

50376
1985
239

50376
1985
239

THÈSE

N° d'ordre 22

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE FLANDRES ARTOIS

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

DE LILLE FLANDRES ARTOIS

mention : Biologie et Génétique des Populations

par

Alexis DUCOUSSO



COMPARAISON DE POPULATIONS ADJACENTES *D'ARRHENATHERUM ELATIUS* SUR DES SOLS NORMAUX ET TOXIQUES

ANALYSE DE LA DIVERSITE GENETIQUE ET
DU REGIME DE LA REPRODUCTION

Soutenue le 21 Novembre 1985 devant la Commission d'Examen :

Président : Professeur Ph. VERNET (Université de Lille)
Rapporteurs : Professeur C. GLIDDON (Université de Bangor, Grande-Bretagne)
Professeur J. PERNES (Université de Paris XI)
Examineurs : Professeur C. LEFEBVRE (Université Libre de Bruxelles)
Docteur R. LUMARET C.N.R.S. (Montpellier)
Docteur D. PETIT Maître de Conférence (Lille I)

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le laboratoire de Génétique Ecologique de Lille ; il m'est agréable de remercier ceux qui ont permis son existence.

Mes remerciements vont tout d'abord à messieurs Philippe VERNET et Daniel PETIT qui ont accepté de diriger cette thèse.

Monsieur Philippe VERNET m'a accueilli dans son laboratoire et a bien voulu me suivre et me soutenir dans ce travail.

Monsieur Daniel PETIT a animé et assuré le dynamisme du groupe Arrhenatherum elatius.

Je remercie tout particulièrement Myriam VALERO qui par son esprit critique a eu une analyse très pertinente des problèmes posés.

Toutes les personnes du monde scientifique qui ont apporté leurs analyses sur les résultats obtenus sont vivement remerciées. Je mentionnerais en particulier : ANTONOVICS Janis, GASQUEZ Jacques, GLIDDON Chris, GOUYON Pierre-Henri, HARPER John, JACQUARD Pierre, LEFEBVRE Claude, LUMARET Roselyne.

Toutes mes reconnaissances vont aux professeurs Chris GLIDDON, Jean PERNES, Claude LEFEBVRE, Philippe VERNET et aux docteurs Roselyne LUMARET et Daniel PETIT qui ont accepté de juger ce travail.

AIT LAHJD LOUFI Ahmed, BOUTIN Véronique, HENN Hubert, LANGUEREAU Annick, MARTIN-BOUYER - LANGUEREAU Florence, SARR Abou, SAUMITOU-LAPRADE Pierre, VALERO Myriam et YOUSSEF Alida sont remerciés pour la bonne humeur ainsi qu'à leurs aides multiples et efficaces apportées dans ce travail.

Toute ma gratitude va au personnel qui a participé à ce travail, MAETIE Michèle, PLANCQ Bernard, MAERTEN Raymond et j'ai une pensée particulière pour ROELANTS Ginette que la maladie a empêché de m'assister jusqu'à la fin de la thèse.

Ma reconnaissance s'adresse à tous mes amis, MARTIN-BOUYER - LANGUERAU Florence, SEQUEIRA Henrique, THAON Maryse, VALERO Myriam, WU Yen avec lesquels j'ai passé la plus grande partie de mon temps aussi bien sur la Cité Scientifique qu'en dehors.

Je remercie mes frères : Marc avec lequel j'ai passé plusieurs années agréables à Lille et Laurent qui a réalisé le fastidieux travail du traitement informatique des relevés de terrain.

Je tiens à remercier chaleureusement Isabelle DHERENT pour son soutien et sa grande patience dans les corrections.

Je remercie Alain et Anne POINCARRE qui ont créé un climat affectif favorable au travail.

Mes parents qui m'ont soutenu moralement et financièrement sans jamais faiblir sont vivement remerciés car sans eux mes études n'aurait pas pu se réaliser.

RESUME

Les travaux décrits dans cette thèse portent sur la comparaison du régime de la reproduction et de la variabilité génétique (à l'aide de marqueurs enzymatiques et de certains caractères morphologiques) de populations adjacentes sur sols normal et toxique de la graminée prairiale Arrhenatherum elatius (fromental).

Les deux principaux résultats portent :

1.-sur le régime de la reproduction. La structure génotypique des populations n'apparaît pas exactement en relation avec les deux types de milieu. L'auteur démontre, par contre, qu'elle est étroitement reliée à la densité : le déficit d'hétérozygotes pourrait avoir deux origines :

(i) en population dense un individu serait fécondé dans une large mesure par du pollen venant de ses voisins immédiats ; après plusieurs générations, les individus présenteraient une consanguinité élevée ;

(ii) en milieu dense, la fréquence d'individus autoféconds serait plus abondante.

2.-sur la diversité génétique. Ces populations devraient être marquées par l'effet de fondation ayant présidé à leur installation : diversité génétique réduite et effet de dérive. Il n'en est rien. L'auteur montre que la diversité génétique, loin d'être réduite, est au contraire, plus élevée, en milieu toxique. Trois explications (hétérogénéité spatiale du milieu, sensibilité élevée au flux génétiques des milieux toxiques, généralement moins denses, effets sélectifs d'origine biologique peu nombreux et de faible intensité) permettent d'en rendre compte, sans qu'il soit possible pour l'instant de quantifier l'importance de chacune.

MOTS-CLEFS

Arrhenatherum elatius, Poaceae, régime de la reproduction, diversité génétique, structures génique et génotypique, densité, sélection, terrils, milieux calaminares, génétique et biologie des populations.

PLAN DE LA THESE

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

CHAPITRE 2 : LE MATERIEL, LES SITES, LES DISPOSITIFS D'ETUDE

2.1. Le matériel: 1' Arrhenatherum elatius.

2.2. Présentation des stations:

2.2.1. Les stations sur terrils:

a. La station d'Hénin-Beaumont:

* vue générale

* transect

b. La station d'Auchy:

* vue générale

* transect

2.2.2. La station sur milieu calaminaire:

* vue générale

* Auby, petit transect

* Auby, grand transect

CHAPITRE 3 : LES MECANISMES D'ISOLEMENT REPRODUCTIF: décalage phénologique et régime de la reproduction.

A. Le décalage phénologique:

1. Matériels et méthodes:

2. Résultats:

2.1. Suivi phénologiques durant toute la saison:

2.2. Variations à l'intérieur des populations:

a. Analyse des secteurs normaux et toxiques dans les trois sites:

b. Etude fine de la variation phénologique dans le secteur toxique calaminaire d'Auby:

3. Discussion:

B. Estimation du régime de la reproduction:

1. Intensité de la reproduction sexuée:

1.1. La production de panicules:

1.2. La fertilité en fécondation libre:

- 1.2.1. Production de fleurs et production de graines:
- 1.2.2. La fertilité:
- 2. Sélection pour l'autofécondation:
 - 2.1. Matériels et méthodes:
 - 2.2. Résultats et discussion:
- 3. La structure génétique des populations:
 - 3.1. Analyse de la structure génétique des secteurs normaux et toxiques pour les trois sites:
 - 3.1.1. Le locus G.O.T. 1 :
 - 3.1.2. Le locus A.D.H. :
 - 3.1.3. Discussion:
 - 3.2. Vérification de la corrélation densité des panicules-structure génétique:
- 4. Discussion:

CHAPITRE 4 : DIVERSITE COMPAREE DES POPULATIONS DES MILIEUX NORMAUX ET TOXIQUES:

- 1. Comparaison des populations:
 - 1.1. Caractères morphologiques:
 - 1.1.1. Coloration et pilosité des noeuds:
 - a. Les phénotypes observés:
 - b. Comparaison des milieux
 - * la coloration des noeuds
 - * la pilosité des noeuds:
 - 1.1.2. La dimension des individus:
 - a. Le nombre de talles par individu:
 - b. La hauteur des individus:
 - 1.2. Caractères reproductifs:
 - 1.3. Caractères physiologiques:
 - 1.4. Les marqueurs enzymatiques:
 - 1.4.1. Les systèmes enzymatiques polymorphes:
 - a. Les G.O.T.:
 - b. Les A.D.H.:
 - c. Les T.O.:
 - 1.4.2. Comparaison entre les différents milieux:
 - 1.4.2.1. Avec les T.O.:
 - 1.4.2.2. Avec les A.D.H.:
 - 1.4.2.3. Avec les G.O.T.1:
 - 1.4.2.4. Avec les G.O.T.2:
- 2. Discussion:

CHAPITRE 5 : CONCLUSION ET PERSPECTIVES.

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES:

- Annexe n°1: méthode d'analyse phénologique.
- Annexe n°2: méthode d'analyse statistique des populations.
- Annexe n°3: étude enzymatique.
- Annexe n°4: le climat régional.
- Annexe n°5: condition de vie sur les terrils
- Annexe n°6: dynamisme de la végétation sur les terrils
- Annexe n°7: Analyse statistique des populations.

CHAPITRE I : INTRODUCTION .

Jusqu'à une époque récente, on considérait la spéciation impossible dans des populations reliées entre elles par le flux génique (celui-ci empêchant la sélection diversifiante (Mayer, 1970)).

Cependant dès 1966 Antonovics (1966), Jain et Bradshaw (1966) et Mc Neilly (1966) ont pu montrer le contraire en étudiant des populations de petites mines de cuivre du Pays de Galle où les forces sélectives sont très différentes de celles s'exerçant dans les prairies adjacentes. Sur ces sites métallifères, des petites populations d'Agrostis tenuis et d'Anthoxanthum odoratum tolérantes se sont implantées et ont divergé génétiquement des populations voisines normales malgré la présence d'un flux génique intense.

Anthoxanthum odoratum étudié sur des transects perpendiculaires à la zone frontière présente des clines plus ou moins abrupts suivant les caractères morphologiques et reproductifs: ces différences dans les clines s'expliquent par l'équilibre qui s'exerce entre le flux génique -qui est uniforme- et la pression de sélection -variant d'un caractère à l'autre (Antonovics et Bradshaw, 1970).

La différenciation de populations étroitement adjacentes, à écologie contrastée, pourrait aller jusqu'à une divergence génétique dans la mesure où la pression de sélection favorisant l'isolement est suffisante.

Le flux génique, en apportant des gènes non adaptés, produit des hybrides à valeur adaptative réduite. Hickey et Mc Neilly (1975) ont sélectionné chez Agrostis tenuis des individus tolérants et d'autres non tolérants. Ces deux ensembles d'individus ont été plantés dans différentes conditions de compétition. En l'absence de concurrence, les deux types de plantes présentent la même fitness, alors qu'en présence de compétition, la fitness des tolérants est beaucoup plus faible que celle des non-tolérants. Chez Armeria maritima et chez Anthoxanthum odoratum, l'apparition de la tolérance au zinc entraîne des carences chez ces individus s'ils sont plantés dans

un sol à teneurs normales. Malgré les avantages que possèdent les individus non-tolérants, aucun d'eux n'a pu être trouvé dans les milieux toxiques car la tolérance confère une supériorité absolue dans les milieux métallifères (Bradshaw et Mc Neilly, 1981).

Deux mécanismes évolutifs réduisant l'effet du flux génique entre les populations adjacentes ont été mis en évidence: (i) l'isolement reproductif par décalage phénologique : chez Anthoxanthum odoratum et Agrostis tenuis les populations des milieux riches en cuivre sont partiellement isolées, du fait de leur précocité ou d'un plus grand étalement dans le temps de leur période de floraison (Mc Neilly et Antonovics, 1968) (ii) l'isolement par modification du régime de la reproduction (Antonovics, 1968) : il existe sur le milieu toxique à la frontière entre les deux habitats, là où le flux génique est le plus intense, un taux plus élevé d'individus autogames. C'est le moyen de protéger les descendancees contre l'arrivée des gènes de non-tolérance des populations voisines.

Il n'y a pas de groupe systématique important qui ait pris naissance sur ces milieux extrêmes (serpentes, déblais de mine, milieux calaminaires...). Les systématiciens ont considéré les rares végétaux qui s'y sont développés comme des sous espèces, formes ou variétés d'espèces croissant sur les milieux normaux. Tous les embranchements (Thallophytes, Bryophytes, Ptéridophytes, Spermatophytes) possèdent des taxons ayant évolué vers la tolérance aux métaux lourds ou à d'autres conditions extrêmes.

Selon toute vraisemblance, en situation de sympatrie, la rupture de "cohésion de l'espèce biologique" peut s'obtenir par la vigueur des forces conduisant à la sélection de gènes d'isolement reproductif. Pour qu'il y ait divergence, un lien doit exister entre gènes sélectionnés et gènes d'isolement. C'est ce que suggèrent les travaux d'Antonovics (1968) sur Anthoxanthum odoratum ainsi que le modèle d'évolution de l'isolement reproductif (Caisse et Antonovics, 1978) qui de plus, souligne que les forces conduisant à la différenciation génétique sont moins contraignantes et plus fréquentes que celles conduisant à la divergence par l'isolement reproductif.

La tolérance n'apparaît que chez quelques espèces; la plupart des taxons ne possèdent pas la variabilité nécessaire pour évoluer vers la tolérance qui est sous le contrôle d'un petit nombre de gènes (Garside et Mc Neilly, 1974). La tolérance présente divers degrés d'intensité: au fur et à mesure que l'âge de la population augmente, le degré de tolérance et la fréquence des individus tolérants s'accroissent (Wu et al., 1975)

La tolérance pour un métal ne confère pas la tolérance pour un autre métal; si d'une population normale il est possible d'extraire quelques survivants à un seul métal, aucun individu ne présente une tolérance combinée à plusieurs métaux, la probabilité de trouver des résistants à deux ou plusieurs métaux est trop faible pour qu'il s'en trouve sur les échantillons testés (Waley et al., 1974). Dans la nature, le nombre de fondateurs potentiels doit être faible pour les biotopes extrêmes; nous devrions nous attendre à une diversité minimale dans les milieux toxiques.

Parmi tous les résultats obtenus, le sens dans lequel s'effectue la diversification des populations des milieux miniers est des plus surprenants. Il se dégage en effet des travaux de Wu et al. (1975), sur Agrostis stolonifera que la diversité phénotypique (morphologique et isoenzymatique) est très élevée pour les populations des milieux "toxiques". Ce résultat est paradoxal car les effets de fondation et la sélection très forte sur un caractère auraient dû aboutir à une diversité très faible.

Sur le fromental (Arrhenatherum elatius), nous nous sommes intéressés à ces problèmes d'évolution sympatrique. Deux questions principales ont été abordées:

- Retrouve-t-on les résultats de Mc Neilly et Antonovics (1968) et Antonovics (1968) sur l'isolement reproductif et dans ce cas quels sont les mécanismes d'isolement?

- Ce paradoxe sur la diversité mis en évidence par Wu et al. (1975) se retrouve-t-il dans notre situation et si oui comment l'expliquer non seulement au niveau phénotypique mais aussi au niveau génotypique?

Ce matériel (Arrhenatherum elatius) permet d'analyser, dans le nord de la France, des situations où se trouvent côte à côte des individus de la même espèce soumis à des conditions extrêmement différentes: milieu "normal" et milieu toxique.

En effet la région offre deux types de milieux extrêmes: (i) les milieux calaminaires au voisinage d'usines de traitement des métaux lourds (Zn, Pb, Cd,...), toxiques en raison de teneurs élevées en ces métaux et (ii) les terris qui présentent des caractères écologiques difficiles pour la végétation (sécheresse, mobilité des pentes, déséquilibre des bases échangeables, ...). La mitoyenneté de ces zones avec les milieux normaux permet de poursuivre des études de la différenciation entre populations adjacentes.

La comparaison des populations d'habitats normaux et toxiques a été effectuée en terme génétique: (i) à l'aide de marqueurs allozymatiques et (ii) en appréciant la variabilité de caractères

morphologiques (colorations et pilosité des noeuds, taille des individus), reproductifs (phénologie, fertilité) et physiologiques (développement).

CHAPITRE II : LE MATERIEL, LES SITES, LES DISPOSITIFS DE RECOLTE ET D'ETUDE.

Le Laboratoire de Génétique Ecologique et de Biologie des Populations de Lille a étudié de nombreux biotopes régionaux et surtout ceux qui ont été créés à la suite d'une forte pression industrielle et urbaine (terrils de charbonnage, alentours d'usines de traitement des métaux lourds,...)(Petit, 1974 ; Petit, 1980).

Une espèce très banale de la région a su s'implanter sur ces sites: c'est l'Arrhenatherum elatius (L.) Beauv. ex J. et C. Presl.. Une étude régionale a prouvé qu'il existe chez cette espèce des différences morphologiques, phénologiques et biochimiques (Ducouso, 1981). Les anglo-saxons ont mené de nombreuses études sur la colonisation de déblais de mines de cuivre par diverses graminées. Dans l'une d'elle, Bradshaw et Mc Neilly (1981) signalent l'Arrhenatherum elatius comme non-tolérant aux métaux lourds, en Angleterre.

Ces observations ont amené à choisir l'Arrhenatherum elatius comme modèle d'étude et une recherche de milieux "normaux" adjacents à des milieux "perturbés" colonisés par des populations d'Arrhenatherum elatius a été entreprise.

2.1: Le matériel: Arrhenatherum elatius :

Arrhenatherum elatius (L.) Beauv. nommée en français fromental (parfois aussi fenasse ou ray-grass français) est très intéressant car:

La tolérance pour un métal ne confère pas la tolérance pour un autre métal; si d'une population normale il est possible d'extraire quelques survivants à un seul métal, aucun individu ne présente une tolérance combinée à plusieurs métaux, la probabilité de trouver des résistants à deux ou plusieurs métaux est trop faible pour qu'il s'en trouve sur les échantillons testés (Waley et al., 1974). Dans la nature, le nombre de fondateurs potentiels doit être faible pour les biotopes extrêmes; nous devrions nous attendre à une diversité minimale dans les milieux toxiques.

Parmi tous les résultats obtenus, le sens dans lequel s'effectue la diversification des populations des milieux miniers est des plus surprenants. Il se dégage en effet des travaux de Wu et al. (1975), sur Agrostis stolonifera que la diversité phénotypique (morphologique et isoenzymatique) est très élevée pour les populations des milieux toxiques. Ce résultat est paradoxal car les effets de fondation et la sélection très forte sur un caractère auraient dû aboutir à une diversité très faible.

Sur le fromental (Arrhenatherum elatius), nous nous sommes intéressés à ces problèmes d'évolution sympatrique. Deux questions principales ont été abordées:

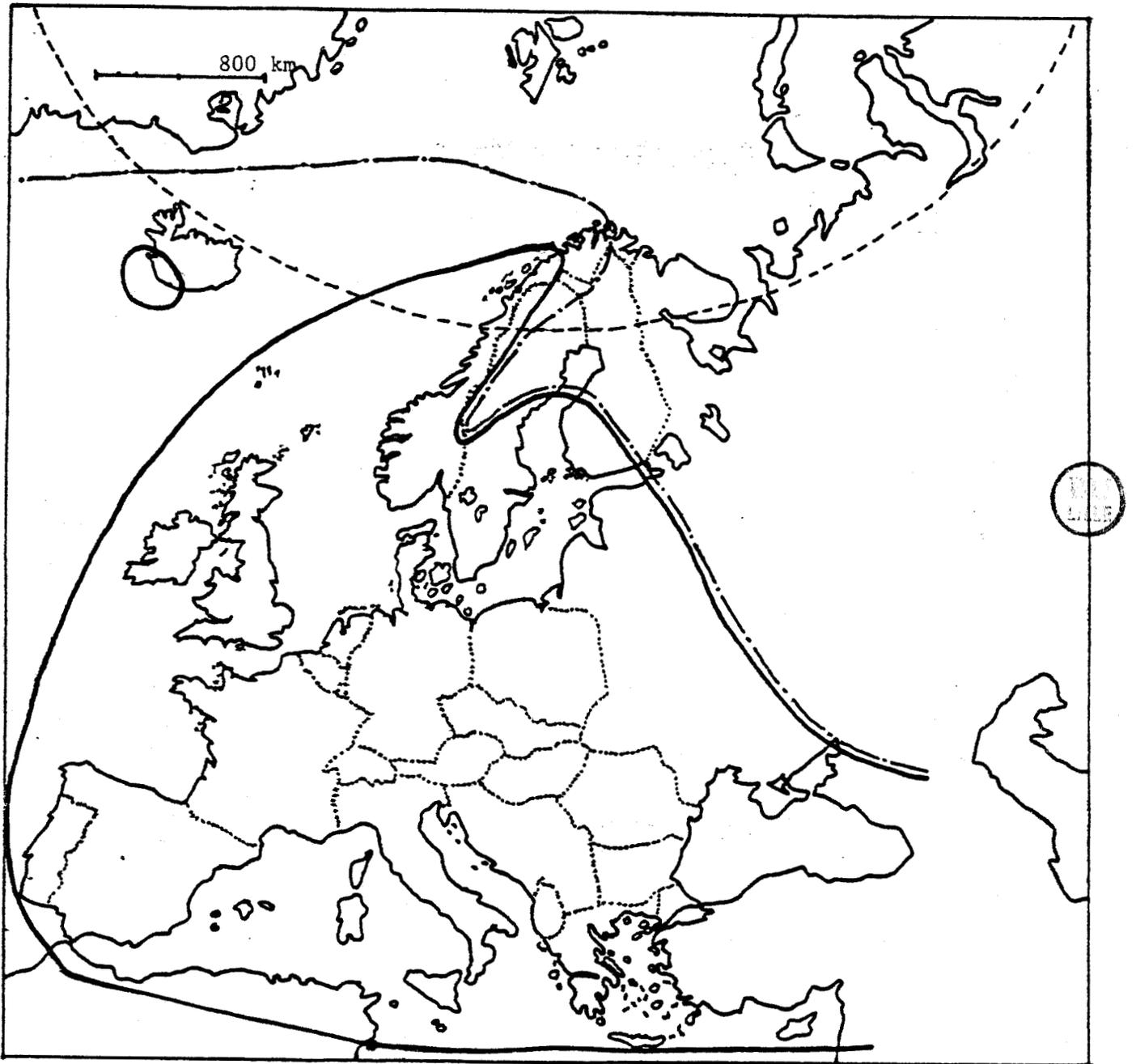
- Retrouve-t-on les résultats de Mc Neilly et Antonovics (1968) et Antonovics (1968) sur l'isolement reproductif et dans ce cas quels sont les mécanismes d'isolement?

- Ce paradoxe sur la diversité mis en évidence par Wu et al. (1975) se retrouve-t-il dans notre situation et si oui comment l'expliquer non seulement au niveau phénotypique mais aussi au niveau génotypique?

Ce matériel (Arrhenatherum elatius) permet d'analyser, dans le nord de la France, des situations où se trouvent côte à côte des individus de la même espèce soumis à des conditions extrêmement différentes: milieu "normal" et milieu toxique.

En effet la région offre deux types de milieux extrêmes: (i) les milieux calaminaires au voisinage d'usines de traitement des métaux lourds (Zn, Pb, Cd,...), toxiques en raison de teneurs élevées en ces métaux et (ii) les terrils qui présentent des caractères écologiques difficiles pour la végétation (sécheresse, mobilité des pentes, déséquilibre des bases échangeables, ...). La mitoyenneté de ces zones avec les milieux normaux permet de poursuivre des études de la différenciation entre populations adjacentes.

La comparaison des populations d'habitats normaux et toxiques a été effectuée en terme génétique: (i) à l'aide de marqueurs allozymatiques et (ii) en appréciant la variabilité de caractères



— limite de l'aire de répartition de
l'*Arrhenatherum elatius* en Europe.
- · - Isotherme 6,7 ° de janvier

Figure 1 : aire de répartition de l'*Arrhenatherum elatius*. (Pfizenmeyer, 1959)

* c'est une espèce à très vaste répartition géographique (figure n°1); son aire s'étend de l'Afrique du Nord à la Scandinavie et de l'Europe occidentale au sud ouest de l'Asie. Elle a été introduite en de nombreux points du globe, en particulier en Amérique du Nord. On la rencontre de la mer jusqu'à l'étage subalpin. Les facteurs limitant son extension sont les pH acides, l'humidité trop forte, le pâturage intensif et la concentration en Na^+Cl^- . Ceci se traduit au plan phytosociologique par sa présence dans un grand nombre d'associations appartenant aux classes des Arrhenathereteae Br.Bl.(1947) et des Festuco-Brometea Br.Bl. et Tüx. (1943). Ces classes constituent la plupart des pâturages naturels de l'Europe. Elle appartient aussi au cortège des Calluno-Ulicetea, Quercetea robori-petraeae, Fagetea, etc... Dans le nord de la France, le fromental est présent dans presque toutes les zones non cultivées et notamment dans les milieux créés par une forte pression industrielle et minière (terrils de charbonnage alentours d'usine de traitement des métaux lourds) alors que l'espèce a été reconnue non tolérante en Angleterre (Bradshaw et Mc Neilly, 1981; Antonovics, comm. pers.)

* c'est une espèce linéenne qui a été subdivisée en variétés, sous-espèces, voire même en espèces différentes (Guinochet et Vilmorin, 1978; Khalfallah, 1981; Kerguelen, 1984):

- Arrhenatherum thorei Duby, maintenant Pseudarrhenatherum longifolia(Thore) Rouy

- Arrhenatherum palaestinum Boiss.

- Arrhenatherum album (Vahl) W. D. Clayton

- Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl.
 subsp. sardoum (E.Schmid)
 subsp. elatius
 subsp. bulbosum (Willd.)

La classification de ce taxon a subi de nombreuses modifications et fut très contestée car les différentes espèces se révèlent très polymorphes.

L'espèce Arrhenatherum elatius subsp. elatius occupe la quasi totalité de l'aire (figure n°1). C'est la seule présente aux environs de Lille .

* c'est une espèce présentant trois niveaux de ploïdie dont deux à aire de répartition restreinte:

- des diploïdes ($2n = 24$) ont été trouvés dans le bassin méditerranéen (Favarger, 1973)

- des hexaploïdes ont été signalés aux Etats-Unis (Davies, 1927; Bowden et Seen, 1962)

- les tétraploïdes, au contraire occupent l'ensemble de l'aire. L'étude de la méiose pollinique au stade diacynèse révèle un nombre de tétravalents relativement élevé (3,8 pour Myers et Hill, 1940; 4,6 pour Delay, 1970; 3,77 pour Ducouso, 1981) ce qui laisse penser que l'espèce est autotétraploïde. La méiose chez les tétraploïdes entraîne une ségrégation chromosomique et chromatidique (Demarly, 1963). Dans ce cas, pour une population panmictique, le taux de consanguinité est non nul. La ségrégation chromatidique est caractérisée par un indice "a" (Mather, 1936) compris entre 0 et 2/7.

Lorsqu'une population d'espèce tétraploïde consanguine passe sous un régime de reproduction panmictique, l'équilibre est atteint asymptotiquement contrairement au cas d'une population de diploïdes pour laquelle il est atteint dès la F₁ (Gallais, 1967).

Donc le taux de consanguinité non nul dans les populations est favorisé non seulement par l'autofécondation et les croisements entre apparentés mais aussi par la tétraploïdie.

* c'est une espèce essentiellement allogame présentant un taux moyen d'autofécondation de 3,71 % pour Sulinowski (1965) et de 4,35 pour Pfizenmeyer (1962) .

* c'est une espèce anémophile. La floraison se caractérise par l'ouverture de l'épillet avec un angle entre les glumes de 90°. Cette ouverture a lieu tôt le matin quand l'atmosphère est saturée en eau et que le temps est calme et sans vent. Lors de l'ouverture les étamines pendent en libérant leur contenu et un style plumeux se déploie. Ce dispositif est considéré comme une adaptation à l'anémophilie. La dispersion du pollen est assurée par le vent. Paradoxalement la dispersion du pollen doit être faible, l'anthèse se produisant préférentiellement pendant des périodes sans vent car même chez une espèce comme Lolium perenne, dont le pollen peut être libéré à un moment venteux, la dissémination de celui-ci est mauvaise (Gleaves, 1976). De nombreux facteurs peuvent entraîner une diminution voire même un échec de la pollinisation: atmosphère sèche, vent, pluie...

Cet ensemble de caractères font de l'Arrhenatherum elatius une espèce très proche du dactyle (Dactylis glomerata) : " la drosophile des biologistes des populations végétales" (Jacquard, Wageningen 1984) . Ce type d'espèce a une vaste répartition géographique, présente une variabilité importante pour de nombreux caractères et est susceptible de recéler une grande variabilité génétique. Une étude régionale préliminaire conduite dans plusieurs populations du Nord - Pas-de-Calais (Ducouso, 1981) avait montré une variabilité considérable pour

L'origine des Friches industrielles

Photo n°1 (ci-dessus) : Usine de traitement
du minerai de zinc (Compagnie Royale
Asturienne des Mines) à Auby .

Photo n°2 (ci-contre) : Mine de charbon
du Nord de la France.

des caractères morphologiques, anatomiques, phénologiques et biochimiques.

2.2. Présentation des stations:

Une forte pression humaine (agriculture intensive, densité de populations élevée, infrastructures importantes, forte industrialisation...)(photo n° 1 et n°2) a détruit une grande partie des milieux naturels de la région Nord-Pas de Calais. L'activité industrielle du bassin minier laisse de grandes surfaces abandonnées qui n'ont pas été récupérées par les cultures: ce sont les friches industrielles. Dans celles-ci, des processus originaux de colonisation sont décrits. (Annexe n°6)

La formation des terrils:

Lors de l'abattage et du havage de la houille, de très nombreux déchets sont remontés en surface (schistes, grès). Les roches sont triées et les stériles sont entassés à proximité du puits d'extraction. C'est ainsi qu'ont été créés les terrils dont le nombre a atteint les 250 et qui ont totalisé 500 millions de m³ de déchets.

La formation des milieux calaminaires:

Le développement des charbonnages a favorisé l'implantation de nombreuses autres industries: textile, chimie, sidérurgie, traitement des métaux non ferreux. Plusieurs usines travaillant le minerai de Zinc se sont installées: Penaroya à Noyelles-Godault, La vieille Montagne à Flines les Montagnes, la Compagnie Royale Asturienne des Mines à Auby.

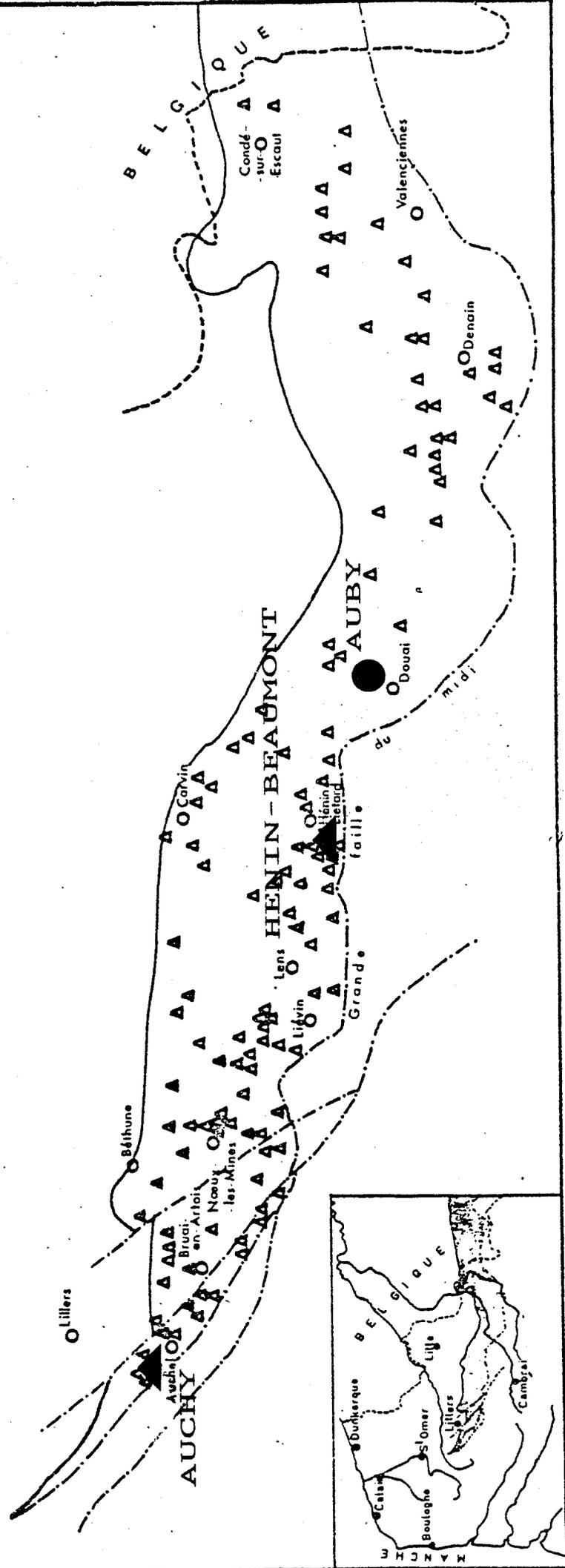
Deux stations avec un terril et une station avec des milieux calaminaires ont été retenues (Figure n°2). Chacune d'elles est bien colonisée par l'Arrhenatherum elatius: elle comporte un secteur normal adjacent à un secteur caractérisé par des conditions écologiques extrêmes dues à la toxicité du sol.

Pour chaque station un transect a été effectué autant que possible selon la direction des vents dominants et traversant la zone toxique (terrils, milieux calaminaires) et les zones non toxiques.

Sur chaque transect des analyses de végétation, de sol

Figure n° 2 : les terrills du bassin houillier du Nord et du Pas-de-Calais et position des différentes stations d'étude.

10 km



▲ Terrills étudiés

Les Terrils.

Photo n°3 : terril d'Henin-Beaumont. De grandes friches à Arrhenatherum elatius se sont installées sur la moitié supérieure.

Photo n°4 : terril d'Auchy entouré de ses prairies et champs. L'Arrhenatherum elatius est très disséminé sur le terril.

(teneurs en Plomb, Zinc, Magnésium, Calcium et pH) sont effectuées.

2.2.1: Les stations sur terrils:

Les conditions de vie sur les terrils (Annexe n°5) sont très particulières car:

- les sols sont jeunes et en pente
- le milieu subit une sécheresse importante
- les conditions de nutrition minérale sont difficiles

Cependant certaines espèces autochtones et adventices s'installent. Petit (1981) met en évidence deux séries dynamiques naturelles, l'une à phase initiale herbacée et l'autre à phase initiale arbustive.

Suite à la prospection de nombreux terrils, deux d'entre eux (Hénin-Beaumont et Auchy) requièrent les conditions recherchées:

- présence d'une population d'Arrhenatherum elatius importante à la base du terril se développant dans des conditions "normales" de milieu
- présence d'une population d'Arrhenatherum elatius sur le terril
- conditions nutritives difficiles sur le terril (déséquilibre du rapport Mg/Ca).

a: la station d'Hénin-Beaumont (Photo n°3):

*vue générale: (Figure n°3)

Cette station est située au centre du bassin minier sur les communes de Rouvroy, Billy Montigny et Hénin-Beaumont. Elle comporte le terril n° 101 (Lavoir-Drocourt) et une friche. Le terril, de grandes dimensions (400 m de large, 750 m de long, 70 m de haut et 20 millions de m³), est encore en chargement dans sa partie est.

*transect: (figure n°3 et n°4)

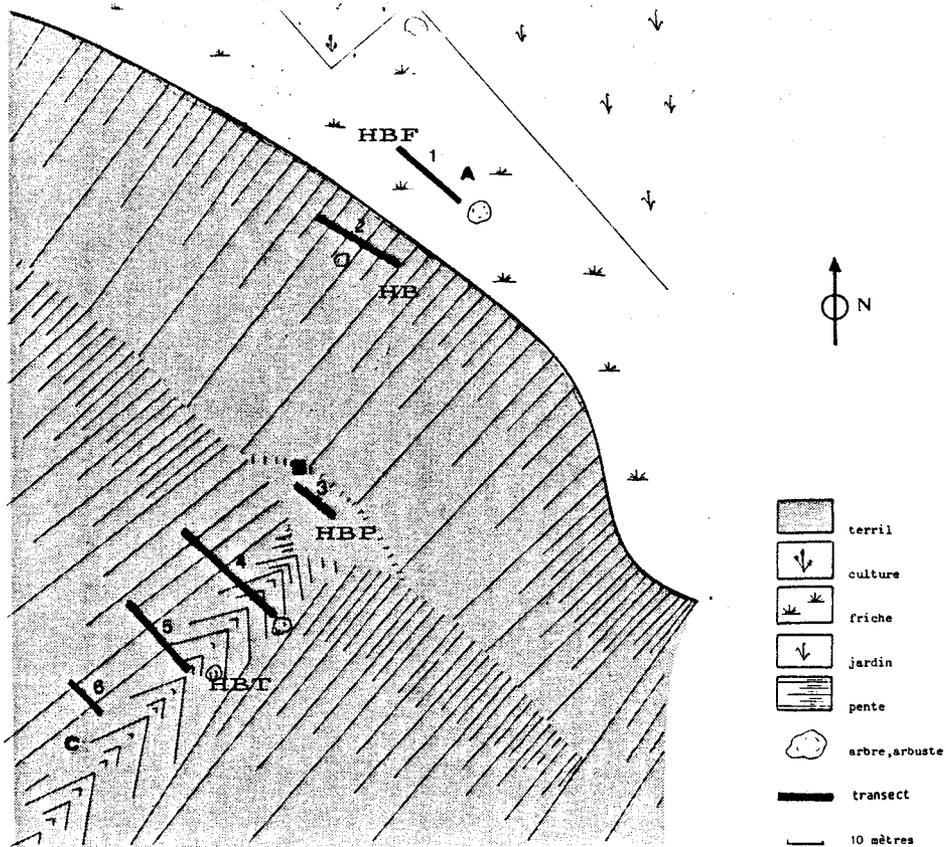


Figure n°3 : Hélin-Beaumont plan.



SO

NE

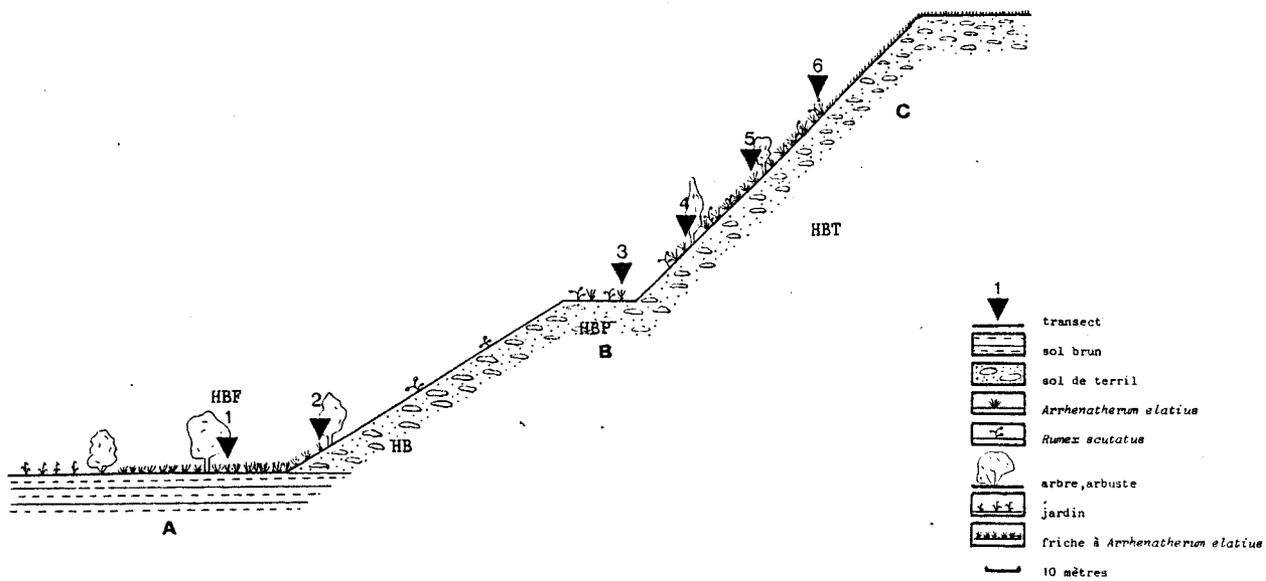


Figure n° 4 : Hélin-Beaumont vue en coupe.

TABLEAU 1 : RELEVÉ PHYTOSOCIOLOGIQUE DE LA STATION D'HENIN-BEAUMONT

N° RELEVÉ	1	2	3
SURFACE EN M ²	150	100	100
PENTE °	0	15°	35°
EXPOSITION	-	NE	NE
% RECOUVREMENT h. m.	100 20	50 0	80 0
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Beauv.ex F. et C.Presl	5.5	1.2	4.4
<i>Rumex scutatus</i> L.		2.2	5.5.
<i>Epilobium lanceolatum</i> Seb. et Mauri.			2.2
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.			2.3
<i>Poa trivialis</i> L.	1.2		
<i>Equisetum arvense</i> L.	1.2		
<i>Hieracium lachenalii</i> C.C. Gmel		+	1.1
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	i		1.1
<i>Poa pratensis</i> L.	+2		
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	+2		
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+2		
<i>Cirsium arvense</i> L. Scop.	+2		
<i>Agropyrum repens</i> L. Beauv.	+2		
<i>Epilobium angustifolium</i> L.			+2
<i>Ranunculus repens</i> L.	+1		
<i>Picris hieracioïdes</i> L.		+2	+
<i>Hypochoeris radicata</i> L.			+
<i>Echium vulgare</i> L.			+
<i>Matricaria maritima</i> L.			+
<i>Geranium molle</i> L.	i		
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	i		
<i>Reseda lutea</i> L.		+	
Mousse sp.			

1. Friche entourant le terril

2. Palier du terril

3. Friche à *Arrhenatherum elatius* et *Rumex scutatus* (HBT) du terril

Cette station est constituée de 4 zones successives:

- Au pied du terril, la friche (HBF): une arrhenatheraie très dense s'y est développée. Celle-ci appartient à l'Arrhenaterion elatioris (tableau n°1), qui est l'optimum écologique de l'Arrhenatherum elatius.

- la base du terril (HB): c'est la zone la plus ancienne du terril; elle porte une arrhenatheraie comparable à celle de la friche

- le palier (HBP): situé au tiers inférieur du terril: l'Arrhenatherum elatius est inféodé aux touffes de Rumex scutatus (tableau n°1)

- la partie haute du terril (HBT): de forte pente -40 à 45°-, est colonisée par une population dense d'Arrhenatherum elatius qui se développe sur une litière de Rumex scutatus.

La friche (HBF) repose sur un sol limono-argileux (figure n°10) dont les premiers centimètres sont exploités par l'appareil racinaire de l'Arrhenatherum elatius. Le terril est essentiellement constitué d'éléments fins provenant de la dégradation des schistes par le gel. A la surface et sur les 20 premiers centimètres la matière organique s'accumule. Les racines d'Arrhenatherum elatius descendent jusqu'à un mètre de profondeur.

Sur l'ensemble du transect, les métaux lourds (zinc, plomb) sont présents (tableau n°2), mais le terril possède les teneurs les plus élevées. Les schistes sont généralement pauvres en plomb extractible ; les teneurs observées résultent sans doute de la pollution atmosphérique importante dans ce secteur fortement industrialisé et urbanisé.

Le pH du terril est proche de la neutralité, la somme des bases échangeables est élevée et le complexe absorbant est pratiquement saturé. Donc l'Arrhenatherum elatius trouverait des conditions favorables à son développement si le terril ne présentait pas un taux de Mg très élevé (supérieur à la normale) tandis que la teneur en Ca est faible (tableau n°3). La friche a par contre une teneur normale en Mg et, comme le terril, présente une teneur assez faible en Ca.

b: la station d'Auchy (Photo n°4):

*vue générale: (Figure n°5)

Le terril d'Auchy (n°34) est aux confins ouest du bassin houiller. C'est un petit terril conique, d'une vingtaine de

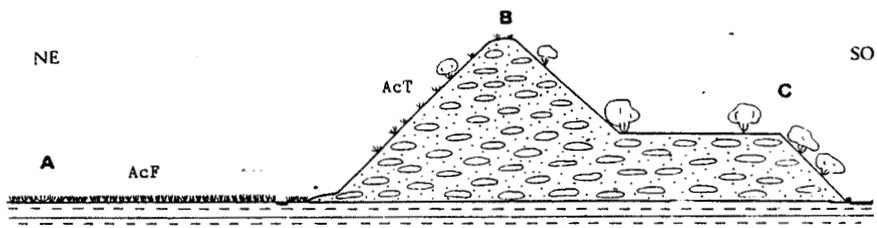
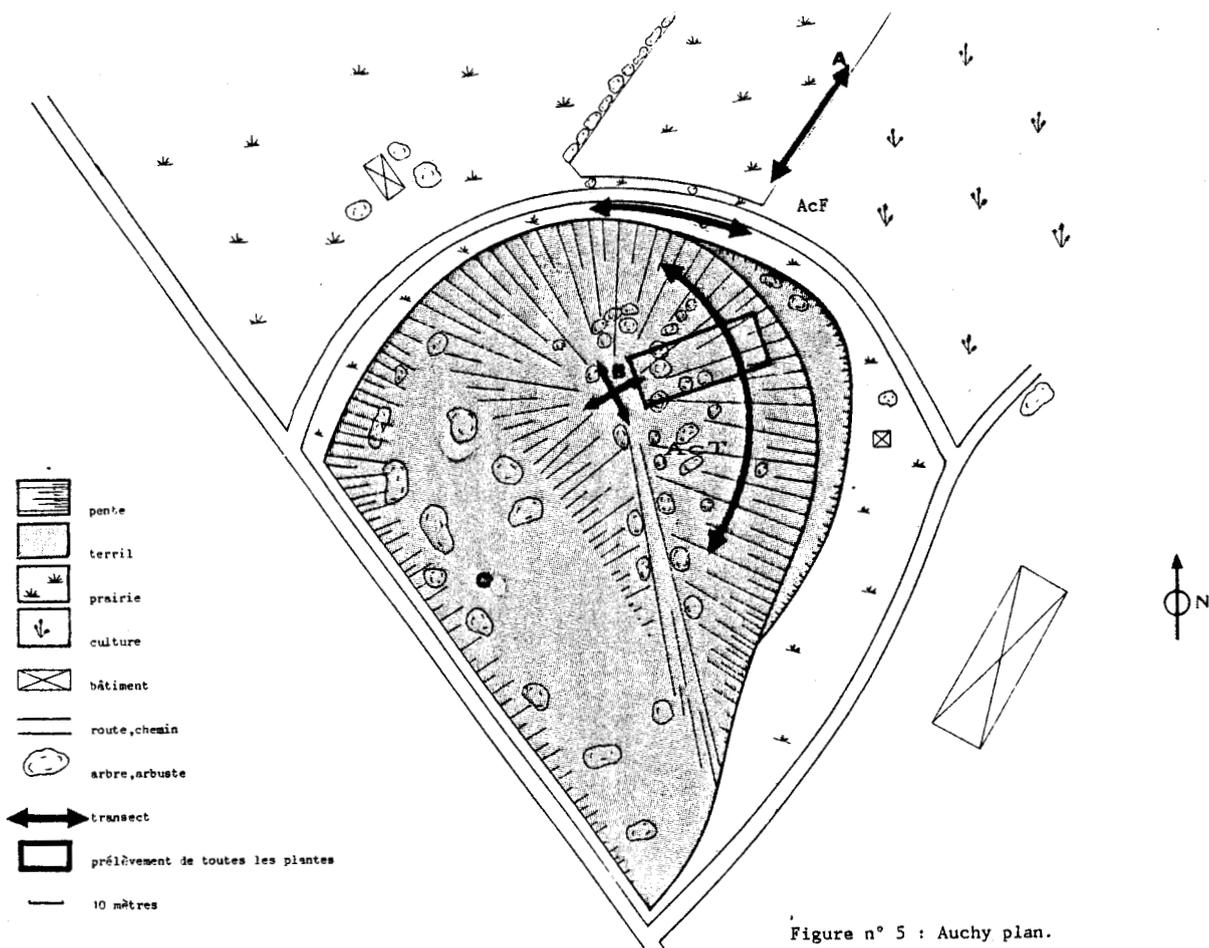


Figure n° 6 : Auchy vue en coupe du transect.



TABLEAU N° 2 : Teneurs en métaux lourds des différentes zones d'études.

		Teneur en ppm de zinc	Teneur en ppm de plomb
AUCHY	Base de Loisir	19,9	75,5
	Voie des Express	2437 à 5865	120 à 463
	Prairie de Fauche	1287	38,3
	Pelouse calaminaire	2155 à 4503	55,8 à 316
	Remblai Ouest	485	35,6
HENIN	Friche	4,8	4,6
BEAUMONT	Terril	traces à 8,3	5,2 à 5,5
AUCHY	Prairie	traces à 15,6	1 à 1,44
	Terril	traces	0,7
Valeurs "normales" Soltner 1980		50-100	20-60

TABLEAU 3 : TENEUR EN Ca et Mg DES DIFFERENTES ZONES D'ETUDE

		Mg meq/100 g	Ca meq/100 g	Mg / Ca
AUBY	Base de Loisir	2,82	19,43	0,14
	Voie des Express	1,08 à 2,35	7,05 à 12,04	0,095 à 0,27
	Prairie de Fauche	2,14	16,86	0,13
	Pelouse calaminaire	0,57 à 1,33	5,5 à 8,5	0,07 à 0,22
	Remblai Ouest	0,76	2,11	0,37
HENIN	Friche	1,5	8,7	0,17
BEAUMONT	Terril	4,3 à 7,4	4,9 à 8,4	0,63 à 0,89
AUCHY	Prairie	0,96 à 5,26	3,74 à 11,5	1,41 à 0,0089
	Terril	4,43	2,2	2,1
Valeurs "normales" Soltner 1980		0,5 - 1,5	5 - 20	0,1 à 0,5

TABLEAU 4 : RELEVES PHYTOSOCIOLOGIQUES DE LA STATION D'AUCHY AU BOIS

N° RELEVÉ	1	2	3
SURFACE EN M ²	150	100	100
PENTE EN °	0	0	45
EXPOSITION	-	-	NE
% RECOUVREMENT h. m.	100 10	100 10	80 1
<i>Pastinaca sativa</i> L.			2.3
<i>Dactylis glomerata</i> L.	3.4	2.4	1.1
<i>Arrhenatherum elatius</i> L. Beauv. ex. J. et Presl.	2.4	2.4	2.2
<i>Hieracium lachenalii</i> C.C. Gmel			2.2
<i>Poa compressa</i> L.			2.2
<i>Poa pratensis</i> L.	1.2	+2	
<i>Bromus sterilis</i> L.	1.2		
<i>Tussilago farfara</i> L.			1.2
<i>Daucus carota</i> L.			1.2
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.			1.1
<i>Tragopogon pratensis</i> L.			1.1
<i>Poa trivialis</i> L.	+1		
<i>Cynosorus cristatus</i> L.	+2		
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	+2	+1	
<i>Ranunculus acris</i> L.	+1		
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	+1		
<i>Vicia sativa</i> L.	+2		
<i>Phleum pratense</i> L.	+2		
<i>Lolium perenne</i> L.	+3		
<i>Agropyrum repens</i> L. Beauv.	+1	+1	
<i>Taraxacum</i> sp.	+2		
<i>Achillea millefolium</i> L.	+1		+
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	1.2	
<i>Pimpinella saxifraga</i> var. <i>dissecta</i> . auct.			+
<i>Melilotus officinale</i> L. Pallas.			+
<i>Hieracium pilosella</i> L.			+2
<i>Plantago lanceolata</i> L.	+		
<i>Lotus corniculatus</i> L.	i		
<i>Vicia cracca</i> L.	i		
<i>Anthriscus sylvestris</i> L. Hoffm.	i		
<i>Centaurea jacea</i> L.	i		
<i>Urtica dioica</i> L.		3.5	
Mousse sp.	1.2	1.2	+

1 : limite de prairie

2 : friche entourant le terril

3 : terril

Les milieux calaminaires

Photo n°5 : La pelouse calaminaire d'Auby au mois de juin. Les Armeria maritima et l'Arrhenatherum elatius sont en floraison.

Photo n°6 : La voie des express avec la prairie de fauche sur la gauche.

mètres de haut, de pente 30°. Il est entouré de prairies, de champs et d'une petite friche.

*transect: (Figures n°5 et n°6)

Le transect établi:

-longe la clôture (AcF) séparant une prairie d'un champ cultivé. Une végétation de friche et de prairie s'est établie (tableau n°4, colonne 1)

-longe le chemin qui ceinture le terril (AcF).

-monte sur le terril (AcT) où l'Arrhenatherum elatius forme de maigres touffes sur la face nord (Tableau n°4).

Les zones "normales" (AcF) présentent un sol brun (figure n°10) à texture riche en éléments fins (limono-argileux) qui permet un régime hydrique favorable à la végétation.

Le profil pédologique (Figure n°10) du terril montre un sol squelettique constitué pour une grande part d'éléments grossiers (sables, graviers, blocs) accompagnés de quelques éléments fins.

Les teneurs en Pb et Zn sont, sur l'ensemble du transect, relativement peu élevées. Or ce terril se trouve dans une zone rurale où la pollution atmosphérique est quasi inexistante et ceci corroborerait l'origine atmosphérique des teneurs élevées en Pb sur le terril d'Hénin-Beaumont.

Le pH du terril est neutre, le sol est riche en bases échangeables et se caractérise par un rapport Mg/Ca très élevé (tableau n°3).

2.2.2: La station sur milieu calaminaire (photos n°5 et n°6) :

Le traitement industriel de la calamine ou de la blende (minerai de Zinc) provoque des rejets importants d'acide sulfurique, de plomb, de zinc, de cadmium et de nombreux autres éléments (Fe, Cu, Mn, Co, Ni, Al, Si, F,...). Ces aérosols retombent aux environs des usines. De plus, autrefois, les déchets solides étaient étalés sur les terrains proches des usines. Ces apports massifs d'éléments toxiques ont créé les milieux calaminaires. Certains sites sont très anciens. Ainsi, Pline l'Ancien évoque dans ses mémoires le site de Plombières en Belgique, résultat de l'exploitation du plomb à cet endroit.

Sur ces sols très riches en métaux lourds, une végétation typique s'installe. Elle se compose d'Armeria maritima (Mill.) Willd. var. halleri (Wabr.) Mansf., du Cardaminopsis halleri (L.)

Figure n° 7 : Auby plan général.

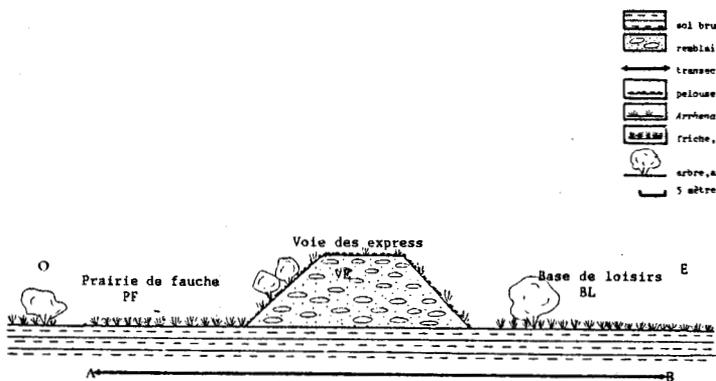
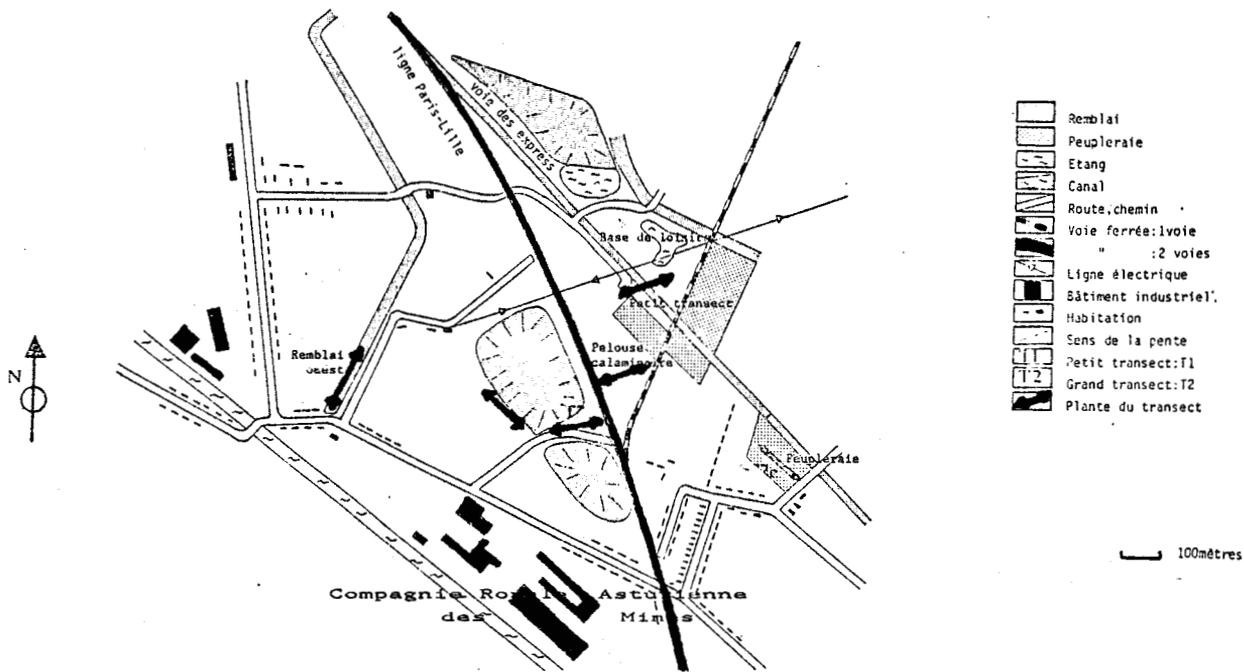


Figure n° 9 : Auby vue en coupe du petit transect.

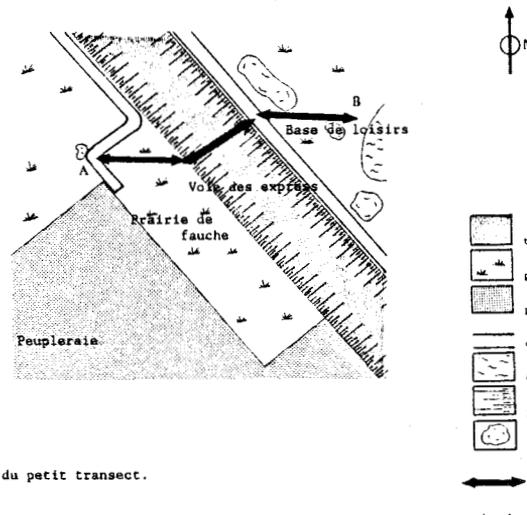


Figure n° 8 : Auby plan du petit transect.

Hayek. et de quelques rares Poaceae dont l'Arrhenatherum elatius.

Le site retenu est celui d'Auby (dans le Douaisis) (Figure n°2), où une usine de traitement du Zinc -la Compagnie Royale Asturienne des Mines- s'est installée à la fin du siècle dernier. En 1982 une étude parallèle des populations et du sol a été réalisée.

*vue générale: (Figure n°7)

Les sols aux alentours de l'usine recevaient autrefois les résidus de traitement du minerai. Actuellement la pollution est essentiellement assurée par les retombées atmosphériques.

Deux transects ont été établis: l'un à échelle fine, car Antonovics (1968) a mis en évidence des mécanismes d'isolement et des différences morphologiques dans des populations au niveau du mètre, et l'autre à une échelle grossière.

*Auby, petit transect (échelle fine) (figures n°8 et n°9):

Placé à 600 m de l'usine, sous les vents dominants, et d'une longueur de 80 m, il traverse:

- la prairie de fauche (PF) protégée des vents dominants de l'usine par une peupleraie. La végétation est variée (tableau n°5, colonne 6). L'Agropyrum repens domine largement les autres espèces telles que l'Arrhenatherum elatius, l'Holcus lanatus.

-la voie des Express (VE)(Photo n°6). Ce remblai de schistes houillers supportait avant 1940 la ligne de chemin de fer Paris-Lille. Lors de son abandon, la végétation a rapidement occupé la station. Le cortège floristique est celui du Violion calaminariae, et on notera l'abondance d'une Bryophyte Pohlia nutans (tableau n°5, colonne 3).

-La base de loisir (BL): A l'abri de la voie des express, une base de loisir a été aménagée. Une partie est restée en friche ; dans celle-ci croît une arrhénathéraie très vigoureuse.

Le profil pédologique (figure n°10) montre un sol brun limono-argileux. Les analyses révèlent un sol équilibré pour les bases échangeables et la présence de métaux lourds en quantités non négligeables (tableau n°2). Le plomb et le zinc proviennent de la pollution atmosphérique. Ici il y a accumulation car l'exportation est inexistante par l'absence de fenaison.

*Auby, grand transect (échelle grossière) (Figure n°7):

Il s'étire sur 1,5 kilomètre au nord de l'usine et traverse:

- un remblai de schistes houillers (RO), à 700 mètres de

TABLEAU 5: RELEVÉ PHYTOSOCIOLOGIQUE DE LA STATION D'AUBY

N° RELEVÉ	1	2	3	4	5	6
SURFACE EN M ²	150	200	200	150	150	100
PENTE °	35	0	0	0	35	0
EXPOSITION	NE	-	-	-	NO	-
% RECOUVREMENT h. m.	60 50	100 60	100 20	100 20	75 20	100
h						
<i>Armeria maritima</i> var <i>halleri</i> (Wallr) Mansf.	3.4.	5.5		+1		i
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Beauv. ex J. et C. Presl	2.3	2.3	3.5	3.4	4.4	2.4
<i>Agropyrum repens</i> (L.) Beauv.		+1	+3	1.3	i	4.5
<i>Holcus lanatus</i> (L.)						
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+4					
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	1.3				+2	
<i>Dactylis glomerata</i> (L.)			+3	1.3	i	
<i>Poa pratensis</i>			+3	1.2		
<i>Ranunculus repens</i> (L.)			2.2			
<i>Cardaminopsis halleri</i> (L.) Hayek	1.2	2.2	+2	+2	+1	1.2
<i>Convolvulus arvensis</i> (L.)	1.2	1.2				
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke		1,2				
<i>Trifolium pratense</i> (L.)			+2			
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.			+2	1.1		
<i>Phleum pratense</i> (L.)			+2			
<i>Lolium perenne</i> (L.)			+2	+2		
<i>Tusilago farfara</i> (L.)	1.1					
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm			+1	i		
<i>Veronica persica</i> Poir.			+1			
<i>Equisetum arvensis</i> (L.)	+1					
<i>Epilobium angustifolium</i>				i		
<i>Symphytum officinale</i> (L.)				i		
<i>Heracleum sphondylium</i> (L.)				i		
<i>Anagalis arvensis</i> (L.)				i		
<i>Sonchus arvensis</i> (L.)				i		
<i>Rubus caesius</i> (L.)				i		
<i>Veronica chamaedrys</i> (L.)				i	+2	
<i>Bromus mollis</i> (L.)						
<i>Rumex acetosa</i>				i		i
m.						
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw) Lindl	2.4	+1				
<i>Cladonia coniocaea</i>	+2					
Mousse sp.	3.2	4.4	2.3	2.3	2.4	

- 1 : Voie des express
2 : Pelouse calaminaire
3 : Base de loisirs
4 : Peupleraie
5 : Remblai ouest
6 : Prairie de fauche

l'usine, protégé des vents, et recouvert d'une arrhenatheraie très dense (tableau n°5)

- la pelouse calaminaire (PC) (Photo n°6), zone directement sous les vents, d'une surface de plusieurs hectares. La pollution intensive maintient une pelouse spectaculaire à Armeria maritima var. halleri. Le nombre d'espèces y est faible (7) (tableau n°5), la végétation est rase et est parsemée de quelques touffes d'Arrhenatherum elatius, que l'on trouve cependant par endroits en noyaux denses.

- la peupleraie (P). Elle est sous les vents dominants de l'usine mais par son éloignement et de la protection offerte par les peupliers, elle est relativement peu polluée. Sous les peupliers, âgés de 15 ans, une arrhenatheraie dense s'est installée.

La station d'Auby présente trois sites dont le sol est limono-argileux (base de loisir, prairie de fauche et pelouse calaminaire) et deux sites dont le sol rappelle celui de terril (voie des express et remblai ouest) (figure n°10). Cependant des différences sont à noter: le sol brun de la pelouse calaminaire est recouvert par une épaisse couche de matière organique non décomposée. Elle peut dans certains cas adsorber ou complexer de grosses quantités de métaux lourds et ainsi détoxifier le milieu. Cet horizon A₀ résulte de la faible activité cellulolitique des sols contaminés (Khan et Frankland, 1984).

Les racines d'Arrhenatherum elatius restent en surface alors qu'elles prospectent jusqu'à un mètre de profondeur le remblai ouest et la voie des express.

Toutes ces zones sont contaminées par les métaux lourds (tableau n°2). C'est le remblai ouest qui a les teneurs en zinc et en plomb les plus proches de la normale. Les autres zones, sous les vents dominants, ont des teneurs en Pb et surtout en Zn très élevées.

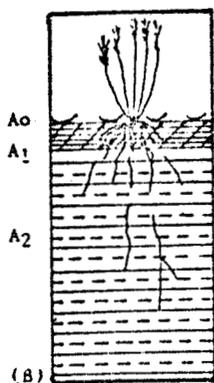
La prairie de fauche a des teneurs moindres que celles de la base de loisir. Les métaux lourds de la prairie de fauche sont sans doute exportés lors de la fauche, celle-ci est inexistante sur la base de loisir (Martin-Bouyer, 1984).

La pelouse calaminaire et la voie des express montrent les teneurs en Pb et en Zn les plus élevées. La teneur en métaux lourds de la pelouse calaminaire décroît rapidement en profondeur, ceci ayant déjà été observé par Antonovicš et al. (1971) et Petit (1974).

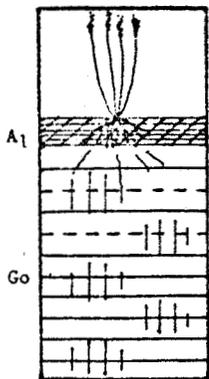
Les teneurs en Ca de la base de loisir, de la voie des express et de la prairie de fauche sont normales. Par contre pour la pelouse calaminaire et le remblai ouest, il y a un déficit en Ca. Les teneurs en Mg sont très élevées pour la base de loisir, la voie des express et la prairie de fauche tandis qu'elles sont à peu près normales pour la pelouse calaminaire et le remblai

Figure n° 10: profils pédologiques réalisés sur les différentes zones des transects. HENIN-BEAUMONT

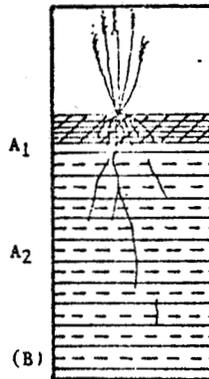
AUBY



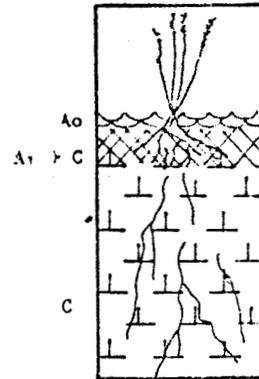
Base de loisir



Prairie de fauche

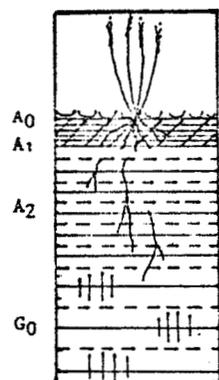


Friche

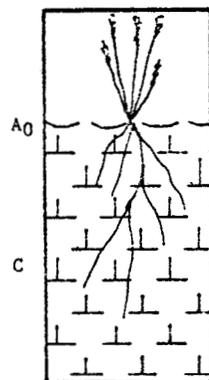


Terril

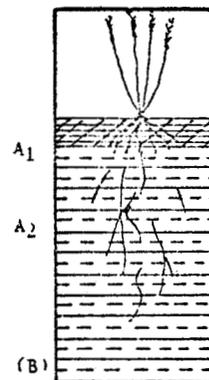
AUCHY



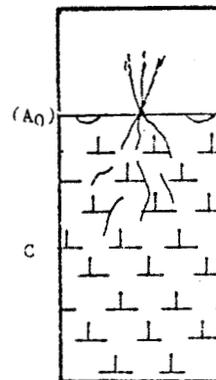
Peupleraie



Remblai ouest



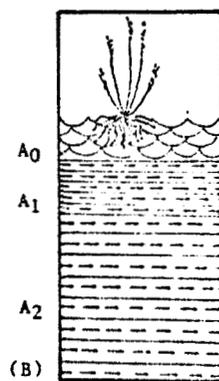
Prairie



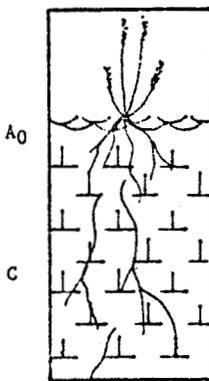
Terril

Légende:

- couche organique peu décomposée
- horizon particulière peu actif
- argile
- limon
- précipitation localisée de fer ferrique
- roche mère en cours d'altération
- racine
- plante



Pelouse calaminaire



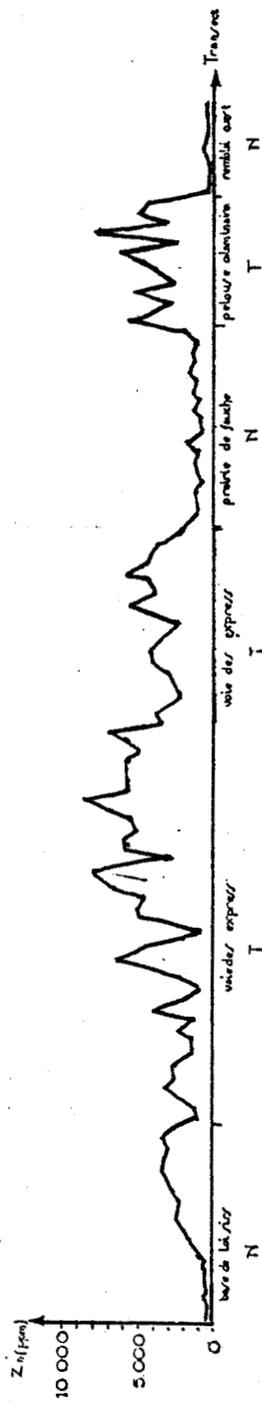
Voie des express

- A0: horizon organique superposée au sol minéral (+ 30 % matière organique)
- A1: horizon mixte contenant en mélange de la matière organique (-JG et de la matière organique)
- A2: horizon pauvre en matière organique
- A: ces horizons de surface contiennent de la matière organique et sont souvent appauvris en colloïdes ou en fer par lessivage.
- B: horizon enrichi par lessivage en éléments fins et colloïdaux; dans les sols normaux cet horizon est à l'état embryonnaire.
- G0: horizon gris verdâtre, gley oxydé à taches et concrétions ferrugineuses. Il correspond à la zone d'oscillation de la nappe.
- C: roche mère; se rencontre uniquement sur les terrils et les remblais. C'est un mélange de schistes et de grès.

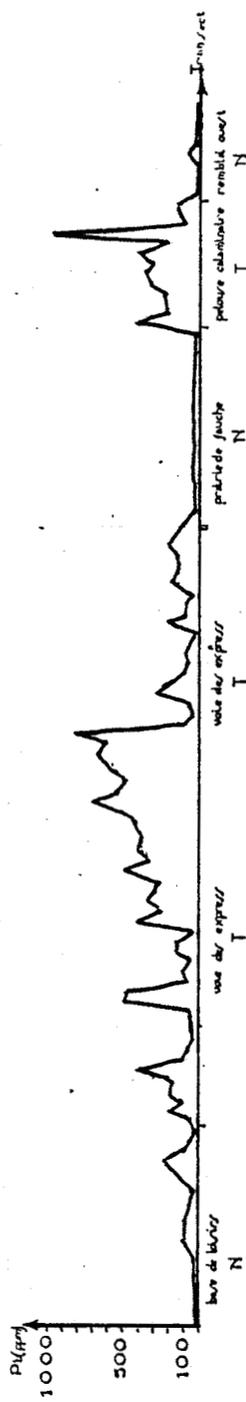
— 20 centimètres

Figure n° 11 : variabilité des teneurs du sol en métaux lourds le long du transect d'Auby. L'analyse a été faite tous les mètres dans le sol des touffes d'Arrhenatherum elatius.

teneur en Zn (ppm) le long du transect d'Auby



teneur en Pb (ppm) le long du transect à Auby



1 mètre

ouest.

Ceci entraîne un rapport Mg/Ca très élevé pour toutes les zones. Cette abondance en bases échangeables pourrait diminuer la toxicité des métaux lourds (Wilkins, 1977).

Pour tous les transects, la variabilité pour les caractères physico-chimiques du milieu augmente très fortement dans les milieux toxiques alors qu'elle est faible pour tous les milieux normaux (figure n° 11).

2.3. Les dispositifs de récolte et d'étude:

2.3.1. Les transects:

Les transects ont été conçus de manière à traverser des zones normales et toxiques de chaque station. Le petit nombre de plantes recensées le long du transect sur le terril d'Auchy a rendu nécessaire la récolte de toutes les plantes d'une parcelle de la pente N.E. du terril.

Le nombre d'individus analysés est de:

* Auby:

- Remblai ouest: 20
- Pelouse calaminaire: 41
- Peupleraie: 28
- Base de loisirs: 35
- Voie des express: 60
- Prairie de fauche: 20

* Hénin-Beaumont:

- Friche: 35
- Terril: 80

* Auchy:

- Friche et prairie: 35
- Terril: 120

La mise en place de ces transects a permis de suivre régulièrement sur le terrain l'état phénologique des plantes repérées. La culture de ces mêmes plantes au terrain d'expérience a fourni le matériel pour les études électrophorétiques, de phénologie et de stabilité des caractères morphologiques.

2.3.2. Surfaces d'étude:

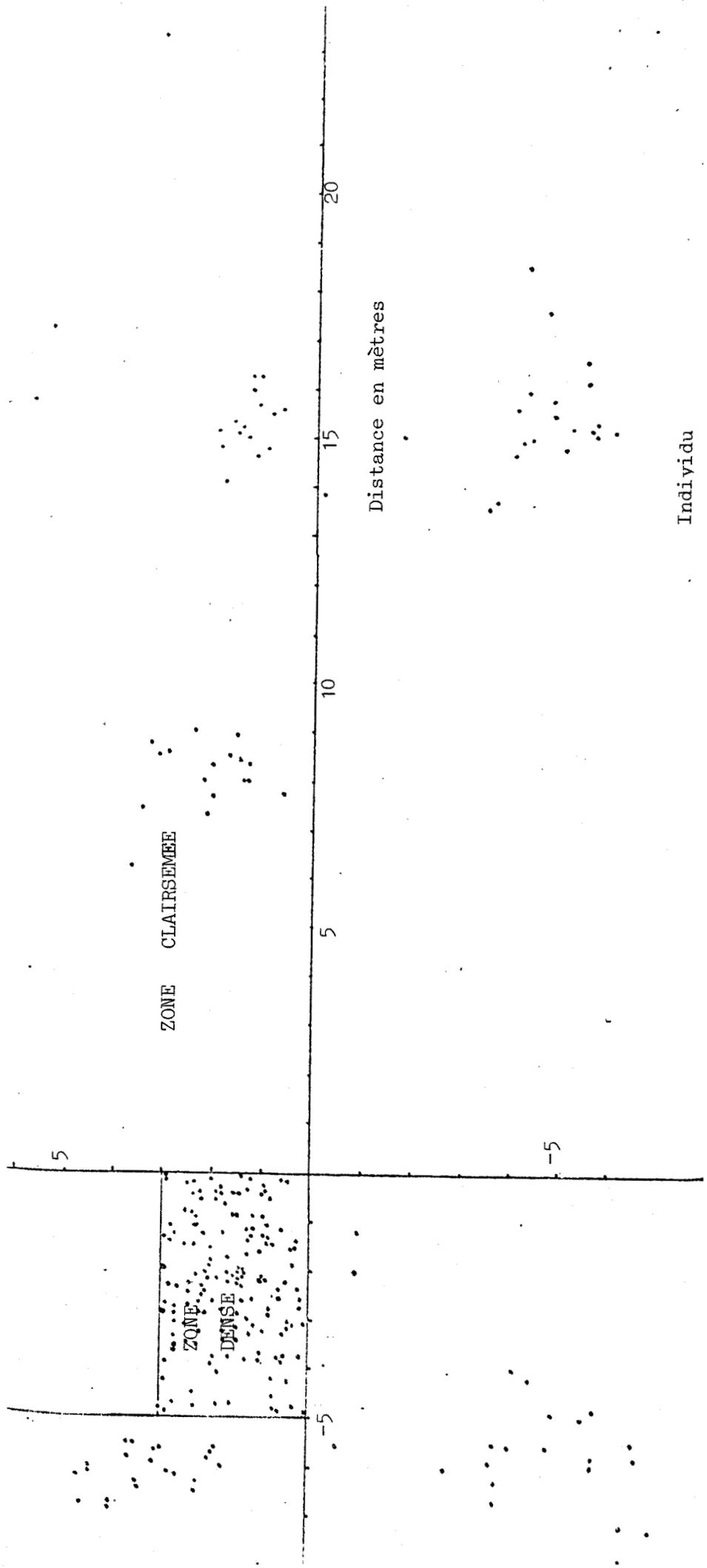


Figure n° 12 : répartition des individus sur la pelouse calaminaire.

La mise en évidence de variations morphologiques chez certaines plantes et la nécessité de rendre plus précise la méthode d'investigation phénologique ont motivé l'analyse de toutes les plantes présentes sur une surface de 50 m², à proximité de chaque transect, en milieu normal et toxique (pour les milieux clairsemés, plusieurs surfaces de 50 m² ont été analysées afin d'obtenir des échantillons de plus de 100 plantes).

2.3.3. Cartographie d'une surface à densité variable (Figure n° 12):

Pour s'affranchir des effets de variation de la toxicité des milieux un relevé cartographique de tous les pieds d'Archenatherum elatius a été réalisé dans la pelouse calaminaire d'Auby. Dans le secteur étudié, la densité des panicules est variable. La détermination phénologique de chaque panicule et leur marquage ont permis, par la suite, la récolte de toutes les semences qui ont eu un développement synchrone. La détermination du génotype parental a permis d'étudier les effets de la densité sur la structure génétique et la répartition des génotypes.

2.4. Résumé des conditions stationnelles:

Les différentes conditions des milieux sont résumées dans le tableau n° 6 .

Tableau 6 : Caractéristiques des secteurs étudiés dans les 3 sites

SITES		PEUPELEMENT VEGETAL		CONDITIONS DE MILIEU					populations d' <i>Arrhenatherum</i>
		Physionomie	Espèces dominantes	nature du sol	pente	teneurs moyennes en métaux extractibles (ppm)		rapport Mg/Ca	
						zinc	plomb		
Auby T1	3L	Friche élevée fermée	<i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Agropyron repens</i>	limono-argileux	-	1919	75	0,14	dense
	VE (NE)	Pelouse Calaminaire fermée	<i>Armeria maritima</i> <i>Pohlia nutans</i>	schistes , houillers	NE	2437	159	0,27	Clairsemée
	VE (S)	Pelouse calaminaire ouverte	<i>Armeria maritima</i> <i>Pohlia nutans</i>	"	-	5865	463	0,095	"
	VE (SO)	Pelouse calaminaire	<i>Armeria maritima</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>	"	SO	3675	120	0,15	"
	PF	Prairie de fauche	<i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Agropyron repens</i>	limono-argileux	-	1287	38	0,13	dense
T2	RO	Friche élevée fermée	<i>Arrhenatherum elatius</i>	schistes houillers	0	485	35	0,37	"
	PC	Pelouse calaminaire	<i>Armeria maritima</i> <i>Pohlia nutans</i>	argileux	-	3266	136	0,14	clairsemée à dense
	P	Friche élevées	<i>Arrhenatherum elatius</i>	"	-	-	-	-	dense
Henin Beaumont	HB F	Friche élevée fermée	<i>Arrhenatherum elatius</i>	limono-argileux	-	4,8	4,6	0,17	"
	HB B	Friche élevée fermée	<i>Arrhenatherum elatius</i>	schistes houillers	NE	ε	5,2	0,38	"
	HB P	Friche ouverte	<i>Rumex scutatus</i>	"	NE	8,3	5,5	0,89	clairsemée
	HB T	Friche ± fermée	<i>Rumex scutatus</i> <i>Arrhenatherum elatius</i>	"	NE	3,2	5,4	0,63	dense
Aucny	Ac Cl	Friche élevées dense	<i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Dactylis glomerata</i>	limoneux	-	ε	1	1,41	"
	Ac Ch	Friche élevée fermée	<i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Dactylis glomerata</i>	"	-	15,6	1,5	0,089	"
	Ac T	Friche ouverte	<i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Dactylis glomerata</i>	schistes houillers	NE	ε	0,7	2,1	clairsemée

CHAPITRE 3: LES MECANISMES D'ISOLEMENT REPRODUCTIF: décalage phénologique et régime de la reproduction.

A.LE DECALAGE PHENOLOGIQUE.

1.Matériels et méthodes:

Les observations phénologiques sont effectuées sur les plantes des transects deux fois par mois jusqu'à la fin mars, puis une fois par semaine et à partir du 1^{er} mai deux observations hebdomadaires sont nécessaires. Le stade phénologique pour une population est noté lorsque 50 % des individus ont atteint ou dépassé ce stade. Ce mode de détermination de la phénologie a l'inconvénient de ne pas rendre compte de sa dispersion, à l'intérieur d'un individu ou d'une population. Aussi, pour obtenir ces informations, des relevés ont été réalisés à deux dates précises sur toutes les plantes présentes, sur des surfaces de 50 m². Plusieurs centaines d'individus ont été ainsi analysés. Pour connaître le comportement phénologique des individus, la phénologie de toutes les talles de tous les individus a été suivie sur la zone à densité variable d'Auby.

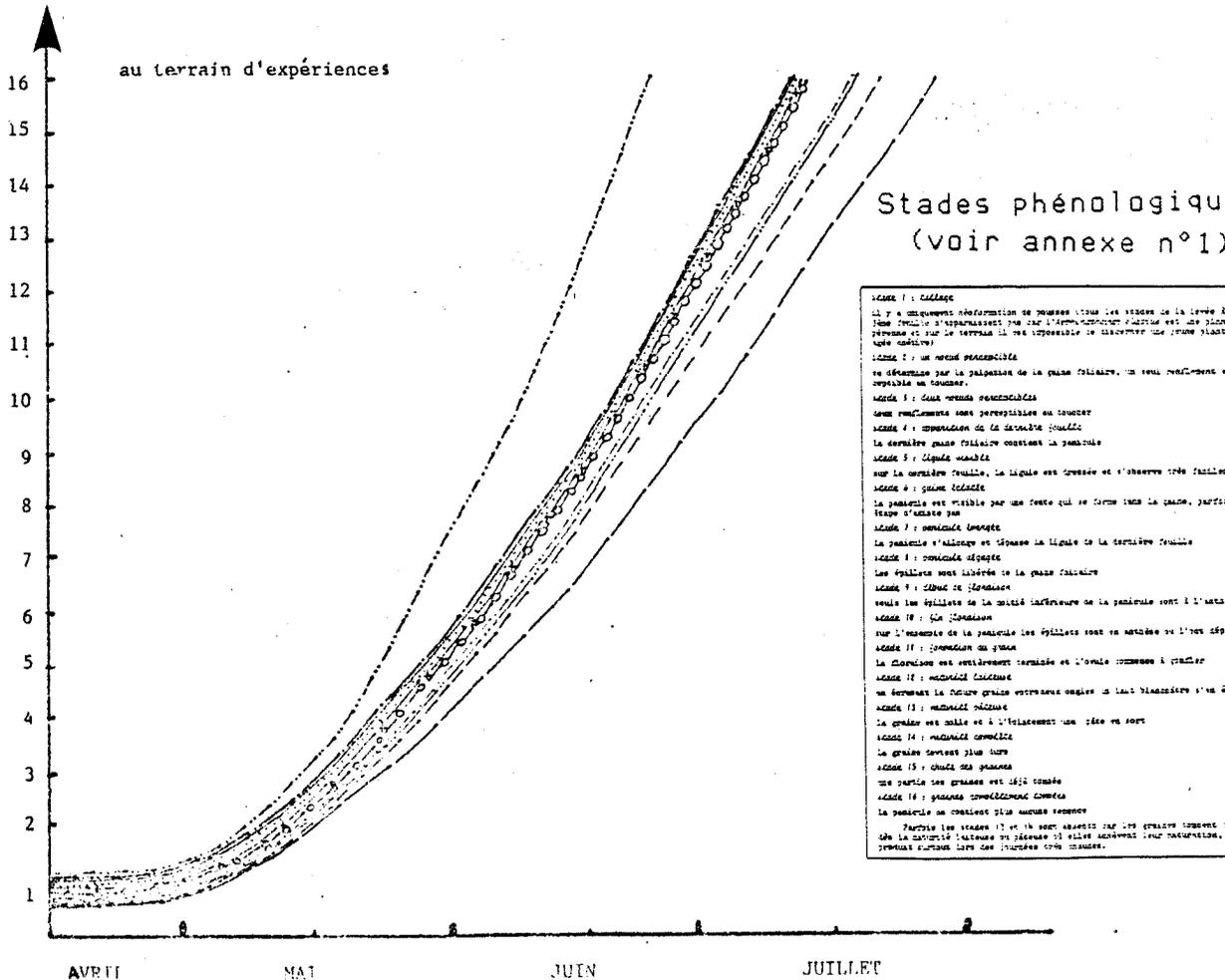
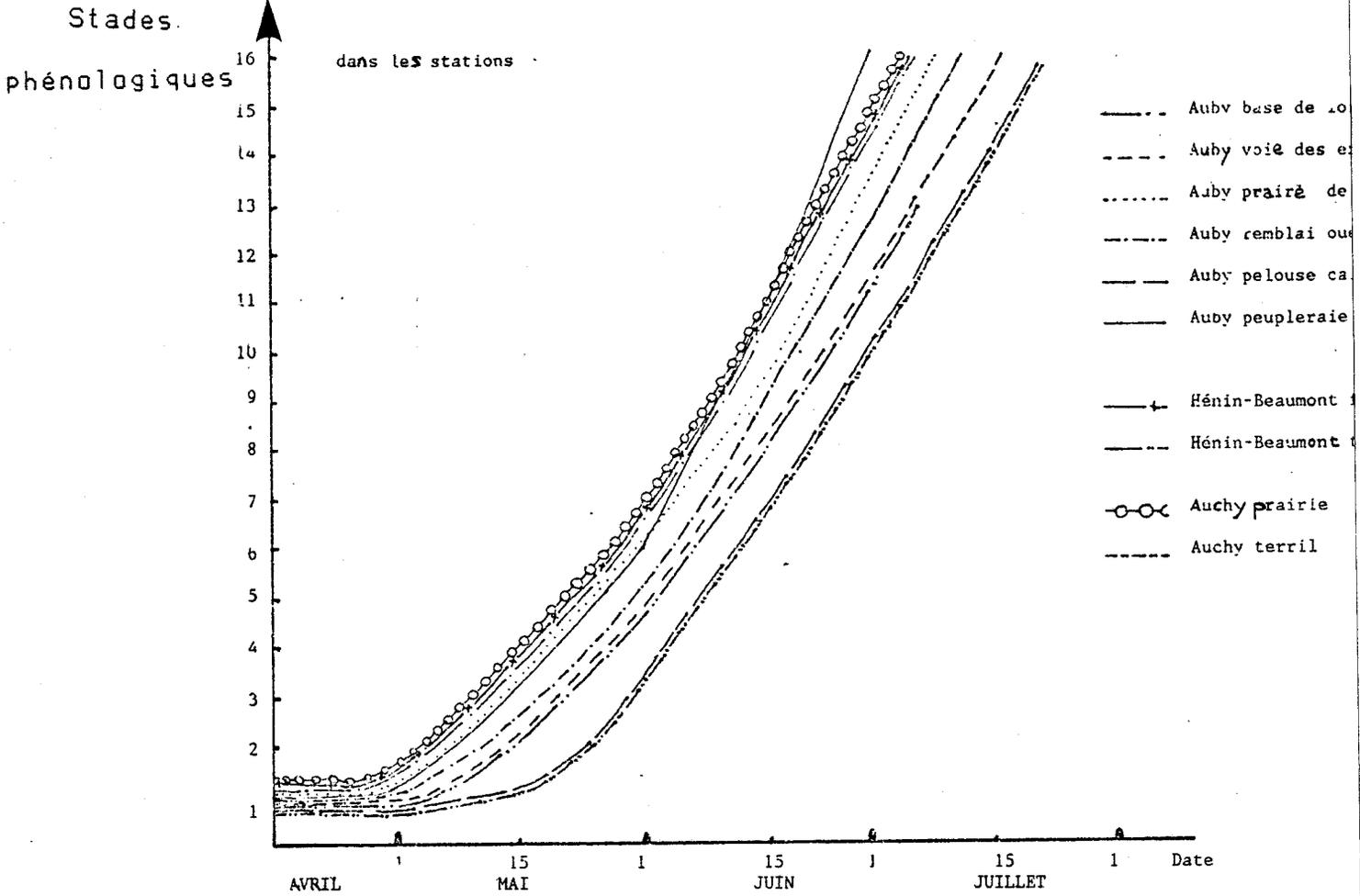
La phénologie des graminées a été particulièrement bien étudiée par les agronomes. Aussi avons nous adapté aux particularités de l'Arrhenatherum elatius l'échelle phénologique mise au point par Feekes pour les céréales (Keller et Baggiolini, 1954).

2.Résultats:

2.1.Suivi phénologique durant toute la saison:

La figure n°13 fait apparaître différents comportements phénologiques: les populations qui se développent sur les secteurs "normaux" à Auchy, Hénin-Beaumont et Auby (base de loisirs et prairie de fauche) sont les plus précoces, alors que

Figure n° 13 : phénologie générale des différentes populations (saison 1983)



celles des autres secteurs toxiques tels que la voie des express d'Auby et le terril d'Hénin-Beaumont sont plus tardives d'environ 9 jours; pour la pelouse calaminaire d'Auby et le terril d'Auchy le décalage atteint une quinzaine de jours.

Afin de tester la nature physiologique ou génétique de ces décalages phénologiques, des talles de ces mêmes plantes - qui ont été observées in situ - ont été transplantées au terrain d'expérience: le décalage phénologique observé in situ est conservé excepté à Auchy où la population du terril tardive de 15 jours in situ est précoce de 15 jours au jardin d'expérience. La tardivité in situ sur le terril d'Auchy pourrait provenir de l'observation de la seconde floraison; la première, plus précoce, étant passée inaperçue en raison de la présence du lapin de garenne qui aurait éliminé les panicules avant la floraison. En effet, le lapin de garenne est présent pendant tout le printemps et tond toutes les espèces herbacées.

A l'exception du terril d'Auchy, le maintien du décalage phénologique entre les secteurs normaux et toxiques dans les autres sites donne à penser que la variabilité phénologique à la floraison, qui se traduit par la présence d'individus précoces et d'individus tardifs, a une composante génétique nette.

2.2. Variations à l'intérieur des populations:

a. Analyse des secteurs normaux et toxiques dans les trois sites:

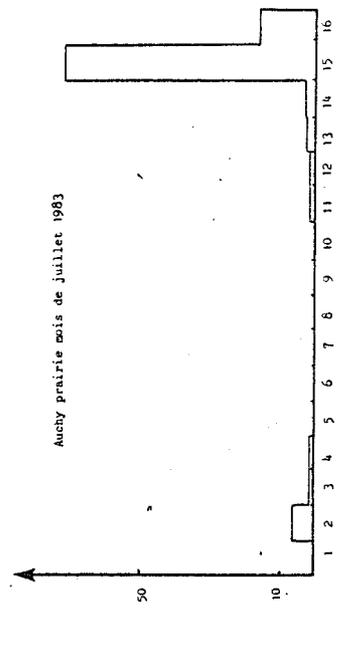
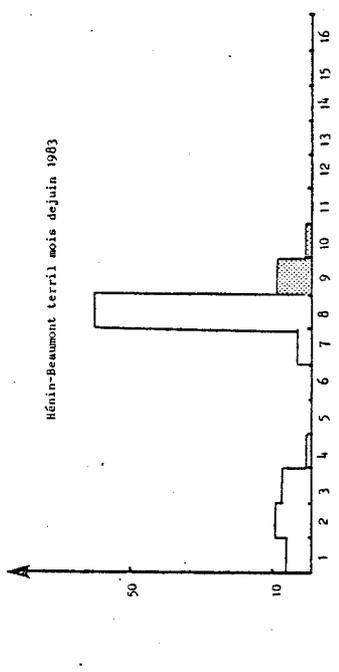
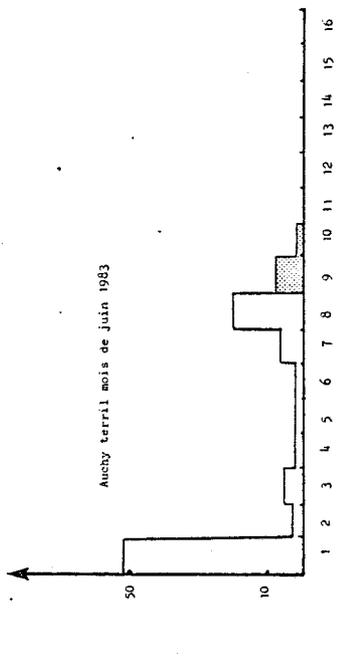
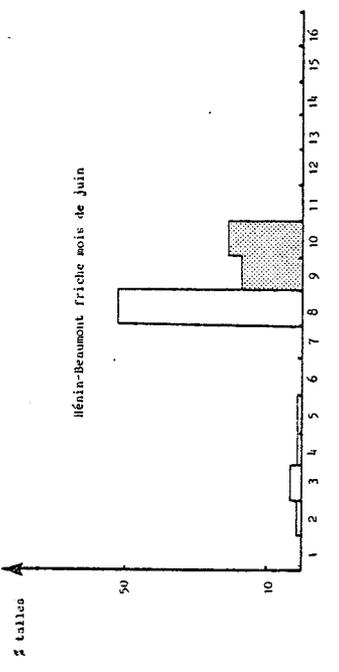
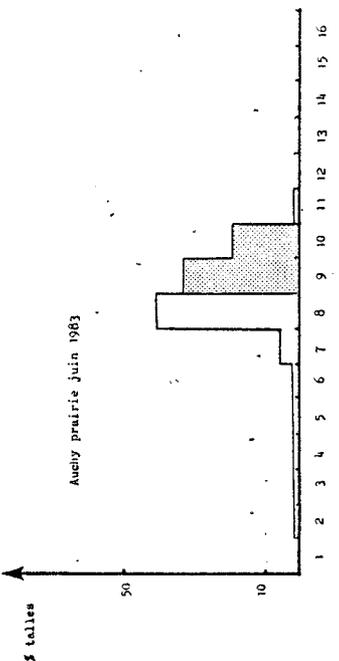
Mi-juin toutes les populations sont en floraison, mais sur les milieux normaux tous les stades phénologiques notés sont proches de la floraison (figure n°14); sur les milieux toxiques la variation est plus importante et de nombreuses tiges sont encore au tallage.

Début juillet, sur les secteurs normaux des trois stations*, la floraison est passée, toutes les panicules sont en fructification. Par contre, sur les secteurs toxiques, la floraison continue; elle se poursuivra jusqu'en octobre.

*pour des raisons climatiques les observations n'ont pas pu être réalisées au mois de juillet à Hénin-Beaumont (échaudage du terril)

b. Etude fine de la variation phénologique dans le secteur toxique calaminaire d'Auby:

L'étude détaillée d'un site toxique comportant la cartographie



Les différents stades
phénologiques reconnus
chez *Arrhenatherum elatius*

Stades phénologiques voir annexe n°1

Stade 1 : tallage

il y a uniquement néoformation de pousses (tous les stades de la levée à la 3ème feuille n'apparaissent pas car l'Arrhenatherum elatius est une plante pérenne et sur le terrain il est impossible de discerner une jeune plante âgée chétive)

Stade 2 : un nœud perceptible

se détermine par la palpation de la gaine foliaire, un seul renflement est perceptible au toucher.

Stade 3 : deux nœuds perceptibles

deux renflements sont perceptibles au toucher

Stade 4 : apparition de la dernière feuille

la dernière gaine foliaire contient la panicule

Stade 5 : ligule visible

sur la dernière feuille, la ligule est dressée et s'observe très facilement

Stade 6 : gaine écartée

la panicule est visible par une fente qui se forme sans la gaine, parfois est étape n'existe pas

Stade 7 : panicule émergée

la panicule s'allonge et dépasse la ligule de la dernière feuille

Stade 8 : panicule dégagée

les épillets sont libérés de la gaine foliaire

Stade 9 : début de floraison

seuls les épillets de la moitié inférieure de la panicule sont à l'anthèse

Stade 10 : fin floraison

sur l'ensemble de la panicule les épillets sont en anthèse ou l'ont dépassée

Stade 11 : formation du grain

la floraison est entièrement terminée et l'ovule commence à grossir

Stade 12 : maturité lactée

en écartant la future graine entre deux ongles un lait blancâtre s'en échappe

Stade 13 : maturité pâteuse

la graine est molle et à l'écaillement une pâte en sort

Stade 14 : maturité cornée

la graine devient plus dure

Stade 15 : chute des gaines

une partie des gaines est déjà tombée

Stade 16 : graines complètement comètes

la panicule ne contient plus aucune semence

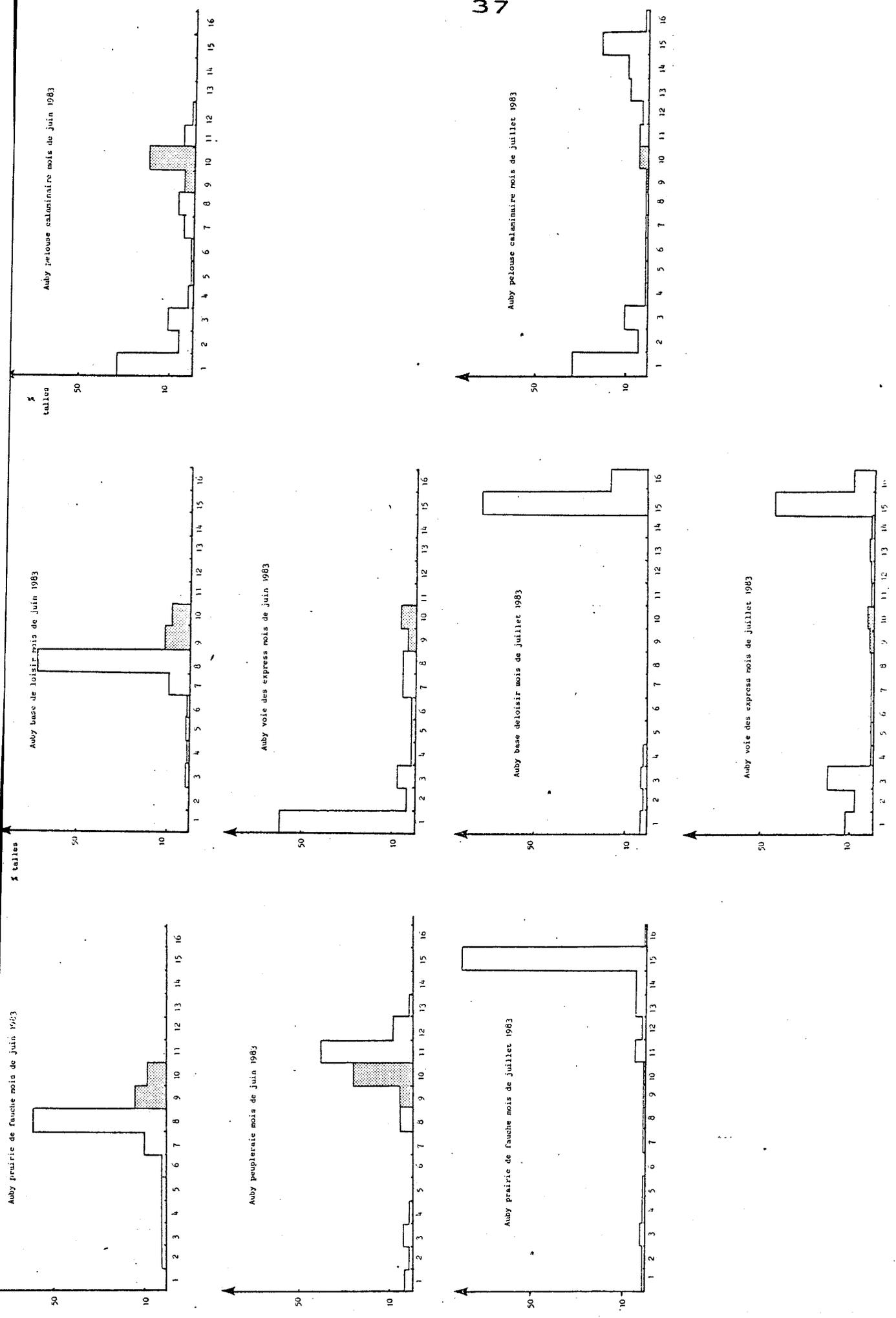


Figure n° 14 : variations phénologiques à l'intérieur des populations d'*Arrhenatherum elatius*.

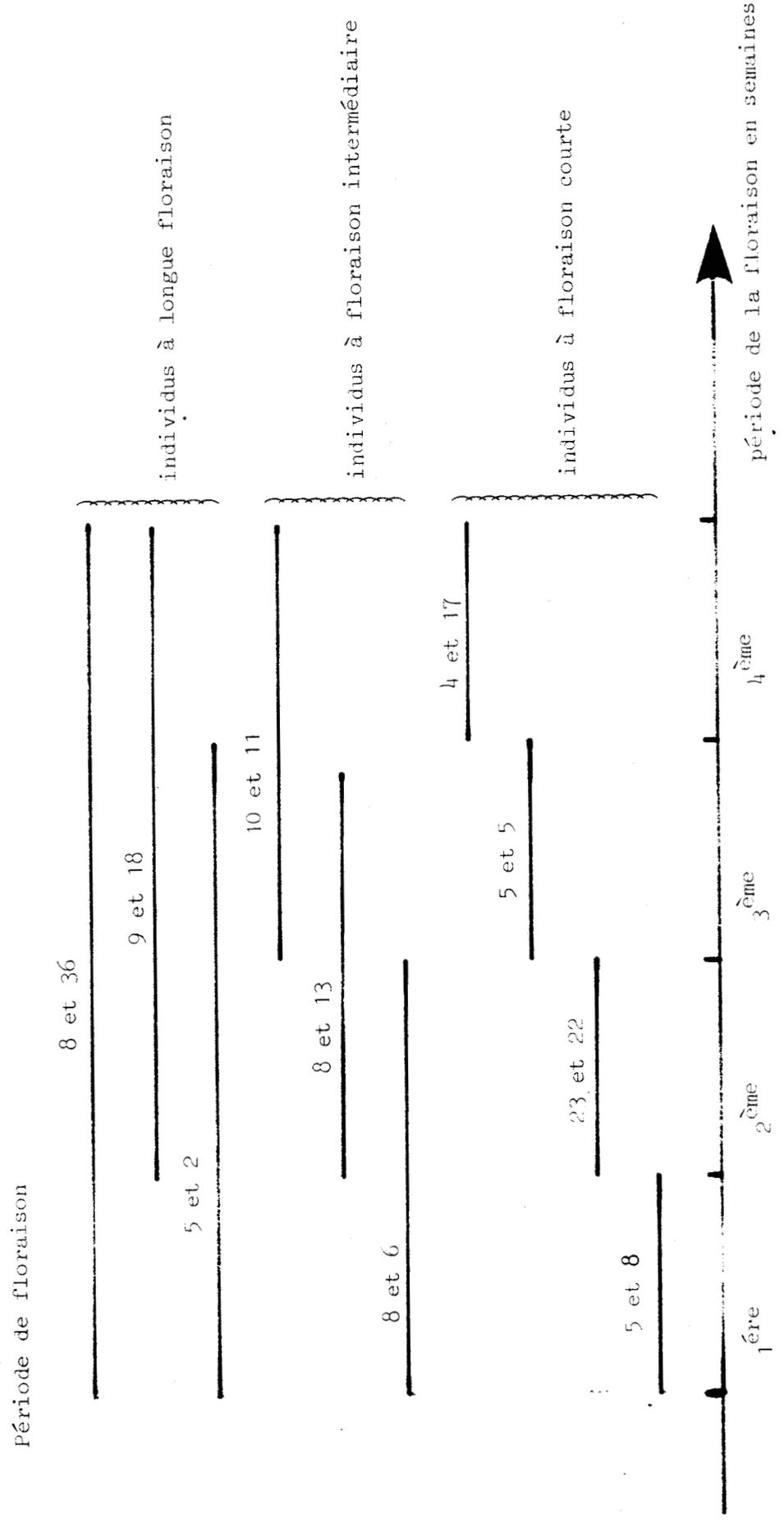


Figure n°15 : période de floraison des différents types phénologiques dans la pelouse calaminaire.
 (Les nombres correspondent au nombre d'individus de ce type en zone clairsemée pour le premier et en zone dense pour le second)

(Figure n°12) et le suivi des pieds au cours de la floraison donne un aperçu plus précis de la variabilité phénologique dans la pelouse calaminaire. Les résultats sont dans les figures n°15 et n°16. Il apparaît qu'au plan de la floraison les individus peuvent être caractérisés non seulement par leur précocité mais aussi par leur durée de floraison.

On peut distinguer les individus (i) à floraison courte (1 semaine), (ii) les individus à floraison semi-longue (2 à 3 semaines) et (iii) les individus à floraison longue (4 semaines et plus). Des précoces et des tardifs se rencontrent dans les deux premières catégories (Figure n°15). Dans les milieux normaux, les individus ont une floraison courte et font partie des plus précoces. La population de la pelouse calaminaire est isolée du flux génique dès la deuxième semaine. L'arrivée de pollen étranger pourra se faire sur les individus à floraison courte ou semi-longue précoce et les individus à floraison longue. Ces derniers sont protégés 3 semaines sur 4 de l'arrivée de pollen étranger et sont pour la quasi totalité des individus ayant un grand nombre de talles (Figure n°16). Le décalage phénologique n'est pas affecté par la densité, la compétition n'est donc pas intervenue dans l'homogénéisation observée dans les populations normales. Ce décalage est donc propre aux milieux toxiques.

3. Discussion:

Les populations d'Arrhenatherum elatius des secteurs toxiques présentent donc une phénologie plus tardive que celle des secteurs normaux avec cependant quelques réserves pour le terril d'Auchy. Antonovics (1968), Antonovics et Mc Neilly (1968) ont montré pour des situations semblables que Anthoxanthum odoratum et Agrostis tenuis sont plus précoces. Cette précocité est chez Agrostis tenuis héritable et dominante (Nicholls, 1979); la stabilité du caractère suggère également que le caractère tardif-précoce est sous contrôle génétique.

Un flux génique est donc possible au mois de juin entre les différentes populations, alors qu'en juillet les populations des zones toxiques sont génétiquement isolées dans chaque secteur (figure n°17).

L'existence de ce décalage phénologique pose la question de son origine. Son apparition dans les populations d'Anthoxanthum odoratum ou d'Agrostis tenuis, espèces auto-incompatibles comme l'Arrhenatherum elatius, est interprétée par ces auteurs comme un dispositif accélérant la reproduction des gènes de tolérance (puisque favorisant les croisements entre assortis, c'est à dire entre tolérants). Les individus tolérants isolés par le décalage phénologique, seraient de ce fait avantagés par la sélection naturelle par rapport aux individus tolérants non isolés, chez

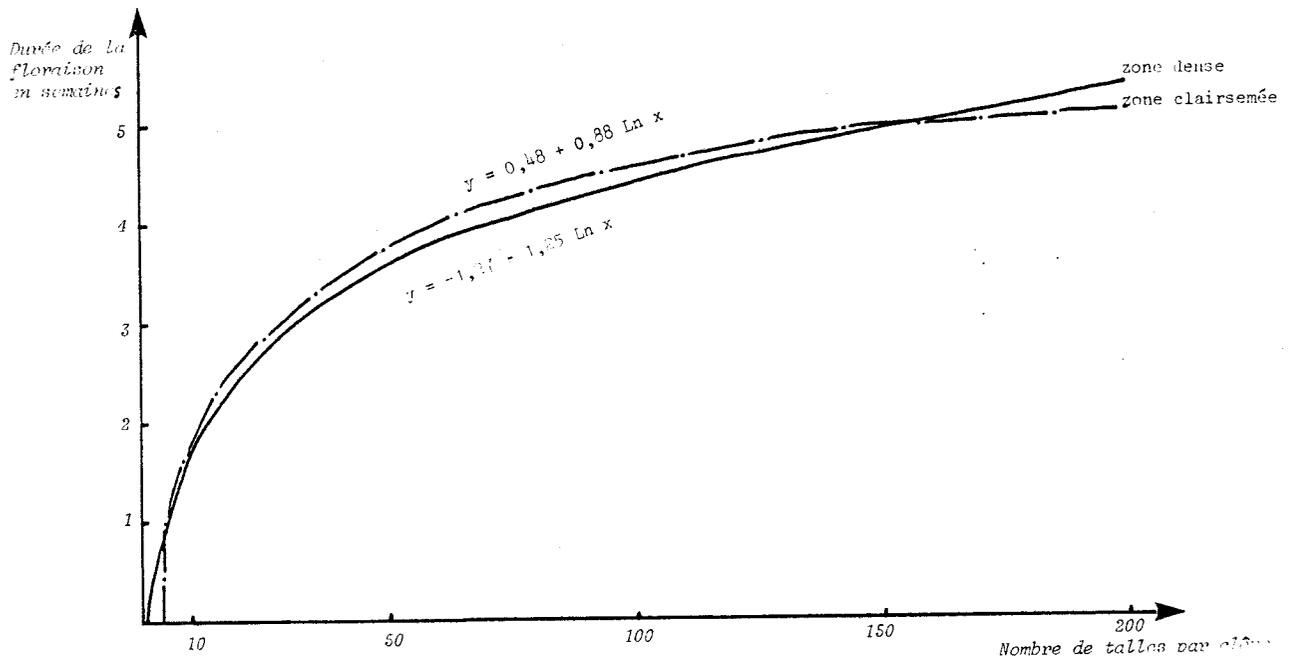


Figure n° 16: durée de la floraison d'un individu en fonction de son nombre de tiges.

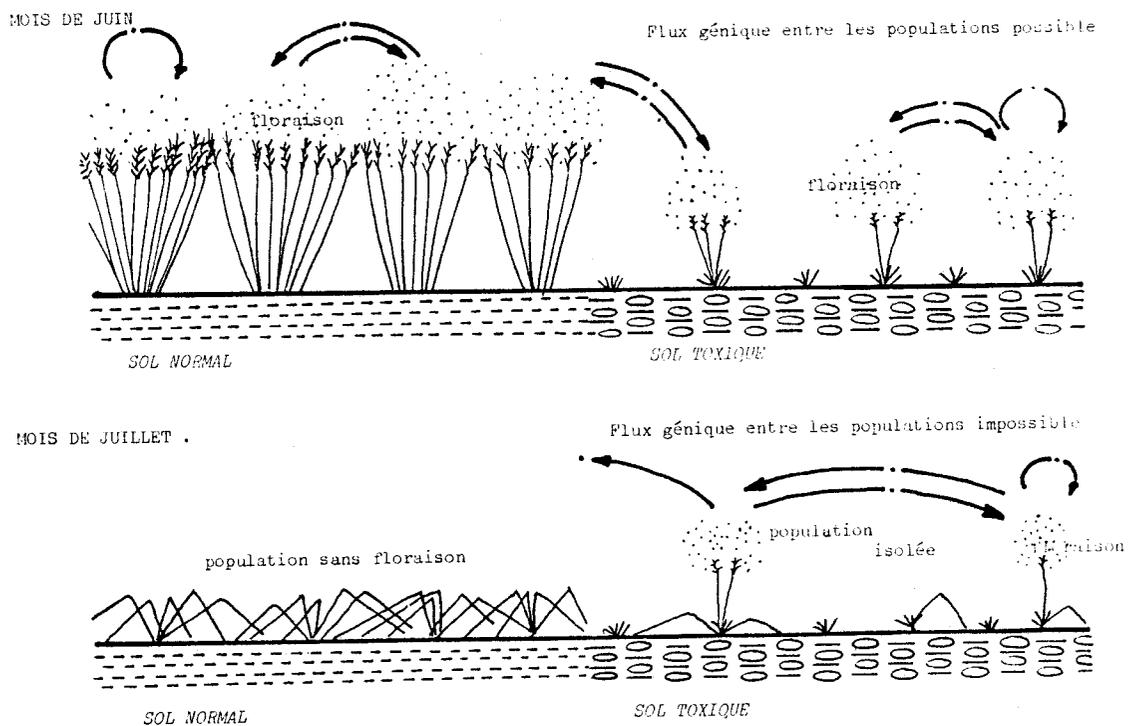
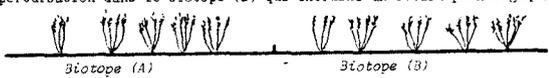
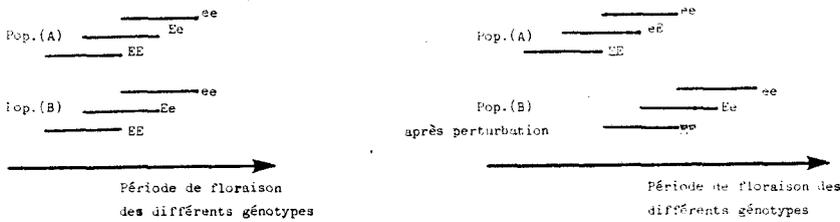


Figure n° 17: conséquences de la phénologie sur les populations et les flux géniques.

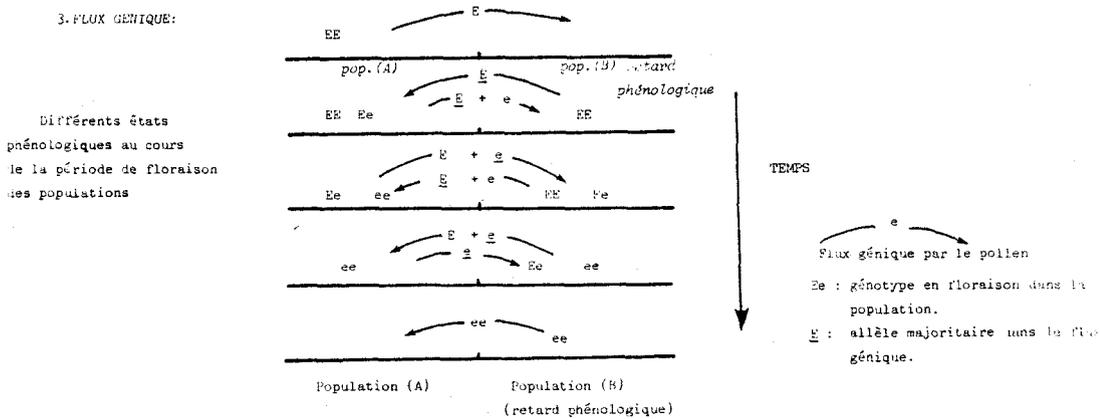
1. CONDITIONS DU MODELE :

- deux allèles sur un locus codant la phénologie: E et e
 - E allèle de précocité, non sélectionnés
 - e allèle de tardivité, non sélectionnés
 - deux biotopes identiques au départ:
- 
- Biotope (A) Biotope (B)
- arrivée d'une perturbation dans le biotope (B) qui entraîne un retard phénologique d'origine physiologique
- 
- Biotope (A) Biotope (B)
- même structure génétique au départ

2. DATES DE FLORAISON DANS LES DIFFERENTES POPULATIONS:



3. FLUX GENIQUE:



4. CONSEQUENCES:

Au bout de plusieurs générations, par écoulement différentiel des allèles, il y a un enrichissement en allèle précoce E dans la population (A) et en allèle tardif e dans la population (B)

Figure n°18 : évolution de la phénologie en cas d'influence du milieu sur la date de floraison (d'après le modèle de Stam, 1983).

lesquels la reproduction des gènes de tolérance doit être ralentie par l'apport de gènes "non-tolérants" des populations normales voisines; ces derniers représentent un fardeau génétique. Dans cette explication du décalage de la floraison, la sélection de génotypes tardifs serait liée à la sélection de génotypes tolérants (la seconde ayant entraîné la première): c'est un sous-produit de la sélection pour la tolérance.

Stam (1983) fournit une explication alternative (Figure n°18); il montre qu'un isolement reproductif par décalage phénologique n'est pas forcément initié par un mécanisme sélectif mais peut être essentiellement non-Darwinien et déclenché par des différences de milieux n'exerçant pas un tri génétique mais simplement un effet physiologique. Stam montre que le décalage phénologique d'origine physiologique peut avoir à l'équilibre un effet génétique identique, par simple écoulement des gènes de tardivité du compartiment précoce vers le compartiment tardif. La différence essentielle est que les processus, tolérance et isolement reproductif, ont évolué simultanément et indépendamment. De ce fait, au cours de la dynamique de la différenciation on devrait trouver dans la première hypothèse un syndrome de la tolérance alors que dans la deuxième il ne devrait pas exister.

Une troisième explication serait que le décalage phénologique ne constituerait qu'une des nombreuses manifestations de la variabilité accrue rencontrée dans les milieux toxiques. Ces milieux recèleraient une large gamme de génotypes qui sont habituellement éliminés dans les milieux normaux; nous aurons l'occasion d'y revenir.

B. ESTIMATION DU REGIME DE LA REPRODUCTION:

Une deuxième voie susceptible de limiter les effets du flux génique est la modification du régime de la reproduction: le passage de l'allogamie à l'autogamie aboutit à l'isolement génétique. En effet, l'augmentation de l'autofécondation a été mise en évidence aussi bien chez l'Anthoxanthum odoratum que chez l'Agrostis tenuis sur les populations des mines de cuivre (Antonovics, 1968). Qu'en est-il chez l'Arrhenatherum elatius?

1. L'intensité de la reproduction sexuée:

Tableau n° 7 : Investissement dans la reproduction sexuée.

STATIONS	% talles fertiles	classes : % de panicules fertiles par individu				
		0-20%	21-40%	41-60%	61-80%	81-100%
AUCHY						
-terril	38	32,5	13,5	12	4	38
-friche	99	0,5		0,51	1	97,5
HENIN-BEAUMONT						
-terril	75	31,5	2	4	6	56,5
-friche	97	0,5	0	2	6,5	91
AUBY						
-pelouse calaminaire	45	69	5	7	6	13
-voie des express	48	87	5	4	3	1
-base de loisir	95	2	0	3	3	92
-peupleraie	89	9	1,5	6	1,5	82
-prairie de fauche	95	0	1	0	5	94
AUBY						
	nombre de fleurs par panicule	nombre de graines par panicules	fertilité	nombre d'individus analysés		
-friche normale	41,5	18,6	N.S. (39,66 25,34) *]*	91		
-pelouse calaminaire	19,7	4,3		32		
-voie des express	18,22	8,1		50		

N.S. : non significatif

* : significatif au seuil de 5%

La fertilité comparée des plantes des secteurs normaux et toxiques est intéressante. Une espèce dans laquelle la reproduction sexuée devient inexistante se propage végétativement (dans ce cas l'isolement est complet) ou disparaît. Quelles sont les modifications de la reproduction sexuée lors du passage des secteurs normaux aux secteurs toxiques ?

Un suivi phénologique continu a permis de quantifier l'investissement dans la reproduction sexuée. Nous l'avons estimé de deux manières:

- en terme d'aptitude à produire une panicule pour une talle (tableau n°7): nous avons évalué (i) le pourcentage de talles fertiles, globalement au niveau de la population, et (ii) de l'aptitude individuelle à produire des talles fertiles en fonction de la taille des individus.

- en terme de fertilité en fécondation libre après transplantation et culture sur sol d'origine au terrain d'expérience (résultats obtenus sur notre matériel d'Auby par Bonduelle, 1984).

1.1. La production de panicules (tableau n°7):

On constate que le pourcentage de talles fertiles pour un individu est inférieur à 50 % en milieu toxique et supérieur à 90% en milieu normal: sur le terril d'Auchy uniquement 38 % des individus ont 80 % de leurs talles fertiles ; cette fréquence est plus élevée sur le terril d'Hénin-Beaumont (56 %). Ce pourcentage passe à seulement 1 et 13 % sur les milieux calaminaires d'Auby (Voie des express et pelouse calaminaire).

On constate ici à nouveau, en milieu toxique toute une gamme d'individus produisant peu ou pas de panicules; en milieu normal, au contraire, une intense reproduction sexuée est de règle.

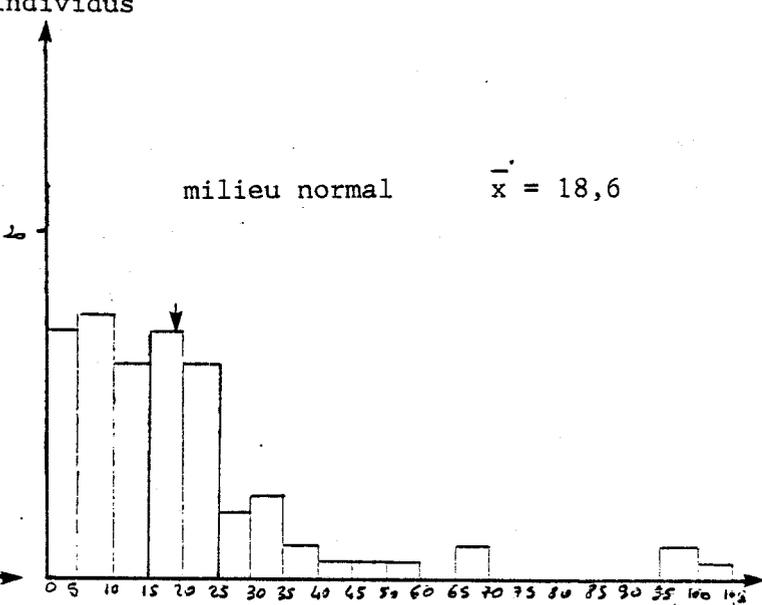
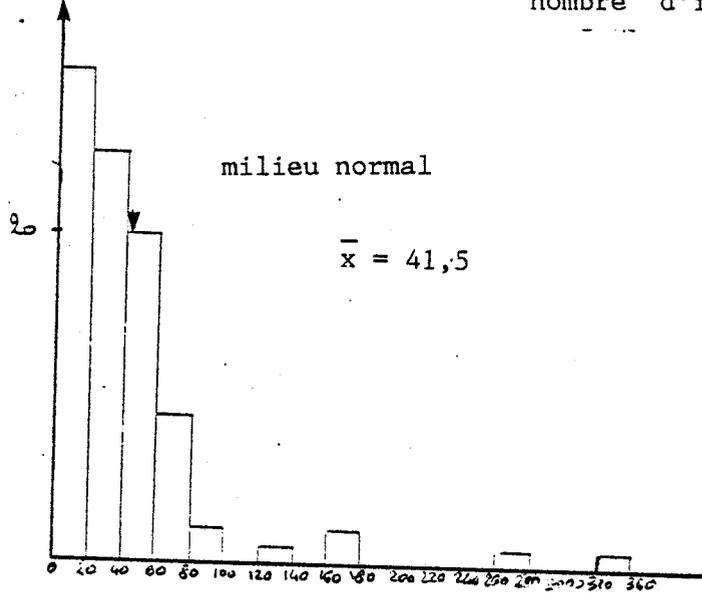
1.2. La fertilité en fécondation libre:

1.2.1. Production de fleurs et production de graines:

La figure n°19 donne pour chaque population la distribution des individus en fonction du nombre de fleurs et du nombre de graines produites.

nombre d'individus

nombre d'individus



nombre de fleurs par panicules

nombre de graines par panicules

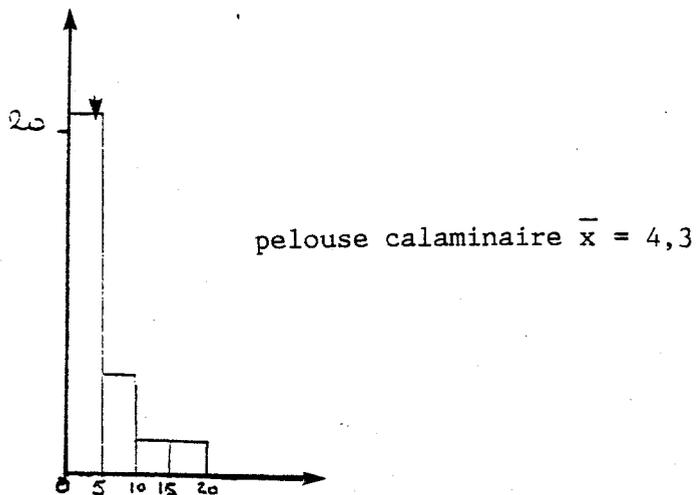
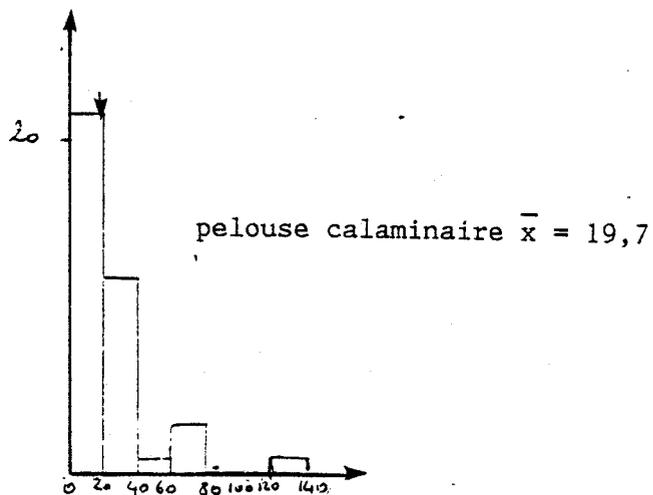
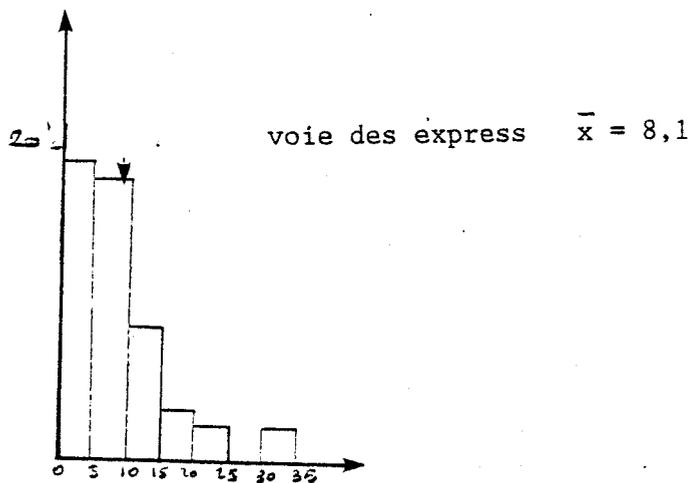
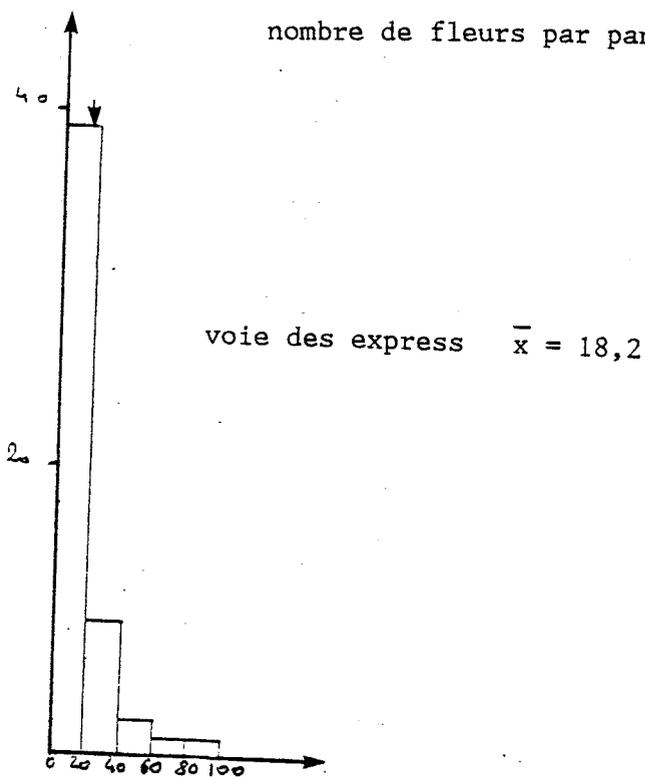


Figure n°19 : production de fleurs et de graines, par panicules en fécondation libre.

La production de fleurs et de graines peut être estimée par le nombre moyen de fleurs ou de graines par panicule et par individu. Les fleurs ici comptabilisées sont les fleurs hermaphrodites (chez l'Arrhenatherum elatius chaque épillet contient généralement une fleur hermaphrodite et une fleur mâle, le comptage des épillets est donc suffisant et aisé). Le tableau n°7 montre que sur le milieu normal, la production de fleurs et de graines est significativement plus importante que sur le milieu toxique. D'autre part, si les nombres de fleurs produites sur les plantes provenant de la voie des express et de la pelouse calaminaire sont semblables, la production en graines est significativement plus basse pour les plantes issues de la pelouse calaminaire.

1.2.2. La fertilité femelle :

Le taux de fertilité femelle est donné pour chaque pied par le nombre de graines rapporté au nombre de fleurs (tableau n°7). Les plantes des milieux normaux et celles de la voie des express ne montrent pas de différence significative ; par contre la fertilité des plantes de la pelouse calaminaire est nettement inférieure à celle des deux autres milieux.

Ces résultats sur la productivité florale, séminale et sur la fertilité femelle montrent que la reproduction dans les populations des milieux non toxiques est bien supérieure à celle des milieux toxiques. Les différences observées dans la production de graines et la fertilité femelle entre les populations de la voie des express et la pelouse calaminaire, sont difficiles à interpréter ; l'origine de ce phénomène peut être dû à (i) la tolérance (la population de la pelouse calaminaire est plus tolérante que celle de la voie des express), (ii) à la vigueur des individus (les plantes de la pelouse calaminaire se sont montrées plus chétives et plus tardives), (iii) à la toxicité du milieu (lors de la transplantation en conditions expérimentales le sol argileux de la pelouse calaminaire a pu conserver une toxicité plus importante que le sol schisteux de la voie des express) et enfin (iv) aux génotypes des plantes (la voie des express est entourée de populations "normales" et le flux génique a empêché une évolution vers une fertilité plus faible).

Remarquons que le caractère cespiteux ne permet pas une propagation végétative forte. D'ailleurs, bien que la reproduction sexuée soit réduite en milieu toxique, la reproduction végétative n'est pas plus forte ; au contraire elle y est plus faible (la production de talles par individu diminue en milieu toxique)(cf. chapitre n°4).

2. Sélection pour l'autofécondation:

Une sélection pour l'autogamie n'aurait-elle pas été favorisée dans les populations toxiques immédiatement adjacentes aux populations normales?

Un tel mécanisme est d'autant plus plausible qu'il a été trouvé pour d'autres espèces en situation similaire et que l'Arrhenatherum elatius, espèce allogame, présente néanmoins une forte variabilité génétique inter et intra-population. En effet Sulinowski (1965) travaillant à partir de 20 populations polonaises a montré que si le taux moyen d'autofertilité était de 4,8 %, il variait de 0 à 61,8 % pour les individus et de 0,55 % à 12,42 % entre les populations.

Une évaluation grossière (Tableau n°8) du nombre de plantes s'autofécondant a d'abord été faite en comptant le nombre de graines produites par individu sans tenir compte du nombre de fleurs pour un échantillon de 4 groupes de populations (populations de terril, population de la voie des express, populations de friches normales du nord de la France et enfin un groupe de deux populations méditerranéennes)(tableau n°8). Le pourcentage de plantes de chacune des 4 classes distinguées (0 graine, 1 à 5 graines, 6 à 20 graines et plus de 20 graines par individu) ne présente pas de grosse variation entre les groupes ; cependant on remarque une plus grande présence d'individus produisant plus de dix graines dans les milieux normaux et leur absence dans les populations méditerranéennes. Cette observation provient probablement de l'imprécision de l'expérience car les individus de friche ont un développement important alors que ceux provenant du bassin méditerranéen sont chétifs.

2.1. Matériel et méthodes:

Un travail plus précis a été entrepris par Bonduelle (1984). Les populations ont été échantillonnées à Auby: 100 individus ont été prélevés sur un terril houiller (le choix d'un terril de charbonnage comme milieu "normal" témoin a été guidé par le souci de tenir compte de la nature schisteuse de la voie des express) protégé de la pollution par les métaux lourds et proche de la voie des express et de la pelouse calaminaire qui ont fourni 100 individus (50 et 50).

Les plantes, rapportées individuellement en pot sur leur sol d'origine, ont été numérotées et regroupées selon leur précocité.

Production de graines en autofécondation	0 graines par individu	1 - 5 graines par individu	6-20 graines par individu	+ 20 graines par individu	Nombre d'individus analysés
Origine des populations					
Terrils	60 %	34 %	0 %	6 %	72
Milieus calaminaires	44 %	44 %	8 %	4 %	27
Milieus normaux	47 %	35 %	8 %	10 %	79
Méditerranéennes	78 %	20 %	2 %	0 %	46

Tableau n° 8 : production de graines par individu en autofécondation dans différentes populations.

Afin de tester leur aptitude à s'autoféconder, 3 à 4 panicules de chaque plante sont isolées dans des sacs différents. La floraison terminée, les panicules ensachées et celles laissées en fécondation libre sont récoltées. De plus, les plantes subissent une allofécondation contrôlée afin de tester l'effet sac.

Après séchage des panicules durant l'été, les semences et les épillets sont comptés. Le rapport du nombre de semences obtenues dans les sacs au nombre d'épillets représente le taux d'autofertilité.

2.2. Résultats et discussion:

La figure n°20 présente la distribution des pourcentages d'autofertilité dans les trois populations étudiées. La comparaison statistique des valeurs moyennes montre que les différences ne sont pas significatives. Le taux moyen d'autofertilité qui varie ici de 1,56 à 2,98 (ce taux est sous-estimé par un effet du sac sur la production de semences) est inférieur à celui établi par Sulinowski (1965) en Pologne pour les populations naturelles d'Arrhenatherum elatius (3,71), ou pour celui donné par Pfizenmeyer (1962) pour 65 génotypes britanniques (4,35).

3. La structure génotypique des populations:

Parallèlement à cette approche expérimentale en terrain d'expérience, nous avons cherché, in situ, à révéler des modifications du régime de la reproduction par l'étude des variations des structures génotypiques. Nous avons utilisé à cette fin des systèmes enzymatiques polymorphes.

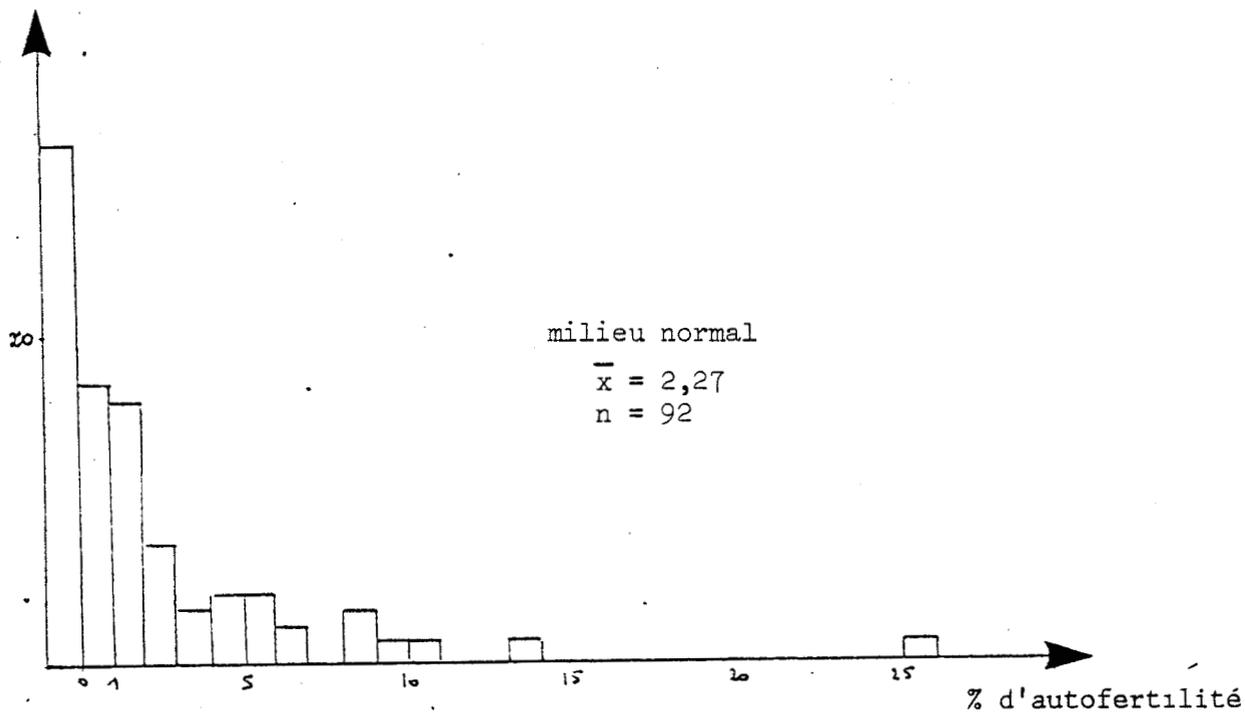
Pour atteindre cet objectif, la détection de variants enzymatiques et la recherche de leur déterminisme génétique ont été effectués. Les phases de cette étape de travail ont été reportées en annexe n°2.

Les loci permettant une analyse aisée de la structure génotypique ne doivent pas avoir un allèle très majoritaire car dans ce cas les hétérozygotes sont rares et rendent impossibles le calcul du taux de consanguinité. Deux loci répondent à cela:

- le locus A.D.H. (pour quelques populations seulement)
- le locus G.O.T. 1

3.1. Analyse de la structure génotypique des secteurs

nombre d'individus

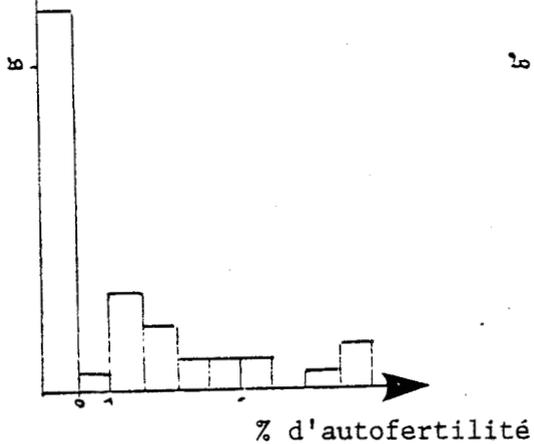


nombre d'individus

voie des express

$\bar{x} = 1,56$

$n = 45$

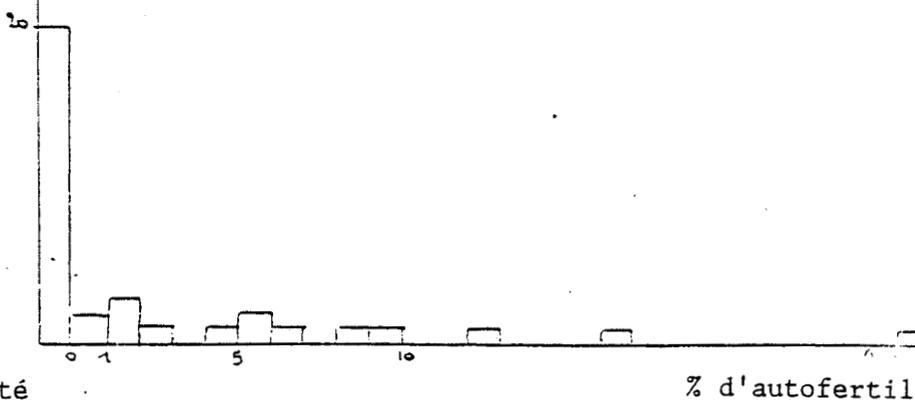


nombre d'individus

pelouse calaminaire

$\bar{x} = 2,98$

$n = 35$



Figure, n°20 : taux d'autofertilité dans les populations d'Arrhenatherum elatius.

normaux et toxiques pour les trois sites:

3.1.1. Le locus G.O.T. 1:

Une analyse portant sur le locus G.O.T. 1 (tableau n°9) montre que toutes les populations croissant sur les secteurs normaux présentent un déficit d'hétérozygotes alors que les populations des secteurs toxiques sont proches de la panmixie. Cependant le terril d'Hénin-Beaumont montre un déficit d'hétérozygotes. C'est le seul milieu toxique qui présente une structure génotypique semblable aux milieux normaux. Deux éléments le différencient du terril d'Auchy:

- une densité forte de panicules par m²
- une toxicité moindre.

3.1.2. Le locus A.D.H.:

Les populations des milieux normaux d'Auby et d'Hénin-Beaumont ne peuvent pas être prises en compte dans l'analyse en raison de la fréquence trop élevée d'un allèle. En dépit de cette difficulté on peut considérer que globalement les résultats sont similaires (tableau n°10).

3.1.3. Discussion:

L'utilisation de ces deux loci ne permet pas de mettre en évidence une liaison entre la structure génotypique et le type de milieu, le terril d'Hénin-Beaumont présente un déficit d'hétérozygotes comme les populations des friches normales. En revanche il existe une bonne corrélation entre la densité (panicules par m²) et le coefficient de consanguinité (coefficient de Wright) (Figure n°21).

3.2. Vérification de la corrélation densité des panicules-structure génotypique:

Afin de tester cette corrélation déficit d'hétérozygotes-densité, il a fallu éliminer l'effet du type de milieu. Une étude a été conduite durant l'été 1984 sur une surface à densité variable, située dans la pelouse calaminaire, donc uniquement en milieu toxique.

La structure génotypique des différentes parties du quadrat a été analysée sur le locus G.O.T. 1. La partie de la pelouse calaminaire a été séparée en trois zones:

* une zone clairsemée où la densité est très faible: seulement deux panicules par m².

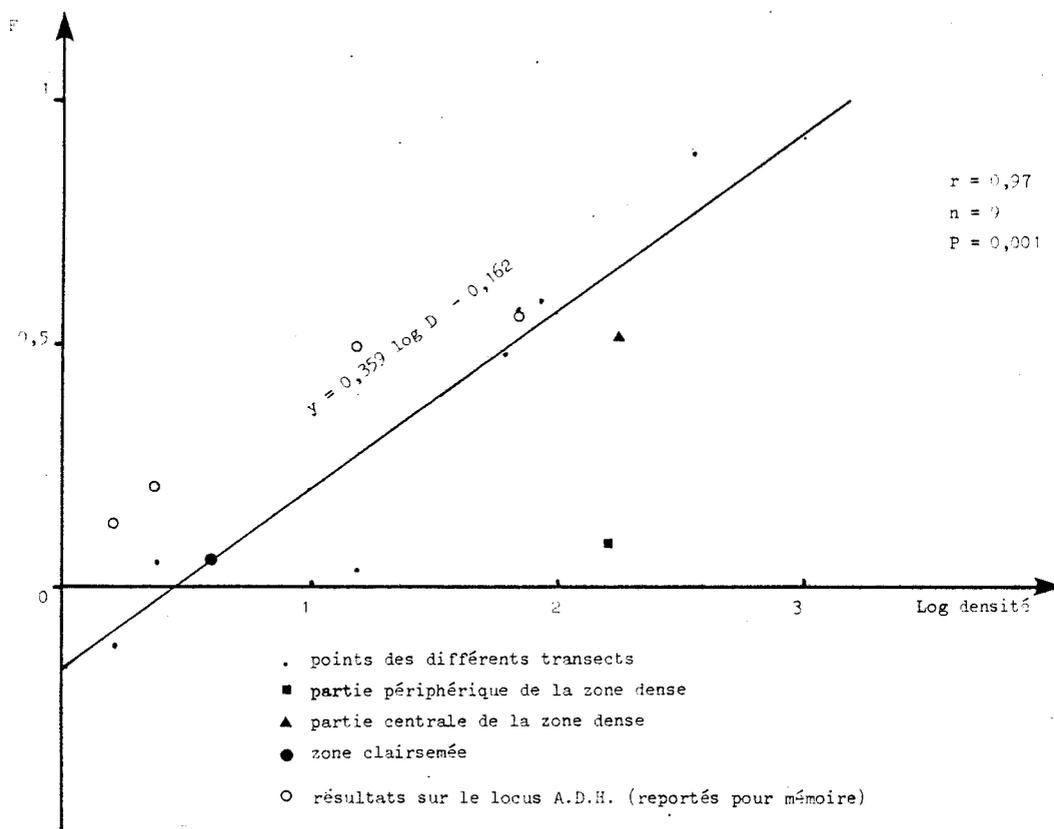
* une zone dense (plus de 150 panicules par m²) comprenant:

Tableau n° 9 : Structures génétiques des Populations
au locus GOT.1 et leurs densités.

Sol	Biotope	F	Densité panicule/m ²	Nombre d'individus analysés
Normal	Auby Base de loisir	0,47	61	52
	Auchy friche	0,58	85	35
	Hénin-Beaumont friche	0,88	352	35
Toxique	Auby voie des express	0,03	15	51
	Pelouse calaminaire (transect)	0,05	2,4	41
	Pelouse calaminaire (zone dense)	0,5	178	152
	Pelouse calaminaire (zone périphérique de la zone dense)	0,07	158	62
	Pelouse calaminaire (zone clairsemée)	0,05	2	80
	Auchy terril	-0,12	1,6	113
	Hénin-Beaumont terril	0,56	69	90

Tableau n° 10 : Structures génétiques des Populations au locus A.D.H. et leurs densités.

Sol	Biotope	F	Nombre d'hétérozygotes observés dans l'échantillon	D	Nombre d'individus analysés
Normal	Auby Base de loisir	0	1	61	36
	Hénin-Beaumont friche	0,23	3	352	35
	Auchy friche	0,35	11	85	35
Toxique	Auby voie des express	0,49	<u>29</u>	15	60
	Auby pelouse calaminaire	0,21	<u>23</u>	2,4	41
	Hénin-Beaumont terril	0,56	<u>31</u>	69	80
	Auchy terril	0,14	<u>86</u>	1,6	110

Figure n°21 : relation entre le coefficient de Wright et la densité en panicule par m². pour le locus G.O.T. 1.

Coefficient de WRIGHT selon LUMARET (1981)

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

$$H_o = \frac{1/2x_{(iiiij)} + 2/3y_{(iiijj)} + 5/6z_{(iijk)} + w_{(ijkl)}}{N}$$

x,y,z,w = effectifs observés des 4 classes d'hétérozygotes.

N = nombre total d'individus

$$H_e = 1 - \sum x_i^2$$

x = fréquences alléliques

- une partie périphérique limitée au premier mètre bordant la zone clairsemée

- une partie centrale éloignée d'au moins un mètre de la zone clairsemée

Les résultats (tableau n°9) reportés sur la figure n°21 répondent à la situation attendue dans la zone clairsemée la sous-population est panmictique alors qu'un déficit en hétérozygotes apparaît dans la partie centrale de la zone dense. Cependant la partie périphérique de la zone dense montre un effet de lisière, la structure génotypique est proche de la panmixie.

4. Discussion:

La corrélation qui existe entre la forte densité et le déficit d'hétérozygotes pourrait s'expliquer par l'apparition d'une certaine consanguinité dans les milieux denses. L'origine de ce phénomène est à rechercher dans une réduction de la taille du voisinage dans les milieux denses, les individus n'ayant des relations génétiques qu'avec un faible nombre de voisins ce qui favorise la consanguinité

La taille du voisinage est calculée par la formule de Crawford (1984):

$$N_e = 4 \cdot 3,14 \cdot \left(\frac{1}{2} t s_p^2 + s_g^2 \right) \frac{1}{2} d (1 + t)$$

t : taux d'allogamie

d : densité en plantes par m²

s_p² et s_g² : variances de la dispersion des graines et du pollen

Cette formule n'est pas utilisable pour les polyploïdes mais elle nous donne l'ensemble des facteurs influençant la taille du voisinage.

La densité d, dans notre cas, a un effet inverse de celui observé, car le facteur d tel qu'il est utilisé dans la formule de Crawford, provoque une augmentation linéaire de N_e. La densité ne peut donc pas expliquer les résultats expérimentaux.

Le taux d'allogamie t nous est inconnu, mais le taux d'autofécondation ne présente pas de grandes variations dans nos populations. Son faible taux et ses variations ne peuvent donc pas influencer suffisamment la taille du voisinage pour permettre les écarts observés à la panmixie.

Les seuls facteurs pouvant expliquer cet écart sont les variances s_p^2 et s_g^2 . La dispersion (D) du pollen et des graines obéit à l'équation suivante:

$$D = e^{ax^b}$$

où a est une constante fonction de l'efficacité de la dispersion et x est la distance du point d'émission des graines et du pollen.

La dispersion des gamètes et des semences doit être faible chez l'Arrhenatherum elatius car (i) un dispositif provoque un blocage rapide de la graine dans la moindre aspérité du sol (figure n°22) et (ii) l'anthèse se produit préférentiellement pendant les périodes sans vent ce qui réduit de beaucoup la dispersion du pollen. Paradoxalement le fromental est anémophile.

Dans les zones denses, un individu se croise avec uniquement quelques voisins; sa descendance restant à proximité, au bout de plusieurs générations les individus s'apparient avec uniquement des apparentés. Il s'en suit un fort taux de consanguinité (Figure n°23).

Dans les zones clairsemées, la distance à parcourir par le pollen étant élevée, un certain brassage de celui-ci a le temps de se produire et permet d'avoir des structures génotypiques proches de la panmixie.

Le statut particulier de la partie périphérique de la zone dense s'explique, dans notre hypothèse, par l'arrivée d'un flux génique important depuis la zone clairsemée.

Ce phénomène de réduction de la taille du voisinage peut avoir des conséquences très importantes; Wright (1969) considère que sur une surface où les plantes sont réparties d'une manière homogène, une différenciation génétique due au hasard peut survenir si la taille du voisinage est inférieure à 200 et devenir très forte si elle est plus petite que 20. Cela doit conduire à la création de sous populations et à une répartition non aléatoire des génotypes. D'ailleurs la figure n°24 montre une répartition en agrégats des génotypes et des phénotypes dans la zone dense. Un effet Wahlund (1924) vient donc renforcer le déficit d'hétérozygotes observé.

Une modification de la taille du voisinage a été décrite par Cahalan et Gliddon (1985) pour une espèce entomophile Primula vulgaris, laissant supposer que ce phénomène est important dans de nombreuses populations naturelles.



Figure n° 22 : épillet d'*Arrhenatherum elatius* avec l'arête genouillée.
Elle provoque un blocage rapide de la graine sur le sol car elle est mue
par des mouvement giratoires.

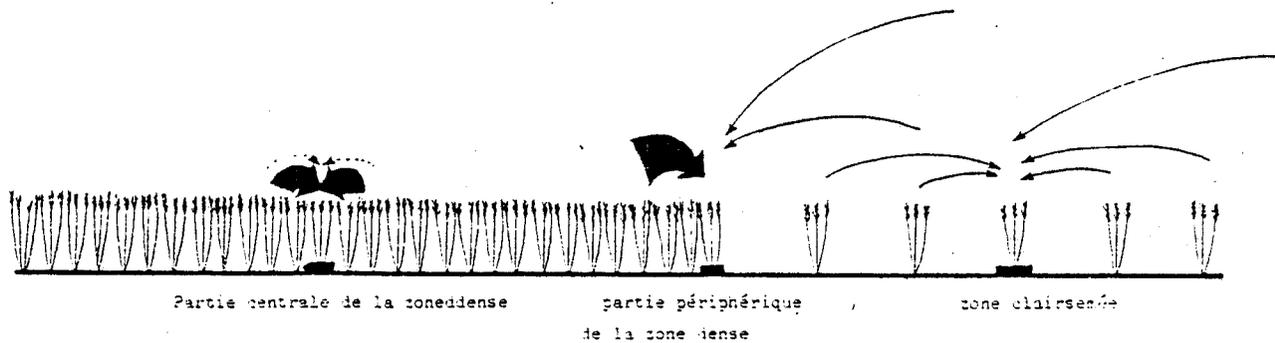


Figure n° 23 : dispersion du pollen en fonction des différentes densités de l'*Arrhenatherum elatius* dans les
populations naturelles.

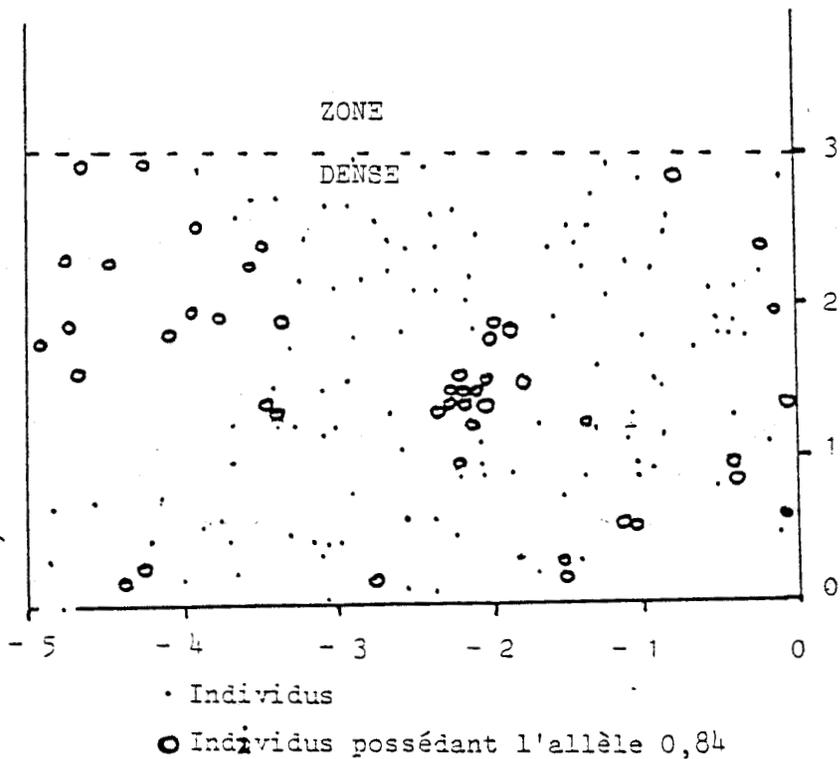
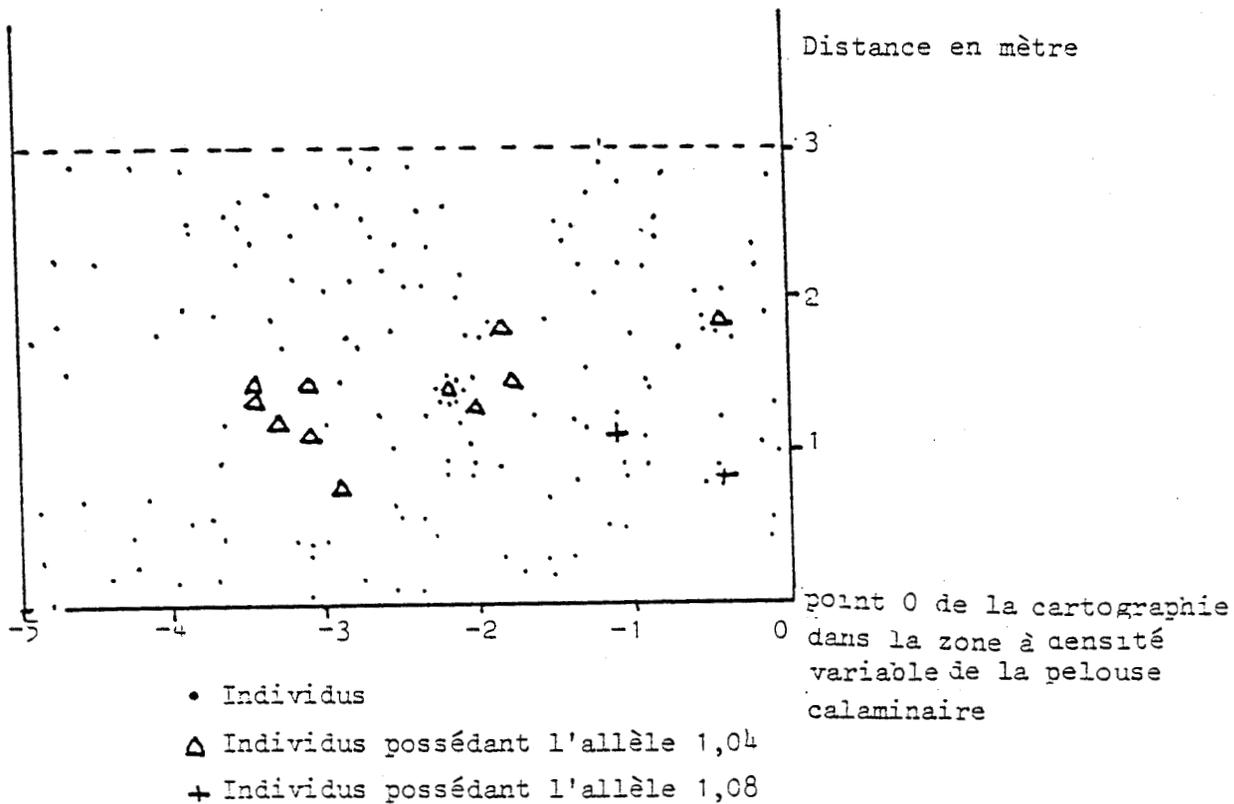


Figure n°24 : carte de répartition des allèles du locus G.O.T. 1. dans la zone dense de la pelouse calaminaire.

CHAPITRE IV: DIVERSITE COMPAREE DES POPULATIONS DES MILIEUX NORMAUX ET TOXIQUES.

Les résultats obtenus au chapitre précédent, en rapport avec les mécanismes d'isolement fournissent des informations intéressantes sur la diversité. L'existence des "tardifs" en milieu toxique peut être interprétée comme un mécanisme d'isolement d'une partie de la population de ces secteurs; cependant, la présence d'une large gamme de types phénologiques en milieu toxique alors qu'un seul subsiste en milieu normal peut être simplement l'expression d'une forte diversité des populations des terrils et des milieux calaminaires pour ce caractère. Une importante diversité des milieux toxiques est également apparue pour la durée des floraisons et l'intensité de la reproduction. Enfin, la structure génotypique des populations influence leur diversité. Elle est minimale dans les populations denses (pour la plupart en milieu normal) à cause du déficit d'hétérozygotes et elle est maximale dans les populations clairsemées (pour la plupart des populations sur des milieux toxiques) qui sont proches de la panmixie.

Ce résultat paradoxal amène deux questions:

Ce haut degré de diversité des milieux toxiques s'exprime-t-il pour d'autres caractères?

- morphologiques
- alloenzymatiques

Pourquoi une diversité plus grande est-elle observée dans les milieux toxiques?

1. Comparaison des populations:

1.1. Caractères morphologiques:

Dans les trois stations étudiées, durant l'été 1983, en plus du stade phénologique, trois caractères morphologiques

COLORATION DU NOEUD



Noeud vert



noeud coloré

Différents types de répartition de la coloration sur le noeud



Bande large



Anneau fin en haut ou en bas

PILOSITE



Noeud glabre

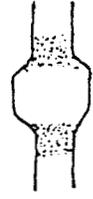


noeud à poils courts



noeud à poils longs

Différents types de répartition de la pilosité sur le noeud



Exemple de combinaisons entre la pilosité et la coloration du noeud



Figure n° 25 : les phénotypes du noeud de l'*Arrhenatherum elatius*.

(colorations et pilosité du noeud, nombre de talles par individu) ont été étudiés pour chaque individu dans les quadrats.

1.1.1. La coloration et la pilosité des noeuds:

a. Les phénotypes observés (Figure n°25):

Les chaumes d'Arrhenatherum elatius présentent une importante variabilité de la coloration; Sulinowski (1965) remarque qu'entre individus, il existe une vaste gamme de coloris qui est associée à des taches anthocyaniques dans les panicules et les noeuds. Les noeuds peuvent être totalement verts ou diversement colorés en brun-rougeâtre, voire même en noir. La coloration forme un ou plusieurs anneaux dans la partie supérieure, inférieure ou centrale du noeud.

Indépendamment de la couleur, les noeuds sont simultanément glabres ou plus ou moins pubescents à un, deux ou trois niveaux. La pubescence peut être faible (difficile à discerner à l'oeil nu) à très forte (poils très denses de 1 mm de long). De très nombreuses combinaisons sont possibles (plusieurs centaines). Nous avons pu vérifier que le phénotype est le même pour tous les chaumes d'une même plante; de plus celui-ci se conserve d'une année à l'autre, même après transplantation: il apparaît soumis à un contrôle génétique. L'une des premières applications de ce polymorphisme a été la reconnaissance des individus et leur séparation sur le terrain. Cette technique est particulièrement intéressante dans les populations denses.

b. Comparaison des milieux normaux et toxiques:

* La coloration des noeuds:

(i) fréquences comparées:

Les plantes à noeuds colorés sont significativement plus abondantes (tableau n°11) dans les secteurs toxiques de chaque station que les plantes à noeuds verts. Ces derniers caractérisent les zones les plus normales. Pour cerner plus précisément les facteurs du milieu susceptibles de favoriser les plantes à noeuds colorés, cinq stations supplémentaires ont été échantillonnées (tableau n°12).

Les observations conduites dans d'autres stations -notamment dans des milieux non habituels pour l'Arrhenatherum elatius, plutôt extrêmes (dunes, décharges, côtes crayeux) adjacents à un habitat lui étant favorable (Arrhenatherion elationis)- montrent une fréquence plus élevée de plantes à noeuds colorés dans les milieux difficiles. Il semble que ce soit plus le caractère perturbé du lieu qui intervienne dans la distribution

Tableau 11 : Coloration et pilosité des noeuds d'*Artemisia elatius* dans les différentes stations

STATIONS	AUBY petit transect		AUBY grand transect		HENIN-BEAUMONT		MUCIV			
	Toxique VE	Normal BJ	Toxique PC	Normal ADP	Toxique HBT	Normal HBF	Toxique ACT	Normal ACF		
Effectifs	402	120	375	165	537	153	520	282		
Pourcentage* de plantes à noeuds colorés au niveau de :	La zone médiane	63 37	+++ +++	15 17	72 46	+++ +++	35 12	62 8	+++ +++	39 0
	La zone supérieure	06	+++	63	96	+++	32	20	+++	3
	La zone inférieure									
Pourcentage* de plantes à noeuds pubescents au niveau de :	La zone médiane	8 21	NS NS	4 15	4 22	+++ NS	17 20	15 24	NS +++	11 13
	La zone supérieure	29	+++	16	17	NS	22	30	++	20
	La zone inférieure									

* Les pourcentages de coloration et de pubescence ont été calculés indépendamment pour chacune des zones

+++ Résultats significatifs au seuil de 1%

++ " " " " " " 5%

NS " " non significatifs

TABLEAU 12: FREQUENCE DES NOEUDS COLORES DANS DIFFERENTES POPULATIONS

STATION	BIOTOPE	% NOEUDS COLORES
AUBY (Nord)	Pelouse calaminaire	72 \pm 4
	Schistes calamin.	63 \pm 6
	Friche	15 \pm 7
HENIN-BEAUMONT (Pas-de-Calais)	Terril	62 \pm 4
	Friche	39 \pm 8
AUCHY	Terril	89 \pm 3
	Prairie	39,5 \pm 6
GRATTEPANCHE (Somme)	Pelouse calcicole	78 \pm 8
	Friche	31 \pm 9
HEBECOURT (Somme)	Pelouse calcicole eutrophisée	35 \pm 9
	Friche	32 \pm 9
HEBECOURT (Somme)	Décharge	82 \pm 8
	Friche	24 \pm 9
ECAULT (Pas-de-Calais)	Dune	78 \pm 8
MERLIMONT (Pas-de-Calais)	Dune	61 \pm 10

des phénotypes des noeuds. Le cas de la pelouse calcicole eutrophisée d'Hébécourt est intéressant. Le sol, une rendzine blanche donc très riche en Ca^{2+} , est identique à celui de la pelouse calcicole si ce n'est que le milieu est enrichi en azote par les épandages d'engrais sur le champ adjacent. Une friche élevée à Arrhenatherum elatius (Arrhenatherion elatioris) s'y est implantée. Malgré la richesse en calcium, le phénotype dominant est le noeud vert. Ce phénotype est donc lié à l'optimum écologique du fromental tandis que les autres abondent dans les biotopes plus marginaux.

(ii) La diversité:

En milieu normal, le phénotype noeud vert est présent d'une façon majoritaire dans toutes les stations normales étudiées (tableau n°12). En revanche, en milieu toxique ce phénotype se maintient à des fréquences plus faibles tandis que toute une gamme de phénotypes colorés est observée à des fréquences relativement élevées. La diversité (tableau n°13) est plus importante en milieu toxique (nombreux phénotypes colorés) qu'en milieu normal (un phénotype dominant).

* La pilosité des noeuds:

(i) Fréquence comparée:

La fréquence des plantes à noeuds pubescents est nettement plus basse que celle des plantes à noeuds glabres; les différences observées dans une même station entre les secteurs normaux et toxiques sont faibles. On remarque cependant une tendance à l'augmentation de la pubescence sur les milieux toxiques en particulier sur le terril d'Auchy.

(ii) La diversité:

La diversité phénotypique est comme précédemment plus élevée en milieu toxique, pour l'ensemble des deux caractères l'indice de Shannon est supérieur à deux en milieu toxique et inférieur à deux en milieu normal (tableau n°13).

1.1.2. La dimension des individus:

Celle-ci a été estimée de deux manières: (i) par le nombre de talles par individu et (ii) par la hauteur des individus.

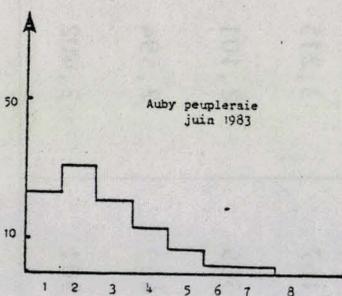
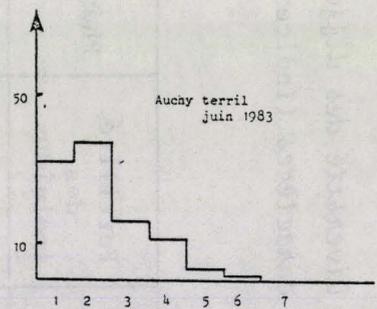
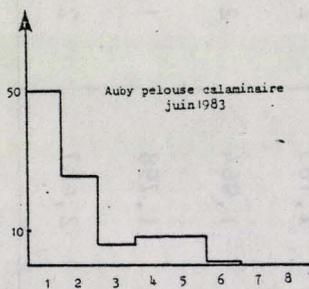
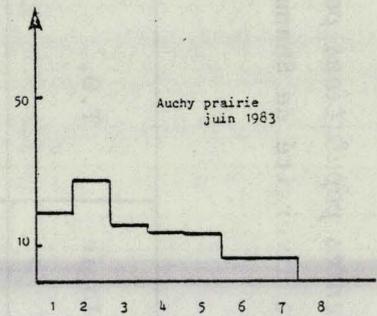
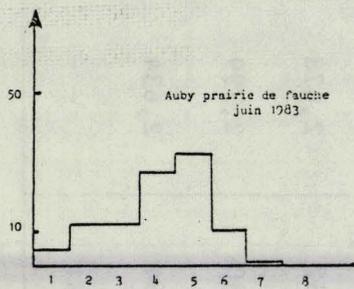
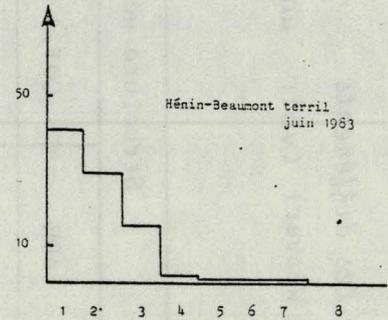
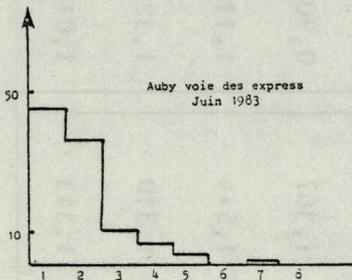
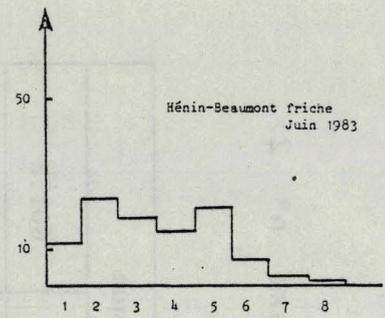
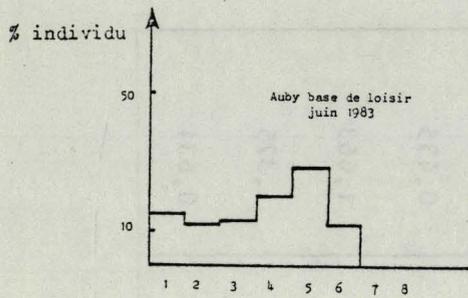
Cette méthode a été employée sur tous les individus des quadrats, et nous avons regardé s'il existait une relation entre la dimension des individus et leur fertilité.

a. Le nombre de talles par individu:

Les histogrammes des fréquences (figure n°26) du nombre de

tableau n°13 : Diversité des différentes populations pour les différents caractères (Indice de diversité de Shannon Weaver) (voir annexe n° 2)

Station	Hauteur des talles	Phénotype du noeud	Fertilité des individus	Phénologie	T.O.	Structure génique		
						ADH	GOT.1	GOT.2
Auby Base de loisirs	1,997	1,728	0,578	1,483	1,105	0,08	1,293	0,658
Auby prairie de fauche	-	1,514	0,527	1,792	2,185	-	1,251	0,203
Auby peupleraie	-	1,486	1,373	2,277	-	-	-	-
Hénin-Beaumont friche	1,341	1,931	1,003	1,727	0,861	0,407	1,383	0,195
Auchy friche	1,863	1,078	0,487	1,756	-	0,757	1,49	0,366
Auby voie des express	3,167	3,215	1,185	2,152	2,478	1,367	0,904	0,435
Auby pelouse calamin.	2,505	2,101	1,964	2,880	2,799	1,514	1,114	1,663
Hénin-Beaumont terril	2,459	2,594	1,798	1,964	2,634	1,310	1,329	1,375
Auchy terril	2,501	2,402	2,487	2,281	-	1,343	1,010	0,631



classes des tailles des individus
(nombre de talles par indi

Signification des classes:

- 1 : 1 talle par individu
- 2 : 2 à 5 talles par individu
- 3 : 6 à 10 talles par individu
- 4 : 11 à 20 talles par individu
- 5 : 21 à 50 talles par individu
- 6 : 51 à 100 talles par individu
- 7 : 101 à 250 talles par individu
- 8 : + 250 talles par individu

Figure n° 26 : Nombre de talles par individu dans les différentes populations étudiées.

talles par individu montrent pour chaque station l'existence d'un nombre important de plantes de petite taille (moins de 5 talles) sur les milieux toxiques alors que sur milieu normal l'inverse se produit. La forte mortalité décelée après deux années pour les plantes des secteurs toxiques des transects semblerait indiquer que cette situation est due à une forte fréquence d'individus jeunes (< 1 an) en milieu toxique alors qu'en milieu normal les individus est en majorité plus âgés. En effet, on observe un fort taux de mortalité sur les milieux toxiques ; au bout de 2 ans dans la pelouse calaminaire 3 individus survivent sur les 41 du départ, pour la voie des express 15 sur les 60, 84 sur les 85 pour l'ensemble des populations normales (prairie de fauche, base de loisirs, friche d'Hénin-Beaumont et prairie d'Auchy). Le terril d'Hénin-Beaumont a une situation particulière car toute la population est morte dès la première année pendant les fortes chaleurs du début juillet.

b. La hauteur des individus :

La hauteur des talles fertiles a été mesurée lors de leur développement maximum in situ ainsi que sur des individus venant de ces sites et cultivés, en pot, au terrain d'expérience.

La population de référence est une friche du campus universitaire.

Les résultats sont présentés dans la figure n°27.

La comparaison des résultats obtenus in situ montre que :

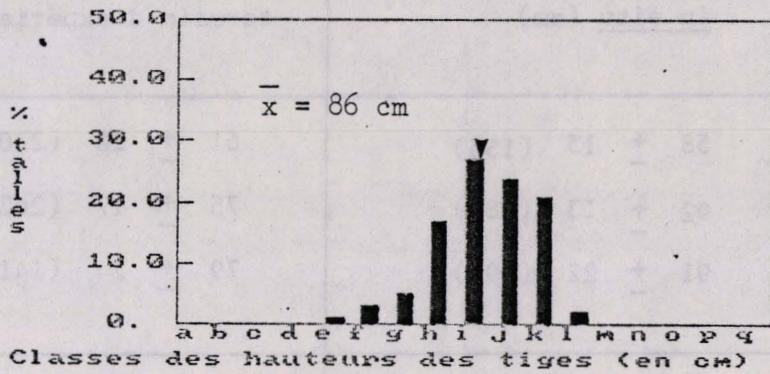
(i) les individus des milieux toxiques sont plus petits que ceux croissant dans les milieux normaux (50 cm à 92 cm de hauteur moyenne pour les habitats difficiles contre 134 cm à 142 cm dans les friches normales)(tableau n°14).

(ii) à toxicité égale, les individus des milieux denses sont plus grands. En effet, dans la pelouse calaminaire deux échantillons ont été réalisés, l'un dans la zone clairsemée, l'autre dans la zone dense. Dans la zone dense tous les individus ont au moins 50 cm et sont plus grands que ceux de la zone clairsemée. De la même manière, sur le terril d'Hénin-Beaumont où la végétation est dense, la population d'Arrhenatherum elatius est plus haute que sur le terril d'Auchy où la végétation est clairsemée. Autrement dit, plus les populations sont denses plus les classes correspondant aux petites tailles sont absentes.

(iii) La population d'Auby voie des express, en dépit de la toxicité élevée du sol, offre une dimension moyenne plus élevée que la population de la pelouse calaminaire. C'est dans cette station que la variance est la plus élevée. On peut remarquer que certains phénotypes de la voie des express sont très proches de ceux des populations normales. Les grands individus peuvent se maintenir en conditions très difficiles.

RELEVÉS DANS LES STATIONS (SUITE)

HENIN-BEAUMONT Terril



SIGNIFICATION DES CLASSES:

- A: 0 A 10 CM
- B: 11 A 20 CM
- C: 21 A 30 CM
- D: 31 A 40 CM
- E: 41 A 50 CM
- F: 51 A 60 CM
- G: 61 A 70 CM
- H: 71 A 80 CM
- I: 81 A 90 CM
- J: 91 A 100 CM
- K: 101 A 110 CM
- L: 111 A 120 CM
- M: 121 A 130 CM
- N: 131 A 140 CM
- O: 141 A 150 CM
- P: 151 A 160 CM
- Q: 161 A 170 CM

AUCHY Terril

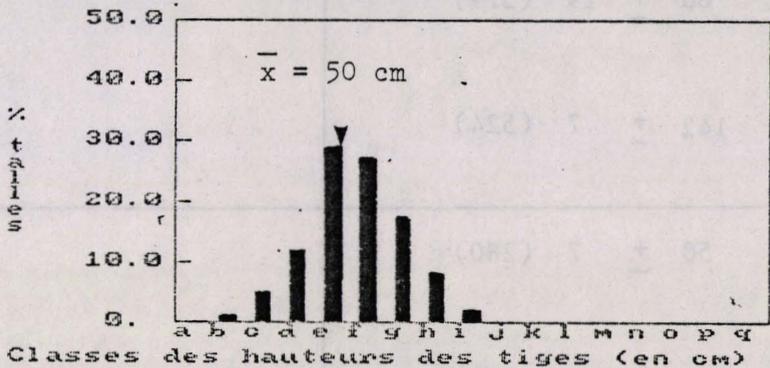


Figure n° 27 : taille des tiges fertiles dans les différentes stations et et au jardin d'expérience.

station	biotope	hauteur moyenne des talles <u>in situ</u> (cm)	hauteur moyenne des tall terrain d'expérience (
AUBY	Pelouse calaminaire (clairsemée)	58 \pm 15 (155)	61 \pm 20 (220)
	Pelouse calaminaire (dense)	92 \pm 13 (482)	75 \pm 17 (263)
	voie des express	91 \pm 22 (191)	79 \pm 24 (141)
HENIN-BEAUMONT	Terril	86 \pm 19 (379)	
	Friche	142 \pm 7 (524)	
AUCHY	Terril	50 \pm 7 (280)	
	Friche	134 \pm 9 (385)	
CAMPUS référence	Friche	138 \pm 9 (442)	89 \pm 14 (179)

Tableau n°14 : hauteur des tiges dans des différentes conditions de biotopes.

Le nombre placé entre parenthèses représente la taille de l'échantil

(iv) En milieu toxique, la diversité est plus grande qu'en milieu normal. Cependant, les individus sont en moyenne plus petits sur les terrils ou les milieux calaminaires.

L'observation des résultats obtenus sur les individus transportés au jardin d'expérience montre que les différences observées in situ se conservent, même au bout de plusieurs années de culture; cependant les écarts entre les populations sont moins marqués. La culture en pot serait susceptible d'expliquer -en partie tout au moins- la réduction de cet écart: en effet, on observe que les pieds d'Arrhenatherum elatius provenant de friche ont une croissance plus faible que celle enregistrée in situ.

S'il en est ainsi les différences observées entre les populations de milieux normaux et toxiques, de milieu dense et clairsemé, correspondraient à des effets sélectifs impliquant des différences génétiques. Celles-ci consistent pour les populations des milieux toxiques en :

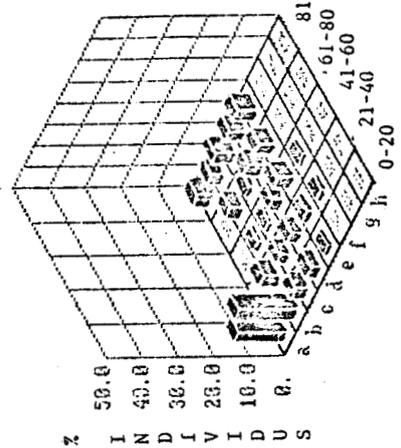
- une diversité plus élevée
- une taille générale plus petite des individus

1.2. Caractères reproductifs:

En plus des données présentées au chapitre précédent concernant les décalages phénologiques, la durée de la floraison et l'intensité de la reproduction sexuée, nous avons voulu regarder s'il existait une relation entre la dimension des individus et leur fertilité. Les résultats sont présentés dans les histogrammes de la figure n°28. Nous avons vu qu'en milieu toxique le pourcentage de talles fertiles pour un individu varie entre 0 et 100 % tandis qu'en milieu normal cette fréquence est toujours supérieure à 80 %. On constate que:

* les pieds à fertilité très réduite (aptitude à la floraison de 0 à 20 %) se rencontrent dans la plupart des classes de taille mais fréquemment dans les classes de 1 et de 2 à 5 talles (classes a et b) c'est à dire pour les très petits individus. La plupart de ceux-ci ont moins de 5 centimètres de hauteur.

* les pieds de fertilité moins réduite (aptitude des talles d'un individu à la floraison pour les classes 21-40 % et au delà) se trouvent répartis de façon sensiblement équilibrée entre toutes les classes de taille.



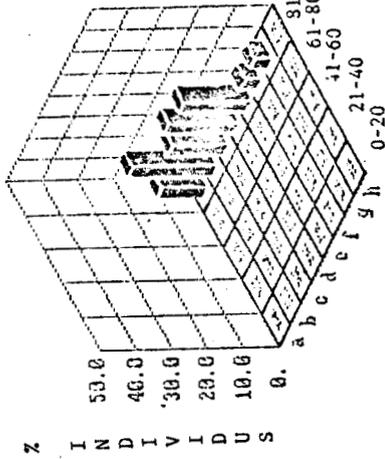
taille des cînes.

la floraison

aptitude à taille des cînes

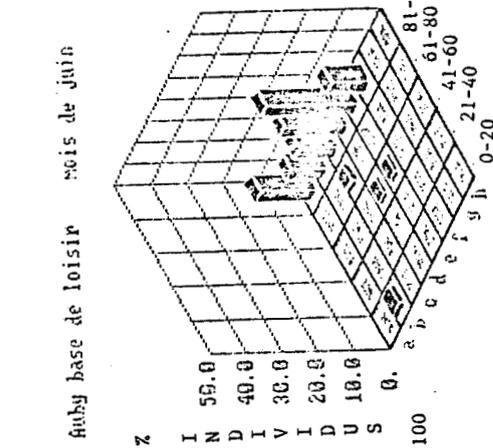
aptitude à la floraison

Auby prairie de fauche mois de juillet



taille des cînes

aptitude à la floraison



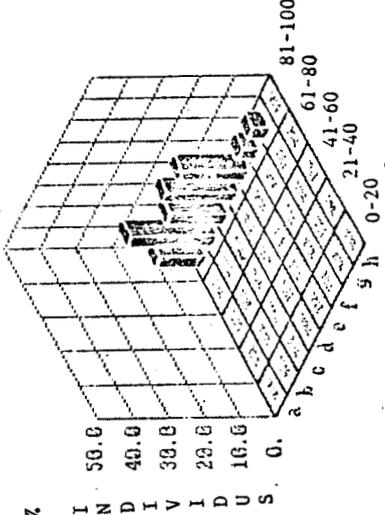
taille des cînes

la floraison

aptitude à taille des cînes

aptitude à la floraison

Auby prairie de fauche mois de juillet



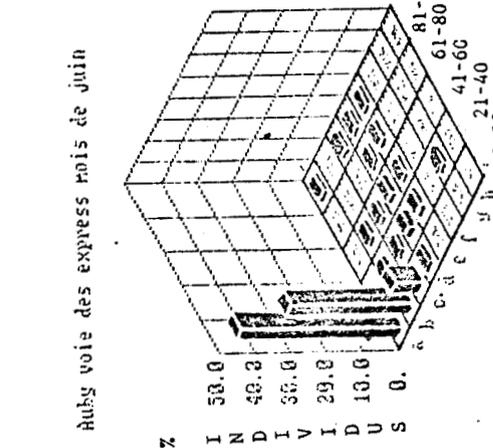
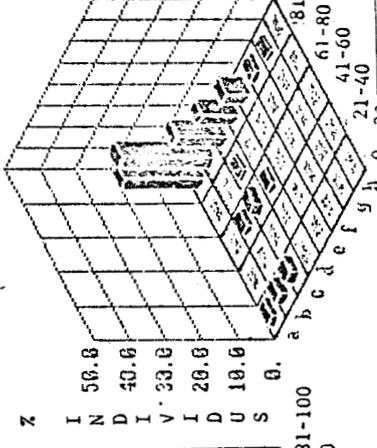
taille des cînes

la floraison

aptitude à taille des cînes

aptitude à la floraison

Auby peupleraie mois de juin



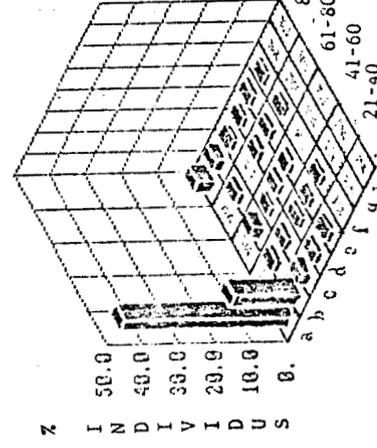
taille des cînes

la floraison

aptitude à taille des cînes

aptitude à la floraison

Auby peupleraie mois de juin



taille des cînes

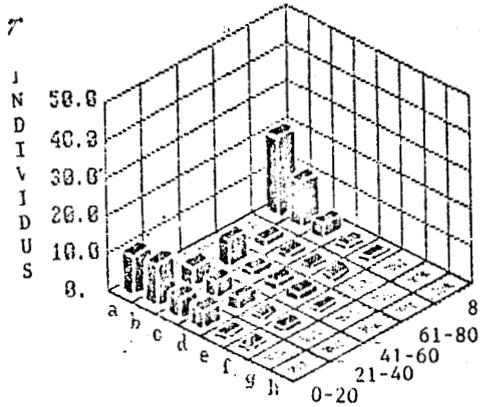
la floraison

aptitude à taille des cînes

aptitude à la floraison

Auby peupleraie mois de juin

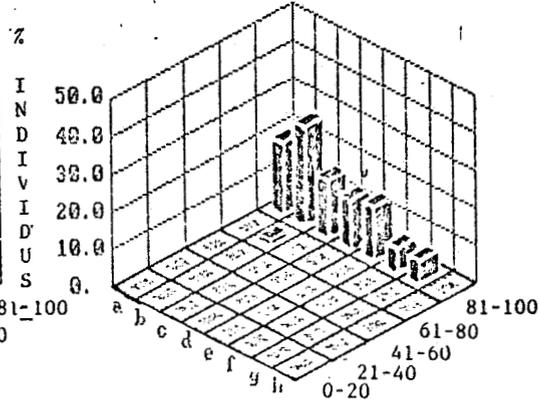
Auchy terril mois de juin



taille des clones

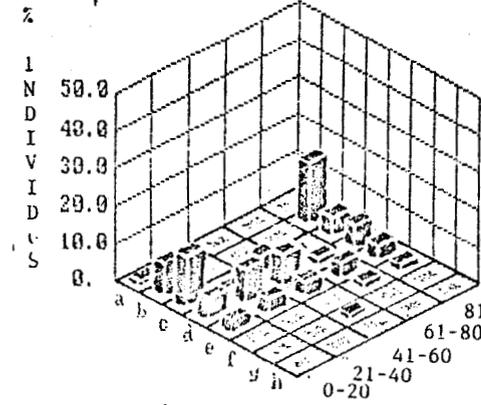
aptitude à la floraison

Auchy prairie mois de juin



aptitude à la floraison

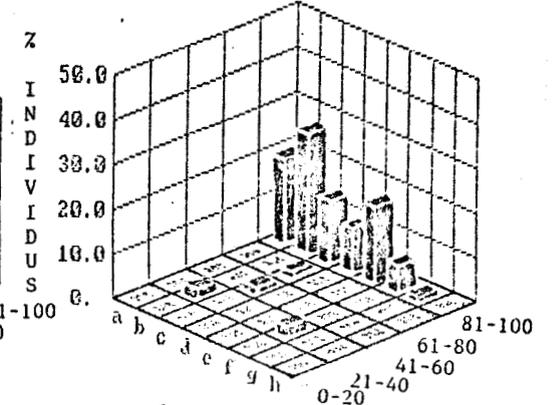
Auchy terril mois de juillet



taille des clones

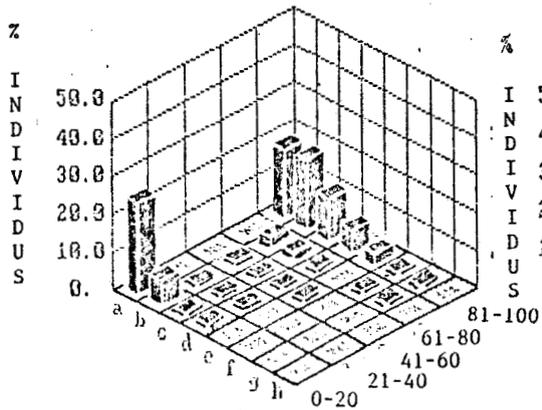
aptitude à la floraison

Auchy prairie mois de juillet



taille des clones
aptitude à la floraison

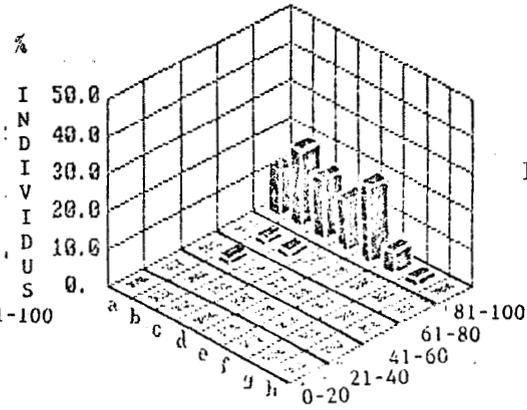
Hénin-Beaumont terril mois de juin



taille des clones

aptitude à la floraison

Hénin-Beaumont prairie mois de juin



aptitude à la floraison

$$\text{Aptitude à la floraison} = \frac{\text{nombre de talles fertiles}}{\text{nombre de talles totales}} \times 100$$

- a : 1 talle/individu
- b : 2 à 5 talles / individu
- c : 6 à 10 talles / individu
- d : 11 à 20 talles / individu
- e : 21 à 50 talles / individu
- f : 51 à 100 talles / individu
- g : 101 à 250 talles / individu
- h : + 250 talles / individu

Figure n° 28 ; relation entre la fertilité des individus et leur nombre de talles.

En bref, en milieu toxique, une grande diversité de fertilité apparaît alors qu'en milieu normal seules les classes de fertilité supérieure à 80 % sont présentes.

1.3. Caractères physiologiques:

La condition sine qua non pour un individu de survivre dans un biotope extrême (milieu calaminaire, terril,...) est de développer une tolérance aux métaux lourds ou aux déséquilibres entre les bases échangeables. La tolérance est mesurée grâce à l'indice de Wilkins (1957).

De nombreuses études sur des graminées comme Agrostis stolonifera montrent que les plantes croissant sur les milieux contaminés par le cuivre sont tolérantes alors que dans les populations adjacentes sur un sol normal, les plantes ne le sont que très rarement (3 à 4 %) (Walley et al., 1974; Wu et al., 1975).

L'analyse de la tolérance chez l'Arrhenatherum elatius a été étudiée par Martin-Bouyer - Languereau (1984) pour les populations de nos stations étudiées.

A Auby, sur la pelouse calaminaire, la tolérance est très élevée et l'est à un degré moindre sur la voie des express. Le flux génique provenant des populations normales adjacentes peu tolérantes (prairie de fauche et base de loisirs) a dû intervenir en apportant un flot continu de gènes de non-tolérance. Dans les milieux toxiques une vaste gamme d'indices de tolérance est trouvée dans les plantules.

1.4. Les marqueurs enzymatiques:

La comparaison des différentes populations d'Arrhenatherum elatius à partir de caractères morphologiques a permis de mettre en évidence une variabilité plus élevée des populations des milieux toxiques. La variabilité accrue de ces populations est-elle révélée par l'utilisation de marqueurs enzymatiques ?

Ces marqueurs permettent de déterminer et de comparer les fréquences alléliques et génotypiques des populations et d'estimer ainsi leur divergence génétique; ils permettent de plus de préciser l'importance des flux géniques et parfois de détecter

certains effets sélectifs.

1.4.1. Les systèmes enzymatiques polymorphes:

Le matériel végétal utilisé ici a été élargi à des populations d'Arrhenatherum elatius provenant de diverses régions françaises, dans le but de disposer d'une diversité génétique suffisamment large.

Les études électrophorétiques sur gel de polyacrylamide ou sur gel d'amidon ont permis de mettre en évidence jusqu'à présent une dizaine de systèmes enzymatiques polymorphes (Annexe n° 2). Actuellement en collaboration avec Aït Lhaj Loutfi le déterminisme génétique est clarifié pour les systèmes G.O.T., P.G.I. et A.D.H.. Il est en cours de détermination pour les autres systèmes. Dans le présent travail, seuls les résultats obtenus sur les systèmes T.O., G.O.T. et A.D.H. vont être exposés car les résultats sur certains systèmes sont difficilement interprétables (estérases,...) où le déterminisme génétique n'est connu que depuis peu (P.G.I.).

a. Les G.O.T.:

Les glutamate oxaloacétate transaminases donnent des zymogrammes sur lesquels les bandes sont groupées dans deux zones nettement séparées sur les gels ; celles-ci correspondent à la présence de deux loci (Annexe n°2): G.O.T. 1 et G.O.T. 2. L'analyse des descendances issues de croisements contrôlés montre que l'enzyme est dimère sur chacun des loci. Cinq allèles pour le G.O.T. 1 et 7 allèles pour le locus G.O.T. 2 ont été trouvés. Sur Dactylis glomerata, autre graminée tétraploïde proche du fromental, Lumaret et Valdeyron (1978) ont obtenu des résultats très semblables.

b. Les A.D.H.:

Pour les alcool deshydrogénases, des bandes ont été repérées à 5 niveaux. Cela correspond pour une enzyme dimère à un locus ayant trois allèles. L'interprétation peut poser quelques problèmes car des sub-bandes apparaissent parfois et chez quelques individus la bande correspondant à l'hétérodimère est de faible intensité.

c. Les T.O.:

Pour ce système (tétrazolum oxydases) seuls les phénotypes sont bien connus. Le déterminisme génétique n'a pas encore été élucidé. A environ 1,5 centimètre du front de migration, un ensemble de 4 bandes montre un polymorphisme.

1.4.2. Comparaison entre les différents milieux:

1.4.2.1. Avec les T.O.:

Les secteurs normaux d'Auby et d'Hénin-Beaumont recèlent un faible nombre de phénotypes (3 ou 4) contrairement aux milieux toxiques qui en possèdent 7 à 11. Cela se traduit par un indice de diversité beaucoup plus élevé pour les populations des terrils ou des milieux calaminaires que pour celles des friches.

La répartition des phénotypes est la suivante (tableau n°15):

- Dans les populations non tolérantes la bande 1,00 est présente chez pratiquement tous les individus étudiés (65 à 100%) et un nombre important de phénotypes montrent seulement la bande 1,00 (plus de 75 % sauf pour la prairie de fauche où elle est de 30 % seulement) ce qui laisse supposer une homozygotie élevée.

- Dans les milieux extrêmes, l'ensemble des phénotypes possibles est représenté, et la fréquence de la bande 1,00 diminue au profit des autres bandes. De plus les individus ayant un phénotype à une seule bande deviennent minoritaires.

La prairie de fauche (normale) d'Auby occupe aussi une place intermédiaire entre les populations des milieux toxiques et celles des milieux normaux, il est difficile d'interpréter ce résultat car l'échantillonnage est faible (seulement 20 individus analysés).

Les allozymes pourront nous renseigner sur l'origine de l'augmentation de la diversité sur les habitats extrêmes, phénomène déjà observé par certains auteurs (Wu et al., 1975).

1.4.2.2. Avec les A.D.H.:

Pour ce locus toutes les populations se différencient (tableau n°30) mais néanmoins trois groupes se dégagent (tableau n°16 et tableau n°17).

- les populations des secteurs normaux ont une fréquence très élevée de l'allèle 1,00 qui est supérieure à 80%.

- les populations des milieux les plus extrêmes (Auby pelouse calaminaire et Auchy terril) dont la fréquence de l'allèle 1,00 est de 48 et 49 % .

- Un groupe intermédiaire ayant une fréquence proche de 60 % pour l'allèle 1,00 (Hénin-Beaumont terril et la voie des express d'Auby)

La physionomie du terril d'Hénin-Beaumont est celle d'une friche élevée comparable en certains points à celles croissant sur des sols normaux, la toxicité du sol est intermédiaire entre

Tableau n° 15 : Fréquence des différents phénotypes de T.O. dans les Populations étudiées.

Sol	Phénotype	1,23				1,11				1,00				1,23	1,11	1,00	Nombre d'individus analysés
		1,23	1,11	1,00	0,92	1,23	1,11	1,00	0,92	1,23	1,11	1,00	0,92				
Normal	Auby Base de loisir	0,03		0,77				0,11		0,09							35
	Auby prairie de fauche			0,3		0,10			0,25	0,25				0,10			20
	Hénin-Beaumont friche			0,82						0,09	0,09						35
Toxique	Auby voie des express		0,27	0,16		0,19		0,24					0,08	0,03	0,03		37
	Auby pelouse calaminaire		0,05	0,05		0,10	0,05		0,12	0,05	0,41		0,05	0,02	0,02	0,07	41
	Hénin-Beaumont terril		0,05	0,11		0,28	0,05	0,04	0,16	0,03	0,01		0,18		0,01	0,09	80

Tableau n° 16 : Fréquence des différents génotypes pour les A.D.H.

Sol	Stations	1111			3333			5555			1113			1115			1333			1555			3335			3555			1133			1155			1355			Nombre d'allèles
		1111	3333	5555	1113	1115	1333	1555	3335	3555	1133	1155	1355	1135	1335	1355																						
Normal	Auby Base de loisir	%		0,97								0,03																				140						
	Auchy friche	%	0,03	0,65			0,03					0,26	0,03																		140							
	Hénin-Beaumont friche	%		0,86								0,08													0,06						140							
Toxique	Auby voie des express	%	0,06	0,4	0,06	0,02	0,06	0,08				0,2	0,08	0,03																	240							
	Auby pelouse calamin.	%	0,08	0,15	0,05	0,03		0,05				0,09	0,05	0,34	0,05	0,09	0,02														164							
	Auchy terril	%	0,06	0,14	0,01	0,02	0,01	0,05		0,02	0,02	0,54	0,1	0,03																	440							
	Hénin-Beaumont terril	%	0,12	0,42	0,04							0,27	0,05	0,08			0,02														320							

Allèle : 1 : 1,12 2 : 1,00 3 : 0,88

Tableau 17 : Fréquences alléliques sur le locus A.D.H.

Sol	Biotope	Allèles			N
		1,12	1,00	0,88	
Normal	Auby Base de loisir	0,01 ± 0,02	0,99 ± 0,02		140
	Hénin-Beaumont friche	0,06 ± 0,04	0,93 ± 0,04	0,01 ± 0,02	140
	Auchy friche	0,18 ± 0,06	0,81 ± 0,06	0,01 ± 0,009	140
Toxique	Auby voie des express	0,28 ± 0,05	0,58 ± 0,08	0,14 ± 0,04	240
	Auby pelouse calaminaire	0,23 ± 0,06	0,48 ± 0,08	0,29 ± 0,06	164
	Hénin-Beaumont terril	0,29 ± 0,05	0,60 ± 0,05	0,11 ± 0,03	320
	Auchy terril	0,42 ± 0,05	0,49 ± 0,05	0,09 ± 0,03	440

le terril d'Auchy et un sol normal et sa population est jeune, ce qui peut expliquer sa position intermédiaire vis à vis des A.D.H..

La voie des express est très petite et sa population est en contact avec des populations normales, le flux génique pourrait l'enrichir en permanence en allèle 1,00 et retarder la différenciation. L'hypothèse du flux génique concorderait avec les résultats obtenus dans le chapitre précédent où nous avons vu que les populations clairsemées étaient sensibles au flux génique.

En conclusion l'allèle 1,00 semble lié aux milieux normaux pour l'Arrhenatherum elatius, les autres (allèles 1,12 et 0,88) étant peu fréquents (0 à 18 %) dans ces habitats. En revanche, dans les milieux toxiques, l'allèle 1,00 se trouve à une fréquence plus faible (48 % à 60 %) et les autres allèles (1,12 et 0,88) sont mieux représentés (9 à 42 %). Deux interprétations peuvent être données: (i) un effet sélectif élimine les allèles 1,12 et 0,88 ou favorise l'allèle 1,00 ou (ii) un phénomène de neutralité favorise une diversité allélique accrue (phénomène observé pour les autres caractères). Il est fort probable que la majorité des fonctions soumises à la sélection soit des fonctions de régulation plutôt que celles de structure (King et Wilson, 1975; Wilson, 1977). La majorité des marqueurs électrophorétiques dévoilent des gènes de structure. Les effets de fondation et de dérives génétiques peuvent être à l'origine de cette observations.

Les milieux normaux ont une diversité très faible, alors qu'elle est maximum dans les milieux toxiques (3 à 4 génotypes dans l'échantillon des populations normales contre 7 à 11 dans celles des milieux toxiques)(tableau n°16). La diversité accrue dans les biotopes difficiles est due à un enrichissement en allèles 1,12 et 0,88. En milieu normal, les hétérozygotes sont rares car l'allèle 1,00 est pratiquement seul alors que dans les milieux toxiques, les fréquences alléliques étant plus équilibrées, la probabilité de formation des hétérozygotes est élevée et crée une diversité supplémentaire. Le régime de la reproduction doit renforcer cet effet mais il est difficilement perceptible en milieu normal car les hétérozygotes y sont trop rares.

1.4.2.3. Avec le locus G.O.T. 1:

Les fréquences alléliques observées sont données dans le tableau n°19:

- Les allèles 1,00 et 0,84 se rencontrent dans toutes les populations ainsi que les allèles 1,04 dans la plupart, les allèles 1,08 et 0,92 dans quelques populations seulement et à faibles fréquences.

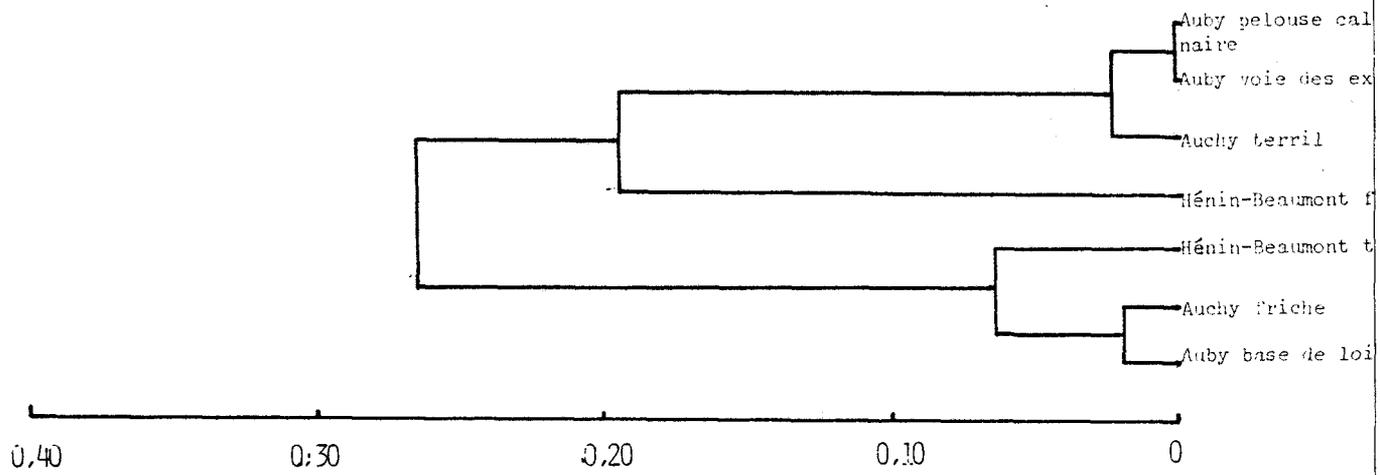
Tableau 19 : Fréquences alléliques sur le locus G.O.T.1.

Sol	Biotope	Allèles					Nombre d'allèles
		1.08	1.04	1.00	0.84	0.92	
Normal	Auby Base de loisir		0,07 ± 0,03	0,50 ± 0,07	0,43 ± 0,07		208
	Auchy friche		0,17 ± 0,06	0,43 ± 0,08	0,40 ± 0,08		140
	Hénin-Beaumont friche	0,10 ± 0,05	0,10 ± 0,05	0,69 ± 0,08	0,11 ± 0,05		140
Toxique	Auby voie des express			0,68 ± 0,06	0,32 ± 0,06		204
	Auby pelouse calaminaire (transect)		0,04 ± 0,03	0,65 ± 0,08	0,31 ± 0,07		164
	Auby pelouse calaminaire (zone dense)	0,008 ± 0,07	0,06 ± 0,02	0,79 ± 0,03	0,14 ± 0,03	0,002 ± 0,0035	612
	Auby pelouse calaminaire (zone clairsemée)		0,09 ± 0,03	0,70 ± 0,05	0,19 ± 0,04		320
	Auchy terril		0,06 ± 0,02	0,75 ± 0,04	0,19 ± 0,04		452
	Hénin-Beaumont terril			0,38 ± 0,05	0,53 ± 0,05	0,09 ± 0,03	360

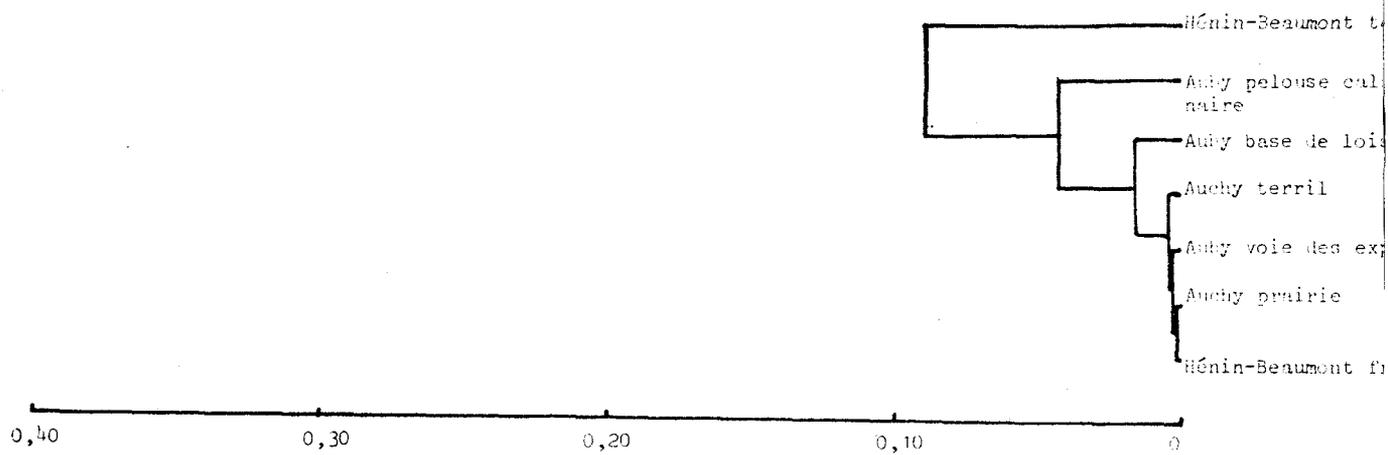
Tableau 20 : Fréquences alléliques sur le locus G.O.T.2.

Sol	Biotope	Allèles						Nombre d'allèles	
		1.05	1.00	0.94	0.88	0.82	0.80		0.70
Normal	Auby Base de loisir		0,83 ± 0,05	0,17 ± 0,05					208
	Auchy friche		0,93 ± 0,04	0,07 ± 0,04					140
	Hénin-Beaumont friche		0,91 ± 0,05	0,09 ± 0,05					140
Toxique	Auby voie des express		0,93 ± 0,04	0,05 ± 0,04	0,01 ± 0,01		0,01 ± 0,01		204
	Auby pelouse calaminaire	0,04 ± 0,03	0,67 ± 0,07	0,08 ± 0,04		0,09 ± 0,04	0,07 ± 0,04	0,05 ± 0,03	164
	Auchy terril	0,02 ± 0,01	0,91 ± 0,03	0,04 ± 0,02	0,01 ± 0,009		0,01 ± 0,009	0,01 ± 0,009	452
	Hénin-Beaumont terril	0,02 ± 0,01	0,61 ± 0,05	0,28 ± 0,05	0,09 ± 0,03				360

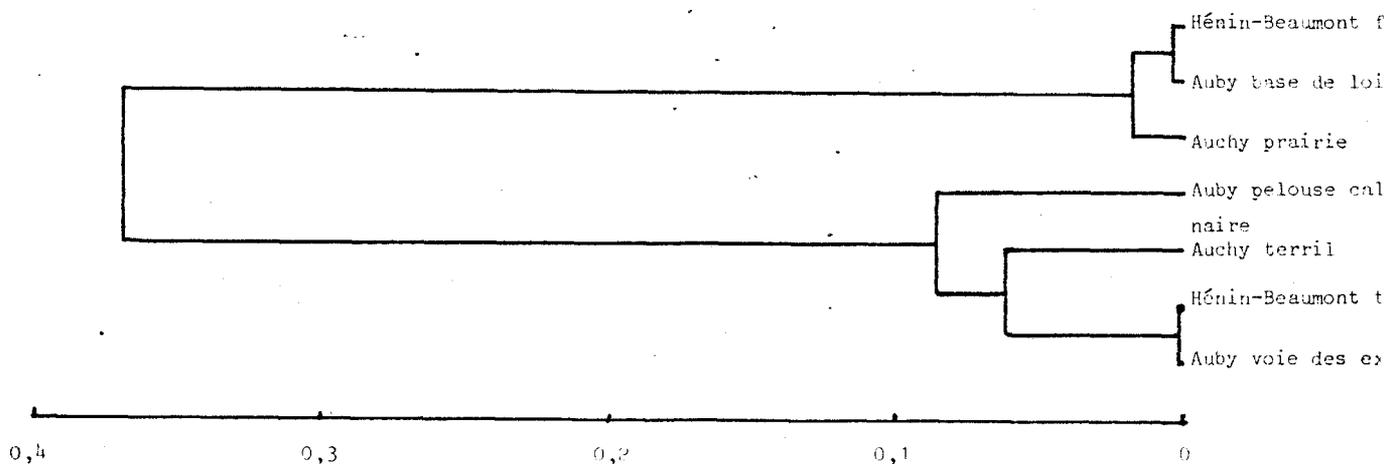
Figure n° 29 : dendrogramme obtenu sur les distances génétiques calculées pour le locus G.O.T. 1 .



dendrogramme obtenu sur les distances génétiques calculées pour le locus G.O.T. 2 .



dendrogramme obtenu sur les distances génétiques calculées pour le locus A.D.H. .



- Le nombre d'allèles est peu variable d'une population à l'autre (la présence de 5 allèles dans la pelouse calaminaire nous paraît liée à la dimension importante de l'échantillon).

Aucun allèle ne permet de différencier les milieux, en revanche la distribution des fréquences permet de voir une structuration .

Pour cela, le dendogramme établi à partir des distances de Nei a été réalisé (Figure n°29). Il sépare les populations en deux groupes (i) celui des habitats normaux et (ii) celui des habitats difficiles, la population du terril d'Hénin-Beaumont se rapprochant des populations issues des sols normaux. Sur cette station l'Arrhenatherum elatius connaît des conditions de vie intermédiaires entre celles du terril d'Auchy et celles des friches normales, les équilibres entre les bases échangeables sont mieux respectés et la vigueur des plantes est comparable à celle des arrhenatheraies des sols normaux.

Les fréquences alléliques équilibrées ont permis (chapitre n°3) d'analyser les variations des structures génétiques. Cette dernière est liée à la densité de panicules :

- en milieu dense apparaît un fort déficit en hétérozygotes
- en milieu clairsemé, le coefficient de Wright est proche de 0.

La forte augmentation des homozygotes en milieu dense entraîne une diminution de la diversité dans celles-ci (avec un $F = 0,88$ pour la friche d'Hénin-Beaumont, les hétérozygotes sont rares). Or, les populations denses sont les populations croissant sur les milieux normaux alors que la plupart des populations des biotopes extrêmes sont clairsemées.

1.4.2.4. Avec le locus G.O.T.2:

Dans la majorité des populations, l'allèle 1,00 est à une fréquence supérieure à 80 % (tableau n°19 et figure n°29) ; les différences entre les populations sont faibles. Seules les populations de la pelouse calaminaire d'Auby et du terril d'Hénin-Beaumont se séparent un peu du lot.

Le locus possède de nombreux allèles peu fréquents (< 5 %) : 1,05; 0,88; 0,82; 0,80 et 0,70. Ceux-ci (tableau n°21) sont présents uniquement dans les milieux toxiques alors qu'ils sont inexistant dans les friches normales. Dans ce cas, l'augmentation de la diversité se concrétise par l'arrivée d'allèles peu fréquents.

SOL	BIOTOPE	nombre d'allèles		nombre d'allèles analysés
		allèles communs	allèles peu fréquents	
NORMAL	Auchy friche	2		140
	Hénin-Beaumont friche	2		140
	Auby prairie de fauche	2		104
	Auby base de loisir	2		208
TOXIQUE	Auchy terril	2	4	452
	Hénin-Beaumont terril	2	2	360
	Auby voie des express	2	4	204
	Auby pelouse calaminaire	2	4	162

Tableau n° 21 : Statut des allèles peu fréquents pour les GOT 2 dans les différentes populations

2. Discussion:

La comparaison des milieux toxiques et normaux aussi bien à l'aide de marqueurs enzymatiques (loci enzymatiques polymorphes) que par l'utilisation de critères morphologiques (coloration et pilosité du noeud, des panicules, taille des individus) et reproductifs (phénologie, fertilité) permet de mettre en évidence une diversité bien plus importante des populations des milieux toxiques.

La diversité accrue des populations des milieux toxiques pour plusieurs systèmes enzymatiques (diversité allélique et hétérozygotie plus importante) prouve son caractère génétique. La variabilité pour les caractères des noeuds (coloration, pilosité), les décalages phénologiques sont également sous contrôle génétique. Par contre, nous n'avons pas de réponse claire concernant les différences de fertilité en faveur des individus issus de milieu non toxique. Sont-elles héritables ou sont-elles liées à des effets résiduels? On sait seulement, qu'au niveau de la vigueur, les individus des milieux toxiques restent de taille plus faible même après transplantation.

Nous retrouvons un des résultats importants obtenus par Wu, et al. (1975) qui ont étudiés les isozymes (2 types enzymatiques dans les prairies contre 8 à 9 dans les déblais miniers) et des phénotypes morphologiques (2 dans les prairies contre 10 sur les déblais miniers) d'Agrostis stolonifera.

Comment une pression de sélection aussi forte que celle de la toxicité du milieu peut aboutir à une telle variabilité génotypique? A priori, on devrait s'attendre au contraire. Les milieux toxiques sont caractérisés par un facteur (métal lourd ou déséquilibre entre les bases échangeables) développant une très forte pression de sélection, empêchant l'installation de la quasi totalité des espèces. De ce fait, on aurait pu penser que seul un génotype très rare aurait pu s'installer et donner naissance aux populations de ces milieux; dès lors ces populations devraient être marquées par l'effet de fondation ayant présidé à leur installation: diversité génétique réduite et effet de dérive.

On remarque que non seulement la diversité n'est pas réduite mais quelle est accrue; deux explications permettent de rendre compte de ce phénomène:

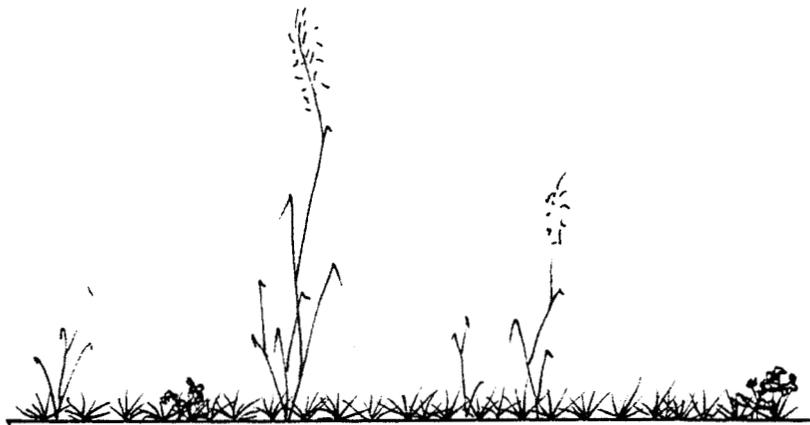
- (i) la sélection naturelle
- (ii) des effets neutres

- (i) la sélection naturelle

Figure n° 30 : différents faciès de la compétition en fonction des différents milieux.



Milieu dense (friche normale)



Milieu clairsemé (pelouse calaminaire et voie des express d'Auby)



Milieu clairsemé (terril d'Auchy)

Les effets sélectifs s'exerçant dans les deux types de milieux peuvent être schématiquement subdivisés en deux composantes:

- * une composante physico-chimique qui montre un degré d'hétérogénéité beaucoup plus important en milieu toxique (figure n°11) qu'en milieu normal.

- * une composante biologique liée aux effets de la compétition ; celle-ci serait d'intensité différentes suivant les milieux.

- * composante physico-chimique :

Les milieux toxiques étudiés résultent d'épandage successifs de matériaux provenant du sous-sol, de granulométrie très variée et présentent soit des teneurs très différentes en métaux toxiques soit des déséquilibres très variables en éléments nutritifs d'un point à un autre. Les milieux toxiques doivent correspondre à une vaste gamme de niches écologiques. Ceci est clairement mis en évidence par la variation en métaux toxiques (Pb et Zn)(figure n°11) le long du transect d'Auby : la haute hétérogénéité des teneurs en métaux lourds contraste avec l'homogénéité des milieux normaux (figure n°30).

- * La composante biologique:

On peut remarquer que les milieux toxiques sont hautement sélectifs pour un et un seul facteur du milieu : LA TOXICITE. En effet, la condition d'installation en milieu toxique est de développer la tolérance aux métaux lourds ou à un déséquilibre cationique. Alors que dans les milieux normaux, la sélection résulte surtout de la compétition qui sélectionne de nombreux caractères (hauteur, aptitude à l'utilisation des ressources du milieu, croissance,...)

La compétition suivant les milieux varie par son intensité. dans les friches normales, la végétation est dense et élevée, les stratégies compétitives des espèces en présence (essentiellement des graminées pérennes semblables à l'Arrhenatherum elatius) sont très proches, cet ensemble de facteurs converge vers une compétition très intense. Dans les milieux toxiques, le nombre de taxons présents est très faible car peu d'espèces possèdent une variabilité génétique suffisante pour développer une tolérance aux métaux lourds ou aux déséquilibres cationiques. Ces espèces ont des types biologiques très divers de l'Arrhenatherum elatius donc des stratégies compétitives différentes. Le sol n'est pas entièrement couvert par la végétation. Donc dans les biotopes extrêmes l'intensité de la compétition est donc beaucoup plus faible que dans les milieux normaux. Cela permet la conservation de phénotypes peu performants (croissance médiocre, fertilité faible voir nulle, ...) vis à vis de la compétition.

Les milieux normaux, par la compétition très intense, ont un effet homogénéisant sur la diversité génétique alors qu'au contraire les milieux toxiques permettent une diversification génétique des populations d'Arrhenatherum elatius.

(ii) des effets neutres:

* La dimension du voisinage:

La modification de la structure génotypique des populations se traduit par un alignement des fréquences génotypiques à la loi de Hardy-Weinberg en milieu toxique (peu dense en général) et, à l'inverse, un déficit d'hétérozygotes (et de ce fait une diversité plus faible) en milieu dense.

On peut imaginer un deuxième effet de la modification du régime de la reproduction sur la diversité. En effet, en moyenne, un individu en population de faible densité doit piéger du pollen venant d'individus beaucoup plus distants qu'un individu situé en population dense qui est essentiellement fécondé par le pollen de ses voisins immédiats. De ce fait, le nombre d'allèles susceptibles d'être piégés par un individu isolé est bien supérieur au nombre d'allèles que peut capter un individu en population dense; il s'en suit que la descendance du premier est beaucoup plus diverse que celle du second.

A la sensibilité due au flux génique par le pollen, qui tient à la structure peu dense des populations des milieux toxiques, est associée l'implantation de nombreux fondateurs (génétiquement divers) dans un milieu peu encombré et dans lequel la sélection vis à vis des métaux lourds (seuls les "tolérants" s'installent) la sélection vis à vis de tout un ensemble d'autres caractères (notamment les facteurs sélectifs biotiques) doivent être relativement peu nombreux et de faible intensité.

De nombreux caractères montrent que les milieux clairsemés sont sensibles au flux génique. La voie des express (peu dense) qui est le milieu le plus toxique présente de nombreux caractères intermédiaires entre la pelouse calaminaire et les populations adjacentes croissant sur sol normal (base de loisirs et prairie de fauche).

CHAPITRE V : CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Ce travail a permis d'apporter des réponses aux deux questions que nous nous étions posées (cf. chapitre n°1):

- la première sur l'existence de mécanismes d'isolement reproductif.

- la deuxième sur la diversité génétique comparée des deux types de milieux.

1. Isolement reproductif:

Rappelons que deux mécanismes d'isolement reproductif avaient été mis en évidence au cours des études précédemment citées sur l'évolution des populations adjacentes:

(a) l'apparition d'un décalage phénologique (Mc Neilly et Antonovics, 1968)

(b) la modification du régime de la reproduction vers l'autogamie pour les populations tolérantes soumises au flux génique venant des populations non tolérantes (Antonovics, 1968)

a. Le décalage phénologique:

L'existence d'un décalage phénologique de nature génétique (cf chapitre n°3) a été mise en évidence uniquement pour les individus venant du milieu toxique ; ce décalage se faisant vers une plus grande tardivité sur les milieux extrêmes. Cependant, il n'est observé que pour une fraction des individus et ne semble pas en relation directe avec l'importance du flux génique venant des populations non-tolérantes.

Une partie seulement des populations se trouve isolée du flux

génique venant des populations normales. Ce décalage phénologique résulte-t-il d'un processus neutre (Stam, 1983) ou au contraire a-t-il été sélectionné (Caisse et Antonovics, 1978) ?

Nous ne sommes pas en mesure pour l'instant de répondre à cette question. Cependant deux remarques s'imposent: (i) dans la population du terril d'Hénin-Beaumont, une précocité apporterait un avantage certain car elle permettrait d'éviter l'échaudage pendant la période estivale ; malgré cela la tardivité est parvenue à se maintenir (ii) l'ensemble des caractères génétiques étudiés montre une diversité plus importante dans les populations tolérantes que dans les populations normales. La large gamme de phénotypes observés en milieux toxiques pourrait simplement être une autre manifestation du polymorphisme accru rencontré dans ces biotopes.

Actuellement, une expérience de transplantation réciproque mise en route par Florence Martin-Bouyer permettra de savoir si ce décalage phénologique provient d'un processus sélectif ou neutre.

En juillet 1984 ont été récoltées dans la population de la pelouse calaminaire, polymorphes pour les quatre classes phénotypiques suivantes :

- 40 plantes à floraison tardive :
 - dont 20 à noeuds colorés
 - 20 à noeuds verts
- 40 plantes à floraison précoce :
 - dont 20 à noeuds colorés
 - 20 à noeuds verts

Elles seront classées suivant leur indice de tolérance au plomb et au zinc. Ces plantes ont été clonées et repiquées dans un dispositif expérimental avec une répartition au hasard dans le site d'origine et dans un site normal.

La liaison tolérance-décalage phénologique sera testée pour savoir si un déséquilibre de linkage, manifestation d'un effet sélectif, s'est produit dans la population. Si ces deux caractères phénotypiques se révélaient être indépendants, ce serait en faveur de l'hypothèse neutraliste. D'autre part, l'ensemble des individus sera suivi dans les deux types de milieux afin de tester leur valeur sélective comparée. Cette dernière expérience permettra de connaître la composante génétique de l'expression de ces différents phénotypes et de trancher définitivement entre les deux hypothèses neutralistes ou sélectionnistes.

b. Modification du régime de la reproduction:

Le régime de la reproduction a été étudié à l'aide des alloenzymes. Les populations des milieux normaux montrent systématiquement un déficit en hétérozygotes tandis que celles des milieux toxiques sont généralement panmictiques (chapitre n°3). Ce résultat est difficilement interprétable car d'une part à l'effet toxicité se superpose l'effet densité (les populations

non-tolérantes sont beaucoup plus denses que les populations tolérantes) et d'autre part la seule population tolérante dense montre un déficit en hétérozygotes. Ceci nous a amené à effectuer une expérience sur l'influence de la densité sur le régime de la reproduction dans la population tolérante de la pelouse calaminaire pour nous affranchir de l'effet type de milieu. Les résultats montrent que la différence observée dans le régime de la reproduction n'est pas due à l'effet toxicité du milieu mais est le résultat d'un effet de densité. Le déficit d'hétérozygotes est d'autant plus important que la population est dense. Résulte-t-il d'un effet de taille du voisinage ou d'une fréquence plus élevée d'individus autogames dans les populations denses (cf. chapitre n°3) ?

Nos résultats sont apparemment en contradiction avec ceux de Mc Neilly et Antonovics (1968) et Antonovics (1968). Les populations des milieux extrêmes étant généralement clairsemées, car peu d'individus arrivent à s'installer, elles sont panmictiques et donc plus sensibles au flux génique que les populations de type "normal", là où l'Arrhenatherum elatius s'installe facilement.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette contradiction:

* Les populations d'Anthoxanthum odoratum et d'Agrostis tenuis étudiées par les auteurs précédents sont beaucoup plus anciennes que les nôtres. Il s'agit en effet de populations situées sur des petites mines de cuivre dont la période d'exploitation s'échelonne depuis l'époque romaine jusqu'au XVIII^e siècle. En revanche, les populations que nous avons étudiées sont plus jeunes puisque âgées au maximum de 100 ans (Auby pelouse calaminaire : 80 à 100ans ; Auchy terril : 45 ans ; Auby voie des express : 40 ans et Hénin-Beaumont terril : 15 ans). Les processus évolutifs ont pu agir pendant une période beaucoup plus courte.

* Plusieurs stratégies évolutives peuvent apparaître en fonction du système génétique de la tolérance.

De nombreux mécanismes physiologiques responsables de la tolérance ont été décrits (Mathys, 1977) ; il s'en suit que plusieurs fonctions génétiques peuvent la contrôler. C'est en accord avec les études de nombreux auteurs qui ont trouvé un déterminisme polygénique chez plusieurs espèces et en particulier chez les graminées. Dans les populations jeunes, l'autofécondation deviendrait défavorable puisqu'elles ont intérêt à produire de nouvelles combinaisons génétiques afin d'obtenir une tolérance accrue. La stratégie des populations jeunes serait de favoriser l'allogamie à l'intérieur de la population mais de se protéger de l'arrivée du pollen des populations non-tolérantes. Une expérimentation est en cours (Loutfi) pour tester l'aptitude d'individus issus de populations tolérantes à se croiser avec des individus issus de la même population ou de populations adjacentes normales. Le niveau de

la tolérance augmentant avec la durée d'implantation d'une espèce (Wu et al., 1975), les populations plus âgées possèderaient des génotypes plus performants et n'auraient plus intérêt à les remettre en jeu. A ce stade d'évolution, un isolement reproductif au niveau individuel permettrait de conserver et de stabiliser ce caractère.

L'évolution vers l'isolement reproductif serait encore beaucoup plus lente dans le cas d'une hérédité cytoplasmique de la tolérance. L'effet du flux génique serait, dans cette hypothèse, négligeable.

2. La diversité génétique:

Rappelons, que les travaux de Wu et al. (1975) avaient mis en évidence une diversité phénotypique accrue chez Agrostis stolonifera sur les déblais miniers. Ce résultat paradoxal, compte tenu des effets conjugués de fondations et de sélections ayant présidé à l'installation des populations, n'avait pas pu être interprété de manière satisfaisante.

Le même type de résultat a été obtenu chez l'Arrhenatherum elatius non seulement pour des caractères phénotypiques (morphologie et isoenzymes) mais aussi au niveau génotypique par l'utilisation des allozymes (Chapitre n°4).

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer ces deux résultats convergents qui semblaient a priori paradoxaux:

- une hypothèse sélective
- une hypothèse neutraliste

(i) Nous avons montré qu'en milieu toxique le sol est très hétérogène engendrant une série d'habitats très divers avec des pressions de sélection physico-chimique d'intensité très différentes d'un point à l'autre. Cela se traduit par une sélection diversifiante. En revanche dans les milieux normaux le sol présente une plus grande homogénéité à laquelle se superpose une compétition très intense. Le nombre d'habitats est donc très réduit. Dans ces biotopes la sélection sera homogénéisante.

(ii) Le voisinage de la plupart des populations tolérantes est très grand. Les individus sont susceptibles de capter du pollen d'individus beaucoup plus distants donc plus divers. Dans les populations de milieu normal, la densité étant élevée, le voisinage est très réduit ce qui limite le flux génique et aboutit à des phénomènes de consanguinité.

Cet ensemble de facteurs favorise l'accroissement de la diversité dans les biotopes extrêmes.

L'occupation des milieux toxiques par l'Arrhenatherum elatius est lente: Il a fallu 15 ans pour que le terril d'Hénin-Beaumont soit couvert par le fromental, tandis que dans les autres stations la fermeture du milieu n'a pas encore eu lieu ceci depuis 100 ans pour la pelouse calaminaire, 40 ans pour la voie des express et 45 ans pour le terril d'Auchy, alors que dans les milieux normaux, l'Arrhenatherum elatius occupe l'espace en quelques années. Le processus de colonisation étant ralenti dans les biotopes extrêmes, les populations se trouvent bloquées à un stade "juvénile" pendant une longue période ce qui permet de mieux comprendre le processus d'implantation d'une nouvelle population.

Les populations jeunes auraient une hétérozygotie maximale car elles sont clairsemées, donc panmictiques, et riches en allèles, ce qui favorise une fréquence élevée en hétérozygotes ; à l'opposé, dans les populations âgées cette fréquence va être minimale par perte de diversité allélique et déficit d'hétérozygotes.

Dans un premier temps, il y aurait acquisition d'une diversité maximale puis dans un second temps tri par la sélection naturelle et conservation par la consanguinité des combinaisons génétiques les plus adaptées.

Gouyon (1982), Gouyon et al. (1983) et Dommée et al. (1983) ont obtenu des résultats similaires chez une espèce gynodioïque et entomophile, le thym (Thymus vulgaris): les populations des milieux perturbés sont très riches en hétérozygotes du fait de la grande quantité de femelles présentes alors que dans les milieux stables (constitués de populations vieilles) le régime de la reproduction se ferme et l'on constate une augmentation de la consanguinité.

Les populations des biotopes extrêmes utiliseraient les ressources génétiques des populations voisines ; ce flux génique est connu entre les populations cultivées et sauvages. Pernès et al. (1980) ont montré que l'espèce cultivée du mil à chandelle s'hybride à chaque génération avec l'espèce sauvage vivant à proximité des champs ; ces échanges géniques semblent bénéfiques pour l'espèce cultivée. De même Valero (1983) constate chez le dactyle (Dactylis glomerata) que l'écotype récemment implanté croissant dans les milieux artificiels que sont les prairies irriguées de la Crau humide capte des allèles spécifiques à l'écotype ancien croissant sur les zones sèches adjacentes (Crau sèche).

Les populations des milieux toxiques ne présentent pas de différenciation génétique importante et la seule population dense de milieu toxique (Hénin-Beaumont) tend à perdre sa spécificité (décalage phénologique plus faible, meilleure fertilité, hauteur des talles plus importante, etc ... que pour les autres populations des milieux extrêmes). La quasi totalité des populations se distingue des autres quelle que soit le système enzymatique (sauf pour les A.D.H.). Cette constatation amène à penser que des effets de dérive doivent être importants, notamment dans les populations denses où la taille du voisinage doit être très restreinte.

L'état actuel de nos recherches nous amène à poser deux ensembles de questions:

- quel est le rôle de la diversité génétique dans la dynamique des populations ? Il s'agit d'analyser l'évolution des structures génétiques au cours de la vie des populations (phase juvénile, maturité et sénescence) pour détecter le ou les moments dans la vie d'une population où la diversité créée par la reproduction sexuée et favorisée par le flux génique est le plus nécessaire.

- quel est le rôle des variations du régime de la reproduction au cours de la vie d'une population ?

Le maintien et l'évolution du sexe chez les végétaux trouvent peut-être leurs origines (tout au moins en partie) dans la nécessité d'une diversité génétique accrue à certains moments du déroulement de la vie d'une population.

Bibliographie:

Antonovics, J. (1966). The genetics and evolution of differences between closely adjacent plant populations with special reference to heavy metal tolerance. P.H.D. Thesis, University of Wales.

Antonovics, J. (1968). Evolution in closely adjacent plant population. V. Evolution of self fertility. *Heredity*, 23, 219-238.

Antonovics, J. et Bradshaw, A.D. (1970). Evolution in closely adjacent plant populations. VIII. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity*, 25, 349-362.

Antonovics, J.; Bradshaw, A.D. et Turner, R.G. (1971). Heavy metal tolerance in plants. *Adv. Ecol. Res.*, 7, 1-85.

Aston, J.L. et Bradshaw, A.D. (1966). Evolution in closely adjacent populations. II. *Agrostis stolonifera* in maritime habitats. *Heredity*, 21, 649-664.

Blondon, F. (1968). Facteurs externes et déterminisme floral d'un clone de *Dactylis glomerata* L.. Thèse 3ème cycle, Paris Sud Orsay, 131p..

Bonduelle, S. (1984). Contribution à l'étude des populations d'*Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. ex J. et C. Presl.. Estimation du régime de la reproduction et recherche de marqueurs génétiques. Mémoire de D.E.A., U.S.T.-Lille, 29p.

Bowden, W.M. et Seen, H.A. (1962). Chromosome numbers in 28 grasses from South America. *Canad. J. Bot.*, 40 (8), 1115-1124.

Bradshaw, A.D. et Mc Neilly T. (1981). Evolution and pollution. *Studies in biology*, 130, 76 p.

Briggs, O. et Walters, S.M. (1969). Plant variation and evolution. McGraw-Hill, New-York, 243 p.

Cahalan, C.M. et Gliddon, C. (1985). Genetic neighbourhood in *Primula vulgaris*. *Heredity*, 54 (1), 65-70.

Caisse, M. et Antonovics, J. (1978). Evolution in closely adjacent populations. IX. Evolution of reproductive isolation in clinal populations. *Heredity*, 40, 371-384.

Charles, A.H. (1961). Differential survival of *Lolium perenne*, *Dactylis* and *Phleum*. *J. Br. Grassl. Soc.*, 16, 69-75.

Cooper, J.P. (1954). Studies on growth and development in *Lolium*. IV. Genetic control of heading responses in local populations. *J. Ecol.*, 42, 521-56.

- Crawford, T.J. (1984). What is a population ? In Shorrocks, B. (Ed.) *Evolutionary Ecology*, Blackwell Scientific publications, Oxford, 135-73.
- Curran, P.L. (1968). Chromosome numbers of some Irish plants. *Irish Naturalist*, 5(16), 7-9.
- Davies, J.G. (1927). The chromosome number in Dactylis glomerata (cocksfoot). *Nature*, London, 119(2989), 236-237.
- Daget, J. (1976). Les modèles mathématiques en écologie. Ed. Masson, 172 p.
- Delay, C. (1947). Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les phanérogames. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég.*, 9 (1 à 4), 169-222.
- Delay, C. (1947). Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les phanérogames. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég.*, 10 (1 à 4), 103-229.
- Delay, J. (1970). Polyploidie dans les peuplements naturels. *Inf. Ann. Caryosyst. et Cytogénét.*, 4, 21-24.
- Delhaye, R.J. (1979). Contribution à l'étude de la phénologie du froment d'hiver en Belgique. *Revue de l'agriculture*, 6 (32), 1356-1372.
- Demarly, Y. (1963). Génétique des autotétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes.*, 13, 307-400.
- Domme, B., Guillerm, J.L. et Valdeyron, G. (1983). Régime de la reproduction et hétérozygotie des populations de thym, Thymus vulgaris dans une succession post culturale. *C. R. Acad. Paris*, 296 (3), 111-14.
- Ducouso, A. (1981). Comparaisons de populations naturelles d'Arrhenatherum elatius (L.) Beauv. ex J. et C. Presl.. Mémoire de D.E.A., Université de Lille I, 70 p..
- Gallais, A. (1967). Moyennes des populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes.*, 17 (3), 215-227.
- Gardside, D.W. et Mc Neilly, T. (1974). Genetic studies in heavy metal tolerant plants. I. Genetics of zinc tolerance in Anthoxanthum odoratum. *Heredity*, 32, 287-97.
- Gasquez, J. et Compoint, J.P. (1976). Apport de l'électrophorèse en courant pulsé à la taxinomie d'Echinochloa crus galli L. . *Ann. Amélior.*, 26 (2), 345-55.
- Gervais, C. (1973). Contribution à l'étude cytologique et taxinomique des avoines vivaces. Thèse de l'Université de Zürich,

166 p..

Gillet, M.; Gachet, J.P. et Gallais, A. (1969). Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminées en conditions naturelles: Festuca pratensis Huds. II: la crise du tallage. Ann. Amélior. Plant., 19 (2), 107-149.

Gillet, M. (1980). Les graminées fourragères. Gauthier-Villars, Paris, 306p.

Gillet, M. et Breisch, H. (1982). Crise du tallage et remontaison chez les graminées fourragères: données complémentaires. Agronomie, 2 (2), 187-192.

Grant, M.C. et Antonovics, J. (1978). Biology of ecologically marginal populations of Anthoxanthum odoratum. I. Phenetics and dynamics. Evolution, 32 (4), 822-38.

Fedorov, I. (1958). Phasic development in perennial herbage grasses. Agrrobiologija, 5, 57-59.

Gleaves, J.T. (1973). Gene flow mediated by wind borne pollen. Heredity, 31, 355-66.

Gouyon, P.H. (1982). Système de reproduction dispersion et diversité; approche de la biologie des populations de Thym. Thèse Doct. Etat, U.S.T.L., Montpellier.

Gouyon, P.H., R. Lumaret, G. Valdeyron et Ph. Vernet (1983). Reproductive strategies and disturbance by man. in Disturbance and Ecosystems, Ed. Springer-Verlag, 44, 214-25.

Guinochet, M. (1943). Recherche de taxonomie expérimentale sur la flore des Alpes et de la région méditerranéenne occidentale. I. Notes caryologiques sur quelques graminées. Rev. Cyt. Cytophysiol. Vég., 6, 209-220.

Guinochet, M. et Vilmarin, (de) R. Flore de France. Ed. C.N.R.S., Paris, Fascicule 3, 819-1199.

Hill, H.D. (1965). Karyology of species of Bromus, Festuca and Arrhenatherum (Graminae). Bull. Thorey. Bot. Club, 92 (3), 192-197.

Hickey, D.A. et Mc Neilly, T. (1975). Competition between metal tolerant and normal plant populations: a field experiment on normal soil. Evolution, 29, 458-64.

Holub, J. (1958). Bemerkungen zur taxonomie der gattung Helictotrichon Bess., in Klasstersky. I. et coll. Philip Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie, Prague, 101-133.

Jain, S.K. et Bradshaw, A.D. (1966). Evolutionary change among

adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity*, 21, 407-411.

Khalfallah, N. (1981). Contribution à l'étude biosystématique du genre Arrhenatherum elatius Beauv. en France. Thèse de 3ème cycle, Université Paris-Sud d'Orsay, 84p.

Khan, D.H. et Frankland, B. (1984). Observations on the biodegradation of cellulose in some metal contaminated grassland soils from Shipham in Somerset. *Environmental and Experimental Botany*, 24 (2), 145-149.

Keller et Baggiolini (1954). Les stades repères dans la végétation du blé, d'après l'échelle phénologique élaborée par Feekes. *Revue Romande Agric. Arboric.*, 10, 17-20.

Kerguelen, M. (1983). Les graminées de France au travers de "Flora Europaea" et de la "Flore" du C.N.R.S.. *Lejeunia*, 110, 1-79.

King, M.C. et Wilson, A.C. (1975); Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Sciences*, 188, 107-106.

Litardière, (de) R. (1949). Observations caryologiques et caryosystématiques sur diverses graminées, principalement de la flore méditerranéenne. *Mém. Hors Série Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.*, 2, 203-208.

Löve, A. et Löve, D. (1956). Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic. *Acta Horti. Gothob.*, 20, 65-291.

Lumaret, R. et Valdeyron, G. (1978). Les glutamates - oxalo - acétates - transaminases du dactyle (Dactylis glomerata) : génétique formelle d'un locus. *C.R.Acad. Sci. Fr.*, 287, 705-708.

Lumaret, R. (1981). Structure génétique d'un complexe polyploïde Dactylis glomerata L.. Thèse Doct. Etat, U.S.T.L., Montpellier, 168 p.

Martin-Bouyer - Languerau, F. (1984). Contribution à l'étude des populations d'Arrhenatherum elatius (L.) Beauv. ex J. et C. Presl. Tolérance des plantules aux excès métalliques et approche isoenzymatique. Mémoire de D.E.A., U.S.T.Lille, 70p.

Mather, K. (1935). Reductional and equational separation of chromosomes in bivalents and multivalents. *J.Genet.*, 30, 53-78.

Mather, K. (1936). Segregation and linkage in autotetraploids. *J.Genet.*, 32, 287-314.

Mathys, W. (1977). The role of malate, oxalate and mustard oil glucoside in evolution of zinc resistance in herbage. *Physiol. Plant.*, 40, 130-6.

Mayr, E. (1970). Populations, Species and Evolution. Cambridge, Mass. Harvard Univ. Press., 453 p.

Mc Neilly, T. (1966). The evolution of copper tolerance in Agrostis tenuis Sibth.. P.H.D. thesis, University of Wales.

Mc Neilly, T. et Antonovics, J. (1968). Evolution in closely adjacent populations. IV. Barriers to gene flow. Heredity, 23, 205-218.

Morrison, J.W. et Rajhathy, J. (1960). Chromosome behaviour in autotetraploid cereals and grasses. Chromosoma, 11, 3, 297-309.

Myers, W.M. et Hill, H.D. (1940). Studies of chromosomal association and behaviour and occurrence of aneuploid in autotetraploid grass species, orchard grass, tall oat grass and crested wheat grass. Bot. Gaz., 102, 236-55.

Nicholls, M. (1979). Ecological genetics of copper tolerant Agrostis tenuis Sibth. Ph. D. Thesis, University of Liverpool.

Pernes, J., Ngueyen-Van, E., Beninga, M. et Belliard, J. (1980). Analyse des relations génétiques entre formes cultivées et spontanées chez le mil à chandelle. II. Ann. Amél. Plantes, 30, 229-69.

Petit, D. (1974). Ecologie de quelques végétaux métallicoles au Maroc. Oecol. Plant., 9, 37-50.

Petit, D. (1980). La végétation des terrils du Nord de la France. Ecologie, phytosociologie, dynamisme. Thèse de doctorat ès sciences, Université de Lille I, 250 p.

Petit, D. (1981). Déterminisme phyto-géochimique du dynamisme de la colonisation végétale naturelle des terrils houilliers du Nord et du Pas-de-Calais. Rapport, Ministère de l'environnement, 72p.

Pfizenmeyer, E.D.C. (1959). The autoecology of Arrhenatherum elatius (L.) and its intergenic relationships. Ph.D., University of Wales, 254 p.

Pfizenmeyer, C.D. (1962). Biological flora of the British Isles: Arrhenatherum elatius (L.). J. et C. Presl. J. Ecology. 50, 235-45.

Potzal, E. (1951). Anatomisch systematisch untersuchungen and den gattungen Arrhenatherum und Helictotrichon. Bot. Jahrb. Syst.. 75, 321-32.

Queiros, M. (1973). Contribuição para o conhecimento cito-taxonomico das spermatophyta de Portugal. I. Graminae. Bol. Soc. Brot.. 47, 77-103.

- Robertson, F.W. (1955). Selection response and the properties of genetic variation. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 20, 166-7.
- Rohlf, F.J. et Schnell, G.D. (1977). An investigation of isolation by distance model. *Amer. Nat.*, 105, 295-324.
- Rutland, J.P. (1941). The Merton catalogue. A list of chromosome numbers of British plants. *New Phytol.*, 40, 210-14.
- Saint-Yves, A. (1931). Contributions à l'étude des Avena sect. Avenastrum (Eurasie et région méditerranéenne). *Candollea*, 4, 353-504.
- Snaydon, R.W. et Davies, M.S. (1976). Rapid population differentiation in a mosaic environment. IV. Populations of *Anthoxanthum odoratum* at sharp boundaries. *Heredity*, 37, 9-25.
- Saltner, D. (1980). Les bases de la production végétale. Tome I: le sol. IX ème édition, Collection Sciences et Techniques Agricoles, 455p.
- Shannon, C.E. et Weaver, W. (1963). The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Illinois Press.
- Stam, P. (1983). The evolution of reproductive isolation in closely adjacent plant populations through differential flowering time. *Heredity*, 50 (2), 105-18.
- Sulinowski, S. (1965). Variation of forms and biology of flowering in Arrhenatherum elatius (L.) P.B. . Part II . Effects of self and cross pollination on seed setting in Arrhenatherum elatius. *Genetica Polonica*, 6 (3-4), 293-310.
- Valero, M. (1983). Etude du flux génétique entre populations adjacentes de Dactylis glomerata L.. Thèse de 3^{ème} cycle, U.S.T.L., Montpellier, 96p..
- Waley, K.A., Khan, M.S.I. et Bradshaw, A.D. (1974). The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. I. Copper and zinc tolerance in Agrastis tenuis. *Heredity*, 32, 309-19.
- Watson, J.P. (1969). Evolution in closely adjacent plant populations. VI. An entomophilous species Potentilla erecta in two contrasting habitats. *Heredity*, 24, 407-422.
- Wilkins, D.A. (1957). A technique for measurement of lead tolerance in plants. *Nature*, 180, 623-633.
- Wilkins, D.A. (1977). The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth. *New Phytol.*, 80, 623-33.
- Wilson, A.C. (1977). Gene regulation in evolution. in *Molecular Evolution*, F.J. Ayala, Sinauer associates, INC Publishers

Sunderland, Massachussetts, 225-34.

Woodworth, C.M.; Leng, E.R. et Jugen-Heiner, R.W. (1952) Fifty generations of selection for protein and oil in corn. *Agron. J.*, 44, 60-6.

Wright, S. (1943). Isolation by distance. *Genetics*, 28, 114-138.

Wright, S. (1951). The genetic structure of populations. *Ann. Eugen.*, 15, 323-354.

Wright, S. (1969). Evolution and genetics of populations. Vol. 2, the theory of gene frequencies. University of Chicago Press.

Wu, L., Bradshaw, A.D. et Thurman, D.A. (1975). The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. III. The rapid evolution of copper tolerance in *Agrostis stolonifera*. *Heredity*, 34, 165-85.

ANNEXE 1 :

Méthode d'analyse phénologique:

1. Généralités:

Un clône de graminée est un ensemble de ramifications ou talles. Chaque talle est d'abord végétative et par la suite si les conditions du milieu le permettent elles deviennent reproductrices.

Une talle végétative est formée d'une tige très courte qui porte racines, feuilles et les bourgeons des futures talles filles. L'apex au sommet de cette tige émet des ébauches de feuille.

Quand la talle devient reproductrice, son apex se transforme en inflorescence et la tige s'allonge jusqu'à 1,60 mètre chez l'Arrhenatherum elatius. Les feuilles s'élèvent en hauteur puis le panicule sort de la dernière feuille, c'est l'épiaison. Cet allongement continue jusqu'à la floraison.

L'hiver, toutes les talles sont végétatives, elles subissent une induction primaire par le froid ou les jours courts (Federov, 1958); ensuite vient une induction par les jours longs (Blondon, 1968). Grâce à ces deux inductions les talles peuvent devenir fertiles. L'induction ainsi acquise par une talle peut être transmise plus ou moins à ses talles filles.

L'allongement des tiges commence fin avril début mai. L'épiaison survient début juin et la floraison début juin à la mi-juillet mais certaines populations ont des comportements différents.

Le tallage est potentiellement continu mais il subit une crise pendant la période d'allongement des tiges (Gillet et Breisch, 1982). Ce phénomène est lié à la compétition entre les talles car les besoins nutritionnels sont énormes. Cette crise se traduit par un ralentissement ou l'arrêt de la production de nouvelles talles et souvent les jeunes talles meurent, ne survivront donc que les talles reproductrices et les bourgeons non démarrés (Gillet et al., 1969; Gillet, 1970).

2. Description des stades phénologiques:

La phénologie des céréales servira de base pour établir celle de l'Arrhenatherum elatius, car elle a été particulièrement bien étudiée par les agronomes (Delhaye, 1979). Les Triticoïdeae étant très proches des Festucoïdeae, l'échelle de Feekes a été utilisée (Keller et Biagolini, 1954) mais elle a dû être adaptée aux particularités de l'Arrhenatherum elatius.

Deux modes de relevé phénologique ont été utilisés pour cette étude:

- une échelle fine
- une échelle grossière

- l'échelle fine:

1: tallage

il y a uniquement néoformation de talles. On remarquera que tous les stades de la levée à la 3ème feuille n'apparaissent pas car l'Arrhenatherum elatius est perenne et sur le terrain il est impossible de distinguer une jeune plante d'une plante âgée chétive.

2: un noeud perceptible

se détermine par palpation de la gaine foliaire, un seul renflement est perceptible au toucher.

3: deux noeuds perceptibles

même chose que précédemment mais avec deux renflements

4: apparition de la dernière feuille

la dernière gaine foliaire contient la panicule.

5: ligule visible

sur la dernière feuille, la ligule est dressée et s'observe très facilement.

6: gaine éclatée

la panicule est visible par la fente qui se forme dans la gaine. Parfois cette étape n'existe pas et de la ligule visible, la tige passe directement au stade 7.

7: panicule émerge

le dernier entre-noeud s'allonge et la panicule va dépasser en hauteur la ligule de la dernière feuille.

8: panicule se dégage

après l'étape précédente le dernier entre-noeud continue sa croissance en hauteur et provoque la libération de la gaine foliaire de tous les épillets de la panicule

9: début de la floraison

seuls les épillets de la moitié inférieure de la panicule atteignent au moins l'anthèse.

10: fin floraison

sur l'ensemble de la panicule des épillets sont en anthèse ou l'ont dépassé.

11: formation de la graine

la floraison est entièrement terminée et l'ovule commence à gonfler.

12: maturité laiteuse

en écrasant la future graine entre deux ongles un lait blanchâtre s'en échappe.

13: maturité pâteuse

la graine est molle et à l'écrasement une pâte visqueuse en sort.

14: maturité complète

la graine devient bien dure et cassante lors de l'écrasement

15: chute des graines

une partie des graines est déjà tombée sur le sol

16: graines complètement tombées

la panicule ne contient plus aucune graine, il ne reste plus qu'un chaume aux reflets mordorés qui tombera sous l'effet des intempéries.

N.B.:

* des variations se rencontrent couramment dans le déroulement de la phénologie en particulier le stade 6 parfois n'existe pas ou les stades 13 et 14 sont absents car les graines dès la maturité laiteuse ou pâteuse tombent sur le sol où elles achèvent leur maturation. Ce dernier phénomène se produit surtout lors des journées les plus chaudes de juillet.

* les relevés phénologiques sont exécutés par un seul observateur pour minimiser les variations dans l'appréciation des stades phénologiques.

- l'échelle grossière:

elle dérive de l'échelle précédente mais différents stades sont souvent regroupés en un seul.

Stade de l'échelle grossière	stade de l'échelle fine
tallage	1
montaison	2 à 6
épiaison	7 et 8
floraison	9 et 10
formation et maturation de la graine	11 à 14
chute des graines	15 à 16

Cette méthode a été utilisée pour l'étude de zones cartographiées de la pelouse calaminaire car le seul stade nous intéressant est la floraison.

ANNEXES 2 :

Méthodes d'analyses statistiques des données

1. Intervalle de confiance:

L'intervalle de confiance des différentes fréquences étudiées a été calculé au risque $\alpha = 5\%$, avec la formule suivante:

$$i = \frac{E \sqrt{p \cdot q}}{N}$$

$$E = 1,96$$

p et q les différentes fréquences

N taille de l'échantillon

Ce test a été utilisé pour les fréquences alléliques ou phénotypiques de divers caractères.

2. Analyse de la diversité:

Afin d'estimer la diversité dans les différentes populations, l'entropie de Shannon et Weaver (1963) a été appliquée pour divers caractères. Cet indice H est donné par la formule:

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

p_i est la fréquence du i^{i^e} allèle.
n le nombre d'allèles.

3. Analyse de la distribution du polymorphisme enzymatique:

* Les distributions des fréquences alléliques entre les diverses populations ont été comparées par un test de χ^2 . Pour tenir compte de la faible représentation de certaines classes la correction de Yates a été appliquée.

* Les populations peuvent être comparées deux à deux sur le critère de leurs distributions alléliques à l'aide de coefficients d'identité ou de distance.

Nous avons calculé les distances et les identités de nos populations à l'aide du coefficient de Nei (1972). Ce coefficient présente l'avantage, lorsqu'il est calculé pour un seul locus, de minimiser l'intervention des allèles dont les fréquences sont faibles (ils peuvent avoir un intérêt en taxonomie).

Dans un des cas, les allèles rares (G.O.T. 2), séparent les populations, cet indice n'apporte aucune information. La présence ou absence donne un meilleur aperçu du phénomène.

L'identité de Nei est donnée par la formule:

$$I = \frac{\sum_i x_i \cdot y_i}{\sqrt{(\sum_i x_i^2 \cdot \sum_i y_i^2)}}$$

et la distance génétique par la formule:

$$D = - \text{Log } I$$

où

x_i et y_i sont les fréquences du $i^{\text{ème}}$ allèle dans les deux populations X et Y comparées.

Pour simplifier les résultats, une représentation graphique a été réalisée sous forme de dendrogramme (Daguet, 1976).

Pour déterminer le niveau de similitude entre une observation h et un groupe déjà formé des deux observations i et j, un algorithme le fera. Il suit la formule suivante:

$$d_{h,ij} = a_1 d_{hi} + a_2 d_{hj} + b d_{ij} + g I d_{hi} - d_{hj} I$$

d est la distance entre deux groupes et a_1 , a_2 , b et g des constantes.

Cet algorithme est généralisable et le niveau de similitude entre les observations k et le groupe déjà formé par h joint à ij sera:

$$d_{k,h,ij} = a_1 d_{kh} + a_2 d_{k,ij} + b d_{h,ij} + g I d_{kh} - d_{k,ij} I$$

Pour simplifier cet algorithme, on prend:

$$g = 0$$

$$a_1 = a_2 \quad \text{et} \quad a_1 + a_2 + b = 1$$

dans notre cas:

$$a_1 = a_2 = 0,625$$

$$b = -0,25$$

4. Analyse de la structure génotypique:

4.1. La méiose chez les tétraploïdes:

Mather (1935, 1936) a montré que les disjonctions résultaient généralement de la combinaison en certaines proportions de plusieurs méioses. La première anaphase peut être réductionnelle ou équationnelle. Dans cette dernière les chromosomes peuvent échanger des chromatides, dans ce cas ils se retrouvent au même pôle. Des fragments de chromatides génétiquement identiques sont donc présents dans un même gamète. Ce phénomène conduit à un taux de consanguinité non nul dans une population, même si celle-ci est panmictique. La fréquence de ce phénomène est caractérisé par un indice de de séparation a (Mather, 1936).

4.2. Structure génotypique:

L'utilisation du test de χ^2 pour comparer les structures génétiques observées avec les structures génétiques théorique obtenues grâce à la loi de Hardy-Weinberg n'est pas satisfaisante. De nombreuses populations ne répondant pas à cette loi, l'introduction du coefficient de consanguinité de Wright (1921) nous a permis d'ajuster la distribution calculée à celle observée.

Du fait, des particularités génétiques des tétraploïdes, nous avons utilisé un coefficient F de Wright modifié pour les tétraploïdes (Lumaret, 1981).

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

ou:

$$H_o = \frac{1/2 x_{(iiii)} + 2/3 y_{(iiij)} + 5/6 z_{(iijk)} + w_{(ijkl)}}{N}$$

x, y, z, w sont les effectifs des 4 classes d'hétérozygotes.

N le nombre total d'individus

$$H_e = 1 - \sum x_i^2$$

x = fréquences alléliques

Ce système ne permet de déterminer la structure génotypique que si la dernière génération a été panmictique, condition incontrôlable dans la nature.

En conclusion, la distribution génotypique est difficile à interpréter car la majorité des tests ont été mis au point pour les diploïdes.

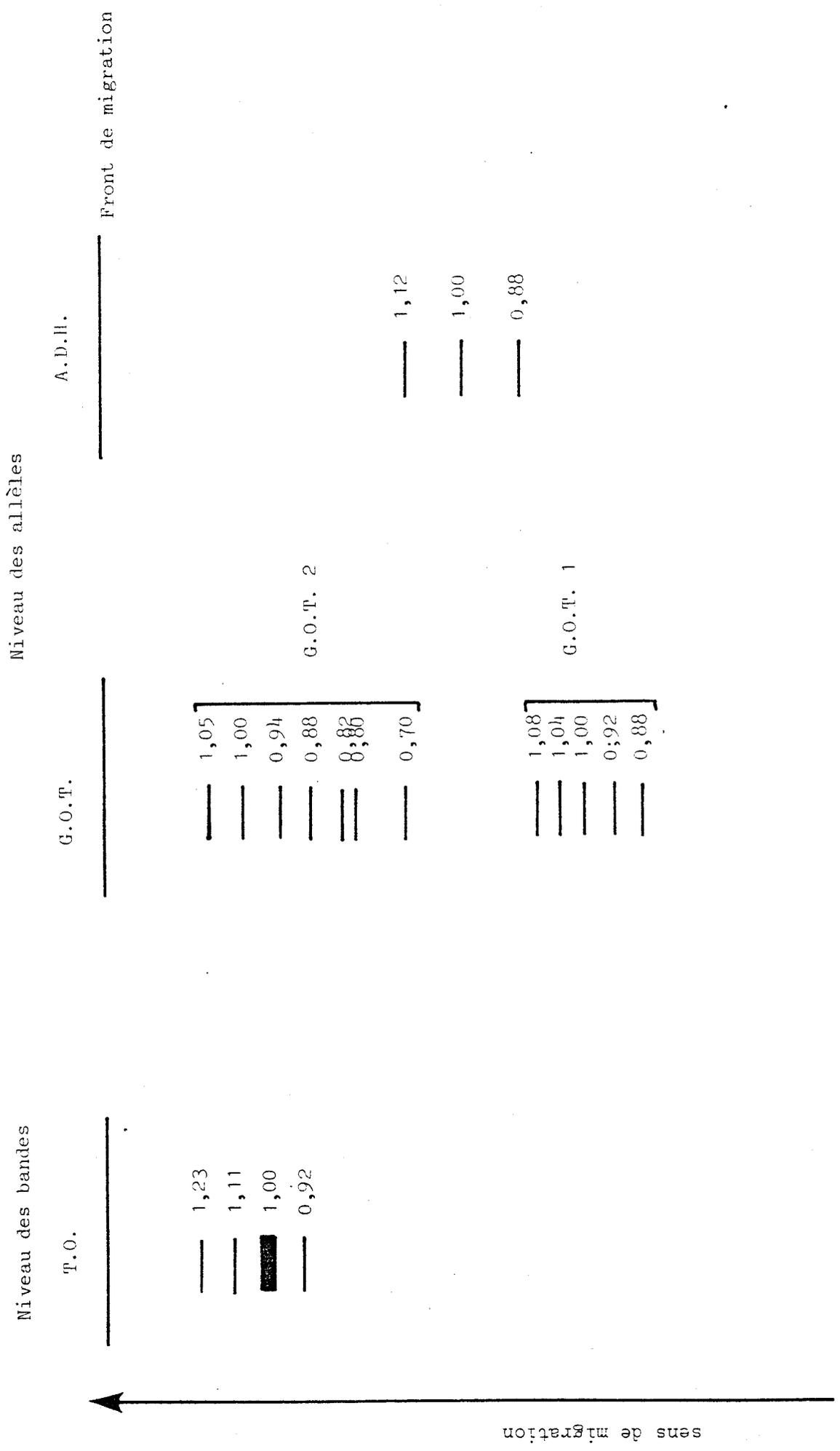


Figure n° 31; présentation des systèmes enzymatiques étudiés.

(T.O. : isoenzymes, déterminisme génétique inconnu ; G.O.T. : deux loci G.O.T. 1 avec 5 allèles et G.O.T. 2 avec 7 allèles enzyme dimère ; A.D.H. : 3 allèles enzyme dimère)

ANNEXE 3 :

ETUDE ENZYMATIQUE

Afin d'avoir des marqueurs génétiques fiables, nous avons entrepris une prospection des systèmes enzymatiques.

L'électrophorèse est la méthode la plus simple, pour cela nous avons adopté la technique d'Ornstein et Davies (1964) modifiée par Gasquez et Compoint (1976) sur gel de polyacrylamide.

Une dizaine de systèmes enzymatiques se sont révélés polymorphe:

- glutamate oxaloacétate transaminase (G.O.T.)
- alcool deshydrogénase (A.D.H.)
- lactate deshydrogénase (L.D.H.)
- leucine aminopeptidase (LAP)
- α estérase (EST-A)
- β estérase (EST-B)
- phosphoglucose isomérase (PGI)
- tétrazolium oxydase (TO)
- phosphatase acide (Ph Ac)
- polyphénol oxydase (PPO)

Actuellement 4 loci ont leur déterminisme génétique connu:

- G.O.T. 1
- G.O.T. 2
- A.D.H.
- P.G.I.

Ces quatre enzymes sont dimères et possèdent plusieurs allèles:

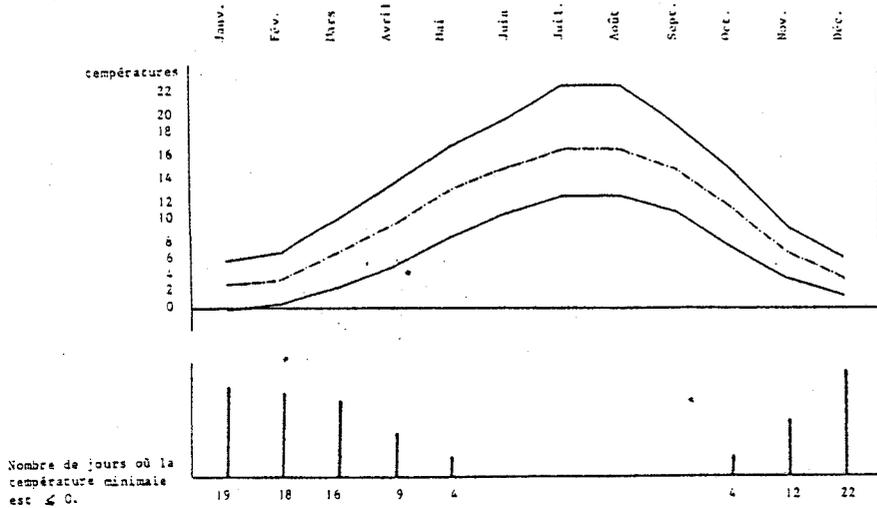
- 5 pour les G.O.T. 1
- 7 pour les G.O.T. 2
- 3 pour les A.D.H.

Sur le Dactylis glomerata, Lumaret et Valdeyron (1978) ont obtenu des résultats très semblables pour le locus G.O.T.

Pour les différentes positions des allèles ou des bandes voir la figure n°31.

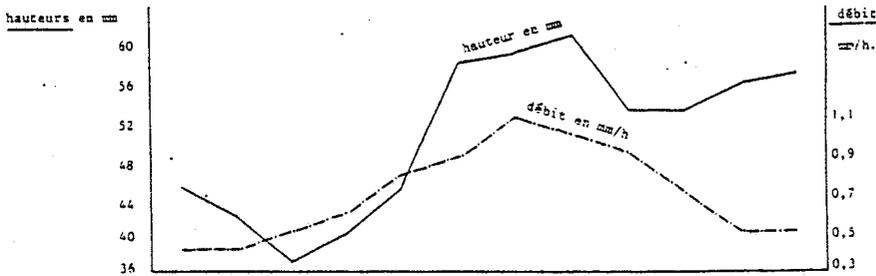
Figure n° 32: climat régional (Pluviométrie, température, vent).

Maxima moyens	4,9	6,0	9,8	13,6	17,3	20,3	21,9	21,8	19,8	14,9	8,9	5,7
Moyennes	2,4	3,1	5,9	9,0	12,4	15,2	16,9	17,0	15,1	11,0	6,2	3,2
Minima moyens	-0,1	0,2	2,1	4,4	7,5	10,2	12,0	12,1	10,5	7,0	3,4	0,7

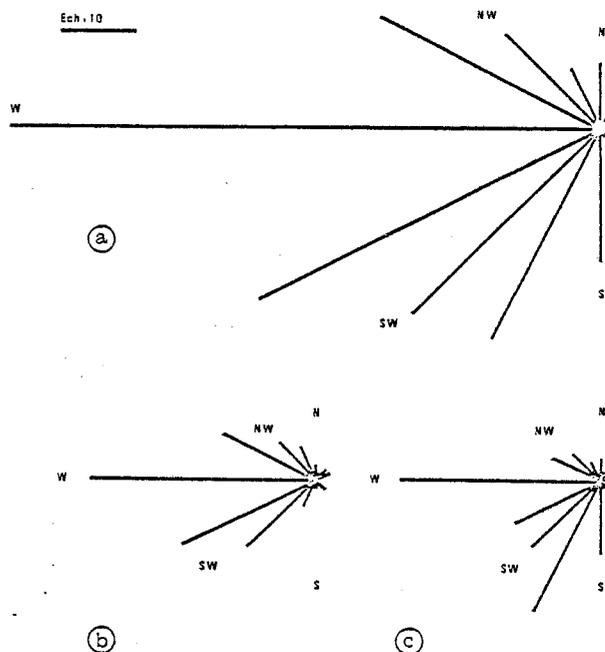


Températures moyennes mensuelles (en °C) de 1946 à 1970. (Station de Lille-Lesquin)

Hauteur moyenne en mm	45	42	37	40	45	58	59	61	53	53	56	57
Nombre de jours avec précipitation.	16	15	13	14	13	12	13	15	14	13	16	16
Durée moyenne en heures et 1/10	102,6	91,1	72,3	69,1	52,1	60,9	51,6	57,1	58,5	75,4	99,7	117
Débit moyen en mm/h.	0,4	0,4	0,5	0,6	0,8	0,9	1,1	1	0,9	0,7	0,5	0,5



Pluviométrie moyenné mensuelle de 1946 à 1970. (Station de Lille-Lesquin).



Directions préférentielles des vents à vitesse maximale. (suivant les données mensuelles de 1946 à 1970 de la Station météorologique de Lille-Lesquin).

a - durant toute l'année ; b - durant les mois de mai, juin, juillet, août ; c - durant les mois de septembre, octobre, novembre, décembre.

La direction des vents est celle des segments de droite, de la périphérie vers leur point de concours. Leur longueur est proportionnelle au nombre de fois où le vent à vitesse maximale a été d'une direction donnée.

LE CLIMAT REGIONAL

L'observation des données climatologiques des diverses stations montre que les valeurs moyennes obtenues sont très proches les unes des autres et que les données de la station météorologique de Lille-Lesquin sont valables. (Figure n°32)

1. Températures et précipitations:

Les températures moyennes mensuelles (figure n°32) montrent un régime thermique très clément sans extrêmes aussi bien pour le froid que pour les chaleurs.

Annuellement il tombe 600 mm d'eau sur la région étudiée. En hiver et au printemps les précipitations sont faibles (37 à 45 mm par mois), par contre en été et à l'automne celles-ci sont beaucoup plus élevées.

La notion de débit est importante car elle conditionne le rapport eau de ruissellement / eau d'infiltration. Ce phénomène se produit surtout sur les terrils. Le débit augmente beaucoup en été, une grande partie de l'eau en arrivant à la surface des terrils est donc perdue immédiatement par ruissellement. De plus, de nombreux facteurs (température plus élevée, mauvaise rétention de l'eau dans le sol des terrils ...) favorise un déficit pendant la période estivale.

2. Les vents:

Les vents dominants viennent du sud au nord ouest. Pendant la période de floraison et de production des graines le vent vient essentiellement de l'ouest. [Figure n°32]

ANNEXE 5 :

MICRO-CLIMAT DES TERRILS

Tableau n°22: relevés des températures effectuées en mars 1969 sur le terril n° 201 bis de COURRIERE (Petit,1981).

	Pente	Orientation	Profondeur	Température	Végétation et Phénologie
Terril	45°	S	5 cm	16°C	fleurs de <i>Tussilago farfara</i> + quelques rosettes reverdissantes
Terril	45°	N	5 cm	0°C	nulle
Terrain voisin	0°	-	5 cm	6°C	quelques rosettes reverdissantes

Tableau n°23: températures enregistrées sur la pente S-SO du terril n°85 de HENIN-BEAUMONT en juin 1985 (température de l'air : 28°C)(Petit,1980)

Profondeur	Substrat nu	Substrat couvert par une touffe de <i>Rumex scutatus</i>
2 cm	46°C	28°C
5 cm	32°C	26°C
10 cm	29°C	23°C

Tableau n°24 : durée des hautes températures sur un terril du comté de DURHAM en Angleterre (Ridcharson, 1958).

température maximale moyenne journalière : 51°C (45°C à 57°C)

durées moyennes journalières en heures

températures comprises entre 45°C et 50°C : 4 h 30

températures supérieures à 50°C : 2 h 30.

ANNEXE 5' :

CARACTERES PHYSICO-CHIMIQUES DES TERRILS

Tableau n° 25 : composition granulométrique de quelques sols de terrils en % (Petit,1980).

N° des terrils	Schistes nus		Schistes colonisés			
	85	10	42	197	203	126
Sables grossiers	77,4	79,6	61,3	52,3	48,6	61,5
Sables fins	11,1	9,2	20	16,5	16,9	18,6
Limons grossiers	3,8	2,1	6,8	8,7	9,8	5,1
Limons fins	5,3	4,1	5,1	13,7	14,1	5,5
Colloïdes minéraux	0	1,8	2,2	3,2	8,4	3,9

Tableau n° 26 : cations échangeables des sols de terrils (meq/100 g de sol) (Petit,1980)

	meq/100g de sol	Valeurs moyennes	Valeurs extrêmes
Ca	}	14,96	5 - 43
K		0,74	0,1 - 2,1
Na		0,17	0,08 - 0,48
Mg		2,79	0,16 - 6,87
Mn (en ppm)		15,6	1 - 42
Mg/Ca		0,21	0,01 - 0,62

TABLEAU 27: DISTANCE DE NEI OBSERVEES SUR LES DIFFERENTS EPLACEMENTS DES TRANSECTS

		AUCHY TERRIL	AUCHY FRICHE	HENIN-BEAUMONT TERRIL	HENIN-BEAUMONT FRICHE	AUBY BASE DE LOISIR	AUBY DES VOIE DES EXPRESS
AUCHY terrill	GOT1 GOT2 ADH						
AUCHY Friche	GOT1 GOT2 ADH	0,15 $9,08 \cdot 10^{-4}$ 0,13					
HENIN BEAUMONT Terrill	GOT1 GOT2 ADH	0,28 0,08 0,03	0,07 0,16 0,03				
HENIN BEAUMONT Friche	GOT1 GOT2 ADH	0,2 $1,92 \cdot 10^{-4}$ 0,23	0,2 $2,75 \cdot 10^{-4}$ 0,01	0,38 0,07 0,09			
AUBY Base de Loisir	GOT1 GOT2 ADH	0,04 0,01 0,28	0,02 0,01 0,02	0,04 0,04 0,11	0,17 0,01 $4,31 \cdot 10^{-3}$		
AUBY Voie des Express	GOT1 GOT2 ADH	0,02 $3,49 \cdot 10^{-4}$ 0,04	0,09 $3,49 \cdot 10^{-4}$ 0,05	0,16 0,39 $1,27 \cdot 10^{-3}$	0,06 $1,12 \cdot 10^{-3}$ 0,1	0,04 0,01 0,12	
AUBY Pelouse Calaminaire	GOT1 GOT2 ADH	0,02 0,02 0,10	0,07 0,02 0,15	0,11 0,08 0,06	0,14 0,02 0,2	0,04 0,02 0,23	$1,55 \cdot 10^{-3}$ 0,03 0,04

TABEAU 30: ANALYSE DE LA STRUCTURE GENIQUE DES DIFFERENTES POPULATIONS PAR LE χ^2 POUR LE LOCUS A.D.H.

		AUCHY		HENIN-BEAUMONT		AUBY		
		F	T	F	T	B.L.	V.E.	P.C.
AUCHY	F							
	T	44,89 xxx						
HENIN BEAUMONT	F	8,81 x	82,44 xxx					
	T	19,09 xxx	13,10 xx	46,01 xxx				
AUBY	B.L.	20,7 xxx	106,83 xxx	3,18 N.S.	66,63 xxx			
	V.E.	23,19 xxx	14,63 xxx	48,62 xxx	1,61 N.S.	69,44 xxx		
	P.C.	47,39 xxx	43,61 xxx	69,98 xxx	26,79 xxx	91,59 xxx	13,75 xx	