**Zeitschrift:** Boissiera : mémoires de botanique systématique

**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève

**Band:** 31 (1980)

**Artikel:** Une nouvelle approche des Achillées califoniennes par les méthodes d'analyse des données : parallèle des resultats obtenus dans les trois jardins expérimentaux de Stanford, Mather er Timberline, poour huit écotypes d'un transect E.W. de la Californie ce...

**Autor:** Bourreil, Pierre / Fondarai, Joseph / Boch, Alain

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-895603

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

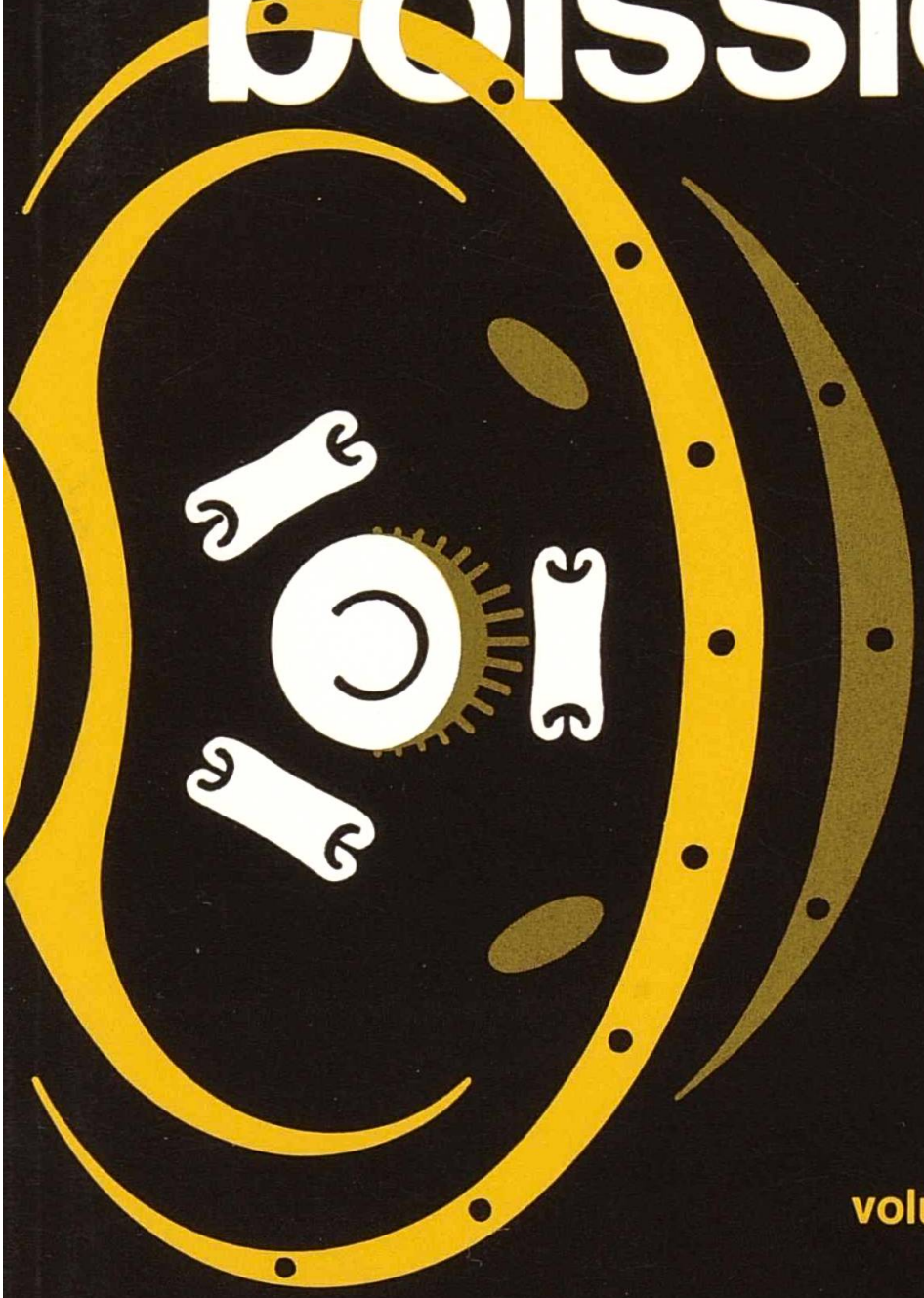
**Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 12.08.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

# boissiera



volume 31

Mémoires
de
botanique systématique

## Consignes aux auteurs

La revue "Boissiera" publie des mémoires scientifiques originaux, en langue française, anglaise, allemande, espagnole, italienne ou latine, traitant de systématique, morphologie, chorologie et écologie végétales ainsi que d'autres sujets étroitement liés à la phytotaxonomie. Les manuscrits seront adressés anonymement aux Editions des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève.

Les travaux présentés "ne varietur" sont appréciés par le comité consultatif de rédaction et, le cas échéant, par un expert spécialement désigné. L'avis de ces instances et la décision de publier ou non seront communiqués à l'auteur.

Ne sont acceptés que des manuscrits proprement dactylographiés, en deux exemplaires si possible (dont la frappe originale, sur du papier blanc solide), avec grande marge et double espacement (4 crans). Les auteurs sont insamment priés de ne pas préjuger du traitement typographique final, et en particulier de ne rien souligner, sauf éventuellement, d'un trait droit, les noms latins des taxons à faire apparaître en caractères italiques dans le texte.

Pour la présentation et la disposition du texte, surtout des citations de tout genre et de la bibliographie, il est vivement recommandé de suivre le modèle des volumes précédents de cette revue, à partir du volume 28. En particulier, les abréviations des titres des périodiques se conformeront au modèle du "Botanico - Periodicum - Huntianum" (Pittsburgh 1968). Pour la citation des herbiers, on adoptera les sigles de l'"Index herbariorum" (Regnum Veg. 92). Les clefs de détermination en escalier (indented keys) sont à éviter. La publication de tableaux et graphiques dépliants est à exclure.

L'application stricte des dispositions du "Code international de la nomenclature botanique" (Regnum Veg. 97) est de rigueur.

Les dessins au trait et les graphiques seront exécutés à l'encre de chine et numérotés au crayon. Les textes explicatifs doivent être relégués, dans la mesure du possible, dans les légendes. Il est recommandé d'associer à chaque figure un étalon métrique. L'assemblage des figures et leur disposition dans le texte sont du ressort de la rédaction. Les légende des illus-

## Instructions to contributors

"Boissiera" publishes original scientific memoirs in French, English, German, Spanish, Italian or Latin on the systematics, morphology, chorology and ecology of plants and on subjects closely related to phytotaxonomy. Manuscripts should be addressed anonymously to the Editions of the Conservatoire and Jardin botaniques in Geneva.

The papers submitted "ne varietur" are judged by an ad hoc editorial committee and, if necessary, by an expert specially appointed for this task. Their opinion and the editor's decision will be communicated to the authors.

Only clearly typed manuscripts are accepted (two copies, if possible, the original being on stout paper), with wide margins and double spacing (4 notches). Authors are earnestly requested not to anticipate final typographic treatment and, in particular, to avoid underlining anything except latin plant names to be rendered in italics.

As regards the presentation and arrangement of the text, citations of all types and bibliographical references, it is recommended to follow the example of the previous issues of this journal (from volume 28 onwards). In particular, the abbreviations of the titles of periodicals must follow the lines of "Botanico-Periodicum - Huntianum" (Pittsburgh 1968). For the citationof herbaria, the abbreviations used in the "Index herbariorum" (Regnum Veg. 92) are adopted. Indented keys should be avoided. Folded sheets of large tables or graphs are not to be used.

The rules of the "International code of botanical nomenclature" (Regnum Veg. 97) are rigorously applied.

Line drawings and graphs will be done in indian ink and numbered in pencil. Explanatory texts should be confined, as far as possible, to the title space. A metric scale should be associated to each figure. The grouping of the figures and their distribution in the text is a task incombent on the editorial staff. The titles of the illustrations should be as concise as possible and grouped on a separate sheet. All indications pertaining to the scale magnification or reduction of the subject should be excluded. The

→ p. [III]

Couverture: Boissiera bromoides Hochst. & Steud.

Diagramme floral de Hervé M. Burdet
Maquette et réalisation de Saskia Wikström

# boissiera

volume 31

Editions des
Conservatoire et Jardin botaniques
de la Ville de Genève

Directeur:
Gilbert Bocquet

Rédacteur:
Hervé M. Burdet

Rédacteur-adjoint:
Patricia Geissler

Comité de lecture:
Luciano Bernardi, André Charpin, Manfred Dittrich, Pierre Hainard, Olivier Monthoux, Adélaïde Stork, avec la collaboration occasionnelle d'experts extérieurs spécialement désignés

Réalisation technique:
Robert Meuwly, avec la collaboration de Myriam Delley

Imprimerie du Journal de Genève

Toute correspondance doit être adressée à:
Rédaction "Candollea-Boissiera"
Conservatoire botanique
Case postale 60
CH-1292 Chambésy

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1980

# boissiera

CODEN: BOISB2
ISSN: 0373-2975
31 1-135 (1980)

volume 31
Genève, 1980

Mémoires
de
botanique systématique

ISBN 2-8277-0047-6

# Une nouvelle approche des Achillées californiennes par les méthodes d'analyse des données

* * *

## Parallèle des résultats obtenus dans les trois jardins expérimentaux de Stanford, Mather et Timberline, pour huit écotypes d'un transect E.W. de la Californie centrale

PAR

PIERRE BOURREIL
ALAIN BOCH
JOSEPH FONDARAI
ET
WILLIAM M. HIESEY

*Boissiera 31*

Genève, le 23 décembre 1980

# TABLE DES MATIÈRES


Introduction ..... 11

I. Le cadre d'étude et les résultats préliminaires fondamentaux, assise des recherches actuelles sur ordinateur ..... 13

A. L'environnement et ses implications ..... 13

1. Localisation des stations d'origine des Achillées et caractéristiques de leurs populations naturelles ..... 13

1.1. Côte de l'Océan Pacifique ..... 13

1.2. Aires de piémont du Coast Range interne et de la Sierra Nevada, aire de la vallée de San Joaquim ..... 15

1.3. Aire de la Sierra Nevada ..... 21

2. Précipitations et températures, gradient de la durée d'activité des végétaux le long du transect altitudinal ..... 30

B. Sippes du complexe Achillea millefolium étudiées ..... 31

1. Désignation ..... 31

2. Clé de détermination ..... 32

3. Localisation dans l'aire d'étude ..... 32

C. Mise en évidence des races écologiques au sein des variétés borealis, lanulosa et alpicola d'Achillea millefolium ..... 33

1. Principe d'analyse expérimentale des variations génotypique et phénotypique ..... 33

2. Recherche de discontinuités significatives dans la variation génotypique intravariétale de certaines caractéristiques sous déterminisme physio-génétique ..... 34

2.1. Choix des critères de différenciation ..... 34

2.2. Résultats ..... 34

2.2.1. Distinction de groupes écologiques de sériation de différents ordres ..... 34

2.2.1.1. Le critère de longévité des clones ..... 34

2.2.1.2. Le critère de la taille maximale des tiges des clones et la sériation de troisième ordre 37

2.2.1.3. Commentaires sur le schéma récapitulatif de la sériation en groupes écologiques de différents ordres ..... 42

3. Les expériences d'hybridation intra- et intervariétales au sein du complexe Achillea millefolium ..... 42

4. Nature adaptative et déterminisme physiogénétique des normes des critères de différenciation étudiés ..... 44

4.1. L'adaptation des populations naturelles et ses implications dans le contexte de la culture en jardin expérimental 44

4.2. Le déterminisme physiogénétique des normes des critères 48

5. Les races écologiques ou écotypes du complexe Achillea millefolium distinguées au niveau du transect de la Californie centrale ..... 48
II. L'analyse des données appliquée à l'étude de huit écotypes du complexe Achillea millefolium du transect californien ..... 50
A. Méthodologie ..... 50
1. Facteurs pris en considération et cadre d'analyse ..... 50
2. Principe de représentation des ellipses caractéristiques des écotypes dans le plan des axes factoriels ..... 51
3. Calcul de la surface des ellipses et de leur aire de recouvrement 53
4. Calcul d'une métrique et de l'indice de similarité entre deux ellipses ..... 53
5. Originalité de la méthode numérique ..... 55
B. Interprétation des résultats ..... 56
1. Information subordonnée aux axes ..... 56
2. Etude dans le plan des axes 1-2 ..... 56
2.1. Relations des facteurs des trois jardins expérimentaux et première signification des axes ..... 56
2.2. Parallèle des ellipses représentatives des écotypes ..... 58
2.2.1. Implications de l'étude conjointe des projections des facteurs, des ellipses et de la projection des sujets ..... 58
2.2.1.1. Liaison des centres des ellipses avec les projections des facteurs ..... 58
2.2.1.2. Influence des types de réponse des clones sur la position de la projection des sujets 58
2.2.2. Caractéristiques et relations des ellipses ..... 60
2.2.2.1. Configuration et liaison avec l'ellipse centrale de référence ..... 60
2.2.2.2. Relations de position ..... 62
2.2.2.3. L'affinité des ellipses établie d'après la détermination de leur aire de chevauchement et de leur indice de similarité ..... 67
2.3. L'étude des coordonnées des projections des sujets et des facteurs et la signification des axes ..... 67
2.3.1. Principes de base ..... 67
2.3.2. L'étude des ordonnées et la signification de l'axe 1 69
2.3.2.1. Analyse d'une séquence verticale de projections de sujets de la population de Yosemite Creek (écotype 06) ..... 69
2.3.2.2. La signification de l'axe 1 fondée sur la séquence des projections des centres des ellipses et sur le parallèle des moyennes arithmétiques des valeurs des critères des écotypes ..... 70
2.3.3. L'étude des abscisses et l'interprétation de l'axe 2 76

2.3.3.1. Analyse d'une séquence horizontale de projections de sujets de la population de Yosemite Creek (écotype 06) ..... 76
2.3.3.2. Analyse d'une séquence horizontale de projections de sujets de la population de Bodega (écotype 01) ..... 76
2.3.3.3. La signification de l'axe 2 ..... 78
2.4. Corroboration des lignes directrices à la base des relations dans le plan des axes 1-2 par la technique d'omission de données ..... 83
2.4.1. Incidence de l'élimination d'un critère ..... 83
2.4.2. Incidence de l'élimination des résultats d'un jardin ..... 86
2.4.3. Confirmation de la signification des coordonnées 87
3. Etude dans le plan des axes 1-3 ..... 87
3.1. Relations des projections des facteurs ..... 87
3.2. Influence des types de réponses des clones sur la position de la projection des sujets ..... 89
3.3. Parallèle des ellipses représentatives des écotypes ..... 90
3.3.1. Configuration ..... 90
3.3.2. Relations de position ..... 90
3.3.2.1. Agencement d'ensemble ..... 90
3.3.2.2. Position relative des ellipses des sous-ensembles ..... 91
3.3.3. L'affinité des ellipses basée sur la détermination de leur aire de chevauchement et de leur indice de similarité ..... 92
3.4. L'étude des abscisses des projections des sujets et la signification de l'axe 3 ..... 92
3.4.1. Autre mise en évidence des critères déterminant les abscisses des projections des sujets par l'étude de certaines de leurs séquences horizontales ..... 92
3.4.1.1. Influence prépondérante du *NBT.* ..... 92
3.4.1.2. Influence secondaire des critères d'opposition *DTF.*, *LON.* et *DEL.* ..... 95
3.4.1.3. Conclusion ..... 102
3.4.2. Séquence des abscisses des centres des ellipses et moyennes arithmétiques des modalités des critères des écotypes ..... 103
3.4.3. La signification de l'axe 3 ..... 106
4. Etude dans le plan des axes 2-3 ..... 110
4.1. Signification de la position des projections des deux ensembles de sujets définis à propos de l'étude du plan des axes 1-3 ..... 113
4.2. Signification de l'emplacement des ellipses ..... 117
4.3. Conclusion ..... 117

5. Recherche de la population la plus hétérozygote des races écologiques de montagne . . . . . 118
Conclusion générale . . . . . 126
Résumé . . . . . 130
Summary . . . . . 131
Zusammenfassung . . . . . 132
Références bibliographiques . . . . . 133

# INTRODUCTION

Le travail que je présente aujourd'hui est l'aboutissement d'un long effort de réflexion, axé vers les concepts de la génétique que j'étudie tout particulièrement depuis près d'une dizaine d'années.

C'est en assistant à une série de conférences du professeur Durand, effectuées en 1971 dans le cadre du certificat de différenciation et taxinomie chez les végétaux (certificat C4 d'études supérieures de la Maîtrise de recherche de biologie végétale de l'Université de Provence), que mon attention fut attirée par l'importante série de travaux de Clausen, Hiesey et Keck, publiés sous le titre «Experimental studies on the nature of species». L'année suivante, le professeur Pons, animateur du certificat précité, me proposait d'y assurer le cours de spéciation chez les végétaux. Ayant accepté, je développais dans le contexte de cet enseignement, la notion de races écologiques en me basant sur le remarquable ouvrage intitulé «Environmental responses of climatic races of Achillea», édité en 1948, réédité en 1958, puis en 1972, par la Carnegie Institution of Washington.

La conception de mon document de base du cours, rédigé de manière très personnelle, dactylographié puis ronéotypé durant l'année universitaire 1972-1973 est telle que les races écologiques, synonymes d'écotypes (TURESSON, 1922) constituent un chapitre important (87 pages et 33 planches annexes) où je m'attache à démontrer l'aspect fondamental de la méthodologie des recherches effectuées sur les *Achillea* californiens.

Par la suite, en novembre 1975, à l'occasion d'une conférence destinée aux étudiants de notre préparation aux concours nationaux du professorat de sciences naturelles (Agrégation et C.A.P.E.S.) je rédigeais un document synthétique sur l'espèce et la spéciation chez les végétaux (33 pages dactylographiées et 12 planches annexes) en m'inspirant essentiellement des ouvrages de Clausen, Grant, Mather, Hiesey et Stebbins.

En vue d'un traitement des données sur ordinateur, je songeais, dès 1974, à coder sur cartes perforées les informations contenues dans les tableaux 5 à 16 de l'ouvrage précité, et relatives à la réponse des clones d'*Achillea* cultivés dans les jardins expérimentaux de Stanford (30 m., Coast Ranges), Mather (1400 m., Sierra Nevada) et Timberline (3050 m., Sierra Nevada). Pour réaliser ce programme, mon premier coéquipier fut J. Fondarai, directeur du Service d'informatique et de statistique de l'Institut Paoli-Calmettes de Marseille. L'étude d'analyse factorielle en composantes principales, commencée dans le plan des axes 1-2, ayant retenu assez longtemps mon attention (report de plus de 300 points sur papier millimétré), je me rendis vite compte qu'étant données mes activités diverses, il me serait très difficile de mener ce travail à son terme. Par ailleurs, le Dr Fondarai était déjà fort occupé par son service à

l'Institut et à la Faculté de pharmacie de Marseille. En conséquence, il me fallait découvrir un statisticien relai avec lequel je puisse collaborer assez souvent. Je dois à L. Bouscasse, responsable du Centre de calcul de notre Université la présence à mes côtés de A. Boch, ingénieur analyste efficace, qui, au prix d'un travail intermittent considérable, échelonné de janvier 1976 à la date actuelle, a pleinement satisfait ma curiosité scientifique pour répondre aux questions que je lui posais.

Depuis 1973, j'ai échangé une importante correspondance avec le Dr William M. Hiesey. Son intérêt à mon égard m'a insufflé l'énergie nécessaire à la réalisation de mon projet. Je lui dois non seulement toute l'iconographie des Achillées dans leurs stations naturelles ou en culture, ainsi que le texte afférent, mais encore une lecture critique du premier chapitre précédant celui de l'analyse factorielle des correspondances. Cette étude préliminaire, quoique s'appuyant sur les données de l'ouvrage «Environmental responses of climatic races of Achillea», n'en est pas une redite. J'en veux pour preuve l'appréciation portée par M. Hiesey dans sa lettre du 31 décembre 1977: «I find your approach to analyzing the different races of *Achillea* very fascinating in your using different sets of criteria for distinguishing between the various ecotypes. You have certainly put in a great deal of effort and have applied a great deal of background knowledge of biological relationships that presents the basic facts from a different and refreshing perspective from that we employed. I think your paper is a fine contribution that will stimulate other studies on the evolution of genetic-ecologic-taxonomic relationships with different kinds of organisms, both plant and animal».

M. Bouscasse et M. Avignon, également du Centre de calcul de Saint-Jérôme, ont bien voulu lire attentivement ce manuscrit et je les en remercie vivement.

Mme Coste, aide-laboratoire du Service 462, m'a efficacement aidé à finir la plupart des figures et a assuré la frappe du texte et des tableaux. Qu'elle trouve ici le témoignage de ma gratitude.

Comment ne pas chaleureusement remercier M. le professeur Gilbert Bocquet, directeur des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève, M. Hervé M. Burdet, rédacteur de *Candollea* et *Boissiera,* ainsi que M. Jean-Michel Mascherpa, l'expert spécialement désigné pour procéder à la lecture critique de l'analyse factorielle des correspondances! Leur décision de nous ouvrir toute grande la porte des mémoires me va droit au cœur et nous honore.

Ces nouvelles recherches sur les résultats d'une remarquable étude fondée sur le clonage de plants d'*Achillea* dans trois jardins expérimentaux de la Californie centrale, nous les dédions à la mémoire de l'illustre Jens Clausen. Quant à moi, je dédie cette étude qui m'a passionné à la mémoire d'une femme de souche paysanne, d'une modestie et d'une piété exemplaires, je veux citer ici ma mère, née Sire Louise, Françoise, Léontine, décédée en août 1974 vers le terme de sa 78me année, à Cassagnes, son village natal et mon site préféré. P. BOURREIL

# I. LE CADRE D'ÉTUDE ET LES RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES FONDAMENTAUX, ASSISE DES RECHERCHES ACTUELLES SUR ORDINATEUR

## A. L'ENVIRONNEMENT ET SES IMPLICATIONS

### 1. Localisation des stations d'origine des Achillées et caractéristiques de leurs populations naturelles

Les plants des *Achillea* étudiés proviennent de semences récoltées dans douze stations de la Californie centrale réparties, grosso modo, suivant un gradient altitudinal échelonné sur un transect de 360 km. environ et d'orientation W.-E. (cf. fig. 1, 2).

#### 1.1. Côte de l'Océan Pacifique

**Station de Bodega (population 1)**

Près de la baie de Bodega, à un peu plus de 3,2 km. de Salmon Creek (Comté de Sonoma, Californie), la station des Achillées est située à 8 m. d'altitude, sur flanc ouest des escarpements rocheux du rivage très exposés aux vents de l'Océan Pacifique. Elle est incluse dans une aire qui englobe actuellement le parc de l'Etat de Californie. Le site de la récolte correspond à un tapis végétal ras, visible au premier plan de la photo 1a (côté droit). Ce tapis est constitué de nombreuses espèces en compétition intense. La taille des Achillées n'y excède pas 1 à 2 dm. de haut. Les plantes associées correspondent à *Eriophyllum lanatum, Fragaria chiloensis, Armeria maritima, Escholtzia californica, Eriogonum latifolium, Polygonum bistortoides, Rhaphanus sativus, Erodium cicutarium, Phacelia californica, Corothrogyne californica, Grindelia arenicola, Orthocarpus* sp., *Lupinus* sp., etc.

Ici, les Achillées ont une croissance maximale en hiver, mais peuvent se développer toute l'année. Elles ont un port compact, des tiges courtes, épaisses, succulentes et à entre-nœuds rapprochés. Les feuilles sont épaisses et de grande dimension, à folioles très rapprochées, presque chevauchantes. Les inflorescences portent des corymbes terminaux à courbure sommitale peu accentuée. L'appareil souterrain est un rhizome grêle portant tout le long des racines superficielles fibreuses.

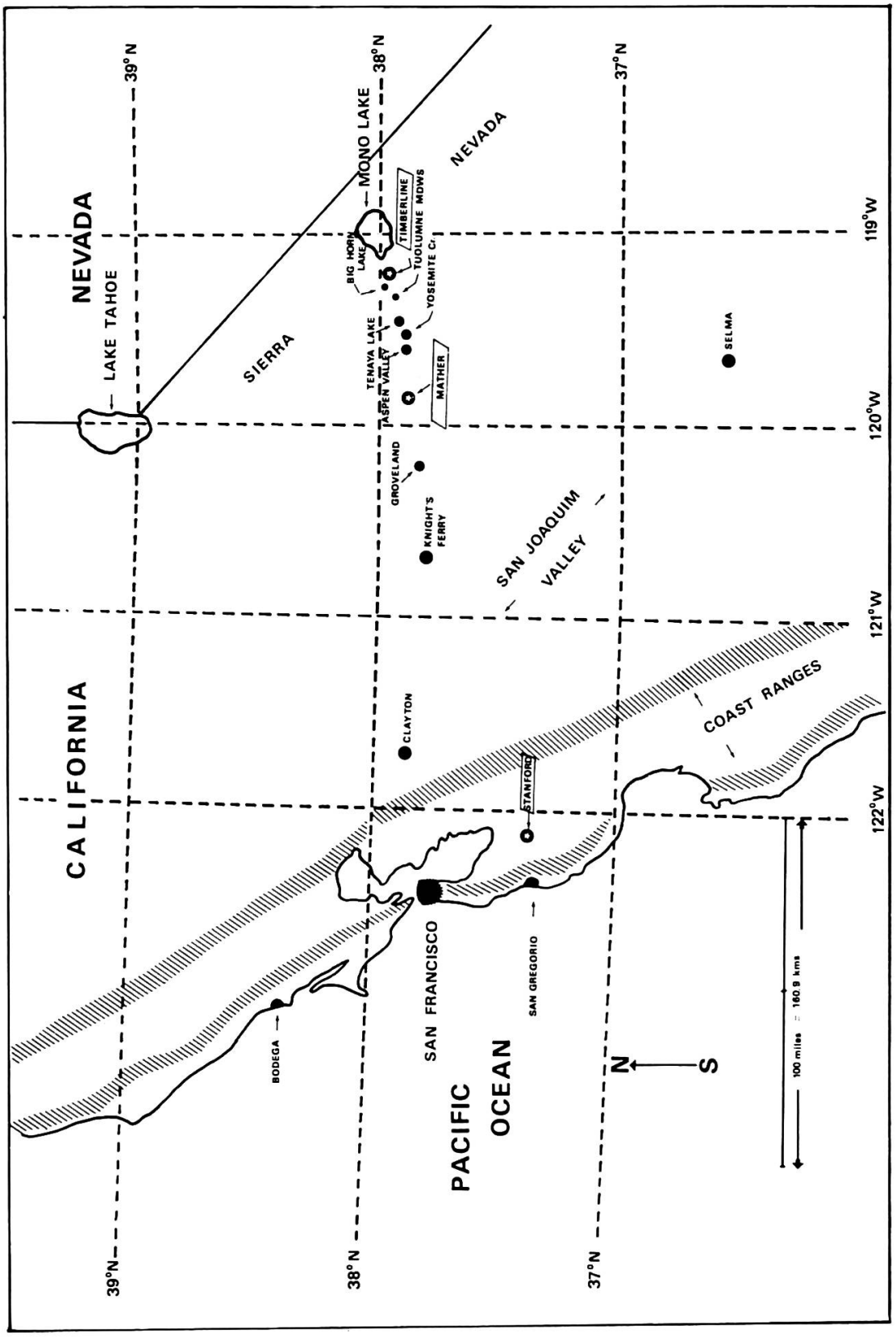



Fig. 1. – Carte des stations des *Achillea* de la Californie centrale, établie d'après un modèle proposé par William M. Hiesey à partir d'un document de la Société nationale de géographie des USA.

**Station de San Gregorio (population 2)**

Plus à l'abri des vents océaniques que la précédente, sur flanc est des escarpements du rivage, à environ 0,8 km. de la côte et à 50 m. d'altitude, la deuxième station des Achillées est située juste au sud de San Gregorio (Comté de San Mateo, Californie), à l'intérieur du parc de l'Etat de Californie. Ici, la taille la plus fréquente des plants varie de 20 à 40 cm. de haut et la colonie est en compétition étroite avec d'autres espèces telles que *Salix* sp. (cf. photos 3a, 3b), *Rubus ursinus, Phacelia californica, Grendelia arenicola, Eriogonum latifolium, Lupinus arboreus, Rhus, Raphanus, Brassica,* etc.

Dans cette station, les Achillées ont une croissance maximale en hiver et peuvent se développer toute l'année. Elles diffèrent essentiellement de celles de Bodega par une taille plus grande et des folioles moins imbriquées.

## 1.2. Aires de piémont du Coast Range interne et de la Sierra Nevada, aire de la vallée de San Joaquim

**Station de Clayton (population 3)**

A 210 m. d'altitude, dans une zone de piémont attenante à la partie orientale de la chaîne du Coast Range interne (Comté de Contra Costa, Californie), à l'est du mont Diablo, soit à près de 18 km. de Clayton en direction de Byron, la colonie d'Achillées occupe un groupement de prairie parsemé de phanérophytes tels que *Quercus douglasii, Q. chrysolepis, Aesculus californica* (cf. photo 4) et *Pinus sabiniana.*

Ici, les Achillées accomplissent, comme les plantes côtières, l'essentiel de leur croissance pendant l'hiver, mais elles se développent aussi moins activement durant la deuxième moitié de l'automne et au printemps. Elles fleurissent en mai et mûrissent leurs graines jusqu'en juin, après quoi elles entrent en dormance durant la période de sécheresse (été et première moitié de l'automne).

Cette population de l'intérieur diffère de celles des plantes côtières par les caractéristiques essentielles suivantes: appareil végétatif plus grisâtre et plus pubescent, tiges et feuilles plus graciles, feuillage moins fourni, inflorescences plus petites et plus comprimées.

Fig. 2. – Transect des stations des *Achillea* de la Californie centrale et histogrammes de fréquence pour le critère létalité des plants de culture (D1, morts le premier hiver; D2, morts le second; D3, morts le troisième; D4, morts le quatrième; N.D., en vie à l'issue de l'expérimentation). *N.B.:* (1) à (12), référence des populations; 1 à 8, référence des écotypes.

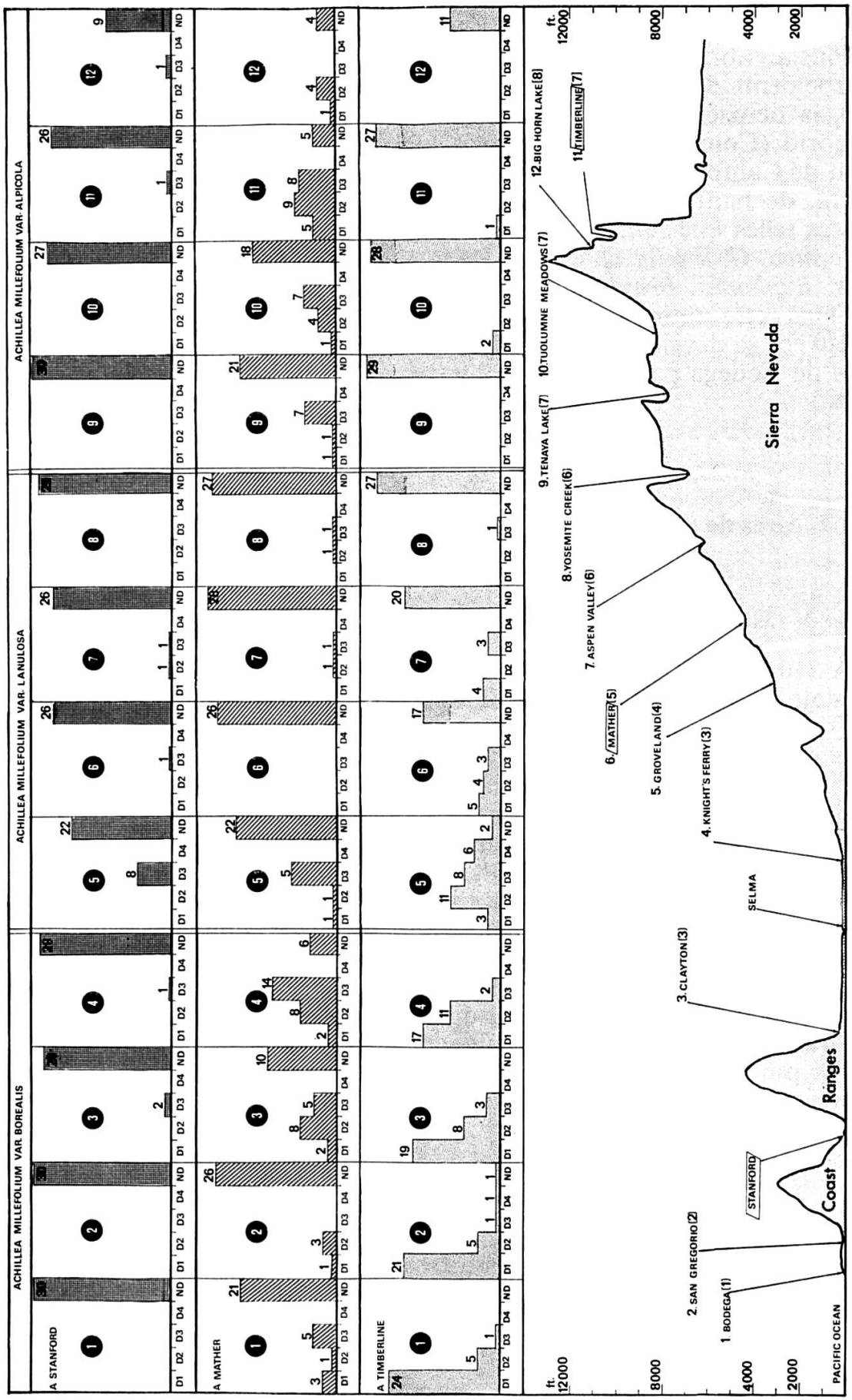

ACHILLEA MILLEFOLIUM VAR. BOREALIS
ACHILLEA MILLEFOLIUM VAR. LANULOSA
ACHILLEA MILLEFOLIUM VAR. ALPICOLA
A STANFORD
A MATHER
A TIMBERLINE
D1 D2 D3 D4 ND
ft. 12000
8000
4000
2000
PACIFIC OCEAN
Coast
Ranges
Sierra Nevada
1. BODEGA (1)
2. SAN GREGORIO (2)
STANFORD
3. CLAYTON (3)
SELMA
4. KNIGHT'S FERRY (3)
5. GROVELAND (4)
6. MATHER (5)
7. ASPEN VALLEY (6)
8. YOSEMITE CREEK (6)
9. TENAYA LAKE (7)
10. TUOLUMNE MEADOWS (7)
11. TIMBERLINE (7)
12. BIG HORN LAKE (8)

Fig. 2

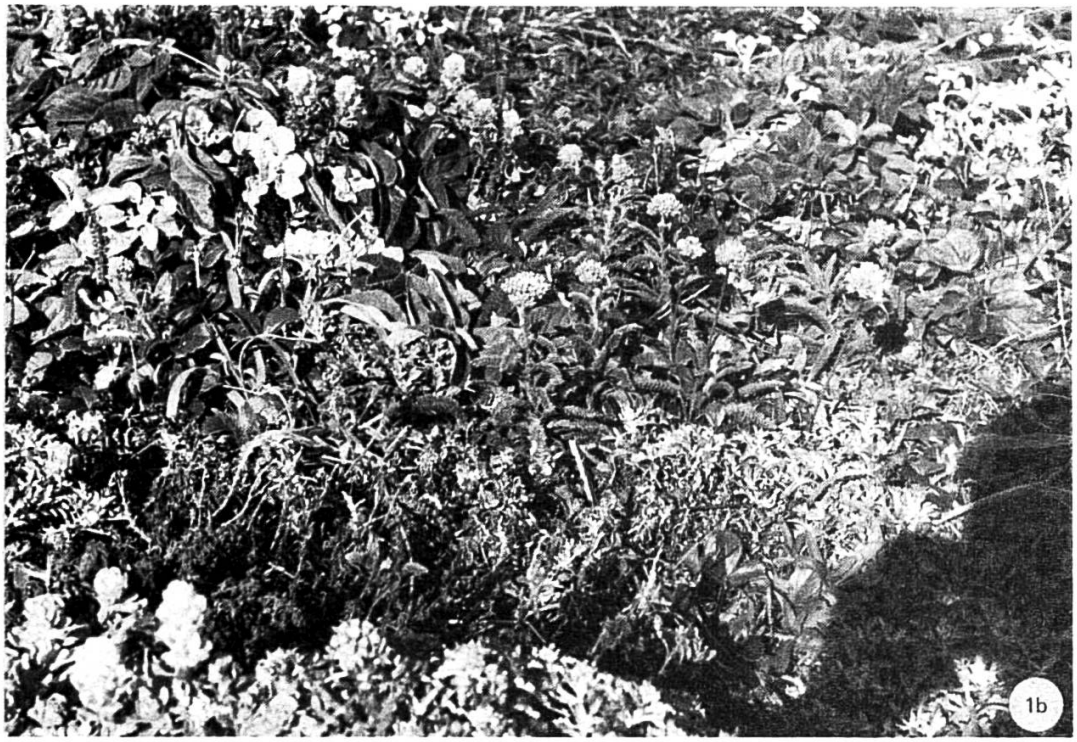



Photo 1a. – Station de Bodega (vue générale).
Photo 1b. – Station de Bodega (gros plan de face de la colonie d'Achillées au centre de l'image, pris le 9 juin 1976 par W. M. Hiesey). On note que les inflorescences commencent à s'épanouir sur les tiges florifères qui atteignent fréquemment 8 à 12 cm. de haut.

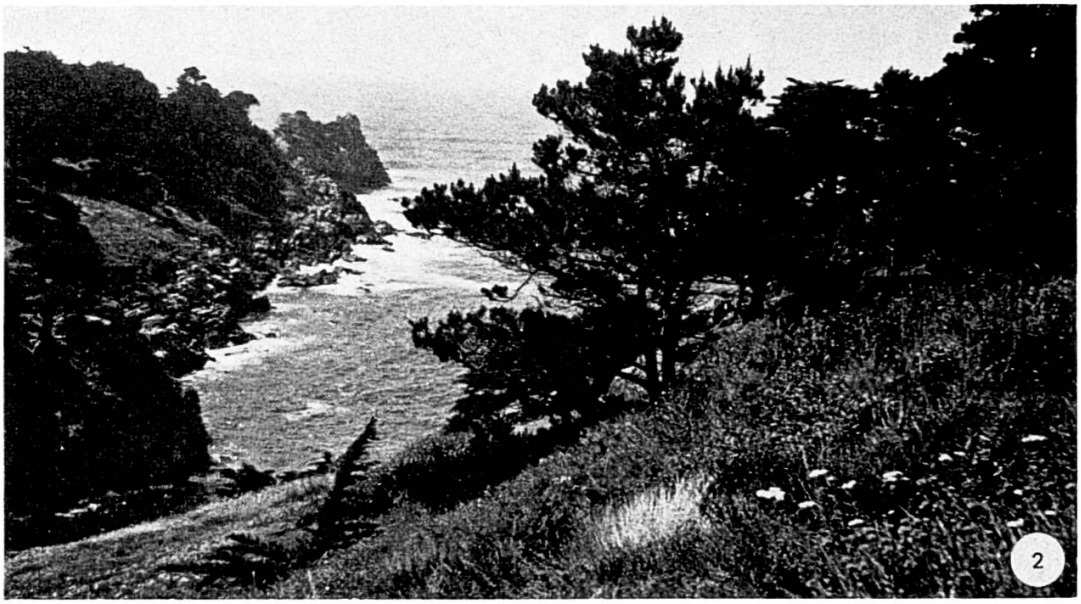



Photo 1c. – Station de Bodega (gros plan de profil de la colonie d'Achillées représentée sur la photo 1b, l'appareil de prise de vue étant posé au sol).
Photo 2. – Station de Point Lobos près du niveau de l'Océan Pacifique sur la côte californienne. Ici, les Achillées ont des caractéristiques intermédiaires entre celles de Bodega et de San Gregorio. En arrière-plan, on distingue *Pinus radiata* et *Cupressus macrocarpa*.

Photo 3a. – Station de San Gregorio (vue prise le 1er juillet 1976 par W. M. Hiesey).
Photo 3b. – Station de San Gregorio (vue prise à une plus grande distance).

Photo 4. - Station de Clayton (vue générale prise le 7 mai 1976 par W. M. Hiesey). Ici, on ne peut observer d'Achillées en fleurs en raison du pâturage intensif.

**Station de Selma**

A 90 m. d'altitude, dans les landes sablonneuses de la vallée de San Joaquim (Comté de Fresno, Californie), sur un certain nombre de sites localisés entre Fresno et Selma, près de Centerville, plus précisément en bordure de l'étang Rockwell, à 6,4 km. au N.-W. de Selma, se développait avec luxuriance, dans les années 40, une population d'Achillées géantes (cf. photo 5). Depuis, l'emplacement visible en illustration a cédé la place aux cultures, mais des vestiges de cette race géante sont encore observables sur des aires voisines.

Ici, les Achillées actives en hiver, le sont encore plus en été et elles ont pour caractéristique essentielle leur taille qui varie approximativement de 0,70 m. à 1,90 m. Manquant d'informations chiffrées à son sujet, la population de Selma ne sera pas analysée de la même manière que les autres.

**Station de Knight's Ferry (population 4)**

A 90 m. d'altitude, au-dessus de Wildcat Creek, sur les escarpements rejoignant la rivière Stanislaus à l'ouest de Knight's Ferry (Comté de Stanislaus, Californie), au niveau de la zone de piémont attenante au

Photo 5. – Station de Selma (vue prise en 1944).

versant occidental de la Sierra Nevada, la colonie des Achillées pousse au sein d'une prairie à graminées parsemée de quelques phanérophytes semi-arides tels que *Quercus douglasii* (cf. photos 6a, 6b), *Pinus sabiniana, Aesculus californica.*

La phénologie et les caractéristiques morphologiques de cette population sont semblables à celles de la colonie de Clayton.

### 1.3. Aire de la Sierra Nevada

**Station de Groveland (population 5)**

A 915 m. d'altitude, sur le revers occidental de la Sierra Nevada, à près d'une dizaine de kilomètres à l'est de Groveland et dans l'étage montagnard, la population d'Achillées occupe les prairies sèches à graminées de la lisière inférieure de la forêt à conifères, tels que *Pinus ponderosa* (cf. photo 7), *P. lambertiana, Librocedrus decurrens,* et à arbres à feuilles caduques de l'espèce *Quercus kelloggii.*

Ici, les Achillées accusent une dormance hivernale dont la levée a lieu en mars. Comparées avec celles de la côte et des zones de piémont, elles se

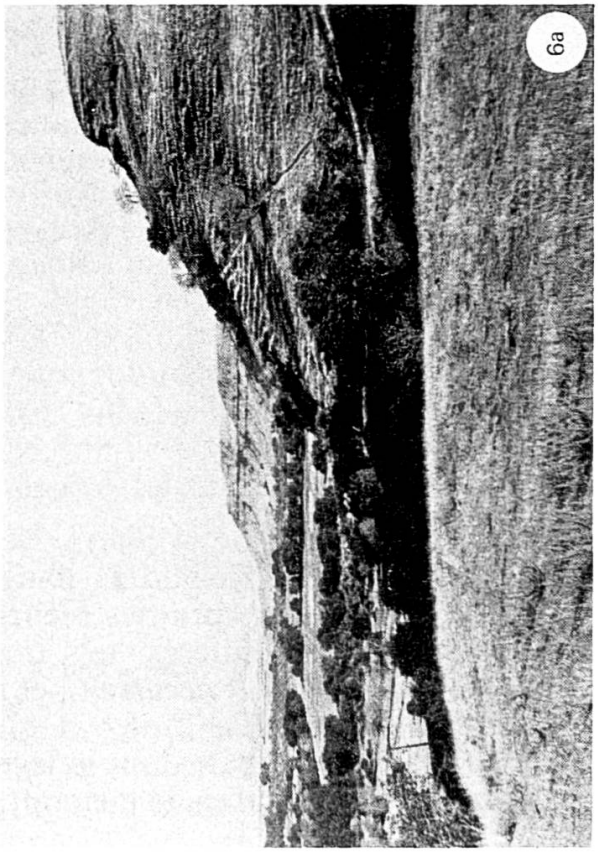



Photo 6a. – Station de Knight's Ferry (les Achillées étaient encore en dormance quand cette vue a été prise en septembre 1944).

Photo 6b. – Station de Knight's Ferry (vue du même site que celui de la photo 6a, prise le 25 avril 1976 par W. M. Hiesey). La colonie d'Achillées pousse à flanc de colline avec des bromes et des plantes ligneuses introduites dans une aire en défens. On voit les tiges florifères sèches de l'année antérieure dans la partie supérieure droite de la photo.

Photo 7. – Station de Groveland (vue prise le 8 août 1976 par W. M. Hiesey). A cette époque, la colonie d'Achillées achève sa floraison et un bon nombre est en fruits tandis que leurs tiges florifères prennent une couleur canescente. On voit à l'arrière-plan *Pinus ponderosa*.

Photo 8. – Station de Mather (vue prise le 6 août 1976 par W. M. Hiesey). La colonie des Achillées est en fin de floraison. On voit en arrière-plan *Pinus ponderosa, Librocedrus decurrens* et *Quercus kelloggii*.

différencient essentiellement par leurs tiges plus grêles, leurs fleurs tubuleuses plus petites et leur appareil végétatif souterrain à rhizome court et épais, à racine principale profonde.

**Station de Mather (population 6)**

A 1400 m. d'altitude, dans les prairies de l'étage montagnard circonscrivant le jardin expérimental, se localisent les Achillées de Mather en compétition intense avec des graminées telles que *Poa pratensis*. Ces prairies sont entourées de pentes peuplées de *Pinus ponderosa, Librocedrus decurrens* et *Quercus kelloggii* qui atteignent là leurs dimensions maximales (cf. photo 8).

Dans ces prairies, la levée de dormance hivernale des Achillées a lieu début mai et leurs caractéristiques morphologiques sont affines de celles de la population de Groveland.

**Station de la Vallée Aspen (population 7)**

A 1950 m. d'altitude, dans une petite prairie de l'étage montagnard, en bordure de la route de Tioga, à environ 1,6 km. du bâtiment Aspen Valley Lodge, la station des Achillées est aussi ceinturée d'une formation forestière, mais ici *Pinus ponderosa* et *Librocedrus decurrens* deviennent

Photo 9. – Station d'Aspen Valley (vue prise le 7 août 1976 par W. M. Hiesey). Les Achillées sont associées au Lupins et autres genres des prairies. On voit en arrière-plan *Pinus jeffreyi, Abies magnifica* et *Quercus kelloggii.*

rares et sont remplacés par *Populus tremuloides, Pinus jeffreyi, P. murrayana, Abies concolor* (cf. photo 9) et *A. magnifica.*

Dans cette prairie, la levée de dormance hivernale des Achillées a lieu début juin. Leurs tiges et leurs feuilles sont plus courtes que celles de la population de Mather, et leurs rosettes basales plus réduites.

**Station de Yosemite Creek (population 8)**

A 2200 m. d'altitude, près de la route conduisant à Yosemite Creek, dans une petite dépression sèche de l'étage montagnard, la station des Achillées est encore ceinturée par la forêt, mais, ici *Pinus murrayana* devient l'arbre dominant (cf. photos 10a, 10b) et le sapin rouge *Abies magnifica* tend à se substituer au sapin blanc *Abies concolor.*

Ici, comme pour la population précédente, la levée de dormance hivernale des Achillées a lieu début juin et leurs différences morphologiques sont insignifiantes.

**Station de Tenaya Lake (population 9)**

A 2500 m. d'altitude, sur les pentes à proximité de la rive nord du lac Tenaya, la station des Achillées participe aux groupements herbacés de l'étage subalpin dans lesquels s'insinuent de nombreuses espèces alpines. Le lac est dominé par de grands dômes granitiques dénudés et glacés dans les fissures desquels s'accrochent de vénérables spécimens de *Juniperus occidentalis.* Dans la forêt domine *Pinus murrayana,* en concurrence avec *Abies magnifica* et *Pins monticola.*

Ici, la levée de dormance hivernale des Achillées doit se produire vers la mi-juin, et leur biocycle doit être bouclé vers la mi-septembre. Tandis que les populations d'altitude plus basse de la Sierra Nevada sont caractérisées par de grandes et larges feuilles vertes, celle du lac Tenaya l'est par des feuilles normalement grises-canescentes, plus courtes et plus étroites, à folioles moins nombreuses. Par ailleurs, l'appareil végétatif souterrain est un rhizome grêle, portant tout le long des racines superficielles fibreuses.

**Station de Tuolumne meadows (population 10)**

A 2620 m. d'altitude, dans le parc national de Yosemite, Californie, à la limite occidentale des prairies de Tuolumne (étage subalpin), la station des Achillées est partiellement ombragée par *Pinus murrayana* (cf. photo 11). Là, prospèrent également des plantes communes des prés, telles des graminées des genres *Stipa, Poa, Agropyrum, Elymus,* et des espèces herbacées des genres *Arnica, Solidago, Erigeron, Aster, Potentilla, Horkelia, Lupinus, Juncus* et *Carex.*

Les caractéristiques morphologiques et phénologiques des Achillées des prés de Tuolumne sont semblables à celles de la population du lac Tenaya. Il faut préciser encore que tout comme pour les populations

Photo 10a. – Station de Yosemite Creek (vue prise le 7 août 1976 par W. M. Hiesey). Les Achillées sont en pleine floraison à l'ombre partielle de la forêt. Le groupement d'arbres visible en arrière-plan est essentiellement composé de *Populus tremuloides, Pinus murrayana, P. jeffreyi* et *Abies concolor*.

Photo 10b. – Station de Yosemite Creek (vue prise le 7 août 1976 par W. M. Hiesey). Autre colonie d'Achillées photographiée de plus près.

Photo 11. – Station de Tuolumne meadows (vue prise le 10 septembre 1975 par W. M. Hiesey). A l'arrière-plan de la prairie à Achillées, on observe les troncs de *Pinus murrayana*.

Photo 12a. – Station de Timberline (vue générale). La dépression Slate Creek Valley est au centre du premier plan de la photo et elle englobe le jardin expérimental. Le mont Dana (altitude 4050 m.) est visible à l'arrière-plan gauche et la limite supérieure des arbres est observable au-dessous de ce sommet. Les Achillées poussent dans cette aire jusqu'à environ 3400 m., et la colonie située aux alentours de 3050 m. est génotypiquement distincte de celle de Big Horn Lake.

Photo 12b. – Station de Timberline (vue prise par M. Glen Denny, le 10 août 1976). On voit les Achillées au premier plan. Les arbres au milieu de l'arrière-plan sont un mélange de *Pinus albicaulis* et *P. murrayana*. A sa partie supérieure droite, se profile un des pics glacés de la Sierra Nevada au pied duquel est situé Big Horn Lake.

d'altitude plus élevée, la similitude ne s'arrête pas là. Elles ont toutes des tiges courtes, des inflorescences à pédicelles courts, des feuilles courtes et étroites, plus ou moins grises pubescentes.

**Station de Timberline (population 11)**

Vers 3050 m. d'altitude, dans la vallée Slate Creek (Harvey Monroe Hall Natura Area, Comté de Mono, Californie), à l'est d'un sommet de la Sierra Nevada atteignant 3900 m., tout près et au-dessus du jardin expérimental de Timberline (cf. photo 12a), la station de récolte des Achillées pousse principalement sur des pentes rocheuses ensoleillées, d'orientation sud, dans un groupement subalpin d'arbres clairsemés de

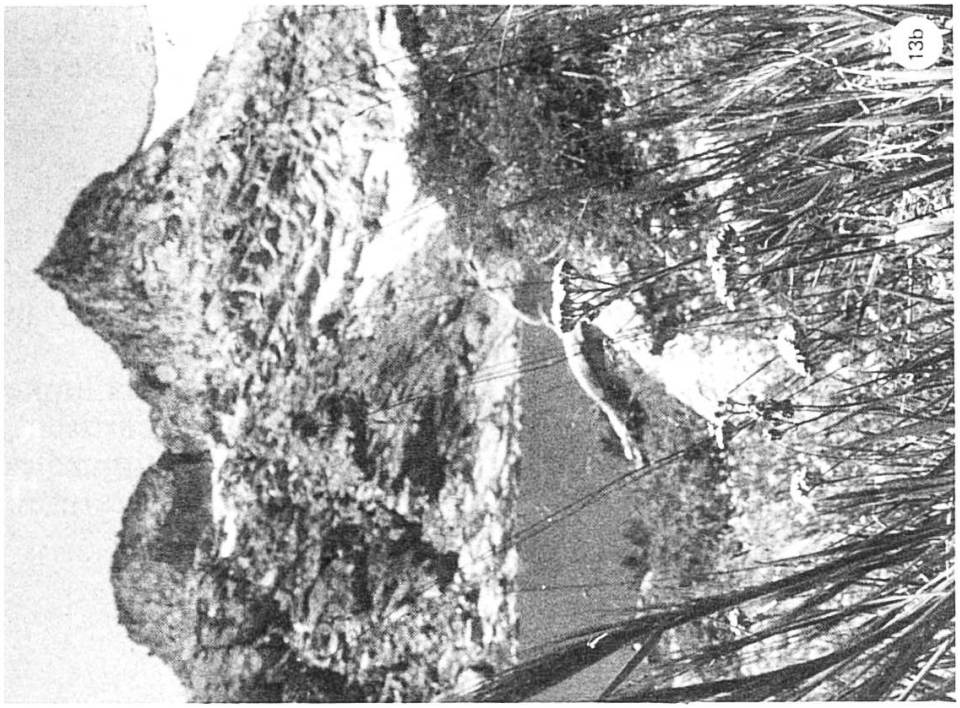



Photo 13b. – Station de Big Horn Lake (vue prise par M. Glen Denny, le 10 août 1976). Cette autre vue montre les Achillées au premier plan en coexistence avec des plants de *Stipa*. Au centre gauche de l'arrière-plan est située la station originelle de collecte des *Achillea*, et dans le lointain se profile l'un des pics glacés de la Sierra Nevada avec un névé permanent sur sa droite.

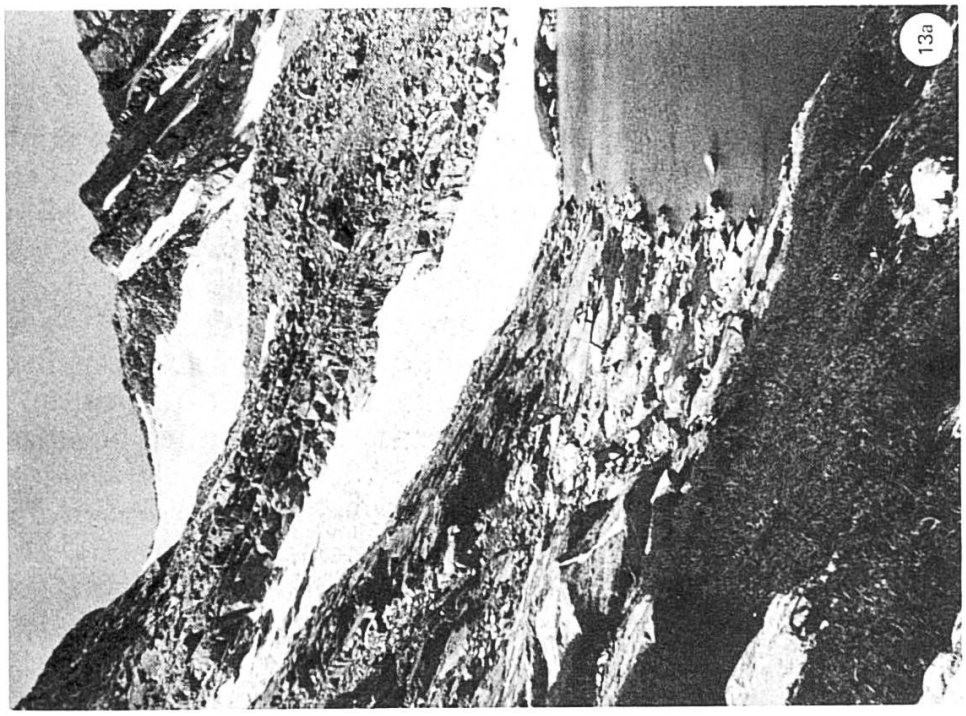



Photo 13a. – Station de Big Horn Lake. Les Achillées poussent juste sur la rive du lac alpin entre une plaque de névé et une forme rabougrie (Krumholtz form) de *Pinus albicaulis* au premier plan gauche.

l'essence *Pinus murrayana,* auxquels se mêlent quelques exemplaires de *P. albicaulis* (cf. photo 12b).

Ici, les Achillées sont en dormance une dizaine de mois (de septembre à juin inclus), mais ils accomplissent néanmoins leur biocycle, et leurs caractéristiques morphologiques et biométriques sont affines de celles de la population de Tuolumne meadows.

**Station de Big Horn Lake (population 12)**

A 3350 m. d'altitude, à 2,4 km. au sud-ouest de l'habitat de la population de Timberline, la station de récolte des Achillées constitue une petite pelouse en bordure du lac du cirque alpin de la face nord du sommet White Mountain, Comté de Mono (cf. photos 13a, 13b).

Ici, les Achillées, les plus petites de la Sierra Nevada, sont à la limite de leurs potentialités adaptatives de résistance au gel et si elles fleurissent, elles ne peuvent mûrir leurs graines que certaines années exceptionnelles durant lesquelles la période estivale est, en raison des températures, légèrement plus longue.

## 2. Précipitations et températures, gradient de la durée d'activité des végétaux le long du transect altitudinal

A altitude presque égale, les précipitations moyennes annuelles vont en décroissant depuis les escarpements rocheux littoraux jusqu'à la vallée de San Joaquim. Sur le versant occidental de la Sierra Nevada, elles décroissent légèrement d'ouest en est en fonction de l'accroissement de l'altitude, comme l'indiquent les graphiques pluviométriques des stations de Groveland, Lake Eleanor, Huntington Lake et Ellery Lake (CLAUSEN & al., 1948). Si l'on ne totalise que les précipitations moyennes mensuelles relatives à la période de croissance des végétaux, il apparaît que, durant ce laps de temps, la pluviosité la plus importante concerne les populations de basse altitude.

Les températures maximales et minimales moyennes décroissent en fonction du gradient croissant de l'élevation des stations (cf. fig. 3). De plus, à altitude égale, de la zone côtière à la vallée de San Joaquim, les températures maximales moyennes augmentent tandis que les minimales moyennes diminuent.

Au gradient altitudinal croissant correspond un gradient décroissant de la durée pendant laquelle les végétaux effectuent leur développement (de 362 jours pour les populations côtières à 56 jours environ pour celle de Big Horn Lake).

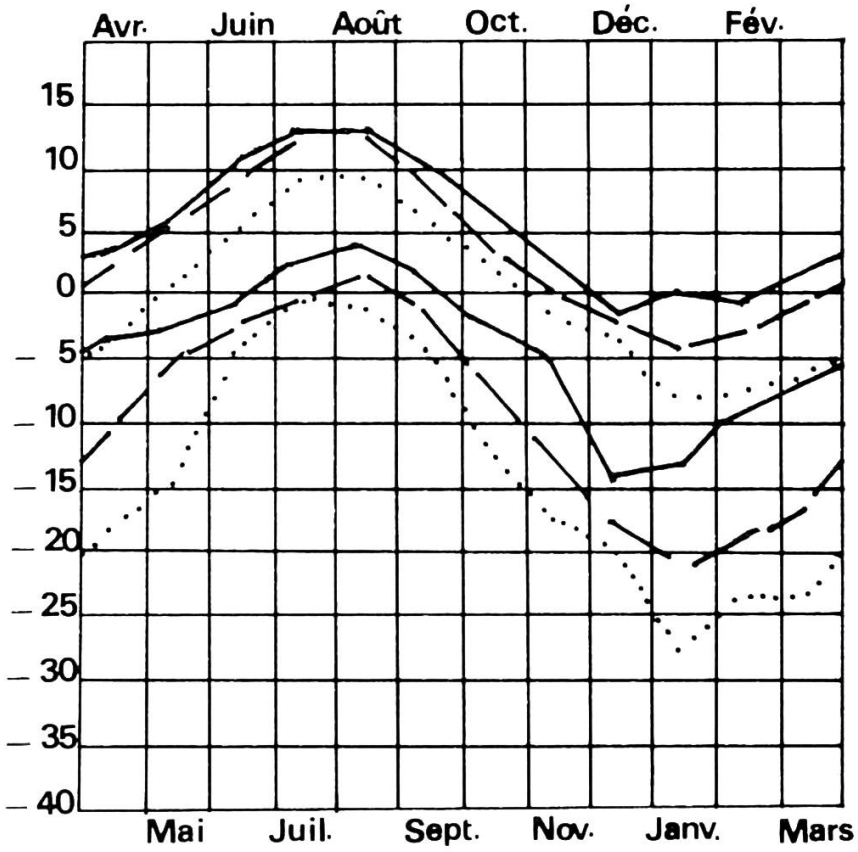



Fig. 3. – Graphiques des températures. Tracé des moyennes mensuelles des minimums journaliers et des minimums absolus mensuels. —— Station de Groveland. ---- Station de Lake Eleanor (résultats affines de ceux de Mather). .... Station d'Huntigton Lake (résultats affines de ceux de Yosemite Creek), d'après CLAUSEN & al. (1948).

## B. SIPPES DU COMPLEXE ACHILLEA MILLEFOLIUM ÉTUDIÉES

### 1. Désignation

En se référant à la flore illustrée des Etats du Pacifique (ABRAMS & FERRIS, 1965), l'étude envisagée englobe trois variétés du complexe *Achillea millefolium L.*, à savoir:

1. *A. millefolium* var. *borealis* (Bong.) Farwell (1929) [sippe hexaploïde de plaine et des zones côtières à $n = 27$ et $2n = 54$, ex *A. borealis* Bong. subsp. *typica* Keck (1940)].
2. *A. millefolium* var. *lanulosa* (Nutt.) Piper (1901) [sippe tétraploïde de basse montagne également implantée à basse altitude sur les

zones littorales de la Californie septentrionale et dans les vallées des Coasts Ranges de l'Oregon, à $n = 18$ et $2n = 36$, ex *A. lanulosa* Nutt. subsp. *typica* Keck (1940)].

3. *A. millefolium* var. *alpicola* (Rydb.) Garrett (1911) [sippe tétraploïde de montagne, ex *A. lanulosa* Nutt. subsp. *alpicola* Keck (1940)].

## 2. Clé de détermination

1. Feuillage normalement verdâtre, modérément villeux (populations côtières) ou vert grisâtre et plus villeux (populations de l'intérieur). Inflorescences en grappes à corymbes terminaux de capitules minuscules dont l'ensemble des sommets affecte la forme d'une surface courbe en calotte plus ou moins incurvée . . . . . **A. millefolium** var. **borealis**

1a. Feuillage plutôt grisâtre, de villeux à laineux. Inflorescences dont l'ensemble des capitules affecte la forme d'une surface plane ou presque ainsi . . . . . 2

2. Inflorescences pauciflores. Marges des bractées involucrales d'un éclat brun à noir. Feuillage villeux. Rhizomes grêles portant tout le long des racines superficielles fibreuses **A. millefolium** var. **alpicola**

2a. Inflorescences multiflores. Marges des bractées involucrales d'un éclat brun à couleur paille. Feuillage laineux. Rhizomes courts et épais à racine principale profonde **A. millefolium** var. **lanulosa**

## 3. Localisation dans l'aire d'étude

*A. millefolium* var. *borealis*

Populations (1) et (2) de la côte de l'Océan Pacifique. Populations (3) et (4) de la zone de piémont encadrant la vallée de San Joaquim.

*A. millefolium* var. *lanulosa*

Populations (5) à (8) de la Sierra Nevada (915-2200 m.).

*A. millefolium* var. *alpicola*

Populations (9) à (12) de la Sierra Nevada (2500-3350 m.).

## C. MISE EN ÉVIDENCE DES RACES ÉCOLOGIQUES AU SEIN DES VARIÉTÉS BOREALIS, LANULOSA ET ALPICOLA D'ACHILLEA MILLEFOLIUM

### 1. Principe d'analyse expérimentale des variations génotypique et phénotypique

Les *Achillea* constituent, dans de nombreux sites, des populations allogames de plantes pérennes souvent presque en solution de continuité (possibilité d'échanges d'allèles). A l'échelle intravariétale, il existe pour chaque population une variation des caractères telle qu'on ne peut, s'il y a lieu, la différencier sûrement de ses voisines par un simple examen de matériel récolté dans la nature. Pour atteindre cet objectif, il faut procéder à une analyse de variation génotypique basée sur une expérimentation en milieu homogène. Dans ce but, Clausen, Keck & Hiesey ont prélevé, au sein de chaque population, un échantillonnage de graines en provenance de nombreux individus afin d'obtenir une représentation aussi fidèle que possible de la variation naturelle. Ces graines sont semées sur une aire horizontale du jardin expérimental de Stanford après avoir été méticuleusement brassées. Par population, un échantillonnage de 60 plantules est prélevé au hasard. On les transplante sur une aire plus grande du jardin en respectant un intervalle de 1 m. Vers la fin de la deuxième année, parfois la troisième, 30 plants correspondant à la variation génotypique totale de chaque lot sont marqués. On prélève sur eux des boutures qui seront repiquées dans les trois jardins expérimentaux de Stanford, Mather, et Timberline. Il s'ensuit que chaque clone pourra être l'objet d'une étude de variation phénotypique trilocale et que, dans chaque jardin, il sera possible d'apprécier la variation génotypique des clones en les comparant les uns aux autres. Sous un angle plus synthétique, on pourra, par échantillonnage représentatif de chaque population, calculer les variations génotypique et phénotypique moyennes de chaque caractère d'étude.

Une telle méthodologie ne saurait être parfaite. En effet, si les plants natifs des douze stations californiennes sont le résultat du tri de la sélection naturelle, certains plants de culture, par contre, pourraient être des phénotypes résultant de recombinaisons génétiques particulières, qui seraient, in situ, normalement contre-sélectionnés, mais qui, à la faveur d'un développement en jardin expérimental, peuvent être viables.

# 2. Recherche de discontinuités significatives dans la variation génotypique intravariétale de certaines caractéristiques sous déterminisme physio-génétique

## 2.1. Choix des critères de différenciation

Quatre critères de différenciation intravariétale à déterminisme physio-génétique ont été retenus par Clausen, Hiesey & Keck. Il s'agit de:

- l'échéance de la mortalité ou la survie des clones durant les années d'expérimentation (D étant l'abréviation de dead, D1 = mort le premier hiver; D2 = mort le second; D3 = mort le troisième; D4 = mort le quatrième; Non D = vivant à l'issue du quatrième hiver);
- la dimension de la tige de longueur maximale de chaque plant mesurée de 1941 à 1944 inclus (4 ans) à Stanford et de 1943 à 1945 inclus (3 ans) à Mather et à Timberline;
- la valeur moyenne du nombre des tiges de chaque clone pour une période de 2 ans à Stanford, de 3 ans à Mather et à Timberline;
- la valeur moyenne de la date d'apparition de la première fleur de chaque plant pour une période de 2 ans à Stanford, de 3 ans à Mather et à Timberline.

Il est clair que les critères à partir desquels est basée la différenciation intravariétale sont distincts de ceux qui sont normalement utilisés pour différencier les variétés.

## 2.2. Résultats

### *2.2.1. Distinction de groupes écologiques de sériation de différents ordres*

#### *2.2.1.1. Le critère de longévité des clones*

**L'analyse du comportement des clones au jardin expérimental de Timberline et la sériation de premier ordre**

Par le facteur sélectif rigueur des températures minimales de la longue période froide (278 jours), le jardin de Timberline permet de scinder les

Tableau 1. – Longévité des clones à Timberline.

| *Référence des sippes* | | *Var. borealis* | *Var. lanulosa* | *Var. alpicola* |
|---|---|---|---|---|
| Limites extrêmes des pourcentages | % de plants D1 + D2 | 90-97 | 0-47 | 0-7 |
| | % de plants D3 + D4 | 3-10 | 3,3-47 | 0 |
| | % de plants non D. | 0-3 | 7-96 | 93-97 |
| Implication | | Groupe écologique de première subdivision (A1) | Groupe écologique de deuxième subdivision (A2) | |

*Achillea* étudiés en deux groupes écologiques de première subdivision (cf. fig. 2 et tabl. 1, premier pourcentage).

Le comportement, à Timberline, du groupe écologique (A1) de basse altitude implique des résultats nuls pour les trois autres critères d'étude. Le seul clone en vie au terme de l'expérimentation est le 3777-21 de l'échantillonnage de San Gregorio, mais il est réduit à une rosette de feuilles minuscules [ceci démontre que les plants de plaine ne peuvent pas accomplir leur biocycle dans un environnement subalpin situé à 3050 m. d'altitude. Une telle conclusion ne concerne évidemment pas certaines plantes subpolaires. En effet, les pousses d'*Achillea borealis* de basse altitude de la zone subarctique (Seward, Alaska), donc de latitude nettement plus septentrionale que Timberline, accomplissent très facilement leur biocycle dans ce jardin expérimental].

Par contre, au sein du groupe écologique (A2) de la Sierra Nevada, le gradient croissant de l'adaption des clones au froid concorde avec celui de même sens de la position altitudinale des populations dont ils sont issus. Ainsi, en fonction de la séquence altitudinale croissante des stations d'origine, on dénombre de plus en plus de clones porteurs de tiges florifères.

**L'analyse du comportement des clones au jardin expérimental de Mather et la sériation de deuxième ordre**

Les résultats du jardin de Mather permettent de scinder les groupes écologiques de première subdivision en groupes de deuxième subdivision.

Dans le groupe (A1) respectif à la variété *borealis,* les clones D1, D2, D3 concernent 13 à 30% (cf. fig. 2) des plants des échantillonnages de San Gregorio et Bodega (groupe écologique (A1) B1 de sériation de

Tableau 2. – Longévité des clones du groupe A2 à Mather.

| *Référence des variétés* | *Référence des populations* | *Pourcentage des D1 + D2 + D3* | *Pourcentage des non D. (pousses en vie à l'issue de l'expérimentation)* | *Facteur sélectif* | *Sériation en groupes de deuxième ordre* |
|---|---|---|---|---|---|
| Var. *lanulosa* | Mather (1400 m) | 0 | 100 | Populations tout à fait ou assez bien adaptées à l'environnement de Mather | groupe (A2) B1 |
| | Vallée Aspen (1950 m) | 7 | 93 | | |
| | Yosemite Creek (2200 m) | 7 | 93 | | |
| | Groveland (915 m) | 24 | 76 | Températures mininales de Mather | groupe (A2) B2 |
| Var. *alpicola* | Tenaya Lake (2550 m) | 30 | 70 | Sécheresse et chaleur estivale | groupe (A2) B3 |
| | Tuolumne meadows (2620 m) | 40 | 60 | | |
| | Big Horn Lake (3350 m) | 55,5 | 44,5 | | |
| | Timberline (3050 m) | 81,5 | 18,5 | | |

deuxième ordre) et 50 à 80% des plants des échantillonnages de Clayton et Knight's Ferry (groupe écologique (A1) B2 de sériation de deuxième ordre). Notons que ces deux ensembles se différencient aussi très nettement par la date d'apparition de la première fleur à Stanford et à Mather.

Dans le groupe (A2) respectif aux variétés de la Sierra Nevada, on peut différencier trois groupes écologiques de deuxième subdivision (cf. tabl. 2). En effet, par le hiatus significatif de la variation du pourcentage des individus létaux au terme de l'un ou l'autre hiver des années d'expérimentation, l'échantillonnage de Groveland se différencie d'une part de ceux de Mather, de la Vallée Aspen et de Yosemite Creek. Il faut imputer l'origine de cette discontinuité au facteur sélectif températures minimales (cf. fig. 3). D'autre part, si le pourcentage des individus létaux de l'échantillonnage de Groveland s'enchaîne avec la série des résultats respectifs aux populations de la variété *alpicola,* le facteur sélectif concernant ces deux ensembles n'est pas le même. En effet, à Mather, les plants de la variété *alpicola,* enracinés très superficiellement dans un sol de texture légère, souffrent beaucoup durant la période estivale chaude et très sèche, au point que leur métabolisme est perturbé. Ils subiront la longue période de froidure (220 jours environ) avec une certaine déficience en raison de la mauvaise accumulation de réserves réalisée au cours de leur croissance, et un certain nombre périra. Par contre, si les plants de la variété *lanulosa,* à racine principale profonde, supportent facilement les rigueurs de l'été à Mather, ceux de Groveland (alt. 915 m.) sont, comme on l'a précisé, directement sensibles aux températures minimales sévissant d'octobre à juin.

### *2.2.1.2. Le critère de la taille maximale des tiges des clones et la sériation de troisième ordre*

**Groupe (A1) B1**

Les échantillonnages de Bodega et San Gregorio constituent respectivement un groupe écologique de troisième subdivision basé sur la différence de la longueur maximale des tiges à Stanford et à Mather (cf. fig. 4). Le premier (A1) B1C1 représente une population naturelle d'individus de taille réduite, à tiges compactes et succulentes. Le second (A1) B1C2 correspond à une population d'individus de taille plus élevée et à tiges moins compactes.

**Groupe (A1) B2**

Au vu des résultats des trois critères autres que celui de la longévité des clones (cf. fig. 4 à 6), l'intervalle de variation de la moyenne arithmétique de chaque échantillonnage $\bar{X} \pm Tv\ Sm$ estimé avec un coefficient de sécurité de 95% ne permet pas de séparer les populations de Clayton et Knight's Ferry en groupes écologiques de troisième ordre.

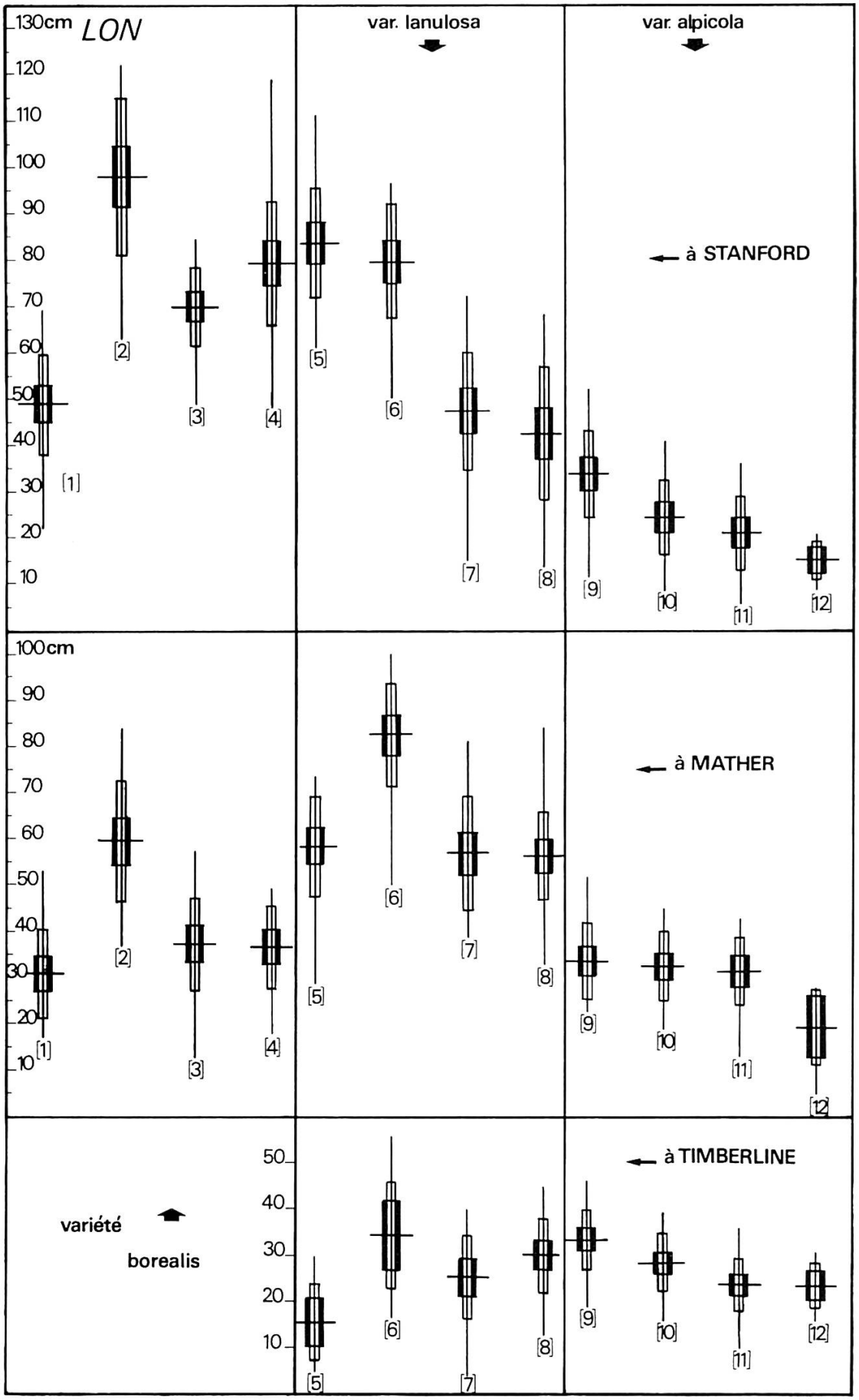

130cm
LON
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
[1]
[2]
[3]
[4]
var. lanulosa
[5]
[6]
[7]
[8]
var. alpicola
à STANFORD
[9]
[10]
[11]
[12]
100cm
90
80
70
60
50
40
30
20
10
[1]
[2]
[3]
[4]
[5]
[6]
[7]
[8]
à MATHER
[9]
[10]
[11]
[12]
variété
borealis
50
40
30
20
10
[5]
[6]
[7]
[8]
à TIMBERLINE
[9]
[10]
[11]
[12]

Fig. 4

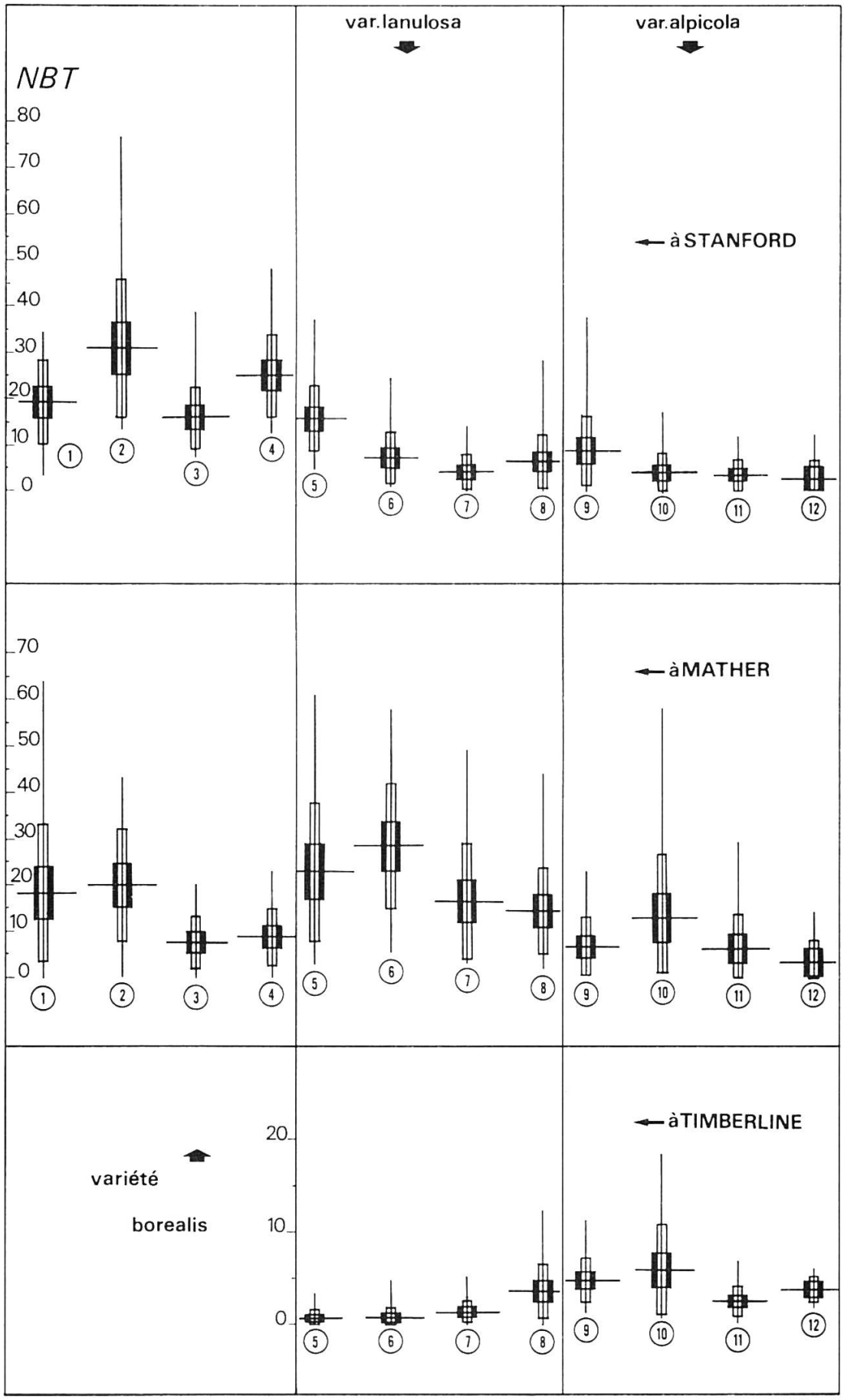

var.lanulosa
var.alpicola
NBT
80
70
60
50
40
30
20
10
0
à STANFORD
70
60
50
40
30
20
10
0
à MATHER
variété
borealis
20
10
0
à TIMBERLINE
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Fig. 5

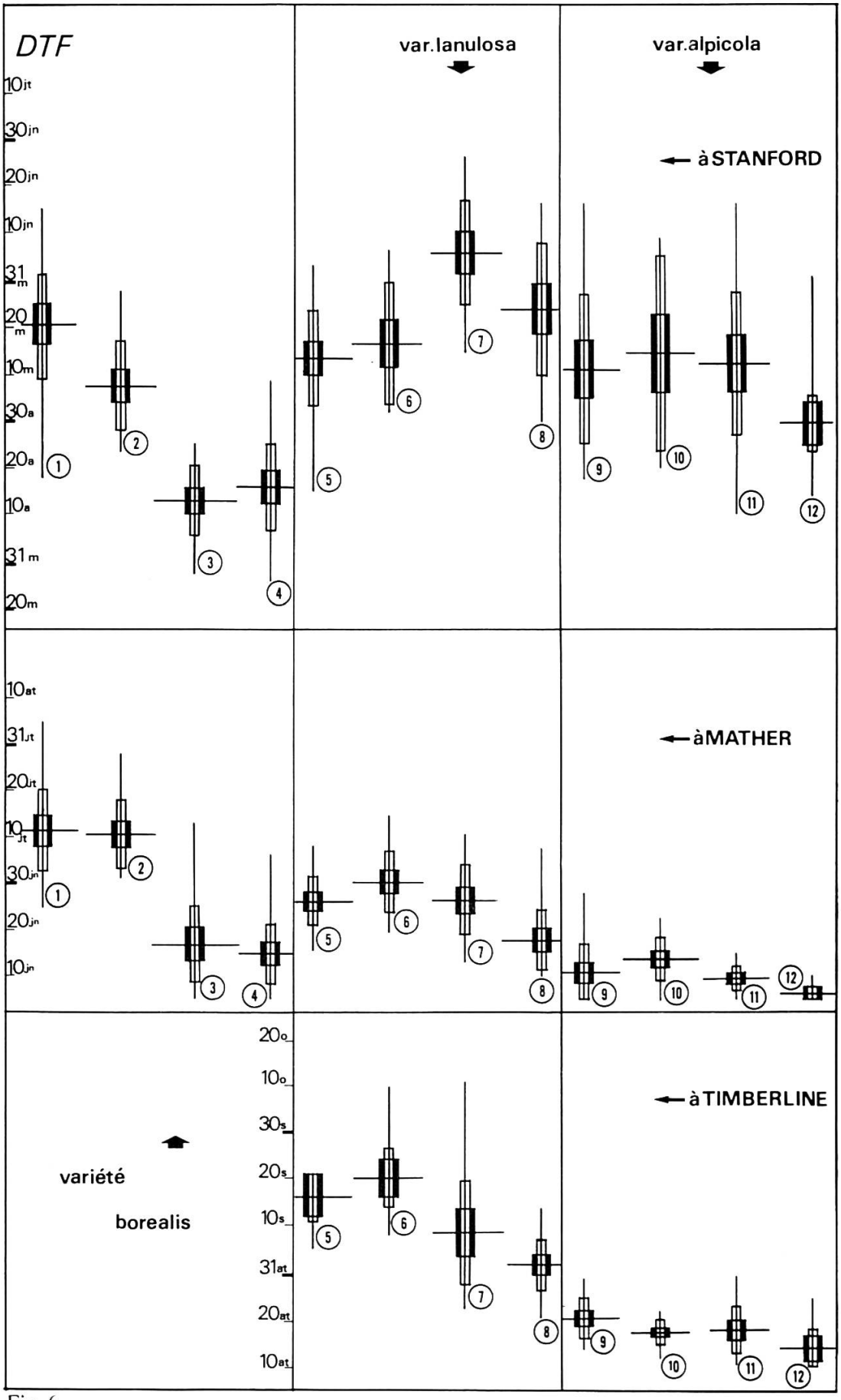

DTF
var.lanulosa
var.alpicola
à STANFORD
à MATHER
à TIMBERLINE
variété
borealis
10jt
30jn
20jn
10jn
31m
20m
10m
30a
20a
10a
31m
20m
10at
31jt
20jt
10jt
30jn
20jn
10jn
20o
10o
30s
20s
10s
31at
20at
10at
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Fig. 6

**Groupe (A2) B1**

Par le critère de la longueur maximale des tiges aux jardins de Stanford et Mather, l'échantillonnage de la population de Mather se différencie de l'ensemble indissociable constitué par ceux de la Vallée Aspen et de Yosemite Creek.

**Groupe (A2) B2**

L'échantillonnage de Groveland est évidemment indissociable. Ce groupe de deuxième ordre se distingue, par surcroît, de ceux de sériation de même rang des variétés *lanulosa* et *alpicola* par l'intervalle de variation de la moyenne arithmétique du nombre des tiges à Stanford (cf. fig. 5).

**Groupe (A2) B3**

L'ensemble des échantillonnages de Tenaya Lake, Tuolumne meadows et Timberline constitue un groupe écologique homogène qui ne se différencie de celui de Big Horn Lake que par la longueur maximale des tiges à Mather. En effet, pour ce critère, le rapport des variances des distributions de Big Horn Lake et Timberline les plus affines, soit $R = 1{,}24 < 2{,}54$ (table de $F$, risque 5%) montre la similarité de ces variances. Cette implication nécessaire – puisque l'un des lots est d'effectif réduit – prélude au calcul de la comparaison des moyennes arithmétiques. Pour ce test de Student-Fisher, on obtient $t = 3{,}72 > 2{,}779$ (risque 0,01). Les moyennes comparées diffèrent donc significativement avec une marge de sécurité de 99%.

Cependant, vu que pour le critère précité l'échantillonnage de Big Horn Lake est caractérisé par une distribution dissymétrique, une distinction rigoureuse des deux groupes écologiques est obtenue par l'application du test non paramétrique de Mann et Withney (GREMY & SALMON, 1969). Dans ces conditions, la valeur $t$ du test égale à 3,86 (pour la table de $P(u)$, $t = 1{,}99$ avec 95% de sécurité) confirme que les échantillonnages correspondants diffèrent significativement.

Fig. 4. – Etude biométrique des échantillonnages de culture de 12 populations du transect de la Californie centrale. Variation du critère *LON.*, longueur maximale des tiges. Trait vertical: amplitude de variation. Trait horizontal: position de $\overline{X}$. Rectangle vertical blanc: $\overline{X} \pm \sigma$. Rectangles verticaux noirs: $\overline{X} \pm 2\ Sm$ (ou $\overline{X} \pm$ Tv $Sm$, pour $n = 12$).

Fig. 5. – Etude biométrique des échantillonnages de culture de 12 populations du transect de la Californie centrale. Variation du critère *NBT.*, nombre moyen de tiges. Pour la compréhension des tracés de détail, consulter la figure 4.

Fig. 6. – Etude biométrique des échantillonnages de culture de 12 populations du transect de la Californie centrale. Variation du critère *DTF.*, date d'apparition moyenne de la première fleur. Pour la compréhension des tracés de détail, consulter la figure 4.

### *2.2.1.3. Commentaires sur le schéma récapitulatif de la sériation en groupes écologiques de différents ordres*

Dans le schéma récapitulatif de la sériation des *Achillea* en groupes écologiques de différents ordres (cf. fig. 7), on voit que l'écotype de Selma [il correspond à la var. *gigantea* (Pollard) Nobs] n'est pas mentionné. Ne disposant à son sujet d'aucun tableau de détail sur les valeurs des quatre critères des clones aux trois jardins expérimentaux, nous n'avons pas abordé son étude. Il est toutefois certain qu'il s'agit d'une race écologique typique. En effet, on peut affirmer, sans aucune expérimentation, qu'elle doit s'intégrer dans le groupe (A1) des populations létales à Timberline. En outre, par ses performances à Stanford (taille à $\overline{X}$ = 126 cm. $\pm$ 2,59), elle se distingue fondamentalement de toutes les autres. Comme l'a fait remarquer W. M. Hiesey (cf. lettre du 31 décembre 1977, p. 12) dont nous traduisons le texte dans les lignes qui suivent, cette race serait affine de l'écotype 03 bien que morphologiquement très distincte. Les trois populations qui les représentent prospèrent dans un contexte thermique assez semblable, mais elles ne disposent pas de la même quantité d'eau. Celles de Clayton et Knight's Ferry poussent dans des localités très arides, et ne reçoivent que 100 mm. de précipitations moyennes annuelles, échelonnées durant les mois d'hiver. Celle de Selma croît en bordure des cours d'eau descendant des montagnes adjacentes et irriguant même, en été, la chaude et aride vallée de San Joaquim. En conséquence, tandis que durant les chaleurs estivales, la sécheresse induit la dormance des populations de Clayton et Knight's Ferry, celle de Selma accomplit sa croissance maximale après avoir été active en hiver (le développement annuel massif de la race de Selma est à mettre en parallèle avec l'agriculture extrêmement productive de la vallée de San Joaquim, dans laquelle l'obtention des récoltes est totalement dépendante de l'eau descendant de la Sierra Nevada et des Coast Ranges. C'est pourquoi l'omission de la race de Selma dans cet article effacerait une composante de la série des *Achillea* très intéressante et à signification écologique). Ces caractéristiques contrastées persistent en culture au jardin de Stanford irrigué durant l'été. Pendant cette saison, la race géante de Selma y croît activement tandis que l'autre atteint sa phase de dormance.

## 3. Les expériences d'hybridation intra- et intervariétales au sein du complexe Achillea millefolium

Dans le cadre du complexe *Achillea millefolium*, des croisements expérimentaux ont été réalisés aux niveaux de ploïdie hexaploïde (race écologique naine de l'île Kiska [*A. millefolium* var. *borealis*] × race géante de Selma, vallée de San Joaquim [*A. millefolium* var. *gigantea*]),

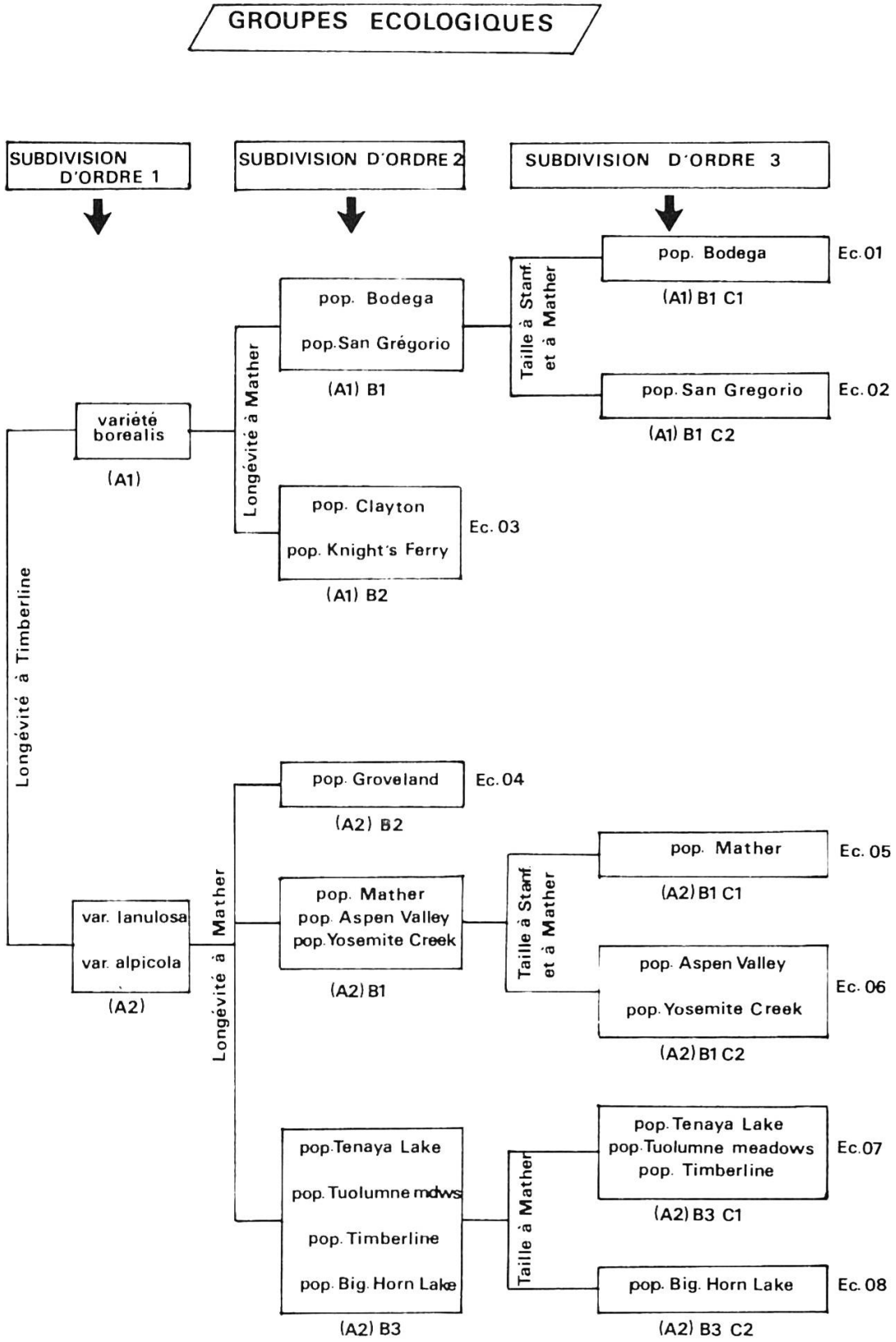



Fig. 7. – Schéma récapitulatif de la sériation des Achillées en groupes écologiques de différents ordres.

tétraploïde (plante naine subalpine originaire de la Harvey Monroe Hall Natural area, 3050 m. [*A. millefolium* var. *alpicola*] × plante côtière de taille élevée originaire de Port Chicago dans la baie de San Francisco [*A. millefolium* var. *puberula*]) et même entre ces niveaux (EHRENDORFER, 1952; CLAUSEN & al., 1955; HIESEY & NOBS, 1970).

On peut déduire de ces expériences trois types de résultats:

1. Les hybrides F1 sont fertiles et produisent une descendance F2 très variée (variabilité recouvrant la discontinuité interparentale et même souvent transgressive).
2. Les phénotypes des générations F1 et F2 sont statistiquement caractérisés par une certaine vigueur hybride ou *heterosis*.
3. L'évidence de cette vigueur est plus ou moins accusée et dépend de l'environnement dans lequel parents et descendance sont transplantés (stations expérimentales de Stanford, Mather et Timberline).

Il est enfin certain que si l'on réalisait un programme d'hybridation entre individus des huit groupes écologiques d'*Achillea millefolium* définis précédemment, on obtiendrait des résultats tout à fait semblables. Les conclusions précédentes s'appliquent encore aux complexes *Potentilla glandulosa* (CLAUSEN & HIESEY, 1958) et *Mimulus cardinalis-lewisii* (HIESEY & al., 1971).

## 4. Nature adaptative et déterminisme physiogénétique des normes des critères de différenciation étudiés

### 4.1. L'adaptation des populations naturelles et ses implications dans le contexte de la culture en jardin expérimental

La nature adaptative des critères retenus serait sans doute démontrée si l'on procédait pour chacun des cinq groupes écologiques de montagne à des recherches biométriques sur des exemplaires d'une population naturelle. En effet, du fait de l'amenuisement de la période de croissance des végétaux sous l'influence du facteur sélectif températures minimales, les pousses de montagne doivent nécessairement accomplir leur biocycle en un laps de temps d'autant plus réduit que l'altitude augmente. Ceci implique d'une part une augmentation croissante de la résistance au gel (les plantes adultes étant adaptées au froid de leur station naturelle, l'évaluation du gradient de résistance au gel in situ ne pourrait se faire que par des dosages du facteur interne à l'origine de ce comportement), d'autre part une réduction progressive des normes des critères de diffé-

Photo 14. – Le jardin expérimental et la serre de Stanford (30 m.). Vue partielle.
Photo 15. – Le jardin expérimental de Mather (1400 m.). Vue partielle et culture d'une F2 hybride de clones d'Achillées.

Photo 16. – Vue générale du jardin expérimental de Timberline au premier plan gauche dans la Slate Creek Valley. On observe le mont Dana dans le lointain.

renciation tels que la taille (à ce sujet, on peut préciser que la variété *borealis* a différencié dans l'île Kiska – climat subpolaire – à 250 m. d'altitude, des populations rigoureusement naines, à inflorescences quasi sessiles), le nombre des tiges, la durée du biocycle s'intercalant entre le départ de la végétation et la date d'apparition de la première fleur.

Si l'étude en jardin expérimental (cf. photos 14 à 17) explicite remarquablement la variation génotypique, elle a quelquefois l'inconvénient de perturber partiellement les gradients précités du fait que certaines populations ne sont pas adaptées à la contexture écologique de la station dans laquelle ont été réalisées les cultures. Ainsi, en se limitant aux critères pour lesquels on a calculé les moyennes arithmétiques, on voit que l'environnement du jardin expérimental de Timberline contre-sélectionne, dans une certaine mesure, les races écologiques de la variété *lanulosa* (conséquemment, la longueur maximale et le nombre des tiges sont plus réduits). L'environnement du jardin expérimental de Mather inhibe la population de Groveland (réduction de la valeur du critère de la longueur maximale des tiges). Par contre, la contexture écologique de la station expérimentale de Stanford explicite remarquablement le gradient décroissant de la taille moyenne des échantillonnages de la variété précitée.

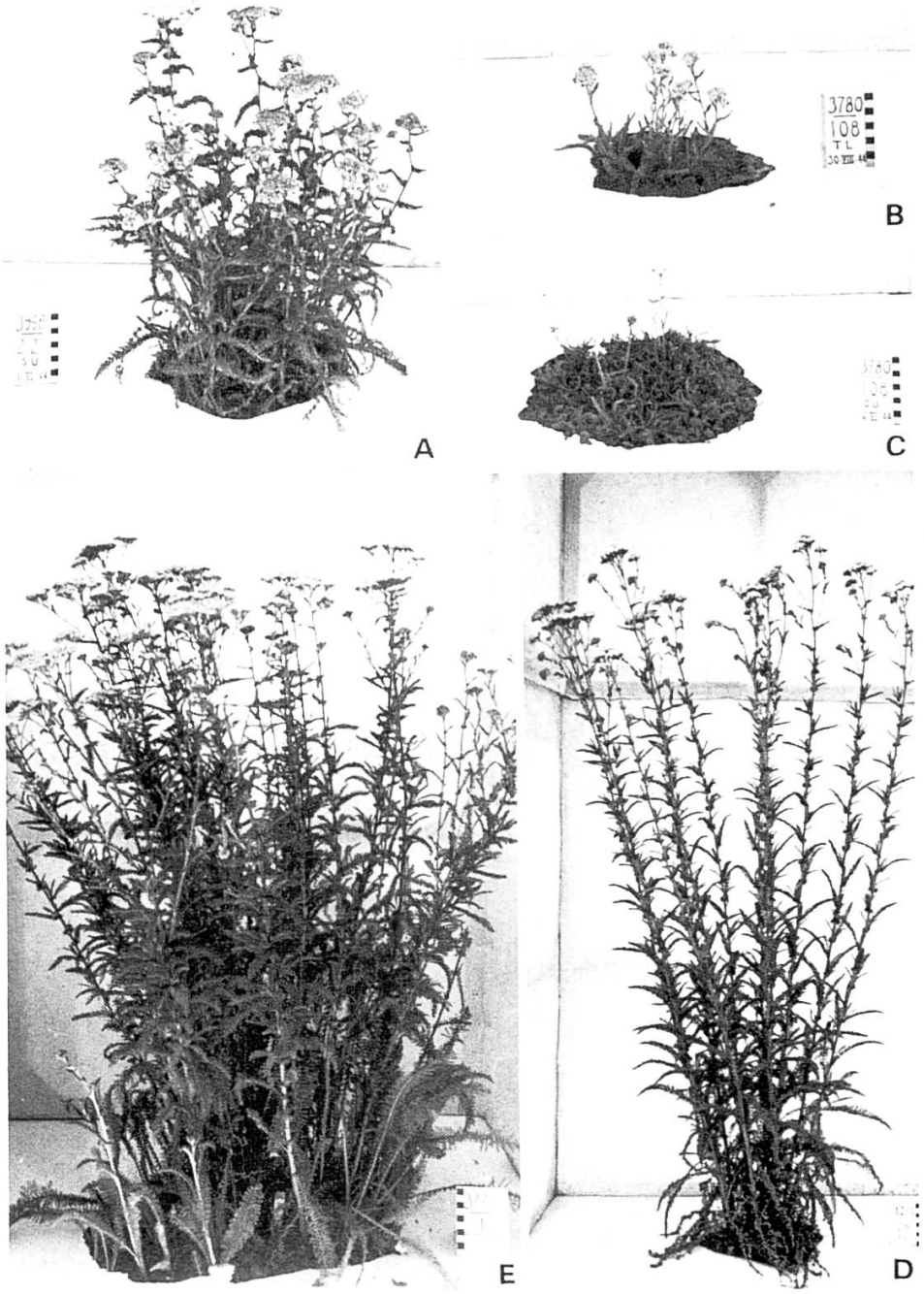



Photo 17. – Spécimens de culture des *Achillea* des stations expérimentales.

**A.** Clone n° 3966-22, originaire de Knight's Ferry, poussant au jardin de Stanford le 1er juin 1944 (l'échelle noire et blanche représente 10 cm.).

**B.** Clone n° 3780-108, originaire de Big Horn Lake, poussant au jardin de Timberline le 30 août 1944.

**C.** Clone n° 3780-108, originaire de Big Horn Lake, poussant au jardin de Stanford le 6 juin 1944.

**D.** Clone n° 4074-26, originaire de Selma, poussant au jardin de Stanford le 11 juin 1944.

**E.** Clone n° 3777-1, originaire de San Gregorio, poussant au jardin de Stanford le 20 mai 1941.

### 4.2. Le déterminisme physiogénétique des normes des critères

Les expériences en environnement contrôlé sur les *Achillea* (CLAUSEN & al., 1948) et la section *Erythrante* du genre *Mimulus* (HIESEY & al., 1971) démontrent que les normes des critères de vigueur (nombre des tiges, taille) et de floraison sont en rapport étroit avec la physiologie des individus. Il en est de même pour la résistance au froid (TROUNOVA, 1972) qui, chez les plantes herbacées pérennes, est assez généralement fonction du taux d'accumulation des sucres dans l'organisme (M^me^ Tatiana Pugnet du Laboratoire de chimie organique de la Faculté de pharmacie de Marseille a traduit en français l'article russe du D^r^ T. I. Trounova. Qu'elle trouve ici le témoignage de notre reconnaissance).

Par les hybridations expérimentales intragénériques réalisées entre groupes écologiques, variétés et sous-espèces (CLAUSEN & HIESEY, 1958; GRANT, 1975), il a été prouvé que les entités mises en présence dans une expérience de croisement ont, pour le critère étudié, une différenciation souvent de nature quantitative, et que la discontinuité qui les sépare est due à un système de gènes multiples faisant intervenir plusieurs locus (les allèles respectifs à chacun de ces locus sont différents chez l'un et l'autre parent). Dans certains cas de variation continue, il est possible qu'intervienne une catégorie de gènes nombreux, appelés polygènes, dont chacun a un effet phénotypique non mesurable (DARLINGTON & MATHER, 1952; MATHER, 1973; GRANT, 1975).

## 5. Les races écologiques ou écotypes du complexe Achillea millefolium distinguées au niveau du transect de la Californie centrale

#### Définition du concept d'écotype

L'écotype ou race écologique, premier palier de la spéciation divergente, correspond à plusieurs populations locales mendéliennes (parfois une) parfaitement interfertiles, statistiquement adaptées à des conditions écologiques définies grâce à des biotypes à gènes multiples, voire à polygènes, leur conférant des caractéristiques sous déterminisme physiologique permettant de les différencier en culture homogène plutôt quantitativement des autres écotypes de la même espèce biologique.

Les écotypes d'une éco-espèce (deuxième palier de la spéciation divergente) peuvent, dans les conditions expérimentales ou dans la nature s'ils sont limitrophes, échanger librement, sans préjudice pour la descendance, les allèles de n'importe quel locus.

**Application au complexe Achillea millefolium**

Les huit groupes de sériation de différents ordres définis au sein du complexe *Achillea millefolium* pourraient certainement échanger librement leurs allèles au jardin de Stanford, si l'on procédait à des expériences de croisement. Ils constituent les huit écotypes que nous allons différencier par une nouvelle approche basée sur les méthodes de l'analyse des données.

# II. L'ANALYSE DES DONNÉES APPLIQUÉE A L'ÉTUDE DE HUIT ÉCOTYPES DU COMPLEXE ACHILLEA MILLEFOLIUM DU TRANSECT CALIFORNIEN

## A. MÉTHODOLOGIE

### 1. Facteurs pris en considération et cadre d'analyse

Dans cette étude d'analyse des données où l'on se propose de différencier les uns des autres les huit ensembles écotypiques précités, on retient les quatre critères qui ont été à la base des recherches de sériation en groupes écologiques. Chaque sujet – correspondant à un clone bien défini – y est caractérisé par les valeurs de ces quatre critères aux jardins expérimentaux de Stanford, Mather et Timberline, soit au total par les valeurs de douze facteurs. Les 337 sujets retenus définissent huit groupements – les huit écotypes déjà reconnus – et se répartissent comme suit:

Ecotype 01. Population 01 de Bodega (alt. 8 m.), 30 clones.
Ecotype 02. Population 02 de San Gregorio (alt. 50 m.), 30 clones.
Ecotype 03. Population 03 de Clayton (alt. 210 m.), 30 clones.
. Population 04 de Knight's Ferry (alt. 90 m.), 30 clones.
Ecotype 04. Population 05 de Groveland (alt. 915 m.), 30 clones.
Ecotype 05. Population 06 de Mather (alt. 1400 m.), 27 clones.
Ecotype 06. Population 07 de la Vallée Aspen (alt. 1950 m.), 30 clones.
. Population 08 de Yosemite Creek (alt. 2200 m.), 30 clones.
Ecotype 07. Population 09 de Tenaya Lake (alt. 2500 m.), 30 clones.
. Population 10 de Tuolumne meadows (alt. 2650 m.), 30 clones.
. Population 11 de Timberline (alt. 3050 m.), 28 clones.
Ecotype 08. Population 12 de Big Horn Lake (alt. 3350 m.), 12 clones.

Ainsi est définie l'analyse factorielle des correspondances globale ou synthétique tenant compte de l'influence des trois jardins expérimentaux

sur les clones. Dans le plan des axes considérés deux à deux, est figurée la projection des facteurs relatifs à l'ensemble des 337 sujets. En ce qui les concerne, on a adopté la symbolisation suivante:

- projection des facteurs du critère degré de longévité: DEL.S., DEL.M., DEL.T. (S. = à Stanford; M. = à Mather; T. = à Timberline);
- projection des facteurs du critère longueur maximale des tiges: LON.S., LON.M., LON.T.;
- projection des facteurs du critère nombre moyen de tiges: NBT.S., NBT.M., NBT.T.;
- projection des facteurs du critère moyenne de la date d'apparition de la première fleur: DTF.S., DTF.M., DTF.T.

Dans le but de raisonner sur les données de base, on attribue aux critères et à leurs modalités à Stanford, à Mather et à Timberline, les mêmes sigles que ceux des facteurs précités en les différenciant, toutefois, par des majuscules en italiques.

Pour le codage des fiches perforées, on a repris la numérotation des sujets indiquée dans les tableaux 5 à 16 des races climatiques des *Achillea* (CLAUSEN & al., 1948).

Par ailleurs, pour le report des valeurs du critère *DTF.*, le premier chiffre correspond au mois, les deux suivants à la position du jour dans le mois, mais l'ordinateur considérant le nombre en bloc ne fait pas cette distinction. Pour celles du critère *DEL.*, on a utilisé les conventions suivantes: D1 = 1; D2 = 2; D3 = 3; D4 = 4; N.D. = 5 (D est l'abréviation de «dead», N.D. est celle de «non dead»). Quand le plant meurt peu après la plantation, on lui affecte la valeur D = 0.

## 2. Principe de représentation des ellipses caractéristiques des écotypes dans le plan des axes factoriels

On se propose de représenter globalement et simultanément certains groupes de sujets dans le plan des axes factoriels. Après avoir effectué une analyse factorielle classique (programme développé au Centre de calcul de Saint-Jérôme, Marseille par Phan Tan Luu, Mathieu & Boch) dans laquelle la métrique utilisée est celle du $\chi^2$ appliquée à un tableau de données dont on appellera sujets, les lignes et objets, les colonnes. On se trouve ainsi pour chaque paire d'axes en présence d'un dessin constitué d'un certain nombre de points. On veut obtenir des groupes de sujets et les représenter simultanément en même temps que les objets. A priori,

nous admettrons que les points d'un groupe dans le plan des axes factoriels $X$ et $Y$ admettent comme enveloppe une ellipse.

Pour faire cette représentation, on se place dans un plan en notant $X(I)$, $Y(I)$ et $P(I)$ les coordonnées ainsi que le poids réduit (de somme = 1, à l'intérieur de chaque groupe) des points à grouper.

On détermine d'abord le centre de gravité de chaque groupe. Soit $O$ ce centre auquel on attache les coordonnées $O1$ et $O2$.

$$O1 = \sum_{I=1}^{n} X(I) * P(\mathrm{I})$$

$$O2 = \sum_{I=1}^{n} \mathrm{Y}(I) * P(\mathrm{I})$$

On suppose ensuite que $X(I)$ et $Y(I)$ déterminent les coordonnées réduites $(X(I) - O1,\ Y(I) - O2)$ des points du groupe.

On peut alors former la matrice d'inertie ou de variance/covariance du groupe.

$$\mathrm{A}(1) = \text{moment d'inertie du groupe / } OY = \sum_{I=1}^{n} X^2(I) * P(I)$$

$$\mathrm{A}(4) = \text{moment d'inertie du groupe / } OX = \sum_{I=1}^{n} Y^2(I) * P(I)$$

$$\mathrm{A}(2) = \mathrm{A}(3) \text{ produit des inerties du groupe} =$$

$$\sum_{I=1}^{n} X(I) * Y(I) * P(I)$$

A partir de là, il suffit de diagonaliser cette matrice pour obtenir les axes principaux d'inertie du groupe et les inerties correspondantes. Afin d'avoir une représentation globale du groupe considéré, on trace une ellipse centrée en $O$, ayant pour demi-axes principaux les racines carrées des valeurs propres trouvées et ayant pour directions principales celles des axes principaux déterminés. Un tel programme a été écrit et mis au point par J. P. Boruet et M. Albuisson à l'I.N.A.G. (Meudon) et au C.I.R.C.E. (Orsay).

La méthode précédemment décrite a été reprise et modifiée par A. Boch de manière à construire un nouveau programme correspondant

aux besoins de notre étude (programme AC1 de Boch utilisé sur ordinateur IBM 1130 au Centre de calcul de Saint-Jérôme).

## 3. Calcul de la surface des ellipses et de leur aire de recouvrement

La surface d'une ellipse $I$ est $S(I) = \Pi * A(I) * B(I) \bullet A(I)$ et $B(I)$ en représentant les demi-axes principaux. Afin de calculer les aires de recouvrement, nous avons adopté la méthode de Monte-Carlo pour sa précision et sa rapidité de convergence. Cette dernière consiste à tirer $N$ points au hasard dans le plan des ellipses. On dénombre les points à l'intérieur du cadre et les points à l'intérieur de chaque ellipse.

Si $X^2(I)/A^2(I) + Y^2(I)/B^2(I) > 1$, le point $i$ est à l'extérieur de l'ellipse.

Si $X^2(I)/A^2(I) + Y^2(I)/B^2(I) \leqslant 1$, le point $i$ est à l'intérieur de l'ellipse ou sur cette dernière. Donc, si $i$ appartient à l'ellipse $J$ et à l'ellipse $K$, ce point appartient à la zone de recouvrement $J, K$. Il s'ensuit que $S(J, K) =$ surface du cadre $* \, n(J, K)/N$. Nous aurons de même $S'(I) =$ surface du cadre $* \, n_i/N$.

On arrête le processus de calcul lorsque

$$\forall I, \; S'(I) = \pi * A(I) * B(I) \pm \varepsilon$$

Le calcul des surface a été programmé par Boch sur ordinateur IRIS 80 au Centre de calcul du Pharo (Marseille).

## 4. Calcul d'une métrique et de l'indice de similarité entre deux ellipses

Lorsque deux ellipses $S(I)$, $S(J)$ possèdent une aire de chevauchement, on peut établir les deux relations suivantes:

$$S(I) = s'(I) + s''(I, J).$$

$$S(J) = s'(J) + s''(J, I).$$

$s'(I)$ représente l'aire de $S(I)$ non recouverte par $S(J)$. De plus, $s''(I, J)$ de même que $s''(J, I)$ représente l'aire commune aux deux ellipses. D'où $s''(I, J) = s''(J, I)$.

D'après LEGENDRE & ROGGERS (1972), on définit le rapport surfaces non communes/(surface non communes + surface commune). Soit $D\ (I, J) = [s'\ (I) + s'\ (J)]/[s'\ (I) + s'\ (J) + s''\ (I, J)]$. $D\ (I, J)$ possède donc les propriétés suivantes:

(a). $D\ (I, J) \geqslant 0$ [0, si $S\ (I) = S\ (J) = s''\ (I, J)$; 1, si $s''\ (I, J) = 0$]

(b). $D\ (I, J) = D\ (J, I)$

(c). $D\ (I, J) + D\ (J, K) \geqslant D\ (I, K)$

A cause de ces trois propriétés, la fonction $D$ est appelée métrique. La similarité entre deux ellipses sera définie comme le rapport surface commune/(surface commune + surface non commune).

$$Sim.\ (I, J) = \frac{s''\ (I, J)}{s'\ (I) + s'\ (J) + s''\ (I, J)} =$$

$$1 - D\ (I, J) = 1 - \frac{s'\ (I) + s'\ (J)}{s'\ (I) + s'\ (J) + s''\ (I, J)}$$

Cet indice de similarité n'est pas une métrique du fait qu'il ne vérifie pas les 3 relations (a), (b), (c) et son calcul a été programmé par Boch sur ordinateur IRIS 80.

Pour différencier les écotypes, on s'inspirera en première approximation (cf. tabl. 3) du système proposé par HAWKSWORTH & al., 1968.

Tableau 3. – Degré d'affinité des races écologiques apprécié par les relations des surfaces des ellipses comparées 2 à 2.

| *Valeurs de D et S* | *Relations d'affinité des ellipses* | *Appréciation de l'affinité des écotypes* |
|---|---|---|
| $D \leqslant 0{,}5$ $S > 0{,}5$ | Ellipses très hautement corrélées | Ecotypes non distincts |
| $0{,}5 < D \leqslant 0{,}7$ ou $0{,}5 \geqslant S > 0{,}3$ | Ellipses hautement corrélées | |
| $0{,}7 < D \leqslant 1{,}0$ ou $0{,}3 \geqslant S \geqslant 0$ | Ellipses corrélées | Ecotypes distincts |
| $D \neq 1$ ou $S \neq 0$ | Ellipses non corrélées | |

## 5. Originalité de la méthode numérique

Par rapport à d'autres travaux d'application de l'analyse factorielle (BENZÉCRI, 1976 [réédition de 1973]; BOUROCHE & SAPORTA, 1978; BRUNEYRE & al., 1969; DIDAY & LEBART, 1977; GARDOU, 1972; GASQUEZ & BIDAULT, 1971; GASQUEZ & RITTER, 1971; LACOSTE & ROUX, 1971; MARÉCHAL & al., 1978; PERNÈS, 1975; PERNÈS & al., 1975a; PERNÈS & al., 1975b; RENÉ-CHAUME, 1975; SNEATH & SOKAL, 1973), l'originalité de la méthode d'informatique utilisée a consisté à faire suivre l'analyse factorielle d'une représentation par ellipses tracées par l'ordinateur, correspondant chacune à un groupement de clones, ce qui rend chaque graphique plus clair et plus net du fait qu'il n'y a pas 337 projections à placer dans chaque plan d'étude. En vue d'une plus complète interprétation des axes factoriels, on a, par la suite, fait tracer par l'ordinateur, sur un même plan d'étude (plan des axes 1-2, plan des axes 1-3, plan des axes 2-3), l'ellipse de chaque race et, immédiatement après, le groupement de projections de sujets qui s'y rapporte, technique qui, par ailleurs, permet d'expliquer les caractéristiques de chacune de ces figures géométriques.

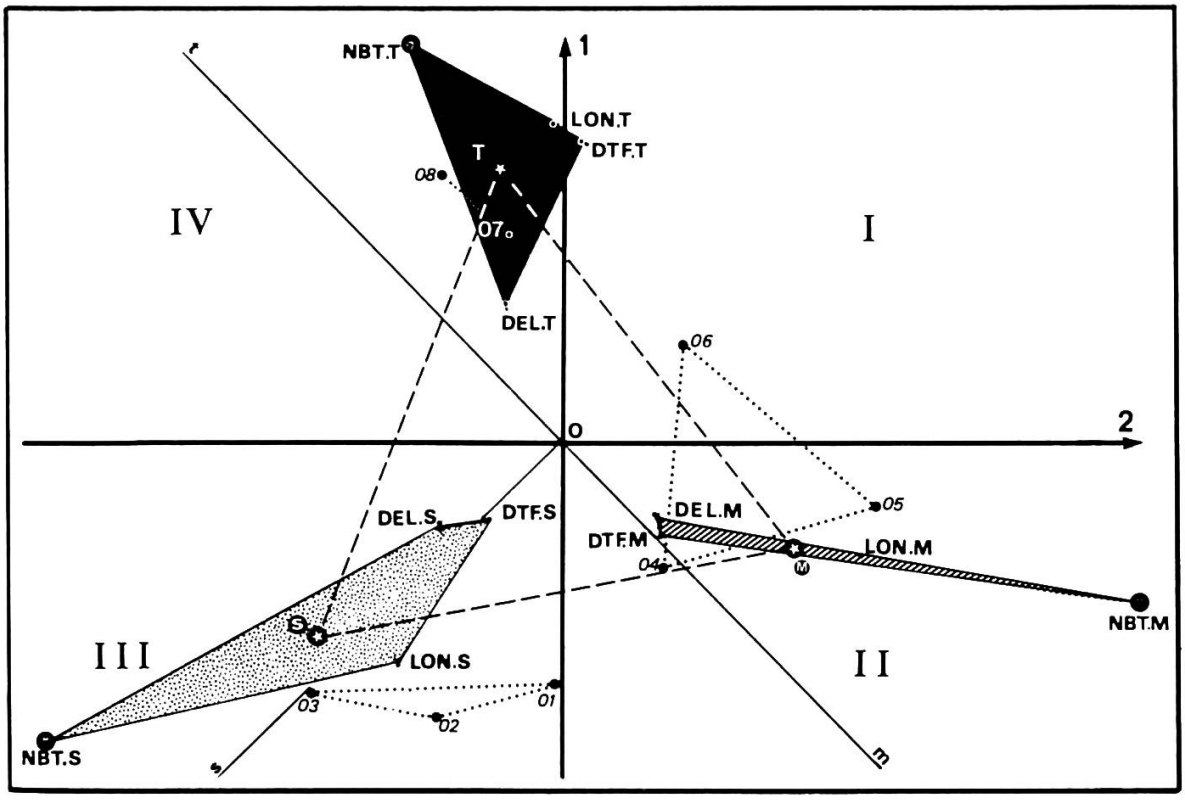



Fig. 8. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Polygones des projections des facteurs de chaque jardin expérimental et figures de liaison des centres des ellipses de chaque variété.

Le calcul de l'indice de similarité des ellipses a été conduit à partir de la méthode de Monte-Carlo, et c'est, à notre connaissance, la première fois qu'elle est utilisée dans un tel type de programme.

## B. INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

## 1. Information subordonnée aux axes

Dans le cadre de l'analyse des données à douze facteurs, l'information de discrimination est subordonnée aux axes dans les proportions suivantes: axe 1 (60%), axe 2 (13%), axe 3 (11%), axe 4 (6%).

## 2. Etude dans le plan des axes 1-2

### 2.1. Relations des facteurs des trois jardins expérimentaux et première signification des axes

#### Position des projections des facteurs

Dans le plan des axes 1, 2, les projections des facteurs sont réparties en trois ensembles d'opposition triangulaire (cf. fig. 8). A partir de cet agencement, on peut déterminer l'aire du plan sous l'influence de chaque station expérimentale. L'influence du jardin de Stanford est inféodée au quadrant III, celle du jardin de Mather au quadrant II, celle du jardin de Timberline au quadrant IV et, secondairement, au quadrant I. En outre, si on localise cette influence sur le centre de gravité des quadrilatères ayant pour sommets les projections des facteurs, on constate que le quadrant I est vacant.

#### Interprétation de la position des centres de gravité des projections des facteurs

Les centres de gravité *S, T, M* déterminent un triangle isocèle subéquilatéral de signification remarquable. Son sommet *S* est presque situé sur la bissectrice *Os* du quadrant III. On peut interpréter cette position en se basant sur le fait que les écotypes de la variété *borealis* proches de Stanford s'expriment pleinement dans cette station, et que ceux des variétés *lanulosa* et *alpicola* s'y expriment de manière convenable.

Si à Timberline, les réponses génotypiques des trois variétés étaient toutes valables, le centre de gravité des facteurs de cette station serait sur la bissectrice *Ot* du quadrant IV. Il n'en est rien, car les réponses des écotypes de plaine sont quasi nulles dans ce jardin alpin. Le centre de gravité *T* est donc projeté dans la partie supérieure droite de ce quadrant.

A Mather, les réponses de la variété *lanulosa* s'expriment pleinement, tandis que celles de la variété *borealis* sont moins bonnes que celles de la variété *alpicola* dans la mesure où l'on compare la première à ses résultats à Stanford, et la seconde à ses résultats à Timberline. Il s'ensuit que le centre de gravité des facteurs à Mather est projeté dans la partie supérieure droite de ce quadrant.

La position des centres de gravité des facteurs est très logiquement hiérarchisée par rapport à l'axe 1 du fait que sont plus distants dans le sens des ordonnées ceux qui correspondent aux stations expérimentales à caractéristiques écologiques les plus différentes, soit *S* pour le jardin de Stanford et *T* pour celui de Timberline.

#### Distance des projections des facteurs et gradient des critères de discrimination

Dans une optique discriminante, on peut, en fonction de l'ampleur des triangles ayant pour sommets les projections des facteurs d'un même critère d'étude, établir la hiérarchisation (1) *NBT.*, (2) *LON.*, (3) *DTF.*, (4) *DEL.* dont la séquence traduit le degré décroissant de différenciation écotypique des critères. Cette interprétation est en accord avec le fait qu'un facteur est d'autant plus significatif que sa projection s'écarte du point d'intersection des axes factoriels. Si ces résultats sont valables à l'échelle du plan d'étude, à l'échelle des axes il faudra considérer la distance qui sépare de l'origine les abscisses et les ordonnées des projections des facteurs.

#### Première signification des axes

L'axe 1 échelonne de bas en haut les ellipses représentatives des écotypes (cf. fig. 9). Vers le bas, on observe celles de la variété *borealis*. Elles sont relayées par celles de la variété *lanulosa,* elles-mêmes sous-jacentes à celles de la variété *alpicola.*

Si l'on examine les séquences des ellipses dans le sens horizontal, on observe que l'axe 2 sépare celles de la variété *lanulosa* de celles des deux autres.

---

Nous signalons au lecteur que pour des raisons de lisibilité, les figures 9, 14, 16, 22, 29, 30, 31, 32 et 39 n'ont pas pu être réduites au format du volume. Nous les avons donc groupées sur 2 dépliants recto-verso à la fin de l'ouvrage.

## 2.2. Parallèle des ellipses représentatives des écotypes

### *2.2.1. Implications de l'étude conjointe des projections des facteurs, des ellipses et de la projection des sujets*

#### *2.2.1.1. Liaison des centres des ellipses avec les projections des facteurs*

Les segments joignant les centres des ellipses représentatives des écotypes de chaque variété, déterminent des figures géométriques satellites des quadrilatères des projections des facteurs (cf. fig. 8). On notera encore la remarquable corrélation de position entre projections des facteurs d'un jardin et centres des ellipses des écotypes voisins de cette station expérimentale (surtout le centre 03 pour le jardin de Stanford, les centres 04, 05 pour celui de Mather, et les centres 07 et 08 pour celui de Timberline). Le centre 06 de l'ellipse des populations de la vallée Aspen et de Yosemite Creek est isolé dans le quadrant I du fait que les projections des clones qui s'y réfèrent sont attirées par les aires des projections des facteurs des jardins de Mather et de Timberline, mais comme on le verra par la suite, globalement plus par celle du premier jardin que par celle du second. Il s'ensuit une position du centre légèrement au-dessous de la bissectrice du quadrant I.

La distribution des centres des ellipses de la variété *borealis* mérite aussi une explication. On sait que les Achillées natives des environs de Stanford sont dormantes dans leur station naturelle durant la saison estivale tout comme les clones de la race 03 de Clayton et Knight's Ferry qui, il faut le préciser, passent aussi l'été à l'état de vie ralentie au jardin de Stanford. Autrement dit, le bioclimat des zones de piémont du Coast Range interne et de la Sierra Nevada encadrant la vallée de San Joaquim est affine de celui de la station expérimentale de basse altitude. De plus, le rapprochement du centre 03 de l'aire du jardin de Stanford est accentué par le comportement des clones qui s'y réfèrent, au jardin de Mather (cf. § «La signification de l'axe 2»). Par contre, le bioclimat du jardin de Stanford est trop sec pour les races de Bodega et San Gregorio qui ne peuvent y subsister et y prospérer que par le truchement d'un arrosage estival. Par ailleurs, leur comportement au jardin de Mather est plus compétitif que celui des populations de piémont (cf. § «La signification de l'axe 2»), ce qui explique la position des centres 01 et 02 à proximité de l'axe 1 (cf. aussi fig. 5).

#### *2.2.1.2. Influence des types de réponse des clones sur la position de la projection des sujets*

**Sujets de l'écotype 06**

Si l'on se réfère à l'ellipse 06 (cf. fig. 9) caractérisant l'écotype de l'étage montagnard supérieur de la variété *lanulosa* (population 07 et 08),

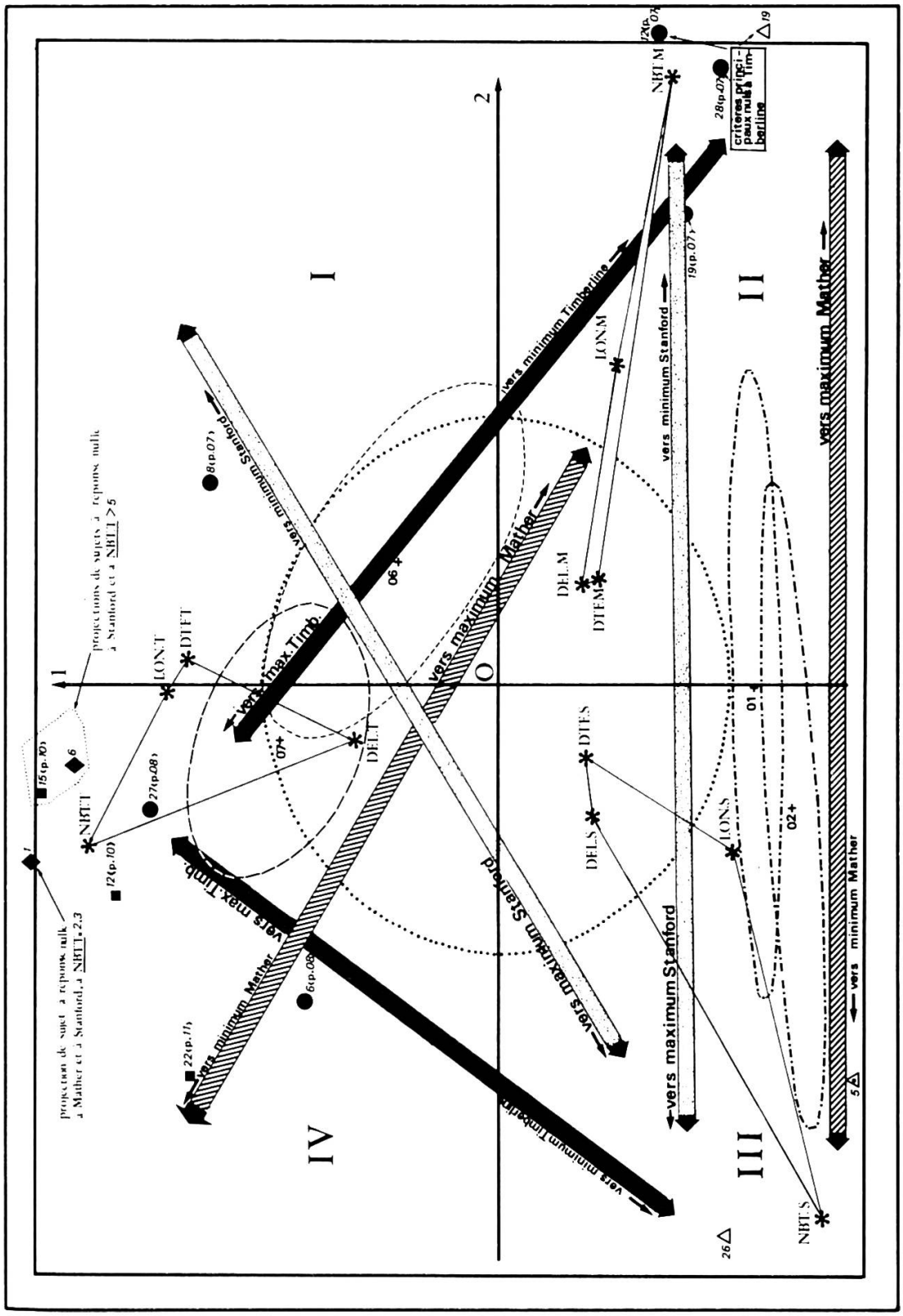



Fig. 10. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Stratégie de la position des projections des sujets en fonction des valeurs des modalités des critères. Les sigles NBT.T. (caractères romains soulignés) correspondent à la modalité Timberline du critère du nombre moyen des tiges.

les projections qu'elle englobe correspondent aux clones à réponse positive pour les modalités des quatre critères. Par contre, la projection d'un sujet à réponse nulle dans un jardin est – dans la mesure où une modalité d'opposition relativement forte n'y fait pas obstacle – excentriquement translatée dans le quadrant opposé à celui qui contient le centre de gravité de ses facteurs (cf. fig. 9, 10). Enfin, la projection d'un sujet performant dans un jardin tend à se rapprocher du polygone des projections de ses facteurs.

**Sujets des écotypes de la variété borealis**

Les projections des sujets des écotypes de la variété *borealis* concernent des clones à réponse insignifiante au jardin de Timberline (cf. fig. 9, 10). En vertu de ce qui précède, elles seront confinées dans le quadrant II si les valeurs des modalités à Mather des critères principaux *NBT.* et *LON.* l'emportent sur celles qui leur correspondent à Stanford. Dans le cas contraire, elles seront translatées dans le quadrant III puisque les projections des facteurs de ces deux stations expérimentales sont en opposition de part et d'autre de l'axe 1. Il s'ensuit que la projection d'un sujet à réponses nulles dans deux jardins est reportée dans le quadrant respectif au troisième, et tend à être éloignée au maximum du centre des axes (position marginale ou submarginale).

### *2.2.2. Caractéristiques et relations des ellipses*

#### *2.2.2.1. Configuration et liaison avec l'ellipse centrale de référence*

**Variété borealis**

Les ellipses de la variété *borealis* (cf. fig. 9) sont aplaties [L. grand axe/L. petit axe = 10 (el. 03), = 13 (el. 01 et 02)]. Cet aplatissement est le fait des réponses insignifiantes des sujets à la station de Timberline et de la dispersion horizontale des projections qu'elles englobent dans une proportion de près de 50%. Par comparaison avec l'ellipse centrale de référence ($S$ = 3,14; cette ellipse caractérise l'ensemble des 337 projections) dont elles sont légèrement distantes en raison du comportement de tous les clones au jardin subalpin, leur surface est $\leqslant$ 0,40 (cf. tabl. 8; voir plus précisément la diagonale de pente négative de l'échiquier de ce tableau). Sur les 120 projections qui leur correspondent, deux seulement sont incluses dans l'ellipse centrale où elles occupent une position margino-basale.

**Variété lanulosa**

Les ellipses de la variété *lanulosa* sont toutes bombées [L. grand axe/L. petit axe = 2,26 (el. 04), = 2,56 (el. 05), = 2,24 (el. 06)] et chevauchent celle de référence (cf. fig. 9), car pour un nombre de clones

significatif, on observe des réponses positives dans les trois stations expérimentales. Leur surface décroît de la 04 à la 06 (cf. tabl. 8).

*a) L'ellipse 04*

Le renflement de l'ellipse de l'écotype de Groveland est imputable au fait qu'elle n'englobe que 33% des projections des sujets dont l'agencement correspond à deux groupements subparallèles à l'axe 2. L'inférieur (19 points, soit 63% des projections) s'étend à la hauteur de l'ellipse 01 de la marge latérale droite à la marge latérale gauche du cadre des axes 1-2 et correspond aux clones à réponse nulle à Timberline. Le supérieur (11 points, soit 37% des projections) jouxte surtout de part et d'autre l'axe 2, et 9 de ses points sont englobés dans l'ellipse de référence. Il caractérise les clones à réponse positive à Timberline.

*b) L'ellipse 05*

L'ellipse de l'écotype de Mather n'englobe que 30% des projections des sujets dont 8 points sont inclus dans l'ellipse de référence. Ces projections sont agencées en deux ensembles. L'inférieur (15 points, soit 55% des projections) est inféodé au quadrant II. Le supérieur (12 points, soit 45% des projections) occupe essentiellement le tiers inférieur du quadrant I.

*c) L'ellipse 06*

L'ellipse 06 englobe 16 projections de sujets de la population de la Vallée Aspen et 17 de celle de Yosemite Creek (au total 55% des points). Dans l'ellipse de référence, on en dénombre 16 de la première et 20 de la seconde.

L'essentiel des projections se subdivise encore en deux ensembles principaux. L'inférieur (8 points de la population 07 [soit les 27%] et 3 de la 08 [soit les 10%] qui, au total, représentent les 18% de l'écotype) est inféodé au quadrant II, à la hauteur des ellipses de la variété *borealis*. Le supérieur (22 points de la population de la vallée Aspen [soit les 73%], 27 de celle de Yosemite Creek [soit les 90%], donc au total 82% de l'écotype) occupe principalement le quadrant I et ses abords au niveau de l'ellipse 06.

**Variété alpicola**

Les deux ellipses de la variété *alpicola* chevauchent l'ellipse de référence et ont une surface intermédiaire entre celles qui correspondent aux deux autres variétés (cf. fig. 9 et tabl. 8). Leur configuration est bombée [L. grand axe/L. petit axe = 1,71 (el. 07)] ou fusiforme [L. grand axe/L. petit axe = 3,4 (el. 08)].

*a) L'ellipse 07*

L'ellipse 07 englobe 20 projections de sujets de Tenaya Lake, 14 de Tuolumne meadows, 11 de Timberline, soit au total 51% des points représentatifs de l'écotype 07. Dans ou sur le tracé de l'ellipse de référence, on en dénombre 14 de la première population, 13 de la seconde et 13 de la troisième.

Les projections se sudivisent très inégalement en un ensemble principal inféodé aux quadrants I (4 points de la première population, 15 de la seconde, 9 de la troisième) et IV (25 points de la première, 13 de la seconde, 18 de la troisième), puis en un alignement rudimentaire de 4 points répartis dans les quadrants II et III au-dessus du niveau des ellipses de la variété *borealis*.

*b) L'ellipse 08*

L'ellipse 08 peu renflée ne renferme que 4 projections des sujets de l'écotype de Big Horn Lake (cf. fig. 9). A l'entour de sa partie basale, 2 points sont englobés dans l'ellipse de référence et à l'opposé 5 des 6 autres coiffent son apex. La dernière projection est située dans le quart inférieur du quadrant II à proximité du prolongement de son grand axe et contribue pour une bonne part à son orientation.

### *2.2.2.2. Relations de position*

**Agencement d'ensemble**

Dans le plan des axes 1-2, l'agencement d'ensemble des ellipses peut être schématisé sous la forme d'un angle aigu dont le sommet occupe le quadrant II (cf. fig. 9). Sur son côté inférieur de pente positive sont localisées les ellipses de la variété *borealis* tandis que sur son côté supérieur de pente négative sont situées celles des deux autres variétés. L'ellipse 04 de l'écotype de Groveland est incluse dans l'angle précité.

Cette situation rend bien compte de la contexture bioclimatique dont dépendent les écotypes. L'alignement inférieur correspond aux races climatiques cryoléthales de basse altitude tandis que sur l'alignement supérieur s'échelonnent de bas en haut les ellipses des races climatiques à cryophilie croissante des étages montagnards, subalpins et alpins. De plus, à l'extrémité des côtés de cet angle, les ellipses les plus distantes concernent les écotypes les plus contrastés. En effet, outre la différence fondamentale de leur degré d'adaption au froid, ils se différencient radicalement par leur comportement estival dans l'environnement de leur station naturelle. La race de Big Horn Lake y est active tandis que celle de Clayton et Knight's Ferry y est dormante.

Enfin, l'ellipse 04, pincée entre les côtés de l'angle précité, caractérise l'écotype de Groveland (915 m., étage montagnard inférieur) à bioclimat

intermédiaire entre celui des races de plaine et celui des races de montagne.

**Etude des alignements**

*a) Ellipses de la variété borealis*

La localisation des ellipses de la variété *borealis* vers le bas du cadre des axes 1-2 résulte, comme on l'a précisé, des réponses insignifiantes de leurs trois écotypes à la station de Timberline.

Leur échelonnement subparallèle aux segments reliant les projections des facteurs principaux, à savoir NBT.S.-NBT.M. et LON.S.-LON.M. est essentiellement dû à l'antagonisme des modalités à Stanford et à Mather des critères *NBT.* et *LON.* On peut le vérifier de deux façons.

Tout d'abord, on calcule le rapport $(\bar{X}_{NBT.S.} + \bar{X}_{LON.S.})/(\bar{X}_{NBT.M.} + \bar{X}_{LON.M.})$ qui, appliqué aux écotypes de la séquence des ellipses 03, 02, 01, s'ordonne en une série de valeurs décroissantes.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Ecotypes . . . . . | (03) | (02) | (01) | (04 p. mémoire) |
| Valeurs du rapport . . . . . | 2,41 | 1,77 | 1,47 | 1,32 |

Un tel gradient est compatible avec notre interprétation car dans le plan des axes 1-2, plus on se rapproche de l'aire d'influence de Mather, plus l'importance relative du dénominateur de ce rapport l'emporte sur celle du numérateur [d'ailleurs, il faut noter que la fréquence des sujets à projections margino-latérales influence la séquence horizontale des ellipses: écotype 03 (9 sujets à projection marginale gauche dont 8 à réponse nulle à Mather); écotype 01 (1 sujet à projection marginale gauche à réponse nulle à Mather, 2 sujets à projection marginale droite à réponses supérieures à la moyenne de Mather pour les critères principaux)]. Autrement dit, dans cette façon de procéder, le centre de l'ellipse est assimilé à la projection du clone moyen de la race écologique correspondante. Ce clone théorique a pour valeurs des modalités des critères les moyennes arithmétiques de l'échantillonnage considéré.

Ensuite, on étudie la distribution des projections des sujets par rapport au petit axe de ces ellipses. Pour ces points, les moyennes des modalités à Stanford des critères principaux sont surtout plus élevées lorsqu'elles concernent l'ensemble de gauche (cf. tabl. 4). Cette tendance est d'ailleurs encore plus nette lorsqu'on calcule le poids de ces moyennes. Quant à l'ensemble des points à droite du petit axe, les moyennes et leur poids sont pour les modalités des critères principaux à Mather, plus élevées que pour l'ensemble de gauche (cf. tabl. 5).

D'où vient que par rapport au segment 03-01, le centre 02 soit déjeté vers le bas de l'axe? Comme l'ont mentionné BRUNEYRE & al. (1969) et BENZÉCRI (1976), il existe une identification totale entre l'espace des individus et l'espace des caractères. Les symboles représentant les carac-

Tableau 4. – Comparaison des moyennes arithmétiques des valeurs des modalités principales à Stanford des clones à projections d'un côté ou de l'autre du petit axe des ellipses de la variété *borealis*.

| *Modalités des critères* | $\overline{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à gauche du petit axe | $\overline{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à droite du petit axe | Référence des ellipses |
|---|---|---|---|
| *NBT.S.* | 23,48<br>42,32<br>22,81 | 17,85<br>24,29<br>17,46 | (03)<br>(02)<br>(01) |
| *LON.S.* | 79,46<br>103,00<br>47,72 | 70,59<br>95,21<br>48,00 | (03)<br>(02)<br>(01) |
| Poids des $\overline{X}$ des deux modalités | 102,94<br>145,32<br>70,53 | 88,44<br>119,50<br>65,46 | (03)<br>(02)<br>(01) |

Tableau 5. – Comparaison des moyennes arithmétiques des valeurs des modalités principales à Mather des clones à projections d'un côté ou de l'autre du petit axe des ellipses de la variété *borealis*.

| *Modalités des critères* | $\overline{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à gauche du petit axe | $\overline{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à droite du petit axe | Référence des ellipses |
|---|---|---|---|
| *NBT.M.* | 3,99<br>10,96<br>8,82 | 10,63<br>24,02<br>27,58 | (03)<br>(02)<br>(01) |
| *LON.M.* | 23,00<br>43,55<br>26,06 | 39,91<br>59,37<br>33,43 | (03)<br>(02)<br>(01) |
| Poids des $\overline{X}$ des deux modalités | 26,99<br>54,51<br>34,88 | 50,54<br>83,39<br>61,01 | (03)<br>(02)<br>(01) |

tères se trouveront d'autant plus près d'un groupe d'individus que les valeurs du caractère correspondant seront, en général, grandes pour les individus de ce groupe. Cette relation de proximité sera d'autant mieux vérifiée que la position des sujets et des objets sera plus excentrique (GARDOU, 1972; DIDAY & LEBART, 1977). Appliqué à notre étude, ce concept nous permet d'affirmer que les ellipses 03, 02 et 01 sont particulièrement influencées par le facteur LON.S. Autrement dit, la distance de leur centre à ce facteur a tendance à être inversement proportionnelle au $\overline{X}_{LON.S.}$ de l'écotype qu'elles représentent.

*b) Ellipses des variétés lanulosa et alpicola*

Si l'on excepte le cas de la 04, l'alignement des ellipses des variétés *lanulosa* et *alpicola,* parallèle ou subparallèle aux segments NBT.T.-NBT.M., LON.T.-LON.M., résulte fondamentalement de l'antagonisme des modalités à Timberline et à Mather des critères principaux *NBT.* et *LON.* On peut le vérifier de la même façon que précédemment.

Les valeurs du rapport $(\bar{X}_{NBT.T.} + \bar{X}_{LON.T.})/(\bar{X}_{NBT.M.} + \bar{X}_{LON.M.})$ s'ordonnent en une série décroissante si on les rapporte aux écotypes correspondant à la séquence des ellipses.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ecotypes . . . . | (08) | (07) | (06) | (05) | (04 p. information) |
| Valeurs du rapport | 1,56 | 0,85 | 0,36 | 0,15 | 0,09 |

Lorsqu'on calcule les moyennes des valeurs des critères principaux des clones correspondant aux points d'une part à gauche, d'autre part à droite du petit axe des ellipses, on détermine pour chacune d'elles, les relations suivantes respectives aux résultats obtenus au jardin de Timberline (cf. aussi tabl. 6).

(1) $\bar{X}_{NBT.T.}$ (g.) > $\bar{X}_{NBT.T.}$ (dr.).

(2) $\bar{X}_{LON.T.}$ (g.) > $\bar{X}_{LON.T.}$ (dr.).

(3) Relation somme des inéquations (1) et (2).

Pour les modalités des critères principaux à Mather, on obtient, mutatis mutandis, les trois inéquations portant le symbole contraire de celui des précédentes (cf. aussi tabl. 7).

Comment interpréter l'importante pente de l'ellipse 08? Les quatre projections qu'elle englobe, celles des sujets 7, 8, 9 et 12 sont aussi incluses dans l'ellipse 07 et il en est presque ainsi pour les deux autres qui la jouxtent (projection 11 incluse dans la 07, projection 2 en position inférieure, marginale externe). Ces six points détermineraient à eux seuls une ellipse à grand axe parallèle à celui de la 07. Il s'ensuit que les six projections restantes sont responsables de l'accentuation de sa pente: celles qui coiffent l'apex de l'ellipse [correspondant à des sujets à réponse nulle à Mather et faible à Stanford (sujets 5, 4, 10 qui ont à Stanford une réponse plus faible que celle des sujets de l'écotype 07 à comportement identique à Mather) ou nulle à Mather et à Stanford (sujet 1 projeté dans la marge supérieure) ou enfin nulle à Stanford (sujet 6 positionné vers la marge supérieure du quadrant IV – cf. fig. 10 – du fait de sa performance à Timberline rehaussée par sa réponse nulle à Stanford et à *NBT.* = 0,5 faible à Mather)] et surtout celle qui est dans le prolongement de son grand axe (sujet 3 à réponse nulle à Timberline, à projection située dans le quadrant II).

Tableau 6. – Comparaison des moyennes arithmétiques des valeurs des modalités principales à Timberline des clones à projection d'un côté ou de l'autre du petit axe des ellipses des variétés *lanulosa* et *alpicola*.

| *Modalités des critères* | $\bar{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à gauche du petit axe | $\bar{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à droite du petit axe | Référence des ellipses |
|---|---|---|---|
| *NBT.T.* | 3,77<br>5,23<br>3,65<br>1,29<br>0,97 | 2,48<br>3,33<br>0,56<br>0,00<br>0,16 | (08)<br>(07)<br>(06)<br>(05)<br>(04) |
| *LON.T.* | 23,00<br>28,79<br>29,51<br>31,69<br>9,44 | 19,00<br>26,50<br>13,52<br>0,00<br>2,50 | (08)<br>(07)<br>(06)<br>(05)<br>(04) |
| Poids des $\bar{X}$ des deux modalités | 26,77<br>34,02<br>33,16<br>32,98<br>10,41 | 21,48<br>29,83<br>14,08<br>0,00<br>2,66 | (08)<br>(07)<br>(06)<br>(05)<br>(04) |

Tableau 7. – Comparaison des moyennes arithmétiques des valeurs des modalités principales à Mather des clones à projection d'un côté ou de l'autre du petit axe des ellipses des variétés *lanulosa* et *alpicola*.

| *Modalités des critères* | $\bar{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à gauche du petit axe | $\bar{X}$ des valeurs des modalités des sujets à projection à droite du petit axe | Référence des ellipses |
|---|---|---|---|
| *NBT.M.* | 0,13<br>3,99<br>11,59<br>20,67<br>13,81 | 6,74<br>11,96<br>20,11<br>34,64<br>31,64 | (08)<br>(07)<br>(06)<br>(05)<br>(04) |
| *LON.M.* | 4,17<br>22,84<br>50,61<br>75,62<br>48,06 | 21,20<br>35,23<br>60,96<br>86,93<br>61,36 | (08)<br>(07)<br>(06)<br>(05)<br>(04) |
| Poids des $\bar{X}$ des deux modalités | 4,30<br>26,83<br>62,20<br>96,29<br>61,87 | 27,94<br>47,19<br>81,07<br>121,67<br>93,00 | (08)<br>(07)<br>(06)<br>(05)<br>(04) |

*c) L'ellipse 04 de l'écotype de Groveland (variété lanulosa)*

Par opposition aux ellipses de la variété *borealis*, la pente négative de celles des variétés de montagne est imputable aux réponses positives d'un nombre significatif de clones au jardin de Timberline. Comparativement à l'alignement 05-08, la pente faible de l'ellipse 04 est fondamentalement due à la prédominance des sujets à réponse nulle dans la station subalpine (63%) tandis que ceux qui y végètent ont un comportement très médiocre.

*2.2.2.3. L'affinité des ellipses établie d'après la détermination de leur aire de chevauchement et de leur indice de similarité*

Dans le tableau 8 sont reportés les résultats relatifs aux surfaces de chevauchement et à l'indice de similarité des ellipses comparées 2 à 2. Les carrés vides correspondent aux dyades d'ellipses totalement disjointes. Dans les autres carrés sont mentionnés: (1) Rec. = l'aire de chevauchement; (2) % Rec. = le pourcentage de l'aire de chevauchement rapporté à l'ellipse mentionnée dans la colonne de gauche au niveau de l'horizontale passant par le centre du carré; (3) la valeur de l'indice de similarité. Au vu des résultats de l'échiquier de comparaison des ellipses, il est clair que les écotypes se différencient les uns des autres en quasi-totalité. Cependant, la discrimination des ellipses 01 et 03 de la variété *borealis* est entachée d'une certaine incertitude (sim. 0,26 # 0,30) d'autant qu'elles sont dans le même alignement et que l'une englobe le centre de l'autre (relation toutefois non réciproque). Si les trois critères de l'échiquier ne permettent pas de différencier les écotypes 07 et 08, l'orientation différente de leurs ellipses laisse présumer leur discrimination.

## 2.3. L'étude des coordonnées des projections des sujets et des facteurs et la signification des axes

### *2.3.1. Principes de base*

De l'observation de la figure 8, il se dégage une série d'interprétations fondamentales. Les facteurs des trois stations expérimentales constituent trois groupes d'opposition triangulaire. Comme l'espace des facteurs se superpose très exactement à celui des sujets, nous en concluerons que les modalités des critères d'un sujet constituent, elles aussi, trois groupes de traction dont dépendra sa projection dans le plan des axes 1-2.

Dans le sens des ordonnées, quoique l'impact du jardin de Mather ne soit pas négligeable (facteurs NBT.M. et LON.M. assez influents), l'opposition triangulaire tend à se résoudre en une opposition bipolaire relative aux résultats à Timberline et à Stanford, stations les plus con-

Tableau 8. – Echiquier des surfaces de recouvrement et des indices de similarité des ellipses comparées 2 à 2 dans le plan des axes 1-2.

| Référence des ellipses | (01) | (02) | (03) | (04) | (05) | (06) | (07) | (08) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| (01) | S = 0,38 | Rec. = 0,11<br>% Rec. = 27,75<br>Sim. = 0,16 | Rec. = 0,14<br>% Rec. = 37,17<br>Sim. = 0,26 | Rec. = 0,09<br>% Rec. = 24,39<br>Sim. = 0,04 | | | | |
| (02) | Rec. = 0,11<br>% Rec. = 26,61<br>Sim. = 0,16 | S = 0,40 | Rec. = 0,07<br>% Rec. = 16,77<br>Sim. = 0,10 | | | | | |
| (03) | Rec. = 0,14<br>% Rec. = 46,87<br>Sim. = 0,26 | Rec. = 0,07<br>% Rec. = 22,06<br>Sim. = 0,10 | S = 0,30 | | | | | |
| (04) | Rec. = 0,09<br>% Rec. = 5,27<br>Sim. = 0,04 | | | S = 1,77 | Rec. = 0,29<br>% Rec. = 16,21<br>Sim. = 0,10 | | | |
| (05) | | | | Rec. = 0,29<br>% Rec. = 23,19<br>Sim. = 0,10 | S = 1,24 | Rec. = 0,30<br>% Rec. = 24,30<br>Sim. = 0,10 | | |
| (06) | | | | | Rec. = 0,30<br>% Rec. = 34,00<br>Sim. = 0,10 | S = 0,88 | Rec. = 0,18<br>% Rec. = 19,98<br>Sim. = 0,14 | Rec. = 0,03<br>% Rec. = 3,64<br>Sim. = 0,02 |
| (07) | | | | | | Rec. = 0,18<br>% Rec. = 30,13<br>Sim. = 0,14 | S = 0,59 | Rec. = 0,29<br>% Rec. = 49,01<br>Sim. = 0,36 |
| (08) | | | | | | Rec. = 0,03<br>% Rec. = 6,46<br>Sim. = 0,02 | Rec. = 0,29<br>% Rec. = 57,69<br>Sim. = 0,36 | S = 0,50 |

Références des ellipses. Var. *borealis:* (01), (02), (03); var. *lanulosa:* (04), (05), (06); var. *alpicola:* (07), (08).

trastées et dont les facteurs principaux sont les plus distants (cf. aussi fig. 13).

Les réponses à Timberline sont, en principe, compatibles avec une distribution en gradient car les zéros des modalités des critères des sujets impliquent des projections réparties vers le bas des quadrants II et III tandis que les valeurs maximales les approchent du polygone des facteurs de ce jardin. Par ailleurs, un tel type de distribution gradientale ou subgradientale ne pourra être observé que pour les modalités principales *NBT.T.* et *LON.M.* dont nous avons déjà démontré l'importance. En contre-partie, on observe que les zéros des critères d'un sujet à Stanford déterminent, selon qu'ils correspondent à un écotype de haute ou de basse altitude, une projection soit dans le quadrant I (ou rarement vers la droite du quadrant IV), soit dans le quadrant II. Quant aux zéros des critères à Mather, les projections des sujets se font dans le quadrant IV ou dans le quadrant II en fonction de l'origine des écotypes. Ceci tend à montrer que l'influence des modalités des critères en opposition avec celles du jardin de Timberline est incompatible avec une distribution en gradient. Cependant, peu de sujets des races de basse et moyenne altitude ayant une réponse nulle aux jardins de Stanford, cette déduction n'est pas transposable aux moyennes des résultats de la série des écotypes comme on pourra s'en rendre compte.

Dans le sens des abscisses, l'abondance des projections des sujets à réponse insignifiante à Timberline, aussi bien dans le quadrant II que le III, implique la prédominance de l'opposition bipôlaire Stanford-Mather. Cependant, comme le montre la séquence des projections des facteurs sur l'axe 2 (cf. fig. 17), on doit aussi prendre en considération le critère *NBT.T.* puisque la projection du facteur qui lui correspond a une abscisse voisine de celle du LON.S. L'isolement de la projection des facteurs du jardin de Mather sur l'axe 2 laisse présumer que les modalités *NBT.M.* et *LON.M.* ont une influence prépondérante sur la position horizontale de la projection des sujets. C'est donc essentiellement pour ces dernières que l'on pourra observer une distribution subgradientale.

En définitive, pour l'étude des ordonnées autant que des abscisses, il ne faut pas perdre de vue les projections des facteurs en opposition sur les axes dont les deux séquences centripètes sont en conformité avec le gradient décroissant de la discrimination qu'apportent les modalités des critères (cf. fig. 13, 17).

### *2.3.2. L'étude des ordonnées et la signification de l'axe 1*

#### *2.3.2.1. Analyse d'une séquence verticale de projections de sujets de la population de Yosemite Creek (écotype 06)*

Soit un échantillonnage de la population de Yosemite Creek tel que les points qui le représentent dans le plan des axes 1-2 (cf. fig. 11, points

repérables grâce à un trait vertical) se projettent sur l'axe 1 selon la séquence reportée sur le graphique de la figure 12. En plaçant à l'horizontale les valeurs des données correspondant aux modalités *NBT.T.* et *LON.T.* opposées à celles des *NBT.S.*, *LON.S.* et *NBT.M.*, *LON.M.*, on constate que les lignes représentatives des résultats à Timberline ont – en faisant abstraction des petits écarts qui les perturbent – tendance à s'ordonner en deux séquences de valeurs subgradientales.

C'est donc bien l'influence des critères principaux de la station subalpine qui détermine en première approximation la position en ordonnées des projections des sujets. On ne peut ignorer toutefois que l'affinement de cette position est le fait des autres critères. Prenons quelques exemples.

La distance verticale des projections des sujets 10 et 17 vers l'apex de la séquence n'est pas due aux valeurs trop semblables des modalités *NBT.T.* et *LON.T.*, mais résulte des valeurs *NBT.S.* et *LON.S.*, *NBT.M.* et *LON.M.* plus fortes que le sujet 17 dont la projection est déplacée vers le bas.

Comment expliquer que la projection du sujet 5 soit située au-dessous de celle du sujet 18 alors que verticalement plus près de l'influence des projections des facteurs de Mather et Stanford, les réponses du clone correspondant soient aux jardins de basse et moyenne altitude plus faibles pour trois modalités principales sur quatre? Tout comme les sujets 7 et 4, le 5 est caractérisé par un *DTF.T.* nul, en sorte que l'attraction globale des projections des facteurs de la station de Timberline est moins forte pour sa projection que pour celle du sujet 18 (*DTF.T.* = 902, il faut considérer, en effet, que, d'après la figure 13, le facteur DTF.T. est presque aussi influent que le LON.T.). La séquence 26, 22, 2 se justifie difficilement si l'on s'en tient aux graphes *LON.T.* et *NBT.T.* Par contre, elle s'explique par l'importance des valeurs croissantes du *LON.S.* couvrant largement l'influence des valeurs décroissantes du *NBT.M.*

En conclusion, tout concourt à démontrer que la résultante des influences de Timberline, opposées à celles de Stanford et Mather, s'organise en un gradient qui détermine la position en ordonnées de la projection des sujets dans le plan des axes 1-2. A cela s'ajoute une pondération par le poids des données des sujets. En effet, les projections de l'ensemble de l'échantillonnage de Yosemite Creek situées au-dessus ou au-dessous de l'axe 2, correspondent aux sujets dont les poids sont respectivement supérieurs à 2000 ou inférieurs à 1500.

#### *2.3.2.2. La signification de l'axe 1 fondée sur la séquence des projections des centres des ellipses et sur le parallèle des moyennes arithmétiques des valeurs des critères des écotypes*

La projection des centres des ellipses sur l'axe 1 détermine une séquence remarquable permettant de différencier trois ensembles (cf. fig.

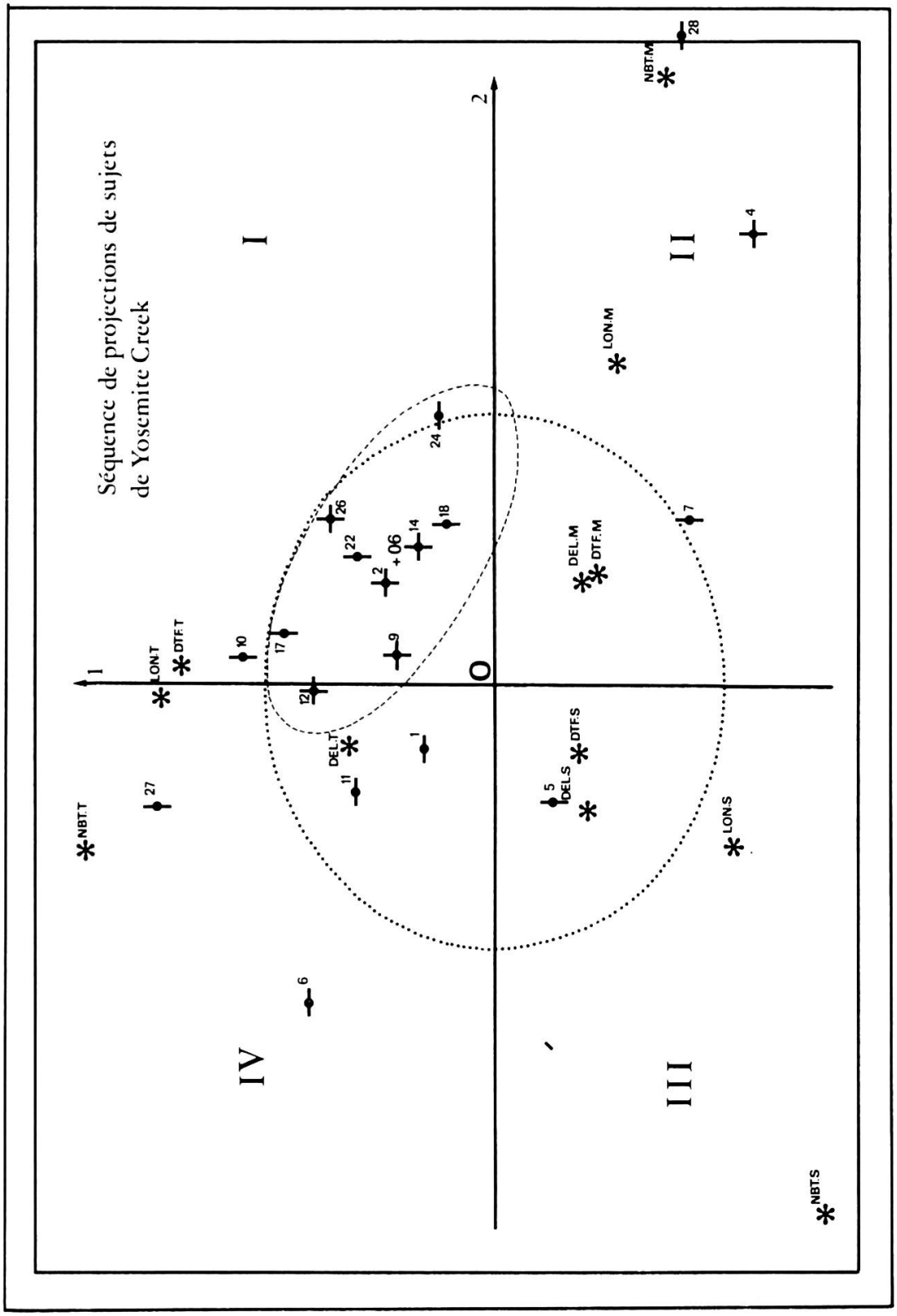



Fig. 11. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Tracé de l'ellipse représentative de l'écotype 06 et position de certaines projections de la population de Yosemite Creek.

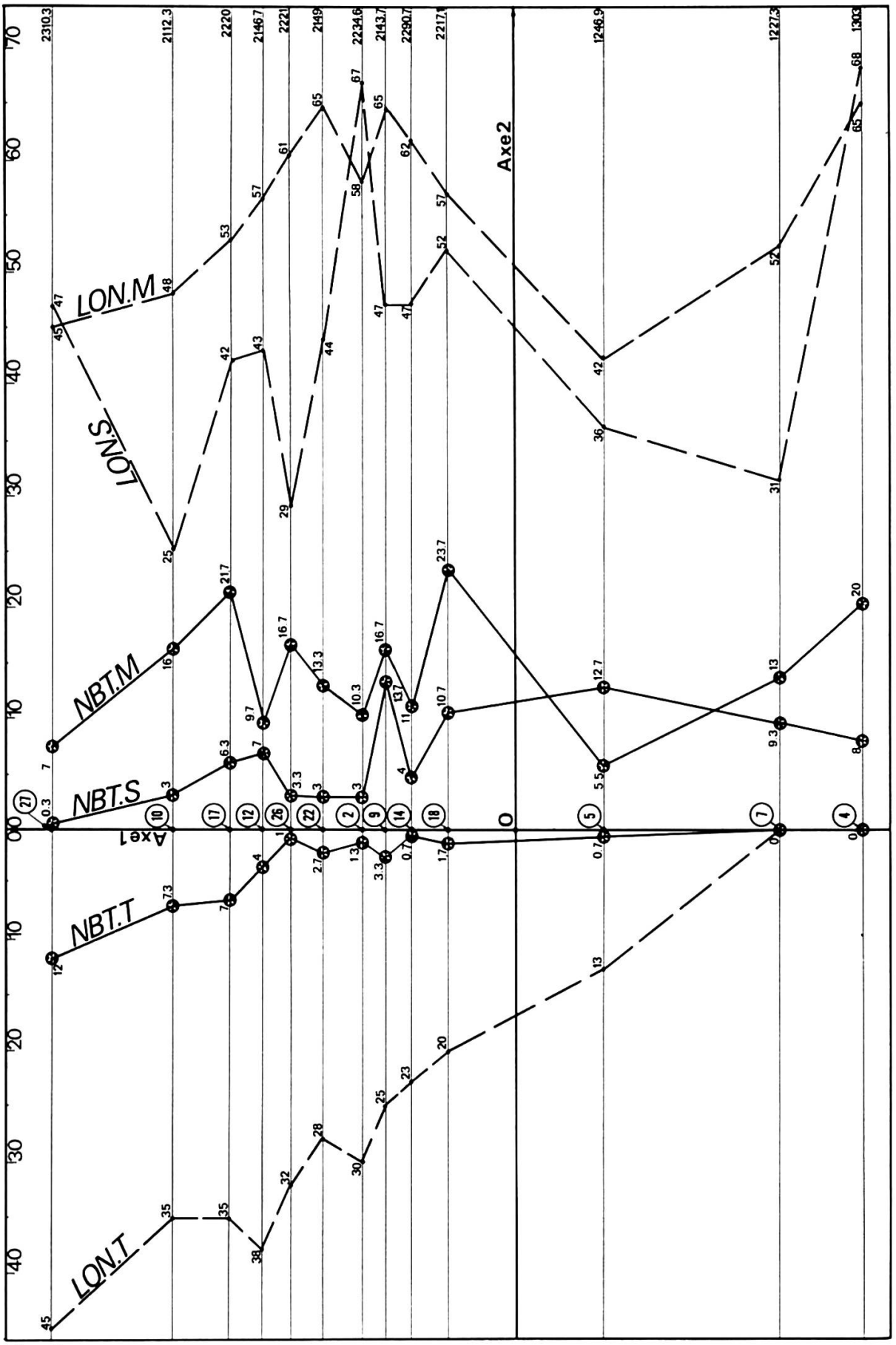



Fig. 12

13). Ainsi, de bas en haut, on distingue l'ensemble correspondant aux écotypes de plaine de la variété *borealis,* puis celui correspondant aux écotypes montagnards de la variété *lanulosa,* enfin celui correspondant aux écotypes subalpin et alpin de la variété *alpicola.* La séquence limitée aux projections des cinq centres des ellipses représentatives des races écologiques de la Sierra Nevada se superpose à celle de leur gradient altitudinal. On peut chercher à établir une relation entre la distribution en ordonnées des huit centres et certaines caractéristiques à déterminisme bioclimatique. Cela va être possible à partir de la détermination de la durée de la période de croissance des végétaux de quelques stations météorologiques du transect californien qui s'apparentent à celles des écotypes étudiés et pour lesquelles CLAUSEN & al. (1948) ont donné quelques indications (cf. tabl. 9).

On note que la séquence des projections des centres des ellipses sur l'axe 1 (cf. fig. 13), ne diffère de celle des écotypes indiquée sur le tableau 9 que par une inversion de faible amplitude (en effet, les centres 01, 02, 03 projetés sur l'axe 1 déterminent la séquence 02, 03, 01). De plus, la distance verticale des centres 03 et 01 est très faible (4 mm. sur le tracé de l'ordinateur dans le plan des axes 1-2) et nous n'en tiendrons pas compte en première analyse. Dans ces conditions, on peut considérer que le gradient décroissant de la période de développement des végétaux de l'aire des stations naturelles des *Achillea,* conditionne la séquence des projections des centres des ellipses qui correspondent à leurs races. Un tel gradient détermine clairement le sens du gradient croissant de l'adaptation au froid qui doit être orienté en sens inverse. Or, sur une pousse d'*Achillea,* la production numérique des tiges s'échelonne dans le temps en direction centrifuge. Donc, plus la durée de croissance des végétaux sera longue et plus la sélection naturelle favorisera, en principe, l'individualisation de plantes multiaxes et allongées. Par contre, plus la durée de croissance sera courte – essentiellement en fonction de l'accroissement de la période de froidure – plus la sélection naturelle favorisera, en principe, l'individualisation de pousses pauciaxes et de taille réduite (il faut préciser ici que le facteur sélectif vent violent a le même effet que le froid sur la taille, et peut être à l'origine d'une importante réduction de la hauteur des pousses. C'est le cas de la population de Bodega dont l'histogramme de fréquence des tailles explicite un tel mode de sélection naturelle (CLAUSEN & al., 1948: 6, 16-18).

En conséquence, l'axe 1 traduit de bas en haut la réponse des écotypes la plus directement en rapport avec leur séquence ordonnée suivant le gradient décroissant de la période de développement de la végétation de leur station naturelle. Cette réponse, quoique non obtenue dans les stations d'origine, est concrétisée sous forme de variation génotypique

Fig. 12. – Mise en évidence des valeurs des modalités des critères principaux opposant la station de Timberline à celles de Mather et Stanford pour la séquence verticale des projections des sujets de la population de Yosemite Creek repérable sur la figure 11.

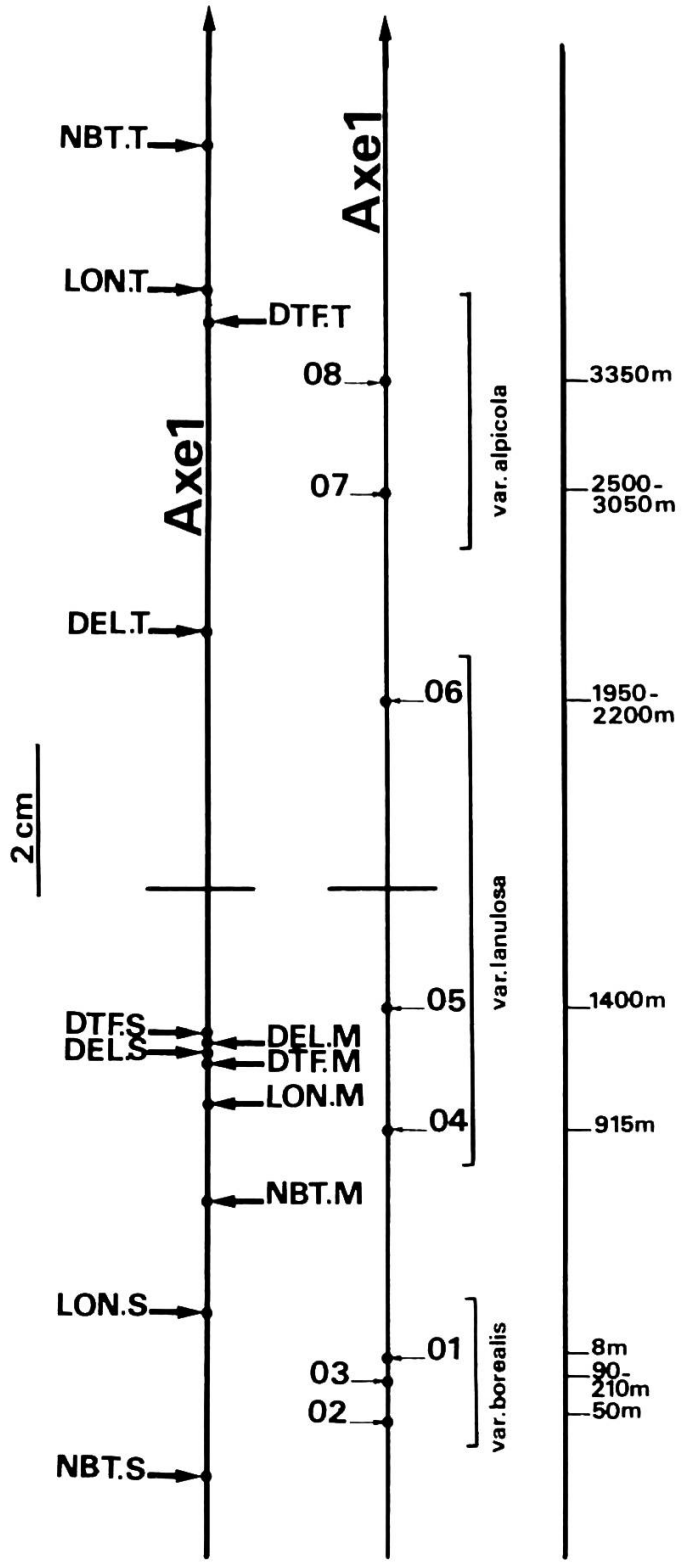



Fig. 13. – Position en ordonnées (axe 1 de l'analyse factorielle du plan 1-2) des projections des facteurs et des centres des ellipses représentatives des écotypes des trois variétés d'*Achillea millefolium*.

moyenne par les $\bar{X}$ du *NBT.* et du *LON.* dont les modalités sont essentiellement en opposition à Timberline et à Stanford, jardins expérimentaux les plus antagonistes (cf. tabl. 10).

A Timberline, les résultats traduisent directement l'adaptation des clones au facteur sélectif froid. Les $\bar{X}$ sont nuls pour les écotypes de basse altitude puisque les plantes y meurent et leur valeur croît – tout au moins pour l'un des critères principaux – de la race 04 (Groveland) à la 07 (populations de Tenaya Lake, Tuolumne meadows, Timberline), car le nombre de leurs clones létaux diminue progressivement. Au sein de la variété *alpicola,* l'écotype de Big Horn Lake explicite la perfection de l'adaptation par ses plants pauciaxes, de taille naine et le très faible pourcentage des sujets létaux.

A Stanford, les conditions climatiques sont à l'antipode de celles de Timberline, en sorte que le filtre sélectif du froid n'agit plus. Toutefois, les clones y extériorisent de manière remarquable leur nature sous déterminisme génétique, comme on peut en juger par l'étude conjointe des résultats du *NBT.* et du *LON.* Une telle distribution des valeurs moyennes est conforme à la séquence des centres des ellipses. En effet, aux écotypes à réponses principales nulles à Timberline correspondent des centres des ellipses inféodés aux ordonnées négatives. Pour ces derniers, les $\bar{X}_{NBT.S.}$ et, mieux encore les $\bar{X}_{LON.S.}$ conditionnent leur agencement vertical.

En définitive, l'axe 1 (on voit que pour interpréter la signification de l'axe 1, il n'a pas été nécessaire de se servir des résultats de la station expérimentale de Mather; on confirmera plus loin le bien-fondé de cette interprétation par la technique d'élimination de certaines données) détermine une séquence des races écologiques en fonction de leur distribution bioclimatique (écotypes de basse altitude, écotypes des étages montagnards, subalpins et alpins). Dans le cadre d'une telle sériation, à une inversion près, ces races se succèdent des ordonnées négatives aux ordonnées positives dans l'ordre de la durée décroissante de la période d'activité des végétaux de leur station naturelle. L'influence du vent froid de l'océan Pacifique perturbe modérément la séquence attendue chez les écotypes de basse altitude de la variété *borealis,* car il a un effet sélectif certain sur la réduction de la taille (comparer les résultats moyens obtenus à Stanford, cf. tabl. 10). D'ailleurs, si l'on se réfère à l'ouvrage de base sur les races climatiques des *Achillea* (cf. fig. 1 *in* CLAUSEN & al., 1948: 17-18), on note que les auteurs insistent sur la configuration des polygones de fréquence des tailles des échantillonnages des populations de Bodega et San Gregorio. La classe modale du premier est très proéminente et contient la moyenne, tandis que le second est du type plurimodal. Une telle distribution est, selon eux, l'indice d'une sélection par le vent beaucoup plus rigoureuse dans l'environnement de Bodega que dans celui de San Gregorio, nettement moins spécialisé.

### *2.3.3. L'étude des abscisses et l'interprétation de l'axe 2*

L'influence des critères dans le sens horizontal du plan d'étude est, comme cela a été précisé, conforme aux séquences de la projection des facteurs en opposition sur l'axe 2 (cf. fig. 17). Il en résulte que les *LON.T.* et *DTF.T.* auront une influence négligeable en raison de la position paracentrique des facteurs qui leur correspondent.

#### *2.2.3.1. Analyse d'une séquence horizontale de projections de sujets de la population de Yosemite Creek (écotype 06)*

A partir de l'analyse de l'ensemble des données de la population de Yosemite Creek, on observe que les résultats des critères *DEL.M.*, *DTF.S.*, *DEL.S.* qui pourraient avoir une certaine influence sur la détermination des abscisses des projections des sujets sont trop uniformes. Par contre, le *DTF.M.* et surtout les *NBT.M.* et *LON.M.* opposés aux *NBT.S.*, *NBT.T.* et *LON.S.*, expliquent la séquence horizontale retenue (cf. fig. 11, points repérables grâce à un trait horizontal et cf. fig. 14). Du clone 6 au clone 24, les valeurs des modalités principales *NBT.M.* et *LON.M.* sont réparties en un agencement subgradiental. L'écart au gradient concernant les clones 1, 2 et 14 est compensé par les valeurs fortes du *DTF.M.* et celles d'opposition faibles du *NBT.S.* et du *NBT.T.* très discriminants. Pour le sujet 4, la chute du *LON.M.* et du *DTF.M.* est compensée par l'importance du *NBT.M.* et la nullité des réponses d'opposition à Timberline. Enfin, la position aberrante du clone 28 à *NBT.M.* faible se justifie par la nullité des réponses des modalités d'opposition à Timberline et à Stanford.

#### *2.3.3.2. Analyse d'une séquence horizontale de projections de sujets de la population de Bodega (écotype 01)*

L'analyse de l'ensemble des données de l'échantillonnage de Bodega confirme, pour la séquence horizontale des sujets retenus (cf. fig. 15), la faible variabilité relative des *DTF.M.* (mis à part les *DTF.M.* nuls des sujets 31 et 26, ceux des 8 autres sujets varient de 703 à 712), *DTF.S.* et la constance du *DEL.S.* (= 5). Sont plus variables en valeur relative les modalités des critères représentées sur la figure 16 et leur degré de discrimination est chiffré en fonction du rang évalué en direction centripète, des projections sur l'axe 2 des facteurs qui leur correspondent (cf. aussi fig. 17).

Sur le graphique de la figure 16, on observe un tracé subgradiental du *NBT.M.* L'écart au gradient correspondant aux sujets 25 et 21 est largement compensé par la faiblesse des réponses des modalités d'opposition du *NBT.S.* Par ailleurs, les pics du *NBT.M.* des sujets 16 et 2 ont un effet atténué par les pics d'opposition du *NBT.S.*

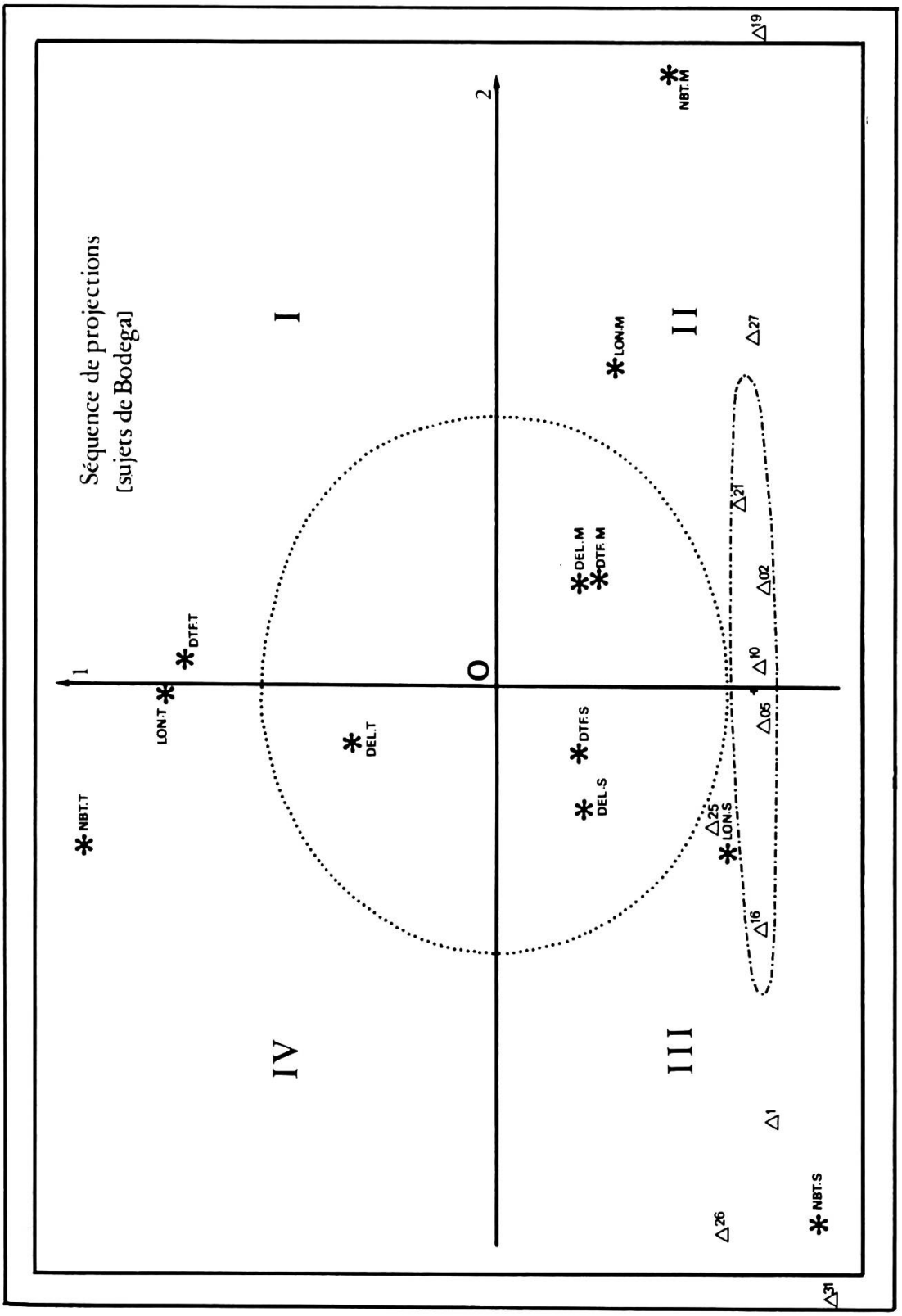



Fig. 15. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Tracé de l'ellipse représentative de l'écotype 01 (population de Bodega) et position de certaines projections qui s'y rapportent.

### *2.3.3.3. La signification de l'axe 2*

Il a déjà été prouvé que les abscisses traduisent essentiellement l'influence prépondérante des modalités des critères principaux à Mather opposées à celles des critères principaux à Stanford ou à Stanford et Timberline (ici, *NBT.T.* seulement). Par ailleurs, à l'axe 2 est subordonné 13% de l'information de discrimination. C'est dire que dans le parallèle des projections des centres des huit ellipses sur cet axe, on peut encore simplifier l'étude de la comparaison des abscisses des sujets. Le rapport $\overline{X}_{NBT.M.}/(\overline{X}_{NBT.S.} + \overline{X}_{NBT.T.})$ appliqué aux écotypes rangés dans l'ordre de succession des centres de leurs ellipses représentatives projetés sur l'axe 2 va – comme on pouvait s'y attendre – en croissant, résultat qui corrobore notre interprétation (cf. tabl. 11).

Si les projections des centres des ellipses sur l'axe 2 sont telles que le segment 08-07 des écotypes de la variété subalpine et alpine chevauche les segments 02-01 de la variété de basse altitude, les centres des races de la variété montagnarde constituent, au contraire, un ensemble nettement séparé du précédent (cf. fig. 17). En quelque sorte, mis à part le 01 de l'écotype de Bodega, ils se projettent sur l'axe 2 dans l'intervalle limité par les projections les plus distantes des facteurs NBT., LON., DTF., DEL. du jardin dont relève leur écologie. C'est donc dire toute l'originalité de la station expérimentale de Mather qui ségrège sur les abscisses positives un ensemble de races très homogène. En voici le pourquoi.

A Mather, la végétation est, en général, dormante de la mi-octobre au début mai (parfois avril) en raison de l'étalement de la période de froidure. Pendant la phase de croissance des végétaux, les températures maximales sont élevées et les précipitations faibles (moins de 100 mm. en avril, moins de 50 mm. en mai et de 25 mm. en juin, insignifiantes en juillet et août, et de l'ordre de 10 mm. en septembre). Dans ce jardin, les clones les plus désavantagés sont ceux de l'écotype de piémont (Ec. 03), car ils ont à subir une dormance estivale, automnale et hivernale, ne reprennent leur activité qu'en avril et bouclent leur cycle en juillet alors que ce sont des plantes de mois frais (CLAUSEN & al., 1948). Aussi, pendant leur brève période de croissance, ils n'accumulent pas toujours assez de sucres pour résister aux gelées et sont très vulnérables (65% des plants létaux). De plus, la faiblesse de leurs réponses moyennes contraste avec leurs résultats à Stanford. Le centre de l'ellipse représentative de l'écotype 03 occupe en conséquence la position la plus excentrique sur les abscisses négatives, et à peine 7% des projections des sujets concernés sont situées à droite de l'axe 1 (cf. tabl. 12).

Les races de San Gregorio et Bodega, très actives dans leur milieu durant les mois frais, sont plus adaptées aux gelées modérées que l'écotype 03. Elles sont, en effet, plus ou moins exposées au vent frais de l'océan Pacifique puisque la première est implantée sur les pentes rocheuses du rivage et que la seconde croît au bas de leur versant est (cf. fig. 2). Par ailleurs, à Mather, après une dormance de cinq mois (novembre à

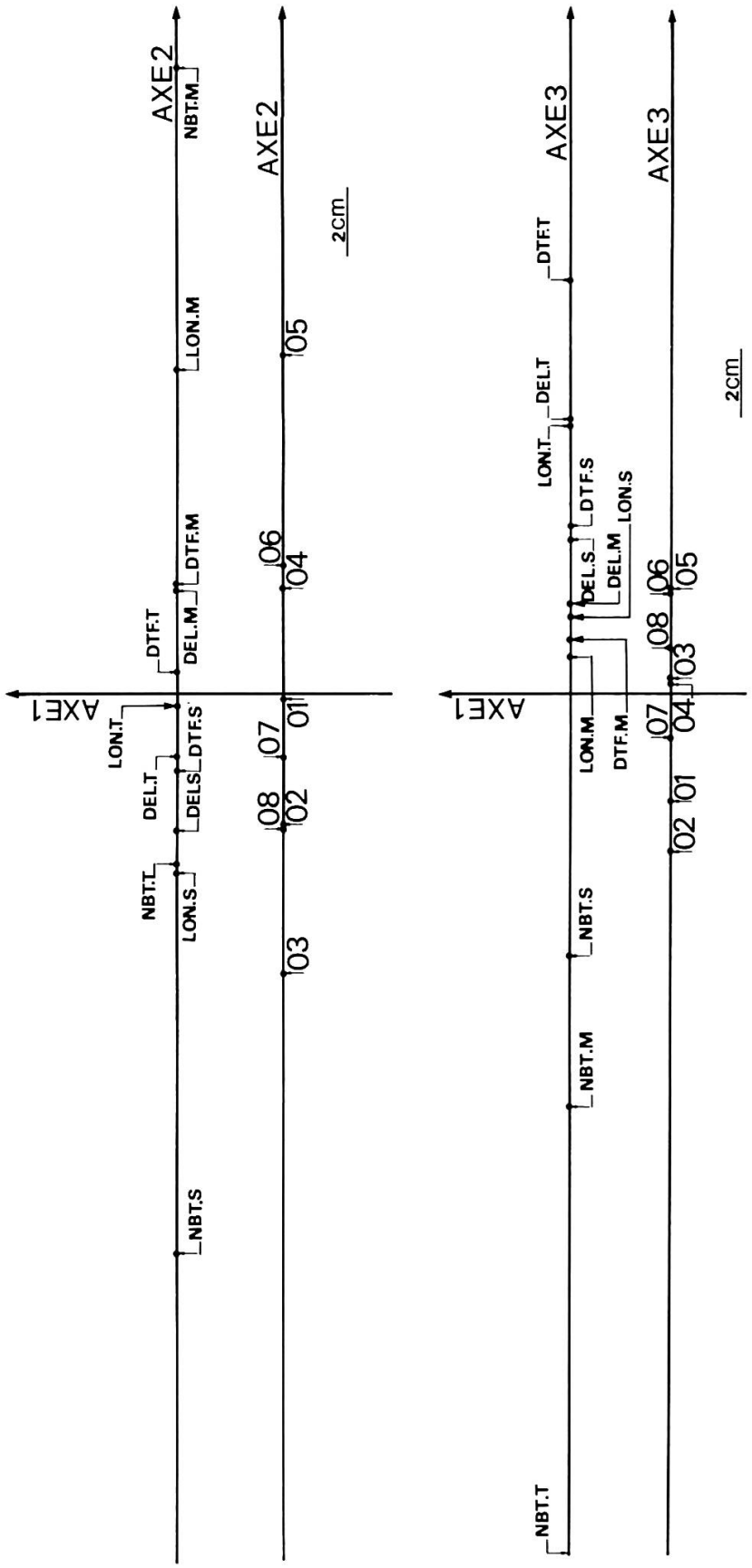



Fig. 17. – Position en abscisses (axes 2 et 3 de l'analyse factorielle dans les plans 1-2 et 1-3) des projections des facteurs et des centres des ellipses représentatives des écotypes des trois variétés d'*Achillea millefolium*.

Tableau 9. – Evaluation de la période de croissance annuelle des végétaux de quelques stations californiennes à bioclimat affine de celui des sites des populations naturelles des *Achillea* du transect E.-W. de la Californie centrale.

| *Durée de la période de croissance annuelle* | *365 j.* | *362 j.* | *295 j.* | *193 j.* | *145 j.* | *114 j.* | *67 j.* | *30 j.* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Stations d'enregistrement | | Point Reyes | Fresno | Groveland | Lake Eleanor | Huntington Lake | Ellery Lake | |
| Stations des écotypes, à bioclimat affine | San Gregorio (Ec. 02) | Bodega (très venté) (Ec. 01) | Clayton Knight's Ferry (Ec. 03) | Groveland (Ec. 04) | Mather (Ec. 05) | Aspen Valley Yosemite Creek (Ec. 06) | Timberline (Ec. 07) | Big Horn Lake (Ec. 08) |

Tableau 10. – Parallèle des moyennes arithmétiques des valeurs des modalités principales en opposition de part et d'autre de l'axe 2 (c'est-à-dire dans le sens des ordonnées positives et des ordonnées négatives).

| *Variétés* | Var. *borealis* | | | Var. *lanulosa* | | | Var. *alpicola* | | *Suite des nombres indiquant le sens du gradient décroissant de discrimination des modalités des critères* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Séquence des écotypes ordonnée selon celle des centres des ellipses projetés sur l'axe 1 | (02) | (03) | (01) | (04) | (05) | (06) | (07) | (08) | Modalités à influence dans le sens des ordonnées positives | Modalités à influence dans le sens des ordonnées négatives |
| $\bar{X}$ *NBT.T.* | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,58 | 0,62 | 2,45 | 4,2 | 3,42 | 1 (*NBT.T.*) | – |
| $\bar{X}$ *LON.T.* | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 6,52 | 15,26 | 22,85 | 27,33 | 21,67 | 2 (*LON.T.*) | – |
| $\bar{X}$ *NBT.S.* | 30,90 | 20,53 | 19,27 | 15,75 | 7,24 | 5,31 | 5,49 | 2,86 | – | 1 (*NBT.S.*) |
| $\bar{X}$ *LON.S.* (cm) | 98,00 | 74,7 | 48,90 | 83,63 | 78,93 | 42,70 | 25,57 | 12,83 | – | 2 (*LON.S.*) |
| $\bar{X}$ *NBT.M.* | 19,23 | 7,53 | 17,60 | 21,29 | 27,89 | 15,14 | 7,96 | 3,04 | – | 3 (*NBT.M.*) |
| $\bar{X}$ *LON.M.* (cm) | 53,57 | 32,02 | 28,80 | 54,27 | 80,55 | 55,53 | 29,07 | 13,00 | – | 4 (*LON.M.*) |

mars inclus), leur croissance s'effectue jusqu'à la maturation des graines en août et même de cette période à la fin septembre, elles forment de nouveaux rejets. Leur comportement relatif moyen doit donc y être meilleur que celui de l'écotype de piémont. Cela est vérifié non seulement pour le nombre des tiges (cf. tabl. 11), mais encore pour leur hauteur:

| | *Ec. 03* | *Ec. 02* | *Ec. 01* |
|---|---|---|---|
| $\overline{X}_{LON.M.}/\overline{X}_{LON.S.} =$ | 0,43 | 0,55 | 0,59 |

Il s'ensuit que par rapport à la race 03 un nombre plus important de leurs sujets a une projection à droite de l'axe 1 (cf. tabl. 12, var. *borealis*).

Les races de la variété *alpicola* sont dormantes à Mather d'octobre à fin avril alors que dans leur milieu d'origine cette phase est plus longue (de huit à neuf mois). Le seul handicap qu'elles y subissent est le manque d'humidité du sol durant la saison estivale. Leur comportement relatif moyen donne des résultats qui encadrent ceux de l'écotype 02 mieux pour le rapport du nombre des tiges (cf. tabl. 11) que pour leur longueur (voir ci-après).

| | *Ec. 08* | *Ec. 02* | *Ec. 07* | *Ec. 01* |
|---|---|---|---|---|
| $\overline{X}_{LON.M.}/(\overline{X}_{LON.S.} + \overline{X}_{LON.T.}) =$ | 0,38 | 0,547 | 0,554 | 0,59 |

Les écotypes de cette variété étant performants à Timberline, la majorité des projections de leurs sujets est située à gauche de l'axe 1 (cf. tabl. 12).

Les races de la variété *lanulosa* les mieux adaptées à l'environnement de Mather y ont le meilleur comportement relatif moyen (cf. tabl. 11). En conséquence, les centres des ellipses qui leur correspondent possèdent tout comme les projections des facteurs de Mather des abscisses positives. Il s'ensuit que la plupart des projections de leurs sujets sont situées à droite de l'axe 1 (cf. tabl. 12).

En conclusion, l'axe 2 oppose soit les résultats principaux de Mather à ceux de Stanford pour les clones à réponse insignifiante à la station subalpine, soit les résultats principaux de Mather à ceux de Stanford et Timberline pour les autres. Quand la balance des résultats penche du côté de Mather, la projection des sujets a une abscisse positive, et quand cette balance défavorise ce jardin expérimental, les projections ont une abscisse négative. Autrement dit, l'axe 2 traduit le degré d'importance relative de la réponse principale des clones au jardin de Mather par rapport à celle obtenue aux deux autres.

La totalité des projections de chaque race écologique détermine une position des ellipses telle que leur centre confère à l'axe 2 une signification précise. En effet, il existe chez les *Achillea* étudiés une structure en rapport avec une telle ségrégation des centres de part et d'autre de

Tableau 11. – Parallèle des moyennes arithmétiques des valeurs des modalités principales en opposition de part et d'autre de l'axe 1, c'est-à-dire dans le sens des abscisses positives et des abscisses négatives de l'axe 2.

| *Séquence des écotypes ordonnée selon celle des centres des ellipses projetés sur l'axe 2* | 03 | 08 | 02 | 07 | 01 | 04 | 06 | 05 | *Modalités à influence dans le sens des abscisses négatives* | *Modalités à influence dans le sens des abscisses positives* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{X}_{NBT.M.}$ = A | 7,53 | 3,04 | 19,23 | 7,96 | 17,60 | 21,29 | 15,14 | 27,89 | | *NBT.M.* |
| $\bar{X}_{NBT.S.}$ = B<br>$\bar{X}_{NBT.T.}$ = C | 20,53<br>0,00 | 2,86<br>3,42 | 30,90<br>0,00 | 5,49<br>4,20 | 19,27<br>0,00 | 15,75<br>0,58 | 5,31<br>2,45 | 7,24<br>0,62 | *NBT.S.*<br>*NBT.T.* | |
| B + C | 20,53 | 6,28 | 30,90 | 9,69 | 19,27 | 16,33 | 7,76 | 7,86 | | |
| Rapport A/(B + C) | 0,37 | 0,44 | 0,62 | 0,82 | 0,91 | 1,30 | 1,95 | 3,55 | | |

Tableau 12. – Fréquence et pourcentage des projections des sujets des ellipses représentatives des écotypes, de part et d'autre de l'axe 1.

| *Variétés* | *Ecotypes et populations* | | *Répartition des projections des sujets* | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Projections à abscisses négatives* | | *Projections à abscisses positives* | |
| | | | *Nombre* | *Pourcentage pour l'écotype* | *Nombre* | *Pourcentage pour l'écotype* |
| *Var. alpicola* | Ecotype 08 | Pop. Big Horn Lake ($n$ = 12) | 11 | *92%* | 1 | *8%* |
| | Ecotype 07 ($n$ = 88) | Pop. Timberline ($n$ = 28)<br>Pop. Tuolumne meadows ($n$ = 30)<br>Pop. Tenaya Lake ($n$ = 30) | 19<br>14<br>25 | *66%* | 9<br>16<br>5 | *34%* |
| Var. *lanulosa* | Ecotype 06 ($n$ = 60) | Pop. Yosemite Creek ($n$ = 30)<br>Pop. Vallée Aspen ($n$ = 30) | 9<br>2 | *18%* | 21<br>28 | *82%* |
| | Ecotype 05 | Pop. Mather ($n$ = 27) | 1 | *4%* | 26 | *96%* |
| | Ecotype 04 | Pop. Groveland ($n$ = 30) | 10 | *33%* | 20 | *67%* |
| Var. *borealis* | Ecotype 03 | Pop. Knigth's Ferry ($n$ = 30)<br>Pop. Clayton ($n$ = 30) | 30<br>26 | *93%* | 0<br>4 | *7%* |
| | Ecotype 04 | Pop. San Gregorio ($n$ = 30) | 20 | *67%* | 10 | *33%* |
| | Ecotype 01 | Pop. Bodega ($n$ = 30) | 16 | *53%* | 14 | *47%* |

l'origine des abscisses. Les plants des variétés *borealis* et *alpicola* sont dotés d'un système racinaire superficiel et fibreux fixé tout le long des rhizomes grêles tandis que ceux de la variété *lanulosa* portent une racine pivotante fixée sur un rhizome épais. Nantis d'un système racinaire inadapté à la période estivale caniculaire et sèche de la station de Mather à sol noirâtre, de texture légère et manquant, à cette époque, d'humidité, beaucoup de pousses (73%) des variétés de basse et haute altitude supportent mal ce milieu et les projections des sujets qui leur correspondent sont situées à gauche de l'axe 1. A l'opposé, 81% des pousses de la variété de moyenne altitude sont parfaitement adaptées à l'écologie de Mather et les projections des sujets qui leur correspondent sont situées à droite de l'axe 1. En définitive, l'axe 2 traduit par le truchement de la position du centre des ellipses, une réponse de chaque écotype en rapport avec la structure de l'appareil végétatif souterrain et qui est aussi fonction de la relation complexe du sol, de la température et de l'eau des trois jardins. Sachant que la station de Stanford ne reçoit pratiquement pas de précipitations estivales et qu'elle est à cette époque périodiquement arrosée, ce fait rehausse encore plus le rôle de l'environnement du jardin de Mather où il n'a pas été procédé à l'irrigation des Achillées.

## 2.4. Corroboration des lignes directrices à la base des relations dans le plan des axes 1-2 par la technique d'omission de données

### *2.4.1. Incidence de l'élimitation d'un critère*

Nous avons conduit l'étude analytique des relations des ellipses en nous appuyant sur les critères principaux *NBT.* et *LON.* reconnus au vu des facteurs les plus distants dans le plan des axes 1-2. La méthode qui consiste à éliminer un critère parmi les données intégrées dans l'analyse factorielle corrobore notre point de vue (cette opération a été réalisée sans aucune modification du programme de l'analyse factorielle des correspondances).

**Analyse globale sans *DEL***

Les changements sont insignifiants (cf. fig. 18). Le facteur NBT.T. est englobé dans l'ellipse 08 et le NBT.M. l'est dans la 05.

**Analyse globale sans *DTF.***

Le facteur LON.T. jouxte dans le quadrant I l'axe 1. L'ellipse 04 est un peu moins renflée et à peine décalée vers le bas de l'axe 1. L'ellipse 05 est un peu plus allongée et la 07 un peu plus bombée.

**Analyse globale sans *LON.***

Le centre de l'ellipse 01 est légèrement déplacé dans le quadrant II tandis que le 04 chevauche un peu l'axe 2. Les trois ellipses de la variété

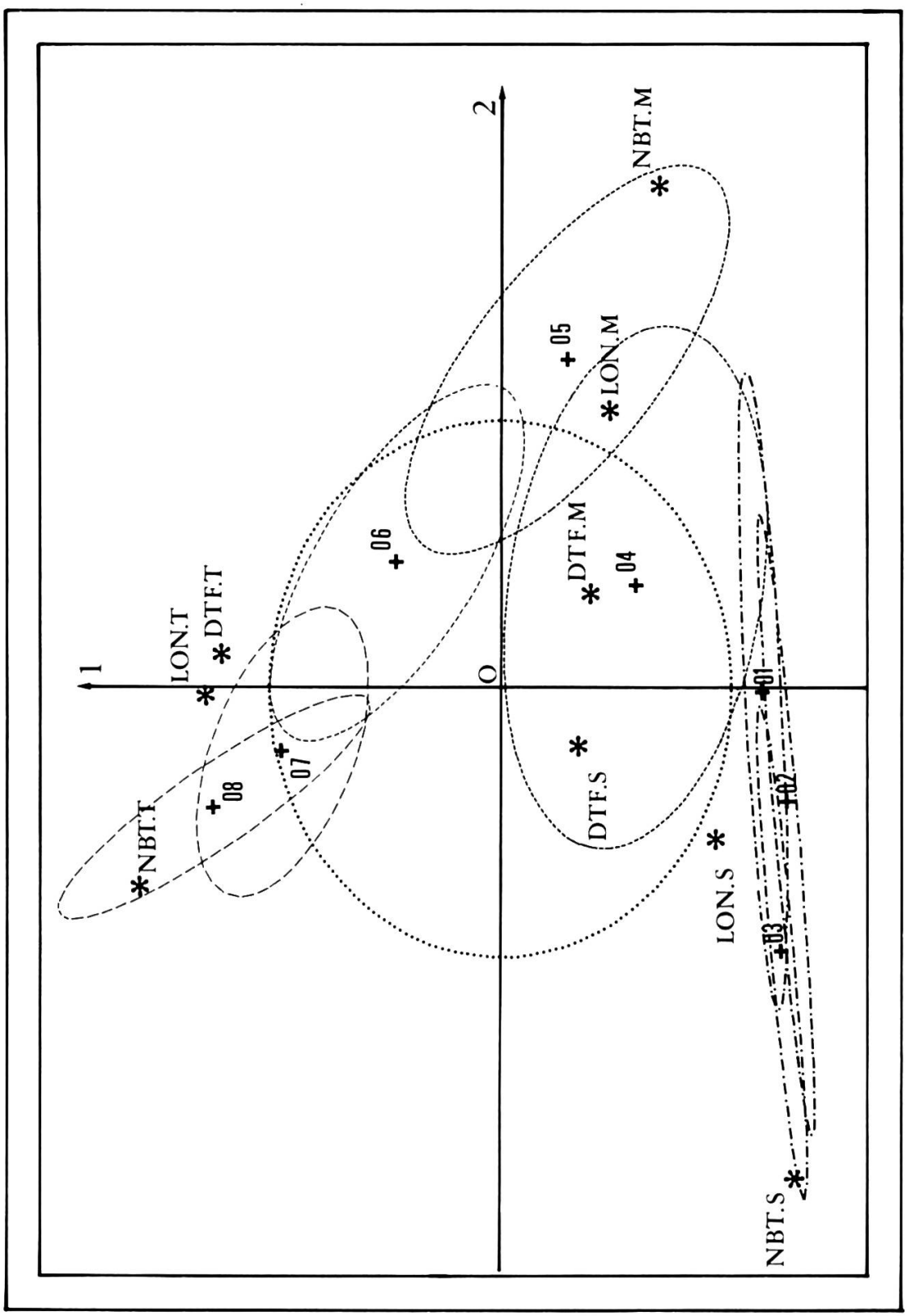



Fig. 18. – Graphique du plan des axes 1-2 tracé par l'ordinateur. Technique d'omission de données. Elimination du critère *DEL.* (degré de longévité) et donc des facteurs DEL.T., DEL.M., DEL.S.

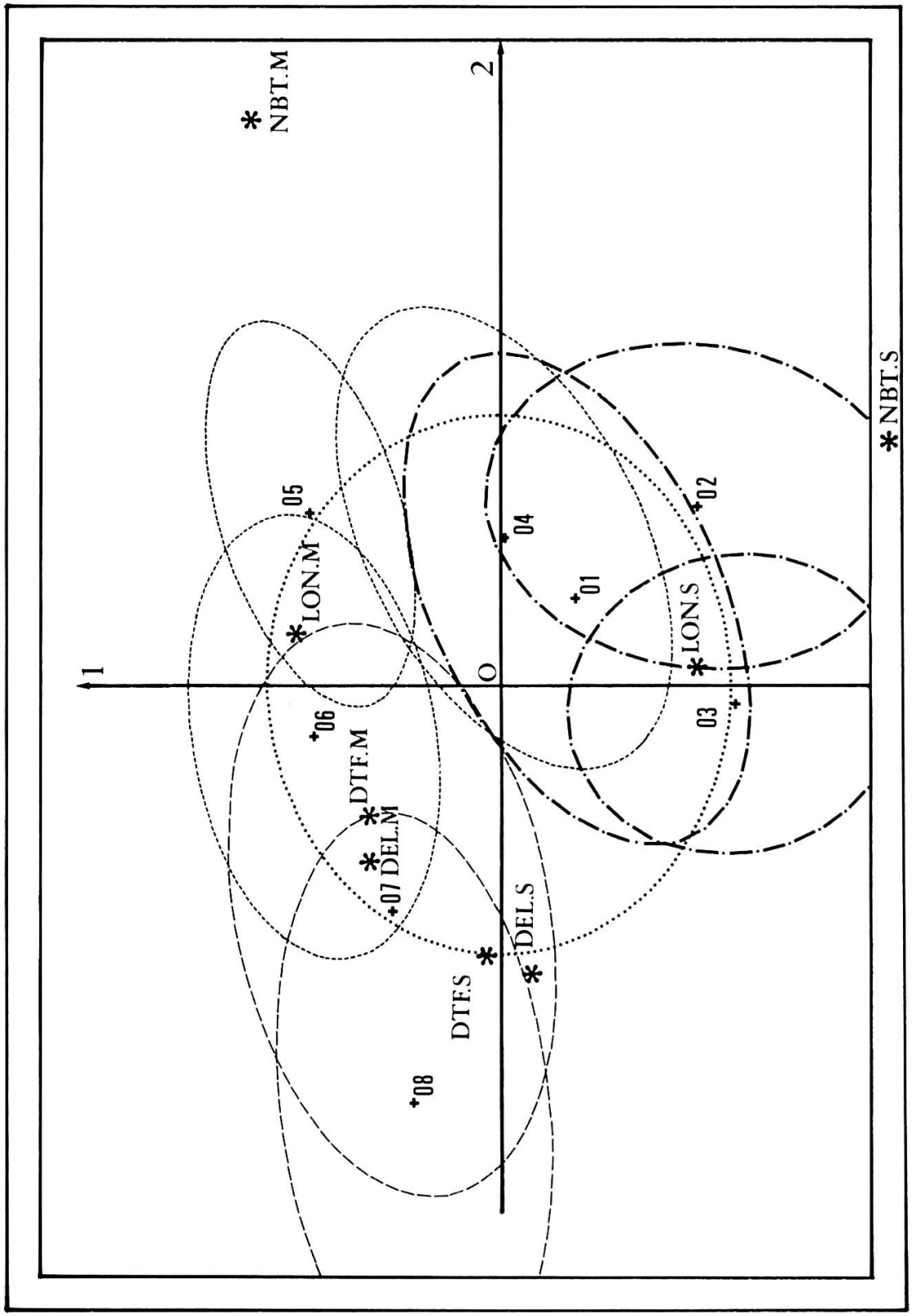



Fig. 19. – Graphique du plan des axes 1-2 tracé par l'ordinateur. Technique d'omission de données. Elimination des données du jardin expérimental de Timberline (*NBT.T, LON.T., DTF.T., DEL.T.*) et donc des facteurs NBT.T., LON.T., DTF.T., DEL.T.

*borealis* sont plus renflées de même que celle de l'écotype de Mather (05). Enfin, la pente de l'ellipse 08 augmente légèrement.

**Analyse globale sans *NBT.***

Les centres des ellipses 01 et 04 sont déplacés dans le quadrant III à proximité de l'axe 1, tandis que ceux des 02 et 07 s'en rapprochent (cf. fig. 23). L'ellipse 04 devient horizontale, raccourcie et bombée, la 05 à pente plus forte est translatée vers l'axe 1 au point qu'elle n'est plus dans le prolongement de la 06. La 06 est plus allongée et plus bombée. La 07 à pente quasi-nulle est plus allongée et plus proche de l'axe 1. La 08 à pente moins accentuée est deux fois plus renflée.

Au vu de cette description, il est clair que les perturbations des graphes du plan des axes 1-2 sont d'autant plus importantes que le critère omis est plus discriminant.

### *2.4.2. Incidence de l'élimination des résultats d'un jardin*

**Elimination des données de Stanford**

La distribution de la projection des facteurs restants change complètement. Le NBT.T. passe dans le quadrant III et les trois autres modalités de ce jardin dans le quadrant II. Le NBT.M. est translaté dans le quadrant IV et les trois autres modalités dans le quadrant I. Il s'ensuit dans le sens des ordonnées une séquence quasi inverse des centres des ellipses. Leur répartition est, de plus, perturbée de part et d'autre de l'axe 1 (centres 01, 04 et 05 à sa gauche, centres 03 et 08 à sa droite).

**Elimination des données de Mather**

La perturbation des projections des facteurs restants est faible. Pour Timberline, les LON., DTF., DEL., sont déplacés dans le quadrant I tandis que pour Stanford, ils migrent dans le quadrant II.

On note une certaine ressemblance de la distribution des ellipses avec celle de l'analyse synthétique complète. Dans le sens des ordonnées, la séquence de leur centre n'est pas modifiée tandis que dans le sens des abscisses elle est perturbée (centres 03 et 08 plus près de l'axe 1 que les 02 et 07).

**Elimination des données de Timberline**

La distribution de la projection des facteurs à Stanford est telle que les NBT.S. et LON.S. occupent le quadrant II tandis que leurs homologues à Mather occupent le quadrant I (cf. fig. 19). En se référant à l'analyse synthétique complète, tout se passe comme si pour les variétés de montagne on avait par rapport à l'origine des axes une rotation de 60° du centre des ellipses dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. Les

ellipses de la variété *borealis* se renflent beaucoup et changent d'orientation (verticalité du grand axe pour les 02 et 03).

#### *2.4.3. Confirmation de la signification des coordonnées*

Dans le sens des ordonnées, l'élimination des données de Mather ne change rien à la sériation des centres des ellipses, contrairement à ce qui se passe quand on élimine les résultats de l'un ou l'autre des deux autres jardins expérimentaux. Conjointement à la mise en évidence de l'importance du critère *NBT.* sur la distribution de ces centres dans le plan des axes 1-2, cette conclusion étaye l'interprétation selon laquelle l'antagonisme *NBT.S.–NBT.T.* influence le plus la position des ordonnées des sujets et des centres des ellipses.

Dans le sens des abscisses, il existe pour les trois cas d'élimination de l'ensemble des résultats d'une station expérimentale, une modification de la séquence des ellipses. Compte-tenu de la mise en évidence de l'influence du critère *NBT.*, on vérifie ainsi l'autre interprétation d'après laquelle les valeurs du *NBT.M.* d'une part, des *NBT.S.* et *NBT.T.* d'autre part, en opposition les unes aux autres, conditionnent pour l'essentiel la position de la projection des sujets dans le sens horizontal.

## 3. Etude dans le plan des axes 1-3

### 3.1. Relations des projections des facteurs

**Position**

Dans le plan des axes 1-3, les projections des facteurs s'organisent en une distribution nouvelle dont l'originalité se perçoit lorsqu'on les réunit soit en fonction des stations expérimentales, soit en fonction des critères. D'une part, l'aire d'influence du jardin de Timberline occupe les deux quadrants supérieurs tandis que celle de Stanford et Mather est limitée aux quadrants inférieurs (cf. fig. 20). D'autre part, les projections des facteurs NBT. qui, dans le plan des axes 1-2, occupent les quadrants II, III et IV, sont ici réparties en un alignement oblique localisé dans le quadrant III et la marge du quadrant IV (cf. fig. 21). Cet alignement s'oppose très nettement à l'ensemble des trois triangles des projections des facteurs respectifs aux autres critères dont l'aire de répartition occupe les quadrants I et II.

Il s'ensuit que si dans le sens des ordonnées l'axe 1 oppose toujours les mêmes projections de facteurs, dans le sens des abscisses l'axe 3 met en évidence trois antagonismes bipolaires explicités par les trois pôles

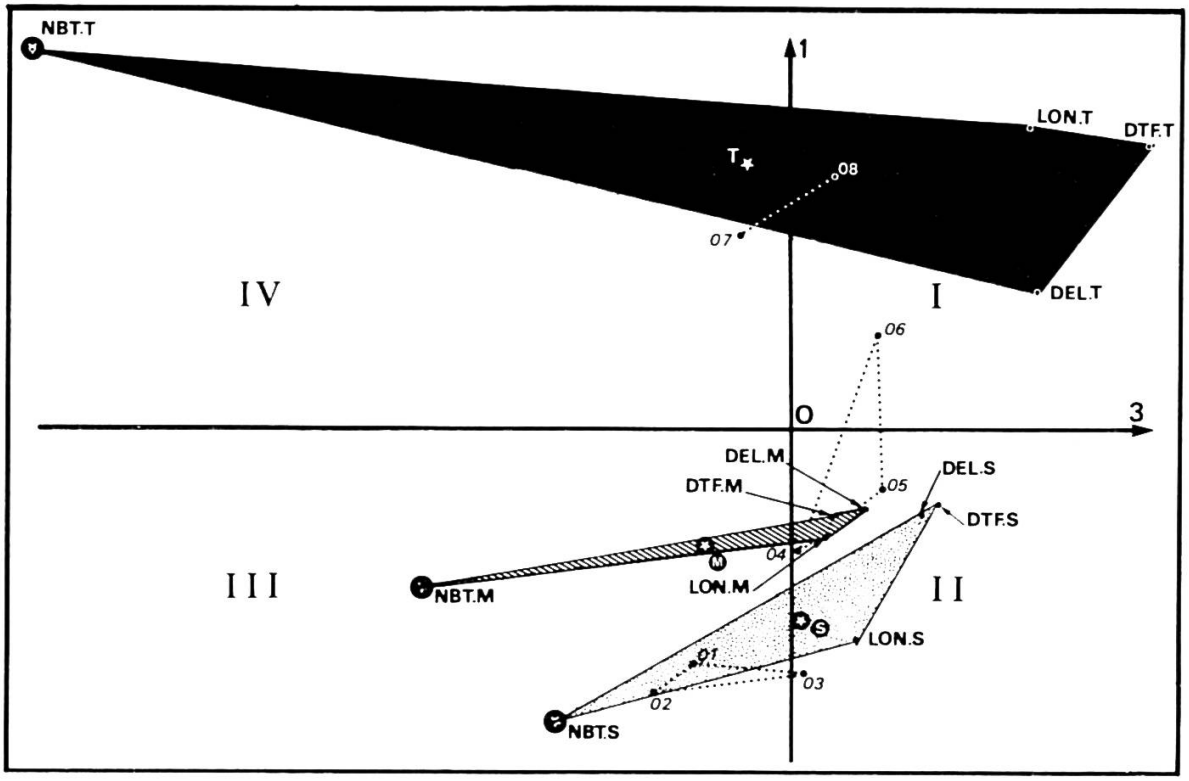



Fig. 20. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Polygones des projections des facteurs de chaque jardin expérimental et figures de liaison des centres des ellipses de chaque variété.

NBT. respectivement en opposition avec les trois autres projections de facteurs du jardin auxquels ils se réfèrent. On note encore ici la remarquable localisation des centres des ellipses des trois variétés dans le domaine d'influence du polygone des projections des facteurs du jardin auquel l'écologie de l'écotype qu'elles représentent s'apparentent le plus. Ces relations importantes permettront d'élaborer la signification de l'axe 3.

**Incidence sur le gradient des critères de discrimination ou de leurs modalités**

Etant donné que l'axe 1 et les ordonnées des projections des sujets ont été interprétés, on ne s'intéresse ici qu'à la discrimination dans le sens des abscisses qui conduit à l'interprétation de l'axe 3. Au vu de la distribution des projections des facteurs dans le plan des axes 1-3 (cf. fig. 21) et de leurs abscisses (cf. fig. 17), il est clair que le critère le plus discriminant est celui du *NBT*. Par ailleurs, pour les clones à réponses significativement positives à Timberline, l'influence des modalités de ce jardin est nettement plus forte que celle des autres. On note encore que les modalités des critères d'opposition à Mather, *LON.M.*, *DTF.M.* et *DEL.M.* sont peu discriminantes puisque les abscisses des projections des facteurs qui leur correspondent sont proches de l'origine des axes.

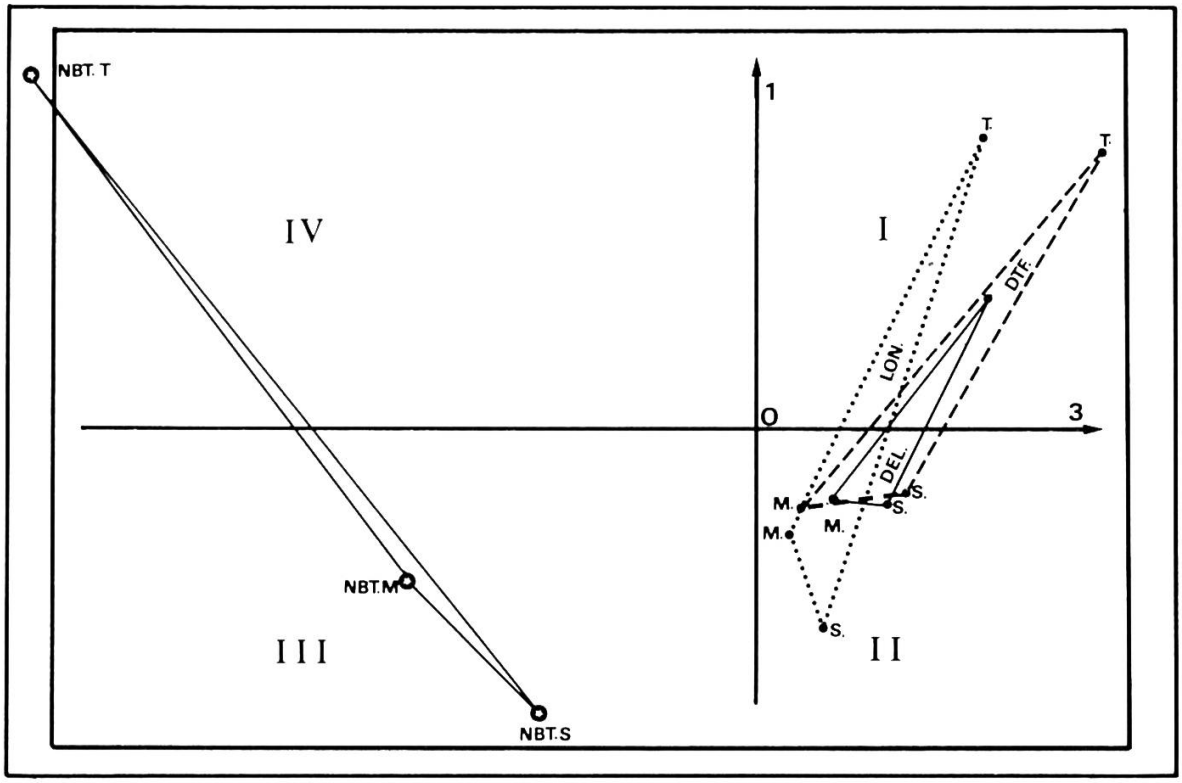



Fig. 21. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Triangles des projections des facteurs correspondant aux trois modalités de chaque critère.

## 3.2. Influence des types de réponse des clones sur la position de la projection des sujets

**Sujets des écotypes de la variété borealis**

Les projections des sujets de la variété *borealis* sont, en raison des réponses insignifiantes des clones à Timberline, encore situées dans les deux quadrants inférieurs. Les facteurs NBT.M. et NBT.S. n'étant plus en opposition, les influences principales des modalités *NBT.M.* et *NBT.S.* se conjuguent pour y déterminer l'essentiel de leur position en abscisse. Ainsi, pour des clones à réponse nulle à Mather et à *NBT.* faible à Stanford, les points représentatifs des sujets sont localisés dans le quadrant II à la verticale des projections des facteurs *LON.T.* et *DEL.T.* (cf. fig. 22). Pour des clones à réponses performantes dans ces deux stations, ces points sont situés dans le quadrant III à la gauche des ellipses 01 et 02.

**Sujets des écotypes de la variété alpicola**

L'importance de leur réponse dans la station subalpine implique pour la majorité des sujets de la variété *alpicola* une projection située au-dessus

de l'axe 3 (cf. fig. 22). Leur abscisse est principalement fonction du *NBT.T.*, puis du *NBT.M.* et elle est secondairement influencée par les valeurs des modalités d'opposition, surtout celles de Timberline.

Les rares sujets à réponse significativement nulle à Timberline ont une projection comparable à celle des clones de la variété *borealis*.

**Sujets des écotypes de la variété lanulosa**

Il existe chez les écotypes de la variété *lanulosa* deux groupes de sujets. Les uns ont un comportement insignifiant à Timberline et leurs projections obéissent aux règles définies pour la variété de basse altitude (cf. fig. 22). Les autres ont une réponse positive à la station subalpine et leurs projections localisées au-dessus ou au-dessous mais à proximité de l'axe 3 sont régies par les règles définies pour la variété *alpicola*.

## 3.3. Parallèle des ellipses représentatives des écotypes

### *3.3.1. Configuration*

Dans le plan des axes 1-3, les ellipses de la variété *borealis* sont deux fois plus courtes et ont une surface deux fois plus réduite que dans le plan des axes 1-2 (cf. fig. 22, et 9). Pour la variété *lanulosa,* si la 04 est plus réduite, on observe le contraire pour la 05 et surtout la 06. Enfin, pour la variété *alpicola,* on note l'important allongement de l'ellipse 07 et le bombement de la 08. Ces situations s'expliquent par la nouvelle répartition des facteurs principaux. Par exemple, les ellipses de la variété *borealis,* correspondant à des sujets à *NBT.T.* nul, ne sont plus soumises aux influences opposées des *NBT.M.* et *NBT.S.* (en effet, dans le plan des axes 1-2, les facteurs NBT.M. et NBT.S. sont éloignés et submarginaux), aussi leurs projections sont plus proches de l'axe 1. L'allongement important des ellipses 06 et 07 est imputable à l'éloignement de la projection du facteur NBT.T. (le NBT.T. est en position marginale gauche alors qu'il est assez près de l'axe 1 dans le plan des axes 1-2), ce qui relègue celles des sujets à *NBT.T.* performant en direction de la marge gauche du quadrant IV. A l'opposé, les points à valeurs faibles pour les trois modalités du *NBT.* seront confinés à la marge droite du quadrant I.

### *3.3.2. Relations de position*

#### *3.3.2.1. Agencement d'ensemble*

Dans le plan des axes 1-3, l'ensemble des ellipses peut être scindé en deux sous-ensembles (cf. fig. 22). Le premier englobe celles dont la pente du grand axe est positive tandis que le second contient celles dont la

pente du grand axe est négative. Par rapport au plan des axes 1-2, on note la translation du centre 03 dans le quadrant II et celle du centre 08 dans le quadrant I.

*3.3.2.2. Position relative des ellipses des sous-ensembles*

**Sous-ensemble à pente positive**

*a) Ellipses de la variété borealis*

Par rapport au plan des axes 1-2, la pente des ellipses de la variété *borealis* reste la même (cf. fig. 9 et 22), mais la nouvelle séquence de leur centre dans le sens des abscisses est imputable aux valeurs du *NBT.* (cf. tabl. 13). L'influence du *LON.* n'étant pas assez déterminante pour eux, le centre 02 est le plus distant du facteur LON.S. quoique le $\bar{X}_{LON.S.}$ des pousses de San Gregorio soit la moyenne la plus performante des races de basse altitude.

*b) Ellipses de la variété lanulosa*

La pente des ellipses représentatives des écotypes de Groveland et de Mather est contraire à celle qu'elles ont dans le plan des axes 1-2 (cf. fig. 9 et 22). Cette disposition nouvelle résulte de l'influence des valeurs faibles du *NBT.T.* et des modalités d'opposition de la station subalpine qui concernent des sujets à projection située à proximité de l'axe 3. L'aire des projections inférieures de leurs sujets à réponse insignifiante à Timberline est assez semblable (points essentiellement situés au niveau de l'ellipse 01, à son voisinage et dans son prolongement à l'intérieur du quadrant III, donc en quasi-totalité à gauche du petit axe des ellipses 04 et 05).

L'allongement plus important de l'ellipse 05 est provoqué par une position des projections supérieures dans le quadrant I, pour la plupart plus distantes des axes. En particulier, sept d'entre elles qui coiffent son apex supérieur caractérisent des sujets qui, pour des réponses du *NBT.T.*

Tableau 13. – Parallèle des moyennes arithmétiques des modalités principales à Mather et à Stanford pour les échantillonnages des écotypes de la variété *borealis.*

| *Séquence des écotypes ordonnée suivant celle des centres des ellipses projetés sur l'axe 3* | 02 | 01 | 03 |
|---|---|---|---|
| $\bar{X}_{NBT.M.}$ = A | 19,23 | 17,60 | 7,53 |
| $\bar{X}_{NBT.S.}$ ≐ B | 30,90 | 19,27 | 20,53 |
| A + B | 50,13 | 36,87 | 28,06 |
| $\bar{X}_{LON.S.}$ (cm) | 98 | 48,90 | 74,70 |

semblables à certaines de celles de l'écotype de Groveland, des réponses du *NBT.M.* et du *NBT.S.* plus faibles, ont des performances du *LON.T.* et du *DEL.T.* meilleures (pour l'ellipse 04 de Groveland, sept points sont situés au-dessous et plus ou moins près de l'axe 3 tandis que quatre autres sont placés au-dessus et englobés dans l'ellipse de référence).

**Sous-ensemble à pente négative**

Les ellipses des races écologiques 06, 07 et 08, intégrées dans les quadrants supérieurs et parallèles à la direction longitudinale du polygone des projections des facteurs à Timberline ont, à l'instar de la séquence horizontale de leur centre, un allongement fortement influencé par les valeurs du *NBT.T.* à modalité la plus discriminante. Leur pente négative est le fait de l'accroissement important du nombre des projections des sujets au-dessus de l'axe 3.

#### *3.3.3. L'affinité des ellipses basée sur la détermination de leur aire de chevauchement et de leur indice de similarité*

Si l'on se restreint aux cas de comparaison litigieux apportés par l'étude du plan des axes 1-2, on constate que les ellipses 01 et 03 se recouvrent moins dans le plan des axes 1-3 et permettent une meilleure différenciation des races écologiques qui leur correspondent (cf. tabl. 14 et 8). Pour les 07 et 08, on est à la limite de la discrimination.

### 3.4. L'étude des abscisses des projections des sujets et la signification de l'axe 3

#### *3.4.1. Autre mise en évidence des critères déterminant les abscisses des projections des sujets par l'étude de certaines de leurs séquences horizontales*

##### *3.4.1.1. Influence prépondérante du NBT.*

**Le *NBT.T***

*a) Etude d'une séquence horizontale de projections de sujets de la population de Tenaya Lake*

En se limitant à l'essentiel des projections des sujets de la population de Tenaya Lake (écotype 07), on confirme que pour une telle séquence (on n'a pas fait figurer certaines projections dont les abscisses sont identiques à – ou très proches de – celles qui ont été retenues), le *NBT.T.* est la seule modalité dont les valeurs sont ordonnées en gradient (cf. fig. 23). C'est donc bien cette modalité qui conditionne fondamentalement l'abscisse des projections des sujets.

Tableau 14. – Echiquier des surfaces de recouvrement et des indices de similarité des ellipses comparées 2 à 2 dans le plan des axes 1-3.

| Référence des ellipses | (01) | (02) | (03) | (04) | (05) | (06) | (07) | (08) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| (01) | S = 0,17 | Rec. = 0,04<br>% Rec. = 22,70<br>Sim. = 0,13 | Rec. = 0,03<br>% Rec. = 18,80<br>Sim. = 0,13 | Rec. = 0,04<br>% Rec. = 26,88<br>Sim. = 0,04 | | | | |
| (02) | Rec. = 0,04<br>% Rec. = 24,85<br>Sim. = 0,13 | S = 0,15 | Rec. = 0,04<br>% Rec. = 25,15<br>Sim. = 0,17 | | | | | |
| (03) | Rec. = 0,03<br>% Rec. = 27,55<br>Sim. = 0,13 | Rec. = 0,04<br>% Rec. = 33,67<br>Sim. = 0,17 | S = 0,11 | | | | | |
| (04) | Rec. = 0,04<br>% Rec. = 5,19<br>Sim. = 0,04 | | | S = 0,87 | Rec. = 0,76<br>% Rec. = 87,52<br>Sim. = 0,53 | Rec. = 0,02<br>% Rec. = 2,77<br>Sim. = 0,01 | | |
| (05) | | | | Rec. = 0,76<br>% Rec. = 57,40<br>Sim. = 0,53 | S = 1,32 | Rec. = 0,41<br>% Rec. = 31,00<br>Sim. = 0,17 | | |
| (06) | | | | Rec. = 0,02<br>% Rec. = 1,59<br>Sim. = 0,01 | Rec. = 0,41<br>% Rec. = 27,21<br>Sim. = 0,17 | S = 1,51 | Rec. = 0,50<br>% Rec. = 33,27<br>Sim. = 0,20 | Rec. = 0,37<br>% Rec. = 24,35<br>Sim. = 0,15 |
| (07) | | | | | | Rec. = 0,50<br>% Rec. = 34,45<br>Sim. = 0,20 | S = 1,46 | Rec. = 0,67<br>% Rec. = 46,15<br>Sim. = 0,31 |
| (08) | | | | | | Rec. = 0,37<br>% Rec. = 26,73<br>Sim. = 0,15 | Rec. = 0,67<br>% Rec. = 48,93<br>Sim. = 0,31 | S = 1,37 |

Références des ellipses. Var. *borealis:* (01), (02), (03); var. *lanulosa:* (04), (05), (06); var. *alpicola:* (07), (08).

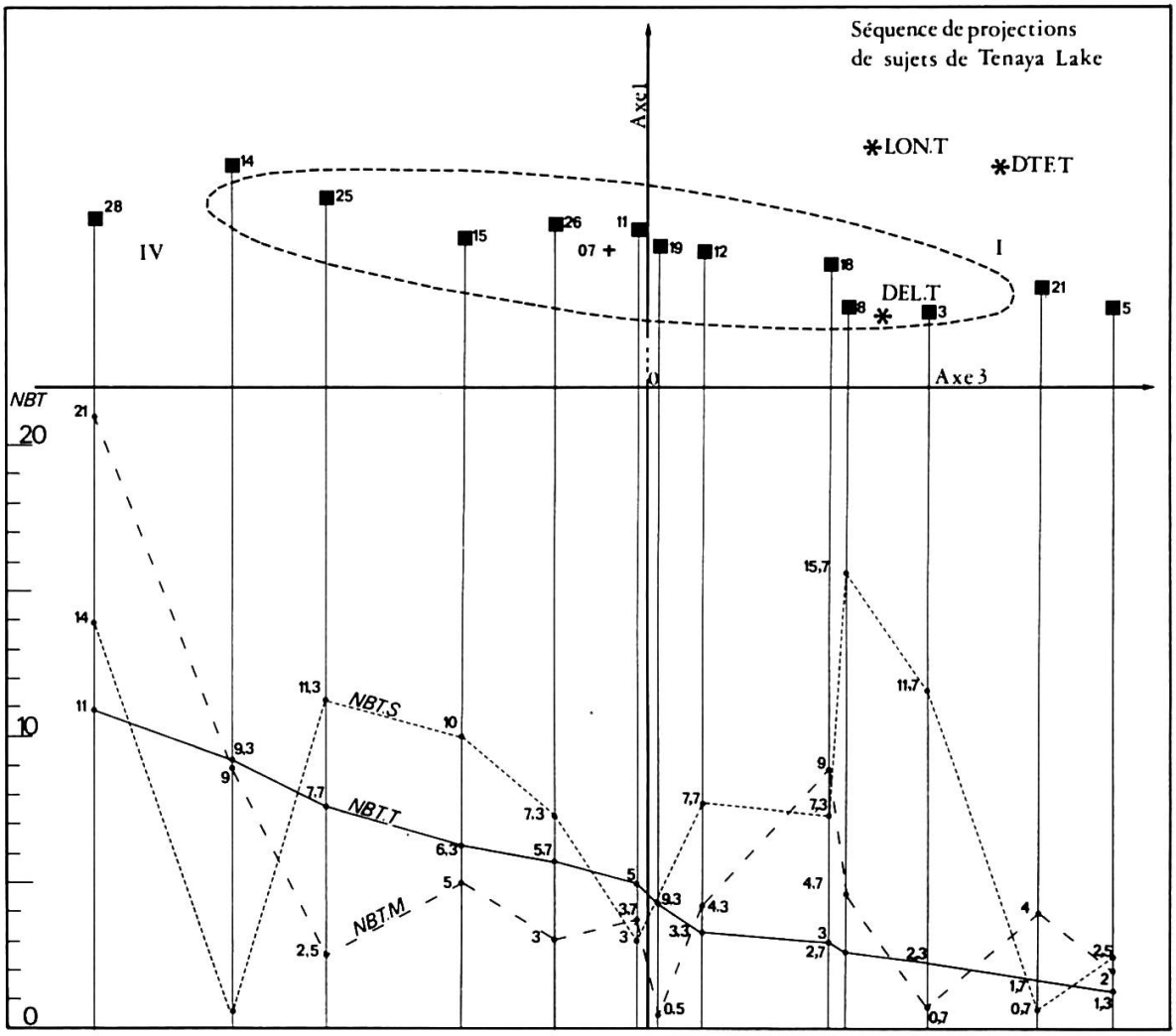



Fig. 23. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Tracé de l'ellipse représentative de l'écotype 07 et position de certaines projections de la population de Tenaya Lake à examiner dans le contexte d'une séquence en abscisse. Au bas de la figure sont représentées les valeurs des modalités du critère principal *NBT*. On note que seul le *NBT.T.* s'organise en gradient.

*b) Etude des séquences horizontales des projections des sujets de différentes populations à réponse nulle à Mather ou à Stanford*

Si l'on fait abstraction des deux anomalies correspondant au plateau des valeurs 3,3 (séquence des projections des sujets à réponse nulle à Mather ou à Mather et Stanford, cf. fig. 24) ou à une inversion minime (séquence des projections des sujets à réponse nulle à Stanford, cf. fig. 25), on observe encore le typique gradient *NBT.T.*

**Les *NBT.M.* et *NBT.S.***

Si, à partir de plusieurs populations, on se réfère à une séquence horizontale de projections pour lesquelles les sujets ont des réponses

insignifiantes à Timberline, on discerne le tracé subgradiental correspondant aux valeurs *NBT.M.* + *NBT.S.* (cf. fig. 26). Cela signifie qu'en l'absence de valeurs positives du *NBT.T.*, la résultante des influences *NBT.M.* et *NBT.S.* détermine de manière prépondérante les abscisses des projections des sujets.

*3.4.1.2. Influence secondaire des critères d'opposition DTF., LON. et DEL.*

**Mise en évidence de l'action de la modalité Timberline des critères d'opposition par la comparaison de deux séquences de projections de sujets à *NBT.T.* constant**

En comparant deux séquences de projections de sujets établies à partir de populations diverses et telles que l'une diffère de l'autre par la valeur du *NBT.T.*, on observe qu'à l'abscisse de la projection 20 (05) à *NBT.M.* + *NBT.S.*, = 58,5 de la série des points à *NBT.T.* = 0,3 (cf.

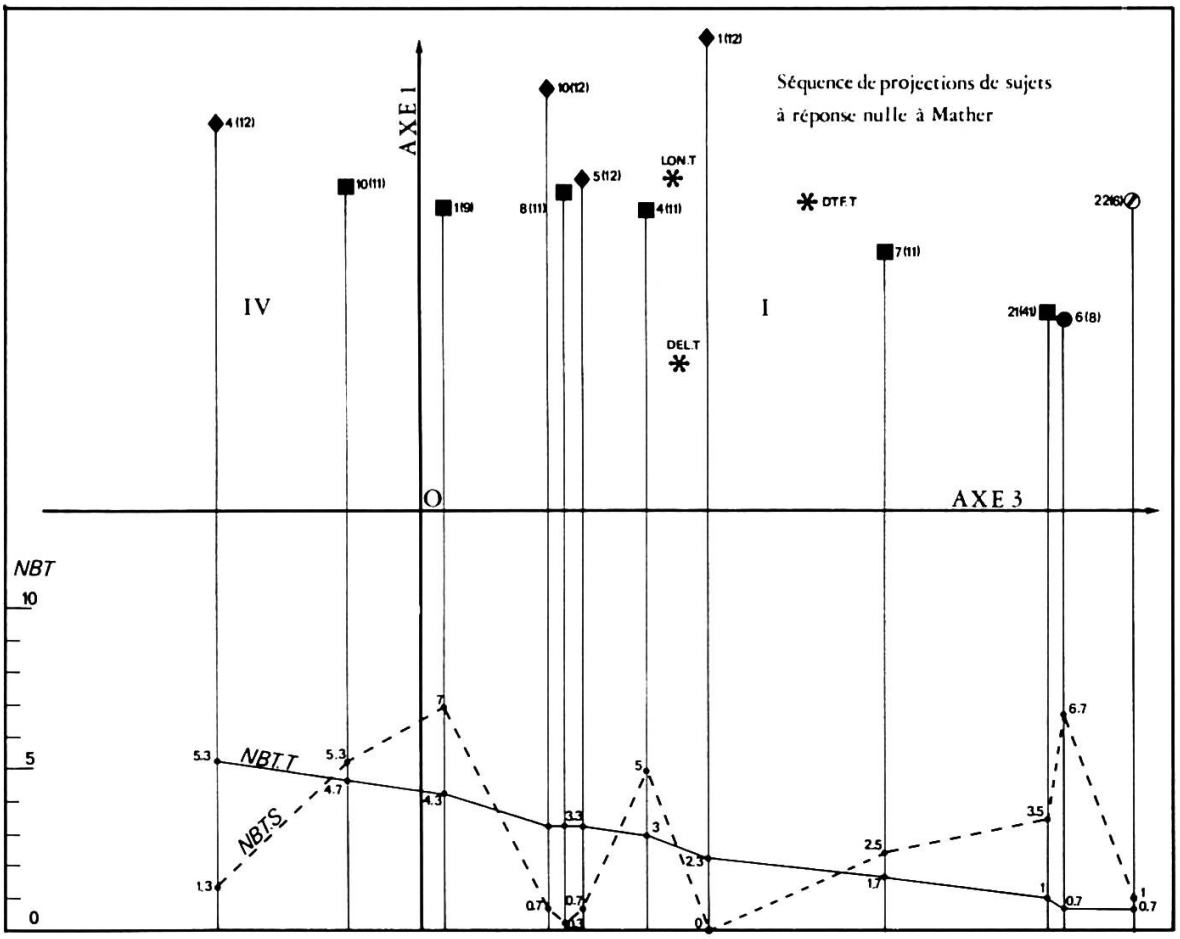



Fig. 24. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à réponse nulle de Mather et à Stanford. On note qu'en faisant abstraction du plateau des valeurs 3,3, le *NBT.T.* s'organise en gradient. Référence des populations: (6) Mather; (8) Yosemite Creek; (9) Tenaya Lake; (11) Timberline; (12) Big Horn Lake.

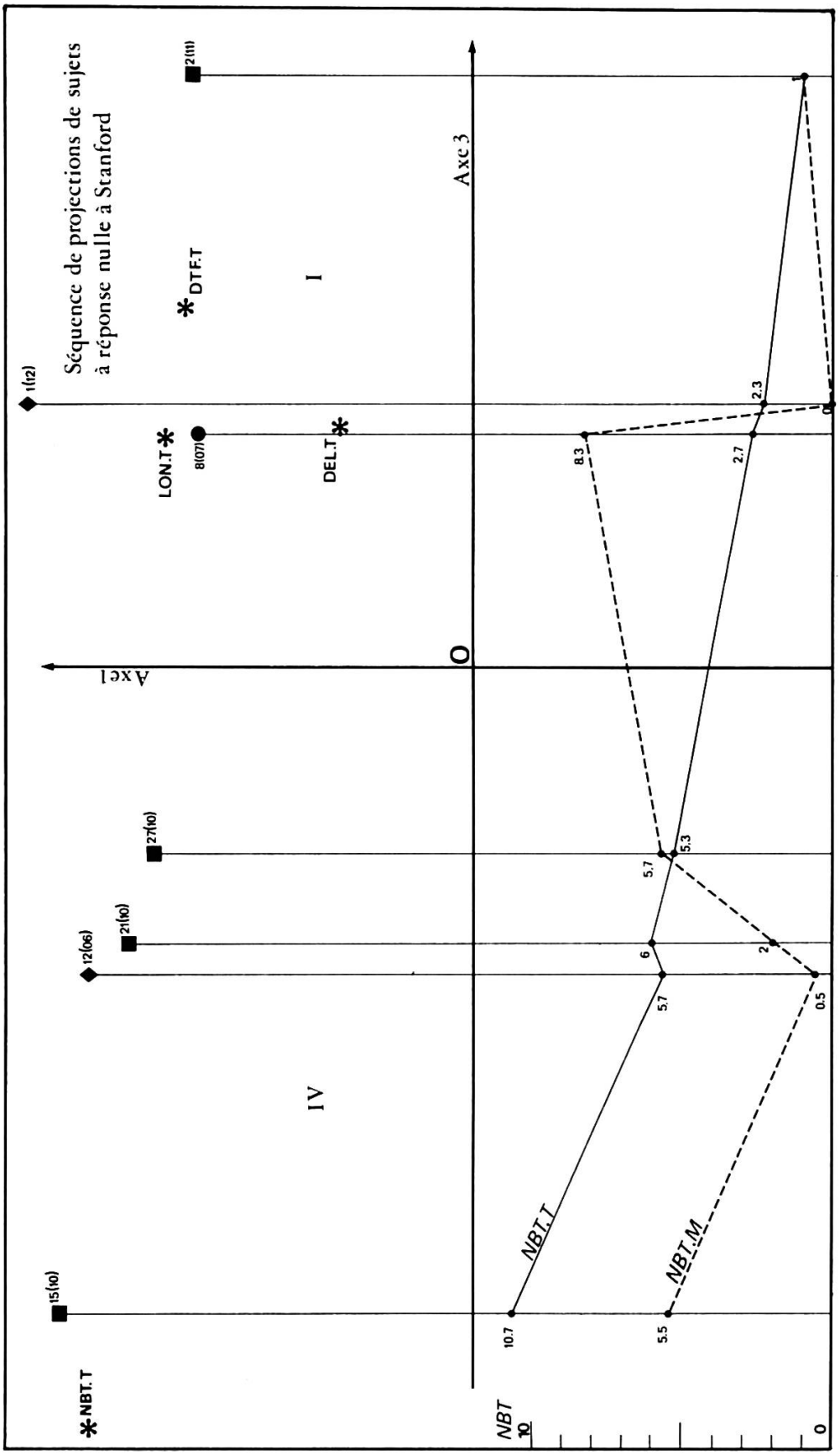



Fig. 25. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à réponse nulle à Stanford. On note qu'en faisant abstraction de la petite dénivellation des valeurs 5, 7-6. le *NBT.T.* s'organise en gradient. Référence des populations: (6) Mather; (7) Vallée Aspen; (10) Tuolumne meadows; (11) Timberline; (12) Big Horn Lake.

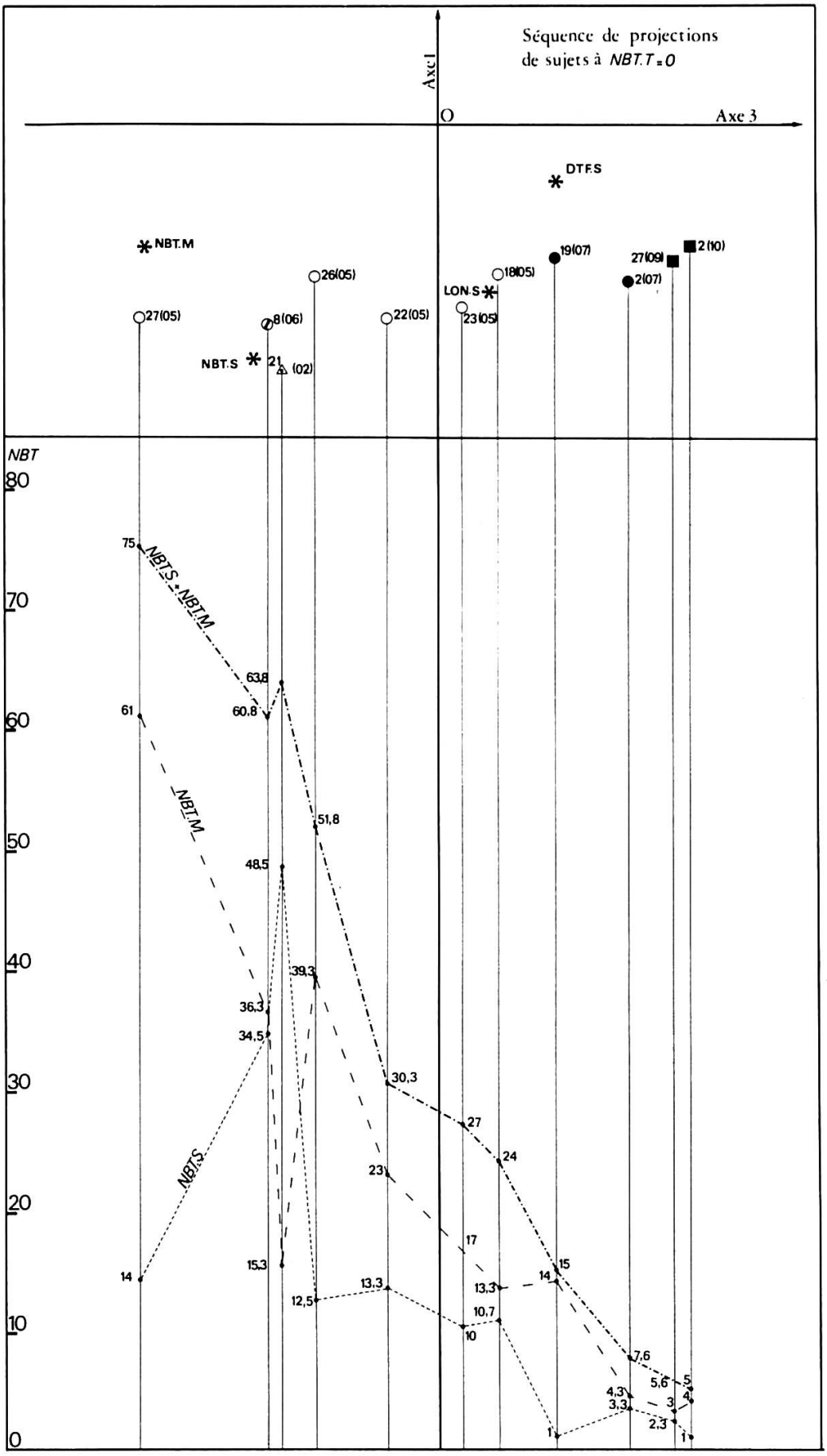

Séquence de projections
de sujets à NBT.T = 0
Axe 1
O
Axe 3
DTF.S
NBT.M
19(07)
27(09)
2(10)
2(07)
26(05)
18(05)
LON.S
27(05)
8(06)
22(05)
23(05)
NBT.S
21
(02)
NBT
80
70
60
50
40
30
20
10
0
NBT.S - NBT.M
NBT.M
NBT.S
75
63,8
60,8
61
51,8
48,5
39,3
36,3
34,5
30,3
27
24
23
17
15,3
15
14
14
13,3
13,3
12,5
10,7
10
7,6
5,6
5
4,3
4
3,3
3
2,3
1
1

Fig. 26

fig. 27 et 22) correspond presque l'abscisse de la projection 18 (05) à *NBT.M.* + *NBT.S.* = 24 de la série à *NBT.T.* = 0 (cf. fig. 26 et 22). Ce résultat a pour implication que pour une même valeur de la résultante du nombre des tiges à Mather et à Stanford, la projection d'un sujet de la série à *NBT.T.* = 0 est décalée vers la gauche de l'axe 3 par rapport à celle d'un sujet de la série à *NBT.T.* = 0,3. Or, il existe une différence fondamentale entre ces deux séries. La séquence à *NBT.T.* = 0 correspond à des clones à réponse à Timberline modulée comme suit: les valeurs du *DTF.T.* et du *LON.T.* sont rigoureusement nulles et celles du *DEL.T.* varient de 0 à 4 (classe modale = 1). Par contre, la séquence à *NBT.T.* = 0,3 correspond à des clones à réponse toujours positive à Timberline (en particulier, les valeurs du *DEL.T.* varient de 4 à 5, classe modale = 5). On en conclut que le décalage précité est provoqué par la diminution importante (modalité *DEL.T.)* ou la nullité (modalités *DTF.T.* et *LON.T.*) des valeurs des trois critères d'opposition *DTF.*, *DEL.* et *LON.* à Timberline.

**Mise en évidence du degré d'action des modalités des critères d'opposition à Stanford et à Mather ou aux trois stations expérimentales par l'analyse de séquences de projections des sujets**

*a) Séquence à NBT.T. = 0*

Soit les séquences des projections de sujets des populations de Knight's Ferry et Clayton repérables sur la figure 22 et dont les réponses sont chiffrées sur le tableau 15. L'appartenance de ces deux séries respectivement au quadrant III et au quadrant II est imputable aux valeurs des *NBT.M.* et *NBT.S.* Le rapprochement en abscisses de leurs projections respectives n'est pas influencé par les modalités d'opposition *DEL.M.*, *DTF.M.* et *LON.M.* dont la différence entre les valeurs extrêmes est la plus grande.

*b) Séquence à NBT.T. = 3,3*

Une séquence horizontale de projections à *NBT.T.* = 3,3, perturbée par quelques anomalies du gradient des valeurs du *NBT.* cumulées pour Stanford et Mather permet de mettre en évidence l'influence des modalités d'opposition à Stanford et à Timberline (cf. fig. 28 et tabl. 16).

Fig. 26. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à valeurs du *NBT.T.* nulles. On note qu'abstraction faite de la position de la valeur 60,8, le *NBT.M* + *NBT.S.* s'organise en gradient. Référence des populations: (02) San Gregorio; (05) Groveland; (06) Mather; (07) Vallée Aspen; (09) Tenaya Lake; (10) Tuolumne meadows.

Fig. 27. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à réponse du *NBT.T* = 0,3. On note que le *NBT.S.* + *NBT.M.* s'organise en gradient. Référence des populations: (05) Groveland; (06) Mather; (07) Vallée Aspen; (08) Yosemite Creek; (11) Timberline.

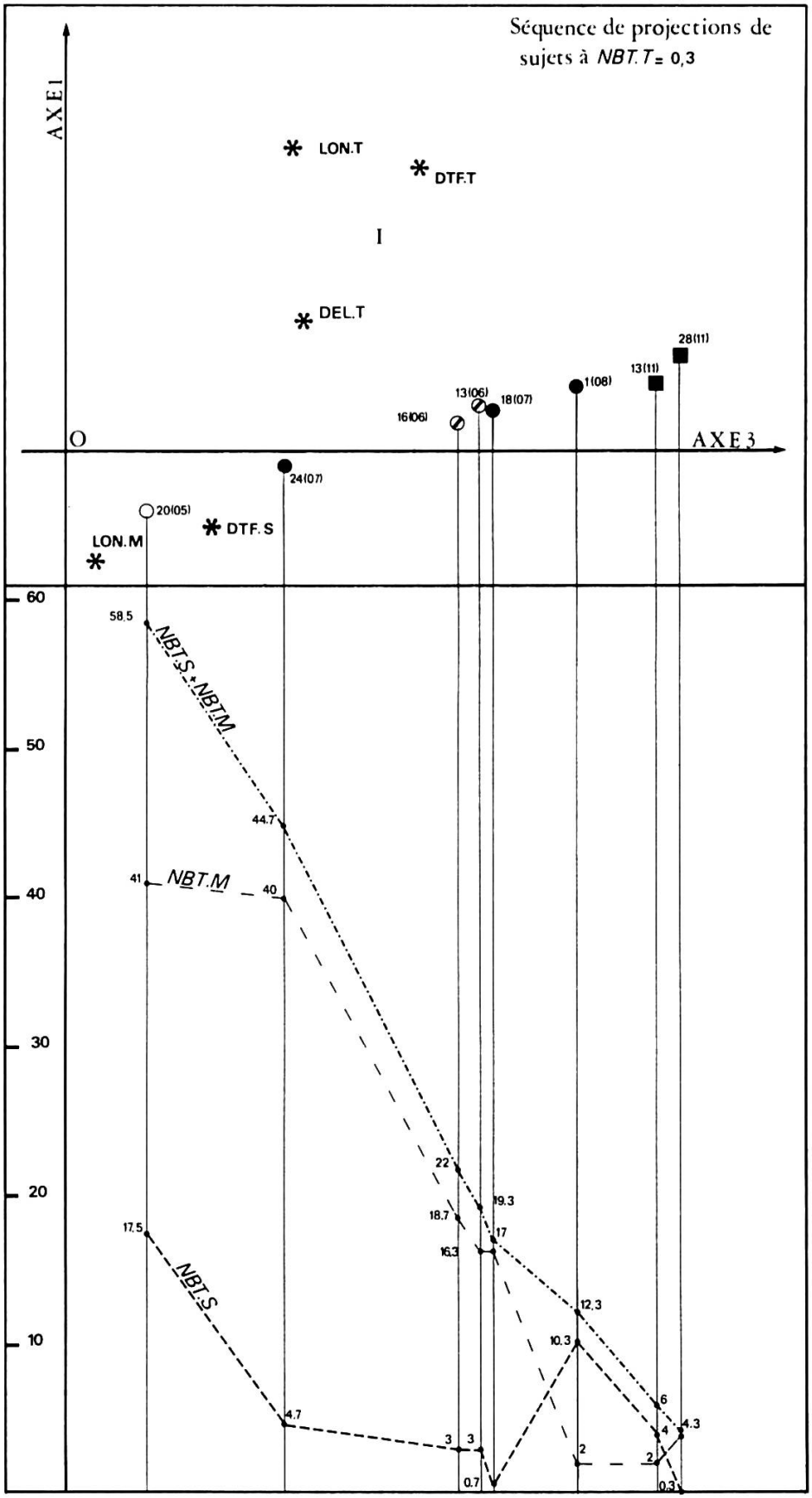

Séquence de projections de sujets à NBT.T = 0,3
AXE 1
AXE 3
O
LON.T
DTF.T
DEL.T
LON.M
DTF.S
28(11)
13(11)
1(08)
13(06)
18(07)
16(06)
24(07)
20(05)
60
50
40
30
20
10
58.5
NBT.S + NBT.M
44.7
41
NBT.M
40
22
19.3
18.7
17
16.3
17.5
NBT.S
12.3
10.3
6
4.3
4
4.7
3
3
2
2
0.7
0.3

Fig. 27

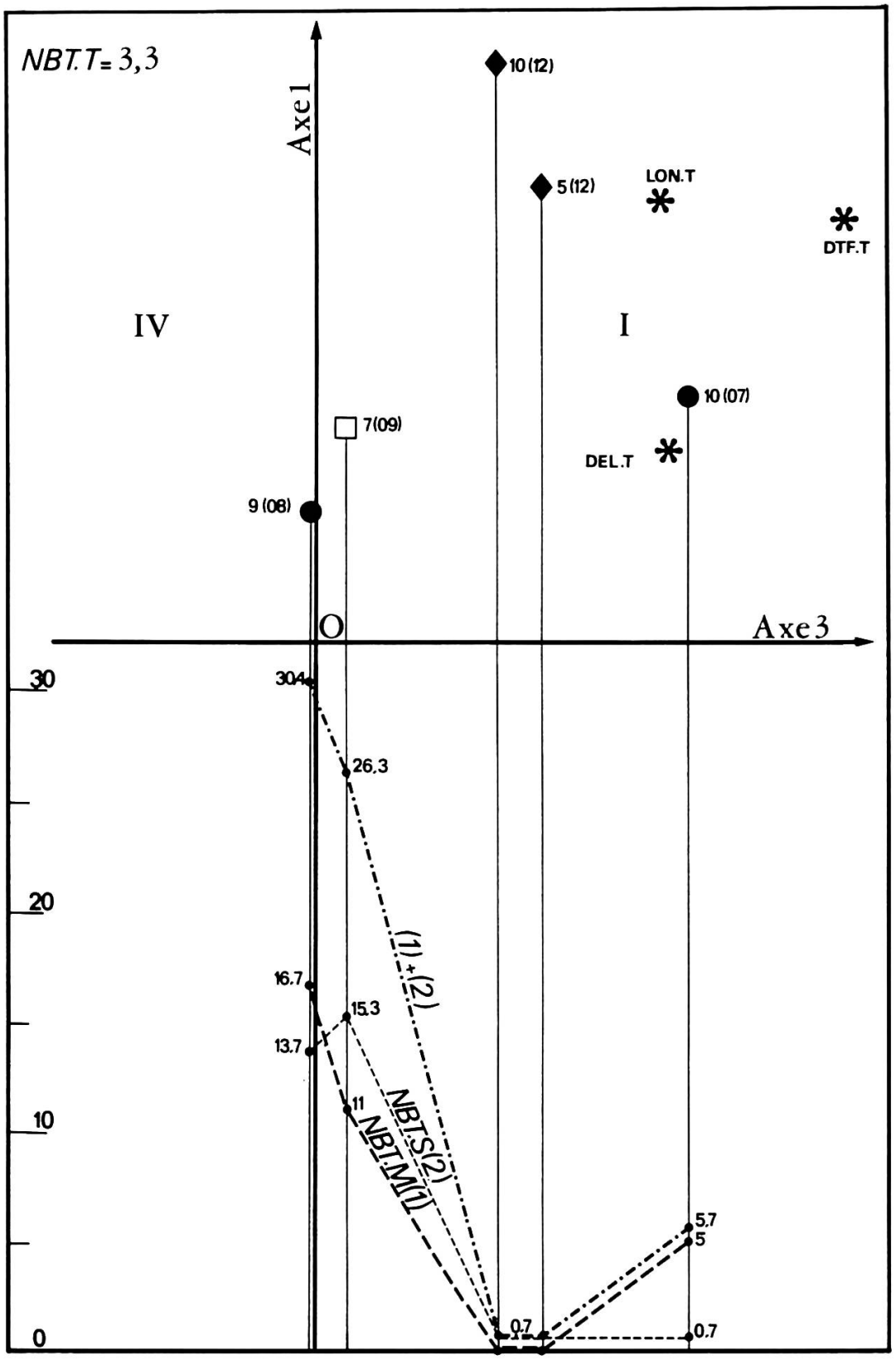



Fig. 28. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à valeur du *NBT.T* = 3,3. Référence des populations: (07) Vallée Aspen; (08) Yosemite Creek; (09) Tenaya Lake; (12) Timberline.

Tableau 15. – Valeurs de certaines modalités des critères de sujets des populations de Clayton (03) et Knight's Ferry (04) à projections repérables sur le graphique du plan des axes 1-3 *.

| | | *Séquence à gauche de l'axe 1 (quadrant III)* | | | | *Séquence à droite de l'axe 1 (quadrant II)* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Référence des sujets* | | 6 (04) | 2 (04) | 14 (04) | 11 (04) | 17 (03) | 10 (03) | 6 (03) | 9 (03) | 01 (03) |
| Modalités principales | *NBT.M.* (A) | 22 | 17 | 0,00 | 23 | 4 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| | *NBT.S.* (B) | 37 | 34,7 | 47,3 | 25 | 10 | 15,30 | 12,30 | 9,30 | 9,30 |
| | (A) + (B) | 59 | 51,7 | 47,3 | 48 | 14 | 15,30 | 12,30 | 9,30 | 9,30 |
| Modalités d'opposition ** | *DEL.T.* (2) | 2 | 1 | 1 | 2 | 3 | 3 | 2 | 1 | 1 |
| | *DTF.S.* (4) | 408 | 412 | 417 | 409 | 410 | 410 | 411 | 403 | 408 |
| | *DEL.S.* (5) | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| | *DEL.M.* (6) | 2 | 2 | 1 | 2 | 5 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| | *LON.S.* (7) | 69 | 77 | 77 | 69 | 72 | 72 | 55 | 59 | 68 |
| | *DTF.M.* (8) | 610 | 615 | 0,00 | 610 | 713 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| | *LON.M.* (9) | 36 | 18 | 0,00 | 32 | 33 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

* Cf. figure 27.

** Les chiffres entre parenthèses indiquent l'ordre de position centripète des abscisses des projections des facteurs correspondant aux modalités des critères en regard à symboles composés des mêmes lettres (cependant, les unes sont en caractères droits, tandis que les autres sont en italiques).

Tableau 16. – Valeurs des modalités des critères de sujets des populations de Big Horn Lake (12) et de la Vallée Aspen (07) à projections repérables sur l'un des diagrammes du plan des axes 1-3 *.

| | *Référence des sujets* | 10 (12) | 05 (12) | 10 (07) |
|---|---|---|---|---|
| Modalités principales | *NBT.T.* | 3,3 | 3,3 | 3,3 |
| | *NBT.M.* | 0 | 0 | 5 |
| | *NBT.S.* | 0,7 | 0,7 | 0,7 |
| Modalités d'opposition ** | *DTF.T.* (1) | 811 | 810 | 910 |
| | *DEL.T.* (2) | 5 | 5 | 5 |
| | *LON.T.* (3) | 25 | 23 | 34 |
| | *DTF.S.* (4) | 0 | 426 | 626 |
| | *DEL.S.* (5) | 5 | 5 | 5 |
| | *DEL.M.* (6) | 0 | 1 | 5 |
| | *LON.M.* (7) | 0 | 0 | 57 |
| | *DTF.M.* (8) | 0 | 0 | 707 |
| | *LON.M.* (9) | 0 | 0 | 57 |

* Cf. figure 37.

** Les chiffres entre parenthèses indiquent l'ordre de position centripète des abscisses des projections des facteurs correspondant aux modalités des critères à symboles composés des mêmes lettres (cependant, les unes sont en caractères droits tandis que les autres sont en italiques).

*b)* 1. Parallèle des projections des sujets 5 (12) et 10 (12)

Sans l'influence des forces d'opposition, les projections des sujets 5 et 10 de la population de Big Horn Lake devraient occuper la même abscisse puisque leur *NBT.* est identique. En fait, celle du sujet 5 est décalée vers la droite en raison de l'influence contraire imprimée par les valeurs significativement plus fortes du *DTF.S.*

*b)* 2. Parallèle des projections des sujets 5 (12) et 10 (07)

Quoique caractérisé par un *NBT.M.* supérieur à celui du sujet 5 de la population de Big Horn Lake, le sujet 10 de la population de la Vallée Aspen a une projection située à la droite de celle de l'autre en raison des valeurs significativement plus fortes des *DTF.T.*, *LON.T.*, *DTF.S.* et *DEL.M.* Étant donnée la proximité des abscisses des facteurs correspondants par rapport à l'origine des axes, les *DTF.M.* et *LON.M.* ont une influence négligeable sur la position à l'horizontale des projections précitées.

### *3.4.1.3. Conclusion*

L'analyse détaillée qui vient d'être développée confirme ce qui avait été précisé à partir de l'interprétation de la répartition des projections des

facteurs du plan des axes 1-3. Elle montre, en outre – et l'on pouvait s'y attendre d'après l'étude dans le plan des axes 1-2 – que si pour une séquence de projections orientée dans le sens des abscisses, les valeurs des modalités du *NBT.* (*NBT.T.* d'une part, *NBT.S.* + *NBT.M.* des sujets à réponses insignifiantes à Timberline d'autre part) s'organisent en gradient ou subgradient, celles des modalités des critères d'opposition ne sont pas disposées ainsi et sont responsables des anomalies de ce type de variation.

### *3.4.2. Séquence des abscisses des centres des ellipses et moyennes arithmétiques des modalités des critères des écotypes*

La proximité des projections des centres des ellipses sur les abscisses de part et d'autre du point d'origine des axes (cf. fig. 17) se prête difficilement à une concordance de leur séquence et d'un gradient d'une relation des moyennes des critères des écotypes rangés dans cet ordre. On peut, cependant, réaliser une approche suggestive d'une telle situation en procédant de la manière suivante. La prise en compte des valeurs des modalités du *NBT.* par l'ordinateur se fait à partir d'échelles de discrimination différentes [échelle du *NBT.T.* < échelle du *NBT.M.* < échelle du *NBT.S.* (l'échelonnement des abscisses des projections des facteurs NBT.T., NBT.M. et NBT.S. confirme ce point de vue)]. Dès lors, si en se référant aux données de base, l'on veut se faire une idée de la résultante de l'influence de ces modalités, on peut admettre que tout se passe comme si intervenaient des coefficients multiplicatifs $K$ tels que $K_{NBT.T.} > K_{NBT.M.} > 1\ N_{BT.S.}$ Pour la comparaison des valeurs d'opposition, on ordonnera les modalités dont elles dépendent en fonction de la séquence centripète des abscisses des projections des facteurs qui leur correspondent (cf. fig. 17 et tabl. 17). Enfin, on envisagera d'abord séparément la séquence des centres des ellipses des races de basse altitude et celle des centres des ellipses des races de la Sierra Nevada avant de les examiner conjointement dans le cadre d'une séquence unique.

#### Abscisses des centres des ellipses de la variété borealis

On a déjà montré que la séquence des abscisses des centres 02, 01 et 03 dépend de la résultante des valeurs du *NBT.M.* et du *NBT.S.* (cf. tabl. 13).

#### Abscisses de centres des ellipses des variétés lanulosa et alpicola

*a) Ellipses à pente négative*

En considérant que les projections des centres des ellipses représentent celles des clones moyens des écotypes, pour expliquer les positions relatives des abscisses des centres 08 et 06, il faut consulter le tableau 17. On note tout d'abord qu'étant donné le gradient de discrimination décroissante, les valeurs moyennes des modalités d'opposition à Timber-

line plus fortes en résultante pour l'écotype 08, doivent être tout au moins compensées par les plus significatives des réponses moyennes à Stanford et à Mather de l'écotype 06. Il s'ensuit que l'on peut déterminer l'influence d'une unité de *NBT.T.* En effet, 3,42 ($NBT.T._{08}$) – 2,45 ($NBT.T._{06}$) = 0,97 *NBT.T.* # 1 *NBT.T.*; 15,14 ($NBT.M._{06}$) – 3,04 ($NBT.M._{08}$) # 12 *NBT.M.*; 5,31 ($NBT.S._{06}$) - 2,86 ($NBT.S._{08}$) # 2,50 *NBT.S.* Donc, 1 *NBT.T.* $\geqslant$ 12 *NBT.M.* + 2,5 *NBT.S.* si l'on veut que la projection du centre 08 soit à gauche de celle du 06.

*b) Ellipses à pente positive*

Les positions relatives des centres des ellipses 05 et 04 dans le sens des abscisses sont nettement en conformité avec les valeurs des critères du clone moyen auquel on peut les assimiler compte tenu de la différence significative des valeurs d'opposition à Timberline (cf. tabl. 17).

**Emboîtement des abscisses des séquences de centres d'ellipses à pente positive et à pente négative**

De prime abord, la position en abscisse du centre 04 par rapport aux 08 et 06 serait aberrante si l'on ne tenait compte que des valeurs moyennes des modalités du *NBT.* dont celle du *NBT.T.* convertie en *NBT.M.* et *NBT.S.* (hypothèse d'1 *NBT.T.* = 12 *NBT.M.* + 2,5 *NBT.S.*) permet d'établir le parallèle suivant:

| | | | |
|---|---|---|---|
| Centres | 04 | 08 | 06 |
| *NBT.M.* | 28,25 | 44,08 | 44,54 |
| *NBT.S.* | 17,20 | 11,41 | 11,43 |

Cette position se justifie nettement, par contre, si l'on compare les valeurs discriminantes des réponses d'opposition à Timberline des clones 04, 08 et 06 (cf. tabl. 17).

**Emboîtement des abscisses des séquences de centres des ellipses des variétés de basse altitude et de la Sierra Nevada**

La position du centre 07 à droite des 02 et 01 peut s'expliquer par la très importante différence des valeurs d'opposition à Timberline des clones moyens correspondants en dépit de l'effet contraire provoqué par le *NBT.T.*

Etant donné que les valeurs d'opposition sont à Timberline assez affines pour les clones moyens 02, 01 et 03, c'est la valeur faible du *NBT.M.* qui détermine la position du centre 03 entre les 04 et 08.

Tableau 17. – Parallèle des moyennes arithmétiques des modalités des quatre critères de huit écotypes d'*Achillea millefolium* du transect E.-W. de la Californie centrale.

| *Séquence des écotypes ordonnée selon celle des centres des ellipses projetés sur l'axe 3* | | 02 | 01 | 07 | 04 | 03 | 08 | 06 | 05 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Modalités principales | *NBT.T.* ($\bar{X}$) | 0,00 | 0,00 | 4,2 | 0,58 | 0,00 | 3,42 | 2,45 | 0,62 |
| | *NBT.M.* ($\bar{X}$) | 19,23 | 17,60 | 7,96 | 21,29 | 7,53 | 3,04 | 15,14 | 27,89 |
| | *NBT.S.* ($\bar{X}$) | 30,90 | 19,27 | 5,49 | 15,75 | 20,53 | 2,86 | 5,31 | 7,24 |
| Modalités d'opposition | (1) - *DTF.T.* ($\bar{X}$) | 0,00 | 0,00 | 781,81 | 305,50 | 0,00 | 746,33 | 691,22 | 411,55 |
| | (2) - *DEL.T.* ($\bar{X}$) | 1,30 | 1,23 | 4,81 | 2,60 | 1,50 | 4,58 | 4,18 | 3,04 |
| | (3) - *LON.T.* ($\bar{X}$) | 0,00 | 0,00 | 27,33 | 6,20 | 0,00 | 21,67 | 22,85 | 15,26 |
| | (4) - *DTF.S.* ($\bar{X}$) | | | | | | | | |
| | (5) - *DEL.S.* ($\bar{X}$) | 483,17 | 525,43 | 478,75 | 511,30 | 409,58 | 345,50 | 506,63 | 502,96 |
| | (6) - *DEL.M.* ($\bar{X}$) | 5,00 | 5,00 | 4,75 | 4,47 | 4,90 | 4,00 | 4,67 | 4,92 |
| | (7) - *LON.S.* ($\bar{X}$) | 4,57 | 4,17 | 3,69 | 4,27 | 3,30 | 2,42 | 4,75 | 4,81 |
| | (8) - *DTF.M.* ($\bar{X}$) | 98,00 | 48,90 | 25,57 | 83,63 | 74,70 | 12,83 | 42,70 | 78,93 |
| | (9) - *LON.M.* ($\bar{X}$) | 638,60 | 659,60 | 541,97 | 595,97 | 526,73 | 353,42 | 622,03 | 640,33 |
| | | 53,57 | 28,80 | 29,07 | 54,27 | 32,02 | 13,00 | 55,53 | 80,55 |

*N.B.* Les chiffres entre parenthèses indiquent l'ordre de position centripète des abscisses des projections des facteurs correspondant aux modalités des critères en regard à symboles composés des mêmes lettres (cependant, les unes sont en caractères droits tandis que les autres sont en italiques). Dans le calcul des moyennes, toutes les valeurs nulles sont également prises en compte. La ligne en tirets sépare des autres les modalités d'opposition les plus discriminantes.

### *3.4.3. La signification de l'axe 3*

Imaginons, au préalable, la situation théorique suivante. Les cultures ont été réalisées en pot et en plein air dans chacun des trois jardins. Au bout de l'expérimentation, on regroupe l'ensemble des plants en un même emplacement en associant par trois les pousses de chaque clone et cela pour chaque écotype. Dans ce regroupement, les triades sont agencées en trois lignes, celle des cultures à Stanford, celle des cultures à Mather, enfin celle des cultures à Timberline. Dans cette perspective où l'on respecte la séquence altitudinale des écotypes, on est immédiatement frappé par le hiatus des réponses de la ligne de Timberline concernant 120 plants de basse altitude (résultat spectaculaire si on le compare aux 10 plants de la ligne de Stanford et aux 23 plants de celle de Mather à réponse insignifiante). On décide alors de déplacer les triades des races de la Sierra Nevada dont les pousses ont une réponse nulle à la station subalpine et de les mettre en contiguïté avec celles de basse altitude. Cinquante clones sont concernés par ce transfert et il en reste 167 à réponse positive à Timberline. Il apparaît alors clairement que la ligne du jardin subalpin est, pour les clones qui s'y expriment, une ligne de classement prioritaire sur laquelle on pourra essentiellement apprécier le nombre des tiges et la taille des pousses. Pour les clones qui ne s'y expriment pas, il faudra, pour effectuer un classement, se rabattre sur les données principales de Mather et de Stanford.

Eh bien, quoique l'ordinateur ne soit pas un être pensant, on peut considérer qu'il procédera à un classement aussi logique, mais plus subtil, que le nôtre. En examinant les projections des centres des ellipses de chaque variété sur l'axe 3, on note que les segments reliant les plus distants se chevauchent et s'écartent peu de l'origine des axes. Cette situation implique une interprétation très différente de celle que nous avons proposée pour l'axe 2. Or, nous avons vu qu'il existe trois antagonismes bipolaires (cf. fig. 20) orientés dans le sens des abscisses et susceptibles d'influencer la position de la projection des sujets. Celui de la station subalpine s'adresse aux pousses qui à Timberline sont visibles par leurs parties aériennes (réponses du *NBT.T.* et du *LON.T.* positives). Leurs 167 projections, situées au-dessus ou au-dessous, mais alors à proximité de l'axe 3, sont essentiellement concernées par cet antagonisme qui l'emporte sur les deux autres. Les deux antagonismes bipolaires de Mather et de Stanford concernent les 170 clones à réponses du *NBT.* et du *LON.* nulles à Timberline.

On découvre maintenant la signification de l'axe 3. Cet axe traduit, d'une part, un gradient de vigueur des clones à réponses positives à Timberline. Ce gradient concrétisé par les valeurs du nombre moyen des tiges (essentiellement celles du *NBT.T.* plus discriminantes que celles du *NBT.M.* et du *NBT.S.*) va en croissant en direction des abscisses négatives. Il place en exergue les performances de certains sujets de la population de Tuolumne meadows dont les projections sont les plus à

gauche dans le plan des axes 1-3 (cf. fig. 22) et qui dépendent de l'ellipse 07. Pour les clones à réponses du *NBT.* et du *LON.* nulles à Timberline, le gradient de vigueur orienté dans le même sens concerne les valeurs du *NBT.M.* et du *NBT.S.*, sachant que les premières sont plus discriminantes que les secondes. Il place aussi en exergue les performances de certains sujets des populations de Bodega, San Gregorio, Groveland et Mather (cf. fig. 22). Cette interprétation de l'axe 3 est, par ailleurs, tout à fait confirmée d'abord par l'étude des figures 29 à 32 pour lesquelles nous avons mentionné les données essentielles relatives à l'ensemble des sujets des quatre écotypes retenus pour la démonstration, ensuite par la comparaison des moyennes arithmétiques des trois modalités du *NBT.* correspondant aux projections de chaque race respectivement à gauche et à droite de l'axe 1 (cf. fig. 22). Les calculs montrent que les moyennes des modalités du *LON.* des sujets de chaque écotype se référant aux deux ensembles de points précités ne sont pas toujours en corrélation avec la situation décrite pour le *NBT.* (le tableau correspondant de trop grandes dimensions a été supprimé avec l'accord de l'expert désigné pour la critique de l'analyse factorielle; il faut dire ici que l'étude de l'axe 3 a été réalisée de manière exhaustive car c'est celui pour lequel l'approche interprétative a été la plus laborieuse en dépit d'une rédaction finale suggérant la facilité). Il n'est donc pas étonnant que pour le gradient de la vigueur, l'ordinateur n'ait pas retenu – comme nous aurions pu le faire et comme l'ont fait Clausen, Keck & Hiesey à l'instar du nombre moyen des tiges – la taille des plants que d'ailleurs il intègre, comme nous l'avons démontré, dans le lot des critères d'opposition.

Puisque dans cette interprétation finale, il est question de la vigueur de deux ensembles de clones, on peut chercher à connaître pour chacun d'eux la forme de l'histogramme de fréquence de leurs projections rapportées à l'axe 3. Considérons d'abord l'ensemble des clones à réponses principales positives à Timberline. Si dans les limites des projections les plus distantes, on divise cet axe en 11 classes d'intervalle (pour ce faire, on s'est inspiré de BROOKS & CARRUTHERS (*in* GRISOLLET & al., 1962) qui conseillent de prendre un nombre de classes égal à cinq fois le logarithme décimal du nombre total des mesures de l'échantillonnage), et si l'on calcule la fréquence des projections incluses dans chacune d'elles, on obtient un histogramme très dissymétrique (cf. fig. 33 et 34). Sa classe modale, qui concerne des sujets à *NBT.T.* variant de 0,5 à 3,5 (2,3 pour la valeur la plus fréquente), est placée au niveau des abscisses positives et implique l'existence d'un milieu propice à la sélection de plants pauciaxes, en l'occurrence l'environnement de la station subalpine expérimentale située à 3050 m. d'altitude. Cette interprétation est d'ailleurs confirmée par les histogrammes de fréquence du nombre moyen des tiges à Timberline des clones des écotypes de la Sierra Nevada (cf. fig. 35). De telles distributions du type de celle de Poisson se retrouvent à partir de la culture au jardin de Mather, mais – fait plus remarquable encore – à partir de la culture au jardin de Stanford situé à 30 m. d'altitude (cf. fig.

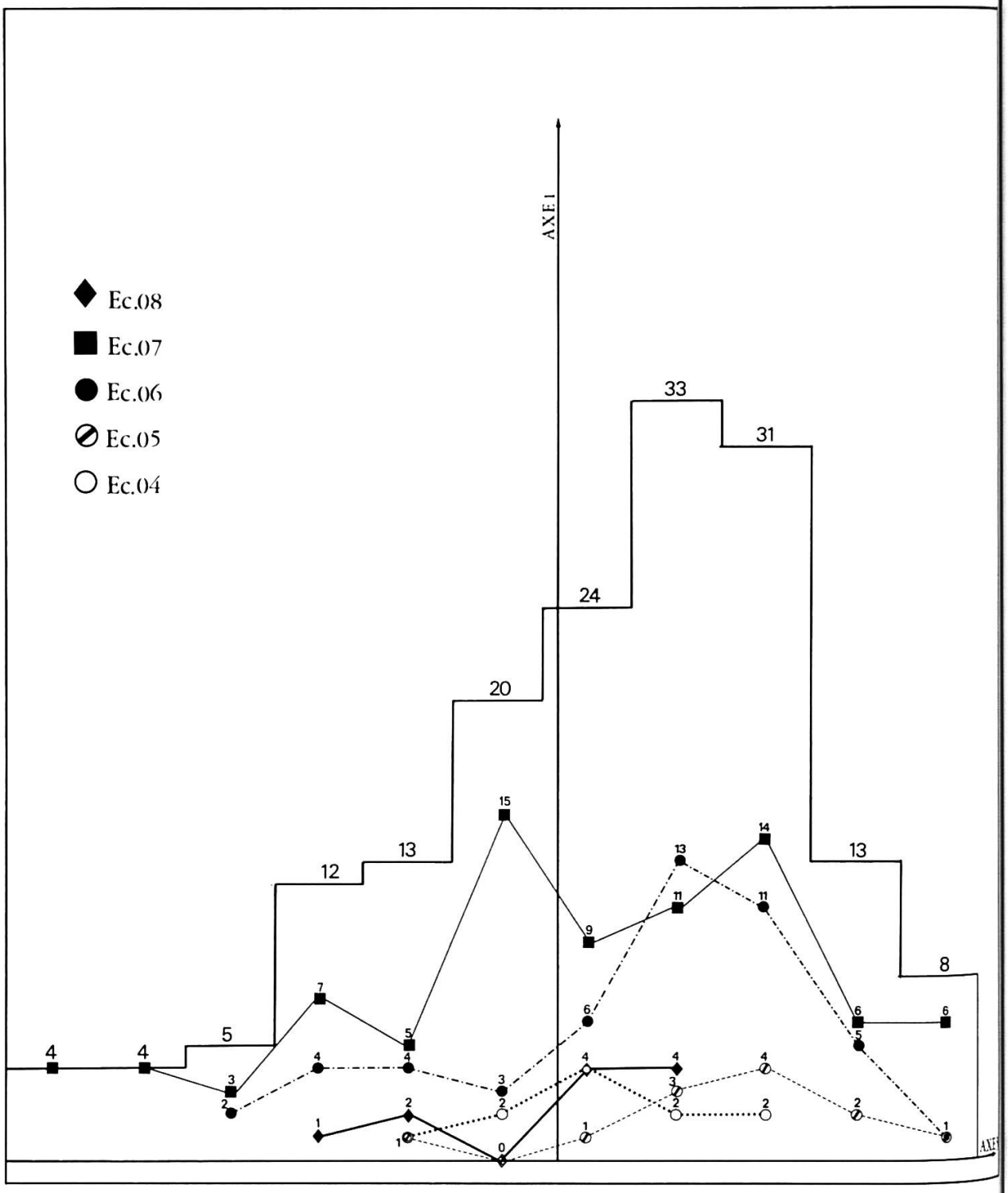



Fig. 33. – Histogramme de fréquence des projections de l'ensemble des sujets à *NBT.T.* et *LON.T.* positifs, rapportées à l'axe 3. Dans l'histogramme figurent les polygones de fréquence respectifs à chaque écotype.

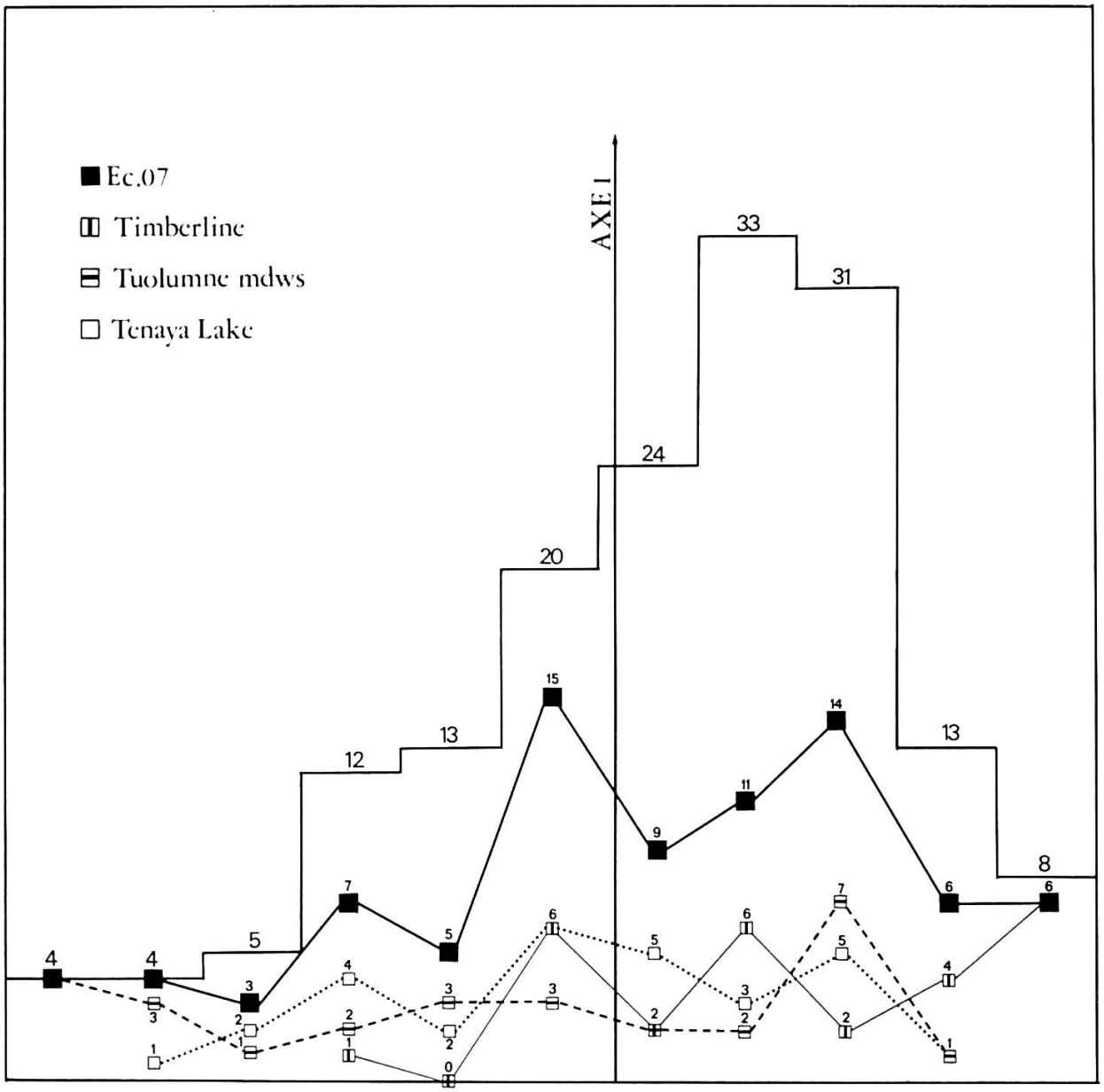



Fig. 34. – Histogramme de fréquence de la figure 33 dans lequel sont tracés le polygone de fréquence de l'écotype 07 et ceux des échantillonnages des populations qui le constituent. On note – comme on pouvait s'y attendre – que celui de Timberline (origine la plus élevée pour l'écotype) est le moins performant.

36). Considérons ensuite l'ensemble des clones à *NBT.* et *LON.* nuls à Timberline. L'histogramme de fréquence de ses projections légèrement dissymétrique explicite une classe modale à gauche et au contact de l'axe 1 (cf. fig. 37). Elle concerne des sujets à *NBT.M.* variant de 0 à 34 et à *NBT.S.* variant de 0,5 à 35,5 (pour l'une et l'autre modalité, maximum de fréquence observé pour des valeurs comprises entre 10 et 20). Le total des *NBT.* de ces sujets varie de 12 à 47,5 (maximum de fréquence obtenu pour des valeurs comprises entre 30 et 40). A titre indicatif, les classes extrêmes englobent des projections de sujets à *NBT.M.* + *NBT.S.* variant de 0,5 à 1,3 pour celle de droite et de 65 à 106,8 pour celle de gauche. Parmi les fréquences des projections des écotypes rapportées aux différentes classes de l'histogramme, celles de l'écotype 03 s'agencent en un polygone nettement dissymétrique, caractéristique imputable aux vicissitudes climatiques que supportent, à Mather, les pousses de cette race et qui se répercutent sur les réponses du *NBT.M.*

## 4. Etude dans le plan des axes 2-3

Les relations de position des facteurs dans le plan des axes 2-3 résultent de la combinaison d'axes déjà étudiés dans les analyses des plans 1-2 et 1-3. On note qu'ici les polygones des projections des facteurs de chaque jardin expérimental s'organisent en trois alignements plus étalés dans le sens de l'axe 3 (cf. fig. 38). Leur apex NBT. occupe les quadrants consécutifs II et III alors que les autres sommets dépendent des quadrants I et IV. Abstraction faite de la numérotation des quadrants, cette distribution est assez analogue à celle du plan des axes 1-3, mais elle en diffère par la position du polygone de Timberline inséré entre celui de Mather et celui de Stanford.

Fig. 35. – Histogrammes de fréquence du nombre moyen des tiges à Timberline des échantillonnages des populations de la Sierra Nevada et de l'échantillonnage global correspondant aux variétés *lanulosa* et *alpicola* (*N.B.*: l'histogramme concernant la population de Big Horn Lake n'a pas été représenté).

Fig. 36. – Histogrammes de fréquence du nombre moyen des tiges à Stanford des échantillonnages des écotypes du transect de la Californie centrale et des variétés qui s'y rapportent.

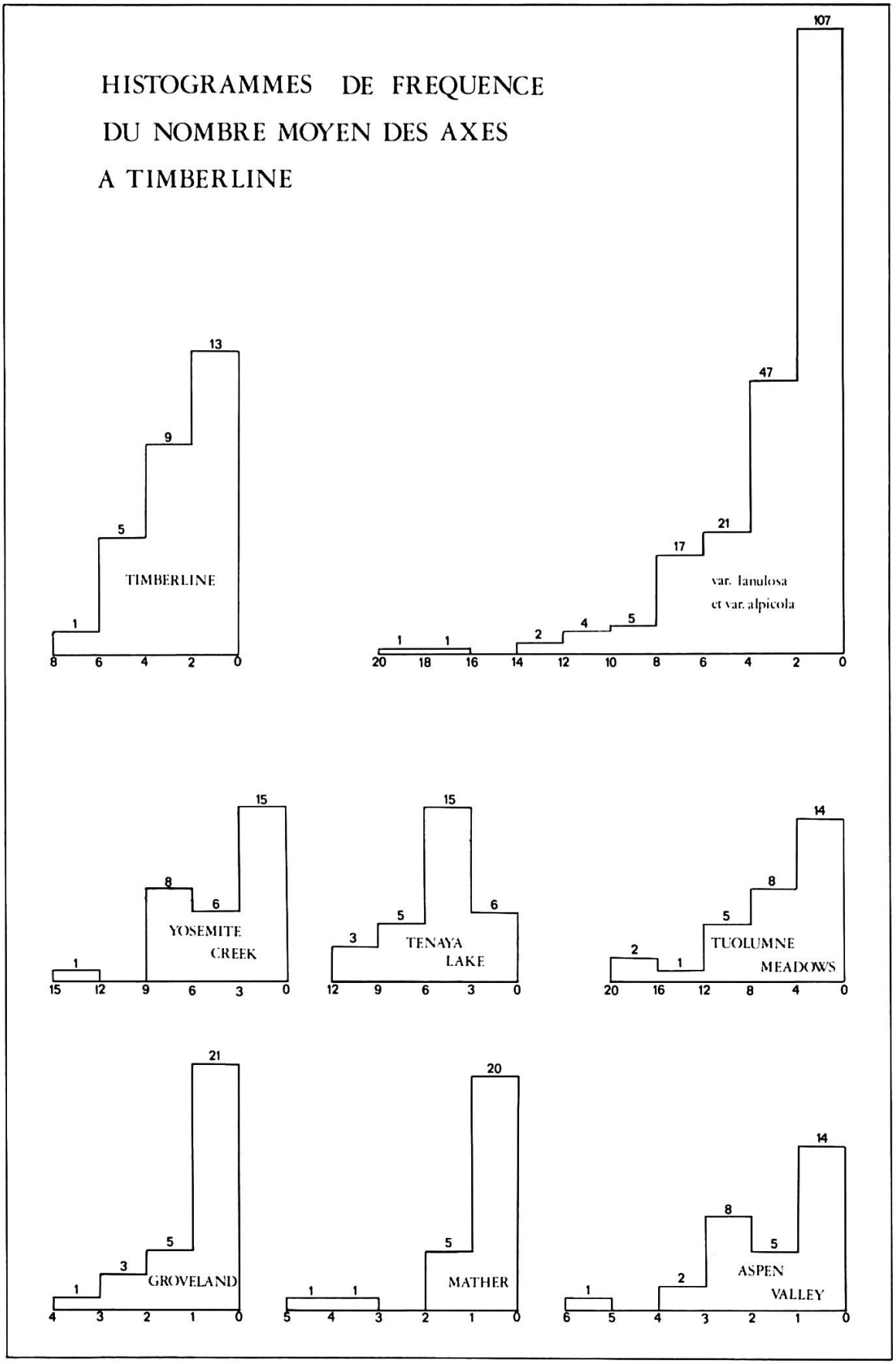

HISTOGRAMMES DE FREQUENCE
DU NOMBRE MOYEN DES AXES
A TIMBERLINE
TIMBERLINE
var. lanulosa
et var. alpicola
YOSEMITE
CREEK
TENAYA
LAKE
TUOLUMNE
MEADOWS
GROVELAND
MATHER
ASPEN
VALLEY

Fig. 35

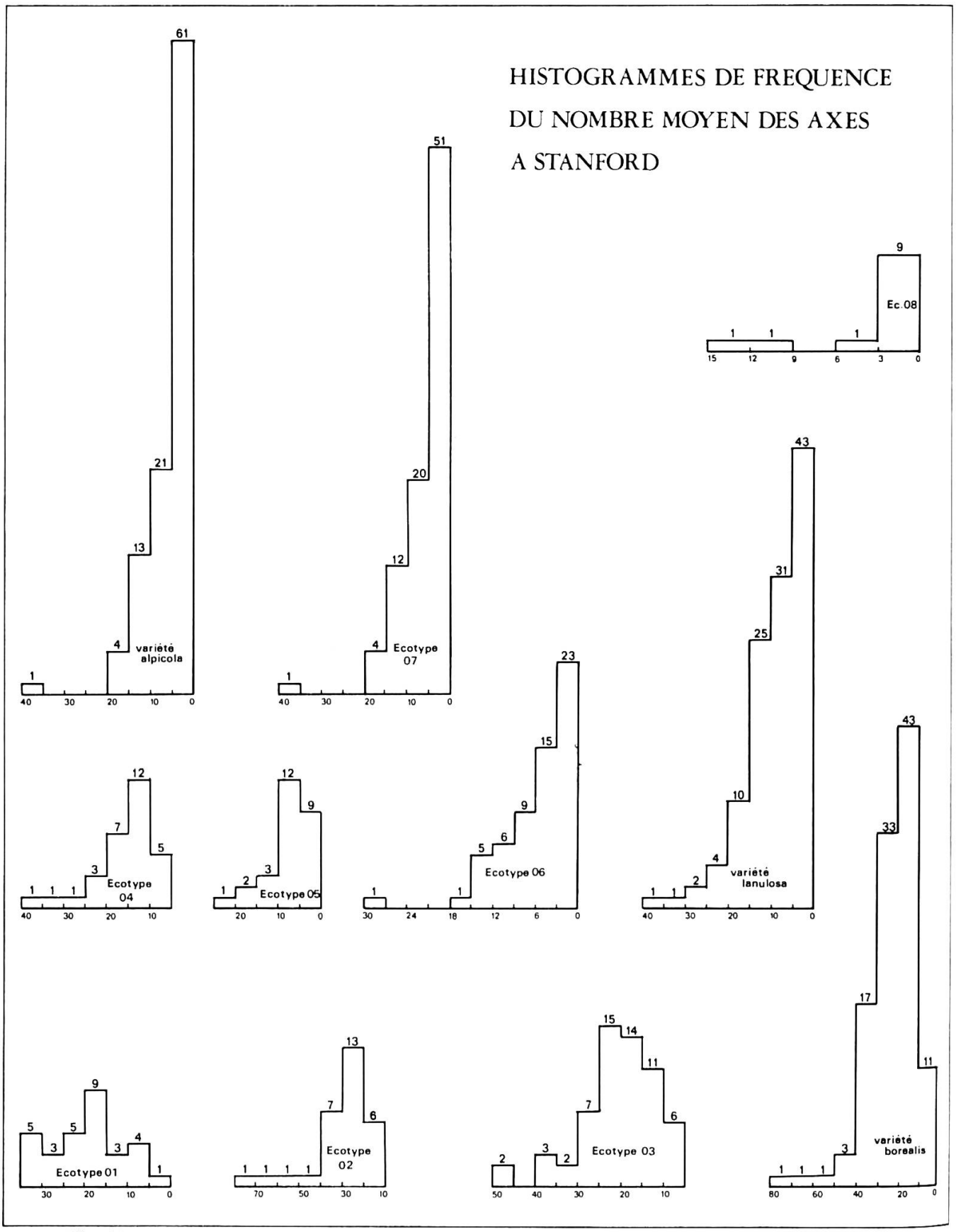

HISTOGRAMMES DE FREQUENCE
DU NOMBRE MOYEN DES AXES
A STANFORD
variété alpicola
Ecotype 07
Ec.08
Ecotype 04
Ecotype 05
Ecotype 06
variété lanulosa
Ecotype 01
Ecotype 02
Ecotype 03
variété borealis

Fig. 36

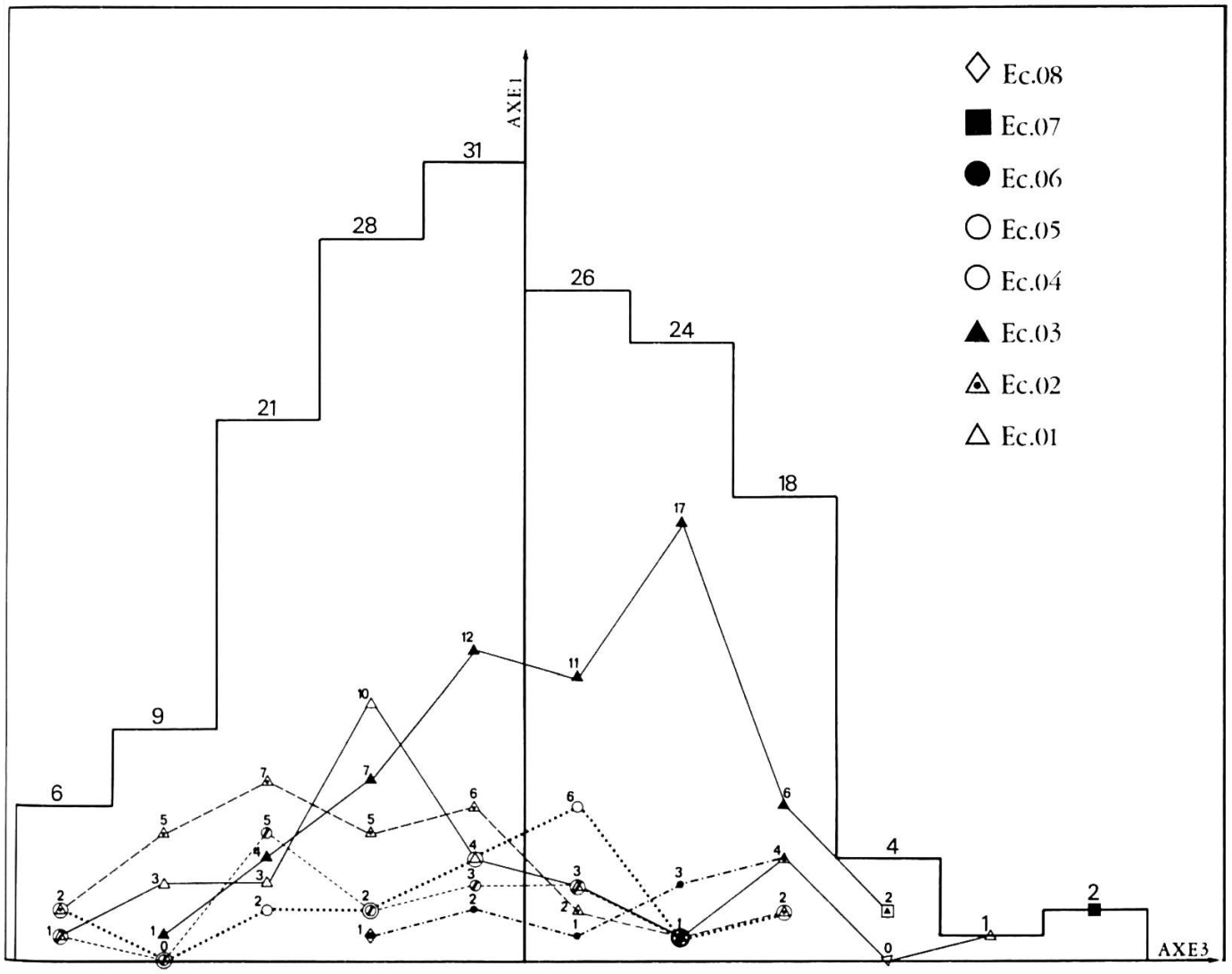



Fig. 37. – Histogramme de fréquence des projections de l'ensemble des sujets à *NBT.T.* nul rapportées à l'axe 3. Dans l'histogramme figurent les polygones de fréquence des écotypes concernés (ou quelques fréquences isolées).

## 4.1. Signification de la position des projections des deux ensembles de sujets définis à propos de l'étude du plan des axes 1-3

**Sujets à réponse du *NBT.* et du *LON.* nulles à Timberline**

*a) Position dans les quadrants II et III*

Pour les clones à réponses insignifiantes à Timberline, le quadrant II caractérise des projections de sujets vigoureux à Mather (modalité du *NBT.M.*) et dont les performances supplantent les résultats du *NBT.S.* (cf. fig. 39). En contre-partie, le quadrant III caractérise des projections

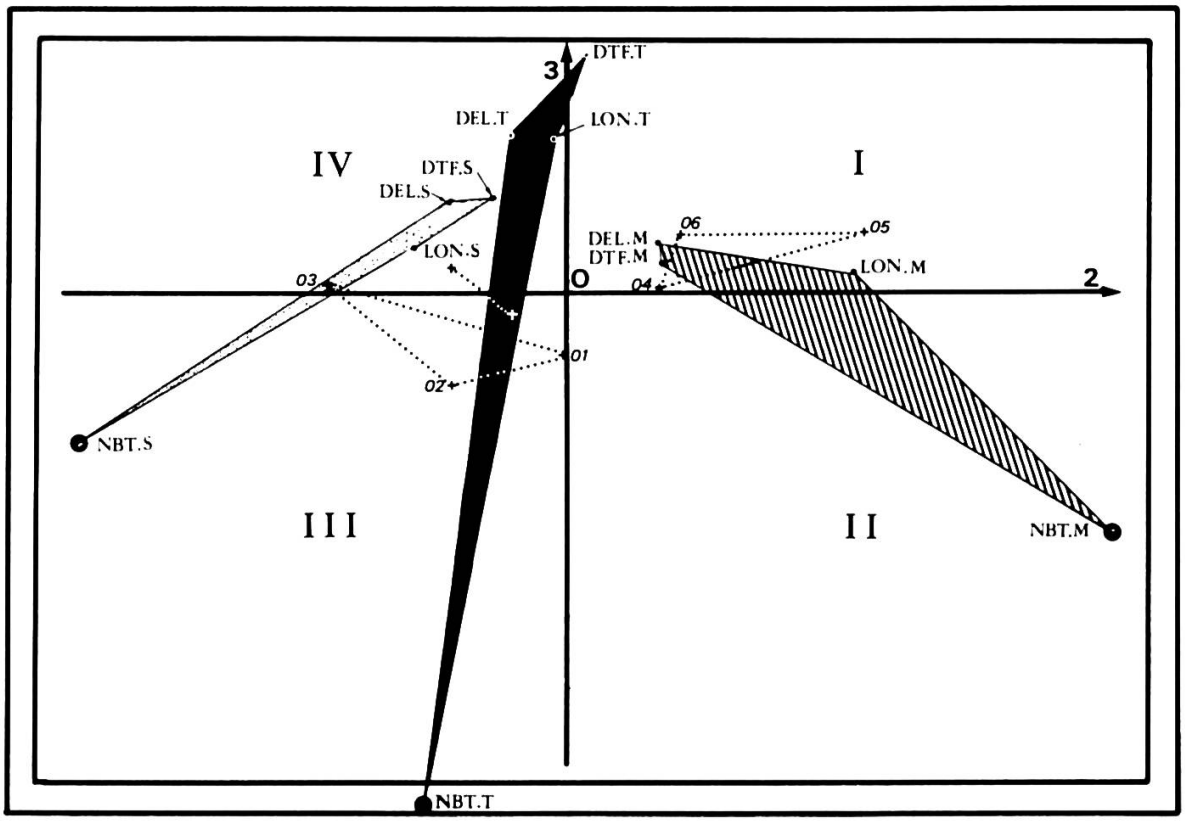



Fig. 38. – Diagramme dans le plan des axes 2-3. Polygones des projections des facteurs de chaque jardin expérimental et figures de liaison des centres des ellipses de chaque variété.

de sujets vigoureux à Stanford (modalité du *NBT.S.*) et dont les performances l'emportent sur les résultats du *NBT.M.*

*b) Position dans les quadrants I et IV*

Dans le quadrant I se projettent des sujets dont les valeurs du *NBT.M.* sont faibles mais supérieures à celles du *NBT.S.* Pour le quadrant IV, c'est exactement la situation inverse, les valeurs du *NBT.S.* faibles l'emportent cependant sur celles du *NBT.M.*

**Sujets à réponse du *NBT.* et du *LON.* positives à Timberline**

Pour les clones à réponses positives à Timberline, l'importance relative des modalités *NBT.M.* et *NBT.S.* détermine une projection soit à droite soit à gauche de l'axe 3 ou sur cet axe (cf. fig. 39). Les valeurs du *NBT.T.* relativement importantes placent les projections au-dessous de l'axe 2 et les faibles les situent au-dessus.

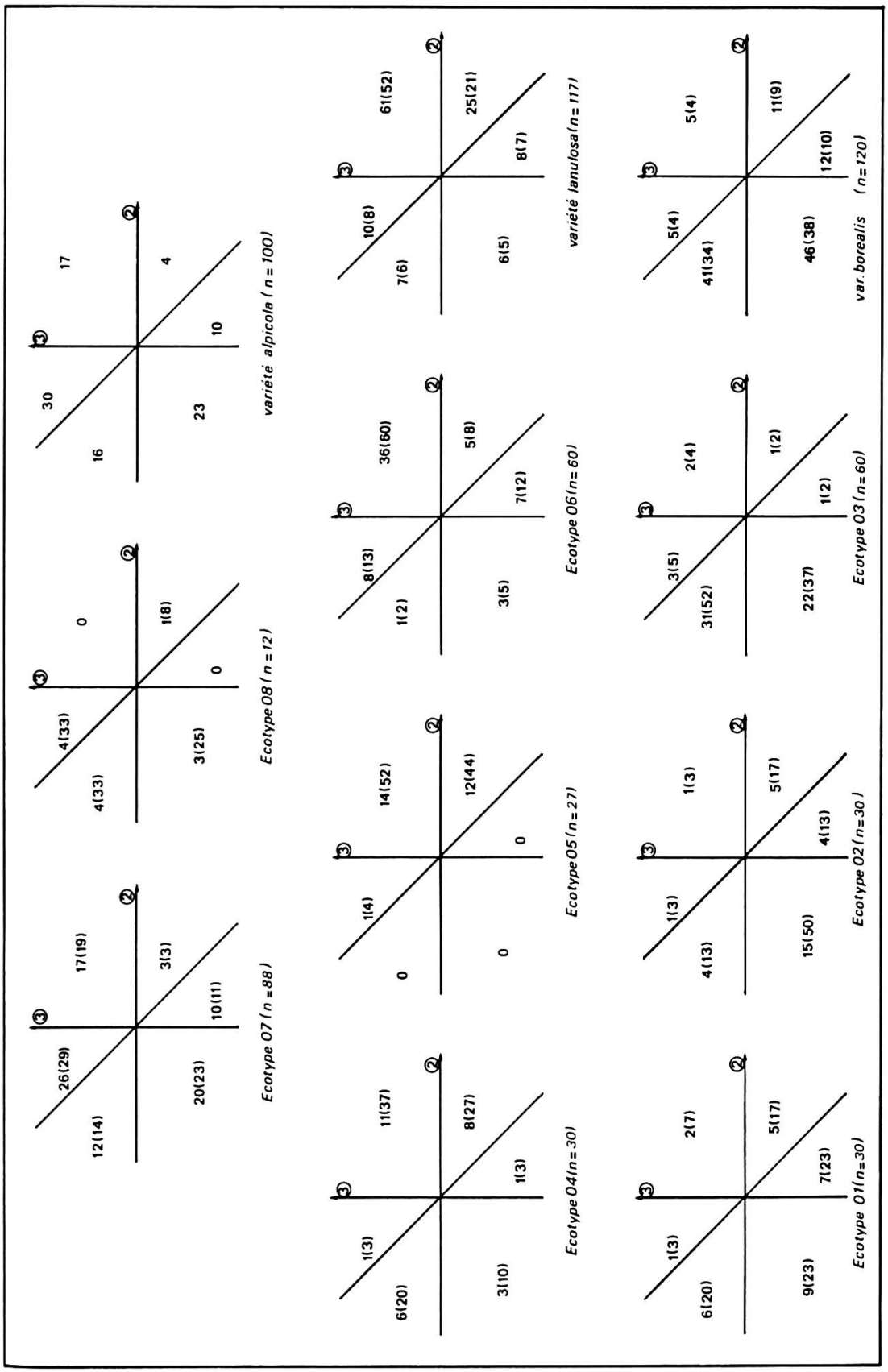



Fig. 40. – Report des fréquences des projections des sujets des écotypes et des variétés dans les quadrants du plan des axes 2-3. Entre parenthèses sont mentionnés les pourcentages. Dans les quadrants II et IV sont reportées les valeurs correspondant aux projections d'un côté ou de l'autre de la bissectrice.

Tableau 18. – Echiquier des surfaces de recouvrement et des indices de similarité des ellipses comparées 2 à 2 dans le plan des axes 2-3.

| Référence des ellipses | (01) | (02) | (03) | (04) | (05) | (06) | (07) | (08) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| (01) | S = 1,62 | Rec. = 0,94<br>% Rec. = 58,03<br>Sim. = 0,40 | Rec. = 0,51<br>% Rec. = 31,44<br>Sim. = 0,23 | Rec. = 0,60<br>% Rec. = 37,13<br>Sim. = 0,225 | | Rec. = 0,48<br>% Rec. = 29,82<br>Sim. = 0,76 | Rec. = 0,81<br>% Rec. = 50,16<br>Sim. = 0,22 | Rec. = 0,47<br>% Rec. = 29,24<br>Sim. = 0,24 |
| (02) | Rec. = 0,94<br>% Rec. = 56,72<br>Sim. = 0,40 | S = 1,66 | Rec. = 0,355<br>% Rec. = 30,95<br>Sim. = 0,145 | Rec. = 0,25<br>% Rec. = 15,10<br>Sim. = 0,08 | | Rec. = 0,275<br>% Rec. = 16,61<br>Sim. = 0,085 | Rec. = 0,805<br>% Rec. = 48,57<br>Sim. = 0,26 | Rec. = 0,28<br>% Rec. = 16,74<br>Sim. = 0,13 |
| (03) | Rec. = 0,51<br>% Rec. = 44,41<br>Sim. = 0,23 | Rec. = 0,355<br>% Rec. = 0,855<br>Sim. = 0,145 | S = 1,15 | Rec. = 0,20<br>% Rec. = 17,09<br>Sim. = 0,075 | | Rec. = 0,02<br>% Rec. = 1,55<br>Sim. = 0,01 | Rec. = 0,35<br>% Rec. = 30,74<br>Sim. = 0,12 | Rec. = 0,46<br>% Rec. = 39,77<br>Sim. = 0,30 |
| (04) | Rec. = 0,60<br>% Rec. = 36,44<br>Sim. = 0,225 | Rec. = 0,25<br>% Rec. = 15,17<br>Sim. = 0,08 | Rec. = 0,10<br>% Rec. = 11,88<br>Sim. = 0,075 | S = 1,65 | Rec. = 0,16<br>% Rec. = 9,82<br>Sim. = 0,94 | Rec. = 1,08<br>% Rec. = 65,76<br>Sim. = 0,45 | Rec. = 0,71<br>% Rec. = 42,97<br>Sim. = 0,22 | Rec. = 0,35<br>% Rec. = 21,23<br>Sim. = 0,16 |
| (05) | | | | Rec. = 0,16<br>% Rec. = 12,70<br>Sim. = 0,94 | S = 1,28 | Rec. = 0,46<br>% Rec. = 35,78<br>Sim. = 0,17 | | |
| (06) | Rec. = 0,48<br>% Rec. = 26,22<br>Sim. = 0,16 | Rec. = 0,275<br>% Rec. = 14,94<br>Sim. = 0,085 | Rec. = 0,02<br>% Rec. = 0,97<br>Sim. = 0,01 | Rec. = 1,08<br>% Rec. = 58,92<br>Sim. = 0,45 | Rec. = 0,46<br>% Rec. = 24,78<br>Sim. = 0,17 | S = 1,84 | Rec. = 0,53<br>% Rec. = 28,81<br>Sim. = 0,15 | Rec. = 0,06<br>% Rec. = 3,5<br>Sim. = 0,02 |
| (07) | Rec. = 0,81<br>% Rec. = 36,44<br>Sim. = 0,22 | Rec. = 0,805<br>% Rec. = 36,09<br>Sim. = 0,26 | Rec. = 0,35<br>% Rec. = 15,81<br>Sim. = 0,12 | Rec. = 0,71<br>% Rec. = 31,81<br>Sim. = 0,22 | | Rec. = 0,53<br>% Rec. = 23,80<br>Sim. = 0,15 | S = 2,23 | Rec. = 0,68<br>% Rec. = 30,43<br>Sim. = 0,29 |
| (08) | Rec. = 0,47<br>% Rec. = 57,64<br>Sim. = 0,24 | Rec. = 0,28<br>% Rec. =33,76<br>Sim. = 0,13 | Rec. = 0,46<br>% Rec. = 55,50<br>Sim. = 0,30 | Rec. = 0,35<br>% Rec. = 42,63<br>Sim. = 0,16 | | Rec. = 0,06<br>% Rec. = 7,07<br>Sim. = 0,02 | Rec. = 0,68<br>% Rec. = 82,55<br>Sim. = 0,29 | S = 0,82 |

Références des ellipses. Var. *borealis:* (01), (02), (03); var. *lanulosa:* (04), (05), (06); var. *alpicola:* (07), (08).

### 4.2. Signification de l'emplacement des ellipses

**Variété borealis**

Les races de la variété *borealis* ayant un comportement insignifiant à Timberline, leurs ellipses sont peu influencées par l'axe 3. L'orientation de leur grand axe, grosso-modo dans l'alignement de l'axe 2, est due à la dispersion des projections dans le sens des abscisses qui opposent les valeurs du *NBT.M.* et du *LON.M.* à celles du *NBT.S.* et du *LON.S.* (cf. fig. 39). On note que l'essentiel des projections des écotypes de cette variété est localisé à la gauche de la bissectrice des quadrants II et IV (cf. fig. 40).

**Variété lanulosa**

Un certain nombre de sujets des races de Groveland et de Mather ont des réponses positives à Timberline (la seconde plus encore que la première). Par ailleurs, ces sujets se comportent mieux à Mather qu'à Stanford. Ceci implique une orientation et un emplacement de leur ellipse très caractéristique et une répartition des projections essentiellement à droite de la bissectrice du quadrant II et dans le quadrant I (cf. fig. 39 et 40). Les points représentatifs de l'ellipse 06 sont surtout répartis à droite de la bissectrice précitée, et plus particulièrement dans le quadrant I vu que bon nombre de clones des races correspondantes ont des réponses positives, mais peu performantes à Timberline, et assez faibles à Mather et à Stanford.

**Variété alpicola**

L'agencement des ellipses de la variété *alpicola* est tel que la direction de leur grand axe tend à s'aligner sur celle du polygone des projections des facteurs à Timberline. Cela est la conséquence d'une dispersion des projections dans le sens des ordonnées qui traduit l'influence fondamentale du jardin subalpin. En effet, on note que si les points marginaux supérieurs correspondent aux clones à *NBT.* faible aux trois stations, les points marginaux inférieurs se réfèrent à des pousses à *NBT.T.* performant à Timberline (valeurs s'échelonnant de 10,7 à 18,3). Leur répartition dominante dans les quadrants III et IV résulte des réponses principales plus fortes à Stanford qu'à Mather (cf. fig. 39 et 40).

### 4.3. Conclusion

Le plan des axes 2-3 a pour caractéristique de bien séparer les trois entités variétales étudiées. En effet, les ellipses des écotypes 04, 05 et 06 de la variété *lanulosa* sont en majeure partie placées à droite de la bissectrice des quadrants II et IV tandis que celles de la variété *borealis*

correspondant aux écotypes 01, 02 et 03 sont, pour l'essentiel, situées à sa gauche. Par ailleurs, la valeur des indices de similarité de ces deux ensembles confirme cette interprétation (cf. tabl. 18).

Les ellipses 07 et 08 de la variété *alpicola* inféodées en totalité, ou presque, aux quadrants de gauche, se distinguent nettement de celles de la variété *lanulosa*. Si l'étude des indices de similarité montre qu'on est à la limite de la discrimination pour le parallèle 03 et 08 (cf. tabl. 18), il n'empêche que l'orientation subperpendiculaire des grands axes des ellipses des variétés *alpicola* et *borealis* différencie nettement les écotypes correspondants.

## 5. Recherche de la population la plus hétérozygote des races écologiques de montagne

L'adaptation des *Achillea* au froid intense et persistant de la Sierra Nevada à certaines altitudes, nécessite une accélération du biocycle, un raccourcissement de la taille, une diminution du nombre des tiges, enfin une augmentation de la teneur en sucres nécessaires à la résistance au gel en période de dormance. Les gènes sont à la base du fonctionnement des voies de biosynthèse qui conduisent à l'expression phénotypique de ces caractères. Or, les plants des variétés auxquelles on se réfère ici sont tous tétraploïdes ($2n = 36$, $x = 9$). En conséquence, chacun des systèmes géniques concernés par les caractères précités contient davantage de gènes qu'à l'état diploïde, et nous admettrons avec STEBBINS (1971), que chaque facteur a un effet quantitatif discret sur les critères à variation continue, interprétation qui rejoint celle exprimée à diverses reprises par DARLINGTON & MATHER (1952), MATHER & JINKS (1971), MATHER (1973) sur l'intéraction des polygènes dont on voit, de plus en plus, reconnaître l'existence (FALCONER, 1974; GRANT, 1975; DEMARLY, 1977). Il se trouve que les Achillées s'organisent en populations suffisamment proches les unes des autres pour permettre les échanges géniques, au point que leurs différences sont plus le fait de la sélection naturelle que de l'isolement spatial (CLAUSEN & al., 1948). Cela a conduit l'un de nous à imaginer que ces populations réparties sur une aire très allongée de la Sierra Nevada, principalement le long du versant ouest et secondairement sur son versant est, sont, à divers degrés, concernées par la variabilité potentielle (DARLINGTON & MATHER, 1952; MATHER & JINKS, 1971; MATHER, 1973). Dans l'hypothèse de systèmes polygéniques (variation continue), ou à gènes multiples (variation discontinue), à majorants et minorants, à la frange longitudinale supérieure de l'aire correspondraient par l'effet de la sélection naturelle des individus à tendance homozygotique (prédominance de majorants pour la résistance au gel et l'accélération du biocycle, de minorants pour la taille et le

nombre des tiges). A la frange longitudinale inférieure, les proportions des allèles seraient inversées (prédominance de majorants pour la taille et le nombre de tiges, de minorants pour la résistance au gel et l'accélération du biocycle). Il s'ensuit que dans un domaine réduit à une bande longitudinale englobant la courbe de niveau médiane de l'aire [(alt. 915 m. + 3400 m.)/2 # 2157 m.; d'après W. M. Hiesey, la limite altitudinale supérieure des *Achillea* est à environ 3400 m., cf. lettre du 17 février 1976] seraient placées les populations les plus chargées en variabilité potentielle et à balance interne de leurs sujets très hétérozygotes ou homozygotes potentiels la plus équilibrée [soit d'après DARLINGTON & MATHERS (1952), MATHER (1973), un système génétique à 2 couples de polygènes M1/m1 (majorant/minorant), M2/m2 (majorant/minorant) ségrégeant de manière indépendante et dont chaque allèle a soit un effet additif, soit un effet soustractif identique en valeur absolue. Les individus M1M1, M2M2 ou m1m1, m2m2 sont homozygotes et ils ont une variabilité phénotypique fixée, car respectivement croisés par un plant de génotype identique au leur, ils ont une descendance à génotype toujours semblable. Par contre, croisés entre eux, ils engendrent le bihétérozygote M1m1, M2m2 qui a une variabilité exprimée correspondant au phénotype moyen mais qui n'est pas fixée pour la descendance à venir. En effet, il porte en lui une variabilité latente ou variabilité potentielle ou réserve de variabilité, car autofécondé ou croisé par un autre plant de même génotype, il libère 9 génotypes différents à l'origine de 5 classes de phénotypes. Parmi cette descendance, il est intéressant de considérer les génotypes homozygotes M1M1m2m2 et m1m1M2M2 qui explicitent un phénotype identique à celui du bihétérozygote précité. Quand on les croise entre eux, ils engendrent cet hétérozygote à variabilité potentielle. Alors que l'hétérozygote M1m1, M2m2 a une balance équilibrée par l'intéraction des allèles majorants et minorants de chaque locus (expression d'un phénotype moyen), ces homozygotes M1M1m2m2 et m1m1M2M2 ont une balance équilibrée par l'intéraction de majorants et minorants de locus différents. C'est pourquoi Mather les appelle homozygotes à variabilité potentielle ou encore homozygotes potentiels].

Cette interprétation peut-elle s'appuyer sur un support solide? En parcourant, il y a quelques années, le traité de génétique de L'HÉRITIER (1954: 65, t. 1), l'un de nous (P. Bourreil) s'intéressa tout particulièrement aux résultats de ses recherches sur l'hérédité quantitave obtenus à partir de croisements entre souches de Drosophiles. Dans une telle expérience, la F1 est moins variable que les souches parentales et la F2 plus variable que la F1 n'excède pas l'amplitude de variation des parents d'origine. L'Héritier en vient à deux interprétations dont nous citons la seconde: la diminution de variabilité que présente la F1 par rapport aux souches parentales semble indiquer qu'un génotype hétérozygote est moins sensible aux accidents fortuits et aux variations du milieu qu'un génotype homozygote. Or, en F2, le plus grand nombre des génotypes est hétérozygote. Deux facteurs opposés vont donc intervenir dans la déter-

mination de son écart-type. D'une part, la ségrégation mendélienne tendra à l'augmenter, d'autre part, la réduction de variabilité phénotypique que nous supposons caractéristique des génotypes hétérozygotes jouera en sens inverse. Il se peut alors que le résultat global soit un écart-type égal à celui des souches bien que supérieur à celui de la F1.

Comment appliquer le concept de L'Héritier à notre étude?

Tout d'abord, on peut considérer les pourcentages des clones trivitaux encore en vie dans les trois jardins au terme de l'expérience (cf. tabl. 19 où l'on a aussi mentionné les résultats concernant les clones à létalité dans un ou plusieurs jardins; on a, par ailleurs, séparé les clones à viabilité stable pour la durée de l'expérience de ceux qui meurent au-delà de la première année de culture dans une ou plusieurs stations expérimentales), caractéristique à signification certaine quant à l'évaluation du degré de sensibilité des populations par rapport aux variations du milieu. Abstraction faite de l'anomalie de la population de Big Horn Lake (cf. col. 1, tabl. 19) pour laquelle on peut suspecter le résultat, vu le faible nombre d'individus de l'échantillonnage, on constate que le pourcentage des clones trivitaux des populations de la Sierra Nevada s'organise en un gradient ascendant-descendant dont la valeur maximale correspond à la population de Yosemite Creek située à 2200 m., donc tout près de la courbe de niveau médiane de l'aire. Or, si la vitalité n'était que le reflet de l'adaption au froid, on n'observerait pas de décroissance des pourcentages de ces clones pour des altitudes supérieures à 2200 m. On peut, en fait, essentiellement imputer un tel résultat à leur réponse au jardin de Mather. A ce sujet, il faut se rappeler que les quatre populations concernées de la variété *alpicola* ont une structure anatomique qui perturbe leur comportement dans ce jardin. Malgré un appareil végétatif souterrain équivalent, caractérisé par un rhizome grêle porteur de racines superficielles fibreuses, ces populations réagissent de moins en moins bien à Mather, au fur et à mesure que leur provenance altitudinale est plus élevée. Dans l'esprit de l'hypothèse de L'Héritier, on peut très bien concevoir qu'à l'origine de l'accentuation de cette déficience, il y a une baisse progressive de l'hétérozygotie, donc une augmentation de l'homozygotie des locus des systèmes génétiques concernant divers caractères [la corrélation entre viabilité et hétérozygotie a suscité de nombreuses analyses. En particulier, pour BREESE & MATHER (1960), MATHER (1973), elle n'est pas généralisable et la spécificité génique est tout aussi importante que l'hétérozygotie. Cependant, MAYR (1974) mentionne que partout où ils existent les hétérozygotes sont supérieurs pour d'innombrables raisons qui sont, en définitive, physiologiques, mais non entièrement comprises. Il souligne l'importance de la variation phénotypique des individus homozygotes ou consanguins qui sont plus fortement affectés par les variations de l'environnement, car moins capables de compenser physiologiquemet l'impact non équilibré des facteurs de celui-ci].

Tableau 19. – Vitalité et létalité des clones des populations des races d'*Achillea millefolium* de la Sierra Nevada.

| *Variétés* | *Races* | *Populations* | *Caractéristiques permanentes des clones durant l'expérimentation* | | | *Caractéristiques variables des clones au cours des années de culture* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Cl. 3-vitaux* (1) | *Cl. 1-légaux* (2) | *Cl. 2-légaux* (3) | *Cl. 3-vitaux Cl. 1-létaux* (4) | *Cl. 3-vitaux Cl. 2-létaux* (5) | *Cl. 3-vitaux Cl. 1-létaux Cl. 2-létaux* (6) | *Cl. 1-létaux Cl. 2-létaux* (7) | *Cl. 2-létaux Cl. 3-létaux* (8) |
| Var. *alpicola* | Ecotype 08 | B. H. Lake (3350 m) | 4 (33) | 3 (25) | 1 (8) | 1 (8) | – | 1 (8) | 2 (17) | – |
| | Ecotype 07 | Timberline (3050 m) | 6 (21) | 7 (25) | - | 13 (46,4) | – | – | 1 (4) | 1 (4) |
| | | T. meadows (2620 m) | 16 (53) | 2 (7) | 1 (3) | 9 (30) | – | – | 2 (7) | 11 (37) |
| | | T. Lake (2500 m) | 20 (67) | 2 (7) | – | 8 (27) | – | – | – | – |
| Var. *lanulosa* | Ecotype 06 | Y. Creek (2200 m) | 25 (83) | 2 (7) | 1 (3) | 1 (3) | – | – | 1 (3) | – |
| | | V. Aspen (1950 m) | 16 (53) | 7 (23) | 1 (3) | 5 (17) | – | – | 1 (3) | 6 (20) |
| | Ecotype 05 | Mather (1400 m) | 11 (41) | 15 (55,5) | – | – | – | – | 1 (3,7) | – |
| | Ecotype 04 | Groveland (915 m) | 1 (3,3) | 8 (27) | – | 7 (23) | 1 (3) | 3 (10) | 8 (27) | 2 (7) |

*N.B.* Le nombre entre parenthèses correspond au pourcentage rapporté à la population. Clones 3-vitaux: clones en vie aux trois jardins durant la période d'expérimentation. Clones 1-létaux, 2-létaux: clones morts dans une ou deux stations expérimentales.

Tableau 20. – Relation entre les ellipses représentatives des races d'*Achillea millefolium* de la Sierra Nevada et les projections des sujets correspondants dans le plan des axes 1-2 de l'analyse factorielle.

| *Ecotype* | *Surface des ellipses* | *Nombre de sujets* | | *Nombre de projections (et leur pourcentage) en dehors de l'ellipse* | | *Projections dans l'ellipse* | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | *Nombre* | | *Nombre rapporté à l'unité de surface* | | *Pourcentage* | | *Pourcentage rapporté à l'unité de surface* | |
| | | *Eco-type* | *Popula-tion* | *Eco-type* | *Popula-tion* | *Eco-type* | *Popula-tion* | *Eco-type* | *Popula-tion* | *Eco-type* | *Popula-tion* | *Eco-type* | *Popula-tion* |
| Ec. 08 B. H. Lake | 0,4994 | 12 | 12 | 8 (66,7) | 8 (66,7) | 4 | 4 | 8 | 8 | 33,3 | 33,3 | 66,7 | 66,7 |
| Ec. 07 Ensemble | 0,5878 | 88 | | 43 (48,9) | | 45 | | 76 | | 51,1 | | 86,9 | |
| Ec. 07 Timberline | | | 28 | | 17 (60,7) | | 11 | | 19 | | 39,3 | | 66,9 |
| Ec. 07 T. mdws | | | 30 | | 16 (53,3) | | 14 | | 24 | | 46,7 | | 79,4 |
| Ec. 07 T. Lake | | | 30 | | 10 (33,3) | | 20 | | 34 | | 66,7 | | 113,4 |
| Ec. 06 Ensemble | 0,8861 | 60 | | 27 (45) | | 33 | | 37 | | 55 | | 62,1 | |
| Ec. 06 Y. Creek | | | 30 | | 13 (43,3) | | 17 | | 19 | | 56,7 | | 64 |
| Ec. 06 V. Aspen | | | 30 | | 14 (46,7) | | 16 | | 18 | | 53,3 | | 60,1 |
| Ec. 05 Mather | 1,2410 | 27 | 27 | 19 (70,4) | 19 (70,4) | 8 | 8 | 6,45 | 6,45 | 29,6 | 29,6 | 23,8 | 23,8 |
| Ec. 04 Groveland | 1,7745 | 30 | 30 | 20 (66,7) | 20 (66,7) | 10 | 10 | 5,63 | 5,63 | 33,3 | 33,3 | 18,6 | 18,6 |

* Les surfaces sont rapportées à celles de l'ellipse de référence.

Pour vérifier si la population de Yosemite Creek est la plus hétérozygote, il convient d'élargir notre champ d'investigation en s'appuyant sur l'analyse factorielle des correspondances déjà effectuée. On éliminera d'emblée le plan des axes 2-3 qui ne conservent respectivement que 11 à 13% de l'information. On ne retiendra pas davantage le plan 1-3 qui explicite pour les populations de la Sierra Nevada une nette prédominance du *NBT.T.* influant, pour l'essentiel, sur la position des abscisses des projections des sujets alors que ses valeurs sont, en fait, nettement inférieures à celles du *NBT.M.* et du *NBT.S.* Finalement, seul conviendra le plan 1-2 qui oppose plus équitablement les critères les plus discriminants, à savoir ceux du *NBT.* et du *LON.* Cela précisé, on note que si par analogie avec la position des projections des facteurs sur les axes (cf. fig. 13 et 17), le critère de la longévité est dans ce plan peu discriminant, le fait d'observer des résultats *NBT.S.*, *NBT.M.*, *NBT.T.* et *LON.S.*, *LON.M.*, *LON.T.* positifs est un indice de la viabilité trilocale des clones que l'ordinateur intègre donc de manière indirecte, sous une forme masquée (il intègre aussi de manière indirecte la notion de clone 1-létal ou 2-létal dès le début de l'expérimentation dans un ou deux jardins botaniques, puisque les réponses des *NBT.*, *LON.*, *DTF.* y sont nulles). Nantis de ces données, il est clair que plus l'amplitude de la variation phénotypique trilocale des valeurs des critères *NBT.* et *LON.* sera d'un clone à l'autre différente, plus la répartition des projections des sujets sera dispersée et impliquera une surface d'ellipse plus grande. Ainsi, une population comme celle de Groveland à deux catégories de clones presque équipartites – ceux qui ont des réponses positives du *NBT.* et du *LON.* à Timberline pendant une partie ou la totalité de la durée de l'expérimentation et ceux qui y ont des réponses nulles en permanence – est dotée d'un grand étalement de l'amplitude de leur variation phénotypique, d'où une importante dispersion des projections des sujets et une surface d'ellipse grande (la plus grande des écotypes de la Sierra Nevada, cf. fig. 9 et tabl. 8). En contre-partie, à l'écotype 07, caractérisé par un bon pourcentage de clones trivitaux et très peu d'individus à réponses nulles en permanence dans l'un ou l'autre des trois jardins, correspond une ellipse plus réduite. Dans l'hypothèse où l'on aurait pu examiner un échantillonnage plus importante de la race de Big Horn Lake (une trentaine de clones au lieu de douze), il est très probable que l'ellipse correspondante serait plus renflée (sensibilité léthale à Mather et à Stanford mieux mise en évidence) et donc à surface plus grande que celle de la 07. Autrement dit, l'écotype 07 serait le moins sensible de la Sierra Nevada aux variations de milieu suscitées par le clonage dans les trois jardins expérimentaux (cf. tabl. 8). On peut d'ailleurs confirmer le bien-fondé de cette interprétation en prenant en compte le nombre de projections d'une race incluses dans son ellipse et rapporté à l'unité de surface ou le pourcentage de ce nombre rapporté à la même unité (cf. tabl. 20), car on obtient un résultat prouvant que l'écotype 07 est bien le moins plastique. Qui plus est, en comparant de la même manière les 8

populations des 5 écotypes de la Sierra Nevada (cf. tabl. 20) on observe que l'une d'elles explicite très nettement la moins grande variation phénotypique globale. Il s'agit de la population de Tenaya Lake que nous considérerons comme la plus hétérozygote [dans une étude préliminaire, non développée ici, concernant dans le plan des axes 1-2, le tracé des 12 ellipses des échantillonnages des *Achillea* de la Californie centrale, se confirme notre interprétation. Là, l'ellipse de Big Horn Lake obtenue à partir d'un nombre insuffisant de clones, comme cela a été précisé, est à peine plus réduite que celle de Tenaya Lake et il faut noter surtout que les ellipses de Tuolumne meadows et de Timberline ont une surface plus importante que celle de la population du lac Tenaya. Dans cette nouvelle nomenclature, on note donc, une décroissance des surfaces de l'ellipse 05 (échantillonnage de Groveland) à la 09 (échantillonnage de Tenaya Lake) suivie de l'accroissement des surfaces des ellipses 10 (échantillonnage de Tuolumne meadows) et 11 (échantillonnage de Timberline). Cette distribution des surfaces corroborant notre interprétation sur la variation phénotypique globale, sera ultérieurement complétée par une étude des projections des sujets, qui devrait étayer plus encore nos conclusions (à propos des populations de Tenaya Lake et Yosemite Creek, il nous paraît intéressant de rappeler ici le parallèle établi par CLAUSEN (1951) sur les tailles trilocales de 15 clones. Les $\bar{X}$ des tailles de ceux de Tenaya Lake sont quasi-identiques dans les trois jardins expérimentaux, contrairement aux trois moyennes arithmétiques concernant l'échantillonnage de Yosemite Creek. Il note que cette uniformité statistique apparente représentative de la population du lac Tenaya masque cependant la grande diversité individuelle qui, en elle-même, est d'une grande signification évolutive. Quant à nous, nous retiendrons des graphiques de Clausen (p. 41) que la variation phénotypique des tailles de chaque clone est nettement plus faible pour la population de Tenaya Lake que pour celle de Yosemite Creek, et nous aborderons maintenant certaines considérations déjà formulées par MAYR (1974). Il existe des gènes favorisés par la sélection naturelle qui, en qualité de répresseurs, suppriment la manifestation phénotypique (pénétrance) d'autres gènes dominants (notion d'épistasie). Ces modificateurs de la pénétrance ne constituent qu'une des catégories de la grande classe des gènes qui contribuent à prévenir des déviations à partir du phénotype normal de l'espèce. Ils suppriment ou tamponnent les variations du phénotype causées par l'environnement et ils sont un moyen autorégulateur – homéostasie – qui tend à restaurer les conditions internes qui existaient avant une perturbation. Les hétérozygotes seraient dotés d'une meilleure homéostasie que les homozygotes car ils auraient une plus grande variabilité biochimique pour satisfaire à une ou plusieurs fonctions données)].

Finalement, à moins de 400 m. au-dessus de la courbe de niveau médiane des courbes de niveau présumées extrêmes de l'aire des *Achillea* de la Sierra Nevada, nous croyons avoir repéré la population la plus hétérozygote. Cette étude n'est, certes, pas exhaustive et il est possible

que d'autres recherches ponctuelles, localisées entre 2200 m. et 2500 m., placent en exergue à notre théorie la découverte de populations à variabilité potentielle encore plus importante pour les caractères quantitatifs étudiés.

# CONCLUSION GÉNÉRALE

Reprenant, dans un esprit nouveau, l'étude de huit écotypes d'un transect E.-W. de la Sierra Nevada réalisée à partir des résultats de quatre critères (*NBT., LON., DTF., DEL.*) évalués sur des clones cultivés dans les Jardins botaniques de Stanford (30 m.), Mather (1400 m.) et Timberline (3050 m.), nous avons, tant par la méthode dichotomique (cf. fig. 7), que par celle de l'analyse factorielle des correspondances, corroboré leur individualisation.

Par la méthode des systématiciens, la différenciation écotypique a été justifiée à partir de trois étapes de comparaison de la variation génotypique. Ainsi, dans la première, on a procédé à l'examen du degré de longévité des clones au jardin expérimental de Timberline qui a permis de séparer deux ensembles, celui des variétés de montagne – cadre de notre étude – les variétés *lanulosa* et *alpicola,* et celui de basse altitude, la variété *borealis.* Dans la deuxième a été considérée, pour chaque ensemble, la longévité au Jardin expérimental de Mather. Pour la variété *borealis,* l'écotype 03 de piémont (populations de Clayton et Knight's Ferry) à dormance estivale, automnale et hivernale – alors qu'il s'agit d'une race de mois frais dans ses deux stations d'origine – est défavorisé et se ségrège du sous-ensemble des populations de Bodega et San Gregorio. Pour les deux autres variétés, la gradation des résultats suggère l'existence de trois sous-ensembles nettement individualisés par la nature des facteurs sélectifs à l'origine des réponses des pousses. Le premier comprend les populations de Mather, Aspen Valley et Yosemite Creek, tout à fait ou assez bien adaptées à l'environnement du jardin; le second – écotype de Groveland (915 m. d'altitude) – est influencé par les températures minimales à Mather (1400 m. d'altitude); le troisième englobant les populations de la variété *alpicola,* nettement adaptées au froid puisqu'en provenance d'altitudes variant de 2500 m. à 3350 m., est, par contre, sensible à la sécheresse et à la chaleur estivale du jardin précité.

Dans la troisième étape, la comparaison des moyennes arithmétiques de la taille maximale des sujets des échantillonnages de chaque population, à Stanford et à Mather, a permis, à partir des subdivisions de deuxième ordre, de différencier les six écotypes restants.

Par la méthode des statisticiens, la différenciation écotypique a été justifiée de deux manières.

A partir de l'indice de similarité des ellipses comparées 2 à 2, on note que dans le plan des axes 1-2, six écotypes sur huit sont différenciés (pour le parallèle des ellipses 07 et 08, la similarité = 0,36 ne permet pas de distinguer les écotypes correspondants). Dans le plan des axes 1-3, les

écotypes de Bodega (01) et de la zone de piémont (03) sont mieux discriminés (similarité = 0,13 au lieu de 0,26 dans le plan précédent).

A partir de l'orientation nettement différente du grand axe des ellipses 07 et 08 qui se chevauchent dans le plan 1-2,on a pu différencier les races correspondantes, car l'inclinaison plus accentuée de l'ellipse de Big Horn Lake est surtout imputable à un fort pourcentage de projections de sujets à réponses nulles à Stanford, à Mather ou aux deux jardins (répercussion de la tendance homozygotique qui sensibilise les souches aux variations du milieu) et qui coiffent son apex. D'ailleurs, nous verrons par la suite (recherches en cours) que les analyses factorielles partielles par jardin séparé (à Stanford d'une part, à Mather d'autre part) doivent corroborer nettement cette différenciation écotypique.

Notre étude statistique ne se limite pas qu'à ce premier objectif. A partir de la position des projections des facteurs dans les quadrants, de celle de leurs abscisses et de leurs ordonnées, nous avons, par analogie, pu ordonner en gradient de discrimination les modalités Stanford, Mather et Timberline des quatre critères d'étude *NBT.*, *LON.*, *DTF.* et *DEL.* Cette comparaison primordiale a permis d'interpréter la position dans les quadrants, en abscisses et en ordonnées, des projections des sujets dans chaque plan d'étude et, partant, d'exploiter au maximum la position relative, la configuration et l'orientation des ellipses pour lesquelles on a, en première approximation, assimilé les centres aux clones moyens des échantillonnages des écotypes correspondants. Une telle conception de l'analyse factorielle nous a permis d'appréhender de manière satisfaisante la signification des principaux axes, et de bien voir l'intérêt de l'étude du plan des axes 2-3.

L'axe 1 oppose fondamentalement les modalités des critères du nombre moyen et de la longueur maximale des tiges à Stanford (ordonnées négatives) et à Timberline (ordonnées positives). Nous dirons plus subtilement qu'il ordonne de bas en haut les centres des ellipses en fonction de la distribution bioclimatique des écotypes qu'elles représentent (écotypes de basse altitude, écotypes des étages montagnards, subalpins et alpins). Dans le cadre d'une telle sériation, à une inversion près provoquée par l'influence du facteur sélectif vent frais de l'Océan Pacifique qui réduit la taille des Achillées de la zone côtière le prenant de plein fouet, cet axe détermine, des ordonnées positives aux ordonnées négatives, une séquence des races en concordance avec le gradient de la durée croissante de la période d'activité des végétaux implantés dans les stations qu'elles occupent. En définitive, à travers la réponse des races des *Achillea,* l'axe 1 traduit l'influence d'un gradient du climat, déduction qui justifie pleinement le titre «Environmental responses of climatic races of Achillea».

L'axe 2 oppose essentiellement les modalités des critères du nombre moyen et de la longueur maximale des tiges aux stations de Mather (abscisses positives), de Stanford (abscisses négatives). Les résultats de Timberline (modalité *NBT.T.* et non pas *LON.T.* très peu discriminante) ont un effet secondaire sur la position des projections des sujets à réponse

positive à la station subalpine. Cet axe traduit le degré d'importance relative de la réponse principale des clones au jardin de Mather, par rapport à celle obtenue aux deux autres. La dominance de Mather correspondant aux abscisses positives, les ellipses des écotypes de la variété *lanulosa* y seront presque entièrement localisées. La dominance de Stanford et Timberline correspondant aux abscisses négatives, les ellipses des écotypes des variétés *borealis* et *alpicola* y seront fixées pour l'essentiel. Une telle séparation est concomitante d'une différenciation de la structure anatomique de l'appareil souterrain des Achillées à incidence sur le comportement des pousses. Les plants des variétés *borealis* et *alpicola* sont dotés d'un système racinaire superficiel et fibreux qui les défavorise en période estivale au jardin de Mather. Les plants de la variété *lanulosa* à races à échelonnement altitudinal (950-2200 m.) englobant l'altitude de la station de Mather (1400 m.), sont dotés d'une racine pivotante qui les y favorise à la même époque. L'axe 2 traduit donc une réponse de chaque écotype en rapport avec la structure de l'appareil végétatif souterrain des pousses des Achillées, et qui est aussi fonction de la relation complexe du sol, de la température et de l'eau des trois jardins.

L'axe 3 qui oppose pour chaque sujet les modalités du *NBT.* (abscisses négatives) à celles des trois autres critères (abscisses positives) traduit un gradient de vigueur des clones. Concrétisé par les valeurs du nombre moyen des tiges (essentiellement, celles du *NBT.T.* plus discriminantes que celles des *NBT.M.* et *NBT.S.* pour les clones à réponse positive à la station subalpine), ce gradient croît en direction des abscisses négatives. Il explicite les performances de certains sujets de la population de Tuolumne Meadows (écotype 07) au jardin de Timberline et de certains sujets de basse et moyenne altitude aux jardins de Stanford et Mather [populations de Bodega (écotype 01) et de San Gregorio (écotype 02) surtout, populations de Groveland (écotype 04) et de Mather (écotype 05) secondairement].

Nous avons montré que le plan des axes 2-3 sépare – à l'instar des plans 1-2 et 1-3 – les trois variétés d'*Achillea millefolium*. A droite de l'axe 3 et, mieux encore, de la bissectrice des quadrants II et IV figurent la surface maximale des ellipses de la variété *lanulosa* et la plupart des projections de leurs sujets. A leur gauche est localisé l'essentiel des ellipses des variétés *alpicola* et *borealis* et des projections qui s'y rapportent. Une telle séquence reflète l'influence de l'axe 2 qui se traduit encore par la direction de l'allongement de celles de la variété *borealis*. L'influence de l'axe 3 se répercute nettement dans la détermination de l'allongement des 07 et 08. Il s'ensuit que l'orientation subperpendiculaire de l'allongement des ellipses des variétés *borealis* et *alpicola* caractérise deux ensembles de dispersion de projections à signification très différente: les premières correspondent à des sujets à réponses principales nulles au jardin subalpin tandis que les secondes se réfèrent à des sujets à réponses principales qui y sont positives.

En dernier lieu, nous croyons avoir repéré, à partir de comparaisons des pourcentages de projections de sujets rapportés à l'unité de surface de l'ellipse représentative de chaque écotype dans le plan des axes 1-2, la population de la Sierra Nevada la plus hétérozygote – population de Tenaya Lake – tout au moins pour les critères les plus discriminants du nombre moyen et de la taille maximale des tiges, tout au plus pour les quatre critères du *NBT.*, du *LON.*, du *DEL.* et du *DTF.* Pour ce faire, on s'est basé sur l'idée qu'un génotype hétérozygote est moins sensible aux variations du milieu qu'un génotype homozygote ainsi que sur l'hypothèse des gènes multiples (variation discontinue) et des polygènes (variation continue).

Au terme de ce premier travail d'analyse factorielle des correspondances qui a – tout comme l'enseignement assuré – longuement occupé l'un de nous, celui-ci veut rendre hommage à la Carnegie Institution of Washington pour avoir permis, il y a plus de trois décennies, la réalisation d'un travail aussi fondamental que celui sur les races climatiques des Achillées californiennes. Il connaît bien la difficulté de l'expérimentation lui qui – hormis une période d'un mois, en été – doit assurer seul l'entretien de ses cultures de graminées au Jardin botanique de la Faculté des sciences de Saint-Jérôme. C'est pourquoi, il a tenté de se surpasser dans les prolongements d'une étude prenant assise sur les résultats obtenus dans trois jardins de la Californie centrale aussi écologiquement différents que ceux de Stanford, Mather et Timberline, et dont les impedimenta matériels et financier mis en œuvre ont très probablement été sans commune mesure avec les moyens dont il dispose.

# RÉSUMÉ

Les principales données de l'ouvrage «Environmental response of climatic races of Achillea», œuvre de J. Clausen, D. D. Keck & W. M. Hiesey (1948) ont suscité de nouvelles recherches. Ces données correspondent aux mesures de quatre critères (nombre moyen – *NBT.* – et longueur maximale – *LON.* – des tiges, date d'apparition – *DTF.* – de la première fleur et degré de longévité des plants – *DEL.* – durant le temps de l'expérimentation) concernant huit écotypes d'un transect E.-W. de la Californie centrale dont les clones représentatifs ont été cultivés dans les trois jardins expérimentaux de Stanford (30 m.), Mather (1400 m.) et Timberline (3050 m.).

A partir de la méthode dichotomique opposant des ensembles de clones, la différenciation de ces huit races écologiques a été justifiée par la comparaison du *DEL.* aux jardins de Timberline et de Mather, et des $\overline{X}$ du *LON.* aux jardins de Mather et de Stanford.

A partir de l'analyse factorielle des correspondances, la différenciation écotypique a été mise en évidence par la comparaison de l'indice de similarité des ellipses représentatives des races comparées 2 à 2 et par l'orientation différente du grand axe de certaines d'entre elles. Si la programmation a été conçue par les statisticiens, l'exploitation des résultats a été mise à la portée de tous les chercheurs par le taxonomiste qui a toujours fait référence aux données transmises à l'ordinateur. On notera que les fondements de toute l'interprétation se résument en une relation: il existe une correspondance étroite entre les douze facteurs de l'analyse factorielle et les douze modalités des quatre critères étudiés (modal. Stanford, modal. Mather, modal. Timberline, soit $3 \times 4 = 12$). Autrement dit, dans le plan des axes étudiés, une modalité est soit dans le sens des abscisses, soit dans le sens des ordonnées, soit dans le quadrant d'autant plus discriminante que la projection du facteur correspondant soit sur les abscisses, soit sur les ordonnées, soit dans le quadrant est plus excentrique. Outre les conclusions auxquelles elle conduit, cette stratégie par hiérarchisation des influences des modalités permet d'élucider la signification des axes. L'axe 1 qui échelonne les races d'*Achillea* des ordonnées négatives (écotypes de basse altitude) aux ordonnées positives (écotypes de la Sierra Nevada) traduit l'influence gradientale du climat qui au niveau des végétaux détermine un raccourcissement de la durée de leur période de croissance dans leur station naturelle. L'axe 2 explicite une réponse de chaque écotype en rapport avec la structure de son appareil végétatif souterrain, et qui est une fonction de la relation complexe du sol d'abord, ensuite de la température et de l'eau dont disposent les trois jardins. L'axe 3 traduit dans le plan 1-3, des abscisses positives aux abscisses négatives, un gradient de la vitalité des clones caratérisé par le *NBT.* (*NBT.T.* surtout pour les clones à réponse positive au jardin de Timberline, *NBT.M.* et *NBT.S.* pour les autres). S'il ne facilite pas la différenciation écotypique, le plan des axes 2-3 ségrège nettement les trois variétés, d'une part en fonction de leur structure racinaire (ellipses de la var. *lanulosa* opposées à celles des var. *borealis* et *alpicola*), d'autre part en fonction de leur réponse au jardin de Timberline (orientation différente des ellipses des var. *borealis* et *alpicola* qui se chevauchent). En dernier lieu, l'étude de la surface des ellipses et de la distribution des projections des sujets qui leur correspondent suggère que la population de Tenaya Lake située à 2500 m. d'altitude est la plus hétérozygote de celles des *Achillea* étudiés en Sierra Nevada.

# SUMMARY

The principle results presented by J. Clausen, D. D. Keck & W. M. Hiesey (1948), in their work entitled «Environmental responses of climatic races of Achillea» are subjected to new research. The data are based on the measurement of four criteria, viz. average number (*NBT.*) of stalks and their maximum length (*LON.*), date of appearance of the first flower (*DTF.*), and length of life of the plants (*DEL.*) during the experimental period. Eight ecotypes were collected from an E.-W.-transect in Central California and representative clones were cultivated in three experimental gardens, namely Stanford (30 m.), Mather (1400 m.) and Timberline (3050 m.).

Using a dichotomous method of contrasting all the clones, the distinction of these eight ecological races was justified by comparing *DEL.* at Timberline and Mather, and also $\bar{X}$ of *LON.* at Mather and Stanford.

Using factorial analysis of correspondance, ecotypic differentiation was demonstrated by comparing the similarity coefficients of the ellipses representing the races contrasted in pairs, and by studying the differences in the orientation of the major axis for certain of them. Even though the programme was conceived by the statisticians, the results were exploited and brought to the use of all research workers by the taxonomist who has always made reference to the data used in the calculations. The interpretation is based on one relation, namely on the existence of a narrow correlation between the twelve factors of the factorial analysis and the twelve modules of the four phenomena studied (mod. Stanford, mod. Mather, mod. Timberline, that is $3 \times 4 = 12$). In other words, in the plane of the axes studied, a module is either in the direction of the abscissae or in the direction of the ordinates, or in the quadrant where the projections of the corresponding factor on the mentioned axes is more discriminant the more they are excentric.

In addition to the conclusions to which it leads, this strategy by ranking the different influences of the modules allows us to elucidate the significance of the axes. Axis 1 on which the *Achillea* races fall in negative values for the ecotypes of low altitude, and in positive values for the ecotypes of the Sierra Nevada, expresses the gradual influence of climatic factors shortening the growth period in the natural habitats. Axis 2 makes clear the response of each ecotype linked to the structure of its underground organs, responses that are a function of the complex relations between soil, temperature and water in the three gardens. In the planes 1-3 of the abscissae, passing from positive to negative values, a gradient of the vigour of the clones characterized by *NBT.* (*NBT.T.* especially for the clones with a positive response in the Timberline garden, *NBT.M.* and *NBT.S.* for the others respectively).

Even though it does not facilitate the recognition of the ecotypes, the planes of axes 2-3 separate clearly the three ecological varieties as to their root structure (the ellipse of var. *lanulosa* contrasts with those of var. *borealis* and *alpicola*) or as to their responses in the Timberline garden (a different orientation of the ellipses of var. *borealis* and var. *alpicola* which overlap). Finally, the study of the ellipse surfaces, and of the distribution of the corresponding functions when projected, indicates that the Tenaya Lake population (2500 m.) may be the most heterozygous of all the *Achillea* populations studied from the Sierra Nevada.

# ZUSAMMENFASSUNG

Die von J. Clausen, D. D. Keck & W. M. Hiesey (1948) in ihrer Arbeit «Environmental responses of climatic races of Achillea» bekanntgegebenen Ergebnisse waren Anlass zu neuen Untersuchungen. Messungen von vier Merkmalen waren gegeben, nämlich: die durchschnittliche Anzahl (*NBT.*) bezw. Länge (*LON.*) der Stengel, der Erscheinungstag der ersten Blüte (*DTF.*) und die Lebensdauer der Pflanzen (*DEL.*) während der Versuchszeit. Acht auf einer durch Mittelkalifornien verlaufenden O.-W.-Linie genommene Ökotypen wurden beobachtet. Repräsentative Klone davon wurden in den Versuchsgärten in Stanford (30 m.), Mather (1400 m.) und Timberline (3050 m.) in Kultur gebracht.

Mit Hilfe einer dichotomen Methode, die die Gesamtheit der Klone einander gegenüberstellt, wird die Differenzierung der acht ökologischen Rassen durch Vergleich der *DEL.*-Werte aus den Gärten von Timberline und Mather, und die $\overline{X}$-Werte des *LON.* aus den Gärten von Mather und Stanford gerechtfertigt.

Die Analyse der korrelierenden Faktoren zeigt die Differenzierung der Ökotypen durch Vergleich des Ähnlichkeitsindexes der repräsentativen Ellipsen, erhalten durch Gegenüberstellung von je zwei Rassen, und durch die unterschiedliche Orientierung der Hauptachsen verschiedener Rassen. Auch wenn die Statistiker das Programm ausgearbeitet haben, hat der Taxonome, der immer auf die an die Datenverarbeitungsmaschinen oder Computer gegebenen Informationen verwiesen hat, allen Forschern die Resultate zur Verfügung gestellt. Jedoch ist zu beachten, dass die Interpretationen auf eine einzige Beziehung gegründet ist, nämlich das Vorhandensein einer engen Korrelation zwischen den zwölf Faktoren der Faktorenanalyse und den zwölf Modellen der vier untersuchten Variablen (bezw. Modell Stanford, Modell Mather und Modell Timberline, oder $3 \times 4 = 12$). Anders ausgedrückt: in der Ebene der studierten Ashsen liegt ein Modell in der Achse der Abszisse oder in der der Ordinate oder noch in der des Quadranten und ist je diskriminanter um so excentrischer die Projektion des entsprechenden Faktors auf die genannten Achsen fällt. Dieser Weg der Einordnung der Modelleinflüsse führt zu den Schlussfolgerungen, aber auch zu Aufklärung der Bedeutung von Achsen. Die 1. Achse, auf der die *Achillea*-Rassen von negativen (Ökotypen niedriger Höhenstufen) zu positiven (Ökotypen der Sierra Nevada) Ordinatenwerten aufgetragen sind, zeigt den Einfluss der Klimagradienten, die am natürlichen Standort die Verkürzung der Vegetationsperiode bestimmen. Die 2. Achse drückt die Beziehung eines jeden Ökotypes zur Ausbildung der unterirdischen vegetativen Organe aus, eine Beziehung die ihrerseits eine Funktion der komplexen Zusammenhänge zwischen Boden, Temperatur und Wasser in den drei Versuchsgärten ist. Die 3. Achse stellt in der Ebene 1-3 auf Abszissen, die von positiven zu negativen Werten verlaufen, einen Vitalitätsgradienten der Klone dar, der durch *NBT.* (*NBT.T.* besonders für die positiven Werte der Klone im Garten Timberline, bzw. *NBT.M.* und *NBT.S.* für die beiden anderen Gärten) charakterisiert ist. Auch wenn die Ebene der Achsen 2-3 die drei Varietäten deutlich von einander trennt, wird dadurch die ökotypische Differenzierung nicht einfacher. Diese Trennung ist einerseits durch Unterschiede in der Wurzelstruktur (die Ellipse der var. *lanulosa* denjenigen de var. *borealis* und *alpicola* gegenübergestellt), und anderseits durch die ökologischen Faktoren im Garten von Timberline (ungleichartige Orientierung der Ellipsen der var. *borealis* und *alpicola* die teilweise Zusammenfallen) bedingt. Ferner deutet das Studium der Ellipsenflächen und der entsprechenden Modellprojektionen darauf hin, dass die Population von Tenaya Lake (2500 m.) die am meisten heterozygot der untersuchten *Achillea*-Populationen der Sierra Nevada ist.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ABRAMS, L. & R. S. FERRIS (1965). *Illustrated flora of the Pacific states, Washington, Oregon, and California* (éd. 2). Vol. IV, *Bignoniaceae* to *Compositae*. Stanford Univ. Press, California.

BENZÉCRI, J. P. & al. (1976a). *L'analyse des données. 1. La Taxinomie* (éd. 2). Dunod, Paris.

— & al. (1976b). *L'analyse des données. 2. L'analyse des correspondances* (éd. 2). Dunod, Paris.

BOUROCHE, J. M. & G. SAPORTA (1978). L'analyse des données. *Pour la Science* 5: 23-35.

BREESE, E. L. & K. MATHER (1960). The organisation of polygenic activity within a chromosome in Drosophila. II. Viability. *Heredity* 14: 375-399.

BRUNEYRE, L., R. GORENFLOT & M. ROUX (1969). Application de l'analyse factorielle des correspondances au traitement numérique de populations de Senecio helenitis (L.) Cuf. *Rev. Gén. Bot.* 76: 217-256.

CLAUSEN, J. (1951). *Stages in the evolution of plant species*. Hafner Publ. Cie, New York & London.

— & W. M. HIESEY (1958). *Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races*. Carnegie Inst. Washington, publ. 615.

— & W. M. HIESEY (1969). The balance between coherence and variation in evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 46: 494-506.

— D. D. KECK & W. H. HIESEY (1940). *Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants*. Carnegie Inst. Washington, publ. 520.

— D. D. KECK & W. H. HIESEY (1945). *Experimental study on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy with exemples from the Madiinae*. Carnegie Inst. Washington, publ. 564.

— D .D. KECK & W. M. HIESEY (1948). *Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of Achillea*. Carnegie Inst. Washington, publ. 581.

DARLINGTON, C. D. & K. MATHER (1952). *The elements of genetic* (éd. 3). Gorge Allen & Unwin Ltd., London.

DEMARLY, Y. (1977). *Génétique et amélioration des plantes*. Masson, Paris.

DIDAY, E. & L. LEBART (1977). L'analyse des données. *La Recherche* 74: 15-25.

EHRENDORFER, F. (1952a). Cytology of Achillea hybrids. *Carnegie Inst. Washington, Yearbook* 51: 124-125.

— (1952b). Cytotaxonomic studies in Achillea. *Carnegie Inst. Washington, Yearbook* 51: 125-131.

FALCONER, D. S. (1974). *Introduction à la génétique quantitative*. Masson, Paris.

GARDOU, C. (1972). Recherches biosystématiques sur la Section Jacea Cass. et quelques Sections voisines du genre Centaurea L. en France et dans les régions limitrophes. *Feddes Repert.* 83 (5-6): 311-472.

GASQUEZ, J. & M. BIDAULT (1971). Taxonomie expérimentale sur l'utilisation simultanée des caractères qualitatifs et quantitatifs dans l'analyse factorielle des correspondances en taxinomie végétale. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 272: 3024-3027.

— & Y. RITTER (1971). Taxinomie expérimentale. Etude préliminaire de la variation écotypique chez Festuca glauca ssp. macrophylla (St.Y.) Bid. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 272: 2162-2165.

GRANT, V. (1971). *Plant speciation.* Columbia Univ. Press, New York & London.

— (1975). *Genetics of flowering plants.* Columbia Univ. Press, New York & London.

GREMY, F. & D. SALMON (1969). *Sciences mathématiques au service de la médecine. Bases statistiques.* Dunod, Paris.

GRISOLLET, H., B. GUILMET & R. ARLERY (1962). *Climatologie. Méthodes et pratiques.* Gauthiers-Villars, Paris.

HAWKSWORTH, F. G., G. F. ESTABROOK & D. J. ROGERS (1968). Application of an information theory model for character analyses in the genus Arceuthobium (Viscaceae). *Taxon* 17 (6): 605-619.

HIESEY, W. M. (1964). The genetic-physiologic structure of species complexes in relation to environment. *Genetics today.* Proc. XI. Int. Congr. Gen. The Hague Netherlands, sept. 1963: 437-445.

— & M. A. NOBS (1970). Genetic and transplant studies on contrasting species and ecological races of the Achillea millefolium complex. *Bot. Gaz.* 131 (3): 245-259.

— M. A. NOBS & O. BJORKMAN (1971). *Experimental studies on the nature of species. V. Biosystematic, genetics, and physiological ecology of the Erythranthe section of Mimulus.* Carnegie Inst. Washington, publ. 628.

LACOSTE, A. & M. ROUX (1971). L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des alpes maritimes. I. L'analyse des données floristiques. *Oecol. Pl.* 6: 353-369.

LEGENDRE, P. & D. J. ROGERS (1972). Characters and clustering in taxonomy: a synthesis of two taximetric procedures. *Taxon* 21 (5/6): 567-606.

L'HÉRITIER, P. (1954). *Traité de génétique.* I. *Le mécanisme de l'hérédité. Génétique formelle.* P.U.F., Paris.

MARÉCHAL, R., J.-M. MASCHERPA & F. STAINIER (1978). Etude taxonomique d'un complexe d'espèces des genres Phaseolus et Vigna (Papilionacées) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 1-273.

MATHER, K. (1973). *Genetical structure of population.* Chapman and Hall, London.

— & J. L. JINKS (1971). *Biometrical genetics. The study of continuous variation* (éd. 2). Chapman & Hall Ltd., London.

MAYR, E. (1974). *Populations, espèces et évolution.* Hermann, Paris.

PERNÈS, J. (1975). Organisation évolutive d'un groupe agamique: la section des maximae du genre Panicum (graminées). *Mém. ORSTOM* 75: 1-106.

— D. COMBES, R. RENÉ-CHAUME, & Y. SAVIDAN (1975a). Biologie des populations naturelles du Panicum maximum. Jacq. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.* 10 (2): 77-89.

— Y. SAVIDAN & R. RENÉ-CHAUME (1975b). Panicum: structures génétiques du complexe des «Maximae» et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation. *Boissiera* 24: 383-402.

RENÉ-CHAUME, R. (1975). Les méthodes de la taxinomie numérique. *Boissiera* 24: 369-381.

SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973). *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.

STEBBINS, G. L. (1957). *Variation and Evolution in Plants* (éd. 3). Columbia Univ. Press, New York.

— (1971). *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnol Ltd., London.

TRUNOVA, T. I. (1972). Sugars as one of the factors increasing frost resistance in plants during the process of hardening. *Izv. Akad. Nauk SSSR, Sér. Biol.* 1972 (2): 185-196.

TURESSON, G. (1922a). The species and variety as ecological units. *Hereditas* 3: 100-113.

— (1922b). The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3: 211-350.

Adresse des auteurs: A. BOCH – Centre de calcul, Faculté des sciences et techniques de St-Jérôme, Université de droit d'économie et des sciences, F-13397 – Marseille Cédex 4.

P. BOURREIL – Service 462, Laboratoire de taxinomie et cytogénétique végétales, Faculté des sciences et techniques de St-Jérôme, Université de droit, d'économie et des sciences, F-13397 – Marseille Cédex 4.

J. FONDARAI – Service d'informatique et de statistique, Institut Paoli-Calmettes, 232, chemin de Sainte-Marguerite, F-13009 – Marseille.

W. M. HIESEY – Emeritus Staff Member, Carnegie Institution of Washington, Department of plant biology, Stanford, California 94305 (USA).

## Publications en vente au Conservatoire botanique de Genève

Les prix sont en francs suisses. Les libraires revendeurs jouissent d'un rabais de 30%.
Les instituts scientifiques peuvent soumettre des propositions d'échange.

*Bulletin de l'Herbier Boissier*
Vol. 1*-3*, [4-7 épuisés], le volume ..... 50.—

*Mémoires de l'Herbier Boissier*
Fasc. [1 épuisé], 2*-22*, la série ..... 50.—

*Bulletin de l'Herbier Boissier, sér. 2*
Vol. 1*-8*, le volume ..... 50.—

*Annuaire du Conservatoire et du Jardin botanique de Genève*
Vol. 1*-4*, [5 épuisé], 6-21, le volume ..... 25.—

*Candollea*
Vol. [1-18 épuisés], 19 et 20 ..... 50.—
Vol. 21 (1/2)-35 (1/2) le volume ..... 100.—
le fascicule ..... 50.—

*Boissiera,* le volume ..... 75.—

Vol. 1-5, 7 & 9, épuisés

| | | |
|---|---|---|
| Vol. 6* | Hochreutiner: *La philosophie d'un naturaliste* (1941) ..... | ISBN 2-8277-0021-2 |
| Vol. 8 | Willis: *The Birth and Spread of Plants* (1949) ..... | ISBN 2-8277-0023-9 |
| Vol. 10 | Roberty & Vautier: *Les genres de Polygonacées; les genres de Convolvulacées* (1964) ..... | ISBN 2-8277-0025-5 |
| Vol. 11 | Baehni: *Mémoires sur les Sapotacées. III. Inventaire des genres* (1965) ..... | ISBN 2-8277-0026-3 |
| Vol. 12 | Weber: *Catalogue dynamique de la flore de Genève* (1966) ..... | ISBN 2-8277-0027-1 |
| Vol. 13 | Greuter & Rechinger: *Flora der Insel Kythera* (1967) | ISBN 2-8277-0028-X |
| Vol. 14 | *Les multiples fonctions d'un jardin botanique* (1969) | ISBN 2-8277-0029-8 |
| Vol. 15 | Hainard: *Signification écologique et biogéographique de la répartition des essences forestières sur l'adret valaisan* (1969) ..... | ISBN 2-8277-0030-1 |
| Vol. 16 | Cusset: *Remarques sur des feuilles de dicotylédones* (1970) ..... | ISBN 2-8277-0031-X |
| Vol. 17 | Damboldt: *Revision der Gattung Asyneuma* (1970) | ISBN 2-8277-0032-8 |
| Vol. 18 | Bancilhon: *Contribution à l'étude taxonomique du genre Phyllanthus (Euphorbiacées)* (1971) ..... | ISBN 2-8277-0033-6 |
| Vol. 19 | Miège & Greuter (éds.): *Actes du VI^e Symposium de Flora europaea* (1971) ..... | ISBN 2-8277-0034-4 |
| Vol. 20 | Guittonneau: *Contribution à l'étude biosystématique du genre Erodium L'Hér. dans le bassin méditerranéen occidental* (1972) ..... | ISBN 2-8277-0035-2 |
| Vol. 21 | Deml: *Revision der Sektionen Acanthophace Bunge und Aegacantha Bunge der Gattung Astragalus L.* (1972) ..... | ISBN 2-8277-0036-0 |
| Vol. 22 | Greuter: *Monographie der Gattung Ptilostemon (Compositae)* (1973) ..... | ISBN 2-8277-0037-9 |
| Vol. 23 | Küpfer: *Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées* (1974) ..... | ISBN 2-8277-0038-7 |
| Vol. 24a | Miège & Stork (éds.): *Comptes rendus de la VIII^e réunion de l'AETFAT, vol. 1* (1975) ..... | ISBN 2-8277-0039-5 |
| Vol. 24b | Miège & Stork (éds.): *Comptes rendus de la VIII^e réunion de l'AETFAT, vol. 2* (1976) ..... | ISBN 2-8277-0040-9 |

| | | |
|---|---|---|
| Vol. 25 | Agerer-Kirchhoff: *Revision von Astragalus L. sect. Astragalus (Leguminosae)* (1976) | ISBN 2-8277-0041-7 |
| Vol. 26 | Herrnstadt & Heyn: *A monographic study of the genus Prangos (Umbelliferae)* (1977) | ISBN 2-8277-0042-5 |
| Vol. 27 | Amandier & Gasquez: *Contribution à l'étude phytoécologique et floristique du Vallon de la Rocheure (Parc National de la Vanoise)* (1978) | ISBN 2-8277-0043-3 |
| Vol. 28 | Maréchal, Mascherpa & Stainier: *Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres Phaseolus et Vigna (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique* (1978) | ISBN 2-8277-0044-1 |
| Vol. 29 | Cook: *A revision of the genus Rotala (Lythraceae)* (1979) | ISBN 2-8277-0045-X |
| Vol. 30 | Bernardi: *Tentamen revisionis generis Ferulago* (1979) | ISBN 2-8277-0046-8 |
| Vol. 31 | Bourreil, Boch, Fondarai & Hiesey: *Une nouvelle approche des Achillées californiennes par les méthodes d'analyse des données. Parallèle des résultats obtenus dans les trois jardins expérimentaux de Stanford, Mather et Timberline, pour huit écotypes d'un transect E.W. de la Californie centrale* (1980) | ISBN 2-8277-0047-6 |
| Vol. 32 | Jaeger & Adam: *Recensement des végétaux vasculaires des Monts Loma (Sierra Leone) et des pays de piedmont. Première partie* (1980) | ISBN 2-8277-0048-4 |

*Publications hors-série*

| | | |
|---|---|---|
| 1. Lebrun & Stork: *Index des cartes de répartition, plantes vasculaires d'Afrique* (1977) | 25.— | ISBN 2-8277-0101-4 |
| 2. Burdet: *Auxilium ad botanicorum graphicem* (1979) | 50.— | ISBN 2-8277-0102-2 |
| 4. Burdet & al.: *Catalogue des périodiques de la Bibliothèque des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève* (1980) | 140.— | ISBN 2-8277-0104-9 |
| Amman & Meylan: *Flore des Mousses de la Suisse* (1918) | 75.— | ISBN 2-8277-0001-8 |
| Autrand & Durand: *Hortus Boissieranus* (1896) | 6.— | ISBN 2-8277-0002-6 |
| Barbey: *Epilobium genus* (1885) | 50.— | ISBN 2-8277-0003-4 |
| Barbey: *Florae Sardoae compendium* (1885) | 50.— | ISBN 2-8277-0004-2 |
| Boissier: *Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum,* le fascicule | 20.— | |
| sér. 1, fasc. 2 (1843), 12 (1853), 13 (1854) | | ISBN 2-8277-0005-0 |
| sér. 2, fasc. 3 (1856), 4 (1859), 5 (1856), 6 (1859) | | ISBN 2-8277-0006-9 |
| Boissier: *Flora Orientalis,* vol. 1*, 5*, 6*, le volume | 200.— | ISBN 2-8277-0007-7 |
| Boissier & Reuter: *Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis* (1852) | 30.— | ISBN 2-8277-0008-5 |
| Crumière-Briquet: *Biographie J. Briquet (1870-1931)* (1935) | 10.— | ISBN 2-8277-0009-3 |
| Hochreutiner: *Etudes sur les Phanérogames aquatiques du Rhône et de Port Genève* (1896) | 50.— | ISBN 2-8277-0010-7 |
| Lachavanne & Wattenhofer: *Les Macrophytes du Léman* (1975) | 30.— | ISBN 2-8277-0011-5 |
| Micheli: *Le Jardin du Crest, notes sur les végétaux cultivés en plein air au château du Crest près Genève* (1896) | 15.— | ISBN 2-8277-0012-3 |
| Miège (éd.): *Les protéines des graines, genèse, nature, fonctions, domaines d'utilisation* (1975) | 65.— | ISBN 2-8277-0013-1 |
| Stefani, Major & Barbey: *Karpathos* (1895) | 25.— | ISBN 2-8277-0014-X |
| Stephani: *Species Hepaticarum,* vol. 1-6 (reprod. photostat. partielle), le vol. | 150.— | ISBN 2-8277-0015-8 |

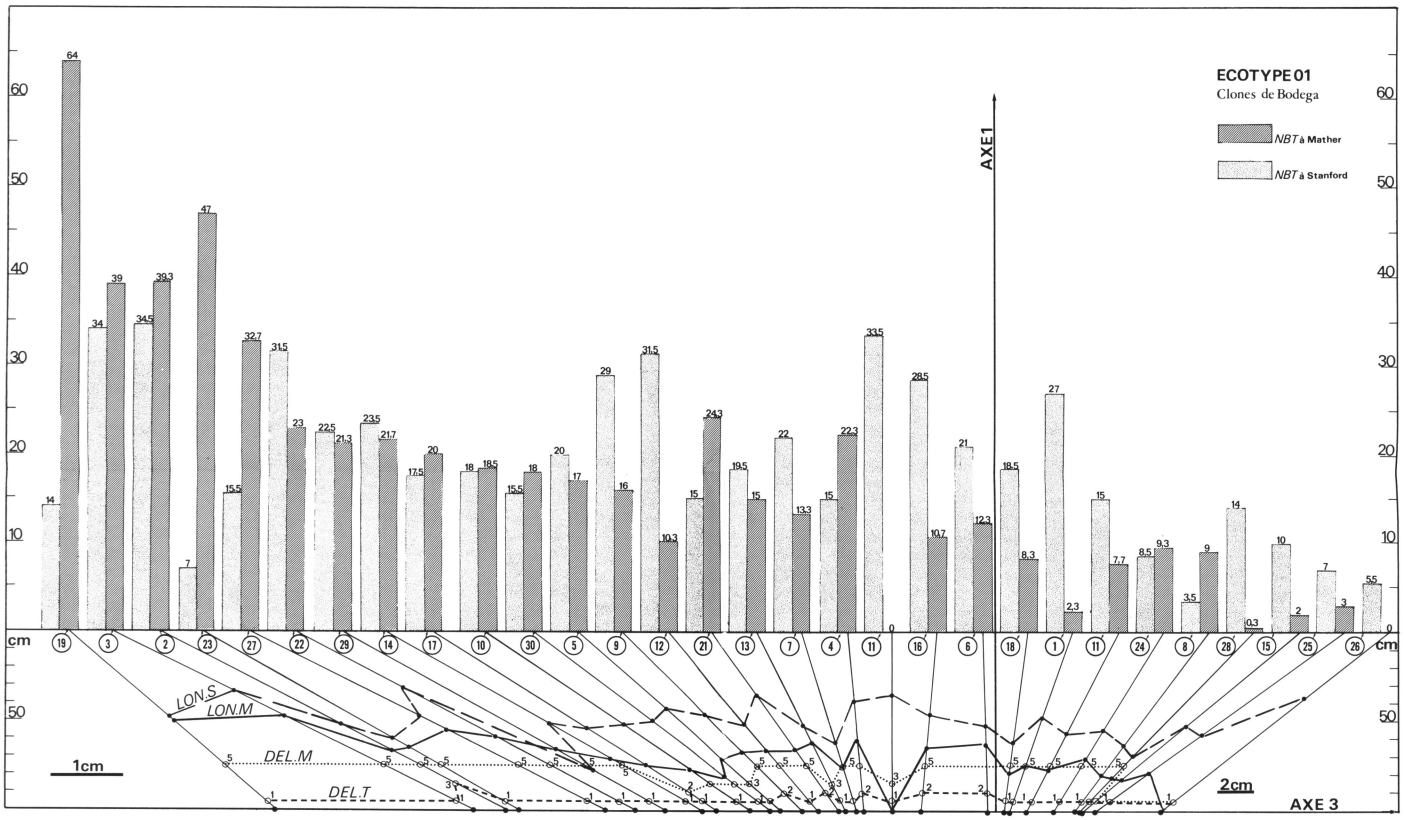



Fig. 32. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. **Réponses** des modalités *NBT.S.*, *NBT.M.*, ordonnées d'après la séquence horizontale complète des projections des sujets de la population de Bodega. On observe que le *NBT.M.* est le plus discriminant. On note que les projections des sujets 21 et 4 sont précédées du côté des abscisses négatives par un certain nombre d'autres projections pour lesquelles les valeurs du *NBT.M.* sont plus faibles (celles des sujets 17, 10, 30,5 à *NBT.S.* moins élevé que le *NBT.M.*). Cette anomalie est due à l'influence des modalités d'opposition *DEL.T.* et *DEL.M.*

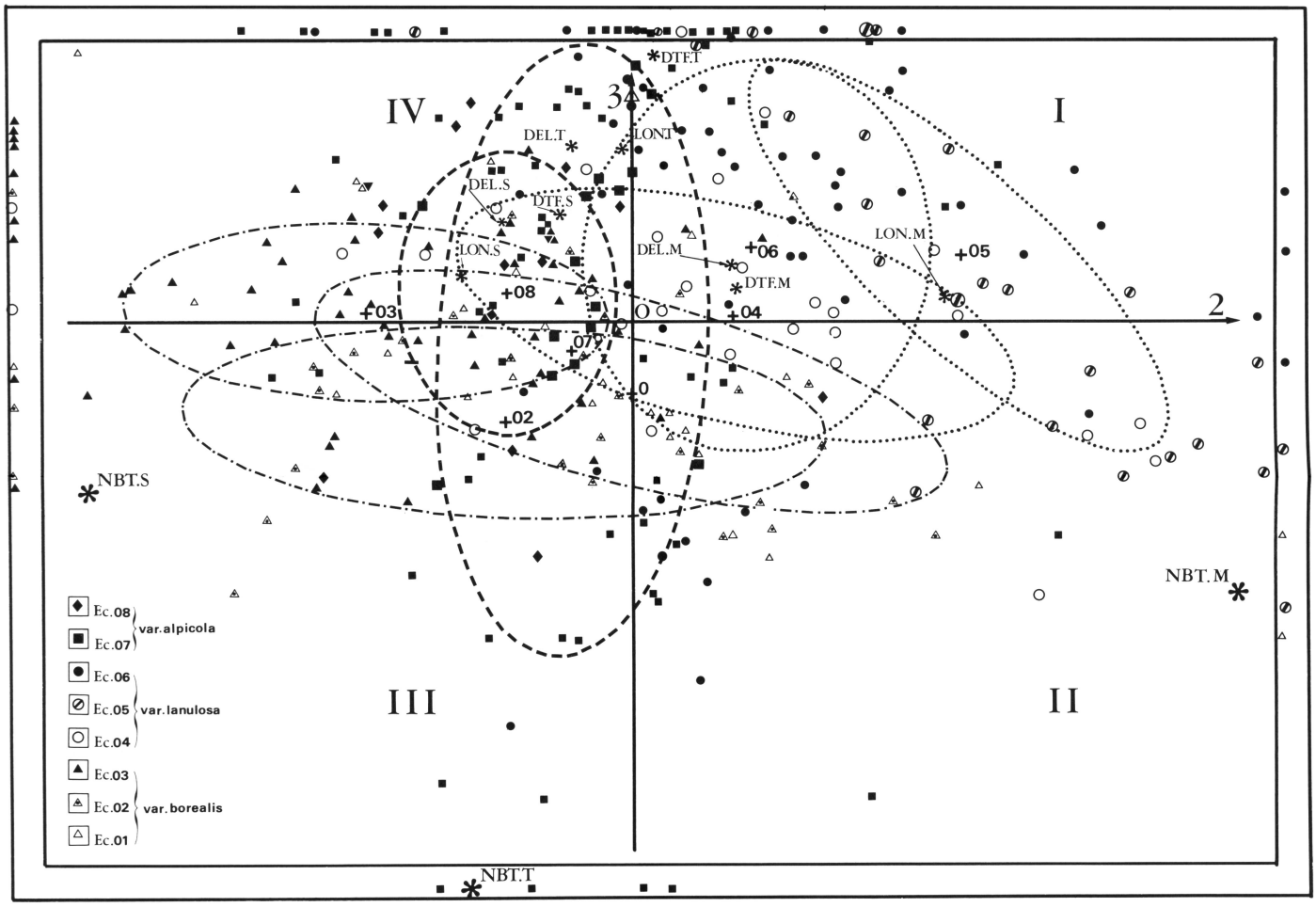



Fig. 39. – Diagramme dans le plan des axes 2-3. Tracé des ellipses représentatives de 8 écotypes du transect de la Californie centrale et position des projections des sujets qui s'y rapportent (reproduction du tracé de l'ordinateur).

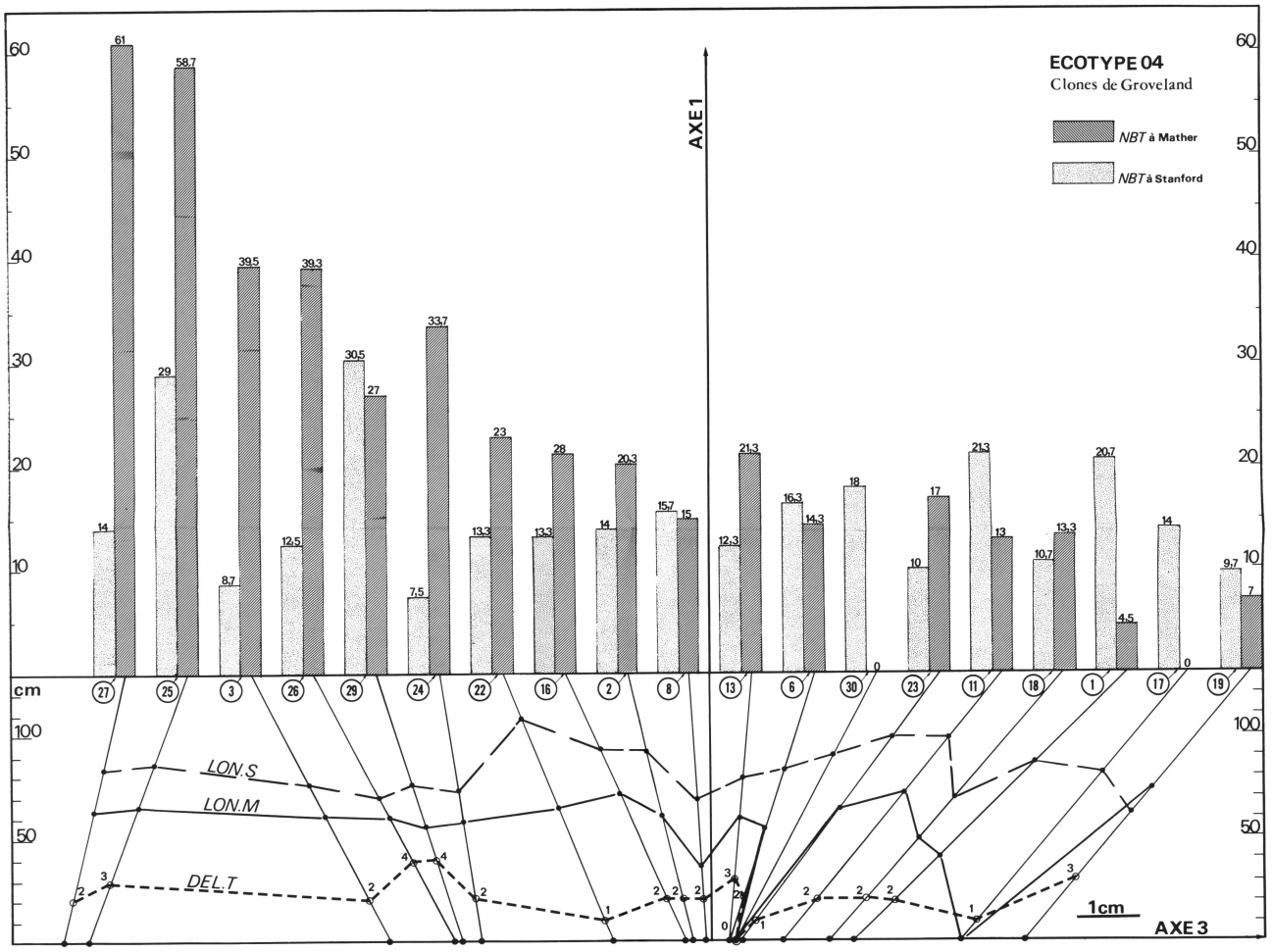



Fig. 30. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Réponses des modalités *NBT.S.*, *NBT.M.*, ordonnées d'après la séquence horizontale complète des projections des sujets de la population de Groveland à *NBT.T.* = 0. On observe que le *NBT.M.* est la modalité la plus discriminante. Il n'y a pas de corrélation entre les valeurs du *NBT.* et du *LON.* Le *DEL.T.* correspondant à l'une des modalités d'opposition les plus discriminantes, il explique pour l'essentiel le décalage de la projection du sujet 30 à *NBT.M.* = 0. Noter le décalage de la ligne du *LON.S.* au-dessus de celle du *LON.M.*

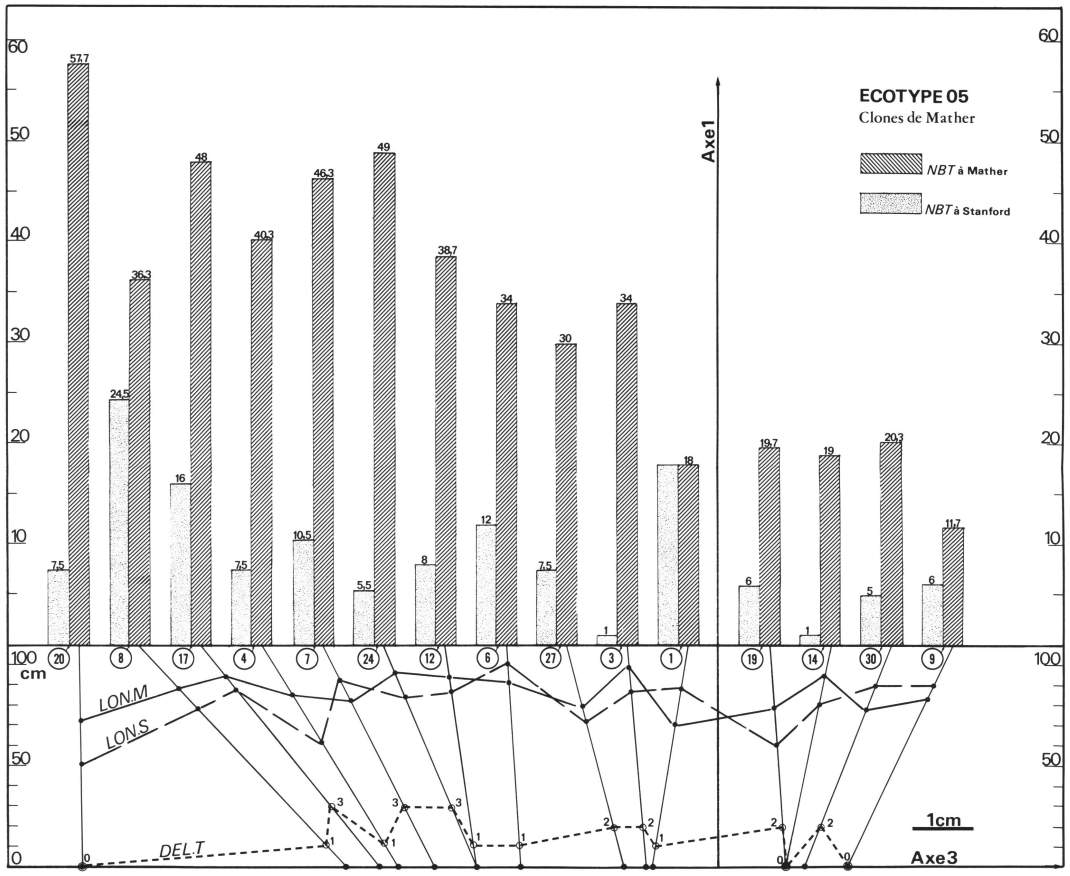



Fig. 31. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Réponses des modalités *NBT.S.*, *NBT.M.*, ordonnées d'après la séquence horizontale complète des projections des sujets de la populations de Mather à *NBT.T.* = 0. On observe que le *NBT.M.* est le plus discrimimant. Les projections des sujets 8 et 4 s'expliquent par la valeur faible du *DEL.T.* qui est pour cette séquence la modalité d'opposition la plus discrimimante.

Fig. 9. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Tracé des ellipses représentatives de 8 écotypes du transect de la Californie centrale et position des projections des sujets qui s'y rapportent (reproduction du tracé de l'ordinateur).

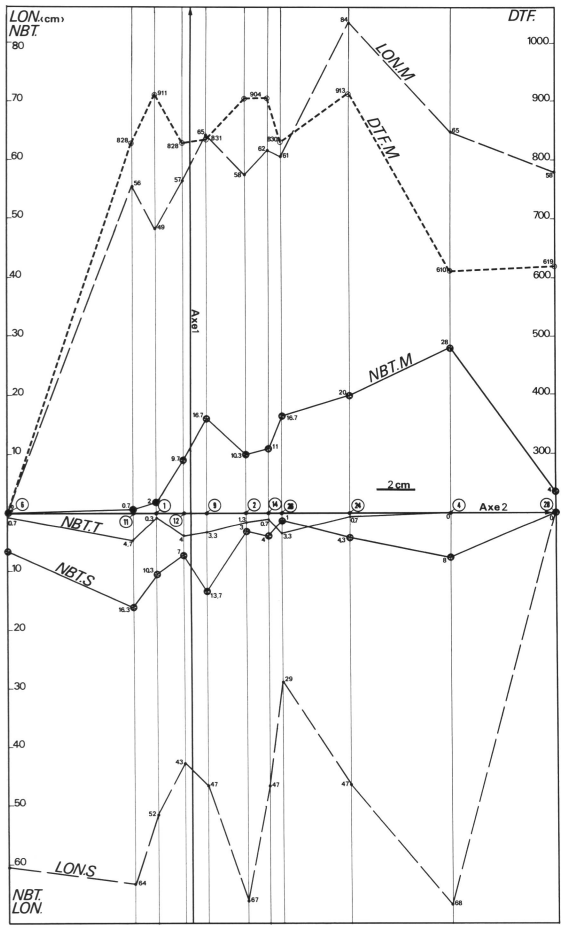



Fig. 14. – Mise en évidence des valeurs des modalités les plus discriminantes qui opposent la station de Mather à celles de Stanford et Timberline pour la séquence horizontale des projections des sujets de la population de Yosemite Creek indiquée sur la figure 11 et ici projetée sur l'axe 2.

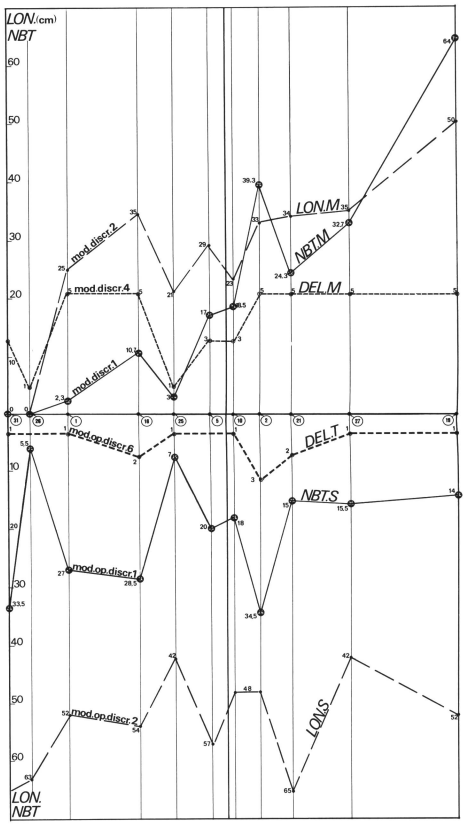



Fig. 16. – Mise en évidence des valeurs des modalités les plus discriminantes qui opposent la station de Mather à celles de Stanford et Timberline pour la séquence horizontale des projections de sujets de la population de Bodega indiquée sur la figure 15. Au niveau de chaque ligne brisée des modalités des critères, on a représenté le degré de discrimination décroissant qui correspond à l'ordre de position centripète des projections des facteurs reportées sur l'axe 2. Dans cette gradation, on envisage séparément les reports sur les abscisses positives et les reports sur les abscisses négatives.

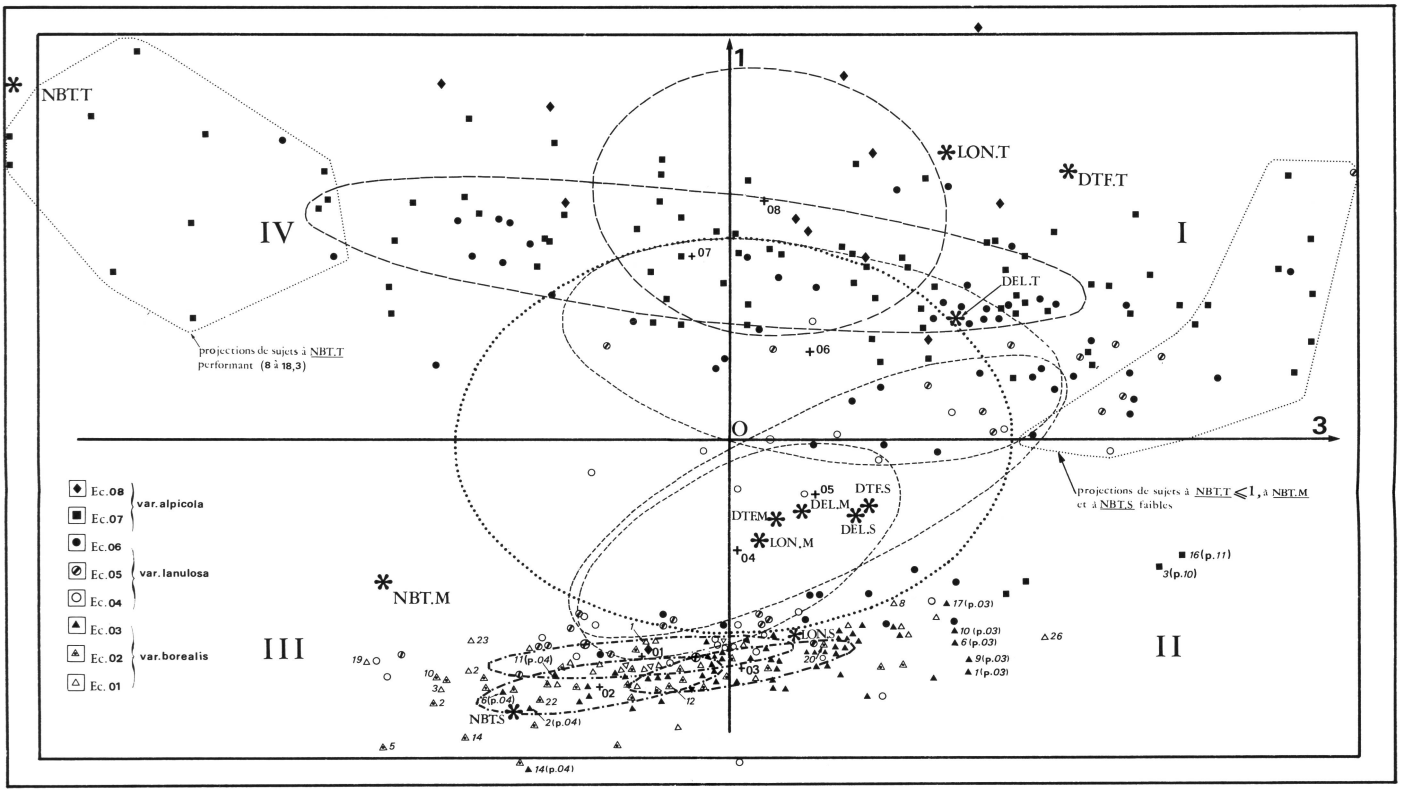



Fig. 22. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Tracé des ellipses représentatives de 8 écotypes du transect de la Californie centrale et position des projections des sujets qui s'y rapportent (reproduction du tracé de l'ordinateur). Les sigles NBT.T., NBT.M., et NBT.S. (caractères romains soulignés) correspondent aux modalités du critère du nombre moyen des tiges.

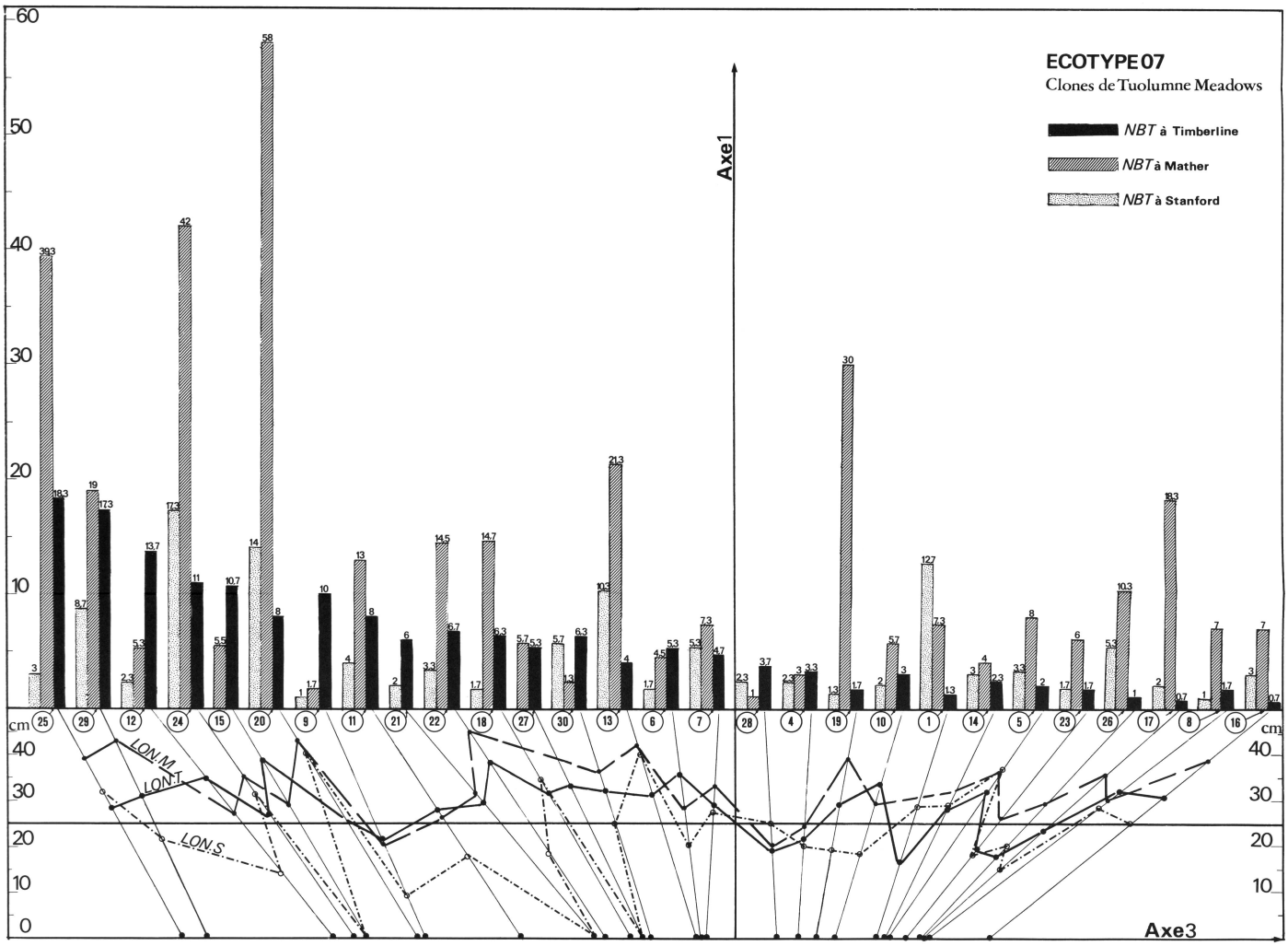



Fig. 29. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Réponses des modalités *NBT.S.*, *NBT.M.* *NBT.T.* ordonnées d'après la séquence horizontale complète des projections des sujets de la population de Tuolumne meadows. On observe que le *NBT.T* est la modalité la plus discriminante, car s'il n'en était pas ainsi, on ne comprendrait pas la position des projections du sujet 19 (à *NBT.M* = 30) et du sujet 17 (à *NBT.M.* = 18,3). On a tracé, par surcroît, les valeurs des modalités du *LON.* des différents sujets. S'il n'y a pas de corrélation entre valeurs du *NBT.M.* et du *NBT.S.* et celles du *LON.M.* et du *LON.S.*, on note qu'aux *NBT.T.* faibles correspondent dans 50% des cas des *LON.T.* inférieurs à 25 cm.

trations, aussi concises que possible, seront regroupées sur une feuille séparée. Toute indication chiffrée de l'agrandissement ou de la réduction est à éviterLa reproduction d'illustrations déjà publiées ailleurs est en règle générale à exclure. Si, pour des raisons particulières, une exception à cette règle s'impose, il incombe à l'auteur de se procurer les copyrights requis.

Un résumé en français et en anglais, doit être proposé. Il est cependant du ressort de la rédaction d'établir les versions française et anglaise définitives de ce résumé.

Les contributeurs s'engagent tacitement à céder leur copyright, en exclusivité, aux Conservatoire et Jardin botaniques de Genève. Cette cession devient effective dès la confirmation écrite de l'acceptation du manuscrit pour publication. La propriété intellecuelle des textes reste acquise aux auteurs.

Les illustrations en couleur, des dépliants et des modifications d'un manuscript après qu'il aura été accepté pour publication ne peuvent être effectués qu'aux frais de l'auteur.

Les auteurs reçoivent 5 exemplaires gratuits, avec ou sans couvertures. Des exemplaires supplémentaires, à concurrence de 50, pourront être fournis sur demande écrite avec un rabais de 30%.

reproduction of illustrations that have already been published elsewhere is to be avoided. If, however, for some special reason it should prove necessary to do so, it is the author's task to obtain the copyrights required.

An abstract in English and in French should be submitted. The editorial staff will nevertheless approve final French and English versions of the abstract.

Contributors tacitly agree to cede all authors rights to the Conservatoire and Jardin botaniques publishers. This transfer becomes effective from the moment that the author receives written confirmation of the acceptance of his manuscript for publication. Intellectual property of the published scientific papers remains with the authors.

Color illustrations, folded sheets and modifications of a paper after its adoption can only be done at the author's expense.

Authors receive, free of charge, 5 copies with or without covers. Further copies up to 50 can be supplied on written request at 30% discount.

CODEN: BOISB2
ISSN: 0373-2975
31 1-135 (1980)

ISBN 2-8277-0047-6