

POLYMORPHISME ENZYMATIQUE ET VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DES PROVENANCES IVOIRIENNES ET CONGOLAISES DE *TERMINALIA SUPERBA* ENGL. ET DIELS.

par Ph. VIGNERON
Chercheur au Centre
Technique Forestier Tropical
Laboratoire d'électrophorèse du GERDAT

SUMMARY

ENZYMATIC POLYMORPHISM AND GENETIC VARIABILITY OF IVORY COAST AND CONGO PROVENANCES OF *TERMINALIA SUPERBA* ENGL. AND DIELS

The choice of provenances to be used for plantations in the case of a species widely encountered in almost all the semi-deciduous tropical forests of Central and West Africa is undoubtedly of prime importance for the success of reforestation projects. The cost and duration of trials means that maximum information must be gathered prior to making any decisions in this matter.

The genetic variability of the origins of Terminalia superba gathered by the C.T.F.T. in the Republic of the Ivory Coast and the People's Republic of the Congo has been studied through the polymorphism of enzymatic systems revealed by electrophoresis. It clearly emerges that Fraké provenances (Ivory Coast) are much more polymorphous than Limba provenances (Congo). The number of alleles per polymorph locus and the levels of heterozygotia, observed and expected are very different for these two population groups. The average level of genetic differentiation between provenances is slightly higher in the People's Republic of the Congo than in the Ivory Coast Republic. It is mainly the defect of heterozygotia which makes it possible to link our observations with the spatial structure of the populations of Fraké and Limba.

Studies in progress can in the short term help to set up comparative trials of provenances and, on the basis of genetic distances, to select crossings to be tested in priority.

RESUMEN

POLIMORFISMO ENZIMÁTICO Y VARIABILIDAD GENÉTICA DE LAS PROCEDENCIAS DE COSTA DE MARFIL Y DEL CONGO DE *TERMINALIA SUPERBA* ENGL & DIELS

La elección de las procedencias que cabe utilizar en plantación, para una especie difundida en la inmensa mayoría del bosque tropical semicaduco de África Central y del Oeste es, sin duda alguna, primordial para el logro de proyectos de repoblación forestal. El costo de la duración de la pruebas emprendidas debe incitar a reunir el mayor número posible de datos preliminares, antes de tomar las decisiones que se imponen con respecto a su naturaleza.

La variabilidad genética de los orígenes de Terminalia superba que se han cosechado por el C.T.F.T. en la República de Costa de Marfil y en la República Popular del Congo, se estudia aquí por medio por polimorfismo de sistemas enzimáticos revelados por electroforesis. Resalta de forma sumamente clara que las procedencias « Fraké » (Costa de Marfil) son mucho más polimorfas que las procedencias « Limba » (Congo). El número de locimorfos, el número de alelos por locuspolimorfo, así como los coeficientes de heterozigotia que se han observado y esperado son sumamente diferentes para estos dos grupos de poblaciones. Los coeficientes de diferenciación genética media entre procedencias son ligeramente más elevados en la República Popular del Congo que en la República de Costa de Marfil. El defecto de heterozigotia constituye, principalmente, el elemento que permite vincular nuestras observaciones a la estructura espacial de las poblaciones de Fraké y de Limba.

Los estudios actualmente en curso pueden contribuir, a largo plazo, a la implantación de pruebas comparativas de procedencias y, tomando como base las distancias genéticas, la determinación de los cruzamientos que cabe someter a prueba de forma prioritaria.

INTRODUCTION

Afin d'élargir la base de sélection pour un programme d'amélioration génétique de *Terminalia superba* entrepris par le C.T.F.T., particulièrement en République Populaire du Congo, des prospections dans l'aire naturelle de l'espèce ont été effectuées. L'aire de répartition de *T. superba* est très vaste puisqu'on le trouve de la Sierra Leone jusqu'au Zaïre et à la République Centrafricaine.

Les essais en cours, tant en Côte-d'Ivoire qu'au Congo, montrent de fortes différences entre provenances pour la croissance. Les récoltes réalisées ces trois dernières années ont permis de rassembler 7 provenances congolaises (92 descendances séparées) 15 provenances ivoiriennes (plus de 200 descendances) pour ce qui concerne seulement le Congo et la Côte-d'Ivoire. A cela viennent s'ajouter des provenances d'autres pays. Les possibilités en matière d'amélioration offertes par cette variabilité génétique naturelle collectée devraient s'étudier en dernier ressort par des essais sur le terrain.

L'impossibilité pratique de comparer un nombre aussi élevé de descendances dans un dispositif statistiquement utilisable pose le problème de la définition et de la représentativité des échantillons qui pourront effectivement être comparés.

L'érosion génétique continue, en bordure d'aire, du fait de la déforestation rapide, l'élimination des plus

beaux phénotypes dans les zones d'exploitation posent le problème de la conservation de ces ressources génétiques par plantations « *ex situ* » en des termes semblables.

Au Congo, l'appauvrissement de la chaîne montagnueuse forestière du Mayombe, le transfert de l'exploitation dans le massif du Chaillu et le probable épuisement à moyen terme de cette zone, invitent à réfléchir sur la pérennité d'une telle matière première.

Les études de génétique des populations donnent des renseignements pour l'exploitation, la conservation et l'utilisation des ressources génétiques.

L'électrophorèse de zone sur gel de polyacrylamide ou d'amidon permet de détecter des différences génétiques dégagées des effets d'environnement et ce sur des échantillons de taille raisonnable. Elle donne la possibilité de discriminer les allèles d'un même gène, donc de déterminer le génotype d'un individu pour un échantillon de ses gènes. Il devient alors possible d'effectuer des comparaisons d'ordre purement génétique entre les individus ou entre les populations dont ils sont issus. Une image de la structure génétique totale de l'échantillon, de son niveau dans chaque population et des divergences génétiques entre celles-ci, peut donc être obtenue. C'est l'objet de cet article.

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les résultats exposés ici ont été obtenus par l'étude des sept provenances congolaises et de huit provenances ivoiriennes, totalisant 115 individus (6 à 8 par provenance). Ces individus appartiennent tous à des descendances séparées et sont donc supposés non apparentés.

La liste des provenances est donnée ci-après :

- Côte-d'Ivoire : Guiglo, Divo, Sinfra, Zaranou, Gregbeu, Sangoué et Biankouma, réparties dans toute la zone ivoirienne.
- Congo : N'Goua II, Divinié, Titi, Sibiti, Passi-Passi, Kimongo et Bilala ; soit dans la zone actuellement exploitée (Mayombe, Niari, Chaillu).

MÉTHODES

a) Principe de l'électrophorèse, migration et coloration

Ces points sont brièvement résumés dans l'article précédent : Principes de l'électrophorèse et utilisation en génétique forestière (VIGNERON, 1984).

b) Systèmes enzymatiques étudiés et interprétation

Dans une étude méthodologique préliminaire, 27 systèmes enzymatiques ont été reconnus. Huit systèmes enzymatiques ont été finalement retenus et sont

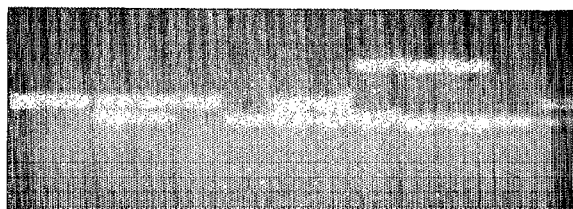
actuellement utilisés pour l'étude de la structure génétique des populations de *T. superba*.

Le déterminisme génétique de ces marqueurs a été recherché. L'interprétation génétique des zymogrammes permet alors de substituer à la notion de phénotype (les bandes seules) celle de génotype (les bandes étant interprétées comme l'expression des allèles). Les hypothèses de déterminisme génétique doivent être fondées sur l'observation des zymogrammes de descendances en croisement ou en autofécondation d'individus préalablement connus. On compare alors les ségrégations observées aux ségrégations attendues sous les hypothèses émises.

La vérification de ces hypothèses ne peut être faite

actuellement en toute rigueur chez *T. superba* en l'absence d'autofécondation et de croisement contrôlés. La comparaison des zymogrammes de demi-frères (ou plein-frères) nous autorise néanmoins à formuler un certain nombre d'hypothèses. Nous les considérons comme acceptables si elles permettent l'interprétation de tous les cas de figures observés. Pour être cohérentes, les hypothèses que nous avons faites supposent que *T. superba* soit diploïde. Des observations des différentes phases de la mitose dans l'apex racinaire de la plantule semblent confirmer cette hypothèse. La difficulté d'obtention de plaques métagénétiques suffisamment étalées ne nous permet cependant pas d'en apporter encore une preuve péremptoire.

Le bilan de l'étude de déterminisme génétique est présenté dans le tableau I. Une photo et son interprétation y sont adjoints.



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13

Zymogramme et interprétation génétique d'un locus codant pour 1 système enzymatique déterminé, une bande est la manifestation d'un allèle. Les individus 1, 2, 5, 6 et 12 sont homozygotes, les autres sont hétérozygotes.

TABLEAU I

BILAN DE L'ÉTUDE DE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE POUR 12 LOCI POLYMORPHES CHEZ *TERMINALIA SUPERBA*

Système enzymatique	Locus	Allèles*
Phosphoglucose isomérase PGI	1 locus polymorphe	5 allèles actifs
Phosphoglucomutase PGM	1 locus monomorphe	
	2 loci polymorphes	
	A	3 allèles actifs
	B	4 allèles actifs
Malate déshydrogénase MDH	2 loci polymorphes	
	A	2 allèles actifs
	B	3 allèles actifs
Amylase AM	1 locus polymorphe	4 allèles actifs
Leucyl-aminopeptidase LAP	1 locus monomorphe	
Endopeptidase END	1 locus polymorphe	3 allèles actifs
Glutamate oxaloacétate transaminase GOT	1 locus polymorphe	6 allèles actifs
	3 loci polymorphes	
	A	3 allèles actifs
	B	2 allèles actifs
	C	2 allèles actifs
Estérase EST	1 locus polymorphe	5 allèles actifs
8 systèmes enzymatiques	nombreuses autres bandes 12 loci polymorphes	42 allèles actifs
Allèles détectés dans l'échantillon.		

c) Paramètres utilisés pour l'étude de la diversité génétique

Le nombre d'allèles détectés, l'état polymorphe ou monomorphe d'un locus pouvant varier d'une population à une autre, on définit **P** comme étant le nombre de loci polymorphes dans une population, **AT** le nombre total d'allèles et **AP** le nombre d'allèles par locus polymorphe. De même que dans une population, on peut définir chez un individu la proportion de loci à l'état polymorphe, c'est-à-dire le taux d'hétérozygotie observé **Ho**.

Les paramètres que nous avons adoptés pour quantifier et décrire la diversité génétique sont ceux proposés par NEI (1973). C'est ainsi que **Ht** est la diversité génétique de NEI à l'intérieur d'une population. **Ht** est

égal à $\sum_p (1 - \sum_x x_{ip})/p$ où **p** est le nombre de loci et x_{ip} l'estimation de la fréquence allélique de l'allèle **i** du locus **p**. **Ht** est le taux d'hétérozygotie attendu dans une population suivant la loi de HARDY-WEINBERG.

Pour un ensemble de « s » sous-populations, on calcule $H_s = \sum_p (1 - \sum_x x_{ip})/sp$ qui représente la diversité génétique moyenne des sous-populations. La divergence entre sous-populations se mesure alors par :

$$D_{st} = H_t - H_s,$$

différenciation génétique moyenne entre sous-populations, qui peut être exprimée sous forme d'un rapport :

$$G_{st} = D_{st}/H_t,$$

ou taux de différenciation génétique moyenne entre sous-populations.

RÉSULTATS

Richesse allélique et polymorphisme

La richesse allélique de *T. superba* est relativement importante puisqu'on trouve 42 allèles pour 12 loci polymorphes, soit en moyenne 3,5 par locus. Elle est surtout le fait de 22 allèles rares (fréquence 5 % dans notre échantillon) qui introduisent une bonne part de la diversité. Par leur présence même, ces allèles rares indiquent que la grande majorité des allèles fréquents a été vraisemblablement détectée. En première approximation et sans préjuger de la distribution allélique, 115 individus diploïdes non apparentés permettent, avec une probabilité 0,95, la détection de tous les allèles dont la fréquence est 0,05 (GREGORIUS, 1980).

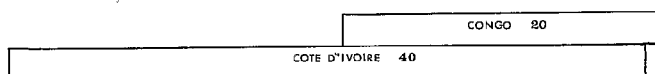


FIG. 1. — Richesse allélique en Côte-d'Ivoire et au Congo : 42 allèles au total dont 18 communs.

La répartition des allèles entre les deux groupes de provenances (Fraké de Côte-d'Ivoire et Limba du Congo) est extrêmement déséquilibrée et ne peut être due à un effet d'échantillonnage. En effet 40 allèles sont présents en Côte-d'Ivoire contre seulement 21 au Congo ; 19 allèles sont communs aux deux groupes alors que seuls 2 allèles sont spécifiques du Congo. Encore faut-il préciser que ces allèles (LAP1 et MDH-A2) ont des fréquences observées faibles (respectivement 3,7 et 1,9 % pour l'ensemble Congo) et on ne peut définitivement exclure leur présence en Côte-d'Ivoire. Inversement, quelques-uns des 21 allèles spé-

cifiques de Côte-d'Ivoire peuvent être présents au Congo sans pour autant avoir été détectés (cf. tableau II p. 45).

Le nombre de loci polymorphes est lui aussi très différent au Congo et en Côte-d'Ivoire. 11 loci sont polymorphes dans le groupe Fraké contre 7 dans le Limba avec des moyennes respectives de 7,25 et 3,57 loci polymorphes par provenance. Le nombre total moyen d'allèles par provenance est de 23,8 et 16,4 respectivement en Côte-d'Ivoire et au Congo. Il s'ensuit que les populations de Fraké sont polymorphes à 60 % de leur loci (sur les 12 étudiés) contre 30 % pour les populations de Limba.

Le déséquilibre de richesse allélique entre les deux groupes se traduit non seulement par une différence du nombre moyen de loci polymorphes mais encore au niveau du nombre moyen d'allèles par locus polymorphe (2,63 et 2,33 en Côte-d'Ivoire et au Congo, respectivement). Il n'y a jamais plus de trois allèles présents au même locus dans une provenance congolaise alors qu'il peut y en avoir 4 ou même 5 dans les provenances ivoiriennes.

Le tableau III résume ces résultats.

Fréquences alléliques

Les fréquences alléliques approximatives peuvent être calculées pour les ensembles Fraké et Limba ainsi que pour chacune des provenances mais avec une précision plus faible du fait de la taille de l'échantillon.

Il est remarquable d'observer que les fréquences alléliques moyennes, pour les allèles les plus représen-




TABLEAU III
POLYMORPHISME ET TAUX D'HÉTÉROZYGOTIE

	Bian.	Sang.	Greg.	Goum.	Zara.	Sinf.	Divo	Guig.	R.C.I.	Bila.	Kimo.	Pass.	Tití	Sibi.	Divé.	N'G.II	R.P.C.	T.Pr.
P	9	7	8	8	7	6	7	6	11	4	1	3	5	3	4	5	7	12
AT	26	24	23	24	23	24	26	20	40	17	14	16	18	16	16	18	20	42
AP	2,56	2,71	2,38	2,50	2,57	3,0	3,0	2,33	* 3,55	2,25	3,0	2,33	2,20	2,33	2,0	2,20	* 2,86	3,50
% P	75	58	67	67	58	50	58	50	**2,63	33	08	25	42	25	33	42	58	* 100
Ho	0,198	0,229	0,125	0,156	0,146	0,155	0,156	0,125	0,158	0,012	0,021	0,031	0,052	0,036	0,104	0,031	0,042	0,104
Ht	0,283	0,216	0,161	0,181	0,222	0,228	0,289	0,198	0,263	0,112	0,045	0,067	0,145	0,067	0,118	0,114	0,116	0,219

P : nombre de loci polymorphes
 AT : nombre total d'allèles
 AP : nombre d'allèles par locus polymorphe
 % P : 100 P/12
 Ho : taux d'hétérozygotie observée
 Ht : taux d'hétérozygotie attendue
 * : pour l'ensemble
 ** : pour une population moyenne
 R.C.I. : République de Côte-d'Ivoire
 R.P.C. : République Populaire du Congo
 T.Pr. : Total prospection
 Les provenances sont données par leurs 4 premières lettres

TABLEAU II
RÉPARTITION ALLÉLIQUE

provenances alleles	BIAN.	SANG.	GREG.	GOUM.	ZARA.	SINF.	DIVO.	GUIG.	C.IV.	CONGO.	BILA.	KIMO.	PASS.	TITI.	SIBI.	DIVE.	N/G2
PGI	a	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	b	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	c	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	d	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	e	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
PGM-A	a	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	b	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	c	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
PGM-B	a	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	b	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	b'	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
LAP	1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
MDH-A	1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
MDH-B	1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
AMY	1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
END	a	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	b'	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	b	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	c	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	e	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
GOT-A	1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	3	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
GOT-B	1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
GOT-C	1	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
EST	a	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	b	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	c	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	d	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
	e	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

 allèle absent
 Fréquence allélique < 15 %
 Fréquence allélique ≥ 15 %

tés sont globalement semblables pour les deux groupes. A un locus donné, l'allèle le plus fréquent en Côte-d'Ivoire l'est systématiquement au Congo, les allèles rares étant éliminés à son profit.

Seul le locus GOT-B ne suit pas ce schéma, l'allèle 2, seul au Congo, a une fréquence de 0,328 en Côte-d'Ivoire alors que l'allèle 1, le plus fréquent, est totalement absent du Congo.

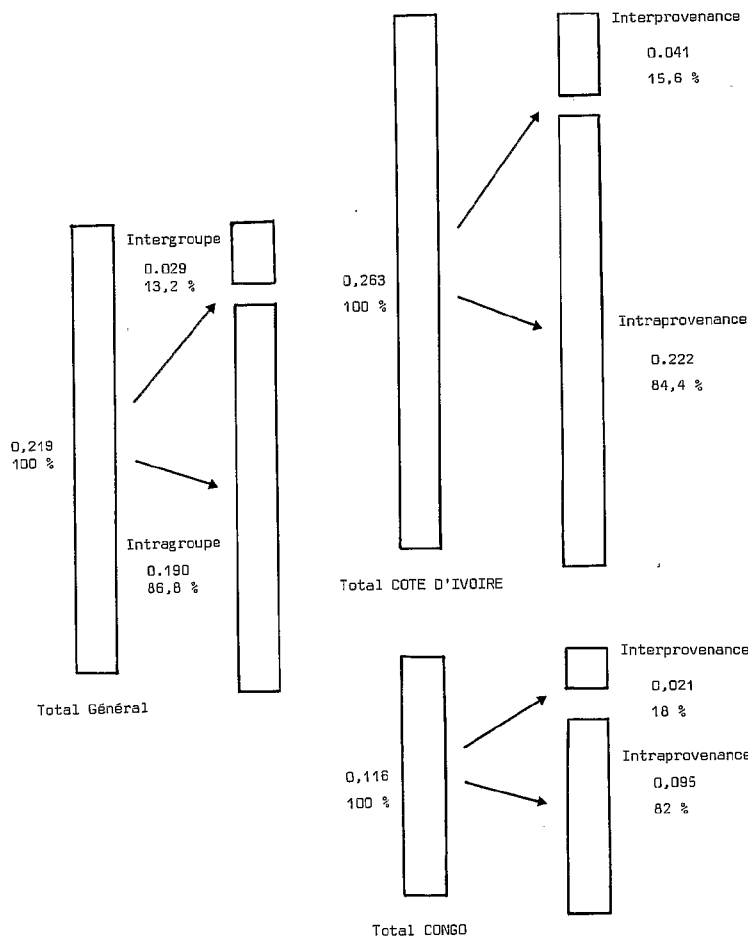


FIG. 3. — Diversité génétique.

nances, sont ensuite basés sur des distances d'ordre géographique, écologique, morphologique ou autres en faisant l'hypothèse que celles-ci seront systématiquement moindres entre provenances d'un même groupe qu'entre 2 provenances tirées au hasard de 2 groupes distincts. Si une population est indûment divisée en deux provenances, la composante interprovenance obtenue sera inférieure à sa valeur réelle ; il en sera de même si une provenance recouvre en fait deux populations très différentes, du fait de l'augmentation artificielle de la composante intrapopulation.

Dans le cas qui nous intéresse et en l'absence de renseignements pouvant orienter un choix, les provenances d'abord conservées telles qu'elles ont été récoltées par le C.T.F.T., ont ensuite été agrégées par pays.

L'échantillon que nous avons étudié ne permet pas de décomposer la diversité intraprovenance en une composante inter et intradescendance. Le « résidu » intraprovenance qu'on observe alors recouvre les diversités interdescendance, inter-individu et intra-individu (taux d'hétérozygotie observé) Soulignons de plus l'absence de test permettant d'évaluer la signification des résultats.

La décomposition Fraké-Limba de la diversité totale (0,219) donne les composantes intragroupe (0,190) et, par différence, intergroupe (0,029). Le

taux de différenciation génétique moyenne (GST) entre Fraké et Limba est donc de l'ordre de 13 %, autrement dit 87 % de la diversité totale résidant à l'intérieur de ces groupes.

Le fait que les différences Fraké-Limba soient essentiellement dues à une absence d'allèles au Congo (plutôt qu'à la présence d'allèles spécifiques de l'un et l'autre groupe) explique ce taux de différenciation relativement peu élevé en regard de ce qu'on était en droit d'espérer.

La diversité résiduelle intragroupe peut elle-même être décomposée de 2 façons :

- en considérant l'ensemble des 15 provenances,
- en traitant séparément Fraké et Limba.

La première décomposition permet l'obtention d'une diversité interprovenance moyenne mais, de ce fait, gomme les différences de structure susceptibles d'exister entre Fraké et Limba. Il apparaît donc plus judicieux et plus riche en renseignements de séparer de prime abord ces deux grandes provenances et de les traiter parallèlement.

La diversité totale Fraké, calculée à partir des fréquences alléliques moyennes ivoiriennes et sur les 12 loci, est de 0,263 c'est-à-dire 20 % plus forte que la

Diversité génétique

L'analyse de la diversité génétique est complémentaire de l'étude des répartitions alléliques. Elle permet d'ajouter à la présence-absence des allèles des valeurs chiffrées de la structuration génétique des populations.

Semblable en cela à une analyse de variance, elle permet d'attribuer à différentes composantes une part de la diversité totale. De façon hiérarchique, à chaque pas de l'analyse on mettra en évidence une composante interfacteur et un résidu intrafacteur. Au pas suivant, ce résidu sera divisé selon les composantes inter et intra du facteur hiérarchiquement subordonné. L'analyse est répétée autant de fois qu'il reste de facteurs contrôlés. Les facteurs hiérarchisés pris en compte sont ici les groupes de provenances (Fraké et Limba), les provenances, les descendances et enfin les individus. Il apparaît que les résultats obtenus sont donc fonction des regroupements auxquels on procède pour obtenir le facteur du niveau immédiatement supérieur. Dans une telle analyse, le seul regroupement parfaitement justifié est celui des individus en descendances (familles de plein-frères ou de demi-frères). Les regroupements supérieurs, en provenances et groupes de prove-

FIG. 4. — *Classifications hiérarchiques ascendantes.*

diversité calculée sur l'ensemble des 115 individus. La prise en compte du Congo favorise en effet le déséquilibre des fréquences en augmentant les plus fortes et faisant chuter les plus faibles. La décomposition en provenances fait apparaître une composante inter de l'ordre de 15 %.

Les populations de Limba semblent légèrement plus structurées puisque la composante interprovenance est de 0,021 pour une diversité totale de 0,115 soit 18 %, le résidu intra représentant 82 %. Cette structuration est similaire à celle obtenue sur quelques autres feuillus tropicaux dont la fécondation est entomophile (*Eucalyptus cloeziana* par exemple avec 17 % de diversité interpopulation) et toujours supérieure à celle des populations de conifères forestiers qui est souvent inférieure à 5 % (BROWN and MORAN 1979).

Si les structures des populations de Limba et Fraké apparaissent relativement semblables, il faut souligner le fait que les diversités sont globalement très différentes. La diversité totale ivoirienne représente plus du double de celle du Limba ; en d'autres termes, pour les loci étudiés, 2 Limba se ressemblent plus que 2 Fraké.

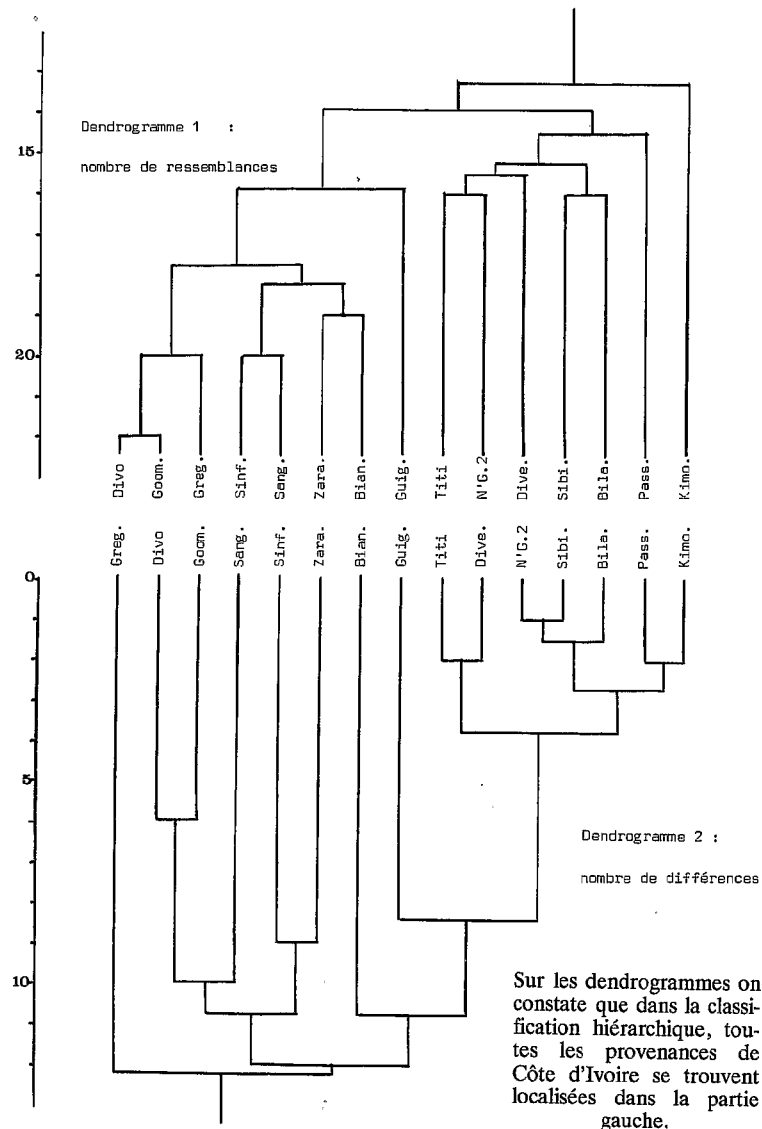
Ces résultats sont représentés figure 3.

Images de la distance génétique

L'analyse de la structure génétique des populations de *T. superba* telle qu'elle a été menée, donne des valeurs moyennes des diversités génétiques de NEI entre les différentes populations définies a priori. Ces résultats peuvent être complétés par l'étude des ressemblances ou des différences existant entre les provenances prises 2 à 2.

Nous avons utilisé une méthode de classification hiérarchique ascendante basée sur deux images de la distance génétique : à partir de la présence-absence des allèles dans chaque provenance, on détermine, d'une part le nombre de ressemblances (nombre d'allèles présents à la fois dans les deux provenances), et le nombre de différences, d'autre part (nombre d'allèles présents uniquement dans l'une des deux provenances). Les résultats (figure 4) montrent que les deux dendrogrammes sont quelque peu différents.

Dans le dendrogramme 1 (nombre de ressemblances), les provenances possédant de nombreux allèles



Sur les dendrogrammes on constate que dans la classification hiérarchique, toutes les provenances de Côte d'Ivoire se trouvent localisées dans la partie gauche.

rars s'agrègent rapidement entre elles puis s'agrègent petit à petit aux provenances ayant moins d'allèles et qui ne conservent que les plus fréquents.

Ainsi les populations ivoiriennes, riches en allèles, se retrouvent-elles dans la même partie du dendrogramme. Elles paraissent se ressembler plus entre elles qu'à aucune des provenances congolaises. Celles-ci, de même, se regroupent avant de s'agréger aux provenances ivoiriennes.

Le dendrogramme 2 (nombre de différences) au contraire, montre une agrégation très rapide de l'ensemble Limba auquel vient s'ajouter Guiglo puis Biankouma avant l'agrégation avec le reste des provenances Fraké. Ici, les provenances congolaises se ressemblent beaucoup plus que les provenances ivoiriennes.

L'inversion des résultats obtenue avec le deuxième dendrogramme réside principalement dans le déséqui-

libre du nombre d'allèles par provenance. En effet, plus il y a d'allèles, non seulement plus le nombre de différences possibles est grand, mais aussi plus les ressemblances peuvent être nombreuses.

Le dendrogramme 2 permet de montrer que, d'un certain point de vue, on peut considérer l'ensemble Limba comme une neuvième population, appauvrie au même titre que Guiglo, s'ajoutant aux huit provenances ivoiriennes. Mais l'utilisation conjointe du nombre de ressemblances suggère au contraire que les populations congolaises ne sont en fait semblables que par manque de possibilités de différer, ceci en utilisant la référence ivoirienne. Elles ne présentent, en effet, que les allèles les plus fréquents et communs à toutes les provenances.

Quoi qu'il en soit, dans les deux cas on observe une nette séparation des provenances Limba et Fraké, Guiglo paraissant être à la charnière. Cette séparation vient justifier le découpage utilisé pour l'analyse de la diversité génétique.

Taux d'hétérozygotie : un reflet possible de la structure des populations

Les diversités intraprovenances résiduelles ne peuvent, comme nous l'avons indiqué plus haut, être décomposées plus avant.

La comparaison des taux d'hétérozygotie (pourcentage de loci à l'état hétérozygote chez un individu) attendus et observés pour le Limba, d'une part, et le Fraké, d'autre part, suggère néanmoins des différences structurelles entre ces deux groupes. Au Congo, le taux d'hétérozygotie observé ne représente que 36 % du taux attendu alors qu'il atteint 60 % en Côte-d'Ivoire. Le défaut d'hétérozygotie est donc beaucoup plus fort chez le Limba.

La déviation par rapport à une population panmictique est le résultat de l'action combinée de nombreux facteurs comme la sélection, la mutation ou la dérive génétique. La valeur observée des fréquences génotypiques est souvent due principalement au régime de reproduction (auto ou allogamie). La fréquence des génotypes homozygotes augmente avec le pourcentage d'autofécondation et inversement décroît avec la baisse de ce taux jusqu'à atteindre, dans une population panmictique la valeur théorique attendue $\sum_{i=1}^n x_i^2$, où x_i et n représentent respectivement la fréquence du i ème allèle et le nombre total d'allèles au locus considéré.

Si l'on ne peut, au stade actuel des recherches, supposer que le taux d'autofécondation est en moyenne plus fort pour le Limba que pour le Fraké, le gréganisme du Limba, en regard de l'état spécialement plus diffus des populations de Fraké, fournit une

explication solide (sans être unique) des phénomènes observés.

Bien qu'aucun résultat expérimental ne permette encore de l'affirmer, la mise en place d'un peuplement naturel de Limba, le plus souvent pur ou presque pur, doit probablement se faire à partir d'un pool restreint de géniteurs. Les individus mis en place appartiendraient à un petit nombre de familles de demi ou pleins frères. Il s'agirait donc d'une population ayant subi une forte dérive génétique. Par ce fait, il résulte de l'interfécondation de ces individus une deuxième génération fortement consanguine et homozygote. Le taux d'hétérozygotie attendu devrait être calculé à partir des fréquences alléliques de la population des véritables géniteurs et non d'une fictive « population Congo ». Le défaut d'hétérozygotie serait ainsi vraisemblablement moindre.

Répartition géographique

Là encore nous considérons séparément le Limba et le Fraké, le déséquilibre de la répartition allélique entre le Congo et la Côte-d'Ivoire étant suffisamment établi.

Au Congo, la distribution géographique des fréquences de deux allèles ne semble pas due au hasard. L'allèle c du locus PGI est absent des provenances Kimongo et Passi-Passi alors qu'il existe avec des fréquences non négligeables (de 0,125 pour N'Goua II à 0,56 pour Titi) dans toutes les autres provenances. Or, Kimongo et Passi-Passi sont deux localités de la savane de la plaine du Niari où seuls subsistent quelques îlots forestiers. Ces provenances apparaissent génétiquement très appauvries. Elles se regroupent bien dans le dendrogramme 2 et se comportent de façon similaire dans le premier, se rattachant alors toutes deux en dernier lieu.

L'allèle 1 du locus LAP n'a été détecté que chez les provenances voisines Titi et N'Goua II à l'exclusion de toute autre y compris la Côte-d'Ivoire. Les provenances Titi, N'Goua II et Divenié, de la bordure Sud-Ouest du massif du Chaillu, se regroupent assez bien dans le dendrogramme 1 qui donne du poids aux allèles rares.

En Côte-d'Ivoire quelques regroupements semblent s'effectuer, mais ils sont trop peu fréquents à notre avis, en regard de la quantité d'allèles présents, pour pouvoir être significatifs. Une vingtaine d'allèles répartis au hasard dans 8 provenances donnent obligatoirement quelques regroupements qui n'ont rien à voir avec la réalité géographique. Dans le même sens, il est remarquable que 2 allèles rares (GOT-A1 et GOT-A3) soient présents à la fois dans deux provenances (et exclusivement ces deux pour GOT A3) aussi éloignés que Divo et Guiglo.

CONCLUSION

L'espèce *Terminalia superba* apparaît nettement constituée d'au moins deux grands ensembles auxquels les forestiers et les négociants ont attribué les noms de Fraké (Afrique de l'Ouest) et Limba (Afrique Cen-

trale). Ces dénominations recouvrent bien non seulement des différences d'ordres géographique et qualitatif, mais aussi génétique.

La répartition des allèles et leur nombre, la structu-

ration, le taux d'hétérozygotie apparaissent en Côte-d'Ivoire significativement différents de ce qu'ils sont au Congo.

Cette séparation en deux grands groupes apparaît beaucoup plus liée à l'absence d'allèles rares chez le Limba qu'à l'existence d'allèles spécifiques de l'un et l'autre groupe. Un 13^e locus, codant pour des Phosphatases acides, mais dont le déterminisme génétique n'est pas encore élucidé, vient renforcer de façon spectaculaire ces observations : seuls deux des neuf zymogrammes observés sont présents au Congo.

Il doit être possible, et Guiglo pourrait en être un exemple, de trouver en Côte-d'Ivoire des populations ressemblant fortement par leurs allèles, mais non par leurs structures, à celles de Limba. L'inverse paraît par contre extrêmement peu probable (ceci du point de vue des 12 loci étudiés ici).

Cette disjonction une fois établie, en tenant compte

du nombre d'individus étudiés et de la représentativité des provenances dont ils sont issus, il serait intéressant de réfléchir à son origine et surtout à son utilisation.

La « perte » d'allèles rares au Congo pourrait s'expliquer par le fort gréganisme du Limba et l'importante dérive à chaque formation de tache. Remarquons aussi que le Mayombe et le Chaillu sont en bordure Sud de l'aire de répartition de l'espèce alors que les populations ivoiriennes occupent une position plus centrale.

L'étude, programmée, de populations intermédiaires, telles celles du Cameroun, et de la limite Est de l'aire (République Centrafricaine) devrait apporter un certain nombre de renseignements sur ces questions. L'analyse de la diversité inter- et intra-descendance, complétant ce qui a déjà été fait, permettra de préciser la structuration des populations de Limba et Fraké et de suggérer des plans d'échantillonnage spécifiques à l'un et l'autre groupe.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN A. H. D., MORAN G. F. (1979) — Isozymes and the genetic resources of forest trees. In : Proceedings of Symposium on isozymes of North American forest trees and forest insects. July 27, Berkeley, Calif. Gen. Tech. Rep. PSW — 48, pp. 1-10.
- GREGORIUS H. R. (1980) — The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. *Biometrics*, 36, pp. 643-652.
- NEI M. (1972) — Genetic distance between populations. *Amer. Nat.*, 106, pp. 283-292.
- NEI M. (1973) — Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. US*, 70, pp. 3321-3323.
- VIGNERON Ph. (1984) — Principes de l'électrophorèse et utilisation en génétique forestière, *Bois et Forêts des Tropiques* n° 204.

GLOSSAIRE

Allèle : se dit de l'un des deux gènes d'une même paire occupant la même position (locus) dans des chromosomes homologues, et qui contrôle un même caractère.

Diploïde : état d'un noyau, d'une cellule ou d'un organisme dont le matériel génétique chromosomique est formé de la juxtaposition de deux jeux de chromosomes homologues.

Locus : emplacement occupé par un gène sur un chromosome.

Mitose : modalité de division cellulaire conduisant à la formation de deux cellules filles ayant la même garniture chromosomique que la cellule mère.

Panmixie : se dit d'un système de reproduction d'une population dans lequel la détermination des individus qui interviennent dans la reproduction se réalise totalement au hasard sans aucune sélection.

