

Etude de la variabilité génétique et de la phénologie
de l'ajonc d'Europe *Ulex europaeus* (Fabacée)
sur l'île de La Réunion

Anne Atlan & Michèle Tarayre
- 2012 -



Rapport sur les travaux réalisés de 2004 à 2007
par l'UMR ECOBIO (CNRS/Université de Rennes 1)
en collaboration avec l'ONF de la Réunion et le laboratoire 3P du CIRAD Réunion

Avant propos

Ce rapport présente des données recueillies de 2004 à 2007, dans le cadre d'une collaboration entre le laboratoire ECOBIO, l'ONF de La Réunion et le laboratoire bio 3P du CIRAD Réunion.

Les résultats ont été présentés et communiqués à nos différents partenaires en 2006 et 2007, et ont servi de base à des recherches ultérieurement valorisées par la thèse de Benjamin Hornoy (2012) et les articles qui en sont issus.

En 2012, les problèmes soulevés par l'ajonc ont pris une acuité nouvelle, du fait du classement de La Réunion au patrimoine mondial de l'UNESCO, de la création du Parc National, de l'accent mis sur la lutte contre les espèces exotiques envahissantes avec la création d'un Comité de Pilotage et d'un document de cadrage, et enfin, des dramatiques incendies de 2010 et 2011 au Maïdo, une région où l'ajonc est particulièrement présent. Compte tenu de ces événements et à la demande de Catherine Julliot de la DEAL Réunion, nous avons écrit un rapport décrivant l'ensemble des résultats obtenus en 2004-2007, y compris ceux qui n'ont pas été détaillés dans les articles ou dans la thèse. Ce rapport est à resituer dans le cadre de la situation organisationnelle et territoriale de l'époque, laquelle a évolué depuis.

L'étude présentée ici a bénéficié des soutiens suivants :

- Un financement Europe/Région Réunion dans le cadre d'un programme ONF présenté par Alain Brondeau et Julien Triolo.
- Un soutien logistique du laboratoire 3P du CIRAD Réunion dirigé par Bernard Reynaud.
- Un financement CNRS dans le cadre d'une ATIPE accordé à l'équipe dirigée par Anne Atlan au sein d'ECOBIO.

La mission de prospective a été réalisée en novembre 2003 avec l'aide de Luc Gigord (alors à l'Université de Lausanne) et Christophe Lavergne (CNBM).

A ECOBIO, les personnes impliquées ont été Anne Atlan (CR CNRS), Michèle Tarayre (MdC Université de Rennes 1), Valérie Roussel (ATER), Alexandra Deville (CDD) et Louis Parize (agent technique Université de Rennes 1).

Les autres personnes qui ont participé à ce travail sont citées au fur et à mesure de leur contribution dans le texte. Nous les en remercions. Nous tenons également à remercier tous ceux qui, par leur accueil, leurs conseils ou leur soutien, nous ont permis de réaliser ce projet.

La photo de couverture a été prise par Anne Atlan au Piton Maïdo en août 2004

INTRODUCTION

L'ajonc d'Europe, un envahisseur mondial

L'ajonc d'Europe constitue un fléau dans de très nombreux pays - l'UNESCO en a répertorié plus de 30 - parmi lesquels La Californie, Hawaï, le Chili, La Bolivie, l'Afrique du Sud, La Réunion, l'Inde, La Nouvelle Zélande, l'Australie etc... (Davies, 1928 ; Markin & Yoshioka, 1989 ; Norembuena & Piper, 2000).

Certains articles, intitulés "*Ulex* control in Chile: a national problem" (New, 1984) ou "Gorse: a weed problem on thousands of acre of farm land in New Zealand" (Moss, 1959) permettent de mesurer l'ampleur et l'ancienneté du problème. Partout, l'ajonc "pousse aussi vite qu'une herbe, et devient aussi grand qu'un arbre". De plus, il forme des fourrés impénétrables, extrêmement difficiles à détruire une fois en place. En effet, ses racines vigoureuses et profondes lui permettent de repousser après arrachage ou traitements herbicides, et même le feu ne peut les détruire : il entraîne la levée de la dormance des graines. Les nuisances induites sont multiples : invasion des prairies pâturées qui en deviennent inutilisables, colonisation des milieux locaux au détriment des espèces endémiques, favorisation des incendies. Au final, le coût économique peut être très important.

Pour toutes ces raisons, l'ajonc d'Europe fait partie des 30 espèces végétales envahissantes les plus problématiques répertoriées par l'UICN (Lowe et al., 2000).

Les ajoncs de l'île de La Réunion

Sur l'île de La Réunion, les ajoncs sont implantés depuis environ 200 ans. Ils ont été introduits accidentellement ou volontairement par des immigrants bretons, dans un but décoratif, pour faire des haies ou pour servir de fourrage. Cependant, ils ont rapidement eu un caractère envahissant, que ce soit dans les prairies pâturées (Plaine des Caffres, plaine des Palmistes) ou dans des sites naturels (Piton Maïdo, Forêt de Notre Dame de la Paix, et plus récemment, région du Volcan). A La Réunion, l'ajonc se développe principalement sur les hauteurs de l'île, entre 1500 et 2200 mètres. Il menace la végétation endémique altimontaine et fait l'objet d'un programme de contrôle, mis en oeuvre par l'ONF depuis les années 1990 et complété et intégré dans la stratégie globale de lutte contre les espèces envahissantes établie en 2010.

Au cours d'une première mission réalisée en décembre 2003, les grandes lignes d'un programme de recherche ont été définies, en collaboration avec l'ONF, le CIRAD et l'Université. Une seconde mission réalisée en août 2004 a permis de concrétiser ces programmes. Les données ont été recueillies en 2005 et 2006, et les analyses effectuées en 2006 et 2007.

Les caractéristiques de l'ajonc

L'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus*, est une plante pérenne hexaploïde (Misset et Gourret, 1996) pouvant vivre jusqu'à 25 ans et atteindre 4 mètres de haut. Elle est hermaphrodite, mais nos travaux préliminaires ont montré un faible succès de l'autofécondation. Entomophile, elle est pollinisée principalement par les abeilles et les bourdons. En Bretagne, notre équipe a démontré la coexistence dans toutes les populations naturelles de deux phénotypes de floraison principaux (Tarayre et al., 2007 ; Atlan et al., 2010), un type à floraison courte, qui fleurit principalement au printemps, et un type à floraison longue, qui fleurit de l'automne au printemps. Le succès de la pollinisation est élevé en toute saison (Bowman et al., 2008).

En quelques siècles, *U. europaeus* a colonisé la plupart des continents (figure 1), où ses propriétés colonisatrices en font un envahisseur redoutable, susceptible de perturber l'activité agricole et de réduire la biodiversité locale (Holm, 1997). Sa phénologie de floraison varie grandement suivant les régions envahies (Hornoy, 2012). Dans sa zone d'origine, il pousse au niveau de la mer et fleurit majoritairement au début du printemps. Sous les tropiques, il peut

pousser jusqu'à 2200 mètres d'altitude et sa floraison principale est en hiver; c'est le cas à Hawaï où sur l'île de la Réunion (Océan indien). En Nouvelle-Zélande, il pousse du niveau de la mer à 1500 mètres et fleurit en automne ou au printemps, suivant l'altitude des populations. Enfin, en Amérique du Sud, il peut pousser de 0 à 4000 m d'altitude, et sa floraison principale est à la fin du printemps ou en été. Dans sa zone d'origine, ses gousses sont attaquées par tout un cortège d'espèces, dont les plus nombreuses sont la mite *Cydia succedana*, et le charançon *Exapion ulicis* (Schröder & Zwölfer, 1970; Barat et al., 2007, Tarayre et al., 2007). Ce dernier, particulièrement virulent, peut attaquer plus de 90 % des gousses issues de la floraison de printemps. Pour cette raison, il a été utilisé pour la lutte biologique contre *U. europaeus* en Nouvelle-Zélande dès les années 30 (Chater, 1931), puis en Australie, en Tasmanie, au Chili et à Hawaï (Hill et al., 2000 ; Markin et al., 2002). A la Réunion, l'ajonc ne possède aucun parasite local ; la lutte biologique par introduction d'apion n'y a pas été entreprise, et ceux-ci sont totalement absents de l'île.

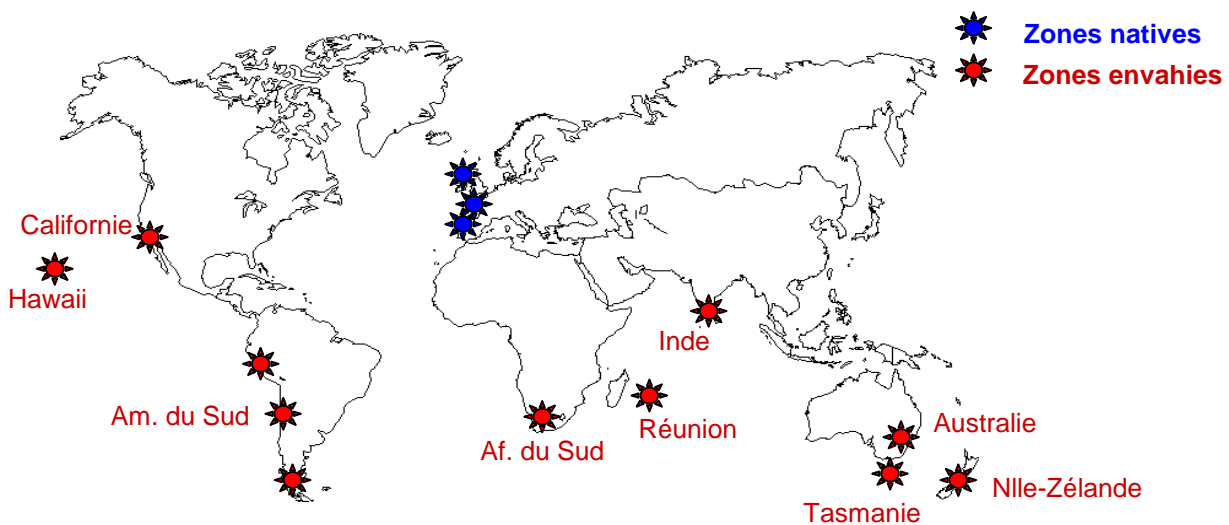


Figure 1 : distribution mondiale de l'ajonc d'Europe

La diversité phénotypique de l'ajonc d'Europe et son aptitude à pousser à des altitudes et latitudes très différentes en font un bon modèle pour étudier les adaptations rapides des plantes envahissantes dans leur nouveau milieu. Cependant, jusque dans les années 2000, les ajoncs étaient étudiés soit pour la systématique du genre, soit dans le cadre de l'écologie des landes, soit dans le cadre de la lutte biologique par des équipes des pays envahis. En effet, en raison des nuisances qu'il induit, l'ajonc d'Europe est étudié par de nombreuses équipes de recherche à travers le monde (par exemple en Australie, en Nouvelle-Zélande, au Chili ou en Bolivie). Cependant, toutes ces équipes se sont consacrées à la recherche appliquée, et se sont exclusivement intéressées aux moyens d'éradiquer l'ajonc, par des méthodes physiques ou chimiques, mais surtout par la lutte biologique. Leurs résultats constituent un ensemble non négligeable d'informations, en particulier sur les interactions avec les pathogènes ou parasites, mais aucune étude ne s'est penchée sur son écologie dans les zones envahies, son système de reproduction ou ses capacités évolutives. Notre étude de ces propriétés fondamentales est donc la première effectuée sur cette espèce. Bien que nous ne prétendions pas éradiquer l'ajonc, mais proposons seulement de mieux comprendre les causes et la nature de son invasion, nous pensons qu'une telle connaissance ne peut que permettre d'optimiser la gestion de l'espèce.

OBJECTIFS DE L'ETUDE ET METHODOLOGIE

L'ensemble du projet réalisé en 2005-2006 comportait trois volets

1/ Cartographie précise de la distribution des ajoncs (ONF/Université de St Denis):

Documents existants

- Photos aériennes août 1997, Cartographie des ajoncs au Maïdo en 1997
- Photos aériennes août 2003

Projet : cartographie exhaustive et comparaison avec 1997 au Maïdo, encadrement Julien Triolo (ONF), Dominique Strasberg (Université de La Réunion).

Les résultats de ce travail et les stratégies de lutte qui ont été mises en place à sa suite ont donné lieu à différents rapports et travaux présentés dans la bibliographie page 22.

2/ Phénologie reproductive et végétative sur une année (ECOBIO/ONF):

Suivi des populations : agents ONF

Financement : Europe/région

Les sites d'étude ont été choisis en août 2004 par Anne Atlan, Michèle Tarayre et Julien Triolo, en présence des agents de l'ONF qui ont effectué le suivi.

Les travaux précédents de notre équipe ayant montré l'ampleur et la pertinence écologique des variations interindividuelles, nous avons choisi de suivre les phénologies de floraison, fructification et croissance sur une base individuelle. Compte tenu du temps nécessaire à un suivi mensuel de plantes individualisées, nous nous sommes restreints à 4 populations, choisies parmi celles sélectionnées pour l'étude génétique. Nous avons choisi de travailler sur deux régions, les Hauts de l'Ouest et la région des plaines, avec dans chaque région, une population de haute altitude et une population de basse altitude.

Sites étudiés (cf. Figure 2):

- Piton Maïdo (Hauts de l'Ouest, 2200m)
- Route forestière des Tamarins (Maïdo bas, 1600m)
- Piton de l'Eau (région du Volcan, 2100m)
- Piton de Brèdes (Plaine des Caffres, 1500m)

Dans chaque population, 10 plantes ont été marquées en décembre 2004. Elles ont fait l'objet d'un suivi mensuel au cours de l'année 2005, afin de mesurer la croissance végétative et la production de fleurs, de gousses et de graines. Les agents de l'ONF en charge de ce suivi ont été André Libeau, Michel Fontaine et Willy Baleya.

Afin de vérifier la stabilité interannuelle des résultats, un relevé ponctuel a été effectué dans ces mêmes populations sur les mêmes plantes par Christophe Lavergne (CNBM) et Luc Gigord (alors à l'Université de Lausanne).

L'analyse et la synthèse graphique des résultats ont été effectuées par Anne Atlan et Luc Gigord.

3/ Phylogéographie des ajoncs réunionnais (ECOBIO/3P):

Matériel : Mise à disposition du matériel du Pôle de Protection des Plantes

Fonctionnement : Crédits ATIP Anne Atlan

Les populations échantillonnées ont été déterminées par Anne Atlan et Louis Parize après l'établissement de la cartographie exhaustive par l'ONF, afin d'optimiser la représentativité. Nous avons étudié 8 populations (Figure 2) et 30 individus par population.

Cette étude a été faite à l'aide d'allozymes, suivant la technique mise au point par notre équipe à Rennes. Cette étude a été réalisée par Agnès Reyss (Ingénieure d'étude basée à Gif/Yvette) au cours d'un détachement de trois mois au Pôle de Protection de Plantes (projet établi avec Bernard Reynaud et Thomas LeBourgeois). L'analyse des résultats a été réalisée par Michèle Tarayre , Alexandra Deville et Valérie Roussel.

L'objectif était double

- déterminer la diversité et la structuration génétique des ajoncs à La Réunion
- déterminer l'origine et la dynamique des ajoncs réunionnais en comparant les résultats obtenus à La Réunion et ceux obtenus dans d'autres régions du monde par notre équipe.

Les populations étudiées sont présentées figure 2 et leurs coordonnées GPS sont fournies en Annexe 1.

Sites étudiés :

- Piton Maïdo, 2200m (Hauts de l'Ouest)
Une très grande et ancienne population d'ajoncs.
- Tamarins, 1600m (Rte forestière des Tamarins, Maïdo bas)
Une petite population, probablement issue du Maïdo par une ravine (Bras Calebasse) et/ou un coupe-feu (Mont-Vert).
- Piton de Brèdes, 1500m (Plaine des Caffres)
Au cœur de la très grande et ancienne population d'ajoncs de la région agricole de la Plaine des Cafres
- Calistemon, 1300m (route de Notre Dame de La Paix)
Dans une exploitation agricole située au bord de la route
- Piton Doré (Plaine des Palmistes, 1300m)
Une petite population récente établie dans une ancienne carrière
- Luc Boyer, 1100m (Plaine des Palmistes)
Une population établie dans un champ en friche, dans la région de la "Petite Plaine",
- Piton de l'Eau, 2100m (région du Volcan)
Une importante population dans des concessions agricoles sur le domaine forestier.
- Savane Cimetière, 1800m (région du volcan, Fond de la rivière de l'Est)
Une population établie très récemment (vers 2002) dans une zone jusque là dépourvue d'ajoncs, et composée majoritairement d'individus très jeunes.

Plusieurs de ces populations ont été totalement ou partiellement détruites par l'ONF depuis l'étude : Piton Maïdo, Tamarin, Piton Doré et Savane Cimetière.

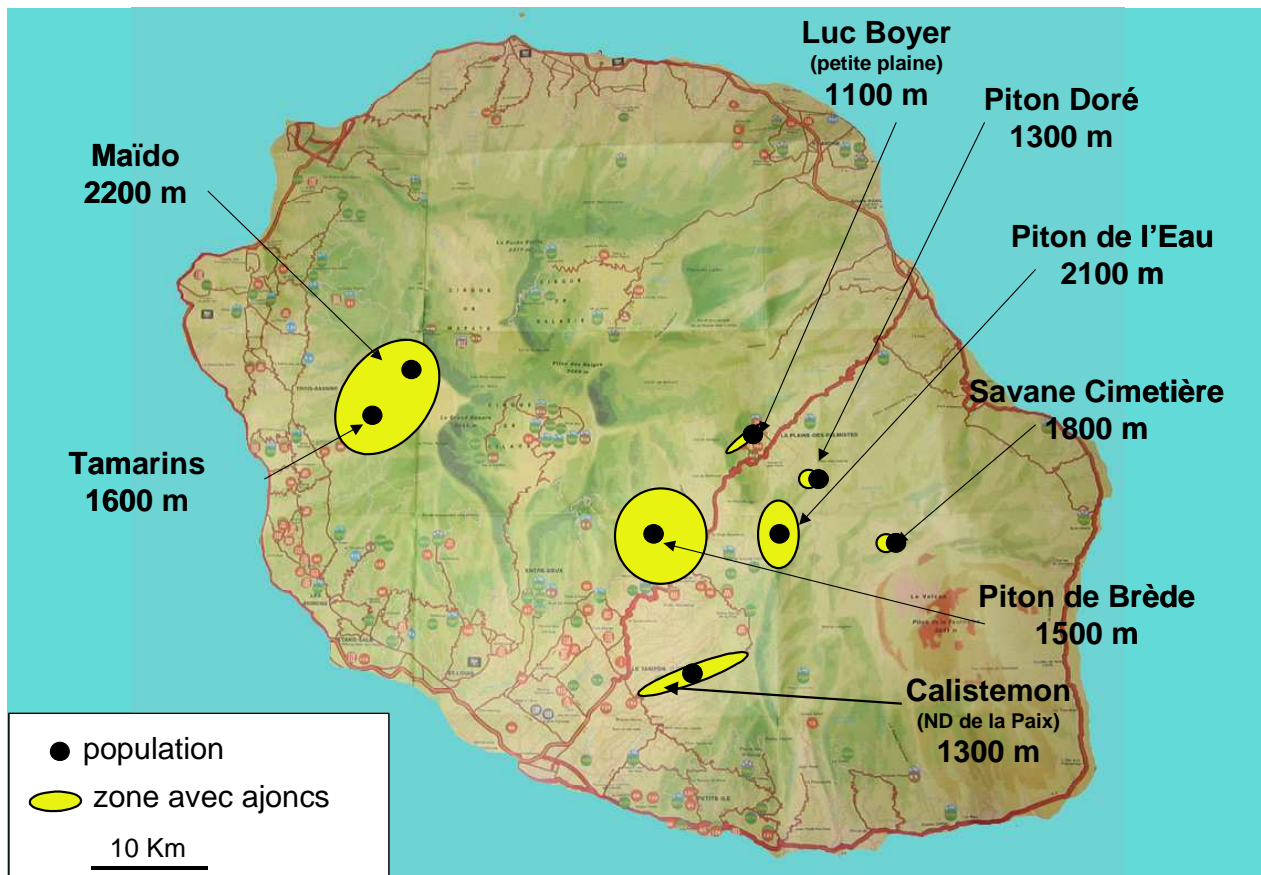


Figure 2 : distribution de l'ajonc d'Europe à La Réunion et localisation populations étudiées

A. PHYLOGEOGRAPHIE DES AJONCS REUNIONNAIS

A.1 Matériel et méthodes

Pour chacune des huit populations d'Ajonc d'Europe choisies, de jeunes pousses très peu lignifiées ont été prélevées individuellement sur 30 plantes pour être analysées à l'aide de deux familles d'enzymes : amylases I et II. et estérases α et β .

Obtention des données

Les jeunes rameaux échantillonnés (2 à 3g) ont été broyés dans 300 μ l de tampon d'extraction (tampon tris-HCl 0.1 m, pH 6.8, thioglycolate de sodium, polyéthylène glycol, polyvinylpolypyrrolidone). Après centrifugation, les extraits de protéines ont été stockés à -80°C avant utilisation.

Le polymorphisme génétique a été révélé par électrophorèses sur gel de polyacrylamide : **gel de migration à 10 %** (acryl 40 %, tampon tris- HCl 1.5 m pH 8.8, persulfate de sodium 20 %, temed, eau distillée remplacée par de l'amidon 0.5 % pour les amylases) et **gel de concentration à 3 %** (acryl 40 %, tampon tris-HCl 0.5 m pH 6.8, persulfate de sodium 20 %, temed, eau). La migration électrophorétique a été réalisée sous 15 mA par gel jusqu'à ce que les extraits atteignent le gel de migration, puis sous 25 mA/gel jusqu'à la fin à 4°C . La révélation du polymorphisme pour chacun des deux systèmes enzymatiques étudiés s'est faite selon les protocoles proposés par Soltis et Soltis (1990).

Analyses des données

En raison de l'hexaploïdie chez cette espèce, les fréquences alléliques n'ont pu être calculées puisqu'en théorie un individu peut présenter de un à six allèles différents par locus. Par exemple, pour un individu montrant deux allèles ou bandes A et B pour un locus donné, six génotypes sont possibles ABBBBB, ABBBBB, AAABBB *etc...* mais impossibles à différencier par la lecture des résultats. En outre, certains systèmes enzymatiques peuvent être dimériques et/ou dupliqués ce qui augmente le nombre potentiel d'allèles et le nombre de combinaisons génotypiques. Seul le **phénotype allélique** des individus peut être donc visualisé et identifié. Pour ces raisons, nous devrions employer le terme de "**bandes**" par système enzymatique et **non d'allèles**, néanmoins par commodité nous avons choisi de conserver dans ce document le terme **d'allèle** pour parler des bandes observées pour chaque système enzymatique.

L'hexaploïdie de l'ajonc ne permet pas d'utiliser les méthodes d'analyses classiques de la diversité génétique (hétérozygotie, H) et de la structuration des populations (F de Wright, F_{ST}) puisque les fréquences alléliques et génotypiques ne peuvent pas être estimées (Clark & Jasieniuk 2011). Nous avons donc utilisé les méthodes de calculs récemment développé dans le logiciel FDASH par Obbard et al. (2006), qui permet d'estimer les paramètres de diversité et de structure génétique des populations chez les espèces allopolyploïdes. L'hétérozygotie a été calculée à partir du nombre moyen d'allèles par lequel les individus diffèrent deux à deux dans chaque population (Hétérozygotie intra-population : H'_S) et sur l'ensemble des populations considérées comme une seule et même population (Hétérozygotie totale : H'_T). La différenciation génétique entre les populations (F'_{ST}), basée sur les H' .

$$F'_{ST} = (H'_T - H'_S) / H'_T.$$

La totalité des valeurs d'hétérozygotie et de F'_{ST} a été fournie par FDASH.

Une classification ascendante hiérarchique, basée sur les distances de Ward (Ward, 1963; Roux, 1985) a été représentée par un dendrogramme afin de visualiser graphiquement la proximité génétique des populations réunionnaises étudiées (Réalisation sous R). La méthode de Ward consiste à choisir à chaque étape le regroupement de classes tel que l'augmentation de l'inertie intraclasse, utilisée comme indice de niveau, soit minimum.

A.2 Diversité génétique

La diversité génétique observée est très importante. Le nombre moyen d'allèles trouvé par population et par locus varie de 8,5 à Savane Cimetière à 11,75 à Calistemon (figures 3). Chacun des locus étudié est très polymorphe dans toutes les populations, comme exemplifié pour l'Amylase 1 dans la figure 4. Lorsque les 4 locus sont pris en compte, il y a presque autant de phénotypes allozymiques que d'individus. L'annexe 3 fournit les résultats détaillés des diversités alléliques et phénotypiques pour chaque locus et chaque population.

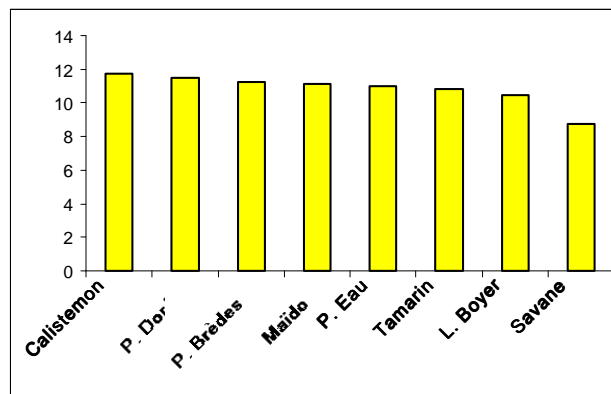


Figure 3 : Nombre moyen d'allèles par population.
Moyennes des 4 locus étudiés sur 30 individus par population.

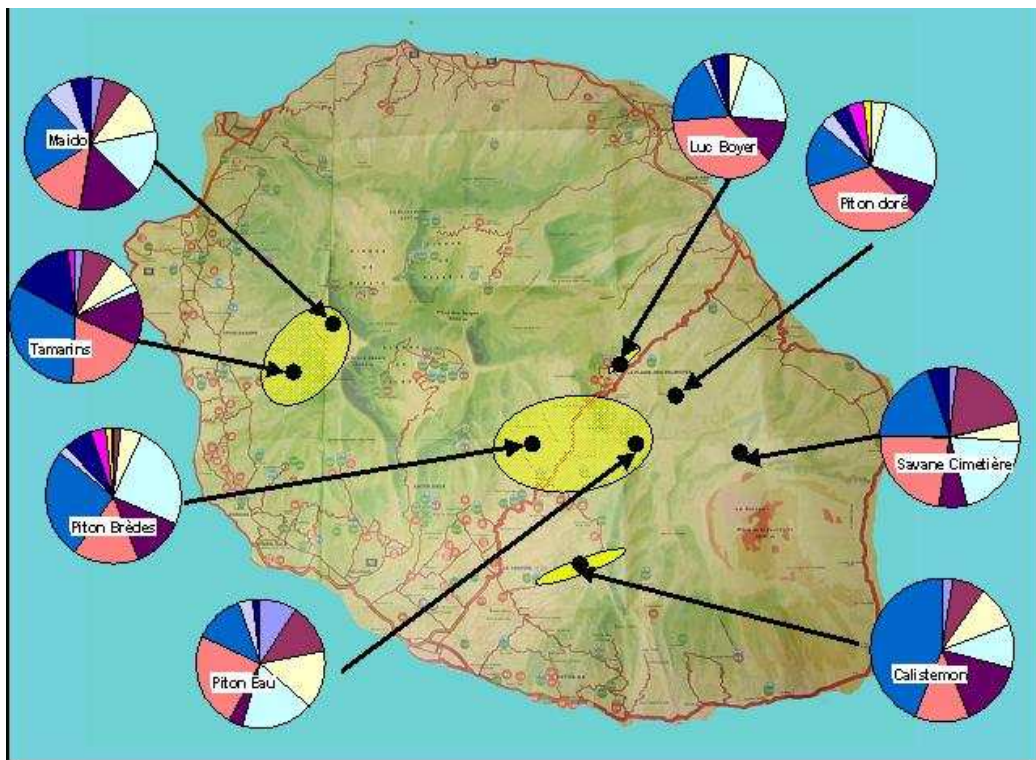


Figure 4. Variabilité génétique obtenue pour l'Amylase 1. Chaque point représente une population (30 individus par population), chaque couleur représente un allèle différent.

La diversité la plus importante s'observe dans la zone de la Plaine des Cafres (Piton de Brèdes et Calistemon). Ce résultat suggère que cette zone est celle dans laquelle les ajoncs sont arrivés en premier, ce qui est compatible avec leur introduction pour un usage agricole. La colonisation de la Réunion serait donc d'abord partie de cette région.

La diversité la moins importante s'observe à Savane Cimetière, qui est une petite population qui ne contient que de jeunes individus. Elle a été fondée peu de temps avant l'étude (probablement autour de 2002 et à partir de quelques individus, Julien Triolo pers. com.). Malgré cette fondation récente, la diversité observée, quoique plus faible qu'ailleurs, reste importante, suggérant que plusieurs individus ont été à l'origine de cette fondation. Cela montre la capacité de l'ajonc, confirmée depuis par des études microsatalites (Hornoy, 2012) à posséder une diversité génétique forte dès la fondation des populations.

A.3 Structuration génétique

Les F_{ST} entre population sont assez élevés (Tableau 1), suggérant des populations assez bien différenciés et une forte dérive. Sa valeur moyenne est de 0,129, ce qui signifie que près de 90% de la diversité se trouve à l'intérieur des populations.

Tableau 1 : Matrice de F_{st} entre populations (FDASH)

	Piton de Bredes	Piton de l'eau	Savane	Calistemon	Piton dore	Luc Boyer	Tamarins	Maido
Piton de Bredes	0	0.102022	0.178569	0.127447	0.153872	0.121901	0.147689	0.141732
Piton de l'eau		0	0.125298	0.061100	0.077105	0.066873	0.068131	0.032539
Savane			0	0.047052	0.096530	0.075019	0.104219	0.122575
Calistemon				0	0.064438	0.035464	0.044687	0.028526
Piton dore					0	0.049619	0.061334	0.044107
Luc Boyer						0	0.052202	0.042616
Tamarins							0	0.025710
Maido								0

Le dendrogramme correspondant (Figure 5) a été établi par la méthode de Ward. Cette est applicable aux espèces hexaploïdes, mais elle ne permet pas de tester la robustesse des nœuds. Cependant, un élément pour connaître leur robustesse est la comparaison des longueurs relatives des branches (Michel Noirot, pers.com.). Le groupe Tamarins-Maido-Calistemon-Piton de Brèdes se détache assez nettement des autres populations. Le regroupement de ces 4 populations suggère une dichotomie entre la côte sous le vent d'un côté, et la côte au vent de l'autre, donc une prépondérance des barrières géographiques sur les activités humaines. Cependant, il n'est pas possible d'établir de relations suffisamment fiables entre les populations au vent pour déterminer leur parenté.

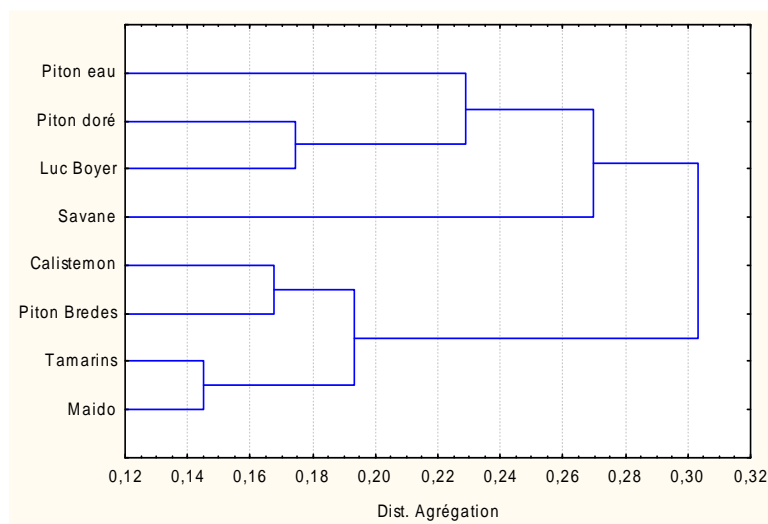


Figure 5 : Dendrogramme entre populations établi par la méthode de Ward

Le regroupement de Tamarins et Maïdo est compatible avec ce que l'on sait de ces populations, la population Tamarins étant située en contrebas du Maïdo, avec laquelle elle communique par un coupe-feu et par une ravine.

Le regroupement de Piton de Brèdes (Plaine des Cafres) et Calistemon (Rte de N.D. de la Paix) est également cohérent avec la logique géographique, ces deux populations appartenant à la même région agricole.

Il n'a malheureusement pas été possible d'utiliser cette méthode pour inférer l'origine des ajoncs réunionnais pour des raisons méthodologiques. En effet, les ajoncs européens ont été analysés à partir de plantules issues de germination de graines. Cette technique nécessitant plusieurs mois de froid pour lever la dormance des graines et un à deux mois de croissance des plantules après germination, elle n'a pas pu être employée à la Réunion, et les ajoncs réunionnais ont été analysés à partir de rameaux prélevés sur des adultes. Or les enzymes étudiées peuvent s'exprimer différemment dans ces deux cas (Scandalios, 1969), ce qui a généré des artefacts et rendu impossible les comparaisons entre ces deux groupes.

A.4 Bilan

L'ajonc d'Europe à La Réunion se caractérise par une grande diversité génétique. Cette diversité est très forte, aussi bien à l'intérieur des populations (environ 10 allèles par locus) que sur l'ensemble de l'île. Cependant, près de 90% de la diversité se trouve à l'intérieur des populations.

L'impossibilité de mettre en relation les résultats obtenus à La Réunion sur des rameaux prélevés sur des adultes et ceux obtenus sur le reste de l'île sur des plantules issues de germination ne permettent pas d'établir avec certitude l'origine des ajoncs réunionnais. Les études menées ultérieurement avec des microsatellites ont permis de montrer que ceux-ci proviennent d'une zone Bretagne-Grande Bretagne et que la diversité observée à La Réunion est similaire à celle des populations européennes. L'alloploïdisation des ajoncs (résultant de l'hybridation de plusieurs génomes différents, Ainouche et al., 2009) ne permettent pas d'obtenir une phylogéographie plus fine.

Une forte structuration a été trouvée entre les populations. Cependant, celle-ci ne permet pas de retracer précisément le scénario d'introduction et de dispersion à l'intérieur de l'île du fait de l'alloploïdie des ajoncs. La conjonction d'une forte diversité et d'une forte différenciation peut notamment s'expliquer par la pérennité des adultes (dont la durée de vie avoisine les 25 ans) et à l'existence d'une banque de graines importante, pouvant persister sur près de 30 ans (Moss 1959 ; Richardson & Hill 1998). La diversité génétique peut donc être maintenue dans deux réservoirs pérennes, ce qui augmente l'effectif efficace des populations, diminue leur dérive et permet le maintien de leur différenciation (Honnay *et al.* 2008; Lundemo *et al.* 2009).

La plus forte diversité dans la zone de la Plaine des Cafres suggère que l'introduction initiale des plantes ayant colonisé l'île se serait produite dans cette région, ce qui est compatible avec son introduction massive pour des raisons agricoles (Calvel, 1809; Hornoy, 2012). La principale différenciation se situe entre les zones au vent et les zones sous le vent, suggérant une influence prépondérante des barrières géographiques.

B PHENOLOGIE REPRODUCTIVE ET VEGETATIVE

Les méthodes utilisées sont celles mises au point par notre équipe pour l'étude des populations naturelles d'ajonc et décrites dans l'article de Tarayre et al. (2007).

Le suivi par les agents de l'ONF a été effectué tous les mois de janvier 2005 à janvier 2006.

Un groupe d'agent a effectué le suivi de Piton Maïdo et de Tamarins, et un autre groupe a effectué le suivi de Piton de l'eau et Piton de Brèdes. Ces agents devaient :

- compter le nombre de fleurs et de gousses par rameau (moyenne de 3 rameaux pris au hasard).
- compter le nombre de graines par gousse au moment du pic de fructification. Ces données ont malheureusement été recueillies de manière trop inégale et n'ont pas pu être exploitées.
- Estimer le stade de floraison et de fructification des ajoncs avec la grille fournie en annexe 2 (observations refaites en avril 2006).
- mesurer la croissance des rameaux de l'année (moyenne de 3 rameaux pris au hasard).

Les résultats ont été intégrés à une étude plus générale présentée dans la thèse de Benjamin (Hornoy, 2012; Hornoy et al., 2012).

A.1 Phénologie de floraison et de fructification.

Le nombre de fleurs par rameau est extrêmement variable suivant les individus et les populations (Figure 6A et 7A). Il est le plus élevé au Maïdo et le plus faible au Piton de Brèdes. La différence entre les populations est significative (ANOVA, $P < 0.001$).

Lorsque les 10 individus de chaque population sont sommés (Figure 6A), il apparaît que la durée totale de la floraison est très longue : mars à novembre. Cette durée totale est similaire dans les 4 populations quelle que soit leur altitude, mais les pics de floraison prennent place à des mois différents : juillet au Maïdo, juin-juillet au Piton de l'eau, Avril à la route forestière des Tamarins, et octobre au Piton de Brèdes. D'après les agents de terrain, la bimodalité observée au Piton de Brèdes résulterait d'un épisode de froid (gel) en août. En l'absence d'études pluri-annuelles, il est cependant impossible de savoir si un tel événement est récurrent ou particulier à l'année d'étude.

Le nombre de gousses par rameau suit de près l'évolution du nombre de fleurs, mais il est plus resserré dans le temps. Il existe de grandes variations entre individus et entre populations (Figure 6B et 7B). La différence entre les populations est significative (ANOVA, $P < 0.001$).

Un nombre important d'individus n'ont pas produit de gousses (Figure 7B). D'après les agents ayant effectués le suivi, cette faible production de gousses serait imputable à un déficit en pollinisations. Ce déficit en pollinisation est confirmé par nos propres observations, qui montrent l'existence d'une proportion très importante de fleurs qui avortent sans avoir été pollinisées (voir photo 1).

Lorsque les 10 individus de chaque population sont sommés (Figure 7B), il apparaît que la durée totale de la fructification est plus courte que celle de la floraison. Cette durée varie de mai à août au Maïdo et à Piton de l'Eau, de mai à juillet sur la route forestière des Tamarins, et de juillet à novembre au Piton de Brèdes. Une certaine bimodalité est observée dans toutes les populations, avec un pic vers juin et un pic vers octobre ou décembre.

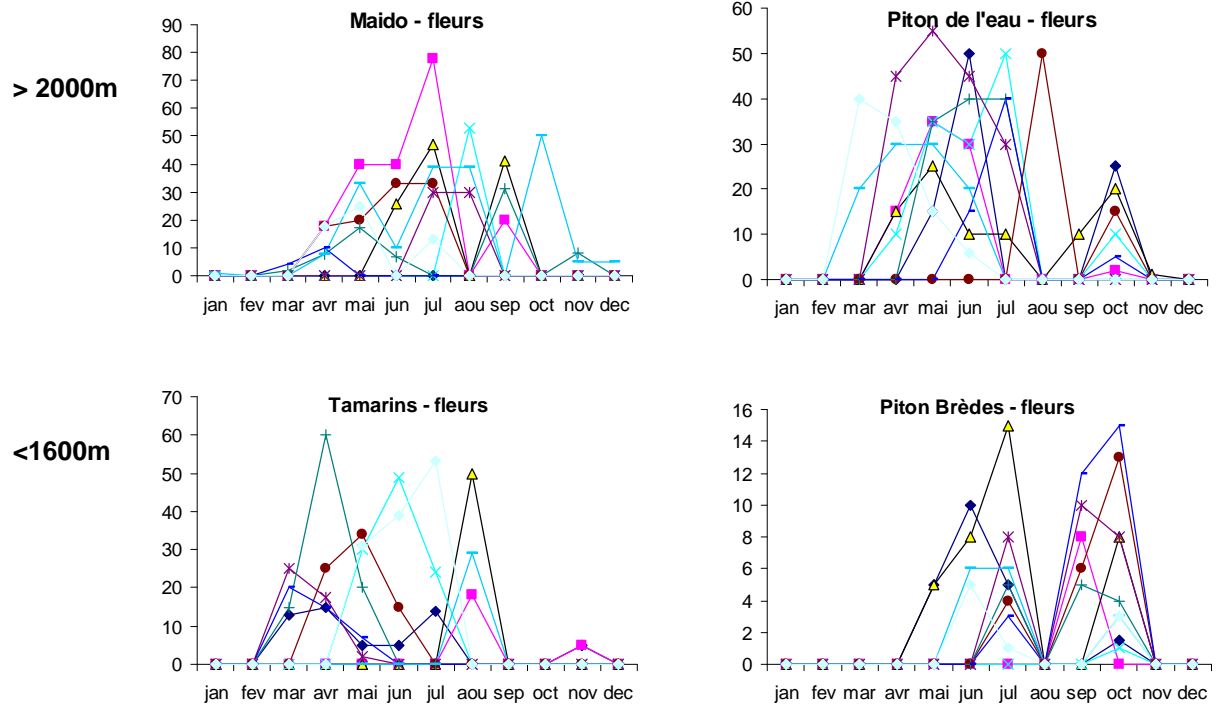


Figure 6A : évolution du nombre de fleurs par rameau pour chacun des individus en 2005.
Chaque couleur représente un individu différent.

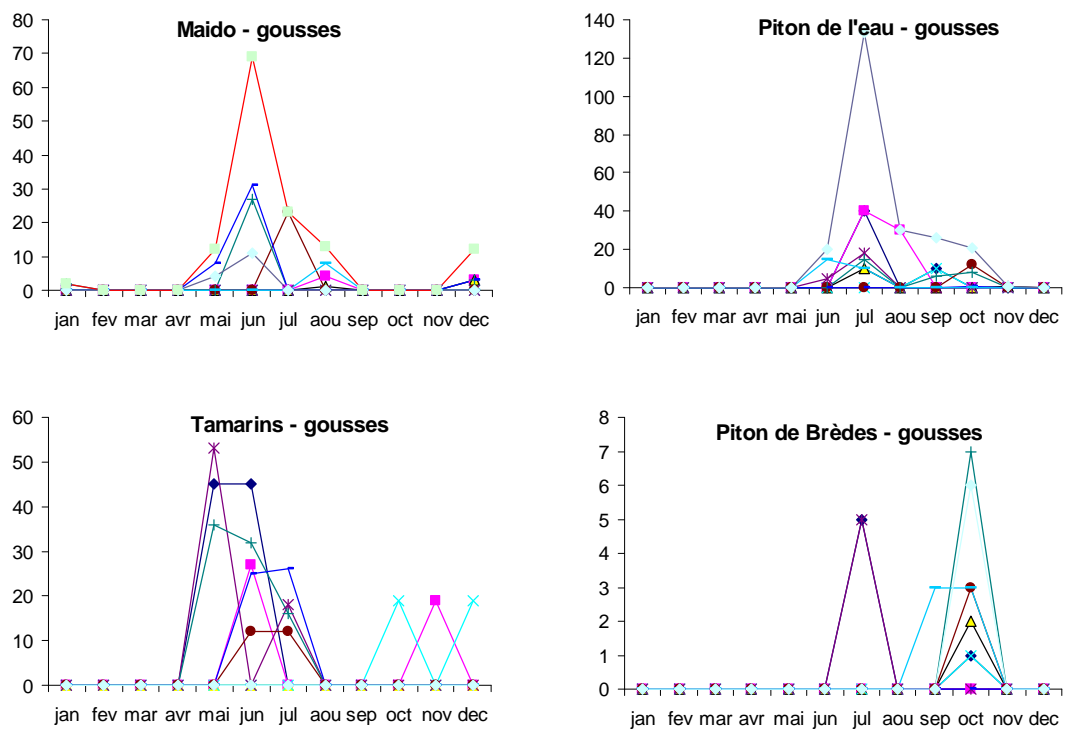


Figure 6B : évolution du nombre de gousses par rameau pour chacun des individus en 2005.
Chaque couleur représente un individu différent (le code couleur est identique à de la figure 3A).

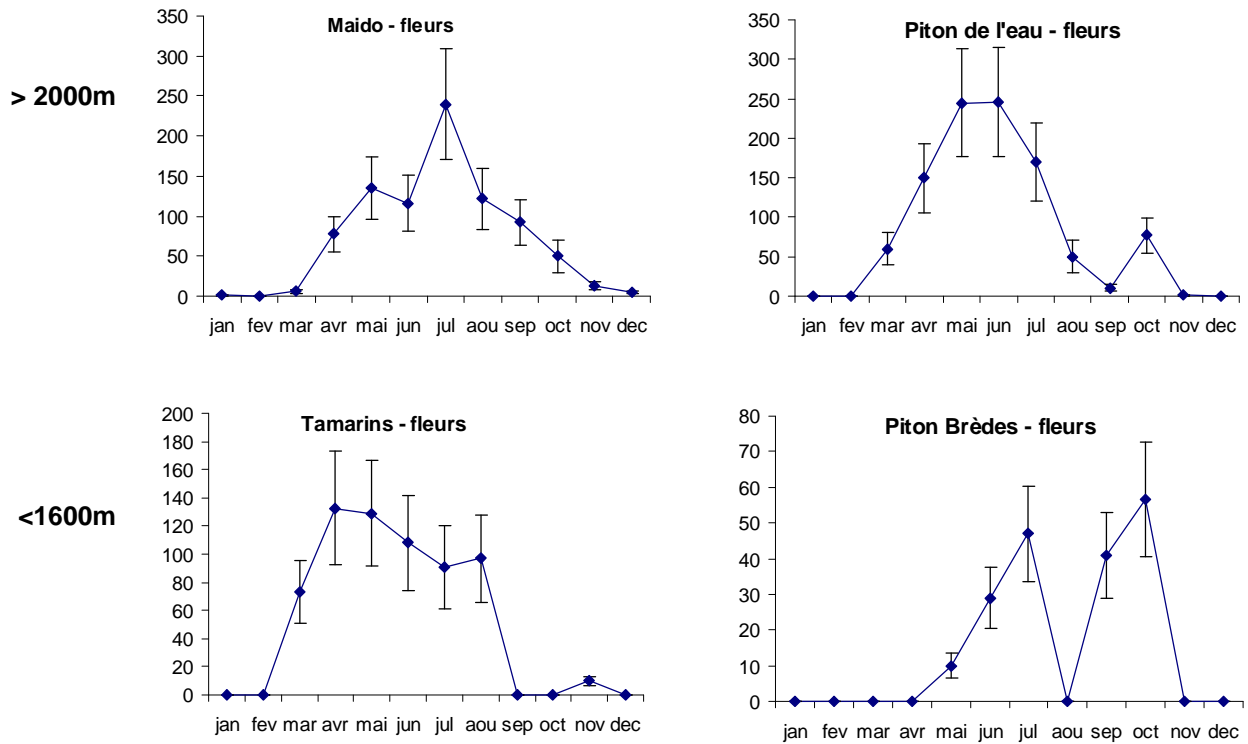


Figure 7A : évolution du nombre total de fleurs par rameau pour les individus suivis en 2005.

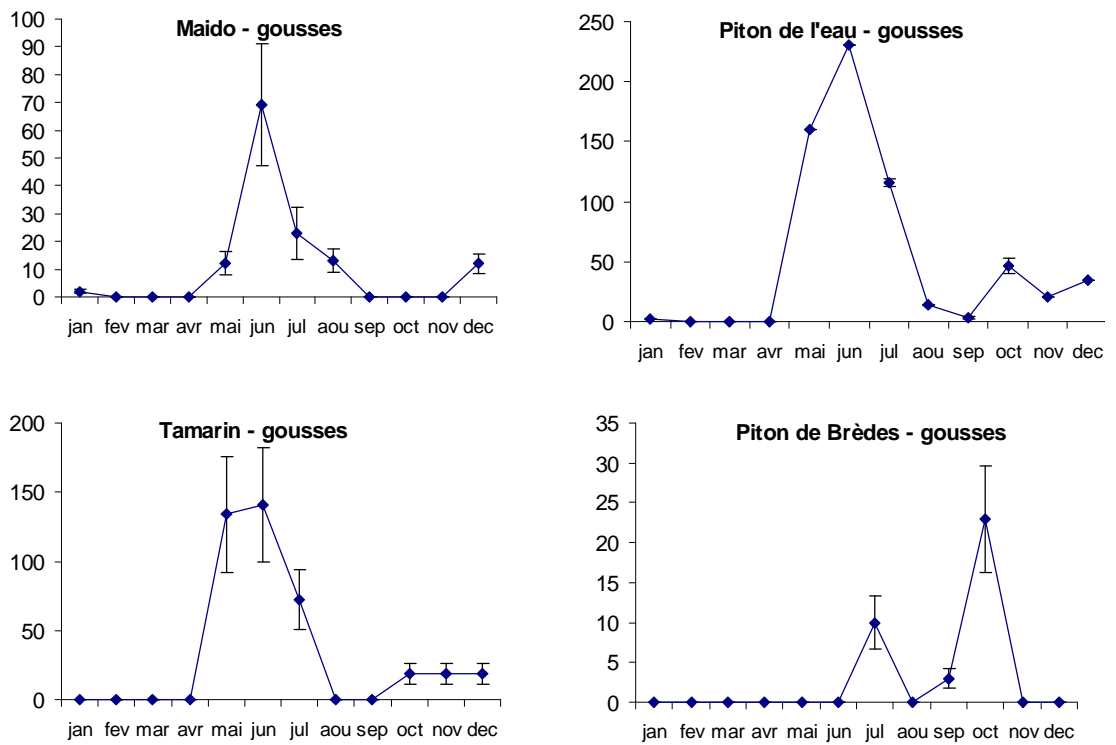


Figure 7B : évolution du nombre total de gousses par rameau pour les individus suivis en 2005.

B.2. Succès reproducteur

La comparaison entre les figures 6A et 6B montre que le succès de la fructification ne dépend pas de l'abondance de la floraison. La corrélation entre le nombre de fleurs et le nombre de gousses est d'ailleurs très faible et non significative ($R=0,09$, $N=40$, $P=0,91$). C'est la date à laquelle a lieu la floraison qui semble déterminante. Par exemple, au Maïdo, les individus qui produisent le plus de fruits (en rouge, bleu marine et bleu ciel) ne sont pas ceux qui ont produit le plus de fleurs, mais ceux qui ont eu un pic de floraison en avril-mai. Le succès de ces individus serait dû, d'après les agents de terrain, à une meilleure pollinisation, il semble donc que la pollinisation soit le principal acteur limitant la production de gousses.

Cette hypothèse est compatible avec nos propres observations, qui ont montré de nombreuses fleurs avortées par défaut de pollinisation au Piton Maïdo (figure 8).



Figure 8 : fleurs avortées sans produire de gousses, Piton Maïdo, Août 2004.

B.3. Comparaison 2005/2006 des stades de floraison et fructification

Afin d'avoir une estimation de la variation interannuelle, il nous fallait une observation en 2006. Luc Gigord et Christophe Lavergne ont pu faire ce point supplémentaire d'observation en avril 2006 (le choix du mois d'avril étant factuel et résultant de leur disponibilité). Pour faciliter le recueil des données et permettre une comparaison, nous leur avons demandé un simple estimation du stade de floraison et de fructification des individus, à partir de la même grille que celle fournie aux agents de l'ONF (annexe 2).

La population du Maïdo n'avait pas commencé à fleurir au moment des observations, en avril 2006. Pour les autres populations, la corrélation des stades observés entre les deux années est assez bonne (Figure 9). Ces corrélations ont été testées par un test de Spearman. Prises individuellement, elles sont significatives ($P < 0.05$) pour la population du Piton de Brèdes et celle de Tamarins (les deux populations de basse altitude) et non significatives pour le Maïdo et le Piton de l'Eau, mais pour ce dernier, il faut souligner que l'effectif étant petit, la puissance du test est faible.

Cette comparaison à partir d'une seule date sur les deux années est insuffisante pour conclure, mais elle suggère des corrélations interannuelles avec l'existence de variations plus marquées pour les populations d'altitude.

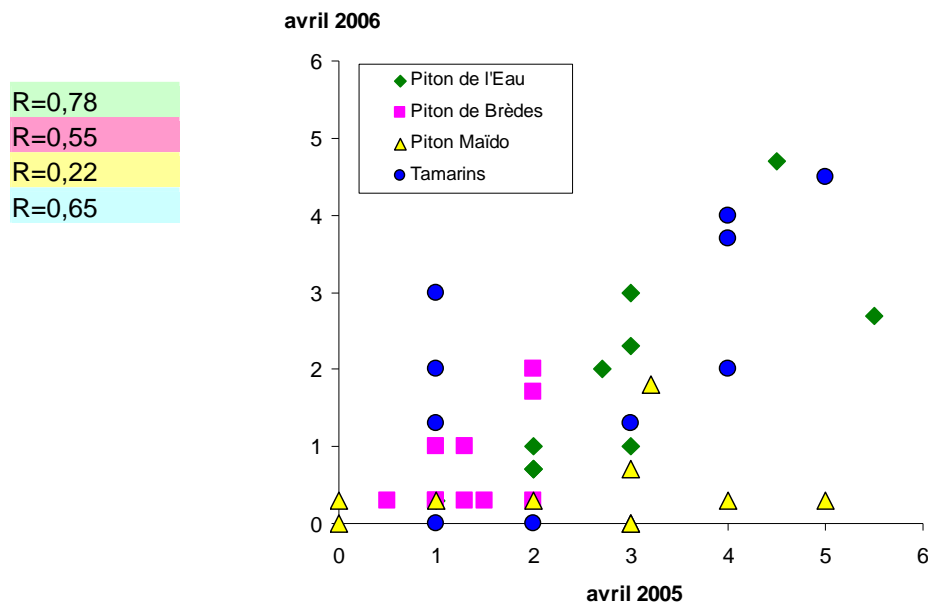


Figure 9 : comparaison des stades de floraison observés en avril 2005 et avril 2006. Chaque point représente un individu et chaque figuré représente une population.

B.4. croissance végétative

La croissance végétative des rameaux de l'année montre de grandes variations entre populations pour son amplitude, les populations d'altitude, Piton Maïdo et Piton de l'eau montrant la croissance la plus rapide (Figure 10). Cependant, la période de croissance est similaire pour toutes les populations : elle a lieu principalement de novembre à février.

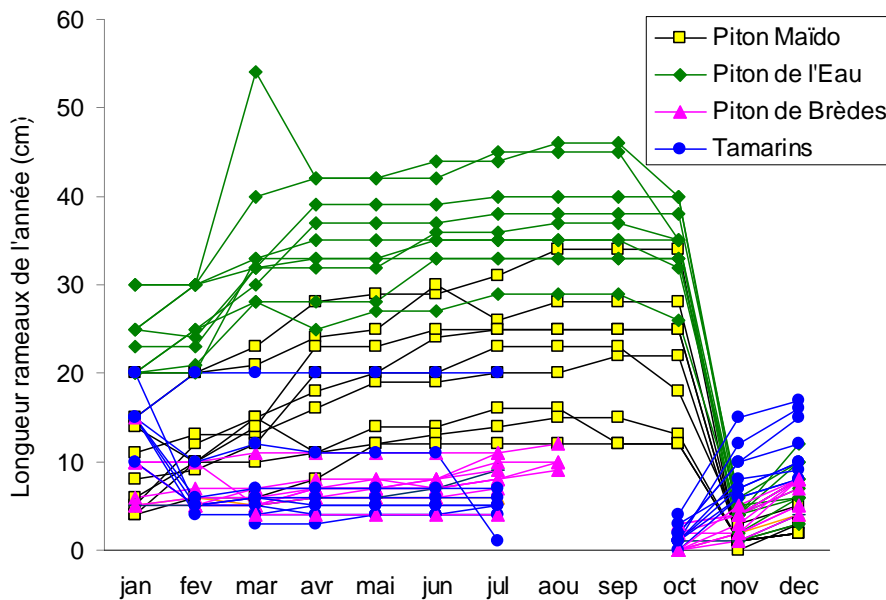


Figure 10 : longueur des rameaux de l'année (en cm) au cours de l'année 2005.
Chaque point représente un individu et chaque figuré représente une population.

B.5. Bilan

L'ajonc d'Europe à La Réunion se caractérise par une grande diversité de la phénologie de floraison et de fructification, aussi bien à l'intérieur qu'entre les populations. Cette diversité est compatible avec celle observée pour la diversité génétique neutre estimée à partir des allozymes, et suggère une base génétique. En effet, les variations de phénologie observées en Bretagne sont génétiquement déterminées (Atlan et al., 2010), et la culture de plantes réunionnaises en environnement contrôlé a confirmé la base génétique des différences observées (Hornoy et al., 2012). Cela n'exclut pas une composante plastique des différences observées, mais suggère que les populations d'ajonc étudiées à La Réunion se sont adaptées génétiquement à leurs conditions environnementales, comme cela a pu se produire chez de nombreuses autres espèces envahissantes (Bossdorf et al., 2005).

Les facteurs influençant la phénologie de floraison n'ont pu être déterminée avec précision, faute d'un nombre de répétitions suffisant, cependant, il apparaît que l'altitude n'est pas le facteur principal.

Le facteur principal limitant la fructification est la pollinisation. Le fait que les ajoncs fleurissent principalement en hiver, à une époque où les pollinisateurs sont rares, peut expliquer ce résultat. En Bretagne, les insectes qui pollinisent les ajoncs au printemps sont les abeilles, mais ceux qui pollinisent en hiver sont les bourdons (Bowman, 2008). Il est possible que les pollinisateurs actifs en hiver ne soient pas assez nombreux à La Réunion pour assurer cette pollinisation à basse température. Un pic de floraison en hiver traduirait donc une mauvaise adéquation entre le pic de floraison et le pic de pollinisation, sans doute imputable à une maladaptation due aux conditions climatiques et biotiques très différentes de celles de la zone d'origine.

La croissance végétative se situe au même moment dans toutes les populations. Cela confirme la plus grande constance de cette initiation au niveau mondial : elle a lieu de la fin du printemps au début de l'automne pour toutes les populations documentées (revu dans Hornoy, 2012).

CONCLUSION

Diversité et structuration génétique

L'ajonc d'Europe à La Réunion se caractérise par une grande diversité génétique et une forte structuration spatiale de cette diversité. La grande diversité peut s'expliquer à la fois par le caractère hexaploïde de l'ajonc et la diversité génétique observée dans la zone d'origine (Atlan et al., 2010, Hornoy et al., 2011). Elle implique des introductions multiples et/ou massives.

Les analyses ultérieures effectuées par des marqueurs microsatellites ont confirmé cette grande diversité et montrent que **la diversité observée à La Réunion est similaire à celle des populations européennes** (Hornoy, 2012), ce qui peut s'expliquer par des introductions volontaires et répétées. Cette diversité est maximale dans les populations Piton de Brèdes et Calistemon, ce qui suggère que **l'introduction de l'ajonc aurait commencé dans la zone agricole de la Plaine des Cafres**, avant que les ajoncs ne dispersent dans le reste de l'île. L'ensemble de ces données est compatible avec une introduction pour des usages agricoles, laquelle a été encouragée au 18^{ème} et 19^{ème} siècle, notamment depuis la Bretagne (Calvel, 1809 ; Hornoy, 2012).

La structuration observée ne permet pas de retracer l'historique de l'introduction et de la colonisation de l'île, notamment parce que l'existence de plusieurs génomes différents brouille le signal phylogéographique. Elle suggère cependant que **la dispersion suivrait la topographie plutôt que les transports humains**. Une étude historique basée sur l'analyse de documents et de témoignages pourrait permettre de mieux connaître les dates et les modalités de dispersion prépondérantes.

Phénologies de croissances et de reproduction

La phénologie de floraison présente à La Réunion comme dans les autres régions étudiées présente de grandes variabilités entre individus, mais **à la Réunion, la floraison a lieu principalement en hiver**. Cela confirme la tendance observée au niveau mondial par Hornoy (2012) qui montre que les pics de floraison de l'ajonc dépendent principalement de leur latitude : au printemps dans les régions tempérées, en hiver sous les tropiques et en été aux latitudes septentrionales.

Des différences importantes peuvent être observées entre populations sur la date du pic de floraison principale, et une certaine bimodalité semble se dégager dans les deux populations sous le vent. De manière surprenante, l'altitude ne semble avoir d'influence prépondérante sur la phénologie de floraison.

La fructification est principalement limitée par le succès de la pollinisation. De ce fait, le pic de floraison, qui a lieu en hiver à une période où les pollinisateurs sont peu abondants, n'est pas celui qui fournit le plus de fruits. Les individus qui fructifient le plus sont ceux dont le pic de floraison a eu lieu en automne ou au printemps. Ce sont donc ceux-là qu'il faudrait contrôler en priorité.

La période de croissance végétative a lieu au même moment dans toutes les populations, de novembre à février. Un traitement physique et/ou chimique des ajoncs devant s'effectuer en période de croissance maximale (lorsque la plante puise dans ses ressources) et de faible floraison (pour éviter de nuire aux pollinisateurs), nos résultats suggèrent que la période optimale est de décembre à février.

Perspectives

L'étude présentée ici constitue la première approche intégrée de la biologie des ajoncs à La Réunion. La mise en commun des moyens a permis d'obtenir les financements et de mutualiser les compétences pour avoir conjointement une cartographie précise des ajoncs sur l'île et une analyse de la diversité génétique et phénotypique pouvant exister entre les différents sites où l'ajonc est présent.

Les synergies mises en place pour réaliser ce projet ont permis d'apporter des résultats concrets en vue de la gestion des ajoncs, mais aussi d'être valorisés dans une thèse et la rédaction d'articles scientifiques publiés ou en cours de publication. Ils ont également montré quelles seraient les pistes les plus fructueuses en vue de la poursuite de ces travaux.

- La mise à jour régulière de la cartographie permettra d'avoir une vision de la dynamique démographique des ajoncs, et de la relier aux différents événements affectant l'île (incendies, cyclones, création de routes etc...)

- L'étude génétique constitue une première approche qui a montré ses limites. Elle permet d'estimer et de comparer les diversités, mais peut difficilement permettre de proposer un scénario précis de la dynamique spatiale des ajoncs sur l'île. Ces résultats démontrés par des allozymes ont par ailleurs été confirmés depuis par une étude par microsatellites. Le développement des microsatellites peut par contre permettre d'aller plus loin dans l'étude de la dynamique temporelle, surtout si elle est couplée à des relevés cartographiques reliés à des événements datés. Dans ce cadre, l'évolution de la diversité génétique lors de la colonisation après incendie, en comparant la diversité des plantules issues de germinations et des repousses de souches pourrait être très instructive.

- L'étude de la variabilité phénologique a permis de mieux connaître la dynamique de croissance, de floraison et de fructification des ajoncs, permettant d'apporter des éléments essentiels à la planification des campagnes de lutte. Basée sur une seule année d'étude, elle pourrait être confortée par un suivi pluriannuel. L'étude d'autres paramètres clés de la dynamique des ajoncs - les températures nécessaires à la vernalisation et à la levée de dormance des graines, ou la vitesse de repousse après coupe - pourraient permettre d'affiner les prédictions sur les zones à risques et les modes et priorités de lutte.

BIBLIOGRAPHIE

Articles

- Ainouche A, Mahé F, Affagard M, Ainouche ML, Misset M-T (2009) Molecular evidence for an allopolyploid origin of the invasive European gorse, *Ulex europaeus* subsp. *europaeus* (Fabaceae, Genistae).
- Atlan A, Barat M, Legionnet AS, Parize L, Tarayre M (2010) Genetic variation in flowering phenology and avoidance of seed predation in native populations of *Ulex europaeus*. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 362-371. 174
- Barat M, Tarayre M, Atlan A (2007) Plant phenology and seed predation: interactions between gorses and weevils in Brittany (France). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **124**, 167-176.
- Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, *et al.* (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* **144**, 1-11.
- Bowman G, Tarayre M, Atlan A (2008) How is the invasive gorse *Ulex europaeus* pollinated during winter? A lesson from its native range. *Plant Ecology* **197**, 197-206.
- Calvel E (1809) *Mémoire sur l'ajonc ou genêt épineux*, 2nd edn. Marchant, Paris.
- Chater EH (1931) A contribution to the study of the natural control of gorse. *Bulletin of Entomological Research* **22**, 225-235.
- Clark LV, Jasieniuk M (2011) POLYSAT: an R package for polyploid microsatellite analysis. *Molecular Ecology Resources* **11**, 562-566.
- Davies JT (2006) *The efficacy of biological control agents of gorse, Ulex europaeus L., in Tasmania*. PhD Thesis, University of Tasmania.
- Hill RL, Gourlay AH, Fowler SV (2000) The biological control program against gorse in New Zealand. In: Spencer NR (ed.) *Proceedings of the X international Symposium on Biological Control of Weeds*, 909-917.
- Holm L, Doll J, Holm E, Pancho J, Herberger J (1997) *World weeds: natural histories and distribution* John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Honnay O, Bossuyt B, Jacquemyn H, Shimono A, Uchiyama K (2008) Can a seed bank maintain the genetic variation in the above ground plant population? *Oikos* **117**, 1-5.
- Hornoy, B (2012) Processus évolutifs contribuant au succès envahissant de l'ajonc d'Europe *Ulex europaeus*. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Hornoy B, Tarayre M, Hervé M, Gigord L, Atlan A (2011) Invasive plants and Enemy Release: evolution of trait means and trait correlations in *Ulex europaeus*. *PLoS ONE* **6** (10), e26275.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the World's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database, p. 12. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).
- Lundemo S, Falahati-Anbaran M, Stenoien HK (2009) Seed banks cause elevated generation times and effective population sizes of *Arabidopsis thaliana* in northern Europe. *Molecular Ecology* **18**, 2798-2811.
- Markin GP, Conant P, Killgore E, Yoshioka E (2002) Biological control of gorse in Hawai'i: A program review. In: Smith CW, Denslow J, Hight S (eds) *Proceedings of workshop on biological control of native ecosystems in Hawai'i*, pp 53-61.
- Markin GP, Yoshioka E (1996) The phenology and growth rates of the weed gorse (*Ulex europaeus*) in Hawai'i. *Newsletter of the Hawaiian Botanical Society* **35**, 45-50.
- Misset M-T, Gourret J-P (1996) Flow cytometric analysis of the different ploidy levels observed in the genus *Ulex* L. (Faboideae-Genistae) in Brittany (France). *Botanica Acta* **109**, 72-79.
- Moss G.R., 1959. Gorse: a weed problem on thousands of acres of farm land. N. Zeal. J. Agr. Res. **100**, 561-567.
- New D.A. 1984. *Ulex* control in Chile: a national problem. Visit report, July 1984, p7.

- Norembuena, H. and Piper, G. 2000. Impact of *Apion ulicis* Forster on *Ulex europaeus* L seed dispersal. – Biol. Contr. 17: 267-271.
- Obbard DJ, Harris SA, Pannell JR (2006) Simple allelic-phenotype diversity and differentiation statistics for allopolyploids. *Heredity* **97**, 296-303.
- Richardson RG, Hill RL (1998) The biology of Australian weeds. 34. *Ulex europaeus* L. *Plant Protection Quarterly* **13**, 46-58.
- Scandalios J (1969) Genetic control of multiple molecular forms of enzymes in plants: a review. *Biochem. Genet.* **3**:37-79.
- Soltis, P. S. and Soltis, D. E. (1990) Genetic variation within and among populations of ferns. *Am Fern J*, **80**: 161–172.
- Tarayre M, Bowman G, Schermann-Legionnet A, Barat M, Atlan A (2007) Flowering phenology of *Ulex europaeus*: ecological consequences of variation within and among populations. *Evolutionary Ecology* **21**, 395-409.

DOCUMENTS DE L'ONF REUNION EN LIAISON AVEC LE PROJET

Rapport et cartographie réalisés dans le cadre financement Europe/ Région 2004-2005

- Lefevre, A., Robert E. 2005. Etude de la répartition d'une plante exotique envahissante: *Ulex europaeus* (Ajonc d'Europe). Rapport de stage MBPE – Université de la Réunion – ONF.
- TRIOLO, J. HOFF, M.. 2006. Stratégie de lutte contre l'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) dans les Hauts de l'Ouest. Rapport Technique ONF. 12 pp.

Rapport et cartographie réalisés par la suite

(en particulier pour compléter cartographe de l'ajonc dans le secteur du volcan)

- Boyer, A. 2009. Cartographie de l'Ajonc d'Europe sur le massif du volcan et proposition de programme d'actions de lutte. Rapport de stage IUT Génie Biologique St Pierre – encadrement ONF.
- Logoras, B. 2010. Cartographie de l'Ajonc d'Europe sur le massif de Bourg Murat/Volcan et méthodes de lutte associées. Rapport de stage Rapport de stage IUT Génie Biologique St Pierre – encadrement ONF.

DOCUMENT COLLECTIF

Collectif. 2010. Stratégie de lutte contre les espèces invasives à La Réunion.

Annexe 1

COORDONNEES GPS DES POPULATIONS ETUDIEES

Piton Maïdo, les hauts de l'Ouest (2200m)

21° 04' 16.6" S
55° 23' 12.7" E

Route des Tamarins, les hauts de l'Ouest (1600m)

21° 06' 06.3" S
55° 21' 41.3" E

Piton de l'eau (2100m), région du volcan

21° 11' 08.0" S
55° 40' 13.4" E

Piton de Brèdes (1500m), plaine des Caffres

21° 10' 49.2" S
55° 33' 27.4" E

Calistemon, route de Notre Dame de La Paix (1260m)

21° 16' 33" S
55° 34' 59" E

Piton Doré, plaine des Palmistes (1309m)

21° 09' 43" S
55° 37' 43" E

Luc Boyer, plaine des Palmistes (1090m)

21° 08' 14" S
55° 36' 19" E

Savane Cimetière, région du volcan (1775m)

21° 11' 57" S
55° 41' 57" E

STADES DE FLORAISON ET DE FRUCTIFICATION

Stade 0 : aucun bouton

Stade 1 : boutons < 2 mm

Stade 2 : boutons de 2 à 5 mm, quelques boutons de 5 à 7 mm

Stade 3 : Majorité de boutons de 5 à 7 mm, peu ou pas de fleurs

Stade 4 : Majorité de boutons de 5 à 10 mm, fleurs

Stade 5 : Pleine floraison : nombreuses fleurs ouvertes

Stade 6 : Nombreuses fleurs fanées, avec ou sans gousses (petites gousses molles)

Stade 7 : Fleurs ouvertes et fanées, gousses vertes et dures, graines vertes, arilles vertes

Stade 8 : Gousses très dures, graines vertes arilles jaunes, avec ou sans fleurs

Stade 9 : Gousses marron-vert, graines jaunes, avec ou sans fleurs

Stade 10 : gousses vertes et gousses mures, moins d'un tiers de gousses mures

Stade 11 : entre un tiers et deux tiers de gousses mures

Stade 12 : plus deux tiers de gousses mures, nombreuses gousses ouvertes

Stade 0 : toutes les gousses sont ouvertes



"petite gousse molle"



"gousse verte dure", en général, graines vertes, arilles vertes



"gousse marron vert", en général, graines vertes, arilles jaune clair



"gousse mure", graines marron, arilles jaune vif ou orange vif

REMARQUES

Présence de boutons

Du stade 4 au stade 9, la plante continue à produire des boutons de toutes les tailles. Il est inutile de le préciser dans le stadage.

Plantes avec plusieurs stades

Exemple 1 :

coexistence de stade 5 (fleurs ouvertes) et de stade 9 (gousses marron-vert)

- Si les deux stades sont bien représentés, noter les deux stades de la façon suivante : **5/9**

- Si l'un des stade est majoritaire, souligner le stade majoritaire : **5/9**

- Si l'un des stades est très majoritaire, ne noter que ce stade : **5**

Exemple 2 :

la plante possède tous les stades, des boutons de 10 mm aux gousses mures, noter : **4 à 10**

Annexe 3

DIVERSITE ALLELIQUE ET PHENOTYPIQUE DES POPULATIONS ETUDIEES

Les analyses ont été effectuées grâce au logiciel FDASH (Obbard et al., 2006) spécialement conçu pour analyser les données génétiques des polyploïdes.

Tableau A : Diversité allélique et phénotypique toutes populations confondues.

(8 populations et 240 individus)

Locus	Total alleles	Average Alleles	Total Phenotype	Average Phenotype	H's	H't	F'st
AmylasesI	11	7.627	55	12	2.371	2.586	0.083
AmylasesII	15	12.351	150	24.132	4.094	4.498	0.09
EsterasesA	16	9.8	72	14.195	2.28	3.054	0.253
EsterasesB	16	12.921	158	25.144	4.181	4.567	0.085
Average	14.632	10.809	111.299	19.193	3.276	3.728	0.129

Total allele = nb total d'allèles observé par locus

Average allèle = nb moyen d'allèle des 240 individus

Total phénotype = nb total de phénotypes moléculaires (ou "génotypes")

Average phénotype = nb moyen de phénotypes moléculaires (ou "génotypes")

H's: nombre moyen d'allèles par lequel les individus diffèrent 2 à 2 dans une pop

(=diversité allélique intrapop)

H't: nombre moyen d'allèles par lequel les individus diffèrent 2 à 2 toutes populations confondues

(=diversité allélique totale)

F'st: $(H't - H's) / H't$: différenciation génétique entre populations

Tableau C : Diversité allélique et phénotypique de chaque population

Population	Locus	N alleles	N phenotypes	H's
Piton de Brèdes	AmylasesI	8	9	1.832
	AmylasesII	13	24	3.483
	EsterasesA	11	9	3.622
	EsterasesB	13	10	4.733
	Average	11.261	15.449	3.206
Piton de l'eau	AmylasesI	7	9	2.579
	AmylasesII	15	24	4.628
	EsterasesA	9	18	3.326
	EsterasesB	12	25	4.622
	Average	10.98	19.612	3.863
Savane	AmylasesI	6	15	2.552
	AmylasesII	10	23	3.572
	EsterasesA	7	6	0.851
	EsterasesB	12	27	3.991
	Average	8.75	17.75	2.741
Calistemon	AmylasesI	7	11	2.265
	AmylasesII	13	23	4.204
	EsterasesA	11	16	2.379
	EsterasesB	14	26	3.793
	Average	11.743	19.914	3.251
Piton doré	AmylasesI	7	7	1.684
	AmylasesII	11	15	3.188
	EsterasesA	11	14	2.378
	EsterasesB	15	30	5.552
	Average	11.491	17.802	3.396
Luc Boyer	AmylasesI	8	13	2.175
	AmylasesII	11	24	3.66
	EsterasesA	11	21	2.736
	EsterasesB	13	28	4.466
	Average	10.748	21.48	3.256
Tamarins	AmylasesI	9	13	2.511
	AmylasesII	13	30	4.835
	EsterasesA	9	13	2.044
	EsterasesB	12	22	3.149
	Average	10.847	19.898	3.185
Maïdo	AmylasesI	9	16	3.171
	AmylasesII	13	28	5.008
	EsterasesA	10	13	2.308
	EsterasesB	12	22	3.22
	Average	11.13	20.08	3.473

N allele = nb total d'allèles observés par locus

N phénotype = nb total de phénotypes moléculaires (ou "génotypes") par locus

H's: nombre moyen d'allèles par lequel les individus diffèrent 2 à 2 dans une pop
(=diversité allélique intrapop)

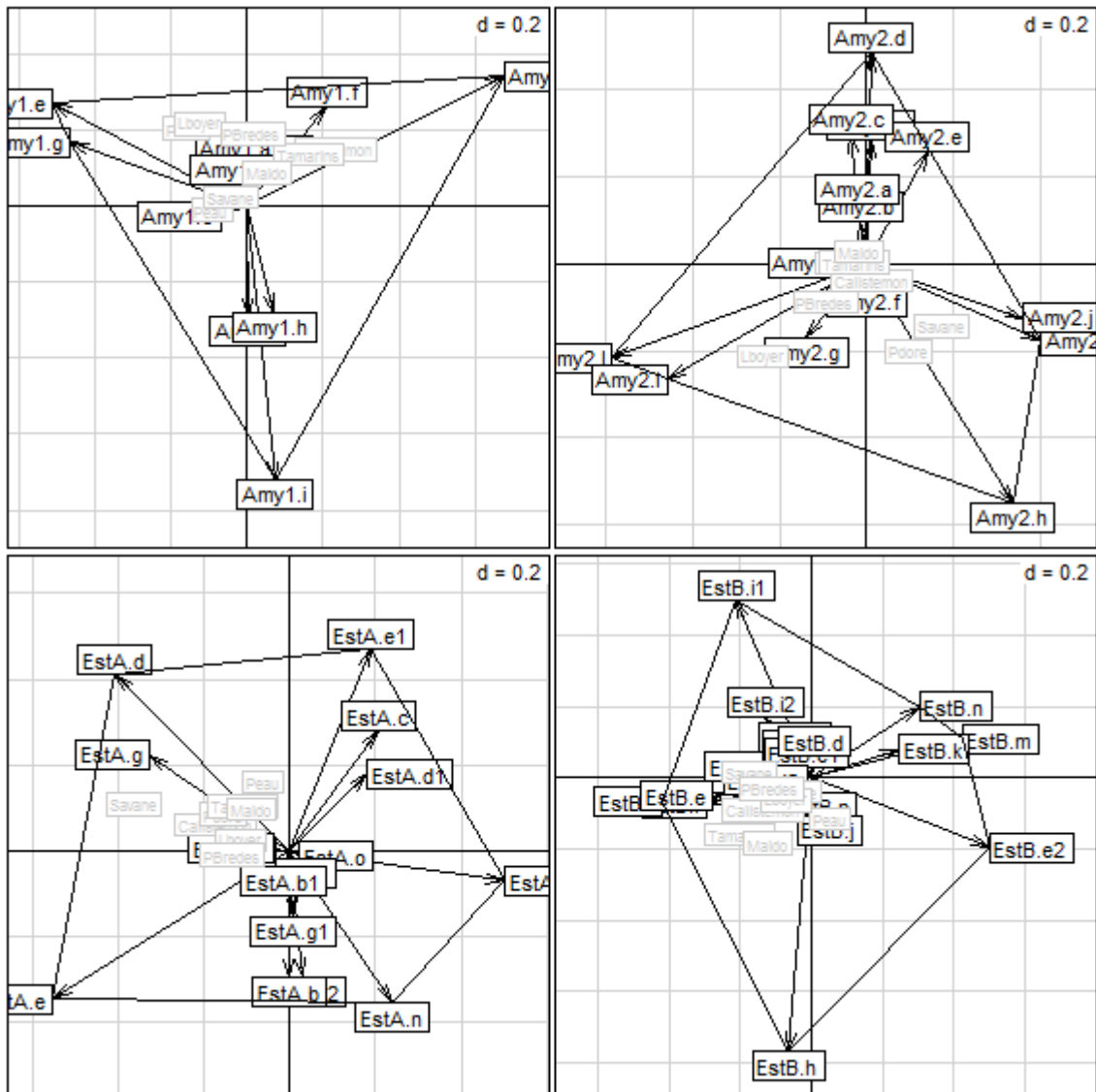


Figure i : Description de la ségrégation des populations par marqueur (R)