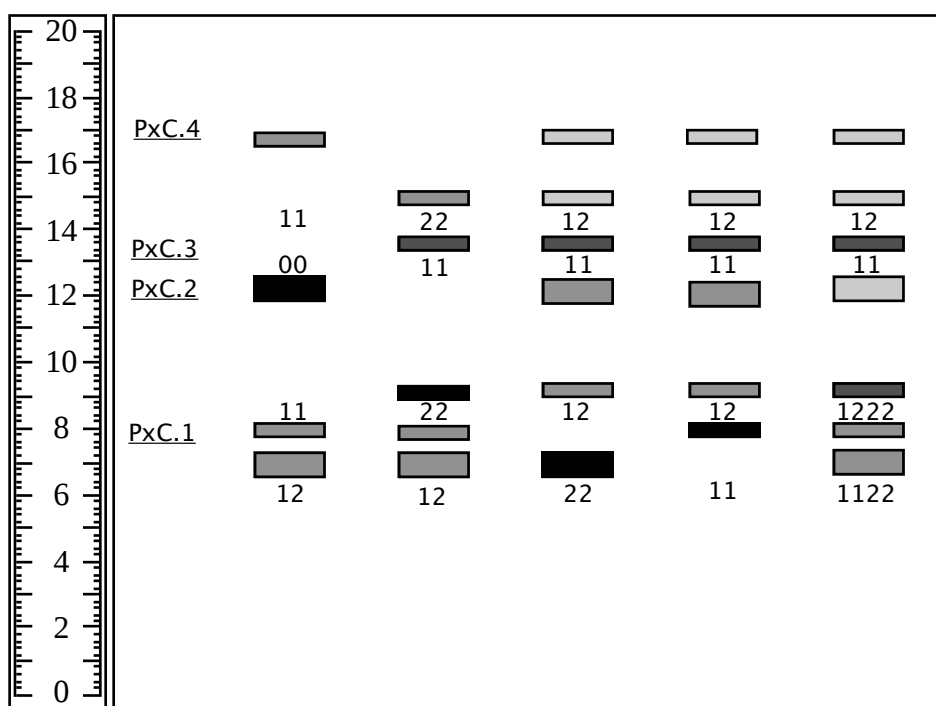


FIGURE 42

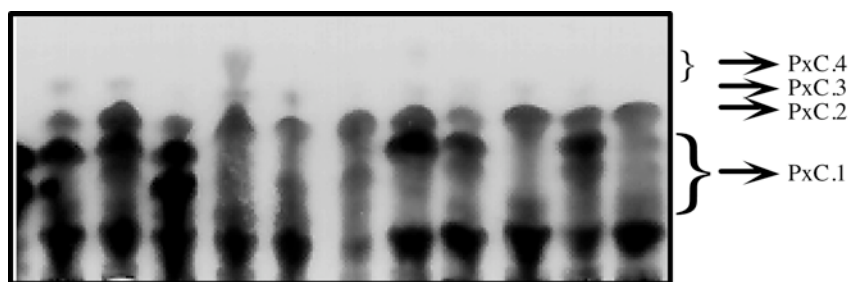


FIGURE 42b: Mise en évidence des loci 1 et 2.

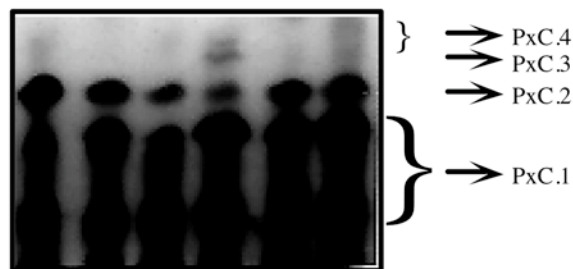


FIGURE 42c: Mise en évidence des loci 3 et 4

FIGURES 42: Zymogramme des peroxydases de la cathode

Le locus 1 présente deux allèles. L'allèle 2 est plus fréquent que l'allèle 1 pour l'ensemble de la zone de contact (cf tableau XXVIII). Au sein de celle-ci, la fréquence de l'allèle 2 est supérieure dans la zone de mélange en comparaison des zones pures. Inversement, l'allèle 1 est plus fréquent que l'allèle 2 dans les populations pures, à l'exception des Rochers de Naye.

Le deuxième locus offre également 2 allèles. Leur vitesse de migration est très différente, puisque, sur les gels, ils sont distants d'au moins 2 cm. L'allèle PxC2-2 est le plus fréquent, à l'exception des populations de la Videmanette et de la Dent-de-Lys (cf tableau XXIX).

Le locus 3 semblait présenter un allèle nul. Nous n'avons pas pu l'intégrer dans nos résultats, car nous ne pouvions différencier les hétérozygotes des homozygotes: les nuances d'intensité de bandes pouvant refléter les différents génotypes ou résulter des variations de concentrations de l'extrait utilisé.

Le locus 4 comprend 2 allèles, représentés par des bandes généralement plus pâles, que celles des autres loci. L'allèle PxC4-2 est un peu plus fréquent que le PxC4-1, à l'exception des Rochers de Naye (cf tableau XXX).

b) Peroxydases de l'anode.

Ce système enzymatique présente 3 loci, dont 2 sont polymorphes (cf figure 43). Leur structure est également monomère. En outre, en cas de dégradation de l'extrait, des bandes supplémentaires apparaissent aux deux extrémités du zymogramme: Dans la partie supérieure de celle-ci plusieurs taches peuvent survenir formant un pseudo-locus (Px.A.I), alors que dans la zone inférieure une large bande apparaît à la place du premier locus. Dans les deux cas, la présence de ces bandes supplémentaires correspond à une diminution l'intensité des autres, ou à leur disparition, selon le degré de dégradation des extraits.

Le premier locus comprend 4 allèles. Seul l'allèle Px.A.1-2 est très fréquent (cf tableau XXXI). Les autres sont rares: c'est le cas particulièrement pour l'allèle Px.A.1-3 qui n'a été détecté que chez les tétraploïdes de la partie pure restreinte de la zone de contact et dans la population des Rochers de Naye.

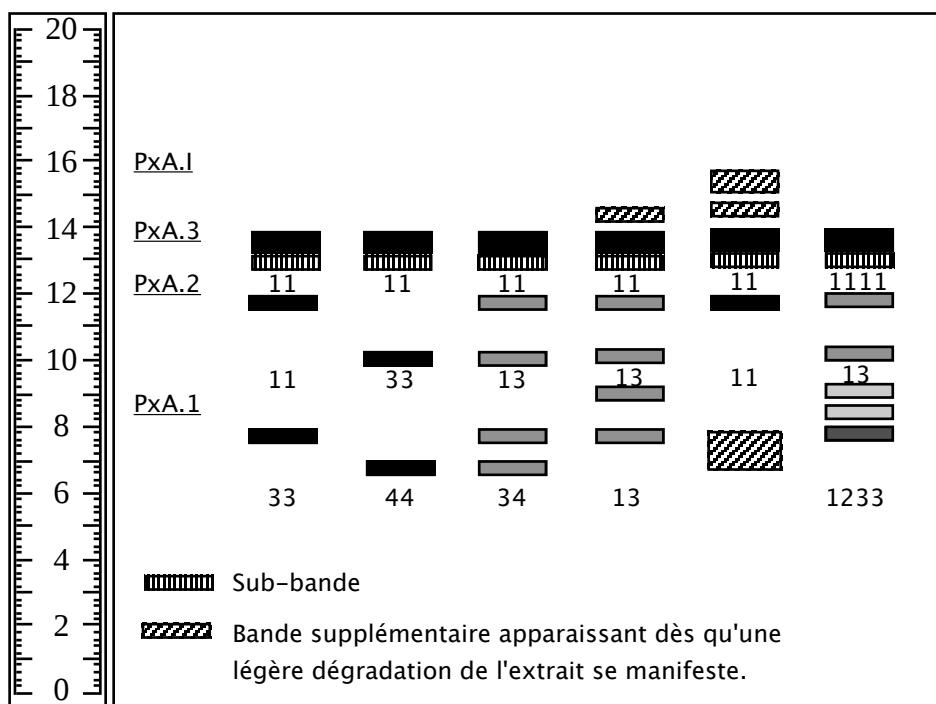


FIGURE 43a

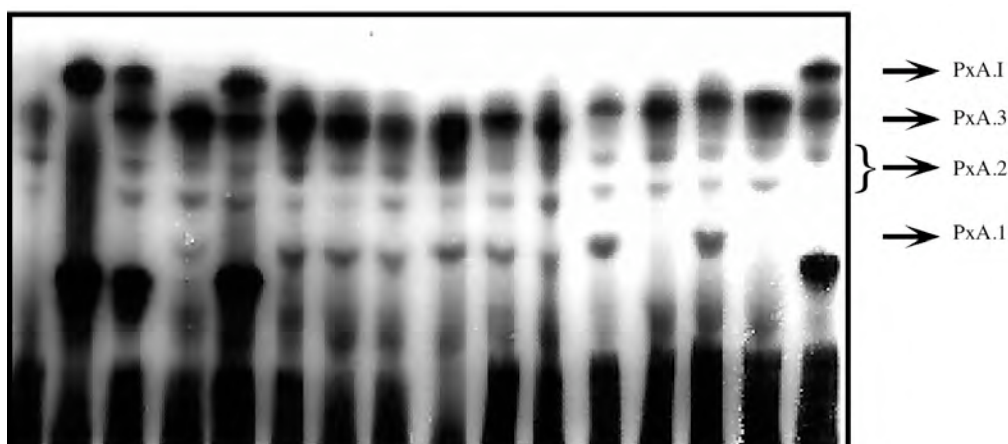


FIGURE 44b

FIGURES 43: Zymogramme des peroxydases de l'anode.

Le second locus présente 2 allèles. L'allèle PxA2-2 est toujours le plus fréquent (cf tableau XXXII). Dans la zone de contact, sa fréquence varie de 64 à 73% et croît vers la zone diploïde restreinte. Sa fréquence est significativement plus importante (test de Fisher $p=0.0012$, seuil de signification $=0.025$, avec correction de Bonferroni) pour les diploïdes de la zone de contact que pour ceux des populations pures. La comparaison des fréquences alléliques des diploïdes de la zone de contact avec celles des tétraploïdes montre une différence à la limite du seuil de signification ($p=0.025$, seuil de signification $=0.025$, avec correction de Bonferroni).

En revanche, les fréquences alléliques des tétraploïdes de la zone d'hybridation ne sont pas significativement différentes de celles des tétraploïdes appartenant aux populations pures ($p=0.64$ seuil de signification $=0.025$, avec correction de Bonferroni).

Le dernier locus est monomorphe pour les populations étudiées.

3.3.1.10 Superoxyde dismutases

Cette enzyme montre 2 loci polymorphes dimériques (cf figure 45). Un déterminisme génétique identique a été trouvé chez le blé (Beauchamps et Fridovich 1973, dans Hart 1983), l'orge sauvage (Brown et al 1978 dans Gottlieb 1981) et le dactyle (Lumaret 1981a). Les deux loci présentent la particularité d'être liés. En effet, un hétérozygote ou un homozygote pour l'allèle le plus rare se manifestent presque toujours sur les deux loci simultanément. En outre,

les allèle SOD 1-1 et SOD 2-3, les plus fréquents pour chaque locus, apparaissent toujours plus intensément même lorsqu'ils sont présents dans des proportions équivalentes aux autres.

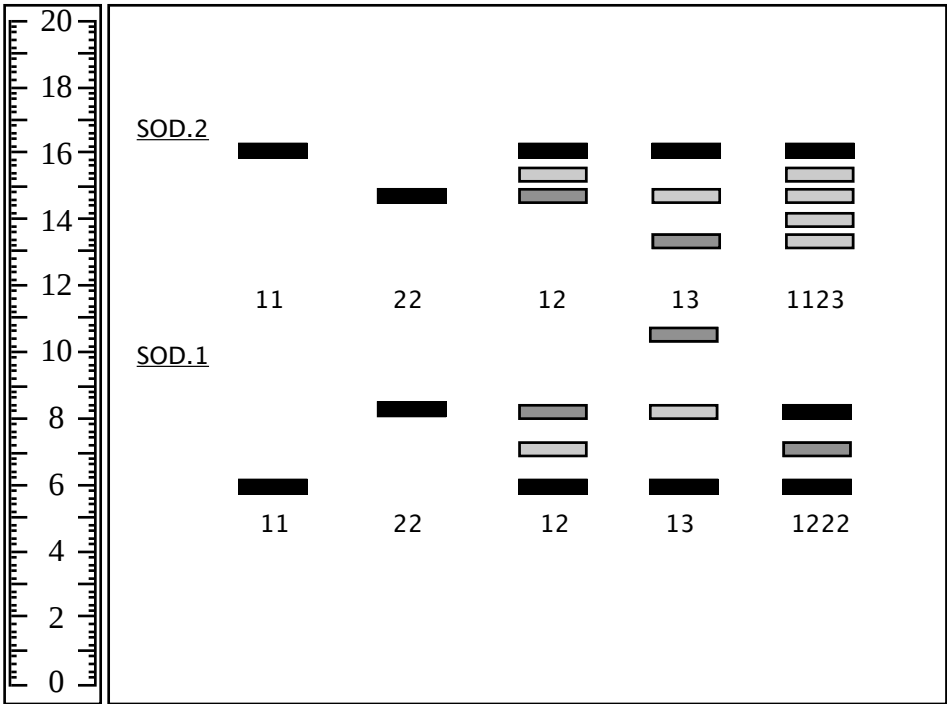


FIGURE 45a

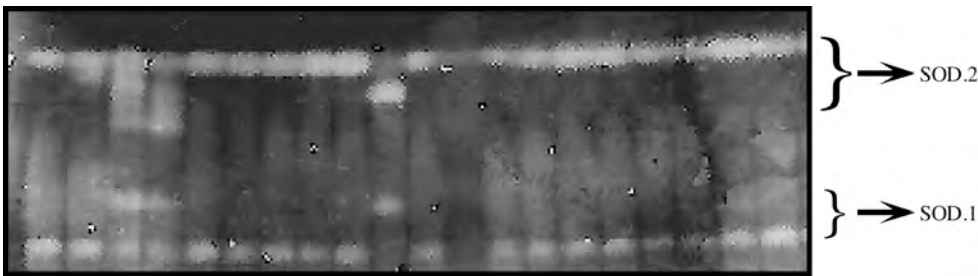


FIGURE 45b

FIGURES 45: Zymogramme des superoxyde dismutases.

Le premier locus comprend 2 allèles. Le premier allèle présente toujours une fréquence beaucoup plus importante que le second (cf tableau XXXIII).

Le deuxième locus comprend 3 allèles. Comme les deux loci sont liés, les fréquences alléliques de SOD2-1 sont équivalentes à celles de l'allèle SOD1-1 (cf tableau XXXIV). Toutefois, la liaison n'est pas absolue, puisque on a trouvé un faible pourcentage de recombinés. dans la population de la Videmanette. Les autres différences constatées pour le second allèle sont dues à la présence de l'allèle SOD2-3. Celui-ci est extrêmement rare, car on ne l'a trouvé que dans la zone de mélange des tétraploïdes et à la Dent-de-Lys.

3.3.1.11 Analyse du polymorphisme.

Les allèles rares SOD2-3 et PxC1-3 sont spécifiques aux tétraploïdes, alors qu'il n'existe aucun allèle propre aux diploïdes .

Les diversités alléliques de chaque échantillon, correspondant au nombre moyen d'allèles par locus, sont comparées dans le tableau XXXV. On peut y noter les différences significatives suivantes:

- les diploïdes de la zone pure restreinte présentent un nombre moyen d'allèles par locus inférieur à celui des diploïdes de la zone pure large et de la Videmanette.
- les tétraploïdes de la Dent-de-Lys offrent une diversité allélique plus importante que les tétraploïdes de la zone pure restreinte et les diploïdes du Moléson.
- les tétraploïdes considérés dans leur ensemble, ainsi que ceux de la zone de contact et ceux des populations pures montrent à chaque fois une diversité allélique plus élevée que les diploïdes (test de Mann-Withney, pour chaque comparaison $p < 0.0001$). Les populations pures, qu'elles soient considérées globalement ou par taxon, offrent toujours une diversité allélique significativement plus importante que la zone de contact (test de Mann-Withney, $p = 0.0007$, seuil de signification = 0.125 avec correction de Bonferroni pour la comparaison zone de contact-populations pures diploïdes, dans les autres cas, $p < 0.0001$).

En revanche, les variations de la proportion de loci polymorphes sont faibles (cf tableau XXXVI) et ne pas montrent jamais de différences significatives (test de Fisher).

L'analyse de la diversité génétique selon Shannon entre les zones est intéressante à plus d'un titre (cf tableau XXXVII):

- globalement les tétraploïdes offrent une diversité plus importante que les diploïdes.

- pour les diploïdes, comme pour les tétraploïdes, les populations pures présentent une diversité génétique plus importante que la zone de contact.
- dans la zone de contact, la diversité de la zone de mélange est moindre que celle des zones pures.

La plus grande part de la diversité génétique réside à l'intérieur des échantillons.

- Pour la totalité des sites, la diversité à l'intérieur des échantillon ($Dié$) =88.48%, la diversité entre les échantillons ($Déch$) =9.6%, la diversité entre les taxons ($Dtaxa$) =1.96%.
- Au niveau de la zone de contact, $Dié$ =91.22%, $Déch$ =6.6%, $Dtaxa$ =2.18%.
- Pour les diploïdes de la zone de contact, $Dié$ =96.69%, $Déch$ =3.33%.
- Pour les tétraploïdes de la zone de contact, $Dié$ =90.53%, $Déch$ =9.47%.

La diversité entre les échantillons est plus importante pour la totalité des sites étudiés, que pour la zone de contact. Au niveau de celle-ci, la différenciation entre les échantillons tétraploïdes (zone pure large, zone pure restreinte, zone de mélange) est plus importante qu'entre les échantillons diploïdes correspondants

3.3.1.12 Mesures du flux de gènes

La conversion en Nm des valeurs de flux de gènes déterminés grâce aux allèles personnels sont indiquée dans le tableau XXXVIII. Les valeurs présentent les particularités suivantes:

- A l'échelle de la zone de contact, le flux de gènes entre les échantillons tétraploïdes est supérieur à celui qui intéresse les échantillons diploïdes.
- Pour les diploïdes, le flux de gène paraît plus important, lorsqu'on considère l'ensemble des échantillons, en comparaison de la seule zone de contact.
- En revanche, les tétraploïdes présentent un flux de gènes plus élevé à l'échelle de la zone de contact, par rapport à l'ensemble des échantillons tétraploïdes.
- Lorsqu'on considère les deux taxons, le flux de gène est plus important dans la zone de contact en comparaison de la totalité des échantillons étudiées.
- Les populations pures ne présentent pas d'allèles personnels.

3.3.2 Ecart à la loi de Hardy-Weinberg.

3.3.2.1 *Phosphatases acides*

Dans toutes les zones où le locus 1 est polymorphe, on ne remarque pas d'écart significatif entre les taux d'hétérozygosité attendus et observés (cf tableau XXXIX), à l'exception de la zone pure restreinte tétraploïde de la zone de contact, pour laquelle l'écart constaté est dû à un excès d'homozygotes. Le coefficient de consanguinité (indice de fixation) apparaît en revanche assez élevé, non seulement dans la population des Rochers de Naye, mais également dans toutes les zones tétraploïdes, ainsi que pour la zone pure diploïde restreinte de la zone de contact.

Pour le locus 3, les comparaisons des taux d'hétérozygosités présentent des résultats identiques à ceux du premier locus. Le coefficient de consanguinité montre des valeurs assez importantes pour les diploïdes de la Videmanette, pour les tétraploïdes des zones pures large et restreinte de la zone de contact et pour la population de la Dent-de-Lys.

3.3.2.2 *Alcool déshydrogénases.*

Les structures génotypiques des échantillons diploïdes ne présentent pas d'écarts significatifs à la loi de Hardy-Weinberg. En revanche, chez les tétraploïdes, à l'exception de la zone pure restreinte de la zone de contact, un excès d'homozygotes est observé (cf tableau XL). Les indices de fixation sont élevés pour toutes les échantillons, à l'exception de la population diploïde du Moléson.

3.3.2.3 *Enzymes maliques*

La comparaison des taux d'hétérozygosité observés et attendus n'offre aucune différence significative (cf tableau XLI). Les indices de fixation proches de zéro des individus tétraploïdes provenant des deux populations pures, ainsi que ceux des zones pures, large et restreinte, confirment ces résultats. Pour les autres échantillons, l'indice de fixation démontre un excès d'hétérozygotes.

3.3.2.4 *Glutamate-oxaloacétate-transaminases*

Pour le premier locus, un écart à la loi de Hardy-Weinberg a été déterminé pour la zone pure diploïde restreinte de la zone de contact (cf tableau XLII). Cette différence significative résulte d'un excès d'hétérozygotes, comme le confirme le faible indice de fixation. En

revanche, ce coefficient indique une consanguinité élevée pour les autres échantillons diploïdes.

Les tétraploïdes montrent tous, à l'exception de la zone pure restreinte, une déviation significative par rapport à cette loi, consécutive à un excès d'homozygotes.

Le locus GOT1 présente un taux de consanguinité moyen supérieur aux autres loci, car tous les échantillons offrent des indices F élevés. Cette caractéristique implique une corrélation positive entre ces coefficients de consanguinité et la densité des individus par échantillon (cf figure 46).

Pour le second locus, la distribution des génotypes des diploïdes est conforme à l'équilibre de Hardy-Weinberg. En revanche, les tétraploïdes présentent tous une déviation significative. Elle correspond à un excès d'hétérozygotes, à l'exception de la population de la Dent-de-Lys. Cependant, des indices élevés de consanguinité ont été déterminés pour tous les échantillons diploïdes et tétraploïdes, à l'exception de zones pures diploïdes, large et restreinte, de la zone de contact.

3.3.2.5 *Leucine-amino-peptidases*

La distribution génotypique du premier locus, principalement monomorphe, ne montre un écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg que chez les tétraploïdes des Rochers de Naye (cf tableau XLIII). Cette différence résulte d'un excès d'homozygotes, comme le confirme l'indice de fixation.

Pour le second locus, les structures génotypiques ne démontrent aucun écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les diploïdes. Nous remarquerons cependant que l'indice de fixation présente une valeur relativement élevée pour la population de la Dent-de-Lys.

3.3.2.6 *Peroxydases*

a) Peroxydases de la partie cathodique.

Pour chaque locus, la comparaison des génotypes attendus et observés ne révèle jamais de différence significative (cf tableau XLIV).

Pour le premier locus, l'indice de fixation montre néanmoins, des valeurs relativement importantes pour les zones de mélange diploïde et tétraploïde, pour les tétraploïdes des zones pures large et restreinte, ainsi que pour la Dent-de-Lys. En revanche les zones diploïdes, à l'exception de la zone de mélange, offrent des indices de fixation négatifs qui correspondent à des excès d'hétérozygotes.

Pour le second locus, le coefficient de consanguinité n'est important que dans la population pure diploïde du Moléson. Pour toutes les autres zones, à l'exception de la zone pure tétraploïde restreinte, les valeurs sont largement négatives.

Pour le troisième locus, des valeurs élevées de F ont été déterminées, au niveau des diploïdes, dans la zone pure restreinte de la zone de contact et dans toutes les zones tétraploïdes. En outre, des valeurs négatives ont été déterminées pour les diploïdes de la Videmanette et de la zone de mélange.

b) Peroxydases de la partie anodique

Pour le locus 1, la comparaison des taux d'hétérozygosité attendu et observé montre un excès d'homozygotes chez les tétraploïdes de la zone pure large de la zone de contact (cf tableau XLV). Ces résultats sont confirmés par des indices de fixation élevés. Bien que cette comparaison n'indique pas de différence significative pour les tétraploïdes de la zone de mélange et de la zone pure restreinte ainsi que pour les diploïdes du Moléson, on relève cependant des indices de fixation élevés.

Pour le second locus, aucune zone ne montre une structure génotypique ne respectant pas la loi de Hardy-Weinberg. Le coefficient de consanguinité est positif pour les Rochers de Naye. En revanche, des indices bas, démontrant un excès d'hétérozygotes, caractérisent les zones diploïdes ainsi que la zone pure large des tétraploïdes. Seuls les tétraploïdes provenant de la zone de mélange, de la zone pure restreinte et de la Dent-de-Lys présentent des indices proches de zéro.

3.3.2.7 Superoxyde dismutases

Les deux loci étant liés, ils présentent une structure génotypique identique (cf tableau XLVI). Dans les zones tétraploïdes, à l'exception de la zone pure large de la zone de contact, ainsi que dans la population diploïde du Moléson, l'écart à la loi de Hardy-Weinberg et la détermination du taux de consanguinité indiquent un excès d'homozygotes. Les zones diploïdes pures large et restreinte, ainsi que la zone tétraploïde pure large offrent des indices de fixation élevés, alors que les structures génotypiques attendues et observées ne diffèrent pas significativement. Les mesures des hétérozygosités observées et attendues ne diffèrent pas significativement dans la population de la Videmanette.

3.3.2.8 Ensemble des zones étudiées

Les zones diploïdes présentent toujours un indice de fixation plus faible que les sites tétraploïdes (cf tableau XLVII). Ce coefficient présente toutefois une valeur relativement élevée pour tous les échantillons à l'exception de la zone diploïde pure large de la zone de contact.

Ces résultats ont été vérifiés par la comparaison des taux d'hétérozygosités observés entre chaque échantillon (cf tableau XLVIII). On y relève les différences significatives suivantes:

- Au niveau de la zone de mélange, les tétraploïdes montrent un taux d'hétérozygosité plus faible que les diploïdes.
- Pour les deux taxons, la comparaison des taux d'hétérozygosité entre les deux types de zones pures montre que les individus de la zone pure restreinte tendent à être moins hétérozygotes que les individus de la zone pure large.
- En outre, les tétraploïdes de la zone pure restreinte de la zone de contact présentent un taux d'hétérozygosité plus bas que les diploïdes appartenant à la même zone, ainsi que les tétraploïdes de la Dent-de-Lys.
- Au niveau des populations pures, les tétraploïdes de la Dent-de-Lys montrent un taux d'hétérozygosité inférieur à celui du Moléson et de la Videmanette.
- Le taux d'hétérozygosité moyen de la population de la Videmanette est plus élevé que celui des Rochers de Naye.

De manière générale, on peut constater que les tétraploïdes présentent une hétérozygosité moins importante que les diploïdes des échantillons correspondants (test de Mann-Withney, $P < 0.0001$). En outre, les populations pures offrent un taux d'hétérozygosité moyen significativement plus élevé que celui de la zone de contact (test de Mann-Withney, $p = 0.001$, seuil de signification = 0.025 avec correction de Bonferroni).

Les zones diploïdes présentent toujours un indice de fixation moins important que les sites tétraploïdes. Ce coefficient présente toutefois une valeur relativement élevée pour tous les échantillons à l'exception de la Videmanette et de la zone diploïde pure large de la zone de contact.

Les valeurs de l'indice de fixation de Wright peuvent être converties en terme de taux d'allogamie (selon Brown 1979). On constate que les diploïdes sont plus allogames que les tétraploïdes. Pour les deux taxons, ce sont les zones pures larges de la zone de contact qui offrent les valeurs les plus élevées.

3.3.3. Distances génétiques.

Les distances génétiques ont été établies pour chaque locus séparément et pour l'ensemble des données. Les dendrogrammes sont construits sur une échelle variant de 0.025 à 0.35. Les loci les plus polymorphes correspondent aux distances génétiques les plus élevées et sont donc nécessairement plus informatifs.

3.3.3.1 *Phosphatases acides*

Les distances génétiques déterminées sur la base du premier locus sont illustrées par le dendrogramme de la figure 47. Aucun groupe ne semble refléter une identité géographique ou taxonomique.

Pour le troisième locus (AcPH3), les populations pures, à l'exception de celle de la Videmanette, sont relativement proches (cf figure 48). En revanche, les autres zones ne sont pas groupées selon leur appartenance taxonomique.

3.3.3.2 *Alcool déshydrogénases*

La figure 49 montre un dendrogramme qui est scindé en deux entités. La première est constituée des diploïdes de la Videmanette et de la zone de mélange, à laquelle se greffe la zone pure restreinte, puis la population tétraploïde de la Dent-de-Lys. Le second groupe est formé par les autres zones qui sont associées par paires, dont la dernière comprend les tétraploïdes de la zone pure large et de la population des Rochers de Naye. En revanche, les deux autres paires impliquent, à chaque fois des taxons différents.

3.3.3.3 *Enzyme malique*

La figure 50 montre des caractéristiques intéressantes:

- Les diploïdes de la Videmanette et les tétraploïdes des Rochers de Naye forment un groupe.

- Le groupe précité est relié à deux autres zones, génétiquement très proches: les tétraploïdes de la Dent-de-Lys et ceux de la zone pure large.
- Le groupe suivant est constitué des deux zones diploïdes correspondantes aux deux sites tétraploïdes précédent. Il s'agit de la population du Moléson et celle de la zone pure diploïde large.
- Les zones diploïdes pures large et restreinte, ainsi que la zone de mélange tétraploïde forment une quatrième entité, qui se greffe au groupe précédant.
- La zone diploïde de mélange représente le site qui se trouve le plus éloigné génétiquement des autres zones.

3.3.3.4 *Glutamate-oxaloacétate-transaminases*

Dans le dendrogramme de la figure 51, qui représente les distances génétiques entre les zones étudiées, un seul groupe semble correspondre à une structure géographique: il s'agit du groupe constitué des zones pures larges diploïde et tétraploïde, de la zone de mélange diploïde, ainsi que de la zone pure diploïde restreinte.

Pour le second locus, on remarquera que les zones issues de la zone de contact, à l'exception de la zone pure diploïde restreinte, appartiennent avec la population de la Dent-de-Lys à un même groupe (cf figure 52). La distribution des liens qui constituent cette entité ne semble toutefois pas correspondre à la répartition géographique des sites appartenant à la zone de contact.

3.3.3.5 *Leucine-amino-peptidases*

Par le nombre important d'échantillons monomorphes, les distances génétiques sont très faibles et rendent les dendrogrammes des deux loci ininterprétables (cf figure 53 et 54).

3.3.3.6 *Peroxydases*

a) Peroxydases de la partie cathodique.

Pour le premier locus, le dendrogramme (cf figure 55) est constitué de deux entités principales:

- Le premier groupe correspond aux populations pures, alors que le second est constitué des échantillons de la zone de contact, à l'exception des Rochers de Naye.
- Le second groupe est lui-même constitué de deux sous-groupes.

- Le premier sous-groupe est formé des zones pures diploïdes, large et restreinte, reliées à la zone pure tétraploïde restreinte et aux Rochers de Naye.
- Le second sous-groupe comprend les zones de mélanges diploïdes et tétraploïdes étroitement liées et la zone pure tétraploïde large.

Le dendrogramme du second locus ne reflète en revanche, aucune structure géographique ou taxonomique (cf figure 56).

Pour le quatrième locus, la figure 57 montre les caractéristiques suivantes:

- Les diploïdes de la Videmanette et de la zone pure large sont reliés aux diploïdes du Moléson. Cette entité forme un groupe avec la zone de mélange diploïde et la population des Rochers de Naye qui représente la seule zone tétraploïde intervenant au sein de cette première entité.
- La seconde entité est également partagée en deux sous-groupes génétiquement assez éloignés. Les relations entre les zones qui les constituent ne correspondent pas à la répartition des sites sur le terrain.

b) Peroxydases de la partie anodique.

Le premier locus n'offre pas un dendrogramme représentant les structures géographiques ou taxonomiques existantes (cf figure 58). On peut néanmoins constater que les populations pures, à l'exception de celle de la Videmanette, semblent largement séparées des zones appartenant à la zone de contact. En outre, ces populations pures paraissent génétiquement assez éloignées l'une de l'autre.

Le dendrogramme du second locus met en évidence (cf figure 59) la proximité des zones pures tétraploïde large et restreinte, ainsi que celle des zones de mélange diploïde et tétraploïdes. Cependant, les rapports entre ces deux paires de sites et les autres zones ne correspondent pas aux relations géographiques qui existent réellement.

3.3.3.7 Superoxyde dismutases

Les deux loci étant étroitement liés nous n'avons construit qu'un seul dendrogramme. Celui-ci ne semble également pas refléter des proximités géographiques ou taxonomiques. On y remarque toutefois éléments intéressants tels (cf figure 60):

- les relations étroites entre les populations pures, à l'exception de la population du Moléson.
- la proximité génétique des deux zones diploïdes pures, large et restreinte, ainsi que la relation étroite entre les tétraploïdes de la zone pure large et les tétraploïdes de la zone de mélange.

3.3.3.8 Ensemble des loci

Ce dendrogramme est probablement le plus informatif, grâce aux importantes distances génétiques sur la base desquelles il a été élaboré. En ne tenant pas compte des zones pures restreintes, les populations pures sont bien individualisées, alors que les échantillons de la zone de contact sont regroupés, à l'exception des Rochers de Naye. Chez les tétraploïdes, la zone de mélange est génétiquement proche de la zone pure, tandis que, pour les diploïdes, les deux échantillons sont plus distants.

3.3.4 Structure phénotypique.

3.3.4.1 Autocorrélogramme

Seuls les autocorrélogrammes présentant des valeurs significatives ont été présentés.

Videmanette

Pour cette population, aucune autocorrélation spatiale n'a été mise en évidence.

Moléson

Pour cette population diploïde, seul le locus EM1 montre une autocorrélation spatiale significative entre 0.6 et 1.2 mètre, indiquant que, dans cette classe de distance, les individus tendent à présenter les mêmes allèles pour ce locus (cf figure 69).

Zone de contact pure diploïde restreinte

Aucune autocorrélation spatiale n'a été déterminée dans cette zone.

Zone de mélange diploïde

Nous avons relevé les autocorrélations significatives suivantes:

les unes sont négatives:

- entre 5.25 et 5.91 m, ainsi qu'entre 6.57 et 7.22 m de distance, le locus PxC2 tend à présenter des allèles différents comparé à ce qu'on attend dans une distribution aléatoire (cf figure 62).

et les autres sont positives:

- le locus PxC4 montre, en revanche, une autocorrélation positive entre 5.91 et 6.57 m (cf figure 63).
- On constate que les plantes ont tendance à présenter le même allèle appartenant au locus EM1 entre 7.88 et 8.54m (cf figure 64).

Zone de mélange tétraploïde

Une autocorrélation significative positive apparaît pour le locus EM1 entre 1.64 et 1.97 m (cf figure 65).

Zone de mélange diploïde et tétraploïde

Le locus PxC2 montre une autocorrélation significative positive entre 0.66m et 0.98m (cf figure 66). D'autre part, la comparaison des distributions des classes de distance des diploïdes et des tétraploïdes montre que les tétraploïdes se distribuent de manière plus régulière que les diploïdes (cf figure 66 et 67).

Zone de contact pure tétraploïde

On constate des autocorrélations spatiales significatives pour les locus suivants:

- Pour le locus AcPH3 les plantes tendent à présenter des allèles différents entre 2.44 et 2.75m (cf figure 67).
- En revanche, les plantes semblent présenter les mêmes allèles du locus PxC2, entre 3.97 et 4.27m (cf figure 68).

Dent-de-Lys

- Pour la totalité des allèles de la population de la Dent-de-Lys, la classe de distance entre 5.64 et 5.96m montre une autocorrélation négative démontrant que les individus tendent à posséder des allèles différents à cette distance. En revanche, pour les autres classes, les répartitions alléliques sont spatialement indépendantes les unes des autres (cf figure 70).

Rochers de Naye

- Le locus PxC4 montre une forte tendance à présenter le même allèle entre 4.99 et 5.32m de distance (cf figure 71).

3.3.4.2 Analyse canonique des correspondances

L'analyse permettait d'expliquer seulement 3.11% de la variance totale. Malgré ce résultat médiocre, la représentation des coordonnées des centroïdes définissant la position moyenne de chaque variable, permet de définir les allèles qui caractérisent le mieux les échantillons (cf figure 72). En totalité 18 allèles permettent de séparer les sites étudiés:

- Comme le démontrait le dendrogramme réalisé sur la totalité des zones, la zone pure diploïde restreinte apparaît quelque peu isolée des autres populations. Seul le troisième allèle du second locus de la superoxyde dismutase (SOD2-3) semble caractériser, dans une certaine mesure, cette zone.

- Les tétraploïdes de la zone pure large, de la zone de mélange, les diploïdes de la zone pure large et les diploïdes du Moléson forment un groupe dans l'espace multidimensionnel. La zone pure tétraploïde restreinte de la zone de contact apparaît légèrement plus éloignée. Ces zones sont caractérisées principalement par les allèles GOT 2-8, AcPH 1-2, SOD 2-2 et GOT 2-7.

- Les diploïdes provenant de la population de la Videmanette et ceux de la zone de mélange forment également un petit groupe. La population de la Dent-de-Lys se place plus loin, dans la même direction. Ces zones sont influencées notamment par les allèles suivants: SOD 2-3, GOT 2-1, LAP 2-2, ADH 1-1, PxA1-1 et PxA1-4 .

- La population des Rochers de Naye correspond à la zone la plus isolée de l'espace multidimensionnel. De nombreux loci participent à cette séparation. Il s'agit principalement des allèles 2, 4, 5 et 6 du second locus des glutamate-oxaloacétate-transaminases, des allèles 1 et 4 du premier locus des leucine-amino-peptidases, ainsi que des ADH 1-3 et PxA1-3.

3.3.5 Corrélation entre l'hétérozygosity de la plante mère et le taux d'inhibition en autogamie

Nous avons pu déterminer une corrélation positive entre ces deux variables pour l'ensemble des échantillons étudiés, ainsi que pour la zone diploïde pure restreinte de la zone de contact (cf figure 73 et 74).

3.3.6 Influence de l'hétérozygosity et de la diversité génétique sur diverses variables liées à la vigueur⁽¹⁾

Les comparaisons n'impliquent, comme nous l'avons déjà mentionné, que la zone de mélange, les zones pures restreintes et les populations pures du Moléson et de la Dent-de-Lys.

3.3.6.1 Effort reproductif

Les comparaisons de l'effort reproductif (nombre d'épillets/nombre d'épi) entre chaque échantillon figurent dans le tableau XLIX. On n'y remarque qu'une seule différence significative: les diploïdes du Moléson présentent un effort reproductif inférieur aux tétraploïdes de la Dent-de-Lys.

En outre, les tétraploïdes offrent un effort reproductif plus important que les diploïdes (test de Mann-Withney, $p=0.0002$, seuil de signification= 0.025 avec correction de Bonferroni).

3.3.6.2 Taux de caryopses bien formés

Le tableau L présentent les comparaisons des taux de caryopses bien formés entre les échantillons. On y relève les différences significatives suivantes:

⁽¹⁾ Comme les variances ne sont pas homogènes (hétéroscastiscité), il est en fait incorrect de réaliser des régressions sur ces données. Par conséquent, nous les avons remplacé, ultérieurement à la rédaction de ce manuscrit, par des tests de Kruskal-Wallis. Lorsque ces derniers étaient significatifs, on comparait les variables liées à la vigueur deux à deux. par des tests de Mann-Withney. En considérant l'hétérozygosity, on retrouvait les mêmes tendances que pour les régressions. En revanche pour la diversité génétique, aucun test de Kruskal-Wallis n'était significatif.

- Au niveau de la zone de contact, les diploïdes de la zone pure montrent un taux de caryopses bien formés inférieur à celui des diploïdes de la zone de mélange.
- Les diploïdes du Moléson offrent un taux de caryopses bien formés plus élevé que celui de la zone diploïde pure de la zone de contact, ainsi que celui des tétraploïdes de la Dent de Lys.

D'autre part, les populations pures présentent un taux moyen de caryopses bien formés supérieur à celui de la zone de contact (test de Mann-Whitney, $p < 0.0001$).

3.3.6.3 Fertilité

La fertilité moyenne de chaque échantillon a été comparée dans le tableau LI. Les différences significatives concernent la population diploïde du Moléson. En effet, les individus de cet échantillon présentent une fertilité plus importante que celle de la zone diploïde de la zone de contact, ainsi que celle des tétraploïdes de la Dent-de-Lys.

De façon plus générale, on constate que la fertilité des individus appartenant aux populations pures est supérieure à celle des plantes de la zone de contact (test de Mann-Whitney, $p = 0.0001$). D'autre part, les tétraploïdes de la zone de contact sont plus fertiles que les diploïdes (test de Mann-Whitney, $p = 0.0057$, seuil de signification = 0.0125 avec correction de Bonferroni)

3.3.6.4 Régression entre l'hétérozygote et l'effort reproductif

Trois loci montrent une régression significative entre l'hétérozygote et l'effort reproductif. Dans chaque cas, les pentes obtenues sont négatives et les régressions concernent les populations pures. Les loci impliqués sont PxC1, PxA2 et GOT2 (cf tableau LII). Ces trois régressions sont représentées respectivement sur les figures 75, 76 et 77. Pour ces trois loci, nous avons effectué des régressions sur diverses zones et échantillons dans le but de déterminer leurs influences sur les résultats obtenus pour la zone de contact et l'ensemble des populations pures.

- Pour le locus PxC1, les échantillons considérés dans leur totalité présentent une régression significative négative. ($p = 0.0265$, seuil de signification = 0.05, avec correction de Bonferroni, cf tableau LIII)

- Comme pour le locus PxC1, l'ensemble des échantillons montre une régression significative entre le taux d'hétérozygote du locus PxA2 et l'effort reproductif ($p = 0.0041$, seuil de signification = 0.05, avec correction de Bonferroni, cf tableau LIV).

- Sur le tableau LV, on constate que l'ensemble des tétraploïdes étudiés montrent une régression positive significative entre le taux d'hétérozygosity du locus GOT2 et l'effort reproductif ($p=0.0142$, seuil de signification $=0.025$ avec correction de Bonferroni).

3.3.6.5 Régression entre l'hétérozygosity et le taux de caryopses bien formés

Seul le taux d'hétérozygosity du locus GOT2 montre une corrélation avec le taux de caryopses bien formés.(cf tableau LII). Cette régression significative est négative et concerne la zone de contact (cf figure 78). Aucun autre ensemble de zones, ainsi qu'aucun échantillon ne présente de régression significative pour ce locus (cf tableau LVI).

3.3.6.6 Régression entre l'hétérozygosity et la fertilité

Deux régressions significatives ont été relevées (cf tableau LII). Dans les deux cas, la fertilité est corrélée avec le taux d'hétérozygosity du locus GOT2. L'influence de ce dernier facteur est inverse pour la zone de contact et les populations pures: En effet, la pente obtenue est négative pour la zone d'hybridation, alors qu'elle est positive pour les populations pures (cf figures 79 et 80). L'analyse du tableau LVII ne révèle aucune autre régression significative.

3.3.6.7 Régression entre la diversité allélique et l'effort reproductif

Le tableau LVIII montre que seule la diversité allélique du locus GOT1 est corrélée positivement avec l'effort reproductif des individus des populations pures (cf figure 81). D'autre part, pour ce même locus, on relève une régression significative positive, pour l'ensemble des échantillons, ainsi que pour les tétraploïdes (cf tableau LIX).

3.3.6.8 Régression entre la diversité allélique et le taux de caryopses bien formés

La diversité allélique pour le locus EM1 montre une régression significative avec le taux de caryopses bien formés (cf tableau LVIII). Cette régression qui concerne la zone de contact, est positive (cf figure 82). En considérant divers ensembles de zones ou les différents échantillons étudiés, on ne relève aucune autre corrélation significative entre les deux variables (cf tableau LX).

3.3.6.9 Régression entre la diversité allélique et la fertilité

La seule régression significative observée est équivalente à celle déterminée entre la diversité allélique et le taux de caryopses bien formés (cf tableau LVIII). En effet, la corrélation concerne le même locus et la même zone. En outre, la pente obtenue est égale à celle

déterminée sous 3.3.5.10 (cf figure 83). L'analyse du tableau LXI révèle des régressions significatives pour la totalité des échantillons, ainsi que pour l'ensemble des tétraploïdes ($p=0.0294$, seuil de signification=0.05% et $p=0.0101$, seuil de signification=0.025 avec correction de Bonferroni).

3.4 DISCUSSION

3.4.1 Structures alléliques.

3.4.1.1 Analyse du polymorphisme.

La comparaison du taux de polymorphisme et de la diversité allélique (nombre moyen d'allèles par locus) indique que les plantes échantillonnées dans la zone restreinte tétraploïde sont représentatives de l'ensemble de la zone pure de la zone de contact. En effet, les tétraploïdes provenant de la zone pure restreinte et ceux de la zone pure large offrent un polymorphisme identique. En outre, le nombre moyen d'allèles ne présente pas de différences significatives entre ces deux échantillons. En revanche pour les diploïdes, la zone pure restreinte montre une diversité allélique moins élevée que celle de la zone large. Ces différences indiquent que la représentativité de la zone restreinte, par rapport à la zone large, est plus discutable que dans le cas des tétraploïdes.

La proportion de loci polymorphes et le nombre moyen d'allèles par locus sont des paramètres étroitement liés. Néanmoins, le taux de polymorphisme est une méthode moins sensible que celle de la diversité allélique. Ce dernier caractère ne montre pas d'importantes variations entre les deux taxons, du fait du faible nombre d'allèles spécifiques à chaque échantillon. Ce résultat, qui traduit une faible différenciation génétique entre les diploïdes et les tétraploïdes, diffère de ce que Soltis et Soltis (1989) observèrent chez *Tolmiea*, puisque les auteurs déterminèrent un polymorphisme plus élevé chez les tétraploïdes que chez les diploïdes. En outre, la faible diversité allélique déterminée pour la zone de mélange diploïde peut probablement s'expliquer par l'effectif réduit de cette zone.

Selon Lumaret et Barrentios (1990), un autopolyploïde récent doit posséder plusieurs allèles prédominants, identiques à ceux des diploïdes, et montrer par conséquent un faible degré de différenciation avec son ancêtre diploïde (Soltis et Soltis 1989). Chez *A. alpinum*, la structure génétique des tétraploïdes présente qualitativement de très nombreuses similarités avec celle des diploïdes, et confirme ainsi l'origine autopolyploïde du cytotype tétraploïde. Sur la base

d'autres critères, cette origine avait déjà été établie par Hedberg (1970), Teppner (1970) et Felber (1987a, b, 1988)

Gottlieb (1977) détermina un nombre moyen d'allèles par locus de 1.88 ± 0.12 pour les espèces hautement autogames et de 2.86 ± 0.24 pour les allogames. Schell et Waterway (1992) indiquent des valeurs plus faibles (1.7 pour les espèces diploïdes autogames et 2.2, pour les espèces diploïdes anémophiles à reproduction mixte). Nos valeurs moyennes (1.99 pour les diploïdes et 2.2 pour les tétraploïdes) sont comparables à celles de Schell et Waterway (1992) pour les espèces à reproduction mixte.

Le nombre moyen d'allèles par locus des tétraploïdes est supérieur à celui des diploïdes. Ce phénomène confirme les prévisions de Stebbins (1950) et Grant (1971), ainsi que les observations de Lumaret (1988a, b), Lumaret et Barrentios (1990) pour les dactyles autotétraploïdes et celles de Soltis et Riesenbergs (1986) chez *Tolmiea*. Cette plus grande diversité résulte de la présence d'allèles qui sont spécifiques aux polyploïdes. Ces derniers peuvent être avantageux en participant à l'accroissement de l'hétérozygote. Ils peuvent, en outre, être favorisés chez les tétraploïdes, grâce à la capacité des polyploïdes à masquer les allèles délétères.

Chez *A. alpinum*, bien que les tétraploïdes montrent un nombre moyen d'allèles par locus plus important, cette augmentation n'atteint pas l'ampleur enregistrée chez les dactyles tétraploïdes. En effet, Lumaret (1988a) dénombra environ deux fois plus d'allèles chez les polyploïdes que chez les diploïdes.

En outre, la diversité allélique moyenne, considérée globalement ou par taxon, est plus élevée dans les populations pures que dans la zone de contact. Ce résultat est en contradiction avec les prévisions de Barton et Hewitt (1985) qui observent que les zones de contact sont souvent caractérisées par une augmentation de la fréquence des allèles rares. Selon les mêmes auteurs, même s'ils sont avantageux, les nouveaux allèles n'ont probablement pas de conséquence évolutive importante, de par l'exiguïté de la région dans laquelle ils apparaissent, ainsi que du grand nombre de recombinaisons. Par conséquent, la diminution de la diversité allélique dans la zone de contact entre *A. alpinum* diploïde et tétraploïde ne devrait pas influencer de manière significative les potentialités évolutives des taxons.

Contrairement au nombre d'allèles moyen par locus, la diversité de Shannon augmente avec le nombre d'allèles par locus et leur équilibre. Nos résultats montrent que la plus grande partie de la diversité génétique se trouve au sein même des échantillons étudiés, alors que les

échantillons, ou les degrés de polyploïdie diffèrent peu entre eux. Le degré de différenciation des échantillons dépend du flux de gènes entre les populations du même taxon et des échanges génétiques entre le diploïde et le tétraploïde.

Le flux de gènes entre les populations du même taxon sera favorisé si:

- le taux d'allogamie est élevé. Dans le chapitre consacré aux interactions reproductives, il a été démontré qu'*Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde étaient facultativement autogames. Cette caractéristique doit donc contribuer à diminuer le flux de gènes entre les taxons.

- la capacité de dispersion du pollen et des graines est importante (Hamrick 1981, Wheelen et al. 1983, Van Dijk et al 1985). Pour *Anthoxanthum alpinum*, Felber (non publié) détermina que la dispersion des grains de pollen et de celle des caryopses suivait une courbe asymptotique. Une telle courbe est d'ailleurs toujours associée à une mesure de dispersion de pollen ou de graines (Solbrig 1976). Pour les caryopses, l'écart standard de la distribution à environ 68% équivaut à 30cm et 95% des caryopses sont disséminés dans un rayon inférieur à 80 cm. Pour les grains de pollen l'écart standard est de 2m et 95% des grains de pollen se trouvent dispersés dans un rayon inférieur à 11m.

En outre, le flux de gènes entre les deux taxons sera plus probable si:

- le taux d'hybridation est élevé. Ce taux est fonction de l'intensité des barrières pré- et postzygotique à l'hybridation. Chez *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde, Felber (1988a) releva l'existence d'une barrière prézygotique à l'hybridation sous la forme d'un décalage de la phénologie de la floraison entre les deux taxons. En outre dans le chapitre 2, nous avons déterminé l'existence d'une barrière postzygotique à l'hybridation, dont l'efficacité est réduite en cas d'hybridation entre un ovule diploïde et un microgamétophyte haploïde. Ces deux types de barrière conduisent à une réduction du flux de gènes. Néanmoins, une proportion appréciable de triploïdes est présente dans la zone de mélange des taxons (Felber, non publié).

- le taux de différenciation génétique initial est faible. Ce sera le cas si les taxons se sont séparés récemment (Hamrick 1981, Wheelen et al. 1983) ou si le polyploïde s'est formé par autopolyploïdisation (Soltis et Soltis 1989). La faible différenciation entre *A. alpinum* diploïde et tétraploïde atteste de ce mode polyploïdisation.

Au niveau de la zone de contact, on constate néanmoins une différenciation plus élevée entre les zones tétraploïdes, en comparaison des zones diploïdes. Selon Crawford (1989), la différenciation génétique globale des espèces autogames est relativement élevée entre les populations, alors qu'elle est faible à l'intérieur de celles-ci. Ces données rejoignent nos résultats obtenus pour l'étude des interactions reproductives, où une augmentation de l'autogamie a été déterminée chez les tétraploïdes. En effet, la différenciation génétique entre les échantillons tétraploïdes est supérieure à la différenciation entre les échantillons diploïdes.

3.4.1.2 Distributions alléliques et flux de gènes ⁽²⁾

Les fréquences alléliques de quatre loci présentent une distribution qui pourrait démontrer l'existence de flux de gènes entre diploïdes et tétraploïdes. Les résultats obtenus sont basés sur l'hypothèse de la neutralité des isozymes.

A l'échelle de la zone de contact, la présence de l'allèle ADH1-3 a été déterminée, chez les diploïdes, uniquement dans la zone de mélange, alors qu'elle a été détectée dans la zone pure large, ainsi que dans la zone de mélange des tétraploïdes. Son absence de la zone pure restreinte tétraploïde peut s'expliquer par la petite surface de ce site et son faible effectif. Cette répartition pourrait résulter d'un flux de gènes des tétraploïdes en direction des diploïdes, l'allèle ADH1-3 n'ayant pas encore atteint la zone pure diploïde de la zone de contact.

La distribution de l'allèle LAP1-1 au sein de la zone de contact pourrait indiquer l'existence d'un flux de gènes des diploïdes en direction des tétraploïdes. En effet, cet allèle a été trouvé dans l'échantillon tétraploïde de la zone de mélange, ainsi que dans tous les échantillons diploïdes, à l'exception de celui prélevé dans la zone de mélange. Son absence de l'échantillon diploïde de la zone de mélange pourrait également être expliquée par le faible effectif conjugué à la rareté de l'allèle considéré.

L'allèle LAP2-2, à l'échelle de la zone de contact n'existe que chez les diploïdes, à l'exception de la zone pure large. Cet allèle semble donc caractéristique des diploïdes de la zone de contact. Dans ce cas, le flux de gènes n'aurait pas contribué à la propagation de cet allèle des diploïdes aux tétraploïdes.

⁽²⁾ Puisque certains loci semblent être soumis à la sélection, seuls ceux considérés comme neutres devraient être utilisés dans le calcul du flux de gènes.

Il convient cependant de demeurer prudent quant aux résultats concernant ces trois allèles, puisque dans chaque cas, les intervalles de confiance présentent des valeurs élevées. En effet, il s'agit d'allèles rares (fréquence inférieure à 5% pour ADH 1-3 et LAP1-1) ou peu fréquents (fréquence inférieure à 8.2%, pour LAP2-2).

L'allèle PxA2-2 montre également une distribution intéressante. Sa fréquence est relativement élevée pour l'ensemble des populations tétraploïdes et les échantillons diploïdes de la zone de contact. En revanche, elle est plus faible dans les deux populations pures diploïdes. Contrairement aux exemples précédents, la fréquence des allèles du locus PxA2 est élevée et les intervalles de confiances sont faibles, augmentant la fiabilité de ces résultats. La répartition de l'allèle PxA2-2 pourrait résulter d'un flux de gènes du tétraploïde vers le diploïde, à l'échelle de la zone de contact. Felber (non publié) détermina, par analyse des descendance naturelles, l'existence d'un flux de gènes entre diploïdes et tétraploïdes, qui se produirait soit par formation de diplogamètes, soit par l'intermédiaire de triploïdes. D'autres études ont permis de mettre en évidence un flux de gènes entre différents degrés de polyploïdie par la production de gamètes non réduits, notamment chez *Solanum* (den Nijs et Peloquin, 1977), *Tolmiea* (Soltis et Soltis 1989) et *Dactylis* (Lumaret 1981a, 1988a, Lumaret et Barrentios 1990). En revanche, aucun échange génétique n'a encore pu être mis en évidence in situ, dans le sens tétraploïde - diploïde. Nos résultats soutiennent l'hypothèse de l'existence d'un flux de gènes dans cette direction, qui pourrait se dérouler exclusivement par l'intermédiaire de triploïdes. Chez *A. alpinum*, les flux de gènes bidirectionnels attestent de la dynamique des complexes polyploïdes, tel que Brochmann et al. (1992a) et Menken et al. (1995) l'avaient défini.

La détermination du flux de gènes (N_m) par la méthode des allèles rares (Slatkin 1985) montre, au sein de la zone de contact, que les échanges génétiques sont plus intenses entre les zones tétraploïdes ($N_m=0.0797$) qu'entre les échantillons diploïdes ($N_m=0.0009$). La proximité des diverses zones formant la zone de contact pourrait impliquer un flux de gènes plus important, comme l'étude de la diversité de chaque zone l'avait déjà suggéré. Les diploïdes semblent cependant, présenter une intensité de flux génique plus élevée entre les populations pures et la zone de contact (pour la totalité des diploïdes, $N_m=0.00130$), qu'à l'intérieur même de la zone de contact ($N_m=0.0009$). Cette observation pourrait révéler une différenciation du système de reproduction des deux taxons. Il est également possible que le flux de gènes entre les échantillons de la zone de contact ait été sous-estimé en raison du faible effectif de l'échantillon diploïde de la zone de mélange.

Pour chaque zone étudiée, l'intensité du flux de gènes paraît insuffisante pour empêcher une différenciation substantielle par dérive génétique, puisqu'un nombre de migrants par génération supérieur à 1 est généralement nécessaire pour éviter ce phénomène (Ellstrand 1992, Freiley 1993). Hamrick (1989) reporta des valeurs de flux génétique, calculées à partir de l'indice F_{st} , s'étendant de 0.265 pour les espèces autogames à 5.380 pour les plantes allogames anémophiles. Bien que la méthode de calcul du flux de gène ne soit pas identique, nos résultats peuvent cependant être comparés avec ceux de Hamrick. En effet, selon Slatkin et Barton (1989), la méthode des allèles rares ou celle de F_{st} donne des valeurs de flux de gènes semblables. Le nombre maximum de migrants par génération que nous avons déterminé se révèle donc bien inférieur à 0.265, indiquant que le mode de reproduction serait facultativement autogame. Un faible flux génique ne représente cependant pas un phénomène véritablement atypique: Grant (1980) et Slatkin (1987) indiquent qu'il peut y avoir peu d'échanges génétiques entre des populations, même sur des distances modérées. D'autre part, Barton et Hewitt (1983), Hewitt (1988, 1989) constatent également qu'un flux de gènes réduit peut prévaloir entre des populations parapatriques qui s'hybrident.

Nos résultats doivent cependant être considérés avec prudence, puisque cette méthode de calcul du flux de gène présente l'inconvénient d'être sensible aux erreurs. Il existe en outre un risque relativement important d'identifier un allèle commun comme un allèle rare (Slatkin et Barton 1989).

3.4.2 Ecarts à la loi de Hardy-Weinberg.

Des écarts significatifs à la loi de Hardy-Weinberg, déterminés par la comparaison des génotypes attendus et observés sont relativement rares dans nos observations. Ils sont généralement dus à un excès d'homozygotes, à l'exception de quelques échantillons pour les glutamate-oxaloacétate-transaminases, où un excès d'hétérozygotes a été observé. Toutefois, on note souvent un indice de consanguinité élevé sans avoir observé un écart significatif à la loi de Hardy-Weinberg. Ce paradoxe pourrait résulter de la sensibilité accrue de l'indice de Wright à un excès d'homozygotes, en comparaison du test du χ^2 utilisé dans l'autre méthode. Ce test prend en compte la répartition de toutes les classes génotypiques homozygotes et hétérozygotes. Par conséquent, un excédent d'homozygotes peut être masqué par les autres génotypes, dont la répartition quant à elle, correspondrait davantage à la répartition attendue.

De nombreux auteurs ont déterminés le taux d'hétérozygosité chez des allopolyploïdes (Roose et Gottlieb 1976, Crawford 1989, Krebs et Handcok 1988, Brochmann et Elven 1992) et également chez des autopolyploïdes (Stebbins 1980, Levin 1983, Soltis et Soltis 1989, 1993). Les résultats montrent une plus grande hétérozygosité des tétraploïdes en comparaison des diploïdes. Les auteurs n'ont cependant pas introduit le facteur de correction qui permet de comparer les taux d'hétérozygosité observés des diploïdes et des polyploïdes. Seule Lumaret (1981, 1988a) a effectué cette correction pour les autotétraploïdes de *Dactylis*. Elle constata également une élévation du taux d'hétérozygosité chez le polyploïde. Cette augmentation de l'hétérozygosité chez les autotétraploïdes serait due à leur hérabilité tétrasomique qui leur permet de posséder jusqu'à 4 allèles différents (Soltis et Soltis 1989). Selon les mêmes auteurs, cette propriété confère aux autopolyploïdes une flexibilité biochimique et physiologique plus importante que chez leurs ancêtres diploïdes. *Anthoxanthum alpinum* tétraploïde ne semble cependant pas bénéficier de ces avantages, puisque le taux d'hétérozygosité de ce cytotype est inférieur à celui du diploïde. Purdy et Bayer (1995), chez *Deschampsia*, déterminèrent également une diminution de l'hétérozygosité chez un autotétraploïde endémique d'un petit territoire, par rapport à son progéniteur diploïde. Un taux élevé d'autogamie (Loveless et Hamrick 1984, Soltis et Soltis 1989), une forte consanguinité, une reproduction végétative importante (Soltis et Soltis 1989), une population de progéniteurs potentiels réduite (taille de voisinage réduite), (Richard 1986), ainsi que la division de la population (Walhund, 1928) représentent des facteurs susceptibles de réduire l'hétérozygosité d'une espèce. Dans notre cas, nous pouvons exclure les effets de la reproduction végétative, puisqu'*Anthoxanthum alpinum* ne possède pas ce type de reproduction.

Alors que la comparaison des taux d'hétérozygosité révèle des valeurs plus faibles pour les tétraploïdes que pour les diploïdes, celle de la diversité allélique montre des valeurs plus élevées pour les polyploïdes. Par conséquent, les allèles propres aux tétraploïdes, s'ils augmentent dans une certaine mesure le nombre moyen d'allèles par locus, ne contribuent pas à augmenter globalement l'hétérozygosité.

La consanguinité est plus élevée chez les tétraploïdes, en comparaison des diploïdes. Chez ces derniers, c'est au niveau de la zone pure large que l'indice de fixation est le plus bas. Pour les autres échantillons, les indices de Wright révèlent donc l'existence d'une certaine consanguinité, qui n'atteint cependant jamais les niveaux observés pour les zones tétraploïdes.

Une consanguinité élevée peut résulter de la division de la population (effet Wahlund), de la reproduction entre individus apparentés ou de l'autogamie. La forte densité des échantillons tétraploïdes de la zone de contact (cf tableau LVI) pourrait favoriser la reproduction "intra-

familiale" (Ellstrand et al. 1978) et expliquer, de ce fait, l'augmentation de la consanguinité chez le polyploïde de la zone d'hybridation. En outre, les taux d'allogamie calculés à partir de F démontreraient que les tétraploïdes seraient plus autogames que les diploïdes. Cette hypothèse est en accord avec les résultats des interactions reproductives.

Malgré l'hypothèse d'un taux d'autogamie plus élevé chez les tétraploïdes, un flux de gènes important a été déterminé pour ce taxon, dans la zone de contact. Ce paradoxe pourrait être expliqué par la méthode de calcul des échanges génétiques, basée sur les allèles personnels. Au niveau de la zone de contact, l'apparition d'allèles spécifiques peut résulter de mutations au niveau des individus introgressés qui tendent à présenter une élévation de la mutagenèse (Rieseberg et Ellstrand 1993). Ces mutations ne seraient généralement pas conservées chez les diploïdes, alors qu'elles seraient maintenues chez les tétraploïdes, grâce à leur capacité de masquer les allèles délétères. La présence de trois allèles rares, spécifiques aux tétraploïdes (GOT2-8, PxA1-3 et SOD2-3) et l'absence de tels allèles chez les diploïdes corroborent cette hypothèse.

3.4.2 Distances génétiques

La neutralité des isozymes a fait l'objet de nombreux débats. L'action de la sélection sur certains d'entre eux a été démontrée par l'étude de l'hétérozygosity des systèmes enzymatiques ou par l'analyse des corrélations entre les fréquences alléliques et les variables environnementales: Chez le dactyle, Tomekpe et Lumaret (1991) ont déterminé une augmentation du nombre de panicules avec le taux d'hétérozygosity à un locus des glutamate-oxaloacétate-transaminases et des peroxydases. Le taux d'hétérozygosity de ce dernier locus montre également une corrélation positive avec le poids en feuilles. Bergmann (1978) mit en évidence une relation entre les fréquences alléliques des acides phosphatases de *Picea abies* et un gradient altitudinal et latitudinal. Chez *Abies alba*, Bergmann et Gregorius (1993) relevèrent l'existence d'une corrélation positive entre un gradient latitudinal et la thermostabilité de deux isozymes appartenant au système des isocitrates déshydrogénases. Chez *Anthoxanthum alpinum*, Felber et al (en prép.), Gui-Fang et al. (en prép.) établirent également une corrélation significative entre un gradient altitudinal et trois allèles appartenant respectivement aux systèmes des glutamate-oxaloacétate-transaminases, des malate déshydrogénases et des peroxydases.

Toutefois, la majorité des isozymes seraient neutres (Barton et Hewitt 1989). Harrison (1990) le démontre en comparant les données morphologiques aux isozymes: Quand une

introgression différentielle est observée, les allèles dont les loci codent pour des protéines solubles tendent à introgresser plus que les caractères morphologiques, suggérant ainsi qu'une faible sélection agit sur les isozymes.

Le même ordre de grandeur de toutes les distances génétiques moyennes, ainsi que la forme du dendrogramme impliquant la totalité des loci (cf figure 84a) suggèrent que, dans notre cas également, les loci étudiés sont en prédominance neutres. En effet en cas de sélection, les gènes sélectionnés diffuseraient rapidement dans les dèmes, pour lesquels ils sont avantageux (Barton et Hewitt 1985). En revanche, si la pression de sélection diffère entre deux dèmes, la barrière au flux de gènes serait renforcée provoquant de brusques variations des fréquences alléliques (Barton et al. 1993). Par conséquent dans le cas où les loci subissent une pression sélective, certains dèmes seraient génétiquement très proches, alors que les distances entre les autres zones seraient très importantes. Nous obtiendrions alors un dendrogramme du type de la figure 84b ou c.

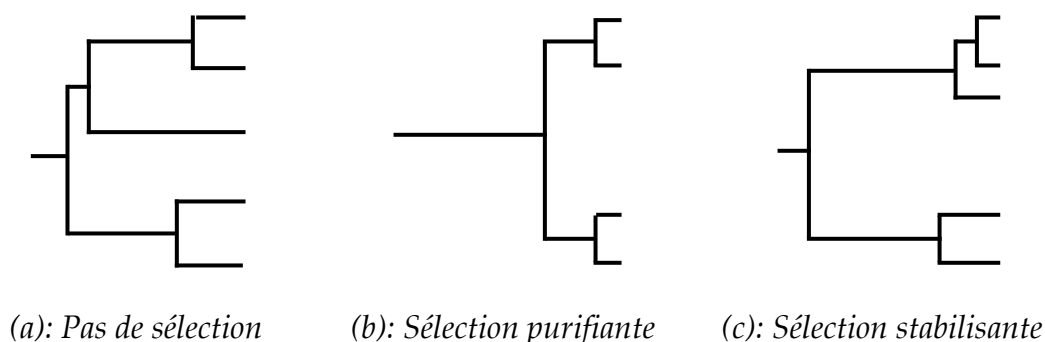


FIGURE 84: Dendrogrammes réalisés selon une simulation du modèle des allèles infinis de l'évolution moléculaire (avec une taille de la population effective N_e de 10 et un taux de mutation μ de 0.01). (a) Neutralité stricte, (b) Sélection purifiante (mutations adaptatives, dans ce cas la moitié des mutations ont une vigueur de 0.5). (c) Sélection stabilisante (avantage lié à l'hétérozygosity) Selon Hartl et Clark (1989, p. 380-381).

Le dendrogramme réalisé sur la totalité des loci présente des groupements qui correspondent à la distribution géographique des populations pures par rapport à la zone de contact, si on exclut les zones pures restreintes. Ce résultat concorde avec la théorie neutraliste qui suppose l'existence d'une corrélation positive entre les distances génétiques et le temps de divergence (Randi et al 1991, Skibinski et al 1993). A l'échelle de la zone de contact, les groupements ne correspondent cependant généralement pas à la répartition géographique des échantillons. Des facteurs comme la consanguinité et les variations du taux d'autogamie peuvent différencier les

échantillons sur les dendrogrammes, indépendamment de leur position réelle les uns par rapport aux autres.

Les dendrogrammes réalisés sur chaque loci montrent également une structure concordante avec la théorie neutraliste. Néanmoins, les dendrogrammes obtenus pour PxC1 et ADH, pourraient suggérer l'existence d'une pression sélective sur ces loci: Dans les deux cas, on observe deux groupes distincts, génétiquement assez éloignés, composés d'échantillons, eux-mêmes séparés par des distances génétiques faibles. Cette hypothèse doit cependant n'être considérée qu'avec une extrême prudence, puisque ces dendrogrammes sont construits sur la base de distance génétiques peu élevées. D'autre part pour l'ADH, la séparation des divers groupes est basée sur des allèles rares présentant des fréquences faibles. L'hypothèse d'une sélection agissant sur ces loci sera confirmée ou infirmée par l'analyse des résultats des autocorrélations spatiales et des régressions.

La théorie neutraliste n'implique pas que les échantillons ne se différencient pas. Leur différenciation intervient par dérive génétique et migration (Cabe et Alstad 1994). Selon Barton et Hewitt (1985), la probabilité de fixation des allèles neutres par dérive génétique est inversement proportionnelle à la taille de la population. Les allèles neutres ont une vitesse de diffusion relativement faible, car une mutation qui n'a pas d'effet sur la vigueur a peu de chance d'établissement. A l'opposé, les allèles avantageux montrent une dispersion plus rapide (Barton 1979), qui se trouve cependant limitée par la diffusion des organismes. Ces caractéristiques pourraient expliquer la faible diffusion, au sein de la zone de contact des allèles ADH1-3, LAP1-1 et LAP2-2, ainsi que la forte dispersion de l'allèle PxA2-2 qui serait sélectivement avantageux, confirmant qu'une pression sélective s'exercerait effectivement sur les peroxydases.

Selon la figure 85 le taux de polymorphisme situé entre 0.38 et 0.42 nous permet de déduire θ (θ représente l'indice de mutation pour une population d'un effectif donné). Celui-ci se situe à un peu moins de 0.3, dans l'intervalle correspondant à la proportion de gènes monomorphes déterminés pour la majorité des organismes.

θ nous permet également de déterminer approximativement le taux d'hétérozygosité moyen à l'équilibre, selon la formule suivante:

$$\text{HETEROZYGOSITE MOYENNE} = \theta / (1 + \theta)$$

Il équivaut à 0.23 environ. Les taux d'hétérozygosité observés correspondent relativement bien à cette valeur.

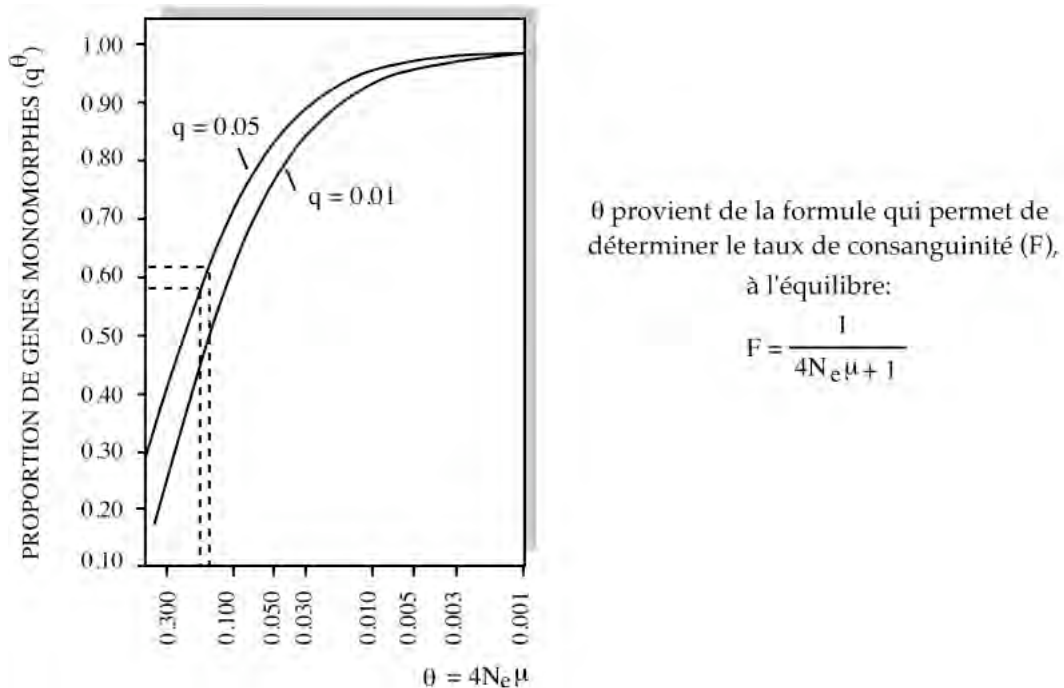


FIGURE 85 : Proportion approximative de gènes monomorphes en supposant un taux de mutation neutre μ . Un gène est considéré monomorphe si l'allèle le plus commun a une fréquence supérieure à $1-q$, où généralement $q=0.01$ ou 0.05 . Avec N_e = Nb effectif d'individus dans la population et μ = taux de mutation neutre (d'après Hartl et Clark 1989, p253).

3.4.4 Structure phénotypique.

3.4.4.1 Autocorrélation spatiale.

L'autocorrélation spatiale permet de mettre en évidence les modes de variations génétiques. Dans certaines conditions cette méthode peut permettre d'inférer les causes évolutives des modèles spatiaux (Slatkin et Arter 1991). La plupart des structures de populations sont susceptibles de produire une autocorrélation plus importante sur de courtes distances que sur des grandes (Merzeau et al, 1994). Selon Bradshaw (1972) et Hedrick et al (1976), les modèles spatiaux et génétiques sont souvent supposés résulter d'hétérogénéité environnementales et de pressions sélectives différentielles. En effet, la sélection altère les fréquences génétiques et génotypiques, agit de concert avec la migration, la dispersion, ainsi qu'avec d'autres processus générant une structure génétique (Slatkin 1973). Une

différenciation génétique peut donc résulter soit d'une sélection diversifiée dans un environnement hétérogène ou d'un flux de gènes limités (Merzeau et al, 1994). Puisque le flux de gènes potentiel dépend largement du système de reproduction, le taux d'autogamie représente un facteur essentiel de la structure génétique (Levin et Kerster 1974).

Si PxC1 est soumis à l'action de la sélection, comme nous l'avons suggéré dans l'analyse des distances génétiques, les autocorrélgrammes devraient révéler une structure génétique pour ce loci.

Malgré l'existence d'autogamie dans toutes les zones, seule la population tétraploïde de la Dent-de-Lys présente une structuration spatiale significative, lorsque l'ensemble des loci est considéré. Ce phénomène ne devrait cependant pas provenir de la consanguinité de l'échantillon, puisque ce paramètre ne présente pas de particularités par rapport aux autres échantillons. En revanche, cette structuration spatiale pourrait refléter l'hétérogénéité environnementale de la zone étudiée et expliquerait donc la corrélation négative relevée à une distance d'environ 6m: En effet, la partie montrant la densité la plus élevée (entre 1 et -1m en abscisse, cf figure 20) présentait de gros blocs de pierres recouverts d'un sol superficiel, alors que le reste de la surface en était exempte. Cette hétérogénéité pourrait limiter le flux de gènes par les effets locaux de la pression de sélection qui maintient la différenciation entre les deux parties de la population. Le fait qu'aucun locus considéré individuellement ne montre une autocorrélation significative ne favorise pas notre hypothèse. Il est cependant possible que seul l'effet additionné de la sélection sur chacun de ces loci produise une structuration spatiale significative. Une telle autocorrélation spatiale a rarement été mise en évidence (Maki et Masuda, 1994 Merzeau et al, 1994), même pour les espèces autogames ou à reproduction mixte (Van Dijk et al. 1988, Schoen et Lotta 1989).

Pour les autres zones, aucune autocorrélation significative n'a été mise en évidence, lorsque la totalité des loci était considérée. La surface de prélèvement y était probablement assez homogène et le flux de gènes était suffisant pour prévenir une différenciation génétique globale. En revanche, certains loci présentaient des structures spatiales dans quelques échantillons Il s'agit des loci AcPH3 dans un cas, EM1 par trois fois, PxC2 par trois fois et PxC4 pour deux échantillons.

Pour ces loci, trois autocorrélations sont positives chez les diploïdes de la zone de mélange, deux le sont chez les tétraploïdes de la zone pure restreinte de la zone de contact, alors qu'une seule autocorrélation significative est relevée dans la zone de mélange tétraploïde, au Rochers de Naye, ainsi qu'au Moléson. Les distances, pour lesquelles des autocorrélations spatiales

significatives ont été observées, varient de 1 à 9m. Deux autocorrélations négatives ont été déterminées: la première concerne le locus PxC2 des diploïdes de la zone de contact (à 5 et 7.5 m), la seconde se rapporte au locus AcPH3 des tétraploïdes de la zone pure (à 3m).

Ainsi, la moitié des autocorrélations significatives ont été observées dans la zone de mélange, où elles résultent de la structure complexe de son environnement. Maillefer (1994) a montré que cette zone était constituée d'une mosaïque d'environnements à sols profonds et à sols superficiels. Une sélection différentielle des taxons en fonction de ces deux milieux pourrait créer une autocorrélation positive, en fonction de la périodicité du même habitat, ou une autocorrélation négative, en fonction de leur distance moyenne. Les distances des autocorrélations significatives dans la zone de mélange varient, suggérant que l'action de la sélection dépend du locus. Il est intéressant de noter que d'autres observations suggèrent que les peroxydases (Tomekpe et Lumaret 1991, Felber, en prép., Gui-Fang, en prép.) et les phosphatases acides (Bergmann 1978) sont soumis à l'action de la sélection.

Un autre facteur pouvant créer une autocorrélation significative est une forte consanguinité résultant d'une densité élevée. Ce facteur aurait pu jouer un rôle pour la zone pure tétraploïde de la zone de contact.

3.4.3.2 Analyse canonique des correspondances.

Selon l'analyse canonique des correspondances, aucun allèle n'est véritablement particulier à une sous-population. Seule l'analyse des groupements centroïdes montre que les allèles rares peuvent caractériser les échantillons. La répartition de celles-ci ne correspond pas à leur proximité géographique, rejoignant ainsi le résultat déterminé par l'analyse du dendrogramme sur la totalité des loci.

3.4.5. Influence de l'hétérozygosity et de la diversité génétique sur diverses variables liées à la vigueur⁽³⁾

Les régressions déterminées pour le locus GOT2 entre l'hétérozygosity et les trois variables liées à la vigueur démontre que ce locus est soumis à une pression sélective, aussi bien à l'échelle de la zone de contact que des populations pures.

⁽³⁾ cf note de bas de page p76

A l'échelle de la zone de contact, les régressions significatives concernent le taux de caryopses bien formé et la fertilité.

Pour les populations pures, les deux régressions significatives pour le locus GOT2 présentent des corrélations inverses. En effet, la régression entre l'hétérozygosity et l'effort reproductif est négative, alors que celle avec la fertilité est positive. On remarquera que les autres corrélations significatives qui se rapportent à l'effort reproductif, concernent les populations pures et sont également toutes négatives: Les loci impliqués sont PxC1 et PxA2, pour les régressions avec l'hétérozygosity, et GOT1 pour celles réalisées avec la diversité allélique. Pour les deux loci des peroxydases, c'est en fait l'ensemble des échantillons qui tend à montrer une diminution de l'effort reproductif avec l'élévation de l'hétérozygosity. Pour GOT2, l'ensemble des tétraploïdes montrent une régression positive significative, alors que la diversité du locus GOT1 se corrèle négativement avec l'effort reproductif pour l'ensemble des tétraploïdes et l'ensemble des échantillons. Le fait que PxC1 présente une régression significative avec un caractère tel que l'effort reproductif, confirme que ce locus subirait effectivement une pression sélective, comme nous l'avons suggéré au cours de l'analyse des distances génétiques et des autocorrélations

Les autres corrélations concernant la diversité allélique impliquent le locus EM1: Pour la zone de contact, le taux de caryopses bien formé et la fertilité augmentent avec la diversité à ce locus. L'ensemble des échantillons, ainsi que les tétraploïdes montrent également une corrélation significative entre la diversité au locus EM1 et la fertilité.

Les régressions se rapportant à l'effort reproductif ne concernent jamais uniquement la zone de contact ou les populations pures. Dans la plupart des cas, à l'exception du locus GOT2, on a également observé une corrélation pour l'ensemble des échantillons. Cela signifie que l'effort reproductif de tous les échantillons tend à diminuer lors d'une augmentation de l'hétérozygosity ou de la diversité des loci soumis à la sélection.

Seules les corrélations entre l'hétérozygosity du locus GOT2 et les deux autres variables (le taux de caryopses bien formés et la fertilité), ainsi que les corrélations entre la diversité allélique de EM1 et le taux de caryopses bien formé ne montrent un effet significatif qu'à l'échelle de la zone de contact ou des populations pures. En outre, comme les probabilités obtenues indiquent que les régressions sont moins significatives pour le locus EM1 que pour le locus GOT2 et que ce dernier présente un plus grand nombre de corrélations significatives, les régressions concernant GOT2 semblent beaucoup plus fiables que les autres. Par conséquent, afin de mettre en évidence une réaction particulière de la zone de contact et/ou

des populations pures vis à vis du taux de caryopses bien formé et de la fertilité, nous analyserons plus en détail les résultats des régressions obtenues pour ce locus.

La régression entre la fertilité et l'hétérozygosity pour le locus GOT2 est particulièrement intéressante. A l'échelle de la zone de contact, la corrélation négative traduit l'effet de la dépression d'hybridité sur la vigueur des individus. Le fait que la fertilité offre des valeurs moyennes plus basses dans la zone de contact que dans les populations pures corrobore ce résultat. Selon Barton et Hewitt (1985) et Hewitt (1989), le phénomène de la dépression d'hybridité est fréquent dans les zones de d'hybridation, en raison des désavantages liés aux hétérozygotes structuraux ou aux recombinants. La diminution de la vigueur dans une zone de contact peut résulter d'un comportement reproductif différent des deux taxons, ainsi que des irrégularités dans la méiose ou des problèmes de développement (souvent dans l'embryogenèse) au niveau des génotypes recombinants (Harrison 1990). Les désavantages liés à la dépression d'hybridité provoquent des transitions (clines) abruptes pour les gènes concernés et agissent, pour d'autres loci, comme barrière au flux de gènes (Barton et Hewitt 1983, Barton 1986). Cette barrière peut être complète lorsque les hybrides sont stériles, nulle quand aucune des différences génétiques ne montre un désavantage lié à l'hétérozygosity ou présenter un stade intermédiaire entre ces deux extrêmes. La réduction de l'efficacité reproductrice des hétérozygotes et des génotypes hybrides serait compensée par le flux de gènes dû à l'arrivée dans la zone de mélange de diaspoires provenant des zones pures. La diminution de la vigueur des hétérozygotes suggère, selon Barton et Hewitt (1985), que la zone de contact est secondaire.

En revanche, la corrélation positive entre l'hétérozygosity et la fertilité dans les populations pures pourrait indiquer un phénomène d'hétérosis. Les résultats enregistrés au niveau des populations pures rejoignent ceux de Krebs et Harcock (1989) qui remarquèrent une faible fertilité en réponse à la consanguinité pour la plupart des autopolyploïdes. En outre, Tomekpe et al. (1982) observèrent également un phénomène d'hétérosis chez le *Dactyle* par des corrélations positives entre les loci GOT1 et Px1 et la capacité des plantes à survivre et à se reproduire dans des conditions naturelles. Chez cette même espèce, un effet positif de l'hétérozygosity a également été observé sur des caractères végétatifs tels la production de feuilles et de graines (Tomekpe et Lumaret 1991). Selon Mitton et Grant (1984), le phénomène d'hétérosis s'accentuerait dans un environnement fluctuant. En outre, l'effet de l'hétérosis ne pourrait être mis en évidence que dans des populations présentant une hétérozygosity en-dessous de la moyenne (Strauss et Libby, 1989). Ce phénomène correspond à la situation des populations pures tétraploïdes, qui montrent un taux d'homozygosity relativement important. De nombreux auteurs, tels White (1978) et Stebbins (1985) attribuent

les succès des allopolyploïdes à l'effet adaptatif positif de l'hétérosis. Le fait que les autopolyploïdes présentent également cette caractéristique démontre qu'ils possèdent également un important potentiel adaptatif.

3.4.6 Corrélation entre l'hétérozygosity et le taux d'inhibition en autogamie.

La régression positive entre l'hétérozygosity et le taux d'inhibition en autogamie dans la zone pure diploïde de la zone de contact démontre que le système reproductif tend à être conservé dans les diverses lignées génétiques. En effet, nos résultats indiquent qu'une plante offrant une homozygosity élevée, pouvant résulter d'une fécondation autogame, tendra elle-même, à ne pas présenter d'inhibition à l'autofécondation. Cet effet existe également, lorsqu'on considère l'ensemble des sites étudiés.

3.4.7 Corrélation entre la densité et l'indice de fixation F.

Ellstrand et al. (1978) déterminèrent chez *Helianthus annuus* une diminution de la consanguinité pour les populations denses en comparaisons des populations à densité plus faible. En revanche chez *A. alpinum*, la consanguinité augmente avec la densité, pour le locus GOT1. L'étude des interactions reproductives n'avait cependant pas mis en évidence de régression significative entre la densité et le taux d'inhibition en autogamie. Nos résultats démontrent donc que l'augmentation de la consanguinité ne résulte pas exclusivement de l'élévation du taux de reproduction autogame. La corrélation positive relevée entre la densité et la consanguinité peut résulter de la réduction du nombre de progéniteurs potentiels (taille génotypique du voisinage), due à une faible dispersion des grains de pollens et des graines dans les populations denses (Ducousso et al., 1990), conduisant à une reproduction à prédominance intra-familiale. Ce phénomène pourrait conduire, tout comme l'autogamie, à une organisation spatiale des populations, et même à leur différenciation génétique.

3.5 CONCLUSION

La structure génétique très semblable des deux taxons diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* nous a permis de confirmer l'origine autopolyploïde du taxon tétraploïde.

Chez *A. alpinum*, comme chez d'autres espèces, les tétraploïdes présentent plus d'allèles que les diploïdes. L'ampleur de cette augmentation est cependant bien inférieure à celle enregistrée chez d'autres tétraploïdes.

La comparaison du nombre moyen d'allèles par locus avec les données bibliographiques, l'analyse de la diversité génétique, et celle de l'indice de fixation indiquent que les deux taxons présentent une structure génétique correspondant à une reproduction facultativement autogame. L'autogamie semble cependant être plus fréquente chez les individus tétraploïdes que chez les diploïdes. Cela permet d'expliquer le taux de consanguinité important.

L'augmentation du taux de reproduction autogame chez les tétraploïdes entraîne plusieurs conséquences remarquables:

- la diminution du taux d'hétérozygosité chez les tétraploïdes par rapport au diploïdes. Ce résultat contredit les observations de nombreux auteurs, qui constatèrent un taux d'hétérozygosité plus élevé chez les polyploïdes. Néanmoins, un article indique une tendance similaire pour un taxon tétraploïde, endémique à un territoire limité, de *Deschampsia*.
- un taux de consanguinité plus important pour le taxon polyploïde conduisant à une plus grande différenciation des zones tétraploïdes en comparaison des zones diploïdes.
- une autocorrélation spatiale pour l'ensemble des loci de la population de la Dent-de-Lys. Elle est probablement favorisée par une hétérogénéité environnementale. Une telle structure spatiale a rarement été observée.

Nous avons également pu montrer que la plupart des enzymes étaient sélectivement neutres, à l'exception des glutamate-oxaloacétate-transaminases, des peroxydases et, éventuellement, de l'enzyme malique.

Les fréquences des allèles ADH1-3 et PxA2-2, soutiennent l'hypothèse d'un flux de gènes dans le sens tétraploïde - diploïde. Des échanges géniques dans cette direction ont rarement pu être mis en évidence. D'autre part, les mesures globales du flux de gènes entre les différents dèmes, basées sur les allèles rares, montrent que l'intensité n'est pas suffisante pour compenser une différenciation génétique.

Des régressions réalisées entre l'hétérozygosity et différentes variables exprimant la vigueur ont permis de mettre en évidence un effet de la dépression d'hybridité dans la zone de contact. Ce résultat montre que cette zone de contact est secondaire et qu'elle répond aux critères d'une zone de tension. En outre, pour les populations pures nous avons pu démontrer l'effet de l'hétérosis pour la fertilité.

En tenant compte des résultats obtenus dans le chapitre consacré aux interactions reproductives, les données basées sur la structure génétique nous permettront de déterminer la nature de la zone de contact, ainsi que sa dynamique. La synthèse des résultats figure dans le chapitre suivant, intitulé "discussion générale".

Chapitre 4:

DISCUSSION GENERALE

4.1 CONSIDERATIONS GENERALES

Les résultats obtenus par l'étude des interactions reproductives coïncident en grande partie avec ceux se rapportant à la structure génétique. En effet, nous avons déterminé grâce au taux de consanguinité (cf tableau XLVII) que les deux taxons présentaient un système de reproduction associant auto- et allogamie. Dans le chapitre 2, nous avons déterminé une diminution de la barrière prézygotique à l'autogamie dans la population des Rochers de Naye et dans la zone tétraploïde pure, alors que la situation est inverse pour la population tétraploïde de la Dent-de-Lys et les échantillons diploïdes. Le taux d'autogamie est assez important pour influencer notablement l'homozygosité des différents échantillons. Cela montre que l'élévation du taux de consanguinité constatée chez les tétraploïdes, résulte en grande partie de l'augmentation de l'autogamie. La population de la Dent-de-Lys représente néanmoins une exception à cette règle.

Nos résultats montrent donc clairement que les tétraploïdes ont un taux d'autogamie plus élevé que les diploïdes. Une telle altération du système d'auto-incompatibilité prézygotique a rarement été observée chez les tétraploïdes à l'exception de quelques cas, comme par exemple chez *Trifolium hybridum* (Brewbaker 1958).

4.2 LE CAS PARTICULIER DE LA DENT-DE-LYS

La population de la Dent-de-Lys présente plusieurs particularités remarquables:

-Nous avons pu montrer que les individus de cette population avaient un taux d'autogamie comparable à celui des diploïdes. Ce phénomène résulterait d'une diploïdisation par mutations ou délétions des loci dédoublés S et Z qui sont responsables du système d'auto-incompatibilité prézygotique.

-Malgré le renforcement du système d'auto-incompatibilité, le taux d'allogamie estimé à partir de l'indice de fixation, n'atteint pas une valeur supérieure pour la population de la Dent-de-Lys, en comparaison des autres zones tétraploïdes. Par conséquent à l'opposé des autres échantillons, le taux de consanguinité dans la population de la Dent-de-Lys résulterait principalement de l'organisation spatiale de la population due à une forte hétérogénéité environnementale. En effet, la surface échantillonnée est divisée en deux parties distinctes: la majeure partie offre un sol profond, alors qu'une bande étroite située sur la marge ouest, comprise entre 100cm et -100cm (cf figure 20) présente de gros blocs de pierres et un sol superficiel. C'est dans cette dernière partie que la densité des individus est la plus importante.

-Cette population est la seule à présenter une autocorrélation spatiale pour l'ensemble des loci. Cette caractéristique reflète probablement aussi l'hétérogénéité environnementale qui se traduit par une sélection disruptive.

4.3 NATURE DE LA ZONE D'HYBRIDATION

4.3.1 Mécanismes reproductifs

La zone d'hybridation met en présence deux taxons, respectivement diploïde et tétraploïde, d'*Anthoxanthum alpinum*, dont le mode de reproduction est facultativement autogame: le taxon diploïde présente une barrière prézygotique à l'auto-incompatibilité qui n'est pas absolue, mais qui semble cependant plus efficace que chez les tétraploïdes. Il est probable que l'élévation du taux de reproduction autogame des tétraploïdes soit survenue dès la formation des premiers individus polyploïdes, car l'affaiblissement du mécanisme d'auto-incompatibilité est une conséquence directe de la polyploïdisation. Une combinaison des mécanismes de recombinaison génétique et de stabilisation des génotypes adaptés, grâce à un système reproductif facultativement autogame, peut représenter un comportement évolutif stable chez les polyploïdes (Brochmann et Elven 1992). Cette hypothèse expliquerait le succès

d'Anthoxanthum alpinum tétraploïde, malgré un système reproductif partiellement autogame qui diminue son taux d'hétérozygosity.

Le système d'incompatibilité inter-taxon est régi non pas par une barrière prézygotique mais par une barrière postzygotique.

4.3.2 Modes d'introgression

L'étude enzymatique a permis de constater que la diminution du nombre des manifestations d'auto-incompatibilité chez les tétraploïdes entraîne une réduction de l'hétérozygosity par rapport aux diploïdes. Malgré l'élévation du taux de consanguinité qui en résulte, nous avons déterminé, à l'échelle de la zone de contact, un flux de gènes plus intense entre les échantillons tétraploïdes qu'entre les échantillons diploïdes. Cette contradiction entre le taux de consanguinité et le flux de gènes peut s'expliquer par la méthode de calcul des échanges génétiques, qui est basée sur les allèles caractéristiques des tétraploïdes (Slatkin 1985): Le maintien de ces allèles, responsables de l'augmentation de la diversité génétique des tétraploïdes, est en effet favorisé par la capacité des polyploïdes à masquer les allèles délétères.

La majorité des échanges génétiques entre diploïdes se produit entre les populations et non pas entre les divers échantillons constituant la zone de contact. Ce phénomène traduit la faible différenciation génétique des populations et démontre que les populations végétales isolées, même distantes de quelques kilomètres, ne sont pas génétiquement isolées (Ellstrand 1992).

Le mécanisme d'incompatibilité postzygotique tend à favoriser les hybridations dans le sens diploïde - tétraploïde. En effet, le non respect du rapport 2:1 des génomes paternel et maternel de l'albumen, peut parfois être éliminé à condition que la plante mère diploïde produise un ovule non réduit et que le microgamétophyte provienne d'un individu tétraploïde. Néanmoins, bien que le flux de gènes semble se dérouler préférentiellement du diploïde vers le tétraploïde, nous avons également pu mettre en évidence des introgressions dans le sens tétraploïde - diploïde. Ainsi, notre étude de la structure génétique a permis de vérifier l'existence du mode d'introgression bidirectionnelle cité par Felber (à l'impression). En effet, l'auteur indique les possibilités d'échanges génétiques suivants (cf. figure 86).

- Introgression bidirectionnelle par formation de triploïde: Dans le cas des autopolyploïdes, les triploïdes peuvent être aussi vigoureux que les tétraploïdes. La fertilité des triploïdes est

cependant plus faible que celle des diploïdes et des tétraploïdes, mais elle est rarement nulle (Bretagnolle et Thompson 1995). Dans le cas d'*Anthoxanthum alpinum* triploïde, Felber (à l'impression) a déterminé que dans la zone de contact, 6% des individus étaient triploïdes, alors que dans l'ensemble des populations pures ce pourcentage s'élevait seulement à 0.7%. En outre, il a trouvé chez les triploïdes un nombre moyen de caryopses bien formés de 2.8. Pour les diploïdes et les tétraploïdes, le nombre de caryopses bien formés atteint respectivement 11.05 et à 9.32.

- Introgression unidirectionnelle, du diploïde vers le tétraploïde par fusion de diplogamètes. La formation des polyploïdes s'effectue par ce mécanisme. La polyploïdisation résultant de la fusion de gamètes non réduits représente un phénomène qui a déjà été décrit précédemment, notamment par Lewis (1967) Harlan et de Wet (1975) et Borrill (1977). Selon Soltis et Soltis (1993), la polyploïdisation se produit de manière récurrente, à de grandes fréquences dans de nombreuses espèces, durant une courte période et sur de petites aires géographiques. La récurrence fréquente de la polyploïdisation comporte d'importantes conséquences évolutives. Ce processus, conjugué au flux de gènes par l'intermédiaire de triploïdes, participe en effet à l'enrichissement génétique du polyploïde.

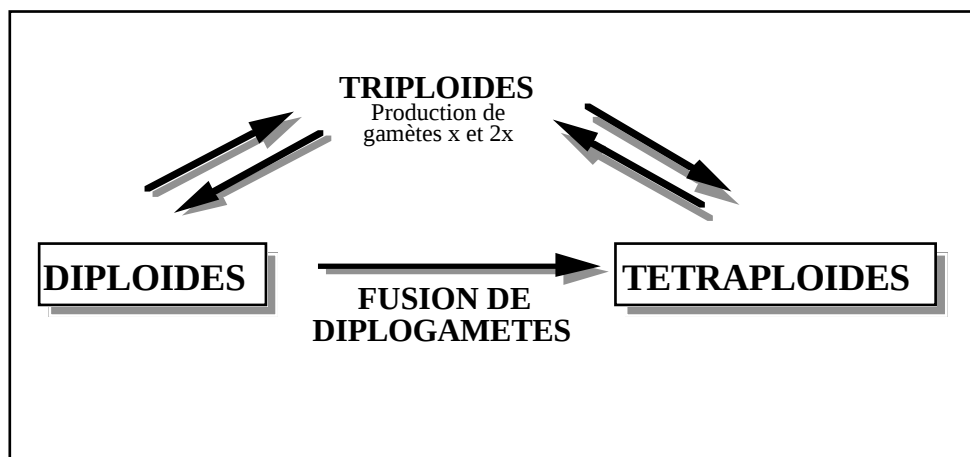


FIGURE 86: Modes introgressifs entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde.

4.3.3 Dynamique de la zone de contact

En appliquant le principe de l'exclusion du cytotype minoritaire (Levin 1975), un individu, croissant isolément dans une zone occupée en majorité par des plantes d'un autre taxon, sera rapidement éliminé. Dans la zone de mélange entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde, les diploïdes sont largement minoritaires et peuvent être isolés dans une masse d'individus tétraploïdes qui produisent du pollen diploïde. Dans une telle situation, le diploïde ne devrait produire que peu de caryopses diploïdes viables (Bretagnolle et Thompson 1995). Cette hypothèse conduirait, par conséquent, à un déplacement de la zone de contact en faveur du cytotype tétraploïde. Cependant, la zone d'hybridation semble stable et les diploïdes de la zone de mélange, bien que minoritaires, ne sont pas éliminés. En réalité dans la zone de mélange, le principe de l'exclusion du cytotype minoritaire est contrecarré par divers facteurs.

4.3.3.1 Différenciation spatiale

A l'échelle de la zone de contact, la dépression d'hybridité a été démontrée par des régressions réalisées entre le taux d'hétérozygosity au locus GOT2 et deux variables associées à la vigueur des plantes. Cet effet d'hybridité indique que la zone de contact correspond à une zone de tension. Ce type de zone tend à migrer vers le point où les deux taxons présentent une vigueur équivalente (Barton et Hewitt 1985). En outre, Barton (1980) a établi que ces zones étaient stabilisées par des gradients de densité locaux. Une réduction de densité au centre de la zone peut résulter d'une diminution de la vigueur et constituer ainsi une barrière supplémentaire au flux de gènes ("hybrid sink effect", Barton 1980). Les gènes migrent à l'intérieur de cette zone de faible densité, pour être éliminés en son centre par l'intermédiaire d'individus mal adaptés. Cet effet ne sera significatif que si la taille de la population est sensible à la vigueur des plantes, en cas de forte pression sélective (Wallace 1975). Au niveau de notre zone de contact, le dôme dont la densité est moindre n'est pas la zone de mélange, mais la zone diploïde pure. Par conséquent un autre mécanisme doit contribuer à la stabilisation de la zone de contact.

La dépression d'hybridité déterminée grâce à la baisse de vigueur des hétérozygotes montre également que la zone d'hybridation est de type secondaire.

4.3.3.2 Différenciation écologique

Felber-Girard et al. (soumis) ont mis en évidence une différenciation écologique des habitats entre diploïdes et tétraploïdes. Cette caractéristique a pour conséquence de stabiliser la zone de contact en limitant considérablement les effets de l'introgession réciproque et en

favorisant le maintien de la différenciation entre les deux taxons (Glaszmann et al. 1982). En effet, si les espèces parentales sont différenciées écologiquement, leurs hybrides ne pourront croître et se reproduire qu'en de rares microsites intermédiaires (Anderson 1948) ou sur un site présentant une structure en mosaïque (Harrison 1990). La zone de mélange, qui présente une alternance de sols profonds et superficiels (Maillefer 1994) correspond à ce type de sites en mosaïque. Selon Hewitt (1989), beaucoup de zones de contact sont déterminées par des gradients environnementaux. Cependant dans la plupart des cas, le facteur environnemental ne représente pas le seul paramètre qui intervient dans le maintien de la zone.

La sélection disruptive due à la différenciation de niches écologiques représente un mécanisme diminuant les échanges génétiques (Barton et Hewitt 1985, Spirito 1990).

4.3.3.3 Barrières au flux de gènes

L'effet de l'hybridité constaté dans la zone de contact, ainsi que l'augmentation du taux de reproduction autogame chez les tétraploïdes représentent des facteurs agissant comme barrière au flux de gènes entre les deux taxons. Un décalage phénologique entre les deux taxons contribue également à diminuer les possibilités d'hybridation. En effet, Felber (à l'impression) détermina que les tétraploïdes, appartenant à la partie de la zone de contact que nous avons étudiée, fleurissaient antérieurement aux diploïdes. Un phénomène identique a été montré par Lumaret (1988a), Lumaret et Barrentios (1990) chez le *Dactyle*.

Les barrières au flux de gènes que nous avons évoquées entre les diploïdes et les tétraploïdes permettent la sympatrie des deux cytotypes (Lumaret 1988a). Ce facteur de stabilisation a cependant rarement pu être mis en évidence. Parmi 32 zones de contact, pour la plupart tirées du règne animal, Barton et Hewitt (1985) n'ont recensé que trois exemples indiquant l'existence d'un mécanisme de spéciation par renforcement de l'isolation génétique, grâce à l'établissement d'une barrière prézygotique. Selon ces auteurs, la rareté de ce type de renforcement pourrait probablement résulter de la faible variation génotypique existant à l'intérieur d'une zone de contact.

4.3.4 Formation de la zone de contact

Notre travail démontre qu'une zone de contact peut être stabilisée par deux mécanismes totalement distincts, mutuellement non exclusifs, impliquant un mode de sélection différent. Barton et Hewitt (1985) indiquent déjà que la diffusion de deux populations et leur rencontre

peuvent être parallèles à des gradients environnementaux. Une telle situation peut s'expliquer par un cycle de contraction puis d'expansion mettant secondairement en contact les deux taxons. Des changements climatiques tels que les glaciations, ou l'influence humaine peuvent favoriser la formation de zones de contact de type secondaire. Felber (1988b) suggère en effet qu'*Anthoxanthum alpinum* diploïde a probablement subsisté durant les glaciations du quaternaire sur des refuges alpiens non glacés. *Anthoxanthum alpinum* tétraploïde serait apparu lors d'une glaciation, sur la marge occidentale des glaciers alpiens. Ce scénario correspond donc parfaitement à l'hypothèse de Barton et Hewitt (1985) quant à l'établissement d'une zone de tension superposée à un gradient environnemental.

Chapitre 5:

CONCLUSION GENERALE

Par deux approches totalement indépendantes, nous avons obtenu des résultats concordants, qui nous ont permis de préciser la dynamique d'une zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde.

Nous avons établi que la zone de contact était de type secondaire et que les deux taxons impliqués présentaient une reproduction de type facultativement autogame. Les tétraploïdes montrent un affaiblissement de la barrière prézygotique à l'auto-incompatibilité, en comparaison des diploïdes. Cette différence de système de reproduction entraîne une plus grande consanguinité chez les polyploïdes.

L'étude enzymatique a permis de confirmer l'existence de flux de gènes dans la direction diploïde - tétraploïde, ainsi que dans le sens tétraploïde - diploïde. Ces échanges sont donc bidirectionnels, lorsque le flux génique se réalise par l'intermédiaire de triploïdes. Le flux de gènes de diploïde vers le tétraploïde est renforcé par fusion de diplogamètes. L'autogamie, le décalage phénologique entre les deux taxons, ainsi que la dépression d'hybridité représentent les facteurs susceptibles d'agir comme barrière au flux de gènes.

La dépression d'hybridité, ainsi que l'existence d'une différenciation écologique entre les deux taxons démontrent que la zone de contact correspond à une zone de tension superposée à une différenciation environnementale.

De multiples études de génétique de populations diploïdes ont été réalisées sur la base des isozymes par d'autres auteurs. De nombreux outils statistiques ont été développés afin de caractériser ces populations. La majorité de ces méthodes d'analyse postulent une hérédité disomique. La plupart de ces outils se sont révélés inutilisables et inadaptables aux cas des polyploïdes. Notre étude démontre néanmoins que les isozymes constituent une méthode très efficace pour étudier la structure génétique d'une zone d'hybridation entre un taxon diploïde et son correspondant tétraploïde. En effet, bien que la différenciation génétique des deux taxons soit relativement faible, elle est néanmoins suffisante pour mettre en évidence un flux de gènes. En outre, l'étude d'un nombre suffisant de loci permet de trouver des marqueurs sujets à la sélection. Ces derniers fournissent des données essentielles, notamment sur la nature de la zone de contact et ses particularités vis à vis des populations pures. Notre recherche montre également qu'une combinaison des études phénologiques, reproductives, écologiques et génétiques sont nécessaires à la compréhension des zones d'hybridation. En particulier, une étude de génétique de population qui ne serait pas complétée d'une étude écologique aussi précise que possible ne saurait fournir des résultats fiables.

Chapitre 6:

RESUME

Bien que la polyploïdie représente un mécanisme évolutif très important, les nombreuses études consacrées aux zones d'hybridation ne concernent généralement pas des taxons polyploïdes. C'est pourquoi, lors de ce travail nous nous sommes attachés à définir une partie des relations régnant dans une zone de contact entre un tétraploïde et son ancêtre diploïde. Pour ce faire, nous avons étudié, d'une part les interactions reproductives et, d'autre part, la structure génétique de plusieurs échantillons appartenant à une zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et *A. alpinum* tétraploïde. Les résultats obtenus ont été comparés avec ceux relevés dans deux populations pures de chaque taxon.

6.1 INTERACTIONS REPRODUCTIVES

Lors de l'étude consacrée aux interactions reproductives, nous nous sommes intéressés, en premier lieu, au nombre de microgamétophytes déposés en conditions naturelles sur les papilles stigmatiques. Les résultats nous ont démontré qu'une compétition d'autant plus importante que le nombre de microgamétophytes est élevé, s'instaurait entre les grains de pollens, lorsque plusieurs d'entre eux se trouvaient sur le même stigmate. Une telle compétition pourrait présenter un avantage sélectif. D'autre part, l'augmentation de l'intensité de compétition chez les tétraploïdes de la zone de mélange tendrait à montrer que la compétition s'accroît lorsque des grains de pollen des deux taxons se côtoient sur le même stigmate.

L'étude des taux d'inhibition polliniques déterminés à partir de pollinisations réalisées "in vitro" a démontré qu'une barrière prézygotique à l'autofécondation existait chez *Anthoxanthum alpinum* tant diploïde que tétraploïde. L'efficacité de cette barrière n'est pas absolue pour aucun des taxons et c'est chez les tétraploïdes qu'elle est la plus faible. Ce phénomène serait concomitant à la polyploïdisation en raison de l'augmentation du nombre d'allèles aux loci responsables du système d'auto-incompatibilité. La population pure tétraploïde de la Dent-de-Lys représente cependant une exception à ce phénomène, puisqu'elle ne présentait pas de diminution du système d'auto-incompatibilité. De façon générale, la comparaison des taux d'inhibition déterminés à partir de pollinisations "in vitro" et "in vivo" ont montré qu'en conditions naturelles, les pollinisations semblent être préférentiellement allogames.

Aucune barrière prézygotique à l'hybridation n'a pu être mise en évidence par les pollinisations réalisées "in vitro". Ce résultat démontre qu'il n'existe aucun lien entre les systèmes d'incompatibilité à l'autofécondation et à l'hybridation.

6.2 STRUCTURE GENETIQUE

Chez *Anthoxanthum alpinum*, le taux d'allogamie déterminé à partir du taux de consanguinité et la comparaison du nombre moyen d'allèles avec les données bibliographiques ont confirmé l'existence d'un mode de reproduction facultativement autogame pour les deux taxons.

Les nombreuses similarités entre la structure génétique des diploïdes et des tétraploïdes ont permis de confirmer l'origine autopolyploïde du taxon tétraploïde. Les tétraploïdes montrent une plus grande diversité allélique que les diploïdes. Cette augmentation se révèle minime lorsqu'on la compare aux données bibliographiques et ne contribue pas à augmenter le taux d'hétérozygosity. Bien au contraire, les tétraploïdes montrent un taux d'hétérozygosity plus faible que les diploïdes. Nos résultats indiquent donc que l'accroissement de l'hétérozygosity ne représente pas un facteur indispensable au maintien d'un polyploïde. A l'exception des individus tétraploïdes de la Dent-de-Lys, l'indice de consanguinité atteint des valeurs plus élevées chez les tétraploïdes, en comparaison des diploïdes. Ce résultat peut s'expliquer par l'accroissement du taux d'autogamie chez les polyploïdes.

La distribution de certains allèles aux sein de la zone de contact a permis de mettre en évidence des échanges génétiques dans le sens diploïde - tétraploïde et inversement.

L'intensité des flux géniques semble cependant insuffisante pour prévenir une différenciation des différents dèmes constituant la zone de contact.

L'autocorrélation effectuée sur la totalité des loci a permis de mettre en évidence une organisation spatiale pour la population pure tétraploïde de la Dent-de-Lys. En outre, cette méthode d'analyse a permis de mettre en évidence une pression sélective agissant sur certains loci.

Les régressions réalisées entre le taux d'hétérozygosité du locus GOT2 et la fertilité ont mis en évidence, d'une part, l'effet de la dépression de l'hybridité au niveau de la zone de contact, d'autre part le phénomène de l'hétérosis pour l'ensemble des populations pures.

Pour un locus, nous avons pu démontrer qu'une forte densité tendait à augmenter le taux de consanguinité par diminution de la taille de la population des progéniteurs potentiels

6.3 CONSIDERATIONS GENERALES

La population de la Dent-de-Lys présente des caractéristiques différentes au double point de vue du comportement reproductif et de la structure génétique, en comparaison des autres zones tétraploïdes. Le renforcement de la barrière prézygotique à l'autogamie résulte probablement de la diploïdisation des loci responsables du système d'auto-incompatibilité. Malgré cette caractéristique, le taux d'allogamie calculé à partir de l'indice de consanguinité n'augmente pas. La forte hétérogénéité environnementale responsable de l'organisation spatiale de la population pourrait expliquer les nombreuses particularités de cet échantillon.

En raison des différents résultats présentés au cours de cette recherche, il a été possible de définir certaines caractéristiques propres à la zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde.

Il a pu ainsi être démontré que l'existence d'un certain degré d'autogamie chez les deux taxons semblent favoriser la coexistence sympatrique des deux taxons.

Bien qu'il se déroule préférentiellement dans le sens diploïde - tétraploïde, le flux de gène au niveau de la zone de contact peut également se produire dans le sens tétraploïde- diploïde. On

peut en fait distinguer deux modes d'introgressions: l'introgression bidirectionnelle par l'intermédiaire d'un triploïde et l'introgression unidirectionnelle par fusion de diplogamètes.

Outre le décalage phénologique entre les deux taxons, nous avons déterminé deux autres facteurs agissant comme barrière au flux de gènes. Il s'agit de l'augmentation de l'autogamie chez les tétraploïdes, ainsi que l'effet de la dépression d'hybridité.

Lors d'une étude antérieure, il avait déjà été déterminé que la zone de contact était maintenue par une différenciation environnementale des taxons. La mise en évidence de la dépression d'hybridité indique que cette zone d'hybridation est de type secondaire et qu'elle est également stabilisée par un équilibre entre la dispersion et la sélection contre les hybrides (zone de tension). L'implication de ces deux facteurs de stabilisation peut s'expliquer par un cycle de contraction - expansion des deux taxons, suivi d'un contact secondaire.

Chapitre 7:

BIBLIOGRAPHIE

A - C

- AL MOUEMAR A. (1980): Approche de la variabilité taxonomique chez *Chenopodium album* L. Relation avec des facteurs phytotechniques. Thèse. Université de Dijon. 121 pages.
- ANDERSON E. (1948): Hybridization of the habitat. *Evolution* 2: pages 1-9.
- ANDERSON E. and L. HUBRICHT (1938): Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *Am. J. Bot.* 25: pages 396-402.
- ANTONOVICS J. (1968): Evolution in closely adjacent plant populations: evolution of self-fertility. *Heredity* 23: pages 351-366.
- ANTONOVICS J. (1972): Populations dynamics of the grass *Anthoxanthum odoratum* on a zinc mine. *J. Ecol* 60: pages 351-366.
- BARTON N. H. (1979): The dynamics of hybrid zones. *Heredity* 43: pages 333-339.
- BARTON N. H. (1980): The hybrid sink effect. *Heredity* 45: pages 47-59.
- BARTON N. H (1986): The effects of linkage and density-dependant regulation on gene flow. *Heredity* 57: pages 415-426.
- BARTON N. H. and G. M. HEWITT (1983): Hybrid zones as barriers to gene flow. In: protein polymorphism: Adaptation and taxonomic significance, Oxford G. S. and D. Rollinson, eds. Oxford Blackwells: pages 341-359.
- BARTON N. H. and G. M. HEWITT (1985): Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16. pages 113-148.
- BEAUCHAMP C. O. and I. FRIDOVICH (1973): Isozymes of superoxydes dismutases from wheat germ. *Biochim. Biophys. Acta* 317: pages 50-64.

-
- BERGMANN F (1978): The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradients. *Theor. Appl. Genet.* 52: pages 57-64.
- BERGMANN F. and H. R. GREGORIUS (1993): Ecogeographical distribution and thermostability of isocitrate deshydrogenase (IDH) alloenzymes in european silver fir (*Abies alba*). *Biochemical Systematics and Ecology* 21: pages 597-605.
- BERTIN R. I. (1982): Paternity and fruit production in trumpet creeper *Campsis radicans*. *Am. Nat.* 119: pages 694-709.
- BEVER J. D. and F. FELBER (1992): The theoretical population genetics of autopolyploidy. *Oxford surveys in evolutionary biology* 8: pages 185-217.
- BORRILL M., M. KIRBY and G. MORGAN (1977): Studies in *Festuca*. 11. Interrelationships of some putative diploid ancestors of the polyploid broad-leaves Fescues. *New Phytol* 78: pages 661-674.
- BRADSHAW A. D. (1972): Some evolutionary consequences of being a plant. In: *Evolutionary biology*, Dobzhansky T., M. K. Hecht, W. C. Steere, eds. Appleton-Century-Crofts 5: pages 25-47.
- BRETAGNOLLE F. and J. D. THOMPSON (1995): Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants. *Tansley Review* n°78, *New Phytol.* 129: pages 1-22.
- BREWBAKER J.-L. (1958): Self-Incompatibility in tetraploid strains *Trifolium hybridum*. *Hereditas* 44: pages 547-553.
- BREWBAKER J. L. and Y. HASEGAWA (1975): Polymorphisms of the major peroxydases of maize. In: *Isozymes III, Developmental Biology*, Markert C. L., ed. Academic Press, New-York: pages 659-673.
- BRIGGS D. AND WALTERS S. M. (1984): *Plant variation and evolution*. Cambridge University press, Cambridge.
- BROCHMANN C. and R. ELVEN (1992): Ecological and genetic consequences of polyploidy in artic *Draba* (Brassicaceae). *Evol. Trends. Plants* 6: pages 111-124.
- BROCHMANN C., P. S. SOLTIS and D. E. SOLTIS (1992a): Recurrent formation and polyphyly of nordic polyploids in *Draba* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 79: pages 673-688.
- BROCHMANN C., B. STEDJE et L. BORGEN (1992b): Gene flow across ploidal levels in *Draba* (Brassicaceae). *Evolutionary trends in plant* 6: pages 125-134.
- BROWN A. H. D. (1979): Enzymes polymorphism in plant population. *Theor. Pop. Biol.* 15: pages 1-42.
- BROWN A. H. D., E. NEVO, D. ZOHARY, and O. DAGAN (1978): Genetic variation in natural populations of wild barley (*Hordeum spontaneum*). *Genetica* 49: pages 97-108.

-
- CABE P. R. and D. N. ALSTAD (1994): Interpreting population differentiation in terms of drift and selection. *Evol. Ecol.* 8: pages 489-492
- CARDY B. H., C. W. STUBER and M. M. GOODMAN (1980): Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays* L.). Inst. Statistics, mimeograph n° 1317. North Carolina State University, Raleigh, North Carolina.
- COCKERHAM C. C. (1969): Variance of gene frequencies. *Evolution* 23: pages 73-84.
- COCKERHAM C. C. (1973): Analyses of gene frequencies. *Genetics* 74: pages 679-700.
- CRAWFORD D. J. (1985): Electrophoretic data and plant speciation. *Syst. Bot.* 10(4): pages 405-416.
- CRAWFORD D. J. (1989): Enzyme electrophoresis and plant systematics. In *Isozymes in plant biology*, Soltis D. E. and P. S. Soltis, eds. *Advances in Plant Sciences Series 4*, Dudley T. R., general ed, Dioscorides Press, Portland, Oregon: pages 146-165.
- D - F**
- DEMARLY Y. (1963): Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélio. Plantes* 13(4): pages 307-400.
- de NETTANCOURT D. (1977): Incompatibility in Angiosperms. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics* 3. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- den NIJS J. C. M. and S. J. PELOQUIN (1977): 2n gametes in potato species and their function in sexual polyploidization. *Euphytica* 26: 585-600.
- den NIJS J. C. M., K. SORGDRAGER and J. STOOP (1985): Biosystematic studies of *Rumex acetosela* complex. IX. Cytogeography of the complex in the Iberian Peninsula and taxonomic discussion. *Botanica Helvetica* 95: 141-156.
- de WET J. M. J. (1980): Origins of polyploids. In *Polyploidy, biological relevance*, Lewis W. H., ed. Plenum Press, New-York: pages 3-16.
- DUCOUSSO A., D. PETIT, M. VALERO and P. VERNET (1990): Genetic variation between and within populations of a perennial grass: *Arrhenatherum elatius*. *Heredity* 65: pages 179-188.
- ELLSTRAND N. C. (1992): Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos* 63: pages 77-86.
- ELLSTRAND N. C., A. M. TORRES and D. A. LEVIN (1978): Density and the rate of apparent outcrossing in *Helianthus annuus*. (Asteraceae). *Syst. Bot.* 3: pages 403-407.
- FELBER F. (1986): Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes Jura. *Botanica Helvetica* 96: pages 145-158.

- FELBER F. (1987a): Contribution à l'étude phytogéographique, biosystématique et expérimentale du complexe polyploïde *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. Thèse, Université de Neuchâtel.
- FELBER F. (1987b): Sensitivity of the four cytodesmes of *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) to *Puccinia Sardouensis* Gäumann (Uredinales). *Taxon* 36: pages 573-577.
- FELBER F. (1988a): Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* et d'*Anthoxanthum odoratum*. *Can. J. Bot.* 66: pages 2258-2264.
- FELBER F. (1988b): Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s.lat. en France et dans les régions limitrophes. *Bull. Soc. bot. Fr.* 135, *Lettres Bot.* (3): pages 281-393
- FELBER F. (à l'impression): Evaluation de la stabilité d'une zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* A. & D. Löve et *A. alpinum* tétraploïde. Résultats préliminaires. Comptes-rendu du colloque "biogéographie et écologie alpines", septembre 1990: 8 pages.
- FELBER F, Z. GUI-FANG and P. KÜPFER (en prép): Genetic response of plant species to ecological changes.
- FELBER-GIRARD M., FELBER F. and A. BUTTLER (soumis à *New Phytologist*): Habitat differentiation in a narrow hybrid zone between diploid and tetraploid *Anthoxanthum alpinum* (Poaceae): 25 pages.
- FREELING M. (1974): Dimerization of multiple maize ADHs studied in vivo and in vitro. *Biochem. Genet.* 12: 407-417.
- FREELING M. and D. SCHWARTZ (1973): Genetic relationships between the multiple alcohol deshydrogenases of maize. *Biochem. Genet.* 8: 27-36.
- FREILEY K. J. (1993): Allozyme diversity and population genetic structure in *Haplopappus gracilis* (Compositae). *Syst. Bot.* 18(4): pages 543-550.

G - I

- GALEN C. and M. E. A. NEWPORT (1988): Pollination quality, seed set and flower traits in *Polemonium viscosum*: complementary effects of variation in floral scent and size. *Amer. J. Bot.* 75: pages 900-905.
- GASQUEZ J. and J.P. COMPOINT (1976): Apport de l'électrophorèse en courant pulsé à la taxonomie d'*Echinochloa crus galli* (L.) PB. *Ann. Amélior. Plantes* 26: pages 345-355.
- GAUTEAUB M. (1994): Analyse de la fertilité d'une zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et tétraploïde dans le massif du Vanil Noir. Travail de certificat, Université de Neuchâtel. 70 pages.
- GLASZMANN J. C., R. LUMARET and M. DEBUSSCHE (1982): Contrôle écologique du flux génique entre deux sous-espèces tétraploïdes de dactyle (*Dactylis glomerata* L.): étude d'une zone de

contact dans le Sud du Massif Central (France). *Acta Oecologica / Oecologia Plantarum* 3: pages 87-100.

GOODMAN M. M. and C. W. STUBER (1983): Maize. In: *Isozymes in plant genetics and breeding*, Part B, Tanksley S. D. and T. J. Orton, eds. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New-York: pages 1-35.

GOTTLIEB L. D. (1976): Genetic and biochemical consequences of polyploidy in *Tragopodon*. *Evolution* 30: pages 818-830.

GOTTLIEB L. D. (1977): Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: pages 161-180.

GOTTLIEB L. D. (1981): Electrophoretic evidence and plant populations. *Progress in Phytochemistry* 7: pages 1-46.

GRANT V. (1971): *Plant speciation*. Columbia University Press. New York and London: 435 pages.

GRANT V. (1980): Gene flow and the homogeneity of species population. *Biol. Zentralbl* 99: pages 157-169.

GRANT M. C. and J. ANTONOVICS (1978): Biology of ecologically marginal populations of *Anthoxanthum odoratum* L. I. Phenetics and dynamics. *Evolution* (Lawrence, Kans.) 32: pages 822-838.

GUI-FANG Z., F. FELBER and P. KÜPFER (en prép): Population genetic structure of *Anthoxanthum alpinum* in subalpine-alpine ecocline.

J - L

HALD A. (1952): *Statistical theory with engineering applications*. "Comparison of two regression lines". eds John Wiley and Sons, New-York: 783 pages.

HAMRICK J. L. (1989): Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. In *Isozymes in plant biology*, Soltis D. E. and P. S. Soltis, eds. *Advances in Plant Sciences Series* 4, Dudley T. R., general ed, Dioscorides Press, Portland, Oregon: pages 87-105.

HAMRICK J. L. and M. J. GODT (1990): Allozyme diversity in plant species. In: *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, Brown A. H. D., M. T. Clegg, A. L. Kahler and B. S. Weir, eds. Sinauer, Sunderland Massachusetts. pages 43-63.

HAMRICK J. L., J. B. MITTON and Y. B. LINHART (1981): Levels of genetic variation in trees: influence of life history characteristics. In: *Proceeding, symposium on isozymes of North American forest trees and forest insects*, Conkle M. T., (ed). USDA Forest Service Gen. Rep. PSW-48: pages 35-41.

HARLAN J. R. and J. M.J de WET (1975): On Ö. Winge and a prayer: The origin of polyploidy. *Bot. Rev* 41: pages 361-390

-
- HARRISON R. G.(1990): Hybrid zones: windows on evolutionary process. In: Oxford surveys in evolutionary biology, Futuyma D. and J. Antonovics, eds. Oxford University Press. pages 69-138.
- HARRISON R. G.(1993): Hybrids and Hybrid zones: Historical perspective. In: Hybrid zones and the evolutionary process, Harrison R. G., ed. Oxford University Press, New-York Oxford: pages 3-12.
- HARRISS F. and R. J. WHELAN (1993): Selective fruit abortion in *Grevillea barkylana* (Proteaceae) Aust. J. Bot 41: pages 499-509.
- HART G. E. (1983): Hexaploid wheat. In: Isozymes in plant genetics and breeding, PartB, Tanksley S. D. and T. J. Orton, eds. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New-York: pages 35-56.
- HART G. E. and P. J. LANGSTON (1977b): Glutamate oxaloacétate transaminase isozyme structural genes in hexaploid wheat of the *Triticinae*: Dissociation and recombination of subunits. Theor. Appl. Genet. 50: 47-51.
- HARTL D. L. and A. G. CLARK (1989): Principles of populations genetics, 2nd edition. Sinauer, Sunderland Massachussets: 682pp.
- HAYMANN D. L. (1956): The genetic control of incompatibility in *Phalaris coerulescens*. Australian J. Biol. Sci. 9: pages 321-331.
- HEDBERG I. (1970): Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid A. odoratum. Hereditas 64: pages 153-176.
- HEDRICK P. W., M. E. GINEVAN and E. P. EWING (1976): Genetic polymorphism in heterogeneous environements. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: pages 1-32.
- HEDRICK P. W. (1985): Inbreeding and selection in natural populations. In: Lecture notes in biomathematics 60. Populations Genetics and Forestry, Gregorius H.-R., ed. Springer Verlag, Berlin: pages 71-91.
- HESLOP-HARRISON J. (1982): Pollen-Stigma Interaction and Cross-Incompatibility in the Grasses. Science 215: pages 1358-1364.
- HEWITT G. M (1988): Hybrid zones: Natural laboratories for evolutionary studies. Tree 3: pages 158-167.
- HEWITT G. M. (1989): The subdivision of species by hybrid zones. In: Speciation and its consequences, Otte D. and J. Endler, eds. Sunderland, MA: Sinauer Associates: pages 85-110.
- HOWARD D. J. (1993): Reinforcement: Origin, dynamics, and fate of an evolutionary hypothesis. In: Hybrid zones and the evolutionary process, Harrison R. G., ed. Oxford University Press, New-York Oxford: pages 46-70.

-
- HUMBERT-DROZ C. and F. FELBER (1992): Etude biométrie des stomates et des grains de pollen comme indicateurs du degré de polyploïdie chez *Anthoxanthum alpinum* Löve et Löve. Bul. Soc. Neu. Sci. Nat. 115: pages 31-45.
- HUMPHREYS M. W. (1992): Association of agronomic traits with isozyme loci in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Euphytica 59: pages 141-150.
- JAASKA V. (1983): Rye and triticale. In: Isozymes in plant genetics and breeding, Part B, Tanksley S. D. and T. J. Orton, eds. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New-York: pages 57-79.
- JAIN S. K. (1976): The evolution of inbreeding in plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: pages 469-495.
- JOHNSON C. M. and D. L. MULCAHY (1978): Male gametophyte in maize. II: Pollen vigor in inbred plants. Theor. Appl. Genet. 51: pages 211-215.
- JOHNSTON S. A., DEN NIJS T. P. M., PELOQUIN S. J., and Jr. R. E, HANNEMAN (1980): The significance of genetic balance to endosperm development in interspecific crosses, Theor. Appl. Genet. 57: pages 5-9.
- KEY K. H. L. (1968): The concept of stasipatric speciation. Syst. Zool. 17: pages 14-22.
- KHO Y. O. and J. BAER (1968): Observing pollen tubes by means of fluorescence. Euphytica 17: pages 298-301.
- KIMURA M. (1968): Evolutionary rate at the molecular level. Nature 217: 624-626.
- KRAUSS S. L. (1994): Preferential outcrossing in the complex species *Persoonia mollis* R. Br. (Proteaceae). Oecologia 97: pages 256-364.
- KREBS S. L. and J. F. HANCOCK (1988): The consequences of inbreeding on fertility in *Vaccinium corymbosum*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 113: pages 914-918.
- KREBS S. L. and J. F. HANCOCK (1989): Tetrasomic inheritance of isoenzymemarkers in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L. Heredity 63: pages 11-18.
- KRISJANSSON F. K. (1963): Genetic control of two pre-albumins in pigs. Genetics 48: pages 1059-1063.
- LEDUC N., G. C DOUGLAS, M. MONNIER and V. CONNOLLY (1990): Pollination in vitro: effects on the growth of pollen tubes, seed set and gametophytic self-incompatibility in *Trifolium pratense* L. and *T. repens* L. Theor. Appl. Genet. 80: pages 657-664.
- LEVIN D. A. (1983): Polyploidy and novelty in flowering plants. Am. Nat. 122: pages 1-25.
- LEVIN D. A. (1990): Sizes of natural microgametophyte populations in pistils of *Phlox drummondii* Amer. J. Bot. 77(3): pages 356-363.

-
- LEVIN D. A. and H. W. KERSTER (1974): Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.* 7: pages 139-220.
- LEWIS D. (1951): Structure of the incompatibility gene. III. Types of spontaneous and induced mutation. *Heredity* 5: pages 399-414.
- LEWIS H. (1967): The taxonomic significance of autopolyploidy. *Taxon* 16: pages 267-271.
- LONGO G. P. and J. G. SCANDALIOS (1969): Nuclear gene control of the mitochondrial malic dehydrogenase in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 62: pages 104-111.
- LÖVE A. (1969): Taxonomy and chromosomes - a reiteration. In: Problems of taxonomy and distribution in the european flora. Proceedings of the flora europaea round table conference, Vienne, avril 1991, V. H Heywood, ed. Akademik verlag, Berlin: pages 192-202.
- LOVELESS M. D. and J. L. HAMRICK (1984): Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: pages 65-95.
- LUMARET R. (1981a): Structure génétique d'un complexe polyploïde: *Dactylis glomerata* L. (fam. Graminacées). Thèse, Montpellier: 207 pages.
- LUMARET R. (1981b): Etude de l'hérédité des phosphatases acides chez le dactyle (*Dactylis glomerata*) diploïde et tétraploïde. *Can. J. Cytol.* 23: pages 513-523.
- LUMARET R. (1988a): Adaptive strategies and ploidy levels. *Acta Oecologica* 9: pages 83-93.
- LUMARET R. (1988b): Cytology, genetics, and evolution in the genus *Dactylis*. *Critical Reviews in Plant Sciences* 7: pages 55-91.
- LUMARET R. and E. BARRIENTOS (1990): Phylogenetic relationships and gene flow between sympatric diploid and tetraploid plants of *Dactylis glomerata* (Gramineae). *Pl. syst. Evol.* 169: pages 81-96.
- LUMARET R., J.-L. GUILLERM, J. DELAY, A. AIT LHAJ LOUTFI, J. IZCO and M. JAY (1987): Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. from Galicia (Spain). *Oecologia* 73: pages 436-446.
- LUNDQVIST A. (1956): Self-incompatibility in rye. I. Genetic control in the diploid. *Hereditas* 42: pages 293-348.
- LUNDQVIST A. (1957): Self-incompatibility in rye. II. Genetic control in the tetraploid. *Hereditas* 43: pages 467-511.
- LUNDQVIST A. (1961): A rapid method for the analysis of incompatibility in grasses. *Hereditas* 47: pages 705-707.
- LUNDQVIST A. (1962): The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin. *Hereditas* 48: pages 153-168.

LUNDQVIST A. (1964): The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. IV. Interaction between the loci in relation to pseudo.compatibility in *Festuca pratensis* Huds. Hereditas 52: pages 221-234.

LUNDQVIST A. (1967): The mode of origin of self-fertility in grasses. Hereditas 59: pages 413-426.

M - O

MALLET J., N. BARTON, G. M. LAMAS, J. C. SANTISTEBAN, M. M. MUEDAS and H. EELEY (1990): Estimates of selection and gene flow from measures of cline width and linkage disequilibrium in *Heliconius* hybrid zones. Genetics 124: pages 921-936.

MAKI M. and M. MASUDA (1994): Spatial genetic structure within two populations of a self-incompatible perennial, *Chionographis japonica* var. *japonica* (Liliaceae). J. Plant Res. 107: pages 283-287.

MAILLEFER A. (1994): Différenciation édaphique d'*Anthoxanthum alpinum* diploïde et d'*A. alpinum* tétraploïde dans une zone de contact. Travail de diplôme, Université de Neuchâtel.

MARKERT C. L. and F. MOLLER: Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic and species specific patterns. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 45: pages 753-763.

MARKS G. E. (1966): The origin and significance of intraspecific polyploidy: Experimental evidence from *Solanum charocense*. Evolution 20: pages 552-557.

MARTIN F. W. (1959): Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Technology 34: pages 125-128.

MENKEN S. B. J., E. SMIT and H. C. M den NIJS (1995): Genetical populations structure in plants: Pollen flow between diploid sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *ruderalia*). Evolution 69: pages 1108-1118.

MERZEAU D., B. COMPS, B. THIEBAUT, J. CUGUEN and J. LETOUZEY (1994): Genetic structure of natural stands of *Fagus sylvatica* L. (Beech). Heredity 72: pages 269-277.

MITTON J. B. and M. C. GRANT (1980): Observations on the ecology and evolution of quaking aspen, *Populus tremuloides*, in the Colorado front range. Am. J. Bot. 67: pages 202-209.

MOORE W. S. (1977): An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. The Quarterly Review of Biology 52: pages 263-277.

MOORE W. S. and J. T. PRICE (1993): Nature of selection in the northern flicker hybrid zone and its implications for speciation theory. In: Hybrid zones and the evolutionary process, Harrison R. G., ed. Oxford University Press, New-York Oxford: pages 196-225.

- MULCAHY D. L., P. S. CURTIS and A. A. SNOW (1983): Pollen competition in a natural population. C. E. Jones and R. J. Little eds. In: Handbook of experimental pollination biology. Scientific and Academic editions, New-York: pages 330-337.
- MULCAHY D. L. and G. B. MULCAHY (1985): Gametophytic self-incompatibility or the more things change... Heredity 54: pages 139-144.
- MULCAHY D. L. and G. B. MULCAHY (1987): The effect of pollen competition. American Scientist 75: pages 44-50.
- MÜNTZING A. (1936): The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas 21: pages 263-378.
- MURASHIGE T. and F. SKOOG (1962): A revised medium for a rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. Physiol. Plantarum 15: pages 473-497.
- NEI M. (1972): Genetic distance between populations. Am. Nat. 106: pages 283-292.
- NEWBIGIN E., M. A. ANDERSON and A. E. CLARKE (1993): Gametophytic self-incompatibility. The Plant Cell 5: pages 1315-1324.
- ÖSTERGEN G. and W. K. HENEEN (1962): A squash technique for chromosome morphological studies. Hereditas 48: pages 332-341.

P - R

- PASTEUR N., G. PASTEUR, F. BONHOMME, J. CATALAN and J. BRITTON-DAVIDIAN (1987): Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines. Technique et Documentation (Lavoisier), Paris: 217 pages
- PATERSON H. E. H. (1978): More evidence against speciation by reinforcement. S. Afr. J. Sci 74: pages 369-371
- POLANCO C., C. GONZALEZ, F. J. VENCES and M. PEREZ DE LA VEGA (1994): Non-random mating in a *Secale cereale* L. (rye) population. Heredity 72: pages 549-556.
- PURDY B. G. and R. J. BAYER (1995): Genetic diversity in the tetraploid sand dune endemic *Deschampsia mackenzieana* and its widespread diploid progenitor *D. cespitosa* (Poaceae). Am. J. Bot 82(1): pages 121-130.
- RANDI E., G. FUSCO, G. LORENZINI and T. M. CROWE (1991): Phylogenetic relationships and rates of allozyme evolution within the Phasianidae. Biochem. Syst. Ecol 19: pages 213-221.
- RICHARD A. J (1986): Plant breeding systems. George Allen and Unwin. London: 529 pages
- RIESBERG L. H. and N. C. ELLSTRAND (1993): What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? Cri. Rev. Plant Sci. 12(3): pages 313-241.

RIESBERG L. H. and J. F. WENDEL (1993): Introgression and its consequences in plants. In: Hybrid zones and the evolutionary process, Harrison R. G., ed. Oxford University Press, New-York Oxford: pages 70-111.

ROBERT S. (1994): Etude de la fertilité d'une zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et *A. alpinum* tétraploïde comparée à celle de populations pures. Travail de certificat, Université de Neuchâtel. 62 pages.

ROOSE M. L. and L. D. GOTTLIEB (1976): Genetic and biochemical consequences of polyploidy in *Tragopogon*. *Evolution* 30: pages 818 - 830.

S - U

SAINO N., R. LORENZINI, G. FUSCO and E. RANDI: Genetic variability in a Hybrid zone between Carrion and hooded crows (*Corvus corone corone* and *C. c. cornix*, Passeriformes, Aves) in north-western Italy. *Bioch. Syst. Ecol.* 20: pages 605-613.

SCANDALIOS J. G., J. C. SORENSON and L. A. OTT (1975): Genetic control and intracellular localization of glutamate oxaloacetic transaminase in maize. *Biochem. Genet.* 13: pages 759-769.

SHANNON C. E. AND W. WEAVER (1963): The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Illinois Press.

SCHELL C. M. and M. J. WATERWAY (1992): Allozyme variation and the genetic structure of populations of the rare sedge *Carex misera* (Cyperaceae). *Plant Species Biol.* 7: pages 141-150.

SCHOEN D. J. and R. G. LOTTA (1989): Spatial autocorrelation of genotypes in populations of *Impatiens pallida* and *Impatiens capensis*. *Heredity* 63: pages 181-190.

SCHWARTZ D. (1966): The genetic control of alcohol deshydrogenase in maize: Gene duplication and repression. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 56: pages 1431-1436.

SCHWARTZ D. (1969a): Alcohol deshydrogenase in maize: Genetic basis for multiple isozymes. *Science* 164: pages 585-586.

SKIBINSKI D. O. F., M WOODWARK and R. D. WARD (1993): A quantitative test of the neutral theory using pooled allozyme data. *Genetics* 135: pages 233-248.

SLATKIN M. (1973): Gene flow and selection in a cline. *Genetics* 75: pages 733-756.

SLATKIN M. (1985): Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39: pages 53-65.

SLATKIN M. (1987): Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* (Washington D. C) 236: pages 787-792.

-
- SLATKIN M. and N. H. BARTON (1989): A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43: pages 1349-1368.
- SLATKIN M. and H. E. ARTER (1991): Spatial autocorrelation methods in population genetics. *Am. Nat.* 138: pages 499-517.
- SNOW A.A (1986): Pollination dynamics in *Epilobium canum* (Onagraceae): consequences for gametophytic selection. *Amer. J. Bot.* 73: pages 139-151.
- SOLBRIG O. T. (1976): On the relative advantage of cross- and self-fertilization. *Ann. Missouri Bot. Garden* 63: pages 262- 276.
- SOLTIS D. E. and L. H. RIESENBERG (1986): Autopolyploidy in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae): genetic insights from enzyme electrophoresis. *Am. J. Bot.* 73: pages 310-318
- SOLTIS D. E and P. S. SOLTIS (1988): Electrophoretic evidence for tetrasomic inheritance in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae) *Syst. Bot.* 11: pages 32-34.
- SOLTIS D. E and P. S. SOLTIS (1989): Genetic consequences of autopolyploidy in *Tolmiea* (Saxifragaceae). *Evolution* 43(3): pages 586-594.
- SOLTIS D. E and P. S. SOLTIS (1993): Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 12: pages 243- 374.
- SOLTIS P. E., J. J. DOYLE and D. E. SOLTIS (1991): Molecular data and polyploid evolution in plants. In: *Molecular systematics of plants*, Soltis P. S. and J. J. Doyle, eds. Chapman and Hall, New-York, NY: pages 177-201.
- SPIRITO F. (1990): The reduction of neutral gene flow caused by a selected gene in plant populations models. *Theor. Pop. Biol.* 38(1): pages 113-124.
- STEBBINS G. L. (1950): *Variation and Evolution in plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- STEBBINS G. L. (1957): Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Nat.* 91: pages 337-354.
- STEBBINS G. L. (1959): The role of hybridization in evolution. *Proc. Am. Philos. Soc.* 103: pages 231-251.
- STEBBINS G. L. (1970): Variation and evolution in plants: Progress during the last twenty years. In: *Essays in honor of Th. Dobzhansky*, Hecht M. K., Stebbins G. L., eds. Plenum Press, New-York: pages 173-208.
- STEBBINS G. L. (1971): *Chromosomal evolution in higher plants*. Reading mass: Addison -Wesley.
- STEBBINS G. L. (1985): Polyploidy, hybridization , and the invasion of new habitats. *Ann. Missouri bot. Garden* 72: pages 824-832.

- STEPHENSON A. G. and R. I. BERTIN (1983): Male competition, female choice and sexual selection in plants. In L. Real (ed.), Pollination Biology. Academic Press, Orlando: pages 109-149.
- STRAUSS S. H. and W. J. LIBBY (1987): Allozyme heterosis in radiata pine is poorly explained by overdominance. Am. Nat. 130: pages 879-890.
- STUBER C. W. and M. M. GOODMAN (1980a): Genetics of IDH isozymes in corn. Maize Genet. Cooperation News Letter 54: p99
- TEPPNER H. (1970): Karyotypen europäischer perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. Österr. Bot. Z. 118: pages 280-292.
- THOMPSON J. D. and R. LUMARET (1992): The evolutionary dynamics of polyploid plants: Origins, establishment and persistence. Tree 7: pages 302-307.
- TOMEKPE K., R. LUMARET and VALDEYRON G. (1982): Enzyme diversity and plant vigour in *Dactylis glomerata* L. Agronomie 2: pages 107-112.
- TOMEKPE K. and R. LUMARET (1991): Association between quantitative traits and allozyme heterozygosity in a tetrasomic species: *Dactylis glomerata*. Evolution 45: pages 359-370.
- TRIGUI N. (1984): La variabilité génétique du Mils (*Pennisetum typhoides*) (Bur.Stapf. & Hubb.) de Tunisie: Etude biométrique et analyse du polymorphisme enzymatique. Thèse. Université de Paris-Sud.
- URBANSKA-WORYTKIEWICZ K. and E. LANDOLT (1978): Recherches démographiques et écologiques sur une population hybridogène de *Cardamine* L. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 45: pages 30-53.

V - Z

- van DIJK H., K. WOLFF and A. de VRIES (1988): Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. 3. Genetic structure of populations of *P. major*, *P. lanceolata* and *P. coronopus*. Theor. Appl. Genet. 75: pages 518-528.
- van DIJK P. (1991): Evolutionary aspects of polyploidy in *Plantago media* L. Thèse, Groningen: 143 pages.
- VEILLEUX R. (1985): Diploid and polyploid gametes in crop plants: Mechanisms of formation and utilization in plant breeding. Plant Breeding Review. 3: pages 252-288.
- VUILLE C (1986): Population hybridogène iso- et hétéropleïde chez *Ranunculus* sect. *Ranuncula* (Spach) Freyn dans les Pyrénées. Dans: Comptes-rendus du colloque international de botanique pyrénéenne, la Cabanasse (Pyrénées-Orientales): pages 255-269.

-
- VUILLE C. (1990a): Stratégie reproductive démographique de deux complexes apomictiques et polyploïdes: *Ranunculus parnassiflorus* L et *R. kuepferi* Greuter et Burdet. Thèse, Université de Neuchâtel. 242 pages.
- WAHLUND S. (1928): Zusammensetzung von Populationen und Korrelations-erscheinungen von Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas* 11: pages 65-106.
- WALLACE B. (1975): Hard and soft selection revisited. *Evolution* 29: pages 465-473.
- WALSH and D. CHARLESWORTH (1992): Evolutionary interpretations of differences in pollen tube growth rates. *The Quarterly Review of Biology* 67: pages 19-37.
- WEHLING P., B. HACKAUF and G. WRICKE (1994): Phosphorylation of pollen proteins in relation to self-incompatibility in rye (*Secale cereale* L.). *Sex Plant Reprod.* 7: pages 67-75.
- WENDEL J. F., J. MCD. STEWART and J. H. RETTIG (1991): Molecular evidence for homoploid reticulate evolution among Australian species of *Gossypium*. *Evolution* 45: pages 694 -711.
- WENDEL J. F. and N. F. WEEDEN (1989): Visualization and interpretation of plant isozymes. In: *Isozymes in plant biology*, Soltis D. E. and P. S. Soltis, eds. *Advances in Plant Sciences Series 4*, Dudley T. R., general ed, Dioscorides Press, Portland, Oregon: pages 5-45.
- WHEELAR N. C., R. P. GURIES and D. M. O'MALLEY (1983): Population structure, genic diversity, and morphological variation in *Pinus contora* Dougl. *Can. J. For. Res.* 12: pages 595-606
- WHITE M. J. D.(1978): Speciation by polyploidy. In: *Modes of speciation*, Freeman W. H. and Company,ed, San-Fransisco: pages 261- 285.
- WHITEHOUSE H. L. K. (1951): Multiple-allelomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of the angiosperms. *Ann. Bot. New series* 14: pages 198-216.
- WIENS D. (1984): Ovule survivorship, brood size, life history, breeding system and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: pages 65-67.
- WIENS D., D. L. NICKRENT, C. I DAVERN, C. L. CALVIN and N. J. VIVRETTE (1989): Developmental failure and loss of reproductive capacity in the rare palaeoendemic shrub *Deckera eurekaensis*. *Nature* 338: pages 65-67.
- WRIGHT S. (1921): Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 6: pages 111-178.
- WRIGHT S. (1978): Variability within and among populations. *Evolution and genetics of populations*, vol 4. University of Chicago Press, Chicago.
- WU L. and S. JAIN (1980): Self-fertility and seed set in natural populations of *Anthoxanthum odoratum* L. *Bot. Gaz* 14: pages 300-304.

Annexe 1 :

TABLEAUX

Année	Traitements successifs	Population		Taxon	Nombre de plantes
1992	Auto-Allo1	Transect x (zones pures)		2x	6
				4x	6
		Transect y (zones pures)		2x	15
				4x	15
	Allo2-Hyb	Zone de contact (zones pures)		2x	20
				4x	20
1993	Auto-Allo-Hyb	Molésou		2x	18
		Dent-de-Lys		4x	15
1994	Auto-Allo-Hyb	Videmanette		2x	13
		Rochers-de-Naye		4x	17
		Zone de contact	Zone pure large	2x	11
				4x	5
			Zone pure restreinte	2x	10
				4x	3

TABLEAU I: Nombre de plantes utilisées pour les expériences d'interactions reproductives réalisées en laboratoire (pollinisation "in vitro").

Auto: Autogamie.

Allo1: Allogamie réalisée s parallèlement à l'autogamie (expérience de 1992).

Allo2: Allogamie réalisée simultanément à l'hybridation (expérience de 1992).

Hyb: Hybridation.

			VALEURS DE LA CONSTANTE	
			POLLINISATIONS EN CONDITIONS NATURELLES	POLLINISATIONS IN VITRO
DIPLOIDES				0.902
	ZONE DE CONTACT	ZONE DE MELANGE	0.721	
		ZONE PURE	1.039	
	POPULATION PURE	MOLESON	0.894	
TETRAPLOIDES				0.904
	ZONE DE CONTACT	ZONE DE MELANGE	0.777	
		ZONE PURE	0.705	
	POPULATION PURE	DENT -DE-LYS	0.697	
TOTALITE				0.902

TABLEAU II: Valeurs de la constante multipliant la covariable. Cette constante correspond à la pente obtenue à partir des régressions linéaires réalisées entre le nombre total de microgamétophytes et le nombre de tubes inhibés, après transformation $\log_{10}(x+1)$.

ZONE DE CONTACT				POPULATIONS PURES		Indices				
ZONE DE MELANGE		ZONES PURES		MOLESON	DENT-DE-LYS					
2X	4X	2X	4X	2X	4X					
3.57	3.69	3.97	4.7	3.98	3.98		Indices			
	-	*		*		3.57	2X	Z. DE MELANGE	Z.DE CONTACT	
			*		*	3.69	4X			
			*	-		3.97	2X	ZONES PURES		
					*	4.7	4X			
					-	3.98	2X	MOLESON	POP. PURES	
						3.98	4X	DENT-DE-LYS		

TABLEAU III: Comparaison des indices phénologiques calculés à partir des relevés effectués dans les diverses zones cartographiées en 1992

() indiquent des différences significatives pour le test de Mann-Withney.*

(-) désignent les comparaisons non significatives, selon ce même test.

P<0.01 (correspond au seuil de 5%, après correction de Bonferroni).

FACTEURS	DEGRES DE LIBERTES	F	P
TAXON	1/198	9.50	P<0.01
ZONE	1/198	0.69	P>0.05
NOM(TAXON*ZONE)	198/42	2.92	P<0.01
EPILLET (TAXON*ZONE*NOM)	42/365	0.85	P>0.05
ERREUR	365		

TABLEAU IV : Analyse de variance mixte, avec plan à facteurs emboîtés, se rapportant au nombre total de microgamétophytes présents sur les stigmates pollinisés naturellement.

La variable correspond au log10 du nombre total de tubes +1.

R square=0.604

ZONE: Provenance: zone de contact ou populations pures.

FACTEURS	DEGRES DE LIBERTES	F	P
TAXON	1/4	2.74	P>0.05
POP (TAXON)	4/195	1.81	P>0.05
NOM (TAXON*POP)	195/42	2.89	P<0.01
EPILLET (TAXON*POP*NOM)	42/366	0.85	P<0.01
ERREUR	366		

TABLEAU V: Analyse de variance avec plan à facteurs emboîtés se rapportant au nombre total de microgamétophytes présents sur les stigmates pollinisés naturellement.

La variable correspond au log10 du nombre total de tubes +1.

R square=0.604.

POP: Provenance: zone diploïde ou tétraploïde pure, restreinte de la zone de contact, zone de mélange, Moléson (2x), Dent-de-Lys (4x).

ZONE DE CONTACT				POPULATIONS PURES		N				
ZONE DE MELANGE		ZONES PURES		MOLESON	DENT-DE-LYS					
2X	4X	2X	4X	2X	4X					
4.68	5.57	8.5	2.4	6.97	2.66		N			
	-	*		*		4.68	2X	Z. DE MELANGE	Z.DE CONTACT	
			-		-	5.57	4X			
		*		-		8.5	2X	ZONES PURES		
					-	2.4	4X			
					*	6.97	2X	MOLESON	POP. PURES	
						2.66	4X	DENT-DE-LYS		

TABLEAU VI: Comparaison du nombre total de microgamétophytes observés sur des styles supposés déjà pollinisés, récoltés dans la nature, sur le terrain d'étude.

(*) indiquent des différences significatives pour le test de Mann-Withney.

(-) désignent les comparaisons non significatives, selon ce même test.

P<0.01 (Avec correction de Bonferroni sur un seuil global de 5%).

N= nombre total moyen de grains de pollen comptés sur les stigmates de chaque épillet.

FACTEURS	DEGRES DE LIBERTES	F	P
TAXON	1/198	18.85	P<0.01
ZONE	1/198	9.55	P<0.01
INDIVIDU(TAXON*ZONE)	198	1.64	0.01<P<0.05
EPILLET (TAXON*ZONE*NOM)	42	1.11	P=0.3034
LOG10 (NB TOTAL DE TUBES + 1)	1	1'199.70	P<0.0001
ERREUR	363		

TABLEAU VII: Analyse de variance mixte , avec plan à facteurs emboîtés , se rapportant à la croissance des tubes polliniques observée sur des stigmates pollinisés naturellement.

Avec comme variable le log10 (x+1) du nombre de tubes polliniques et comme covariable le log10 (x+1) du nombre total de tubes polliniques.

R-square=0.917.

ZONE: Zone de contact ou populations pures.

FACTEURS	DEGRES DE LIBERTES	F	P
TAXON	1.4.	3.36	P>0.05
POP (TAXON)	4/195	5.59	P<0.01
INDIVIDU (TAXON*POP)	195/42	1.54	0.01<P<0.05
EPILLET (TAXON*POP*NOM)	42	1.11	P=0.3034
LOG10 (NB TOTAL DE TUBES + 1)	1	1'199.70	P<0.0001
ERREUR	2290		

TABLEAU VIII: Analyse de variance mixte, avec plan à facteurs emboîtés , se rapportant à la croissance des tubes polliniques observée sur des stigmates pollinisés naturellement.

Avec comme variable le log10 (x+1) du nombre de tubes polliniques et comme covariable le log10 (x+1) du nombre total de tubes polliniques.

R-square=0.918.

POP: Zone diploïde ou tétraploïde pure, restreinte de la zone de contact, zone de mélange, Moléson (2x), Dent-de-Lys (4x).

ZONE DE CONTACT				POPULATIONS PURES		Taux				
ZONE DE MELANGE		ZONES PURES		MOLESON	DENT-DE-LYS					
2X (E=61)	4X (E=271)	2X (E=157)	4X (E=52)	2X (E=116)	4X (E=100)					
-0.075	-0.086	-0.226	-0.189	-0.184	-0.201		Taux			
	-	*		*		-0.075	2X	Z. DE MELANGE	Z.DE CONTACT	
			*		*	-0.086	4X			
			-	-		-0.226	2X	ZONES PURES		
					-	-0.189	4X			
					-	-0.184	2X	MOLESON	POP. PURES	
						-0.201	4X	DENT-DE-LYS		

TABLEAU IX: Comparaison des taux d'inhibition pollinique observés sur des styles déjà pollinisés, récoltés dans la nature, sur le terrain d'étude.

(*) indiquent des différences significatives pour le test de Mann-Withney.

(-) désignent les comparaisons non significatives, selon ce même test.

E= Effectif analysé.

$P < 0.01$ (correspond au seuil de 5%, après correction de Bonferroni).

Taux= Taux d'inhibition représenté par les valeurs moyennes des résidus.

	Nb moyen de grains de pollen par épillet	
	In vivo	In vitro
Molésou diploïde	6.67	9.60
Zone de contact diploïde pure	8.50	11.46
Zone de contact, mélange	6.37	-
Zone de contact tétraploïde pure	2.40	10.90
Dent-de-Lys tétraploïde	2.66	10.73

TABLEAU X: Nombre moyens de microgamétophytes déposés sur les stigmates de chaque inflorescence.

FACTEURS	DEGRES DE LIBERTES	F	P
TAXON	1/127	2.34	P>0.05
ZONE	1/127	0.65	P>0.05
INDIVIDU(TAXON*ZONE)	127	2.82	P<0.0001
REPROD	2	79.83	P<0.0001
REPET	14	1.39	P=0.1492
LOG10 (NB TOTAL DE TUBES + 1)	1	7271.9	P<0.0001
ERREUR	2310		

TABLEAU XI: Analyse de variance mixte, avec plan à facteurs emboîtés, se rapportant aux interactions reproductives étudiées par des pollinisations réalisées "in vitro". Avec comme variable le $\log_{10}(x+1)$ du nombre de tubes polliniques et comme covariable le $\log_{10}(x+1)$ du nombre total de tubes observés sur les stigmates.

R-square=0.805.

ZONE: Zone de contact ou populations pures.

REPROD: Type de reproduction (autogamie, allogamie ou hybridation).

REPET: Répétition.

FACTEURS	DEGRES DE LIBERTES	F	P
TAXON	1/116	2.65	P>0.05
POP (TAXON)	10/116	0.68	P>0.05
INDIVIDU (TAXON*POP)	116	2.88	P<0.0001
REPROD	2	80.17	P<0.0001
REPET	14	1.30	P=0.1962
LOG10 (NB TOTAL DE TUBES + 1)	1	7'299.90	P<0.0001
ERREUR	2290		

TABLEAU XII: Analyse de variance mixte, avec plan à facteurs emboîtés, se rapportant aux interactions reproductives étudiées par des pollinisations réalisées "in vitro". Avec comme variable le $\log_{10}(x+1)$ du nombre de tubes polliniques et comme covariable le $\log_{10}(x+1)$ du nombre total de tubes observés sur les stigmates.

R-square=0.806.

POP: Zone diploïde ou tétraploïde pure, large de la zone de contact, zone diploïde ou tétraploïde pure, restreinte de la zone de contact, Moléson (2x), Videmanette (2x), Dent-de-Lys (4x), Rochers de Naye (4x).

REPROD: Type de reproduction (autogamie, allogamie ou hybridation).

ZONE DE CONTACT								ZONE DE CONTACT (transects X et Y)								Taux	Rep.				
TRANSECT X				TRANSECT Y																	
2X		4X		2X		4X		2X				4X									
Auto	Allo1	Auto	Allo1	Auto	Allo1	Auto	Allo1	Auto	Allo1	Allo2	Hyb	Auto	Allo1	Allo2	Hyb			Taux			
-0.196	-0.253	-0.217	-0.312	-0.169	-0.434	-0.246	-0.289	-0.17	-0.34	-0.256	-0.305	-0.24	-0.306	-0.309	-0.307			Freq.			
	-	-		-												-0.196	Auto	2X	TRANSECT X	Z.DE CONTACT	
		-		-												-0.253	Allo 1				
			-			-										-0.217	Auto	4X			
							-									-0.312	Allo1				
				*	-		-									-0.169	Auto	2X	TRANSECT Y		
							-									-0.434	Allo 1				
							-									-0.246	Auto	4X			
																-0.289	Allo 1				
								*			-					-0.17	Auto	2X	ZONE DE CONTACT TRANSECTS X ET Y		
									-				-			-0.34	Allo 1				
										-				-		-0.256	Allo 2				
														-		-0.305	Hyb				
													-			-0.24	Auto	4X			
															-	-0.306	Allo 1				
															-	-0.309	Allo 2				
															-0.307	Hyb					

TABLEAU XIII: Comparaisons des taux d'inhibition polliniques selon divers modes de reproduction. Expérience réalisée en 1992 sur des plantes non cartographiées.

(*) indiquent des différences significatives pour le test de Mann-Withney.

(-) désignent les comparaisons non significatives selon ce même test.

$p < 0.0036$ (correspond au seuil de 5%, après correction de Bonferroni).

Rep. = Type de reproduction: Auto = Autogamie.

Allo = Allogamie, Allo1 = expérience réalisée conjointement à celle de l'autogamie, Allo2 = expérience effectuée simultanément à celle de l'hybridation).

Hyb = hybridation entre les deux taxons.

Taux = Taux d'inhibition représenté par la moyenne des résidus après transformation $\log_{10}(x+1)$.

ZONE DE CONTACT (ZONES PURES)						POPULATIONS PURES												Taux	Rep			
						VIDEMANETTE			ROCHERS DE NAYE			MOLESON			DENT-DE-LYS							
2X			4X			2X			4X			2X			4X							
Auto	Allo	Hyb	Auto	Allo	Hyb	Auto	Allo	Hyb	Auto	Allo	Hyb	Auto	Allo	Hyb	Auto	Allo	Hyb					Rep.
-0.03	-0.17	-0.233	-0.129	-0.245	-0.225	-0.018	-0.172	-0.244	-0.164	-0.241	-0.213	-0.026	-0.219	-0.183	-0.053	-0.177	-0.131			Taux		
	*		*			-						-						-0.03	Auto	2X	ZONE DE CONTACT (ZONES PURES)	
		-		-			-						-					-0.17	Allo			
					-			-						-				-0.233	Hyb			
				*					-						*			-0.129	Auto			
					-					-						-		-0.245	Allo			
											-						-	-0.225	Hyb			
							*		*			-			-			-0.018	Auto	2X	VIDEMANETTE	POPULATIONS PURES
								-		-			-			-		-0.172	Allo			
											-			-			-	-0.244	Hyb			
										*					*			-0.164	Auto	4X	ROCHERS DE NAYE	
											-		-			-		-0.241	Allo			
													-			-		-0.213	Hyb			
												*			-			-0.026	Auto	2X	MOLESON	
														-		-		-0.219	Allo			
																-		-0.183	Hyb			
															*			-0.053	Auto	4X	DENT-DE-LYS	
																-		-0.177	Allo			
																	-	-0.131	Hyb			

TABLEAU XIV: Comparaison des taux d'inhibition pollinique selon divers modes de pollinisations. Expériences réalisées en 1993 et 1994 sur des plantes non cartographiées.

(*) indiquent des différences significatives pour le test de Mann-Withney.

(-) désignent les comparaisons non significatives pour ce même test.

$P < 0.003$ (correspond au seuil de 5%, après correction de Bonferroni).

Rep.= Type de reproduction: Auto= Autogamie, Allo = Allogamie, Hyb = Hybridation entre les 2 taxons.

Taux = Taux d'inhibition représenté par la moyenne des résidus, après transformation $\log_{10}(x+1)$.

			Taux	ZONE DE CONTACT (in vitro)				POPULATIONS PURES (in vitro)			
				ZONES PURES				MOLESON		DENT-DE-LYS	
				2X		4X		2X		4X	
Reprod.				Auto	Allo	Auto	Allo	Auto	Allo	Auto	Allo
Taux				-0.03	-0.17	-0.129	-0.245	-0.026	-0.219	-0.053	-0.177
Z. DE CONTACT (in situ)	ZONES PURES	2X	-0.16	*	*						
		4X	-0.226			*	*				
POP. PURES (in situ)	MOLESON	2X	-0.218					*	*		
	DENT-DE-LYS	4X	-0.239							*	*

TABLEAU XV: Comparaison des taux d'inhibition observés dans des 2 types d'expériences.

(*) indiquent des différences significatives pour le test de Mann-Withney.

$P < 0.00625$ (correspond au seuil de 5%, après correction de Bonferroni)..

Rep.= Type de reproduction: Auto= Autogamie, Allo= Allogamie.

Taux = Taux d'inhibition représenté par les valeurs des résidus.

POLLINISATIONS "IN SITU"						POLLINISATIONS "IN VITRO"										Pentes					
ZONE DE CONTACT				POPULATIONS PURES		ZONE DE CONTACT						POPULATIONS PURES									
Zone de mélange		Zones pures		Molésou	Dent-de-Lys	Zones pures non cartographiées				Zones pures		Molésou	Dent-de-Lys	Videmanette	Rochers de Naye						
						Transect x		Transect y													
2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X						
0.678	0.698	0.817	0.375	0.696	0.379	0.622	0.572	0.679	0.544	0.75	0.733	0.768	0.805	0.784	0.718		Pentes				
	-	-		-												0.678	2X	Zone de mélange <th rowspan="6">ZONE DE CONTACT</th>		ZONE DE CONTACT	
			*		*											0.698	4X				
			*	-												0.817	2X	Zones pures			
					*					*						0.375	4X				
												-				0.696	2X	Molésou			POPULATIONS PURES
													*			0.379	4X	Dent-de-Lys			
							-	-		-						0.622	2X	Transect x	Zones pures non cartographiées <th rowspan="6">ZONE DE CONTACT</th>		ZONE DE CONTACT
									-		-					0.572	4X				
									-		-					0.679	2X	Transect y			
											-					0.544	4X				
											-	-		-		0.75	2X	Zones pures			
												-	-	-	-	0.733	4X				
													-	-	-	0.768	2X	Molésou		POPULATIONS PURES	
													-	-	-	0.805	4X	Dent-de-Lys			
														-	-	0.784	2X	Videmanette			
																0.718	4X	Rochers de Naye			

TABLEAU XVI : Comparaisons des pentes de régressions réalisées entre le LOG10 (x+1) du nombre de tubes inhibés et le LOG10 (x+1) du nombre total de tubes.

(*) indiquent des différences significatives.

(-) désignent les comparaisons non significatives.

P<0.0036 (correspond au seuil de 5%, après correction de Bonferroni)..

SOLUTIONS	PRODUITS	QUANTITE	pH, VOLUME FINAL
1	N,N,N',N'-Tetramethylethylenediamine	0.400 ml	pH 8.9, 100ml
	Tris	36.600 ml	
	HCl 1N	48.000 ml	
2	Acrylamide	80.000 g	200ml
	Bis-Acrylamide	1.470 g	
3	Peroxydisulfate d'ammonium	0.185 g	200ml
4	N,N,N',N'-Tetramethylethylenediamine	0.500 ml	pH 8.9, 100ml
	Tris	5.980 ml	
	HCl 1N	ajuster à	
5	Acrylamide	10.000 g	100ml
	Bis-Acrylamide	2.500 g	
6	Riboflavine	4.000 g	100ml
7	Saccharose	40.000 g	100ml

TABLEAU XVII: Composition des solutions pour réaliser les gels de polyacrylamide.

SYSTEME	TYPE DE TAMPON	PRODUITS	QUANTITE	pH, VOLUME FINAL
SYSTEME HISTIDINE-CITRATE	Tampon d'électrode	L-Histidine	48.42 g	pH 6.5, 4.8l
		Ac. citrique	6.46 g	
	Tampon de gel	L-Histidine	4.00 g	pH 6.5, 1.6l
		Ac. citrique	0.52 g	
SYSTEME KRISJANSSON	Tampon d'électrode	Ac borique	89.28 g	pH 8.2, 4.8l
		NaOH	11.52 g	
	Tampon de gel	Tris	2.94 g	pH 7.8, 1.6l
		Ac. citrique	1.36 g	

TABLEAU XVIII: Composition des tampons pour les électrophorèses sur gels d'amidon.

PHASES	SYSTEME HISTIDINE CITRATE			SYSTEME KRISJANSSON		
	Tension	Intensite	Durée	Tension	Intensite	Temps
1	100/100 mV	.../25 mA	20 min	.../100 mV	25/25 mA	20 min
2	300/300 mV	.../200 mA	4 heures	150/150 mV	.../200 mA	~ 6 heures
3	200/200 mV	.../200 mA	6 heures	-	-	-

TABLEAU XIX: Conditions de migration pour les électrophorèses sur gels d'amidon.

ECHANTILLON	AcPH1				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	1.000	0.000	0.000	0.000	86
Molésou 2X	0.994	0.012	0.006	0.012	84
Zone de contact pure, (large) 2X	0.993	0.014	0.007	0.014	70
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.977	0.026	0.023	0.026	65
Zone de contact, mélange, 2X	1.000	0.000	0.000	0.000	28
Zone de contact, mélange, 4X	0.995	0.007	0.005	0.007	97
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.943	0.035	0.057	0.035	44
Zone de contact pure, (large) 4X	0.975	0.019	0.025	0.019	70
Dent-de-Lys 4x	1.000	0.000	0.000	0.000	92
Rochers de Naye 4X	0.988	0.012	0.012	0.012	84

TABLEAU XX: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus des phosphatases acides.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	AcPH3						
	1	CI	2	CI	3	CI	N
Videmanette 2X	0.105	0.047	0.448	0.076	0.448	0.076	86
Molésou 2X	0.042	0.031	0.452	0.077	0.506	0.077	84
Zone de contact pure, (large) 2X	0.107	0.052	0.443	0.084	0.450	0.084	70
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.086	0.050	0.359	0.085	0.555	0.088	64
Zone de contact, mélange, 2X	0.018	0.036	0.446	0.133	0.536	0.133	28
Zone de contact, mélange, 4X	0.070	0.026	0.415	0.050	0.515	0.051	97
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.083	0.041	0.517	0.074	0.400	0.073	45
Zone de contact pure, (large) 4X	0.082	0.033	0.382	0.058	0.536	0.060	70
Dent-de-Lys 4x	0.043	0.021	0.470	0.052	0.486	0.052	92
Rochers de Naye 4X	0.043	0.022	0.443	0.053	0.514	0.054	87

TABLEAU XXI: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le troisième locus des phosphatases acides.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	ADH						
	1	CI	2	CI	3	CI	N
Videmanette 2X	0.114	0.051	0.861	0.055	0.025	0.025	79
Molésou 2X	0.019	0.021	0.981	0.021	0.000	0.000	81
Zone de contact pure, (large) 2X	0.045	0.036	0.955	0.036	0.000	0.000	67
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.111	0.056	0.888	0.056	0.000	0.000	63
Zone de contact, mélange, 2X	0.093	0.079	0.870	0.092	0.037	0.051	27
Zone de contact, mélange, 4X	0.000	0.000	0.979	0.015	0.021	0.015	97
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.035	0.028	0.965	0.028	0.000	0.000	43
Zone de contact pure, (large) 4X	0.051	0.026	0.920	0.033	0.029	0.020	69
Dent-de-Lys 4x	0.139	0.036	0.849	0.037	0.011	0.011	93
Rochers de Naye 4X	0.023	0.016	0.936	0.026	0.041	0.021	86

TABLEAU XXII: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus de l'alcool déshydrogénase.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	EM1				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	0.277	0.070	0.722	0.070	81
Molésou 2X	0.366	0.073	0.634	0.073	86
Zone de contact pure, (large) 2X	0.355	0.081	0.645	0.081	69
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.397	0.091	0.603	0.091	58
Zone de contact, mélange, 2X	0.481	0.136	0.519	0.136	27
Zone de contact, mélange, 4X	0.382	0.050	0.618	0.050	95
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.409	0.075	0.590	0.075	43
Zone de contact pure, (large) 4X	0.322	0.056	0.678	0.056	69
Dent-de-Lys 4x	0.327	0.048	0.673	0.048	94
Rochers de Naye 4X	0.284	0.048	0.716	0.048	87

TABLEAU XXIII: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus de l'enzyme malique.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	GOT1														
	1	CI	2	CI	3	CI	4	CI	5	CI	6	CI	7	CI	N
Videmanette 2X	0.029	0.029	0.007	0.014	0.645	0.081	0.065	0.042	0.210	0.069	0.022	0.025	0.022	0.025	69
Moléson 2X	0.072	0.044	0.000	0.000	0.754	0.073	0.174	0.065	0.174	0.065	0.000	0.000	0.000	0.000	69
Zone de contact pure, (large) 2X	0.037	0.033	0.015	0.021	0.866	0.059	0.015	0.021	0.052	0.038	0.015	0.021	0.000	0.000	67
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.022	0.031	0.000	0.000	0.924	0.055	0.022	0.031	0.033	0.037	0.000	0.000	0.000	0.000	46
Zone de contact, mélange, 2X	0.000	0.000	0.000	0.000	0.864	0.146	0.000	0.000	0.136	0.146	0.000	0.000	0.000	0.000	11
Zone de contact, mélange, 4X	0.021	0.018	0.057	0.030	0.725	0.057	0.041	0.025	0.123	0.042	0.033	0.023	0.000	0.000	61
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.150	0.056	0.000	0.000	0.719	0.071	0.000	0.000	0.131	0.053	0.000	0.000	0.000	0.000	40
Zone de contact pure, (large) 4X	0.037	0.023	0.000	0.000	0.827	0.046	0.015	0.015	0.092	0.035	0.029	0.020	0.000	0.000	68
Dent-de-Lys 4x	0.183	0.041	0.042	0.021	0.492	0.053	0.048	0.023	0.197	0.042	0.000	0.000	0.039	0.021	89
Rochers de Naye 4X	0.060	0.031	0.017	0.017	0.724	0.059	0.017	0.017	0.172	0.050	0.000	0.000	0.009	0.012	58

TABLEAU XXIV: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus des glutamate-oxaloacétate-transaminases.

Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	GOT2																
	1	CI	2	CI	3	CI	4	CI	5	CI	6	CI	7	CI	8	CI	N
Videmanette 2X	0.000	0.000	0.000	0.000	0.902	0.046	0.024	0.024	0.073	0.041	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	82
Moléson 2X	0.012	0.017	0.012	0.017	0.768	0.065	0.018	0.021	0.173	0.058	0.006	0.012	0.012	0.017	0.000	0.000	84
Zone de contact pure, (large) 2X	0.000	0.000	0.029	0.029	0.855	0.060	0.036	0.032	0.080	0.046	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	69
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.016	0.022	0.000	0.000	0.929	0.046	0.000	0.000	0.048	0.038	0.000	0.000	0.008	0.016	0.000	0.000	63
Zone de contact, mélange, 2X	0.020	0.040	0.000	0.000	0.840	0.104	0.020	0.040	0.100	0.085	0.020	0.040	0.000	0.000	0.000	0.000	25
Zone de contact, mélange, 4X	0.036	0.022	0.007	0.010	0.786	0.049	0.072	0.031	0.083	0.033	0.004	0.008	0.018	0.016	0.004	0.008	69
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.000	0.000	0.011	0.015	0.859	0.051	0.011	0.015	0.092	0.043	0.000	0.000	0.027	0.024	0.000	0.000	46
Zone de contact pure, (large) 4X	0.015	0.015	0.041	0.024	0.795	0.049	0.034	0.022	0.112	0.039	0.000	0.000	0.004	0.008	0.000	0.000	67
Dent-de-Lys 4x	0.035	0.019	0.019	0.014	0.788	0.042	0.035	0.019	0.121	0.034	0.000	0.000	0.003	0.006	0.000	0.000	93
Rochers de Naye 4X	0.000	0.000	0.039	0.021	0.660	0.050	0.067	0.027	0.211	0.043	0.006	0.008	0.017	0.014	0.000	0.000	89

TABLEAU XXV: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le second locus des glutamate-oxaloacétate-transaminases.

Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	LAP1						
	1	CI	2	CI	3	CI	N
Videmanette 2X	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	81
Moléson 2X	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	75
Zone de contact pure, (large) 2X	0.008	0.016	0.992	0.016	0.000	0.000	61
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.016	0.023	0.976	0.027	0.008	0.016	62
Zone de contact, mélange, 2X	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	28
Zone de contact, mélange, 4X	0.005	0.007	0.995	0.007	0.000	0.000	96
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	40
Zone de contact pure, (large) 4X	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	68
Dent-de-Lys 4x	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	94
Rochers de Naye 4X	0.033	0.020	0.949	0.024	0.018	0.015	83

TABLEAU XXVI: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus des leucine-amino-peptidases.

Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	LAP2				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	0.988	0.017	0.012	0.017	81
Moléson 2X	0.987	0.018	0.013	0.018	76
Zone de contact pure, (large) 2X	1.000	0.000	0.000	0.000	61
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.918	0.047	0.082	0.047	67
Zone de contact, mélange, 2X	0.982	0.036	0.018	0.036	28
Zone de contact, mélange, 4X	1.000	0.000	0.000	0.000	96
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	1.000	0.000	0.000	0.000	40
Zone de contact pure, (large) 4X	1.000	0.000	0.000	0.000	68
Dent-de-Lys 4x	0.973	0.017	0.027	0.017	92
Rochers de Naye 4X	1.000	0.000	0.000	0.000	83

TABLEAU XXVII: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le second locus des leucine-amino-peptidases.

Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	PxC1				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	0.553	0.076	0.447	0.076	85
Moléson 2X	0.519	0.079	0.481	0.079	80
Zone de contact pure, (large) 2X	0.457	0.084	0.543	0.084	70
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.451	0.090	0.549	0.090	61
Zone de contact, mélange, 2X	0.420	0.140	0.580	0.140	25
Zone de contact, mélange, 4X	0.426	0.051	0.574	0.051	94
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.477	0.076	0.523	0.076	43
Zone de contact pure, (large) 4X	0.435	0.060	0.565	0.060	69
Dent-de-Lys 4x	0.543	0.053	0.457	0.053	88
Rochers de Naye 4X	0.466	0.053	0.534	0.053	88

TABLEAU XXVIII: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus des peroxydases de la cathode.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	PxC2				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	0.524	0.077	0.476	0.077	85
Moléson 2X	0.413	0.075	0.587	0.075	86
Zone de contact pure, (large) 2X	0.464	0.084	0.536	0.084	70
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.331	0.085	0.669	0.085	62
Zone de contact, mélange, 2X	0.482	0.134	0.518	0.134	28
Zone de contact, mélange, 4X	0.441	0.050	0.559	0.050	97
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.426	0.075	0.574	0.075	44
Zone de contact pure, (large) 4X	0.438	0.060	0.562	0.060	69
Dent-de-Lys 4x	0.503	0.052	0.497	0.052	91
Rochers de Naye 4X	0.483	0.053	0.517	0.053	90

TABLEAU XXIX: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le deuxième locus des peroxydases de la cathode.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	PxC4				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	0.443	0.079	0.557	0.079	79
Moléson 2X	0.460	0.081	0.540	0.081	75
Zone de contact pure, (large) 2X	0.447	0.087	0.553	0.087	66
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.640	0.090	0.359	0.090	57
Zone de contact, mélange, 2X	0.500	0.139	0.500	0.139	26
Zone de contact, mélange, 4X	0.556	0.053	0.444	0.053	89
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.616	0.076	0.384	0.076	41
Zone de contact pure, (large) 4X	0.550	0.062	0.450	0.062	65
Dent-de-Lys 4x	0.610	0.054	0.390	0.054	82
Rochers de Naye 4X	0.491	0.055	0.509	0.055	82

TABLEAU XXX: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le quatrième locus des peroxydases de la cathode.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	PxA1								
	1	CI	2	CI	3	CI	4	CI	N
Videmanette 2X	0.013	0.019	0.959	0.033	0.000	0.000	0.027	0.027	74
Moléson 2X	0.041	0.033	0.946	0.037	0.000	0.000	0.013	0.019	74
Zone de contact pure, (large) 2X	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	54
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.009	0.018	0.972	0.032	0.000	0.000	0.019	0.026	54
Zone de contact, mélange, 2X	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	18
Zone de contact, mélange, 4X	0.017	0.015	0.980	0.016	0.000	0.000	0.003	0.006	75
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.000	0.000	0.987	0.018	0.006	0.012	0.006	0.012	39
Zone de contact pure, (large) 4X	0.018	0.018	0.956	0.027	0.000	0.000	0.026	0.021	57
Dent-de-Lys 4x	0.079	0.032	0.904	0.035	0.000	0.000	0.018	0.016	70
Rochers de Naye 4X	0.045	0.023	0.923	0.030	0.010	0.011	0.022	0.017	78

TABLEAU XXXI: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus des peroxydases de l'anode.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	PxA2				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	0.444	0.078	0.555	0.078	81
Moléson 2X	0.500	0.079	0.500	0.079	80
Zone de contact pure, (large) 2X	0.360	0.082	0.640	0.082	68
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.270	0.079	0.730	0.079	63
Zone de contact, mélange, 2X	0.339	0.127	0.661	0.127	28
Zone de contact, mélange, 4X	0.348	0.050	0.652	0.050	92
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.432	0.078	0.568	0.078	40
Zone de contact pure, (large) 4X	0.437	0.061	0.563	0.061	67
Dent-de-Lys 4x	0.407	0.051	0.593	0.051	91
Rochers de Naye 4X	0.358	0.053	0.641	0.053	81

TABLEAU XXXII: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le second locus des peroxydases de l'anode.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés.

ECHANTILLON	SOD1				
	1	CI	2	CI	N
Videmanette 2X	0.975	0.025	0.025	0.025	80
Molésou 2X	0.860	0.053	0.140	0.053	87
Zone de contact pure, (large) 2X	0.929	0.043	0.071	0.043	70
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.939	0.042	0.061	0.042	66
Zone de contact, mélange, 2X	1.000	0.000	0.000	0.000	28
Zone de contact, mélange, 4X	0.923	0.027	0.087	0.028	100
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.880	0.048	0.120	0.048	46
Zone de contact pure, (large) 4X	0.911	0.034	0.089	0.034	70
Dent-de-Lys 4x	0.970	0.018	0.030	0.018	93
Rochers de Naye 4X	0.956	0.022	0.044	0.022	86

TABLEAU XXXIII: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le premier locus des superoxyde dismutases.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés

ECHANTILLON	SOD2						
	1	CI	2	CI	3	CI	N
Videmanette 2X	0.969	0.027	0.031	0.027	0.000	0.000	80
Molésou 2X	0.860	0.053	0.140	0.053	0.000	0.000	87
Zone de contact pure, (large) 2X	0.929	0.043	0.071	0.043	0.000	0.000	70
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.939	0.042	0.061	0.042	0.000	0.000	66
Zone de contact, mélange, 2X	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	28
Zone de contact, mélange, 4X	0.913	0.028	0.082	0.027	0.005	0.007	100
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.880	0.048	0.120	0.048	0.000	0.000	46
Zone de contact pure, (large) 4X	0.911	0.034	0.089	0.034	0.000	0.000	70
Dent-de-Lys 4x	0.970	0.018	0.027	0.017	0.003	0.006	93
Rochers de Naye 4X	0.956	0.022	0.044	0.022	0.000	0.000	86

TABLEAU XXXIV: Fréquences alléliques observées dans les diverses zones étudiées, pour le second locus des superoxyde dismutases.
Avec CI = intervalle de confiance, N = nombre d'individus étudiés

ECHANTILLON	POLYMORPHISME (%)
Videmanette 2X	42.86
Molésou 2X	52.38
Zone de contact pure, (large) 2X	47.62
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	57.14
Zone de contact, mélange, 2X	42.86
Zone de contact, mélange, 4X	47.62
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	52.38
Zone de contact pure, (large) 4X	52.38
Dent-de-Lys 4x	47.62
Rochers de Naye 4X	52.38

*TABLEAU XXXVI: Pourcentage de polymorphisme,
déterminé pour chaque zone.*

ECHANTILLON	DIVERSITE $\Sigma -p_i \ln(p_i)$
Videmanette 2X	6.75
Molésou 2X	7.28
Zone de contact pure, (large) 2X	6.26
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	6.28
Zone de contact, mélange, 2X	5.73
Zone de contact, mélange, 4X	6.85
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	6.83
Zone de contact pure, (large) 4X	6.96
Dent-de-Lys 4x	7.59
Rochers de Naye 4X	7.34

TABLEAU XXXVII: Diversité allélique de Shannon moyenne, déterminée pour chaque échantillon.
Avec P_i = fréquence allélique.

GROUPE	NB DE DEMES	AP	Nm
ZONE DE CONTACT 2X	3	1	0.00091
ZONE DE CONTACT 4X	3	3	0.07973
ZONE DE CONTACT, TOTALITE	6	4	0.00357
ZONES 2X, TOTALITE	5	2	0.00130
ZONES 4X, TOTALITE	5	1	0.00033
TOTALITE DES ZONES	10	1	0.00008

TABLEAU XXXVIII: Flux de gènes déterminé grâce aux allèles personnels.
Avec AP= Nb d'allèles particuliers aux groupes considérées.

ECHANTILLON	AcPH1				AcPH3			
	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg
Videmanette 2X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.77	0.99	0.22	P>0.05
Molésou 2X	0.01	0.01	0.00	P>0.05	0.69	0.54	-0.28	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 2X	0.01	0.01	-0.03	P>0.05	0.70	0.59	-0.19	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.02	0.05	0.66	P>0.05	0.69	0.56	-0.24	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.75	0.51	-0.46	P>0.05
Zone de contact, mélange, 4X	0.01	0.01	0.31	P>0.05	0.52	0.56	0.08	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.05	0.11	0.58	P<0.001 *	0.38	0.57	0.33	P<0.001 *
Zone de contact pure, (large) 4X	0.04	0.05	0.20	P>0.05	0.45	0.56	0.20	P>0.05
Dent-de-Lys 4x	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.47	0.54	0.13	P>0.05
Rochers de Naye 4X	0.02	0.02	0.35	P>0.05	0.51	0.54	0.05	P>0.05

TABLEAU XXXIX: Taux d'hétérozygosité observés et attendus, indices de fixation et probabilités d'écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les phosphatases acides.

Avec: Ho = Taux d'hétérozygosité observé (zygotique pour les diploïdes et gamétique pour les tétraploïdes), He = taux d'hétérozygotes attendus, F = indice de fixation de Wright

(*) indiquent, pour les différences significatives à la loi de Hardy-Weinberg, que l'écart provient d'un excès d' homozygotes

ECHANTILLON	ADH			
	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg
Videmanette 2X	0.15	0.25	0.38	P>0.05
Moléson 2X	0.04	0.04	0.01	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 2X	0.06	0.09	0.31	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.03	0.20	0.84	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.04	0.23	0.84	P>0.05
Zone de contact, mélange, 4X	0.00	0.00	1.00	P<0.001 *
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.05	0.07	0.31	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 4X	0.05	0.15	0.68	P<0.001 *
Dent-de-Lys 4x	0.18	0.26	0.30	P<0.001 *
Rochers de Naye 4X	0.03	0.12	0.75	P<0.001 *

TABLEAU XL: Taux d'hétérozygosité observés et attendus, indices de fixation et probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les alcool déshydrogénases.

Avec: Ho = Taux d'hétérozygosité observé (zygotique pour les diploïdes et gamétique pour les tétraploïdes), He = taux d'hétérozygotes attendus, F = indices de fixation de Wright.

() indiquent, pour les différences significatives à la loi de Hardy-Weinberg, que l'écart provient d'un excès d'homozygotes*

ECHANTILLON	EM1			
	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg
Videmanette 2X	0.56	0.40	-0.38	P>0.05
Molésou 2X	0.73	0.46	-0.58	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 2X	0.71	0.46	-0.55	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.79	0.48	-0.66	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.96	0.50	-0.93	P>0.05
Zone de contact, mélange, 4X	0.54	0.47	-0.13	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.52	0.48	-0.06	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 4X	0.45	0.44	-0.03	P>0.05
Dent-de-Lys 4x	0.46	0.44	-0.04	P>0.05
Rochers de Naye 4X	0.40	0.41	0.02	P>0.05

TABLEAU XLI: Taux d'hétérozygosit  observ s et attendus, indices de fixation et probabilit  d' carts   la loi de Hardy-Weinberg pour l'enzyme malique.

Avec: Ho = Taux d'h t rozygosit  observ  (zygotique pour les diplo ides et gam tique pour les t traplo ides), He = taux d'h t rozygotes attendus, F = indices de fixation de Wright.

ECHANTILLON	GOT1				GOT2			
	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg
Videmanette 2X	0.26	0.53	0.51	P>0.05	0.15	0.18	0.19	P>0.05
Moléson 2X	0.28	0.37	0.25	P>0.05	0.36	0.38	0.06	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 2X	0.22	0.24	0.09	P<0.001	0.23	0.26	0.11	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.07	0.14	0.55	P>0.05	0.14	0.13	-0.06	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.09	0.24	0.61	P>0.05	0.23	0.28	0.19	P>0.05
Zone de contact, mélange, 4X	0.15	0.45	0.67	P<0.001 *	0.15	0.37	0.59	P<0.001
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.17	0.44	0.61	0.01<P<0.05	0.19	0.25	0.25	P<0.001
Zone de contact pure, (large) 4X	0.18	0.31	0.41	P<0.001 *	0.22	0.35	0.36	P<0.001
Dent-de-Lys 4x	0.40	0.68	0.42	P<0.001 *	0.25	0.36	0.31	P<0.001 *
Rochers de Naye 4X	0.24	0.44	0.45	P<0.001 *	0.35	0.51	0.31	P<0.001

TABLEAU XLII: Taux d'hétérozygosité observés et attendus, indices de fixation et probabilités d'écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les glutamate-oxaloacétate-transaminases.

Avec: Ho = Taux d'hétérozygosité observé (zygotique pour les diploïdes et gamétique pour les tétraploïdes), He = taux d'hétérozygotes attendus, F = indice de fixation de Wright.

(*) indiquent, pour les différences significatives à la loi de Hardy-Weinberg, que l'écart provient d'un excès d' homozygotes.

ECHANTILLON	LAP1				LAP2			
	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg
Videmanette 2X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.02	0.02	-0.04	P>0.05
Moléson 2X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.03	0.03	-0.04	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 2X	0.02	0.02	-0.03	P>0.05	0.00	0.00	1.00	Monomorphe
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.05	0.05	-0.03	P>0.05	0.16	0.15	-0.09	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.04	0.04	-0.01	P>0.05
Zone de contact, mélange, 4X	0.01	0.01	0.30	P>0.05	0.00	0.00	1.00	Monomorphe
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.00	0.00	1.00	Monomorphe
Zone de contact pure, (large) 4X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.00	0.00	1.00	Monomorphe
Dent-de-Lys 4x	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.04	0.05	0.17	P>0.05
Rochers de Naye 4X	0.05	0.10	0.49	P<0.001 *	0.00	0.00	1.00	Monomorphe

TABLEAU XLIII: Taux d'hétérozygosité observés et attendus, indices de fixation et probabilités d'écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les leucine-amino-peptidases.

Avec: Ho = Taux d'hétérozygosité observé (zygotique pour les diploïdes et gamétique pour les tétraploïdes), He = taux d'hétérozygotes attendus, F = indice de fixation de Wright.

(*) indique, pour les différences significatives à la loi de Hardy-Weinberg, que l'écart provient d'un excès d'homozygotes.

ECHANTILLON	Px C1				Px C2				Px C4			
	Ho	He	F	Prob. d'écart à la loi H-W	Ho	He	F	Prob. d'écart à la loi H-W	Ho	He	F	Prob. d'écart à la loi H-W
Videmanette 2X	0.85	0.49	-0.71	P>0.05	0.84	0.50	-0.67	P>0.05	0.66	0.50	-0.33	P>0.05
Moléson 2X	0.66	0.50	-0.33	P>0.05	0.26	0.49	0.46	P>0.05	0.49	0.50	0.01	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 2X	0.77	0.50	-0.55	P>0.05	0.84	0.50	-0.69	P>0.05	0.47	0.49	0.05	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.61	0.50	-0.22	P>0.05	0.53	0.44	-0.20	P>0.05	0.37	0.46	0.20	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.36	0.49	0.26	P>0.05	0.82	0.50	-0.65	P>0.05	0.69	0.50	-0.38	P>0.05
Zone de contact, mélange, 4X	0.03	0.49	0.94	P>0.05	0.56	0.49	-0.14	P>0.05	0.35	0.49	0.29	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.29	0.50	0.43	P>0.05	0.51	0.49	-0.05	P>0.05	0.30	0.47	0.37	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 4X	0.46	0.49	0.06	P>0.05	0.58	0.49	-0.18	P>0.05	0.19	0.50	0.62	P>0.05
Dent-de-Lys 4x	0.45	0.50	0.10	P>0.05	0.59	0.50	-0.18	P>0.05	0.37	0.48	0.22	P>0.05
Rochers de Naye 4X	0.45	0.50	-0.05	P>0.05	0.57	0.50	-0.14	P>0.05	0.44	0.50	0.12	P>0.05

TABLEAU XLIV: Taux d'hétérozygosité observés et attendus, indices de fixation et probabilités d'écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les peroxydases de la partie cathodique.

Avec: Ho = Taux d'hétérozygosité observé (zygotique pour les diploïdes et gamétique pour les tétraploïdes), He = taux d'hétérozygotes attendus, F = indice de fixation de Wright.

ECHANTILLON	PxA1				PxA2			
	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg
Videmanette 2X	0.08	0.08	-0.02	P>0.05	0.77	0.49	-0.55	P>0.05
Moléson 2X	0.08	0.10	0.21	P>0.05	0.68	0.50	-0.35	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 2X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.72	0.46	-0.56	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.56	0.05	-0.01	P>0.05	0.48	0.39	-0.23	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.00	0.00	1.00	Monomorphe	0.68	0.45	-0.51	P>0.05
Zone de contact, mélange, 4X	0.03	0.04	0.27	P>0.05	0.47	0.45	-0.04	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.02	0.03	0.17	P>0.05	0.47	0.49	-0.04	P>0.05
Zone de contact pure, (large) 4X	0.04	0.09	0.52	P<0.001 *	0.58	0.49	-0.19	P>0.05
Dent-de-Lys 4x	0.07	0.18	0.61	P<0.001 *	0.51	0.48	-0.06	P>0.05
Rochers de Naye 4X	0.05	0.15	0.65	P<0.001 *	0.36	0.46	0.21	P>0.05

TABLEAU XLV: Taux d'hétérozygosité observés et attendus, indices de fixation et probabilités d'écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les peroxydases de la partie anodique.

Avec: Ho = Taux d'hétérozygosité observé (zygotique pour les diploïdes et gamétique pour les tétraploïdes), He = taux d'hétérozygotes attendus, F = indice de fixation de Wright.

(*) indiquent, pour les différences significatives à la loi de Hardy-Weinberg, que l'écart provient d'un excès d' homozygotes.

ECHANTILLON	SOD1				SOD2			
	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg	Ho	He	F	Probabilité d'écart à la loi de Hardy-Weinberg
Videmanette 2X	0.05	0.05	-0.03	P>0.05	0.05	0.05	-0.03	P>0.05
Molésou 2X	0.07	0.24	0.71	P<0.001 *	0.07	0.24	0.71	P<0.001 *
Zone de contact pure, (large) 2X	0.09	0.13	0.35	P>0.05	0.09	0.13	0.04	P>0.05
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.03	0.11	0.74	P>0.05	0.03	0.11	0.74	P>0.05
Zone de contact, mélange, 2X	0.00	0.00	0.00	Monomophe	0.00	0.00	0.00	Monomophe
Zone de contact, mélange, 4X	0.03	0.14	0.82	P<0.001 *	0.03	0.16	0.80	P<0.001 *
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.01	0.21	0.93	P<0.001 *	0.10	0.21	0.52	P<0.001 *
Zone de contact pure, (large) 4X	0.08	0.16	0.52	P>0.05	0.08	0.16	0.52	P>0.05
Dent-de-Lys 4x	0.03	0.06	0.54	P<0.001 *	0.03	0.06	0.51	P<0.001 *
Rochers de Naye 4X	0.03	0.08	0.61	P<0.001 *	0.03	0.08	0.61	P<0.001 *

TABLEAU XLVI: Taux d'hétérozygoté observés et attendus, indices de fixation et probabilités d'écart à la loi de Hardy-Weinberg pour les tétrazolium oxydases.

Avec: Ho = Taux d'hétérozygoté observé (zygotique pour les diploïdes et gamétique pour les tétraploïdes), He = taux d'hétérozygotes attendus, F = indice de fixation de Wright.

(*) indiquent, pour les différences significatives à la loi de Hardy-Weinberg, que l'écart provient d'un excès d' homozygotes.

ECHANTILLON	Ho	He	F	t
Videmanette 2X	0.31	0.66	0.53	0.31
Molésou 2X	0.28	0.68	0.59	0.26
Zone de contact pure, (large) 2X	0.42	0.67	0.30	0.54
Zone de contact pure, (restreinte) 2X	0.25	0.67	0.63	0.23
Zone de contact, mélange, 2X	0.29	0.68	0.57	0.27
Zone de contact, mélange, 4X	0.17	0.68	0.75	0.14
Zone de contact pure, (restreinte) 4X	0.15	0.68	0.78	0.12
Zone de contact pure, (large) 4X	0.25	0.68	0.63	0.23
Dent-de-Lys 4x	0.19	0.68	0.72	0.16
Rochers de Naye 4X	0.19	0.69	0.72	0.16

TABLEAU XLVII: Taux d'hétérozygosité moyens observés et attendus, indices de fixation moyens, taux d'allogamie.
Avec H_o = Taux d'hétérozygosité moyen (zygotique pour les diploïdes, gamétique pour les tétraploïdes), H_e = Taux d'hétérozygotes attendus moyen, F = indice de fixation de Wright, t = taux d'allogamie.

ZONE DE CONTACT						POPULATIONS PURES				Hétéro.	Taxon			
ZONE DE MELANGE		ZONES PURES				MOLESON	DENT-DE-LYS	VIDEMANETTE	ROCHERS DE NAYE					
		RESTREINTES		LARGES										
2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X	2X	4X			Taxon		
0.29	0.17	0.25	0.15	0.42	0.25	0.28	0.19	0.31	0.19			Hétérozygosité		
	*	-		-						0.29	2X	ZONE DE MELANGE		ZONE DE CONTACT
			-		-					0.17	4X			
			*	*		-		-		0.25	2X	RESTREINTE	ZONES PURES	
				*	*	-		-	-	0.15	4X			
				*	*			-	-	0.42	2X	LARGE		
							*	*		0.25	4X			
										0.28	2X	MOLESON		POPULATIONS PURES
									-	0.19	4X	DENT-DE-LYS		
									*	0.31	2X	VIDEMANETTE		
										0.19	4X	ROCHERS DE NAYE		

TABLEAU XLVIII: Comparaisons des hétérozygosités moyennes par échantillon.

(*) indiquent les différences significatives pour le test de Mann-Whitney. (-) désignent les comparaisons non significatives pour ce même test, $P < 0.00625$ (correspond au seuil de 5%, après corrections de Bonferroni).

ZONE DE CONTACT				POPULATION PURES		Effort reprod.	Taxon		
ZONE DE MELANGE		ZONES PURES		MOLESON	D-DE-LYS				
2X	4X	2X	4X	2X	4X			Taxon	
19.73	18.92	17.85	19.63	17.00	21.20			Effort reproductif	
	-	-				19.73	2X	Z. DE MELANGE	ZONE DE CONTACT
			-			18.92	4X		
			-	-		17.85	2X	ZONE PURE	
					-	19.63	4X		
					*	17.00	2X	POPULATIONS PURES	
						21.20	4X		

TABLEAU XLIX: Comparaison de l'effort reproductif moyen par échantillon.

Effort reproductif = Nombre d'épillets/nobre d'épi

(*) indiquent les comparaisons significatives pour le test de Mann-Whitney, (-) désignent les comparaison non significatives selon le même test, $P < 0.0071$ (correspond au seuil de 5%, après corrections de Bonferroni).

ZONE DE CONTACT				POPULATION PURES		Taux caryo.	Taxon		
ZONE DE MELANGE		ZONES PURES		MOLESON	D-DE-LYS				
2X	4X	2X	4X	2X	4X			Taxon	
0.14	0.17	0.06	0.1	0.21	0.1			Taux de caryopses bien formés	
	-	*				0.14	2X	Z. DE MELANGE	ZONE DE CONTACT
			-			0.17	4X		
			-	*		0.06	2X	ZONE PURE	
					-	0.1	4X		
					*	0.21	2X	POPULATIONS PURES	
						0.1	4X		

TABLEAU L: Comparaison des taux moyens de caryopses bien formés par échantillon.

Taux de caryopses bien formés = Nombre de caryopses bien formés/nombre total de caryopses

(*) indiquent les comparaisons significatives pour le test de Mann-Whitney, (-) désignent les comparaisons non significatives selon le même test, $P < 0.0071$ (correspond au seuil de 5%, après corrections de Bonferroni).

ZONE DE CONTACT				POPULATION PURES		Fert.	Taxon		
ZONE DE MELANGE		ZONES PURES		MOLESON	D-DE-LYS				
2X	4X	2X	4X	2X	4X			Taxon	
0.13	0.17	0.06	0.10	0.21	0.12			Fertilité	
	-	-				0.13	2X	Z. DE MELANGE	ZONE DE CONTACT
			-			0.17	4X		
			-	*		0.06	2X	ZONE PURE	
					-	0.10	4X		
					*	0.21	2X	POPULATIONS PURES	
						0.12	4X		

TABLEAU LI: Comparaison de la fertilité moyenne par échantillon.

Fertilité = Nombre de caryopses bien formés/ nombre d'épillets

(*) indiquent les comparaisons significatives pour le test de Mann-Whitney, (-) désignent les comparaisons non significatives selon le même test, $P < 0.0071$ (correspond au seuil de 5%, après corrections de Bonferroni).

ENZYMES	LOCI	ZONES	EFFORT REPRODUCTIF			TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES			FERTILITE				
			Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité		
SOD		H	y=6.22x+18.60	0.0166	0.0534	y=-0.07x+0.13	0.0031	0.4095	y=-0.07x+0.13	0.0032	0.3989		
		P	y=1.81x+19.03	0.0032	0.4669	y=0.06x+0.16	0.0083	0.2424	y=0.06x+0.16	0.0097	0.2078		
GOT		H	y=-0.088x+18.90	<0.0001	0.9450	y=-0.08x+0.16	0.0323	0.0810	y=-0.08x+0.15	0.0343	0.0064		
		P	y=-2.57x+20.48	0.0146	0.1217	y=0.09x+0.12	0.0384	0.0116	y=0.09x+0.12	0.0409	0.0092		
		GOT1	H	y=3.19x+18.49	0.0126	0.0924	y=0.016x+0.13	0.0005	0.7389	y=0.12x+0.02	0.0008	0.6733	
			P	y=2.03x+18.64	0.0128	0.1425	y=-0.006x+0.17	0.0030	0.8228	y=-0.005x+0.16	0.0002	0.8632	
		GOT2	H	y=0.10x+18.71	0.0001	0.9132	y=-0.08x+0.16	0.0565	0.0003	y=-0.09x+0.17	0.0643	0.0042	
			P	y=-2.67x+20.75	0.0318	0.0203	y=0.07+0.13	0.0496	0.0360	y=0.07x+0.12	0.0523	0.0031	
		ADH		H	y=-3.89x+18.54	0.0069	0.2132	y=-0.10x+0.13	0.0082	0.1763	y=-0.1x+0.13	0.0081	0.1866
				P	y=3.13x+18.92	0.0118	0.1596	y=-0.059x+0.17	0.0100	0.1954	y=-0.05x+0.17	0.0009	0.2262
LAP		H	y=-3.77x+18.52	0.0043	0.3436	y=-0.18x+0.13	0.0129	0.0993	y=-0.17x+0.13	0.0131	0.0960		
		P	y=7.73x+19.29	0.0057	0.3501	y=-0.14x+0.17	0.0047	0.3960	y=-0.14x+0.16	0.0048	0.3881		
		LAP1	H	y=-3.58x+18.81	0.0047	0.3052	y=-0.05x+0.13	0.0017	0.5342	y=-0.06x+0.12	0.0020	0.5122	
			P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		LAP2	H	y=-1.38x+1.88	0.0012	0.6056	y=-0.10x+0.13	0.0114	0.1106	y=-0.10+0.13	0.0116	0.1184	
			P	y=4.08x+19.14	0.0061	0.3127	y=-0.07x+0.17	0.0046	0.3797	y=-0.07x+0.16	0.0049	0.3851	
		AcPH		H	y=-0.94x+18.93	0.0004	0.7728	y=-0.08x+0.14	0.0046	0.3119	y=-0.08x+0.13	0.0030	0.4143
				P	y=-2.59x+19.72	0.0020	0.4839	y=0.17x-0.002	<0.0001	0.9776	y=0.01x+0.16	<0.0001	0.9354
AcPH1	H			y=1.13x+18.74	0.0002	0.8156	y=1.13x+18.74	0.0002	0.8156	y=-0.04x+0.12	0.0005	0.7299	
	P			y=-2.56x+19.26	0.0007	0.7389	y=-2.56x+19.26	0.0007	0.7389	y=-0.16x+0.16	0.0087	0.2268	
AcPH3	H			y=-0.41x+18.98	0.0006	0.7127	y=-0.03x+0.14	0.0041	0.3376	y=-0.02x+0.14	0.0029	0.4249	
	P			y=-0.83x+19.70	0.0026	0.5087	y=0.005x+0.16	0.0003	0.8313	y=0.01x+0.16	0.0008	0.7209	
PxC				H	y=-0.41x+18.98	0.0006	0.7127	y=-0.03x+0.14	0.0041	0.3376	y=0.001x+0.12	<0.0001	0.9542
				P	y=-0.83x+19.7	0.0026	0.5087	y=0.055x+0.16	0.0003	0.8313	y=0.02x+0.15	0.0039	0.4263

ENZYMES	LOCI	ZONES	EFFORT REPRODUCTIF			TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES			FERTILITE			
			Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité	
PxC	PxC1	H	y=-0.47x+18.94	0.0009	0.6552	y=-0.03x+0.14	0.0074	0.2000	y=-0.04x+0.14	0.0095	0.1504	
		P	y=-3.64x+21.08	0.0514	0.0030	y=0.02x+0.16	<0.0001	0.4792	y=0.02x+0.15	0.0290	0.4904	
	PxC2	H	y=1.35x+18.00	0.0058	0.2555	y=-0.02x+0.13	<0.0001	0.9484	y=-0.004x+0.16	0.0001	0.8833	
		P	y=0.73x+18.82	0.0016	0.6000	y=-0.002x+0.17	<0.0001	0.9434	y=-0.005x+0.17	0.0002	0.8547	
	PxC4	H	y=0.96x+18.43	0.0035	0.3745	y=0.04x+0.11	0.0008	0.1681	y=0.03x+0.11	0.0076	0.1999	
		P	y-1.95x+19.196	0.0145	0.1193	y=0.004x+0.16	0.0001	0.8900	y=-0.004x+0.16	0.0001	0.8856	
PxA		H	y=-7.93x+21.03	0.0058	0.2553	y=-0.67x+0.14	0.0038	0.3582	y=-0.06x+0.13	0.0031	0.4076	
		P	y=-7.93x+21.03	0.0391	0.0100	y=0.04+0.16	0.1123	0.5332	y=0.04x+0.15	0.0022	0.5423	
		PxA1	H	y=0.46x+18.74	0.0001	0.8702	y=-0.09x+0.13	0.0081	0.1791	y=-0.09x+0.13	0.0081	0.1787
			P	y=-1.16x+19.32	0.0015	0.6212	y=0.01x+0.16	0.0002	0.8571	y=0.01x+0.16	0.0004	0.7968
		PxA2	H	y=-1.51x+19.48	0.0078	0.1861	y=-0.007+0.13	0.0003	0.8044	y=-0.004x+0.13	0.0001	0.8929
			P	y=-3.78x+21.36	0.0496	0.0036	y=0.02x+0.16	0.0026	0.5094	y=0.02x+0.15	0.0020	0.5600
EM		H	y=-0.45x+19.03	<0.0001	0.7103	y=0.02x+0.12	0.0015	0.5698	y=0.02x+0.12	0.0012	0.6123	
		P	y=-2.87x+20.95	0.0277	0.0305	y=0.04x+0.14	0.0380	0.1635	y=0.04x+0.14	0.0130	0.1398	

TABLEAU LII: Coefficients de régressions obtenus à la suite de régressions réalisées entre divers caractères et le taux d'hétérozygote, pour la zone de contact et l'ensemble des populations pures.

H = Zone d'hybridation

P= Populations pures

EFFORT REPRODUCTIF = Nombre d'épillets/nombre d'épis

TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES = Nombre de caryopses bien formés/nombre total de caryopses

FERTILITE = Nombre de caryopses bien formés/nombre d'épillets

Seuil de signification = 0.025%, avec correction de Bonferroni

Hétérozygoté				EFFORT REPRODUCTIF		
				Droite	R-square	Probabilité
TOTALITE				$y=-1.75x+19.75$	0.0125	0.0265
	DIPLOIDES			$y=-1.47x+18.98$	0.0124	0.1578
	TETRAPLOIDES			$y=-0.80x+20.17$	0.0017	0.5344
	ZONE DE CONTACT			$y=-0.47x+18.94$	0.0009	0.6552
		ZONE DE MELANGE		$y=0.93x+18.52$	0.0032	0.5400
			DIPLOIDE	$y=0.40x+19.22$	0.0011	0.8753
			TETRAPLOIDE	$y=1.20x+18.29$	0.0045	0.5127
		DIPLOIDE		$y=0.60x+18.01$	0.0022	0.6770
		PURE		$y=1.17x+17.20$	0.0079	0.5037
		TETRAPLOIDE		$y=-1.52x+19.52$	0.0063	0.3487
		PURE		$y=-7.16x+21.60$	0.1030	0.0316
	POPULATIONS PURES			$y=-3.64x+21.08$	0.0514	0.0030
		MOLESON (2X)		$y=-3.50x+19.09$	0.0697	0.0188
		DENT-DE-LYS (4X)		$y=-0.72x+21.54$	0.0013	0.7300

TABLEAU LIII: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre le taux d'hétérozygoté et l'effort reproductif du locus PxA1.

Effort reproductif = Nombre d'épillets/épi

Hétérozygoté				EFFORT REPRODUCTIF					
				Droite	R-square	Probabilité			
TOTALITE				y=-3.45x+20.22	0.0208	0.0041			
	DIPLOIDES			y=-2.25x+18.98	0.0290	0.0304			
	TETRAPLOIDES			y=1.60x+20.61	0.0049	0.2902			
	ZONE DE CONTACT			y=-1.51x+19.48	0.0078	0.1861			
				ZONE DE MELANGE		y=-0.55x+19.12	0.0009	0.7399	
						DIPLOIDE	y=-2.22x+18.95	0.0295	0.1933
						TETRAPLOIDE	y=-2.74x+22.57	0.0152	0.2469
				DIPLOIDE		y=-1.52x+19.13	0.0136	0.2932	
				PURE		y=-2.22x+19.95	0.0295	0.1933	
				TETRAPLOIDE		y=-1.26x+19.58	0.0001	0.5160	
				PURE		y=-2.00x+20.57	0.0066	0.5959	
	POPULATIONS PURES			y=-378x+21.36	0.0496	0.0036			
				MOLESON (2X)		y=-2.81x+18.78	0.0430	0.0660	
				DENT-DE-LYS (4X)		y=-2.74x+22.57	0.0152	0.2469	

TABLEAU LIV: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre le taux d'hétérozygoté et l'effort reproductif du locus PxC2.

Effort reproductif = Nombre d'épillets/épi

Hétérozygoté				EFFORT REPRODUCTIF		
				Droite	R-square	Probabilité
TOTALITE				$y=-0.96x+19.44$	0.0045	0.1821
	DIPLOIDES			$y=1.09x+16.63$	0.0016	0.6100
	TETRAPLOIDES			$y=3.52x+19.22$	0.0258	0.0142
	ZONE DE CONTACT			$y=0.10x+18.71$	0.0001	0.9132
		ZONE DE MELANGE		$y=1.64x+18.38$	0.0125	0.2250
			DIPLOIDE	$y=4.23x+15.50$	0.0330	0.3955
			TETRAPLOIDE	$y=2.32x+18.40$	0.0108	0.3117
		DIPLOIDE		$y=0.98x+17.40$	0.0013	0.7467
		PURE		$y=-0.82x+18.67$	0.0008	0.8346
		TETRAPLOIDE		$y=2.73x+18.60$	0.0137	0.1655
			PURE	$y=3.16x+19.05$	0.0160	0.4076
	POPULATIONS PURES			$y=-2.67x+20.75$	0.0318	0.0203
		MOLESON (2X)		$y=1.17x+15.87$	0.0019	0.7004
		DENT-DE-LYS (4X)		$y=3.42x+20.42$	0.0291	0.1081

TABLEAU LV: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre le taux d'hétérozygoté et l'effort reproductif du locus GOT2.

Effort reproductif = Nombre d'épillets /épi

Hétérozygosité				TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES		
				Droite	R-square	Probabilité
TOTALITE				$y=-0.01x+0.15$	0.0018	0.4039
	DIPLOIDES			$y=-0.5x+0.20$	0.0067	0.2991
	TETRAPLOIDES			$y=-0.07x+0.15$	0.0188	0.0369
	ZONE DE CONTACT			$y=0.08x+0.16$	0.0565	0.0003
		ZONE DE MELANGE		$y=-0.08x+0.19$	0.0308	0.0541
			DIPLOIDE	$y=-0.13x+0.26$	0.0473	0.3072
			TETRAPLOIDE	$y=-0.13x+0.19$	0.0320	0.0766
		DIPLOIDE		$y=-0.05x+0.13$	0.0078	0.4258
			PURE	$y=0.023x+0.04$	0.0029	0.6834
		TETRAPLOIDE		$y=-0.09x+0.17$	0.0197	0.0954
			PURE	$y=0.02x+0.10$	0.0019	0.7756
	POPULATIONS PURES			$y=0.07x+0.13$	0.4960	0.0360
		MOLESON (2X)		$y=-0.06x+0.27$	0.0077	0.4409
		DENT-DE-LYS (4X)		$y=-0.03x+0.13$	0.0108	0.3293

TABLEAU LVI: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre le taux d'hétérozygosité et le taux de caryopses bien formés du locus GOT2.

Taux de caryopses bien formés = Nombre de cayopses bien formés/nombre total de caryopses.

Hétérozygoté					FERTILITE					
					Droite	R-square	Probabilité			
TOTALITE					y=0.02x+0.15	0.0025	0.3219			
	DIPLOIDES				y=-0.06x+0.20	0.0086	0.2403			
	TETRAPLOIDES				y=-0.07x+0.15	0.0200	0.0315			
					y=-0.09x+0.17	0.0643	0.0042			
	ZONE DE CONTACT			ZONE DE MELANGE	DIPLOIDE	y=-0.08x+0.19	0.0310	0.0533		
					TETRAPLOIDE	y=-0.13x+0.26	0.0497	0.2950		
								y=-0.13x+0.19	0.0331	0.0744
				DIPLOIDE	y=0.98x+17.40	0.0013	0.7467			
				PURE	y=0.02x+0.04	0.0024	0.7153			
				TETRAPLOIDE	y=2.73x+18.60	0.0137	0.1655			
				PURE	y=0.011x+0.10	0.0011	0.8324			
	POPULATIONS PURES				y=0.07x+0.12	0.0523	0.0031			
					MOLESON (2X)				y=-0.06x+0.27	0.0099
DENT-DE-LYS (4X)					y=-0.03x+0.12	0.0120	0.3031			

TABLEAU LVII: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre le taux d'hétérozygoté et la fertilité du locus GOT2.

Fertilité = Nombre de caryopses bien formés/nombre d'épillet.

ENZYMES	LOCI	ZONES	EFFORT REPRODUCTIF			TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES			FERTILITE			
			Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité	
SOD		H	y=4.01x+14.58	0.0177	0.0462	y=-0.04x+0.17	0.0024	0.4605	y=-0.04x+0.16	0.0270	0.4100	
		P	y=2.80x+16.14	0.0113	0.1733	y=0.03x+0.14	0.0023	0.5407	y=0.03x+0.12	0.0029	0.4919	
GOT		H	y=0.30x+18.51	0.0003	0.8075	y=0.02x+0.10	0.0023	0.4855	y=-0.02x+0.10	0.0027	0.4466	
		P	y=1.99x+16.40	0.0133	0.1408	y=-0.01x+0.18	0.0001	0.7287	y=-0.01x+0.17	0.0004	0.8078	
		GOT1	H	y=1.09x+17.58	0.0145	0.0800	y=0.005x+0.12	0.0004	0.7637	y=0.004x+0.12	0.0003	0.7936
			P	y=1.92x+16.84	0.0358	0.0180	y=-0.018x+0.19	0.0076	0.2785	y=-0.02x+0.18	0.0077	0.2746
		GOT2	H	y=0.93x+17.35	0.0058	0.2694	y=-0.01x+0.14	0.0011	0.6312	y=-0.01x+0.14	0.0011	0.6302
			P	y=1.29x+17.66	0.0099	0.2165	y=0.01x+0.17	0.0004	0.7928	y=-0.004x+0.16	0.0002	0.8523
ADH		H	y=-0.76x+19.6	0.0010	0.6425	y=-0.04x+0.17	0.0048	0.3190	y=-0.04x+0.16	0.0460	0.3230	
		P	y=2.09x+16.89	0.0202	0.0689	y=-0.03x+0.19	0.0070	0.2856	y=-0.02x+0.19	0.0065	0.3043	
LAP		H	y=-4.387x+22.92	0.0061	0.2578	y=-0.15x+0.28	0.0105	0.1365	y=-0.15x+0.28	0.0107	0.1337	
		P	y=5.85x+13.41	0.0079	0.2697	y=-0.08x+0.25	0.0037	0.4525	y=-0.08+0.24	0.0029	0.4409	
		LAP1	H	y=-3.76x+22.26	0.0074	0.2126	y=-0.03x+0.16	0.0008	0.6898	y=-3.76x+22.26	0.0074	0.0213
			P	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		LAP2	H	y=-1.05x+19.52	0.0009	0.6718	y=-0.10x+0.33	0.0118	0.1151	y=-0.10x+0.23	0.0116	0.1184
			P	y=1.74x+17.60	0.0037	0.4518	y=-0.03x+0.19	0.0024	0.0541	y=-0.03x+0.19	0.0027	0.5174
AcPH		H	y=1.81x+16.6	0.0016	0.5574	y=0.03x+0.088	0.0008	0.6773	y=0.04x+0.07	0.0016	0.5541	
		P	y=0.78x+18.37	0.0002	0.8432	y=-0.15x+0.35	0.0226	0.0545	y=-0.14x+0.33	0.2000	0.0706	
		AcPH1	H	y=0.95x+17.92	0.0070	0.6994	y=-0.02x+0.15	0.0006	0.7289	y=-0.01x+0.14	0.0003	0.8026
			P	y=1.97x+17.31	0.0026	0.5170	y=0.03x+0.13	0.0016	0.6149	y=0.03x+0.13	0.0014	0.6336
		AcPH3	H	y=0.72x+17.61	0.0039	0.3615	y=0.003+0.12	0.0001	0.8773	y=0.01x+0.11	0.0006	0.7415
			P	y=0.65x+18.14	0.0033	0.4665	y=-0.02x+0.2	0.0076	0.2665	y=-0.02x+0.19	0.0067	0.2957
PxC		H	y=0.15x+18.60	0.0001	0.9108	y=0.03x+0.08	0.0036	0.3773	y=0.026+0.08	0.0028	0.4347	
		P	y=-0.31x+19.79	0.0002	0.8586	y=-0.06+0.26	0.0144	0.1242	y=-0.05x+0.25	0.0148	0.1187	

ENZYMES	LOCI	ZONES	EFFORT REPRODUCTIF			TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES			FERTILITE		
			Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité	Droite	R-square	Probabilité
PxC	PxC1	H	$y=-0.05x+19.56$	0.0018	0.6326	$y=-0.02x+0.15$	0.0061	0.2427	$y=-0.02x+0.16$	0.0077	0.1944
		P	$y=1.23x+21.22$	0.0114	0.1707	$y=-0.01x+0.17$	0.0016	0.6102	$y=-0.01x+0.19$	0.0041	0.4152
	PxC2	H	$y=1.16x+16.78$	0.0092	0.1518	$y=0.01x+0.10$	0.0024	0.4625	$y=0.02x+0.09$	0.0033	0.3954
		P	$y=1.72x+16.26$	0.0162	0.0987	$y=-0.02x+0.21$	0.0079	0.2506	$y=-0.04x+0.23$	0.0180	0.0848
	PxC4	H	$y=1.21x+17.14$	0.0161	0.0571	$y=0.02x+0.10$	0.0085	0.1683	$y=0.024x+0.09$	0.0950	0.1496
		P	$y=-0.29x+19.62$	0.0009	0.6979	$y=-0.003x+0.169$	0.0003	0.8209	$y=-0.01+0.17$	0.0023	0.5424
PxA		H	$y=-2.64x+22.05$	0.0062	0.2406	$y=0.03x+0.09$	0.0013	0.5977	$y=0.03x+0.08$	0.0017	0.5399
		P	$y=-3.53x+23.79$	0.0113	0.1690	$y=-0.04x+0.22$	0.0042	0.4033	$y=-0.04x+0.32$	0.0046	0.3793
	PxA1	H	$y=0.07x+18.80$	<0.0000	0.9277	$y=-0.02+0.14$	0.0034	0.3930	$y=-0.02x+0.14$	0.0036	0.3789
		P	$y=-0.37x+19.60$	0.0008	0.7165	$y=0.01x+0.16$	0.0020	0.5650	$y=0.12x+0.15$	0.0024	0.5331
	PxA2	H	$y=-0.92x+20.35$	0.0066	0.2309	$y=0.03x+0.08$	0.0103	0.1350	$y=0.03x+0.08$	0.0112	0.1178
		P	$y=-1.90x+22.50$	0.0216	0.0625	$y=-0.02x+0.20$	0.0063	0.3080	$y=-0.02x+0.20$	0.0076	0.2630
EM		H	$y=0.48x+18.01$	0.0006	0.5608	$y=0.05x+0.04$	0.0260	0.0163	$y=0.05x+0.04$	0.0262	0.0165
		P	$y=-0.49x+20.13$	0.0010	0.6866	$y=0.04x+0.16$	0.0001	0.8540	$y=0.005x+0.15$	0.0002	0.8467

TABLEAU LVIII: Coefficients de régressions obtenus à la suite de régressions réalisées entre divers caractères et le taux de diversité allélique, pour la zone de contact et l'ensemble des populations pures.

H = Zone d'hybridation

P= Populations pures

EFFORT REPRODUCTIF = Nombre d'épillets/nombre d'épis

TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES = Nombre de caryopses bien formés/nombre total de caryopses

FERTILITE = Nombre de caryopses bien formés/nombre d'épillets

Seuil de signification = 0.025% avec correction de Bonferroni

Diversité allélique				EFFORT REPRODUCTIF		
				Droite	R-square	Probabilité
TOTALITE				$y=1.47x+17.54$	0.0249	0.0019
	DIPLOIDES			$y=0.27x+17.44$	0.0007	0.7486
	TETRAPLOIDES			$y=1.65x+18.12$	0.0356	0.0045
	ZONE DE CONTACT			$y=0.05x+0.04$	0.0260	0.0165
		ZONE DE MELANGE		$y=1.16x+18.68$	0.0175	0.1512
			DIPLOIDE	$y=2.48x+18.14$	0.0496	0.2953
			TETRAPLOIDE	$y=1.04x+17.96$	0.0152	0.2341
		DIPLOIDE		$y=1.70x+17.24$	0.0204	0.2038
		PURE		$y=1.74x+16.67$	0.0192	0.3036
		TETRAPLOIDE		$y=1.04x+17.96$	0.0152	0.2341
		PURE		$y=-0.02x+20.01$	<0.0001	0.9894
	POPULATIONS PURES			$y=0.005x+0.15$	0.0002	0.8467
		MOLESON (2X)		$y=-0.13x+17.10$	0.0002	0.9107
		DENT-DE-LYS (4X)		$y=1.96x+18.33$	0.0337	0.0889

TABLEAU LIX: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre la diversité allélique et l'effort reproductif du locus GOT1.

Effort reproductif = Nombre d'épillets/ épi.

Diversité allélique				TAUX DE CARYOPSES BIEN FORMES		
				Droite	R-square	Probabilité
TOTALITE				$y=0.16x+18.75$	0.0001	0.8189
	DIPLOIDES			$y=-0.55x+18.61$	0.0019	0.5836
	TETRAPLOIDES			$y=0.60x+18.93$	0.0019	0.5171
	ZONE DE CONTACT			$y=0.05x+0.04$	0.0260	0.0163
		ZONE DE MELANGE		$y=0.78x+17.48$	0.0038	0.5048
			DIPLOIDE	$y=2.19x+15.27$	0.0223	0.4857
			TETRAPLOIDE	$y=0.44x+17.97$	0.0013	0.7278
		DIPLOIDE		$y=0.51x+17.5$	0.0022	0.6793
		PURE		$y=-0.07x+18.04$	<0.0001	0.9584
		TETRAPLOIDE		$y=0.35x+18.52$	0.0007	0.7610
		PURE		$y=0.07x+19.85$	<0.0001	0.9758
	POPULATIONS PURES			$y=0.04x+0.16$	0.0001	0.8540
		MOLESON (2X)		$y=-2.43x+21.23$	0.0256	0.1586
		DENT-DE-LYS (4X)		$y=1.35x+19.02$	0.0089	0.3857

TABLEAU LX: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre la diversité allélique et le taux de caryopses bien formés du locus EM1.

Taux de caryopses bien formés = Nombre de caryopses bien formés/nombre total de caryopses.

Diversité allélique				FERTILITE					
				Droite	R-square	Probabilité			
TOTALITE				y=0.03x+0.08	0.0123	0.0294			
	DIPLOIDES			y=0.01x+0.12	0.0017	0.6020			
	TETRAPLOIDES			y=0.05x+0.04	0.0293	0.0101			
	ZONE DE CONTACT			y=0.05x+0.04	0.0260	0.0165			
				ZONE DE MELANGE		y=0.06x+0.06	0.0249	0.0866	
						DIPLOIDE	y=0.06x+0.02	0.0308	0.4121
							TETRAPLOIDE	y=0.06x+0.06	0.0263
						DIPLOIDE		y=0.02x+0.04	0.0146
				PURE		y=0.001x+0.05	<0.0001	0.9639	
				TETRAPLOIDE		y=-0.04x+0.28	0.0108	0.3626	
				PURE		y=0.06+0.00	0.0687	0.0896	
	POPULATIONS PURES			y=0.005x+0.15	0.0002	0.8467			
				MOLESON (2X)		y=0.06x+0.04	0.0292	0.0452	
				DENT-DE-LYS (4X)		y=0.04x+0.05	0.0313	0.1014	

TABLEAU LXI: Coefficients obtenus à la suite de régressions réalisées entre la diversité allélique et la fertilité du locus EM1.

Fertilité = Nombre de cayopses bien formés/ nombre d'épillets

		TAXON	DENSITE MOYENNE
ZONE DE CONTACT		2X et 4X	12.52
	ZONE DE MELANGE	2X et 4X	9.56
	ZONE PURE	2X	5.50
	ZONE PURE	4X	22.50
POPULATIONS PURES	MOLESON	2X	3.50
	VIDEMANETTE	2X	6.06
	DENT-DE-LYS	4X	3.71
	ROCHERS DE NAYE	4X	6.63

TABLEAU LXII: Densité moyenne des plantes par individus et par zone cartographiée.

Annexe 2:

FIGURES

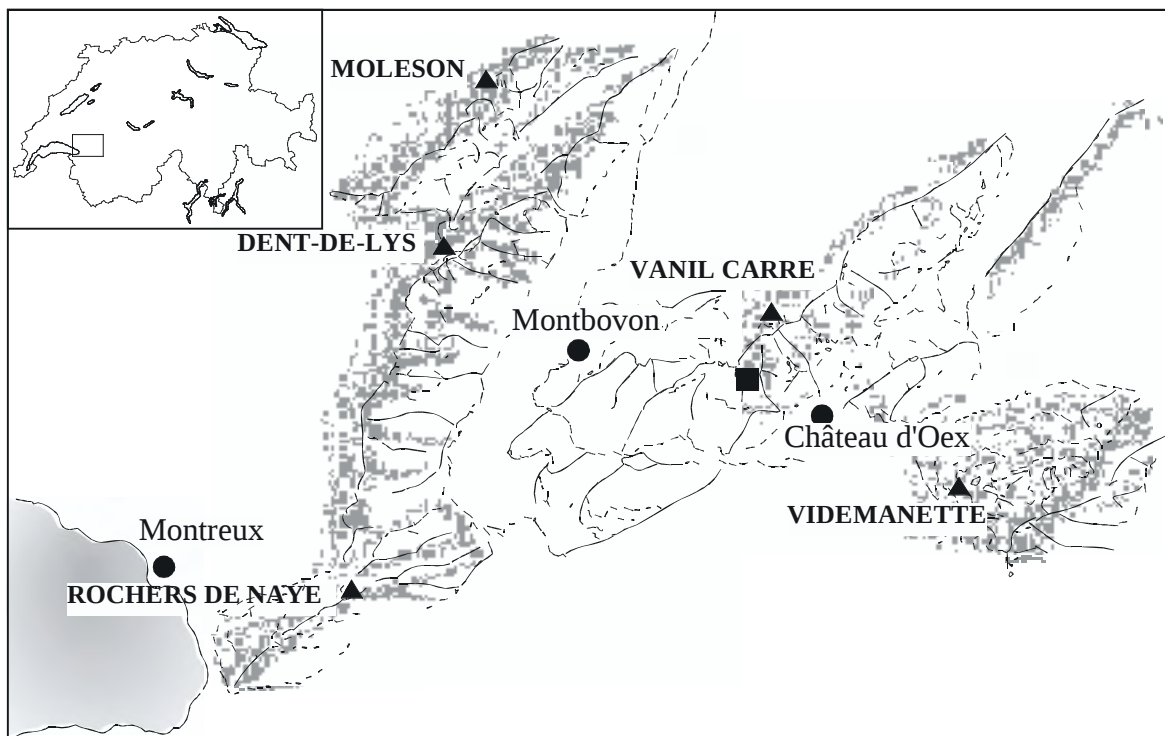


FIGURE 1a: Localisations des diverses populations étudiées. Chaque site était situé à une altitude d'environ 2000m, avec une orientation sud-est.

■ Indique l'emplacement de la zone de contact du vanil noir

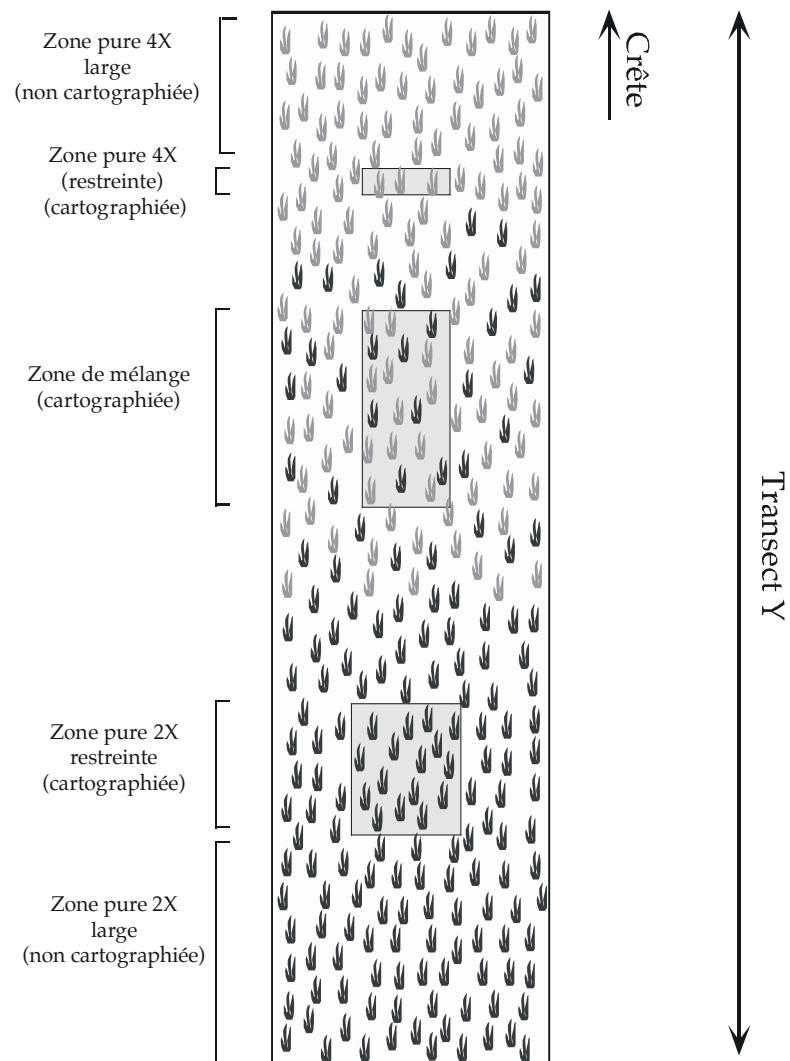


Figure 1b: Emplacement des échantillons prélevés dans la zone de contact



FIGURE 2a: Tubes polliniques non inhibés, colorés au bleu d'aniline et fixés deux heures après une pollinisation allogame réalisée "in vitro".

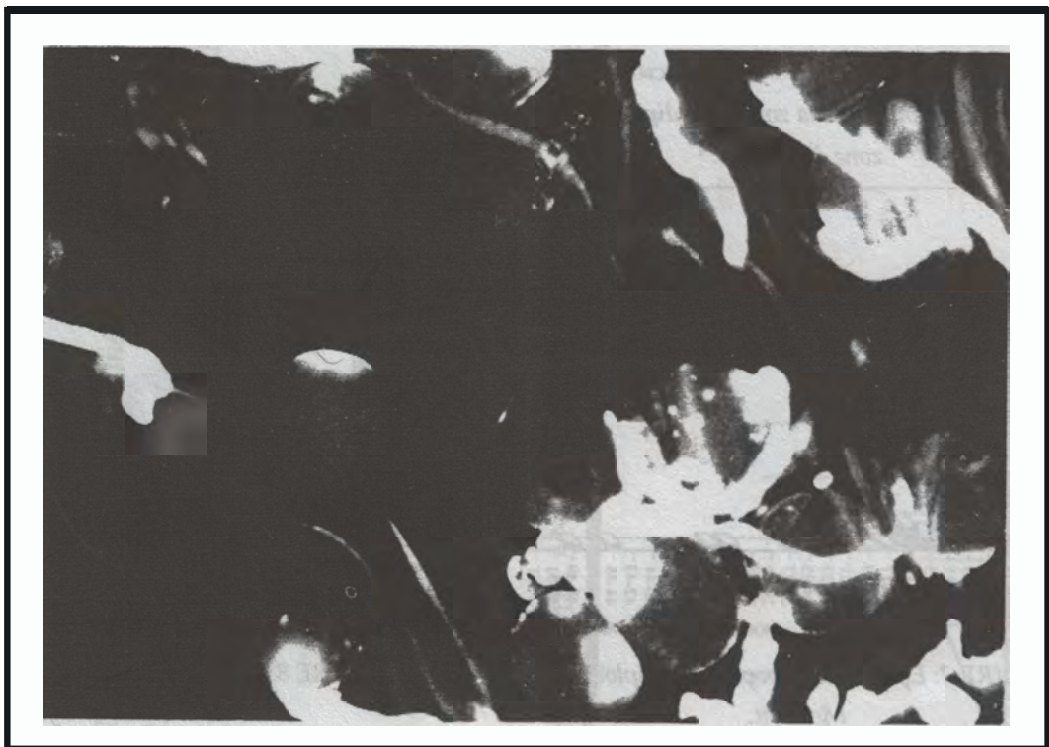


FIGURE 2b: Tubes polliniques inhibés, colorés au bleu d'aniline et fixé deux heures après une pollinisation autogame réalisée "in vitro".

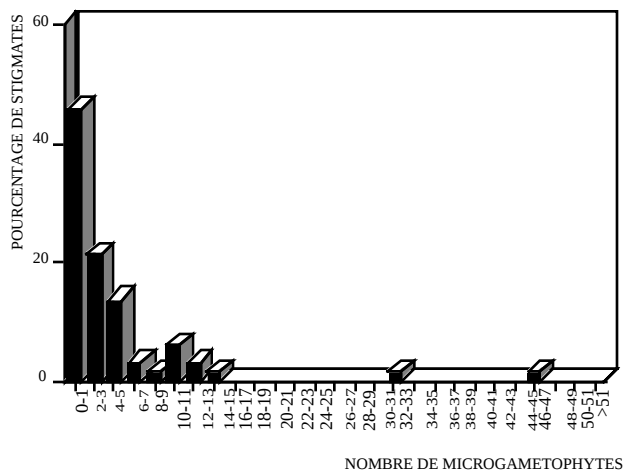


FIGURE 3: Epillets diploïdes de la zone de mélange.

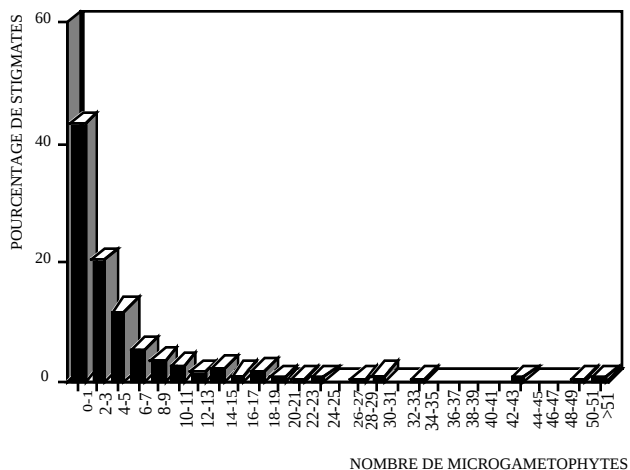


FIGURE 4: Epillets tétraploïdes de la zone de mélange.

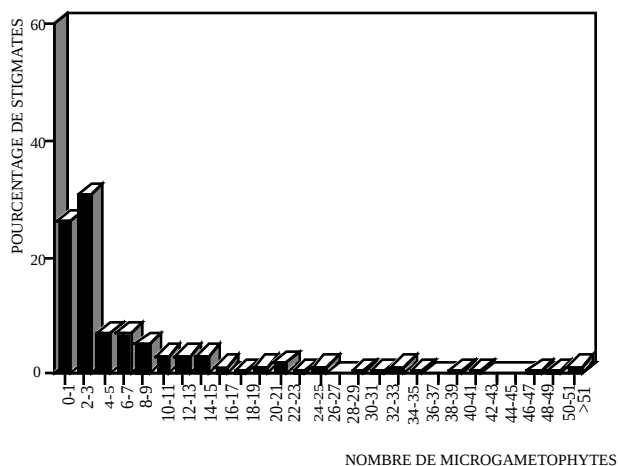


FIGURE 5: Epillets de la zone pure diploïde de la zone de contact.

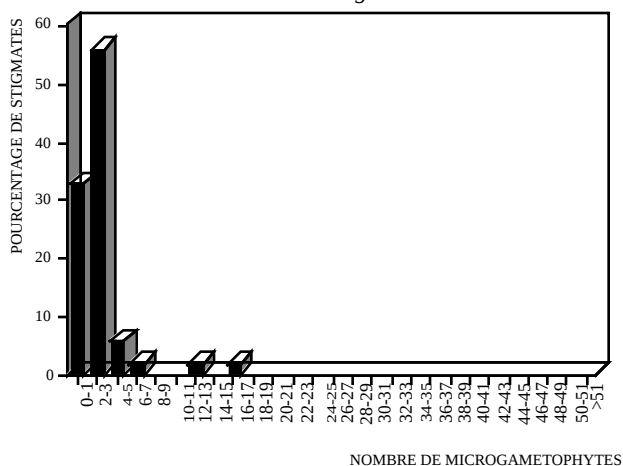


FIGURE 6: Epillets de la zone pure tétraploïde de la zone de contact.

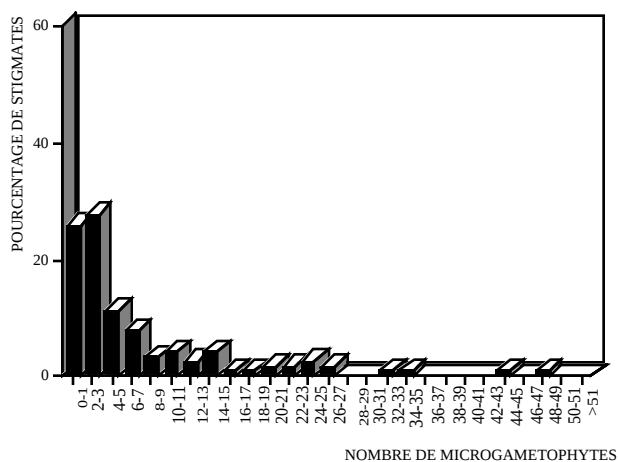


FIGURE 7: Epillets de la population diploïde du Moléson.

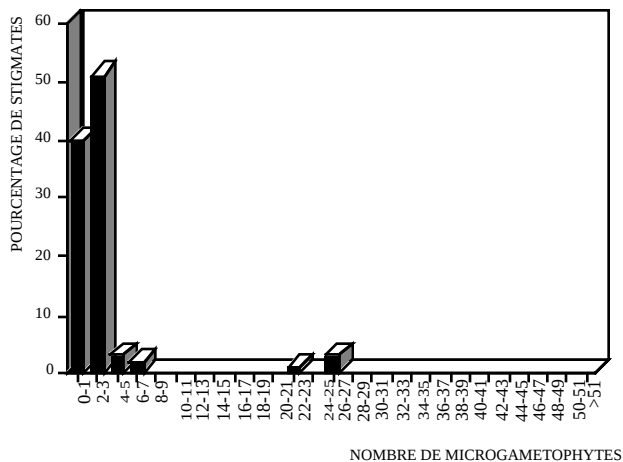


FIGURE 8: Epillets de la population tétraploïde de la Dent-de-Lys.

FIGURES 3 à 8: Représentations graphiques du pourcentage de stigmates sur lesquels fut relevé le nombre total de microgamétophytes.

FIGURE 9 à 15. Régressions linéaires effectuées entre le nombre de tubercules polyniques initiaux et le nombre total de tubercules observés. Expérience réalisée sur les stigmates polynésés naturellement.

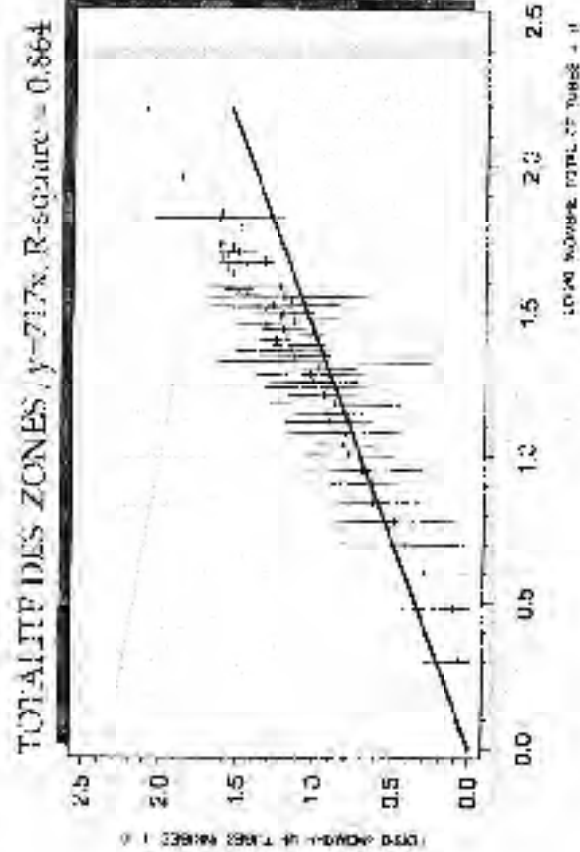


FIGURE 9

ZONE DE MELANGE DIPLOIDE, $y=678x$, R-square = 0.874

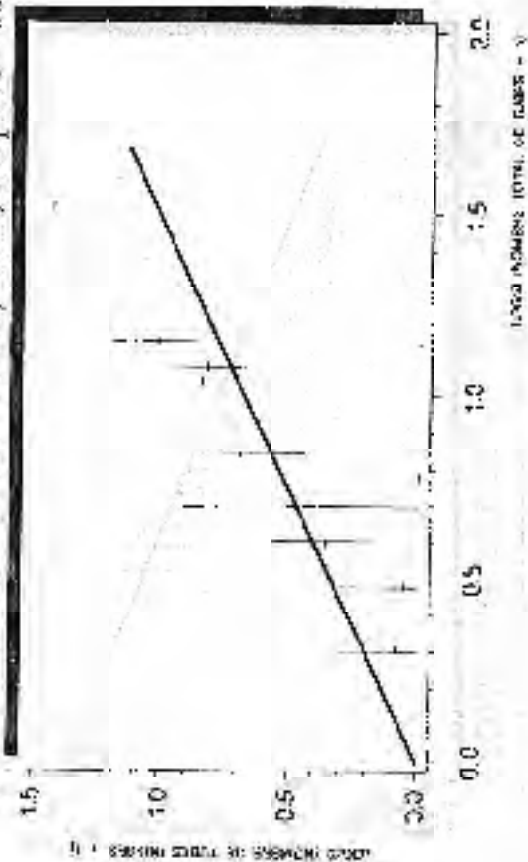


FIGURE 11

ZONE DE MELANGE TETRAPLOIDE, $y=698x$, R-square=0.83

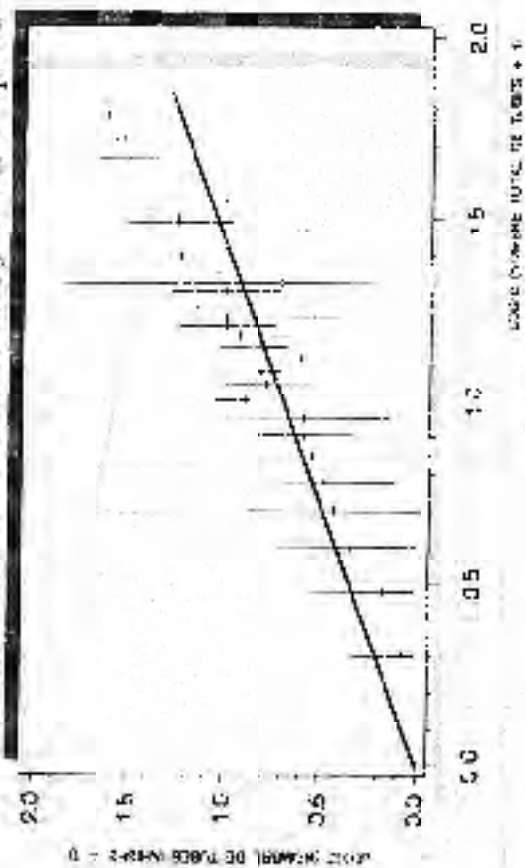


FIGURE 10

ZONE PURE DIPLOIDE, $y=817x$, R-square = 0.912

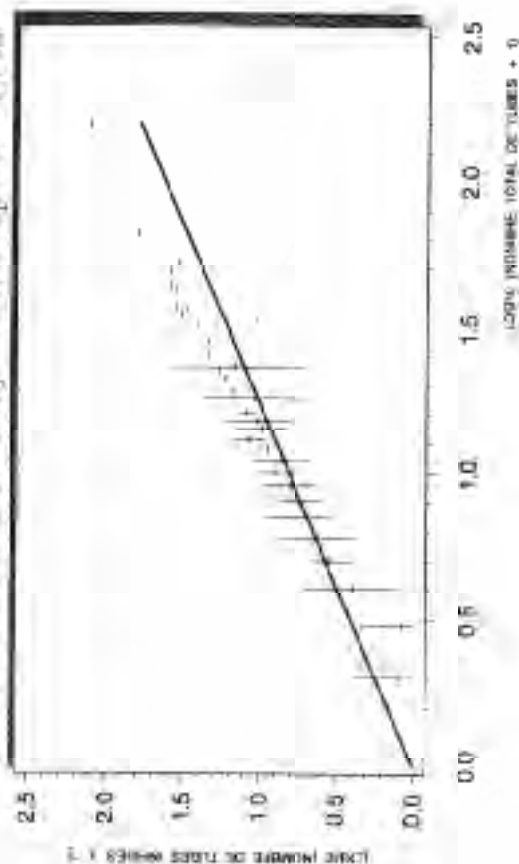


FIGURE 12

MOLESON, $y=696x$, R-square = 0.879

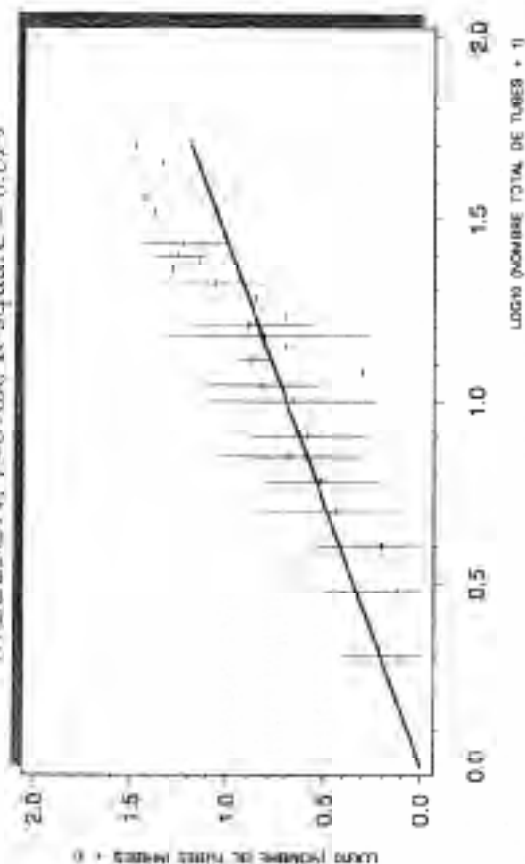


FIGURE 14

ZONE PURE TETRAPLOIDE, $y=375x$, R-square=0.546

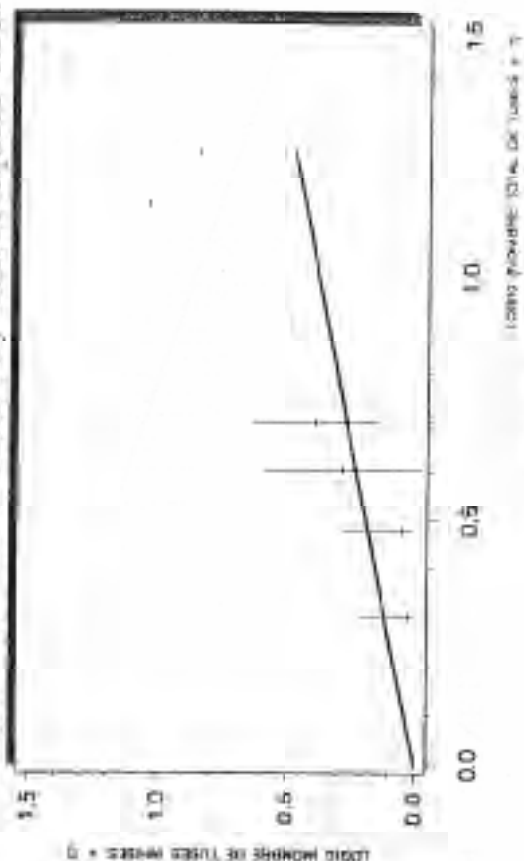


FIGURE 13

DENT-DE-LYS, $y=0.379x$, R-square = 0.471

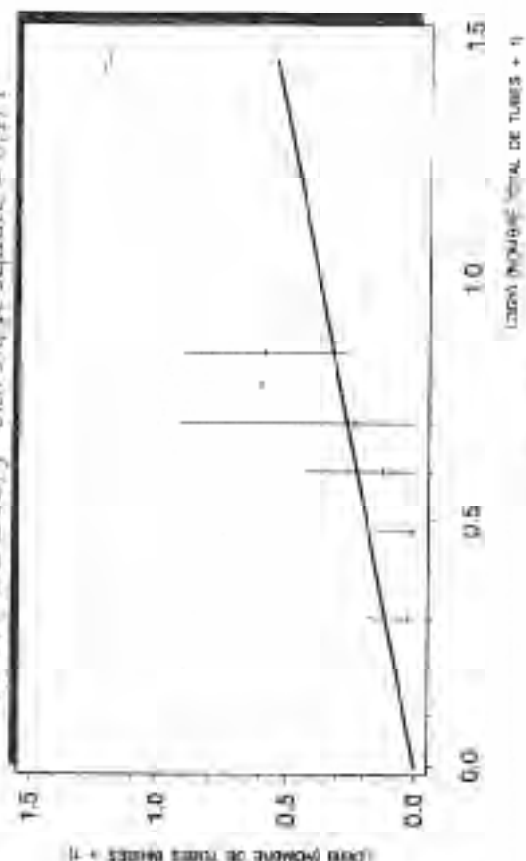
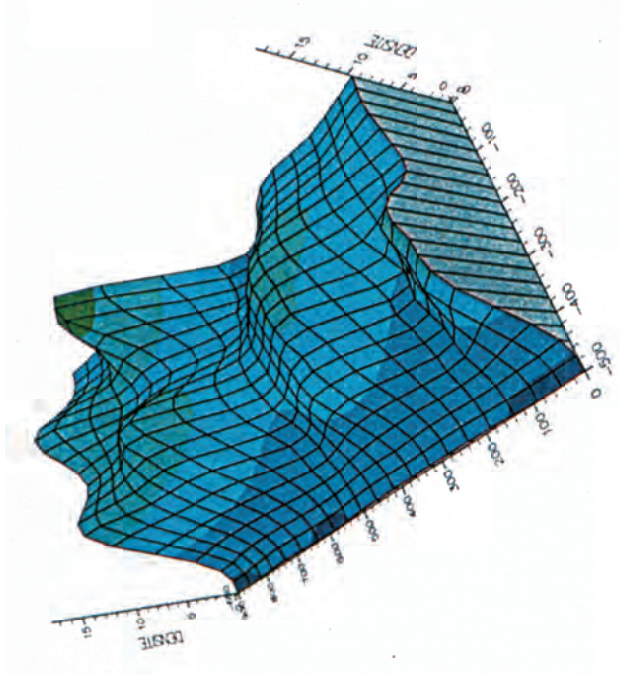
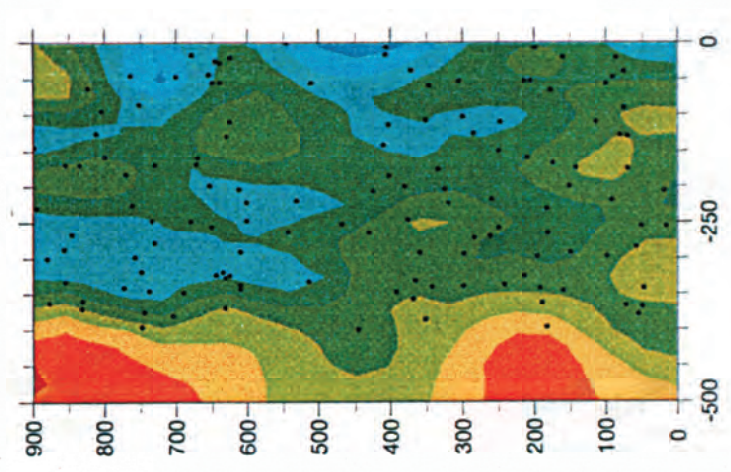
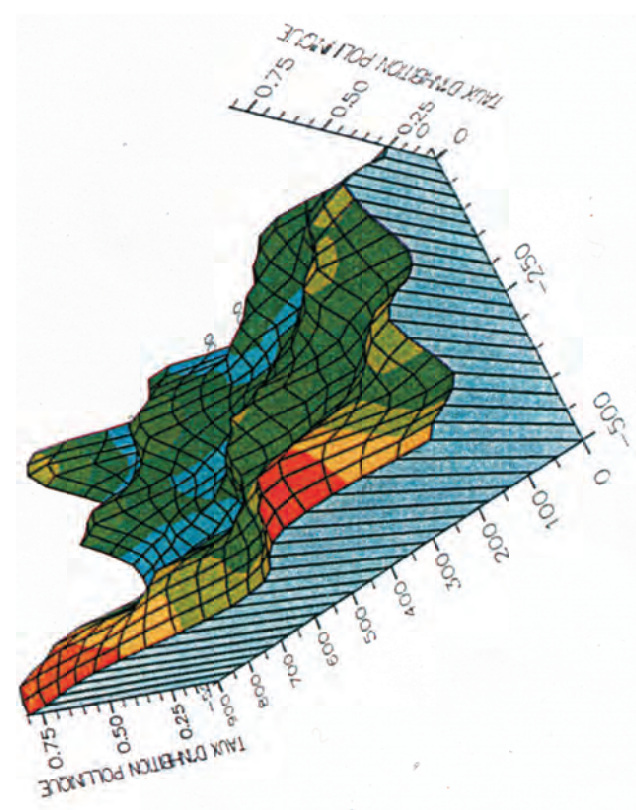


FIGURE 15



DENSITE	TAUX D'INHIBITION
Supérieur à 50	1
45-50	0.9-1
40-45	0.8-0.9
35-40	0.7-0.8
30-35	0.6-0.7
25-30	0.5-0.6
20-25	0.4-0.5
15-20	0.3-0.4
10-15	0.2-0.3
5-10	0.1-0.2
0-5	0-0.1
Inférieur à 0	0

FIGURE 16: Représentations des surfaces cartographiées selon le taux d'inhibition (dont les relevés sont notés sur la carte en deux dimensions) et la densité de la zone de mélange.

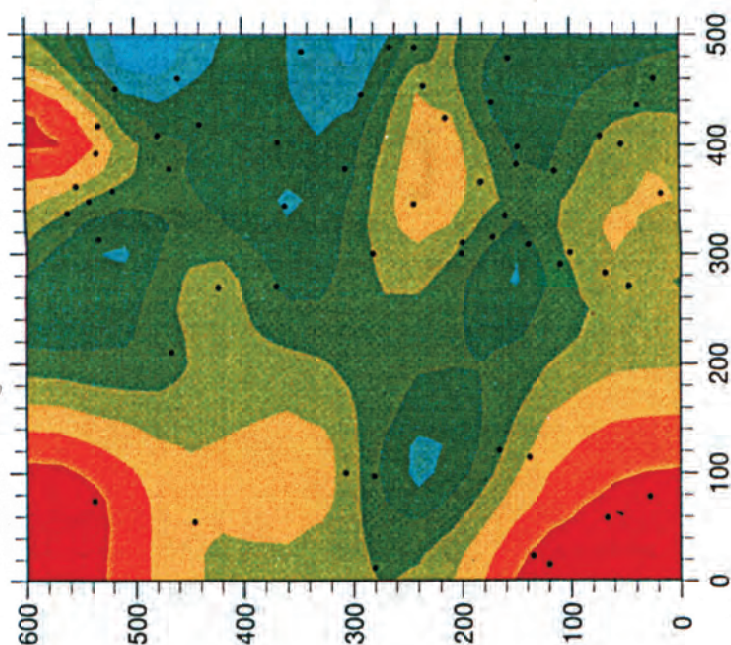
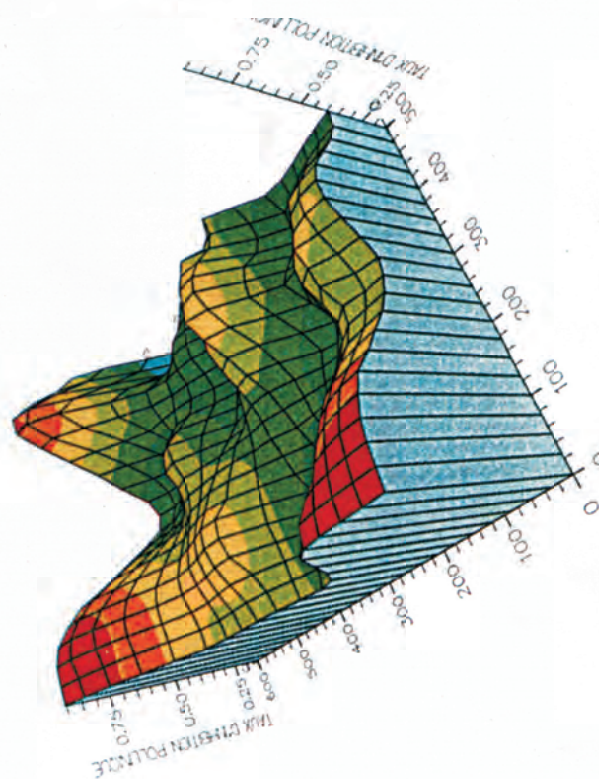
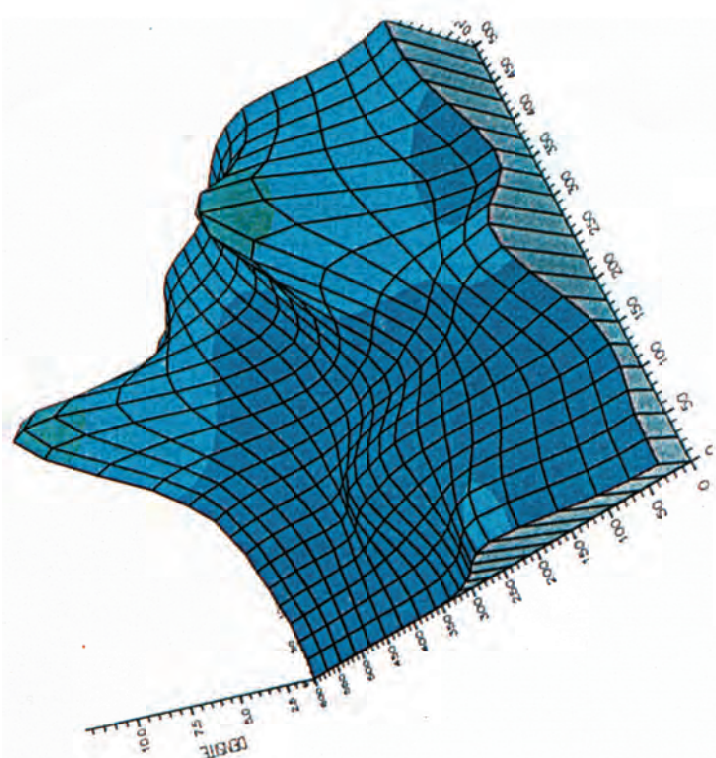


FIGURE 17: Représentations des surfaces cartographiées selon le taux d'inhibition (dont les relevés sont notés sur la carte en deux dimensions) et la densité de la zone pure diploïde.

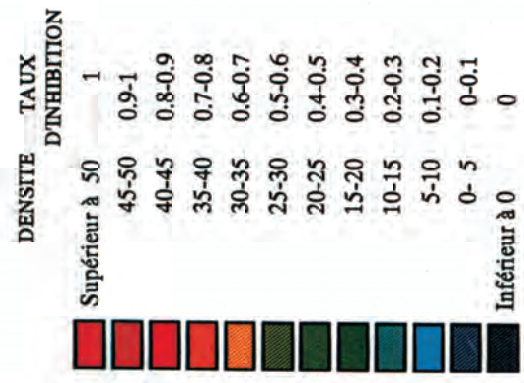
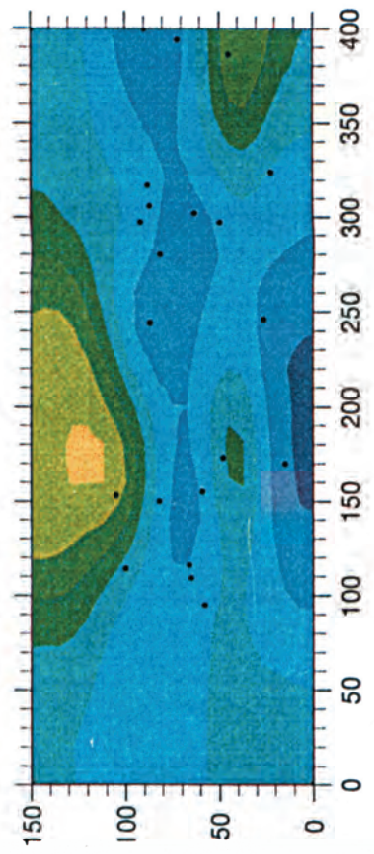
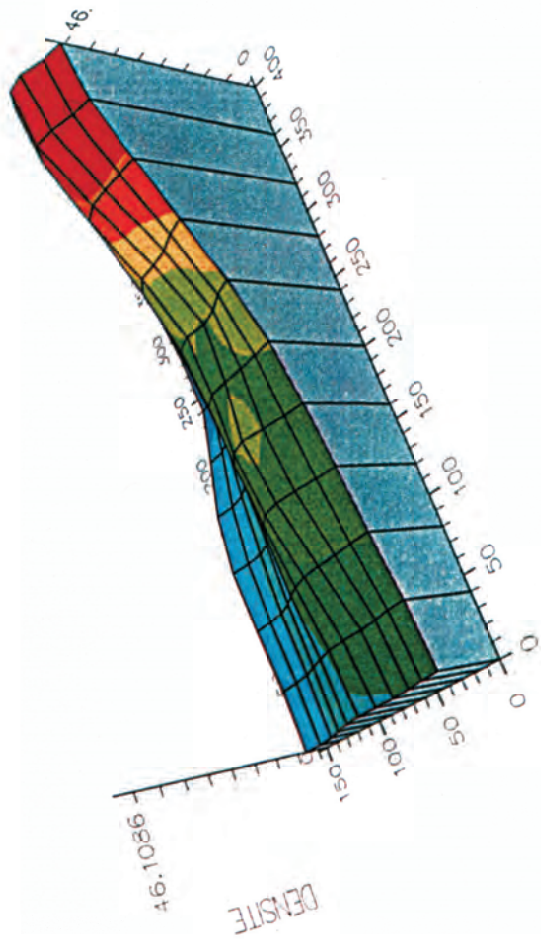
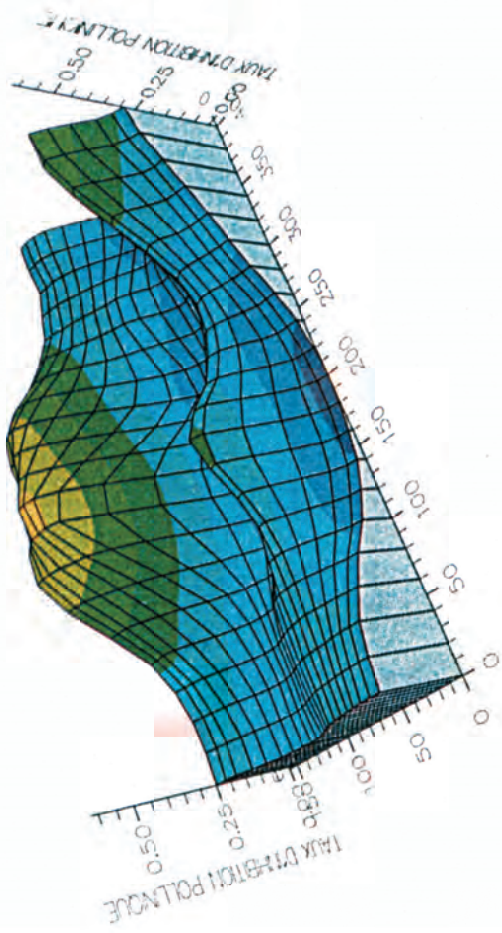


FIGURE 18: Représentations des surfaces cartographiées selon le taux d'inhibition (dont les relevés sont notés sur la carte en deux dimensions) et la densité de la zone pure tétraploïde.

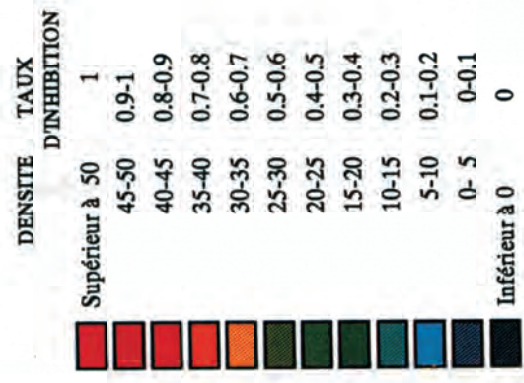
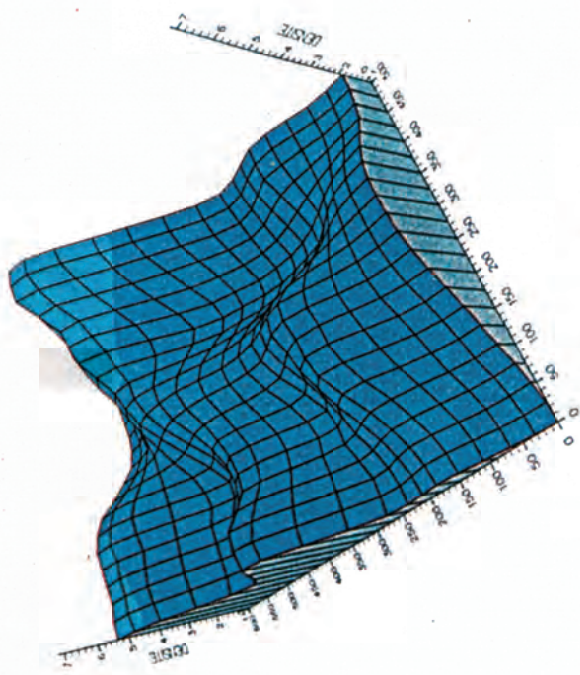
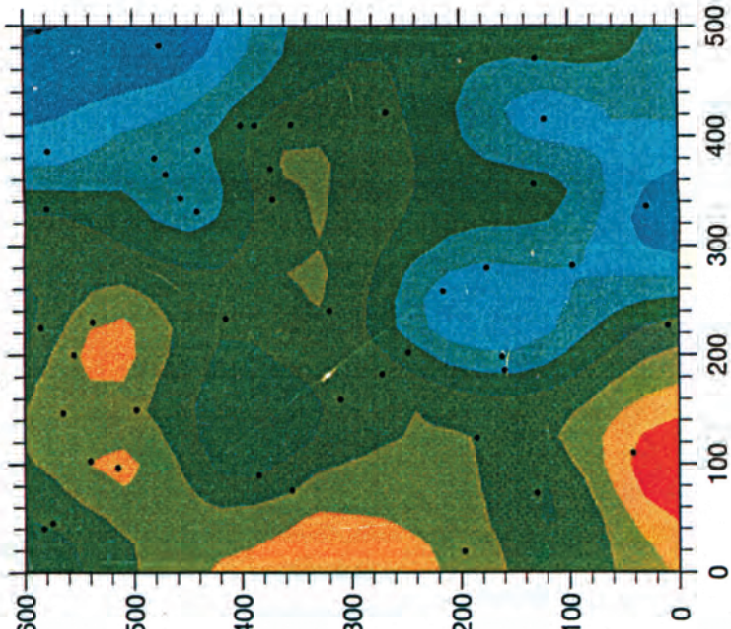
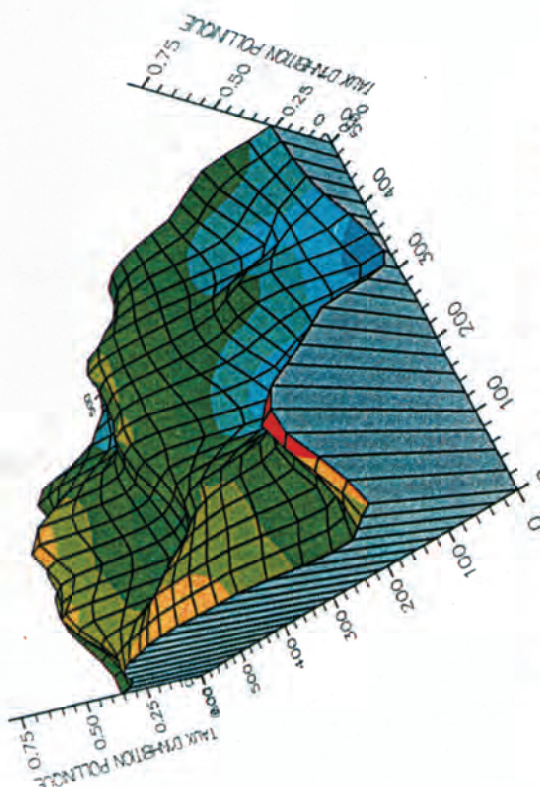


FIGURE 19: Représentations des surfaces cartographiées selon le taux d'inhibition (dont les relevés sont notés sur la carte en deux dimensions) et la densité du Moléson.

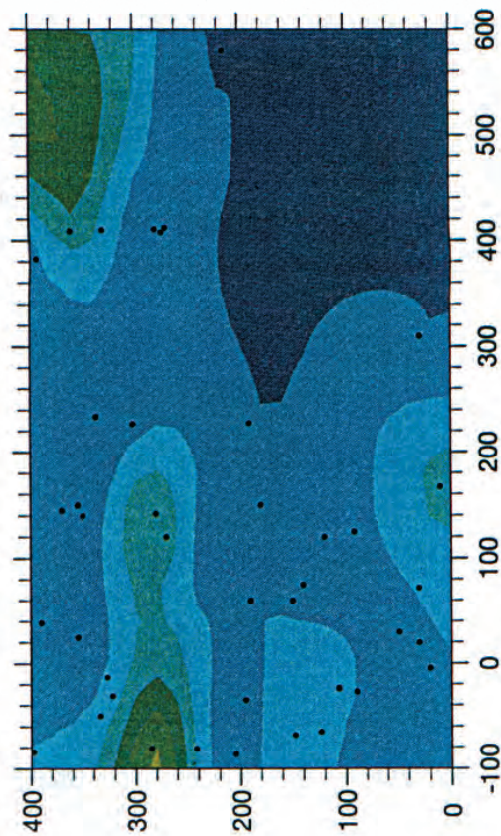
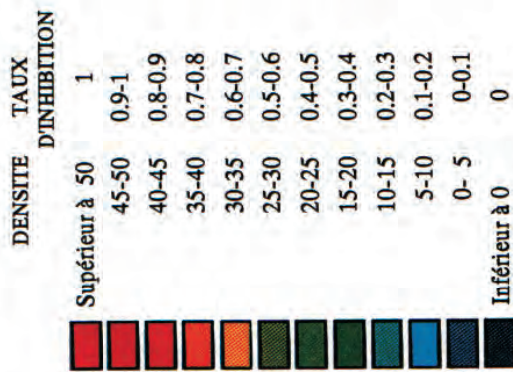
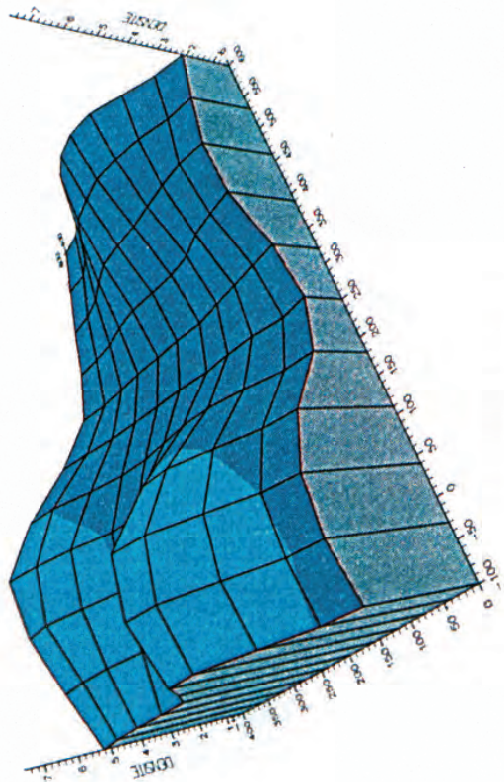
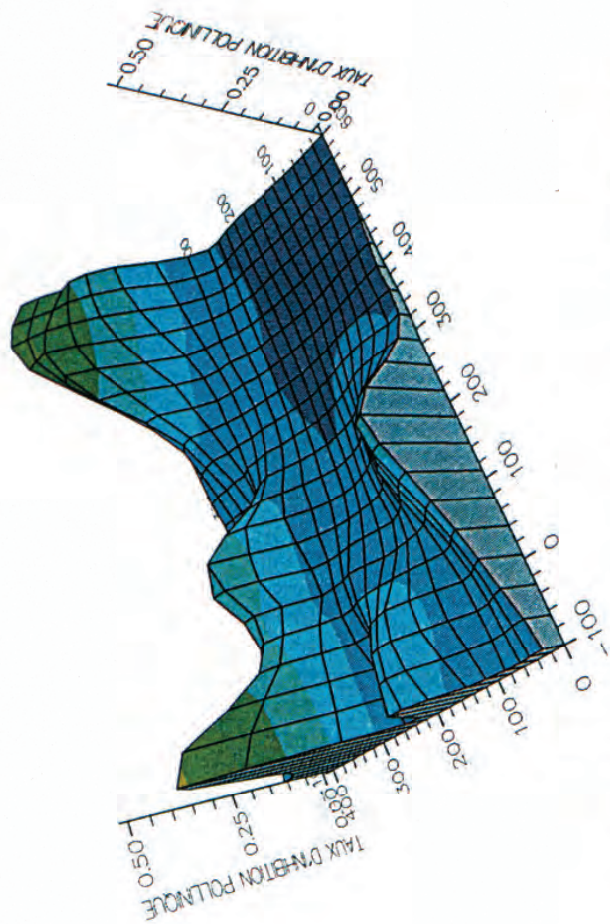


FIGURE 20: Représentations des surfaces cartographiées selon le taux d'inhibition (dont les relevés sont notés sur la carte en deux dimensions) et la densité de la Dent-de-Lys.

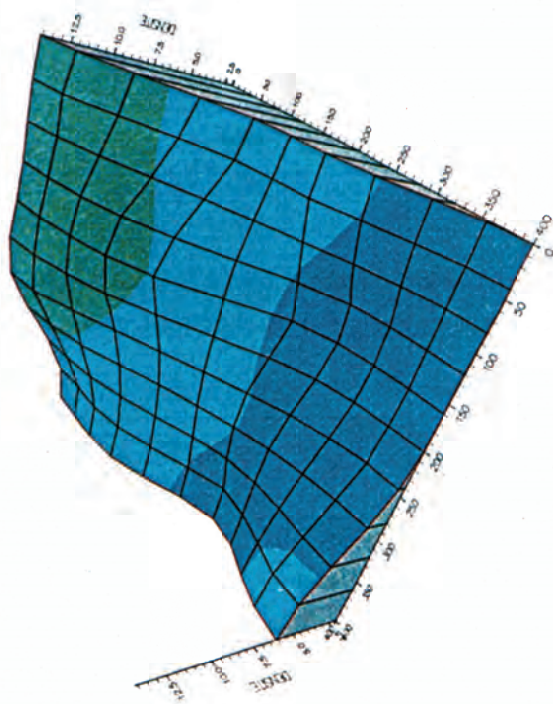


FIGURE 21: Représentations des surfaces cartographiées selon la densité de la Vidémanette

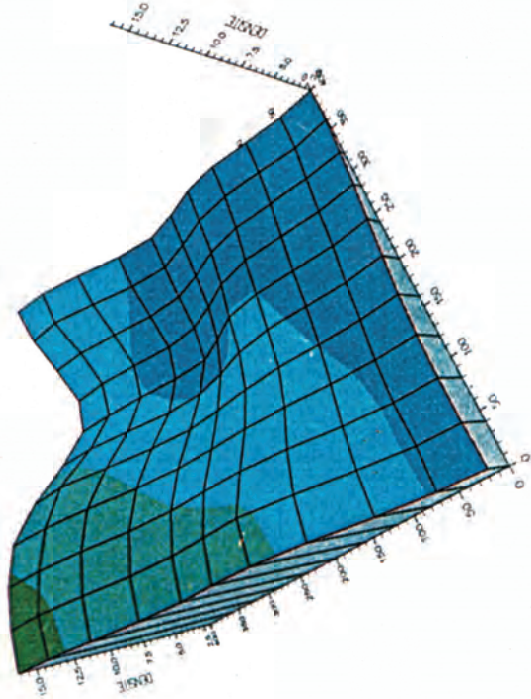


FIGURE 22: Représentations des surfaces cartographiées selon la densité de la Rochers de Naye.

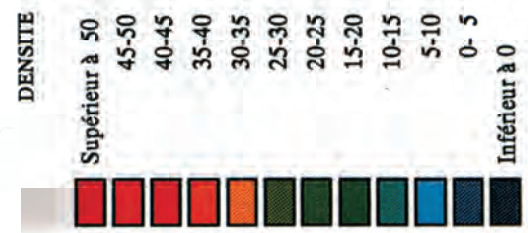


FIGURE 23-33: Régressions linéaires effectuées entre le nombre de tubes polliniques inhibés et le nombre total de tubes observés.
Expérience réalisée sur des stigmates pollinisés "in vitro".

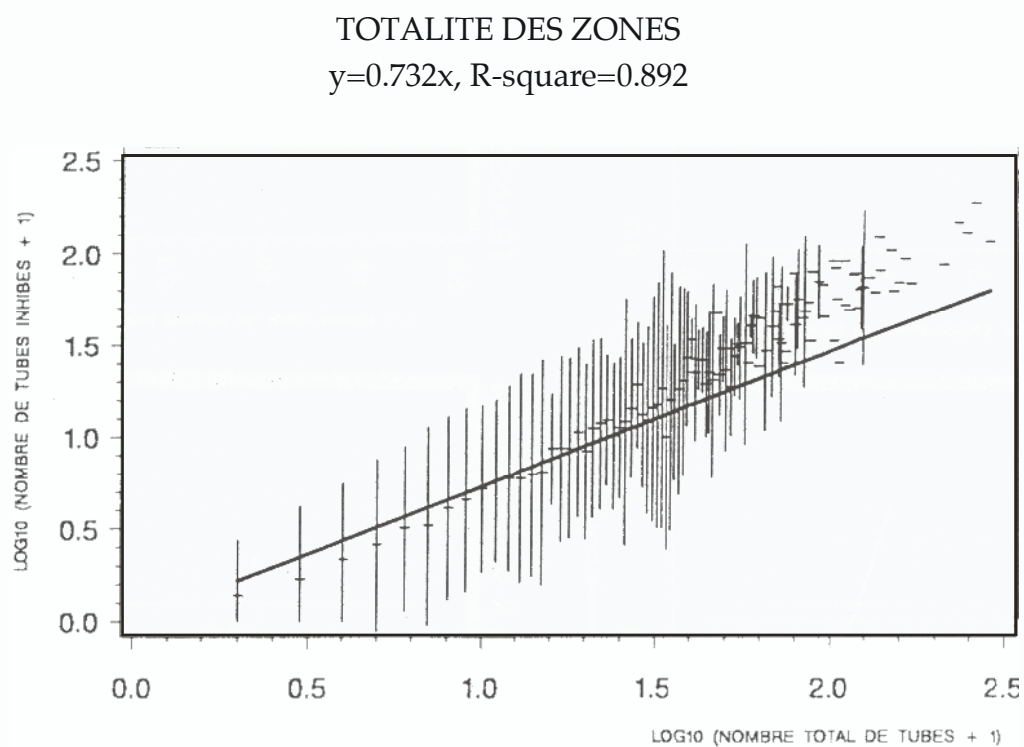


FIGURE 23

TRANSECT X DIPLOIDE, $y=622x$, R-square=0.837

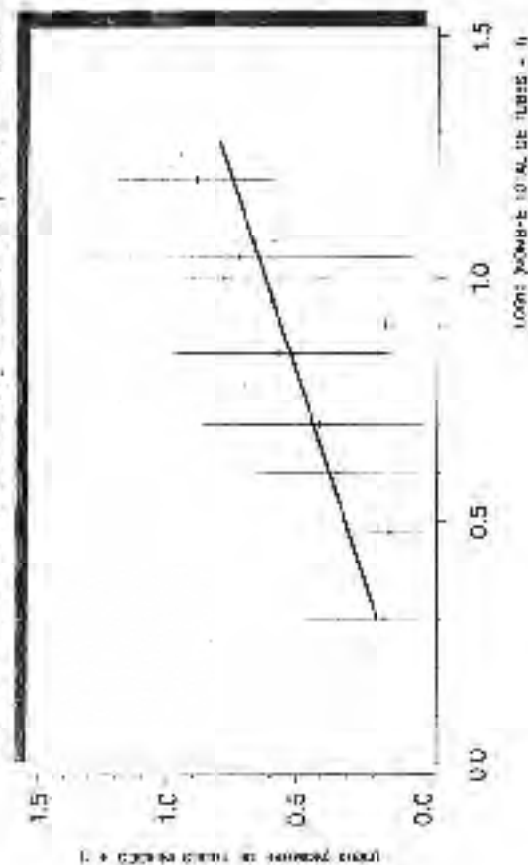


FIGURE 24

TRANSECT X DIPLOIDE, $y=679x$, R-square=0.864

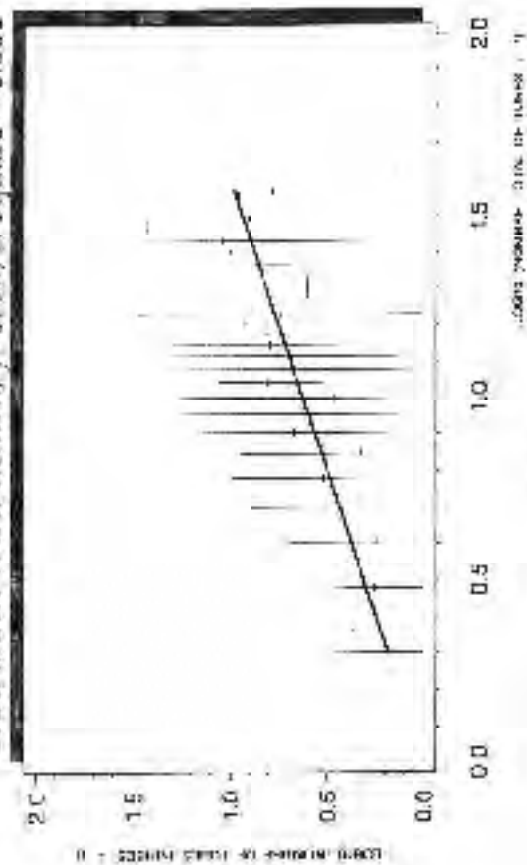


FIGURE 25

TRANSECT X TETRAPOIDE, $y=572x$, R-square=0.812

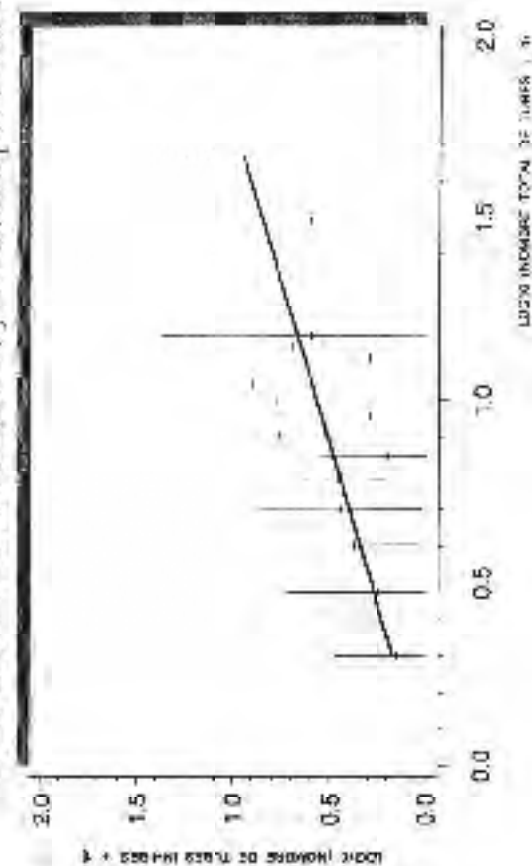


FIGURE 26

TRANSECT Y TETRAPOIDE, $y=544x$, R-square=0.791

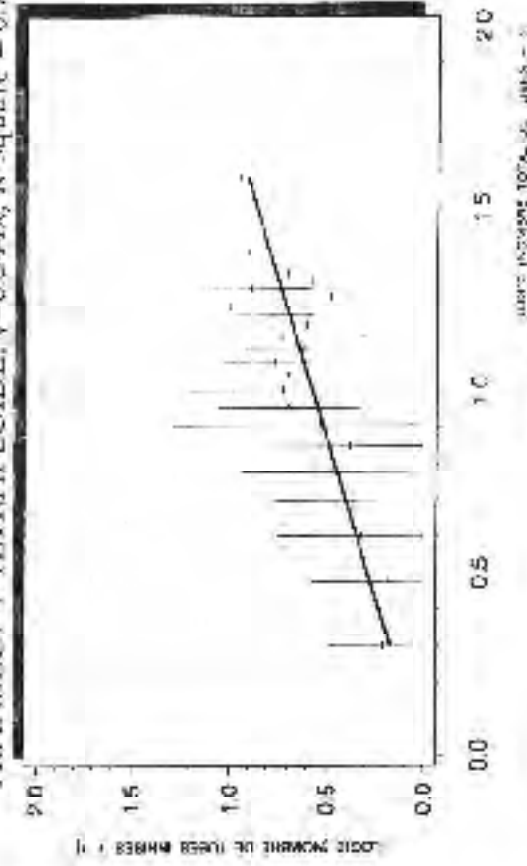


FIGURE 27

ZONE PURE DIPLOIDE

$$y=0.750, R\text{-square}=0.899$$

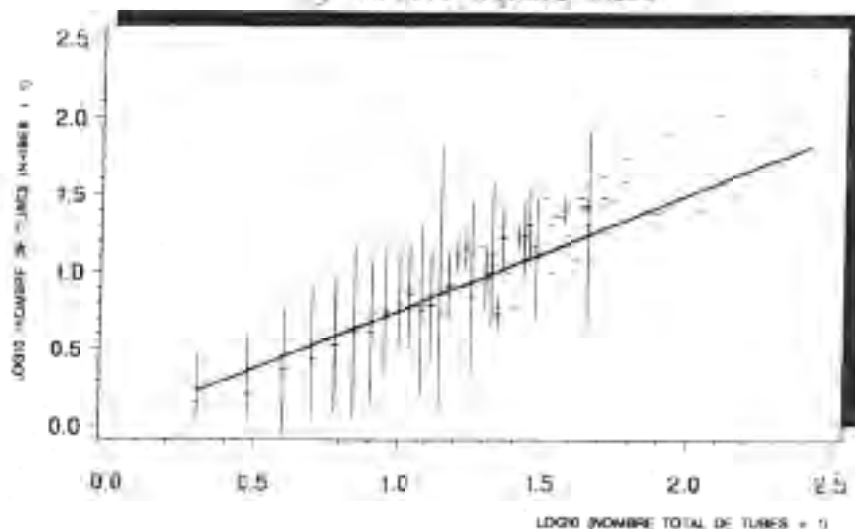


FIGURE 28

ZONE PURE TETRAPLOIDE

$$y=0.733x, R\text{-square}=0.904$$

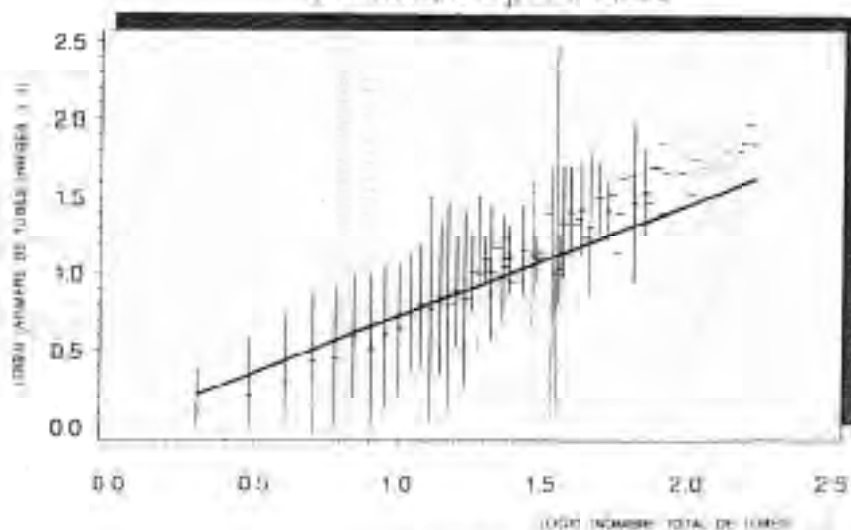


FIGURE 29

MOLESON, $y=768x$, R-square = 0.894

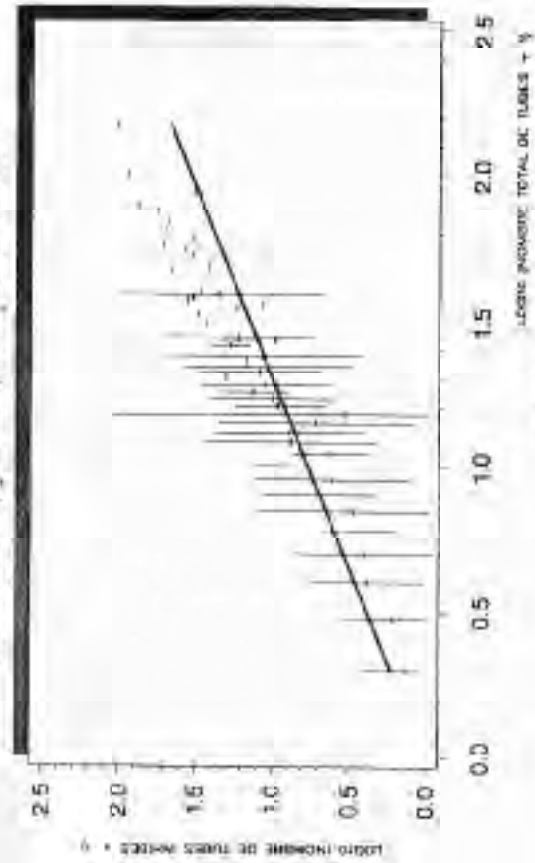


FIGURE 30

VIDFMANETTE, $y=784x$, R-square = 0.913

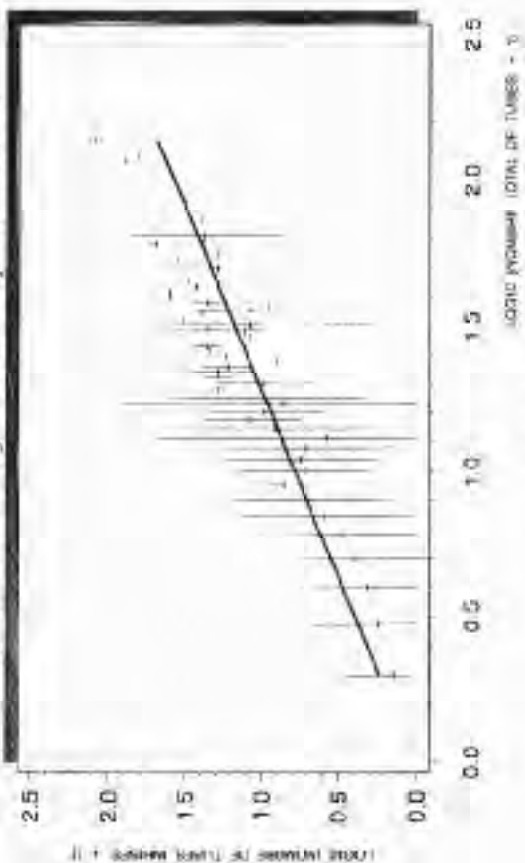


FIGURE 32

DENT-DE-LYS, $y=805x$, R-square=0.924

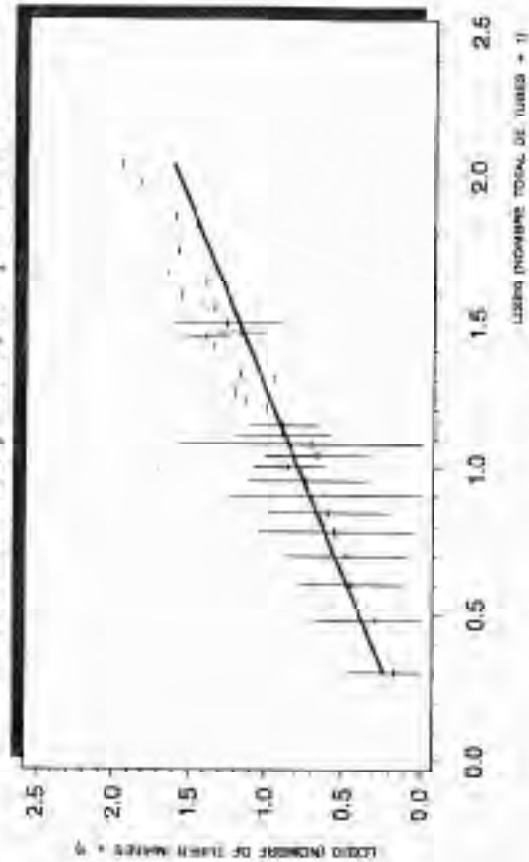


FIGURE 31

ROCHERS DE NAYE, $y=0.718x$, R-square = 0.905

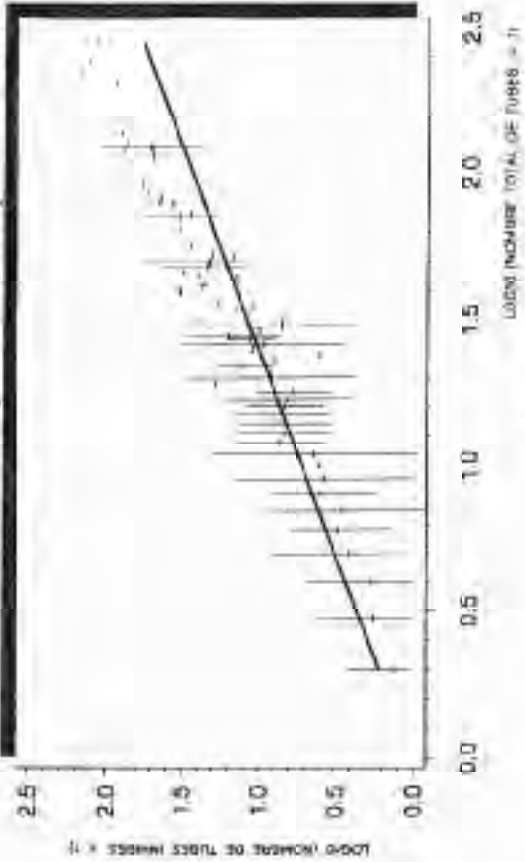


FIGURE 33

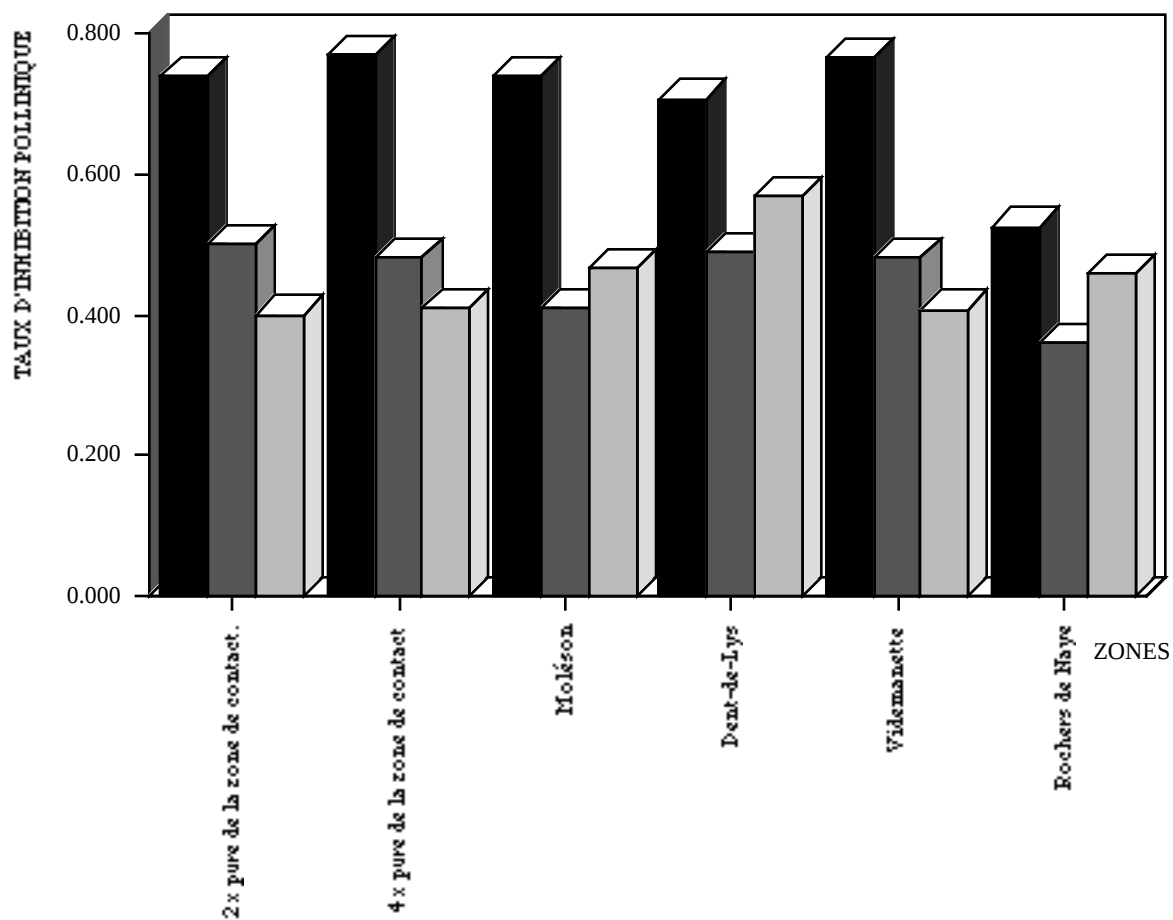


FIGURE 34: Représentation des fréquences de tubes polliniques ininhibés, selon le mode de reproduction, pour chaque zone.

- Autogamie
- Allogamie
- Hybridation

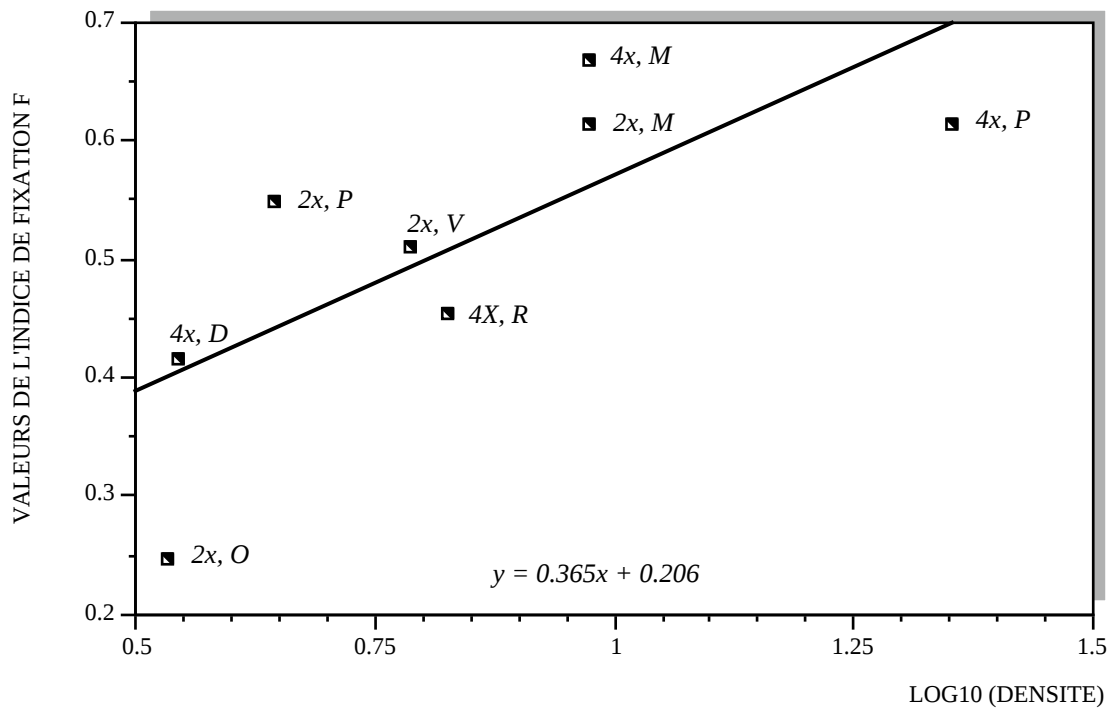


FIGURE 46: Régression entre les valeurs de F calculées pour le locus GOT1 et le logarithme de la densité des plantes par population.

2x, M= plantes diploïdes de la zone de mélange.
 4x, M= plantes tétraploïdes de la zone de mélange.
 2x, P=zone diploïde pure de la zone de contact.
 4x, P=zone tétraploïde pure de la zone de contact.
 2x, O=population diploïde du Moléson.
 2x, V= population diploïde de la Videmanette.
 4x, D = population tétraploïde de la Dent-de-Lys.
 4x, R= population tétraploïde des Rochers de Naye.
 (R-square= 0.54, $p < 0.0378$).

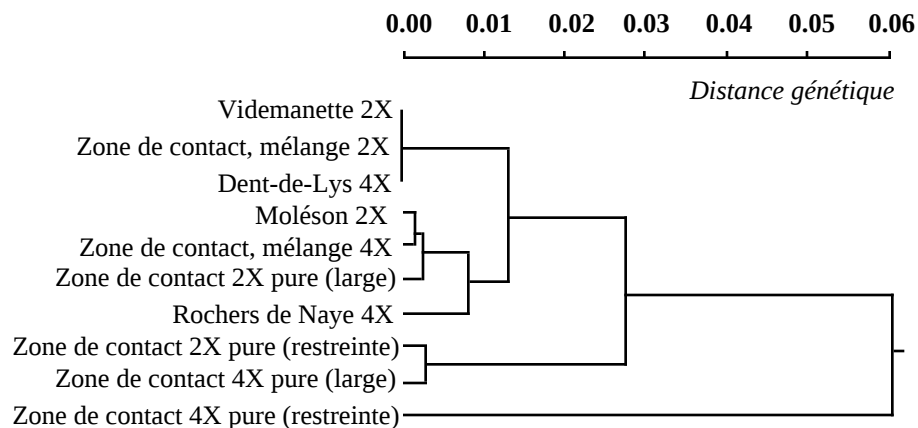


FIGURE 47: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus AcPH1.

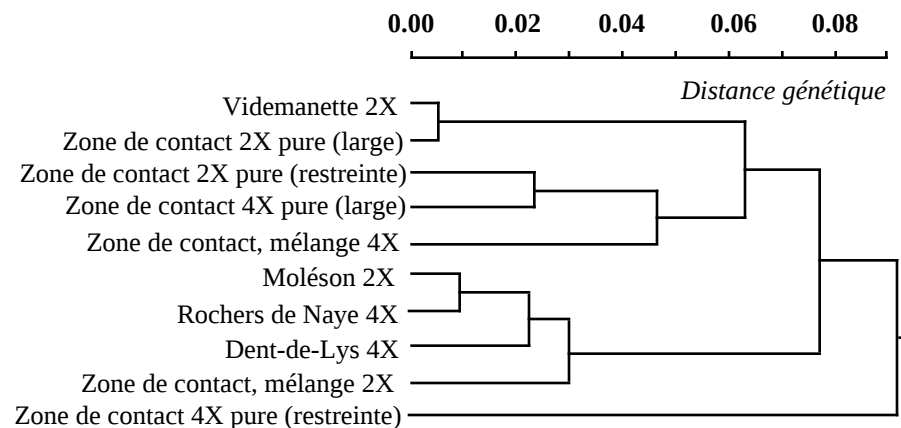


FIGURE 48: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus AcPH3.

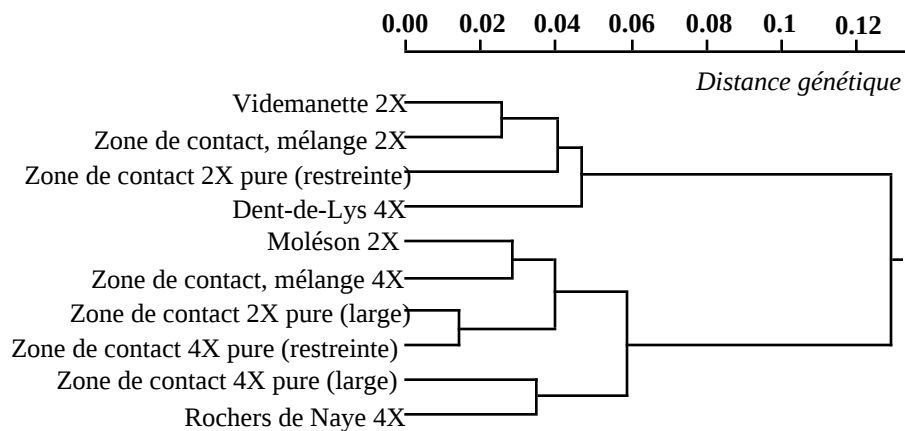


FIGURE 49: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus ADH1.

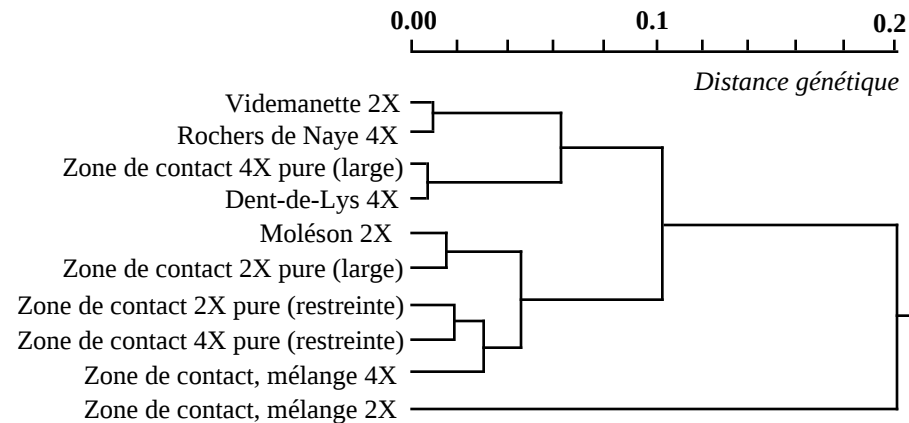


FIGURE 50: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus EM.1.

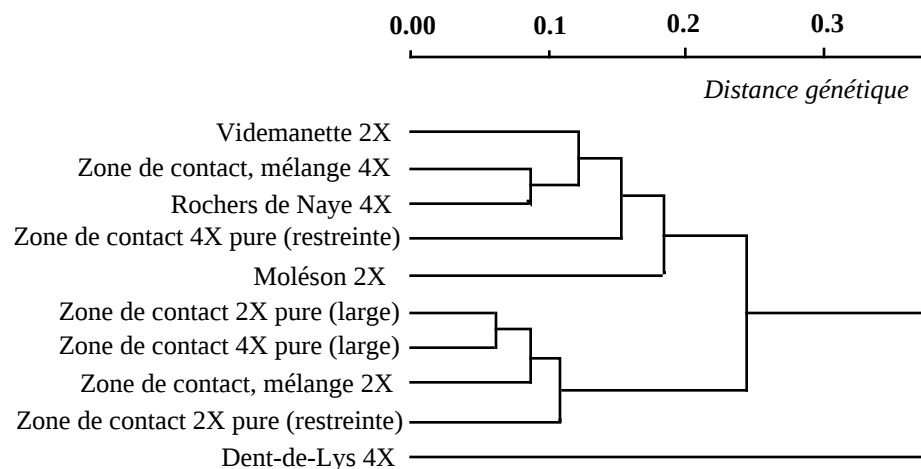


FIGURE 51: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus GOT1.

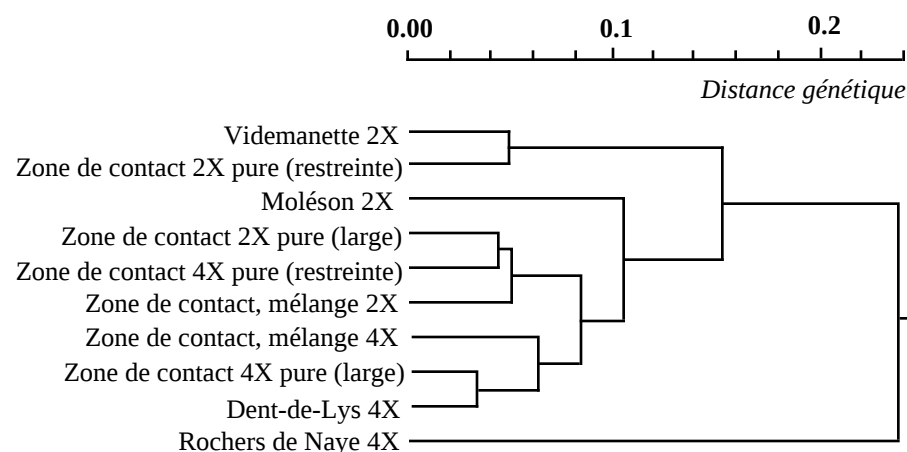


FIGURE 52: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus GOT2.

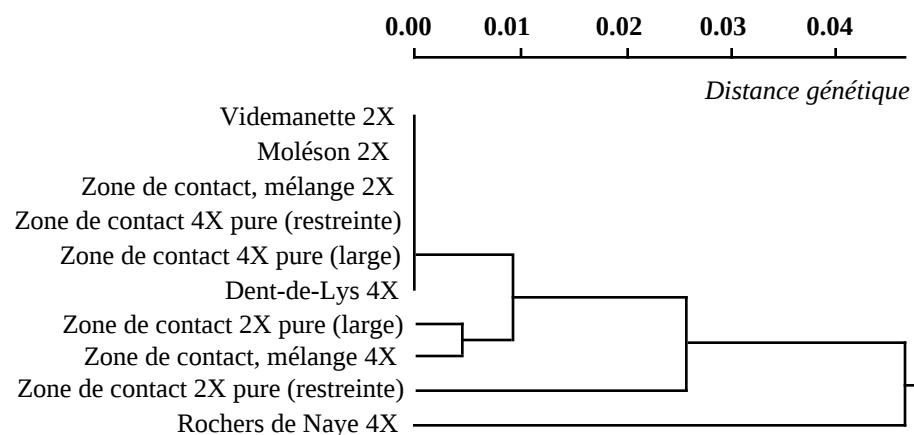


FIGURE 53: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus LAP1.

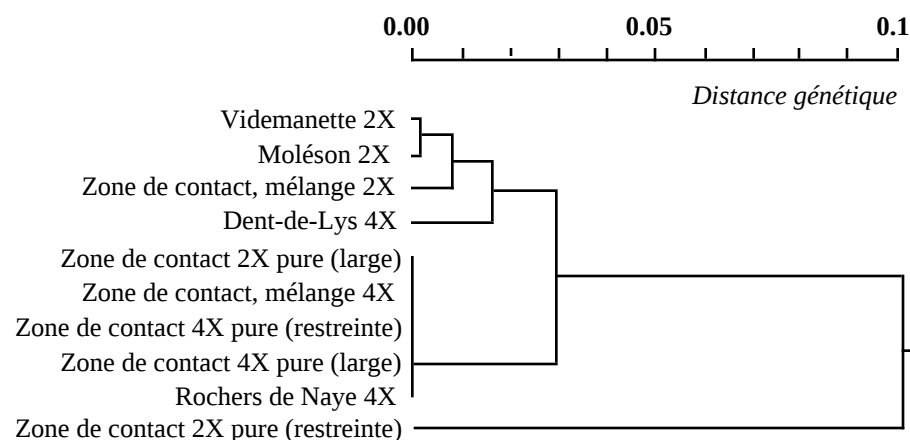


FIGURE 54: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus LAP2.

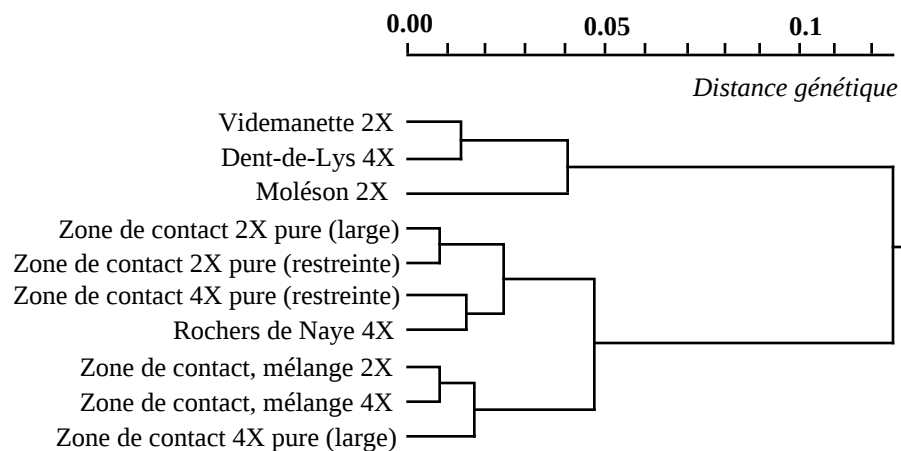


FIGURE 55: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus PxC1.

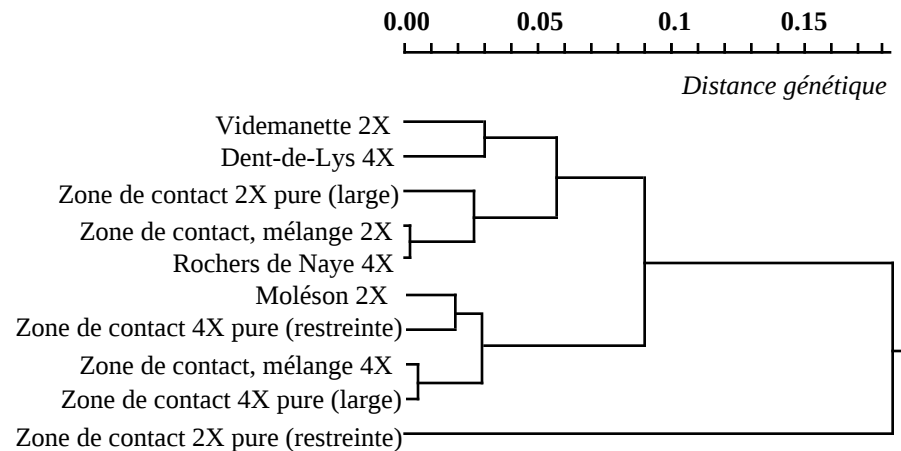


FIGURE 56: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus PxC2.

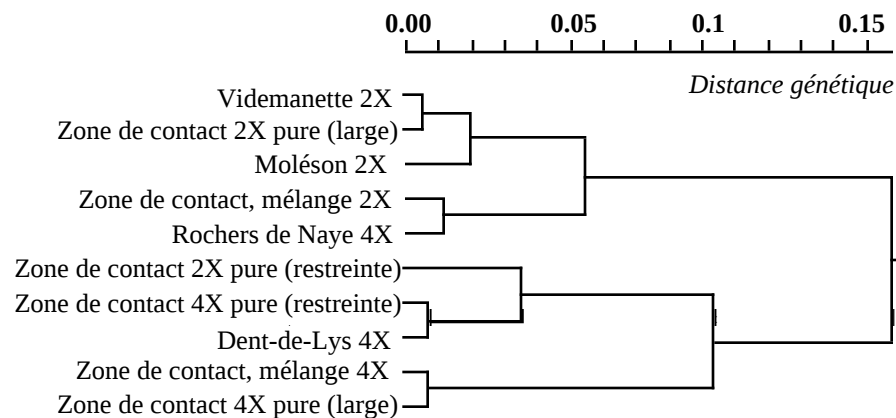


FIGURE 57: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus PxC4.

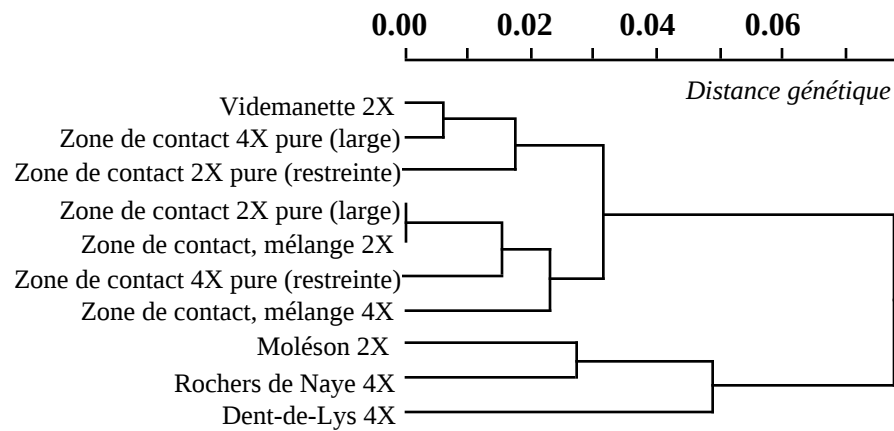


FIGURE 58: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus PxA1.

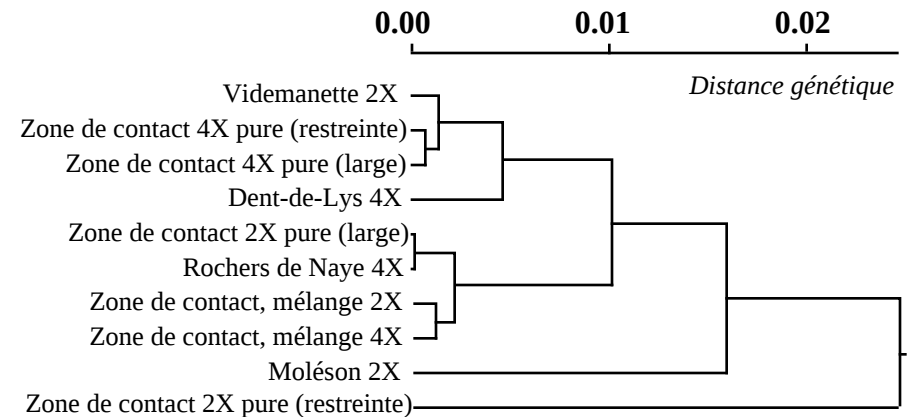


FIGURE 59: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus PxA2.

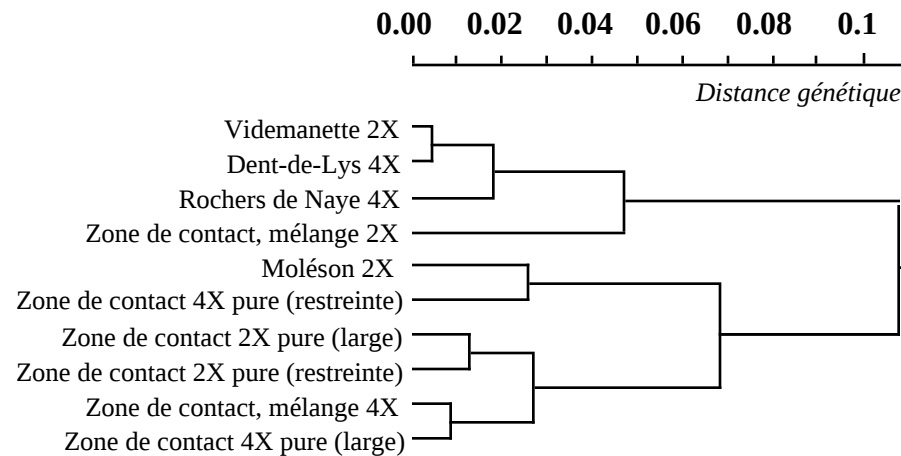


FIGURE 60: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques déterminées à partir du locus SOD2.

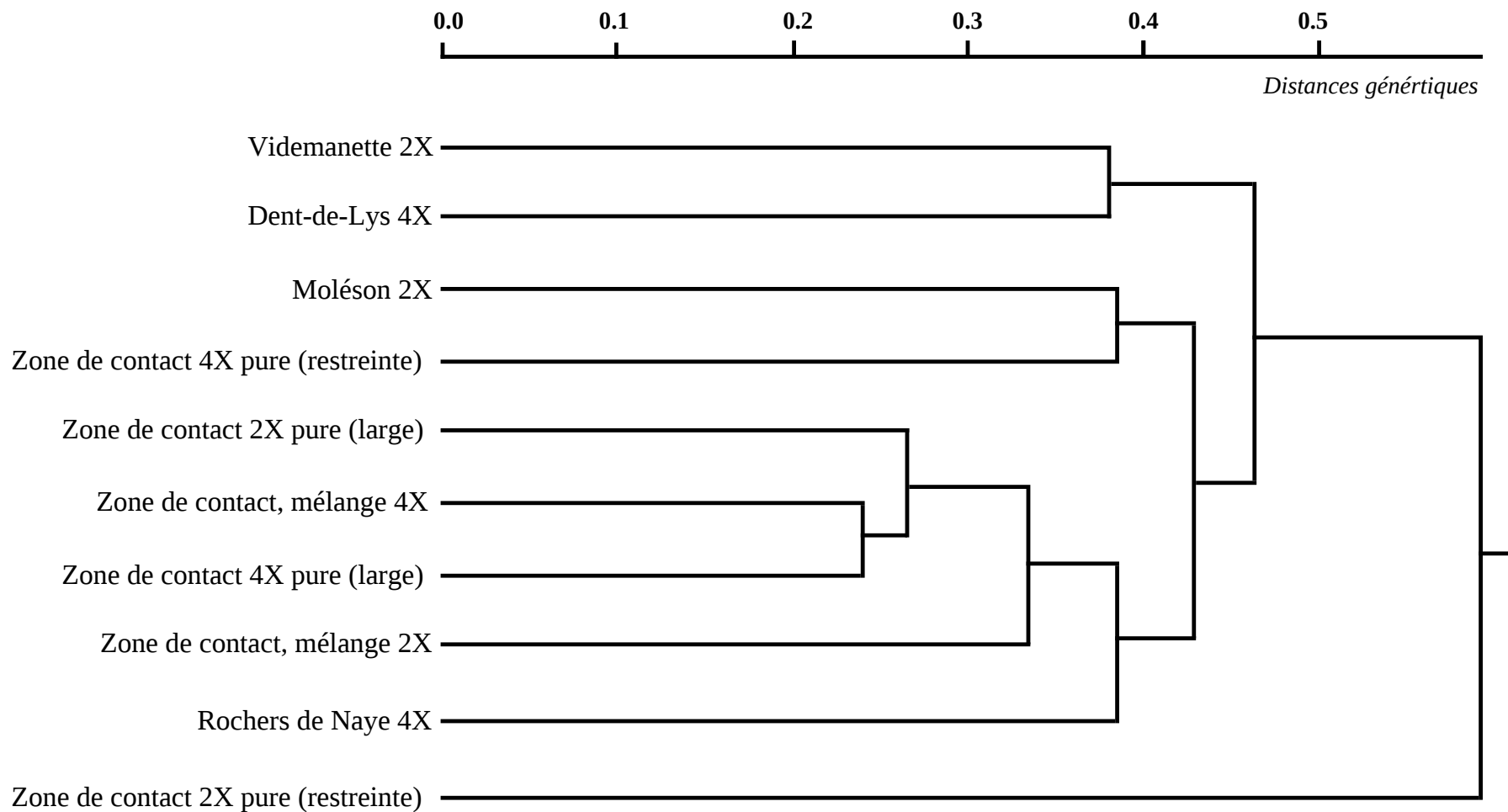


FIGURE 61: Dendrogramme effectué sur la base des distances génétiques calculées à partir de la totalité des allèles.

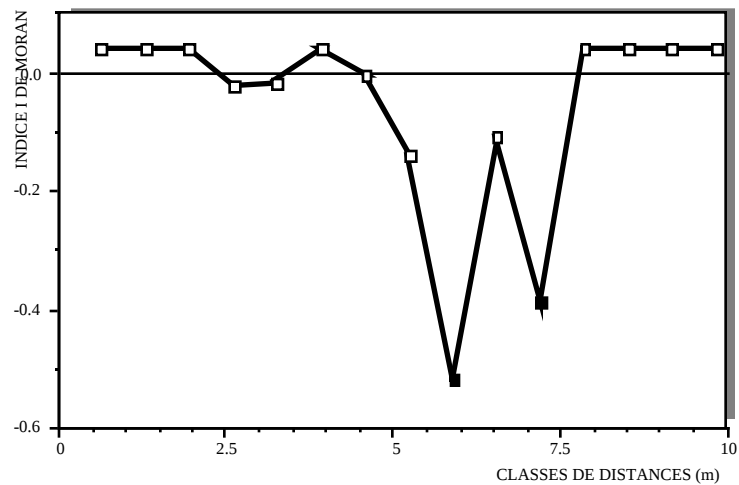


FIGURE 62: Autocorrélogramme concernant le locus Px2 des diploïdes de la zone de mélange.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00333).

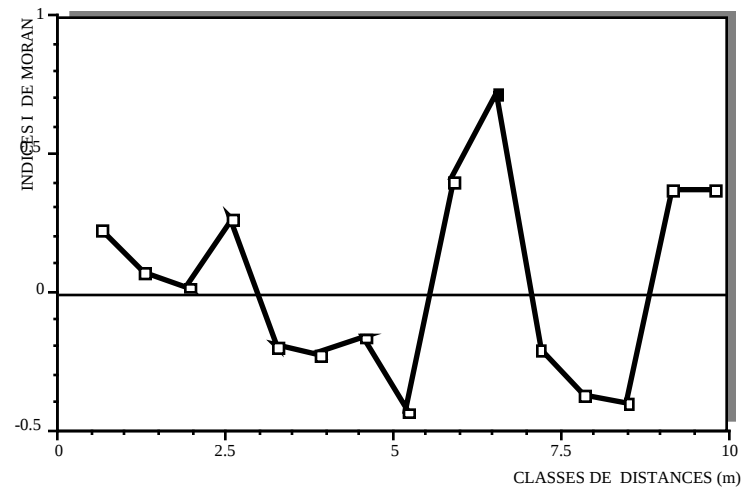


FIGURE 63: Autocorrélogramme concernant le locus Px4 des diploïdes de la zone de mélange.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00333).

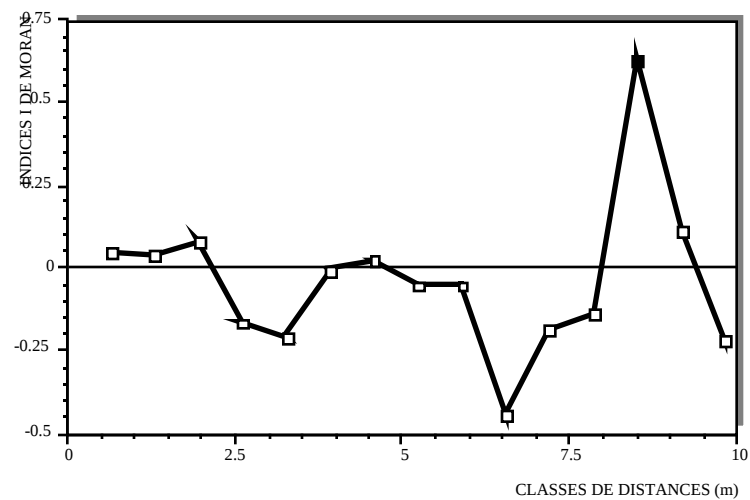


FIGURE 64: Autocorrélogramme concernant le locus EM.1 des diploïdes de la zone de mélange.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00333).

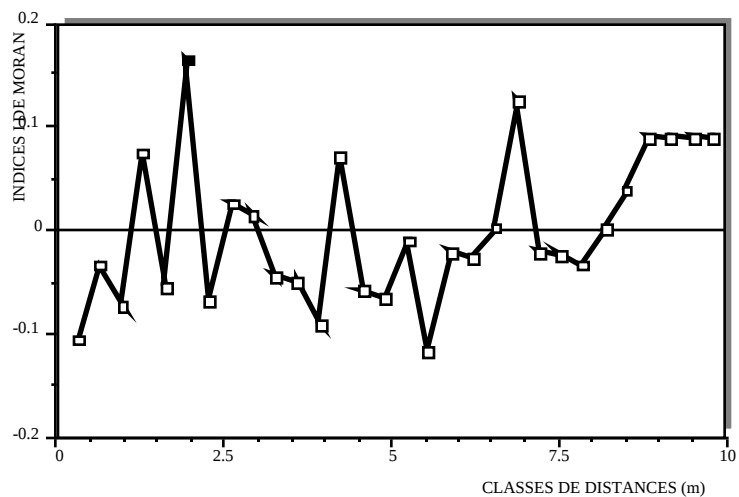


FIGURE 65: Autocorrélogramme concernant le locus Em1 des tétraploïdes de la zone de mélange.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00167)

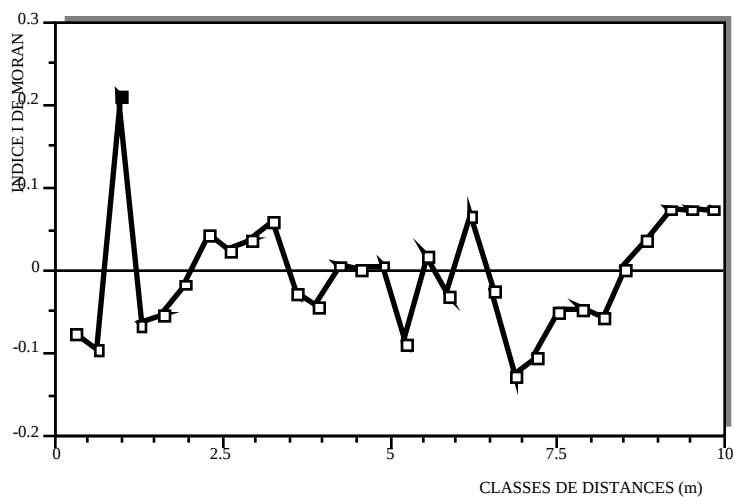


FIGURE 66: Autocorrélogramme concernant le locus PxC2 des diploïdes et des tétraploïdes de la zone de mélange.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00333).

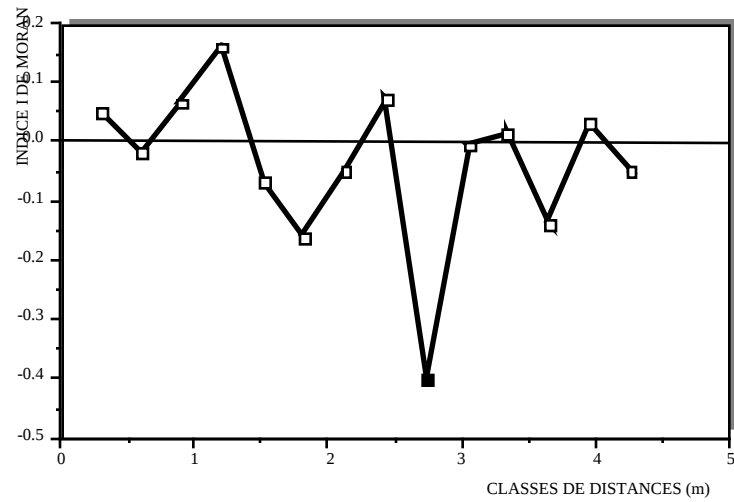


FIGURE 67: Autocorrélograme concernant le locus AcPH3 des tétraploïdes de la zone pure de la zone de contact.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00357.

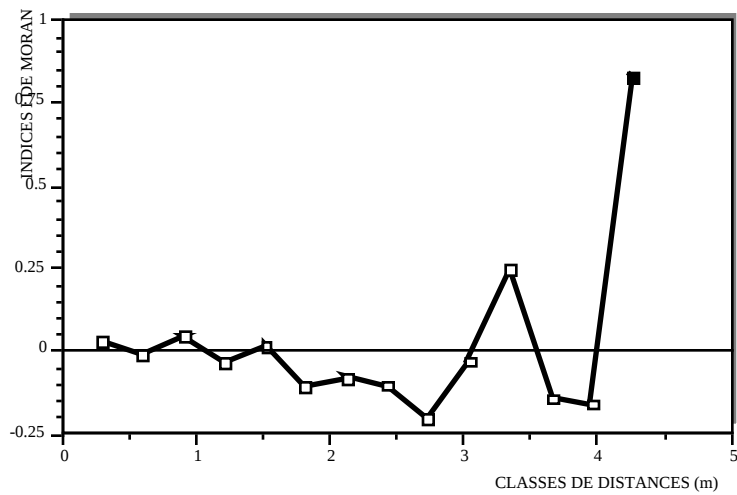


FIGURE 68: Autocorrélograme concernant le locus Px2 des tétraploïdes de la zone pure de la zone de contact.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00357.

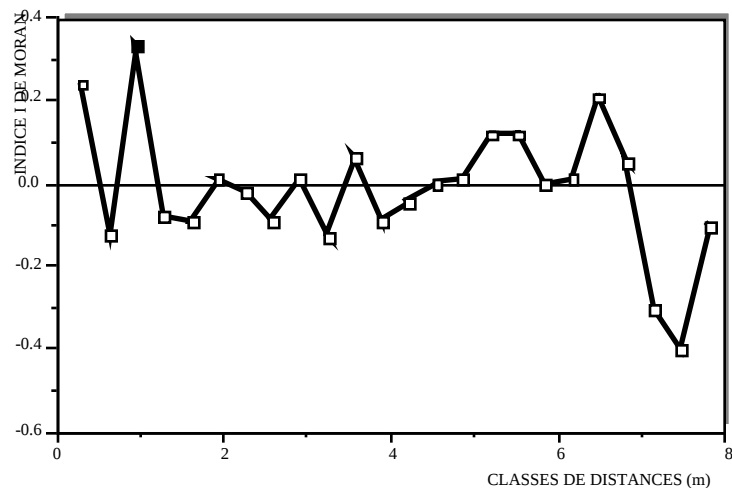


FIGURE 69: Autocorrélogramme concernant le locus EM1 des plantes du Moléson.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00208).

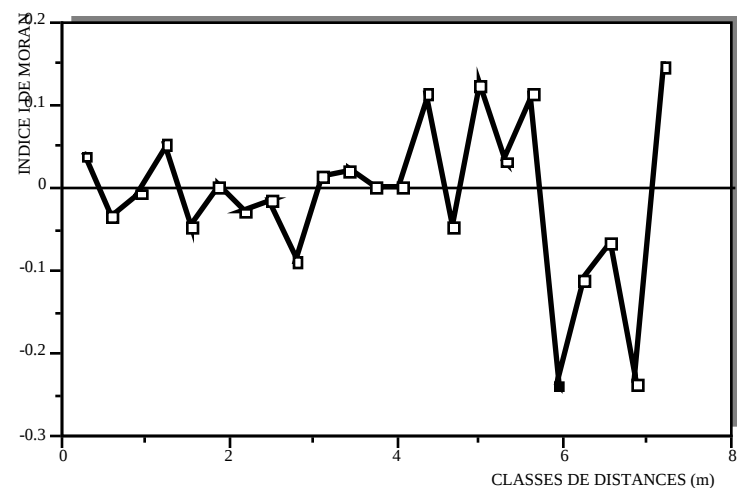


FIGURE 70: Autocorrélogramme concernant la totalité des loci de la Dent-de-Lys.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.002017).

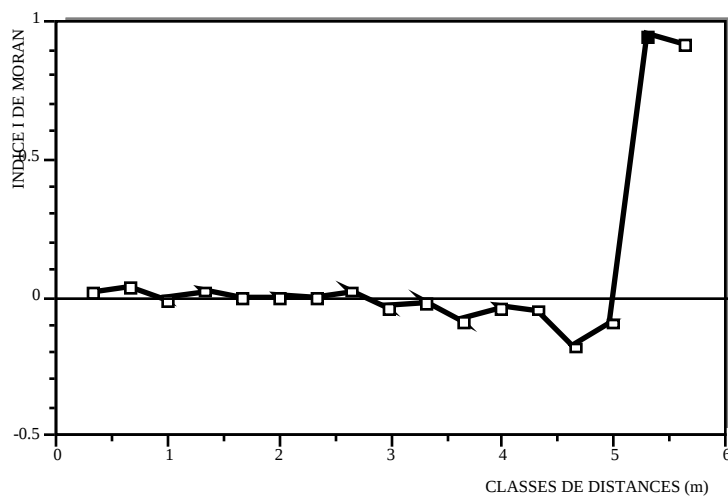


FIGURE 71: Autocorrélogramme concernant le locus PxC4 des plantes des Rochers de Naye.

■ Valeurs significatives □ Valeurs non significatives
(Seuil de signification avec correction de Bonferroni = 0.00294).

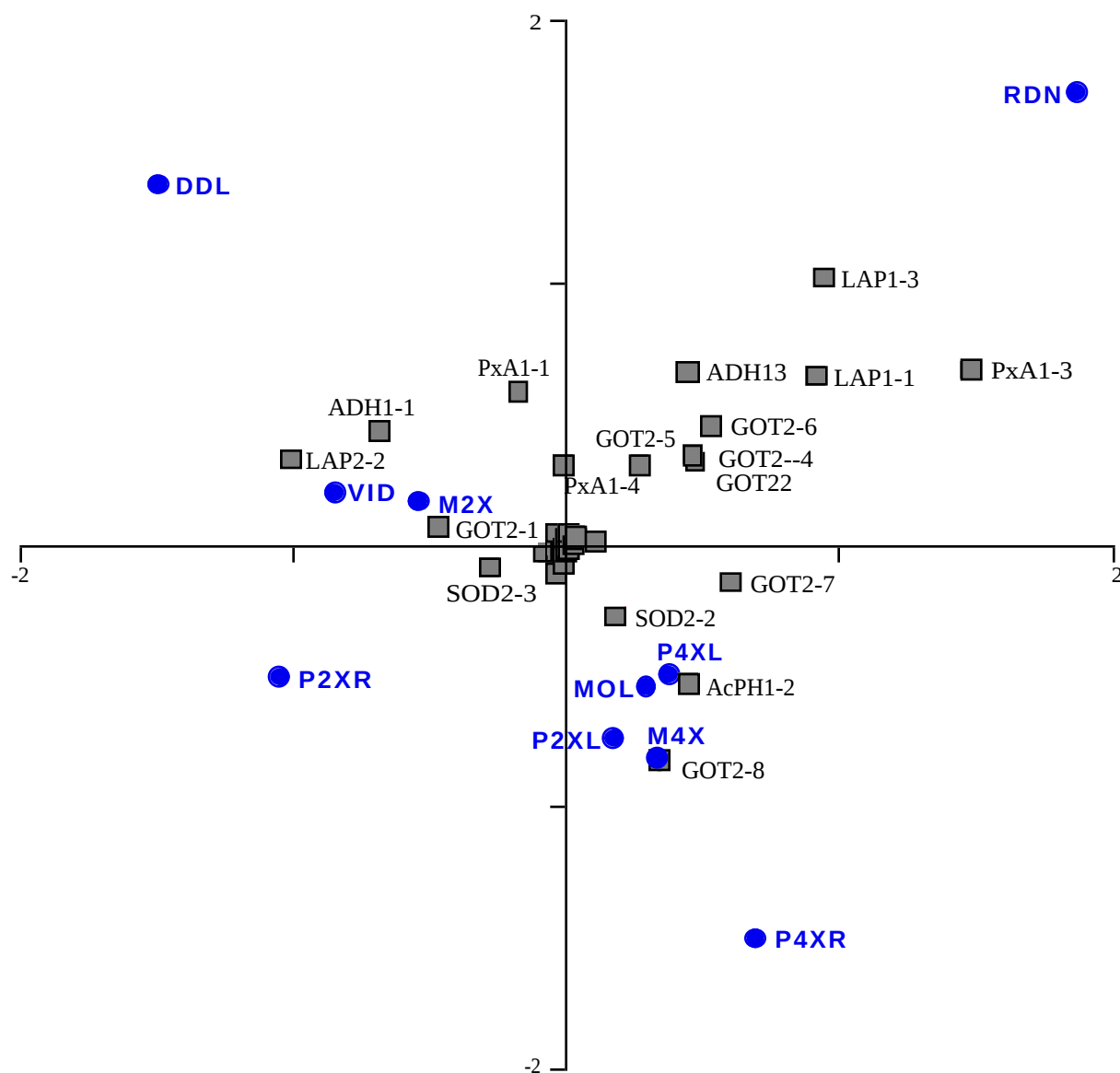


FIGURE 72: Analyse canonique des correspondances sous contraintes.
Représentation des centres des groupements centroïdes.

■ Enzymes

ACPH: Phosphatase acide
ADH: Alcool deshydrogénase
GOT: Glutamate oxaloacétate transaminase
LAP: Leucine aminopeptidase
PXA: Peroxydase (anode)
SOD: Superoxyde dismutase

● Populations

VID: Videmanette 2X
MOL: Moléson 2X
P2XL: Zone hybride, pure 2X, large
P2XR: Zone hybride, pure 2X, restreinte
M2X: Zone hybride, mélange 2X
M4X: Zone hybride, mélange 4X
P4XR: Zone hybride, pure 4X, restreinte
P4XL: Zone hybride, pure 4X, large
DDL: Dent de Lys 4X
RDN: Rochers de Naye 4X

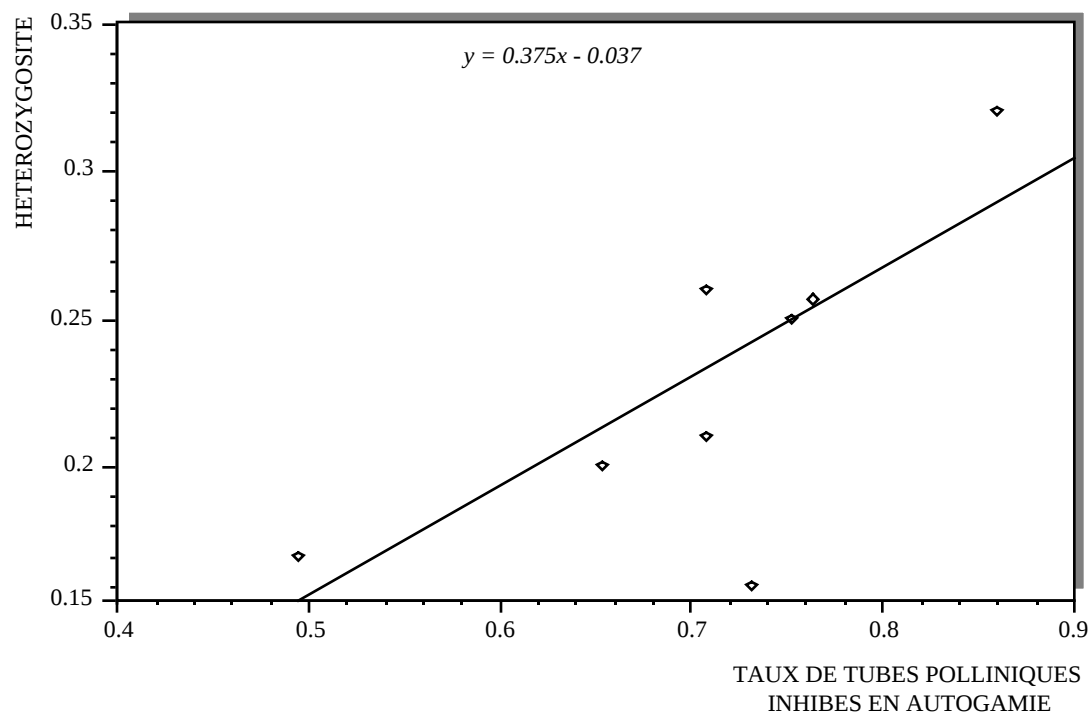


FIGURE 73: Régression linéaire entre le taux d'hétérozygosité et le taux d'inhibition des tubes polliniques en autogamie, observés chez les plantes issues de la zone restreinte diploïde pure ($R^2=0.488$, $p=0.022$).
Expérience réalisée "in vitro".

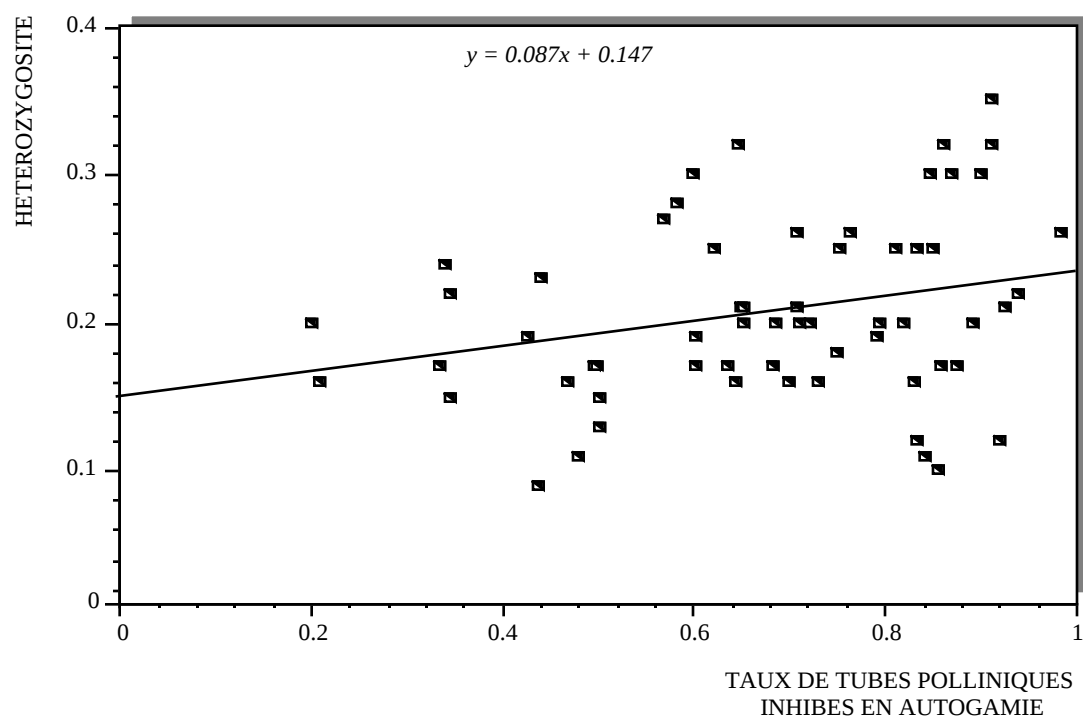


FIGURE 74: Régression linéaire entre le taux d'hétérozygosité et le taux de tubes polliniques inhibés en autogamie, observés sur les stigmates de plantes issues de toutes les zones étudiées ($R^2=0.063$, $p=0.029$).
Expérience réalisée "in vitro".

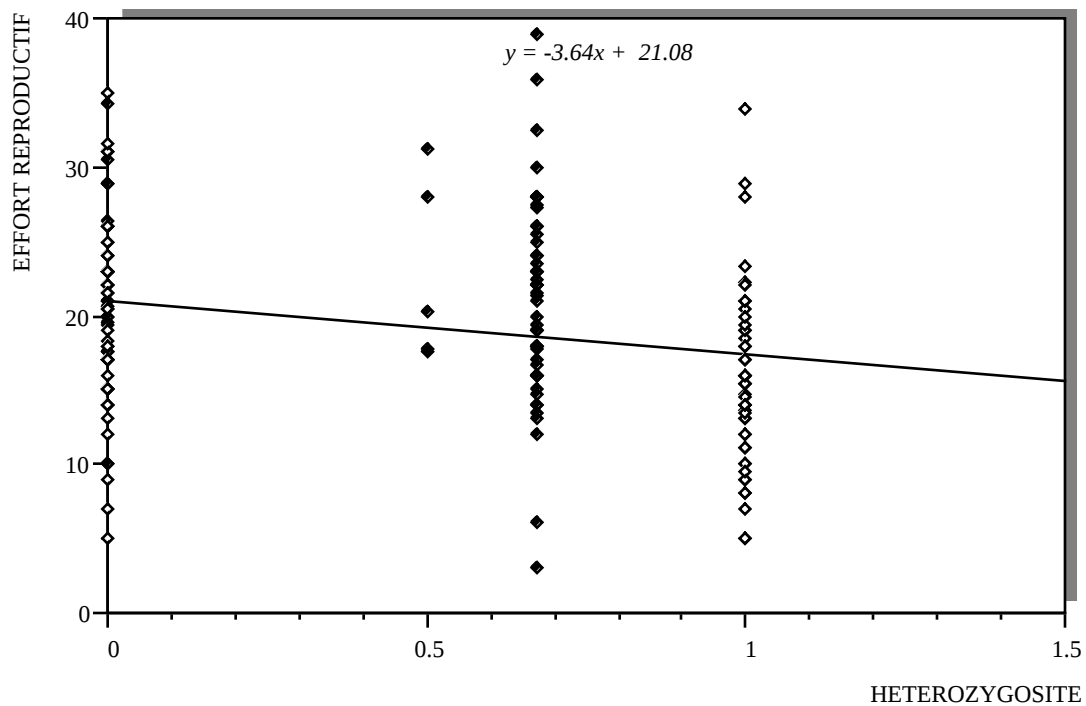


FIGURE 75: Régression réalisée entre l'effort reproductif et le taux d'hétérozygote du locus PxC1 pour les populations pures.

Effort reproductif = Nombre d'épillets/épi

◇ Diploïdes

◆ Tétraploïdes

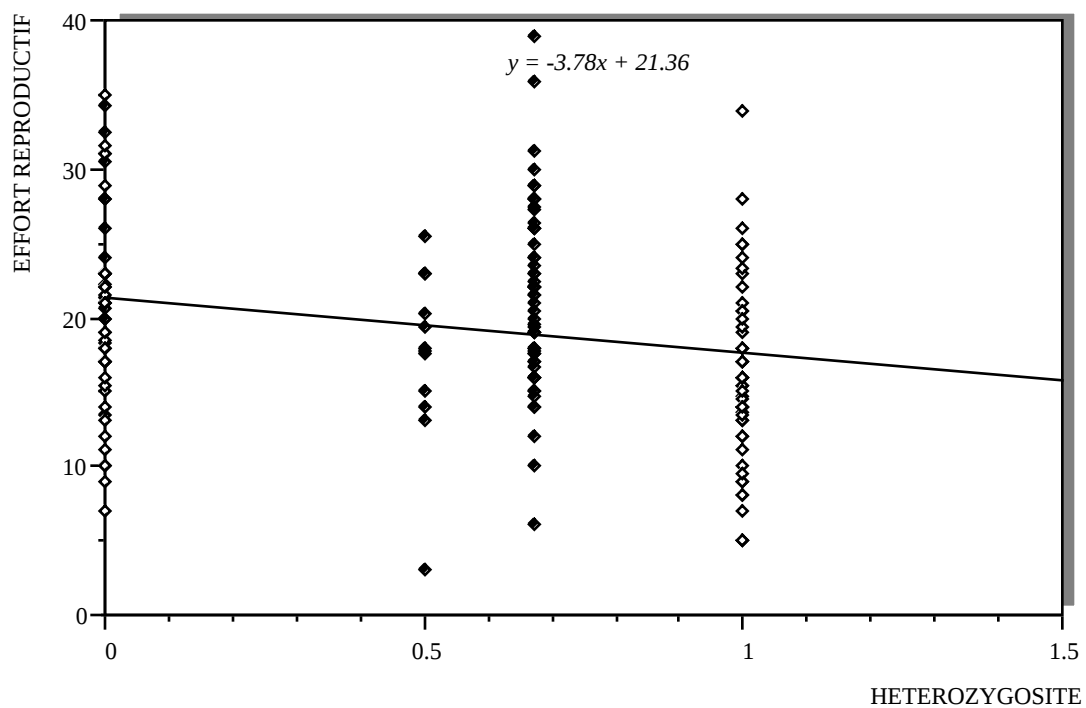


FIGURE 76: Régression réalisée entre l'effort reproductif et le taux d'hétérozygote du locus PxA2 pour les populations pures.

Effort reproductif = Nombre d'épillets/épi

◇ Diploïdes

◆ Tétraploïdes

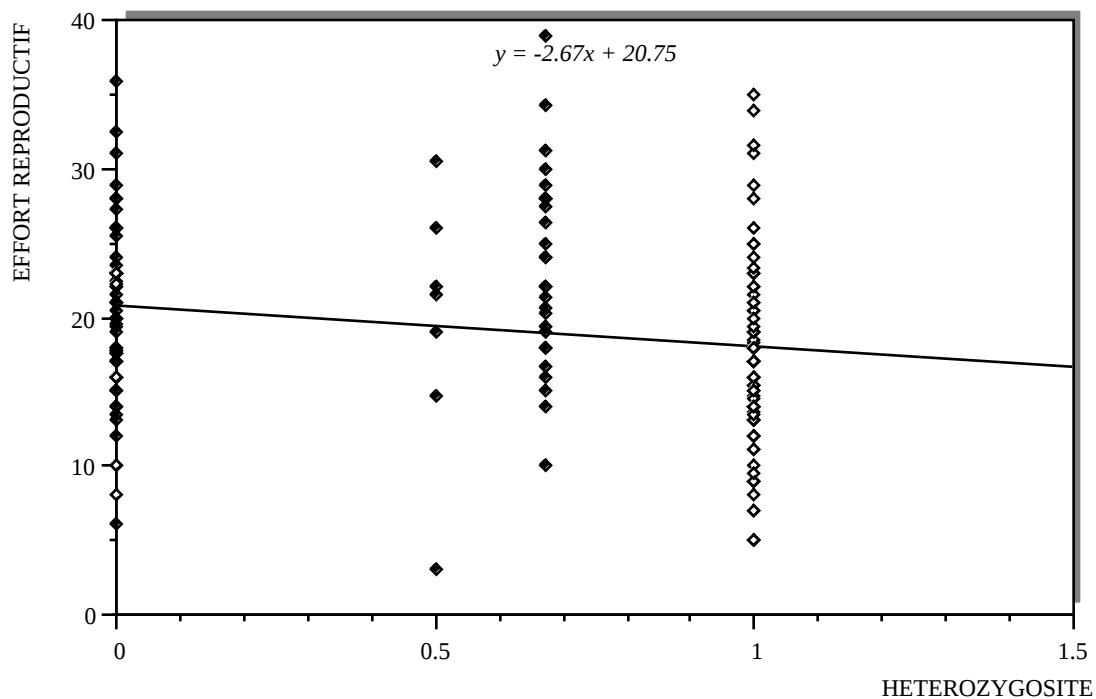


FIGURE 77: Régression réalisée entre l'effort reproductif et le taux d'hétérozygote du locus GOT2, pour les populations pures.
Effort reproductif = Nombre d'épillets/épi.

- ◇ Diploïdes
- ◆ Tétraploïdes

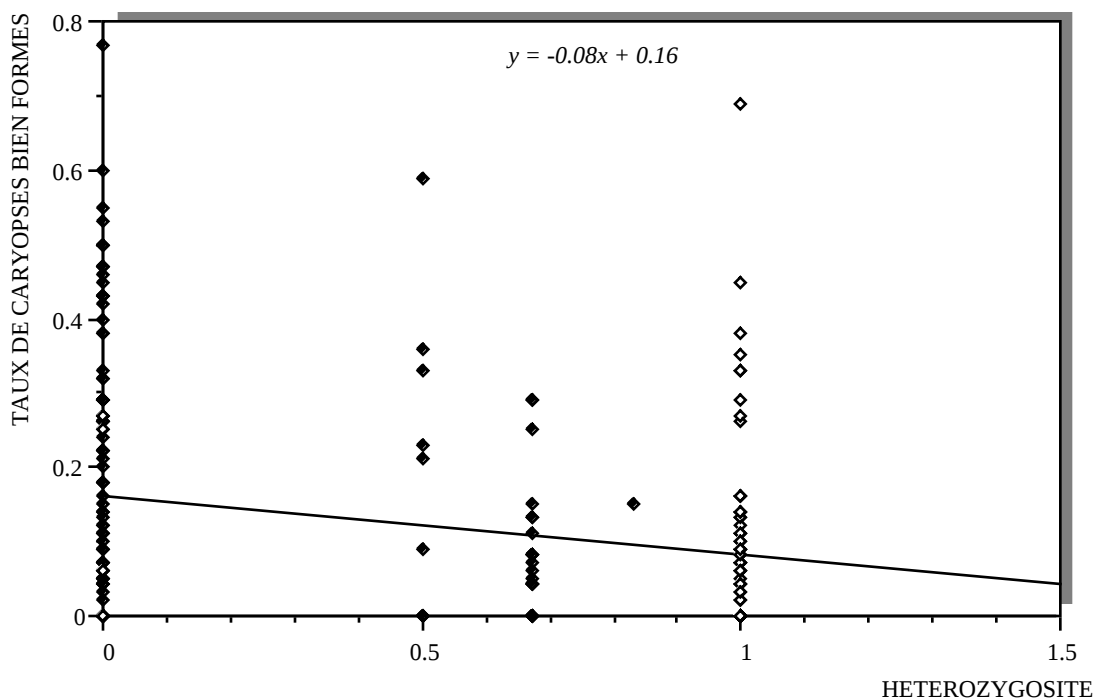


FIGURE 78: Régression réalisée entre le taux de caryopses bien formés et le taux d'hétérozygote du locus GOT2, pour la zone de contact.

Taux de caryopses bien formés =
Nombre de caryopses bien formés/ nombre total de caryopses

- ◇ Diploïdes
- ◆ Tétraploïdes

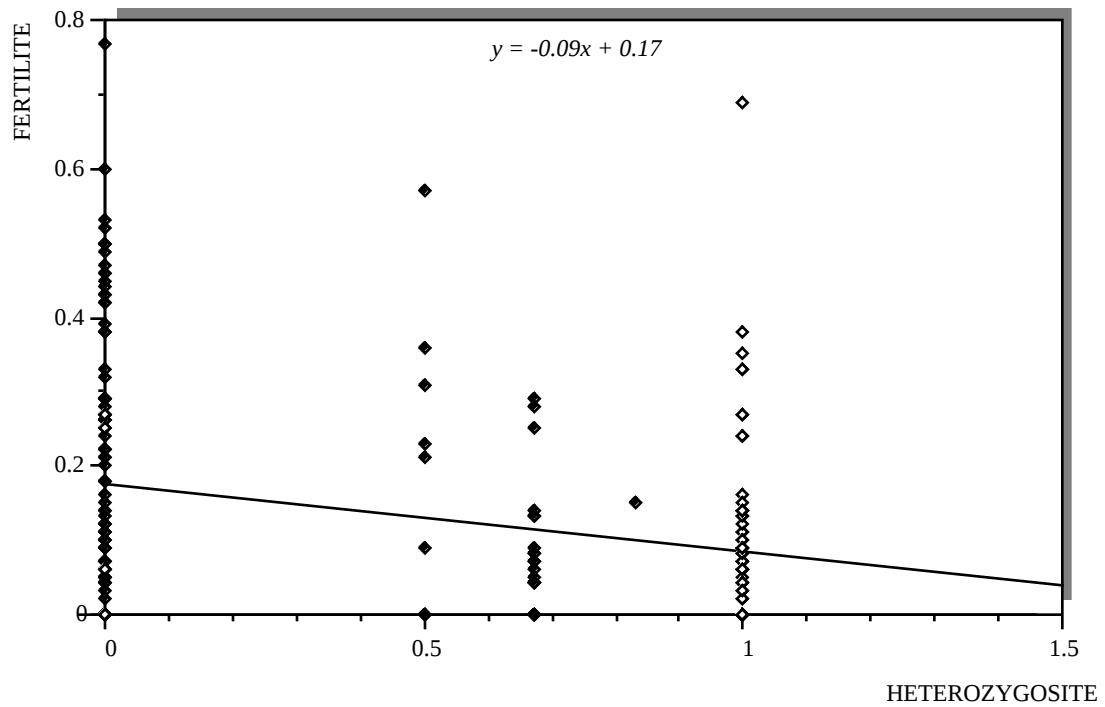


FIGURE 79: Régression réalisée entre la fertilité et le taux d'hétérozygosity du locus GOT2, pour la zone de contact.
Fertilité= Nombre de caryopses bien formés/nombre d'épillets

◇ Diploïdes
◆ Tétraploïdes

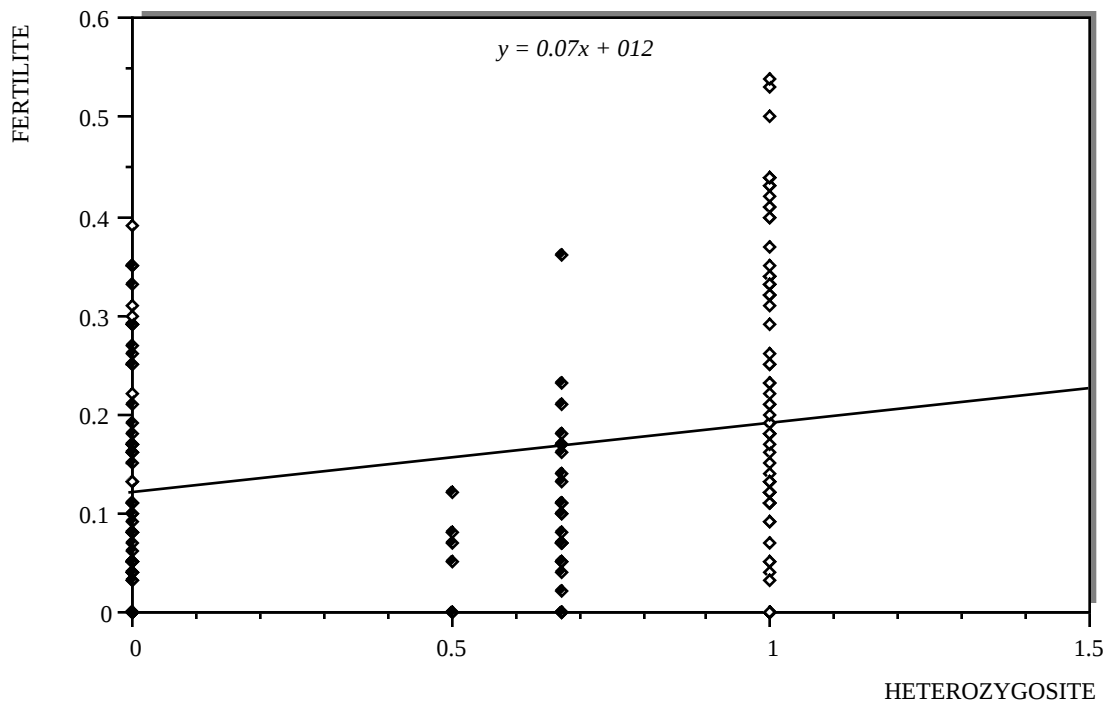


FIGURE 80: Régression réalisée entre la fertilité et le taux d'hétérozygosity du locus GOT2, pour les populations pures.
Fertilité= Nombre de caryopses bien formés/nombre d'épillets

◇ Diploïdes
◆ Tétraploïdes

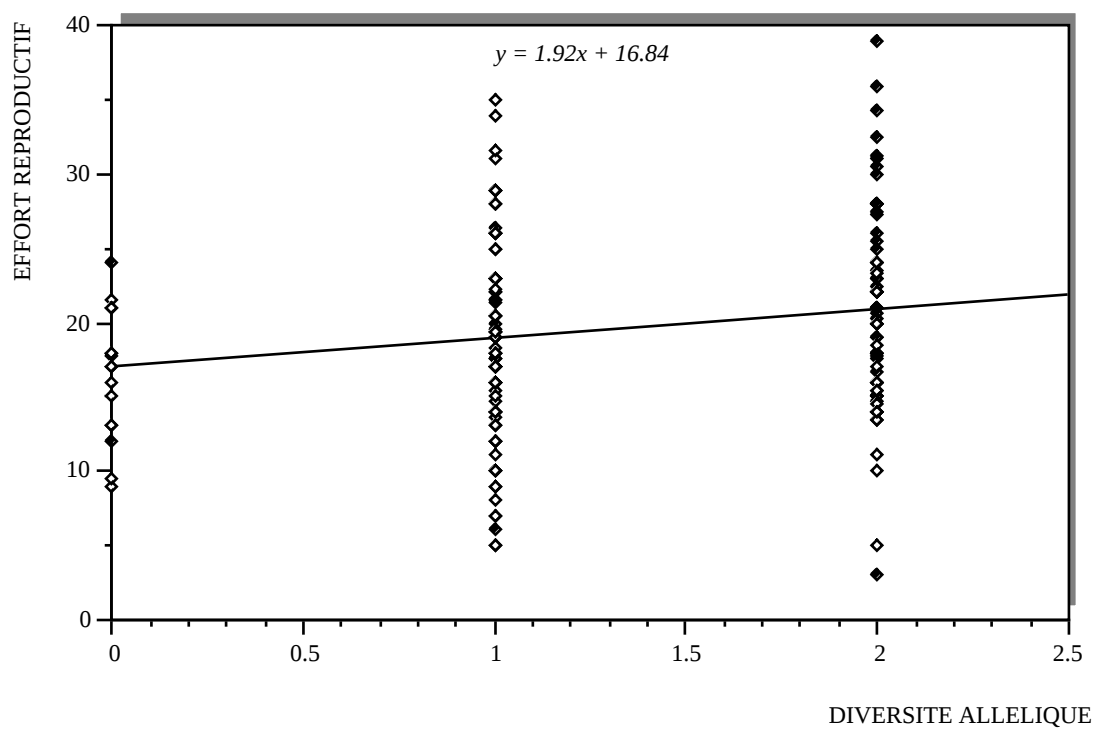


FIGURE 81: Régression réalisée entre l'effort reproductif et la diversité allélique du locus GOT1 pour les populations pures.

Effort reproductif = Nombre d'épillets/épi

- ◇ Diploïdes
- ◆ Tétraploïdes

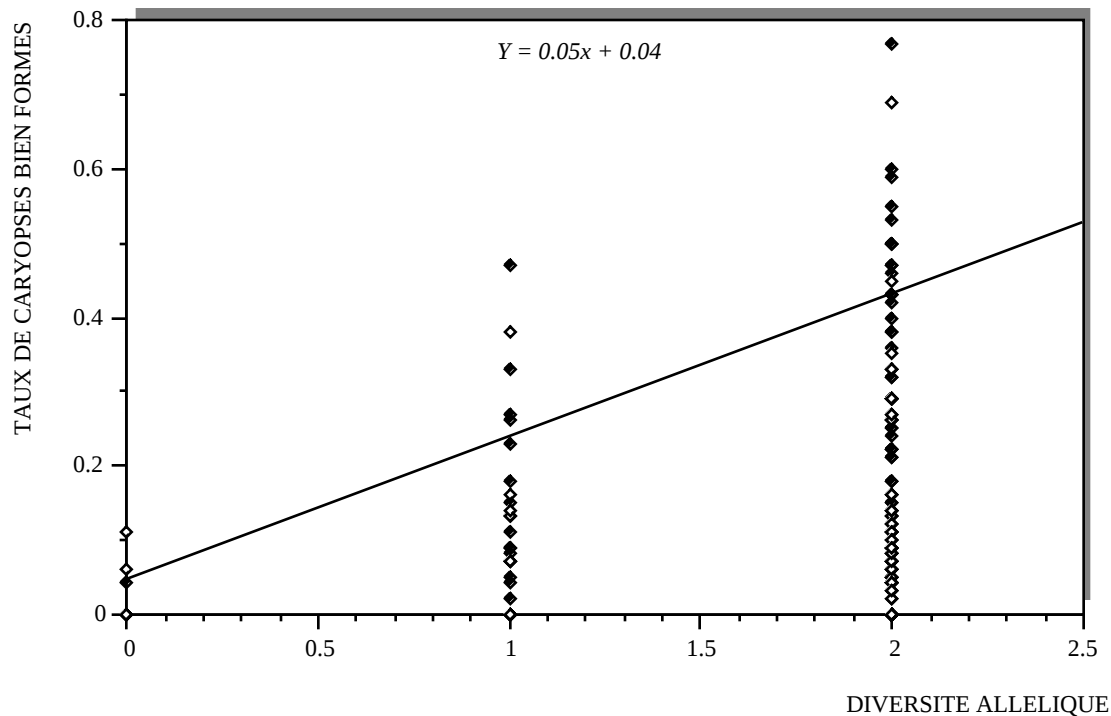


FIGURE 82: Régression réalisée entre le taux de caryopses bien formés et la diversité allélique du locus EM1 pour la zone de contact.

Taux de caryopses bien formés =
Nombre de caryopses bien formés/ nombre total de caryopses

- ◇ Diploïdes
- ◆ Tétraploïdes

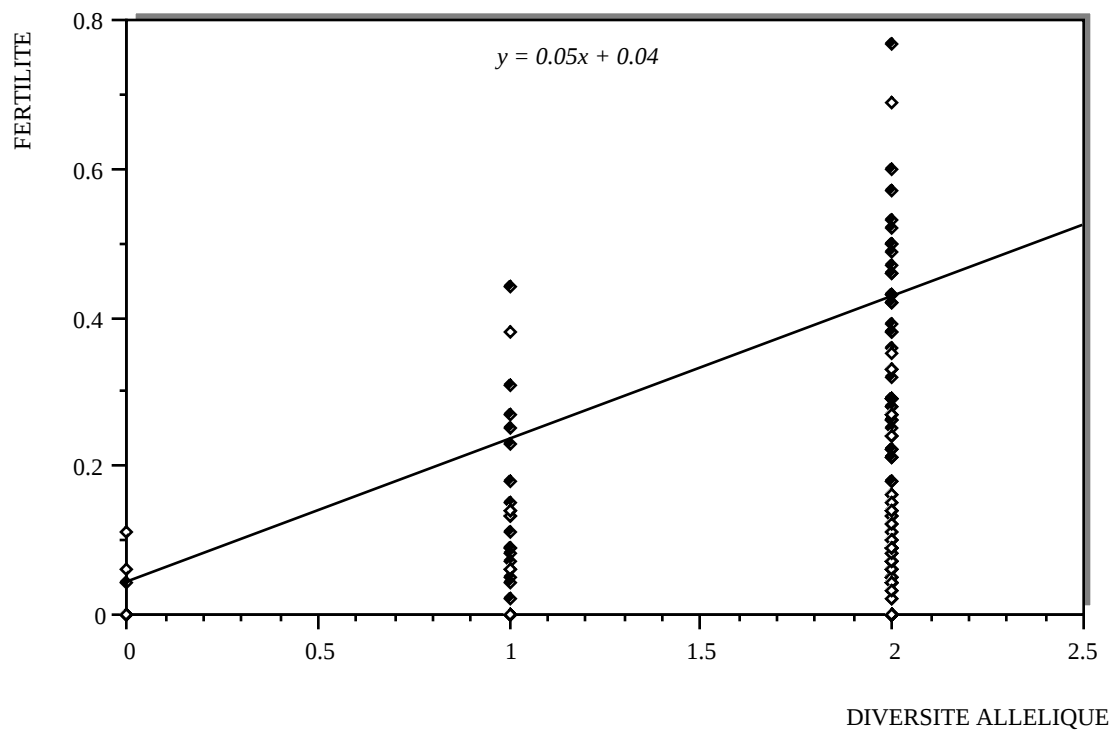


FIGURE 83: Régression réalisée entre la fertilité et la diversité allélique du locus EM1 pour la zone de contact.

Fertilité = Nombre de caryopses bien formés/nombre d'épillets

- ◇ Diploïdes
- ◆ Tétraploïdes