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 centrale

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

Kapitel: II: L'analyse des données appliquée à l'étude de huit écotypes du complexe Achillea millefolium du transect californien

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: 08.10.2025

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

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 χ^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.

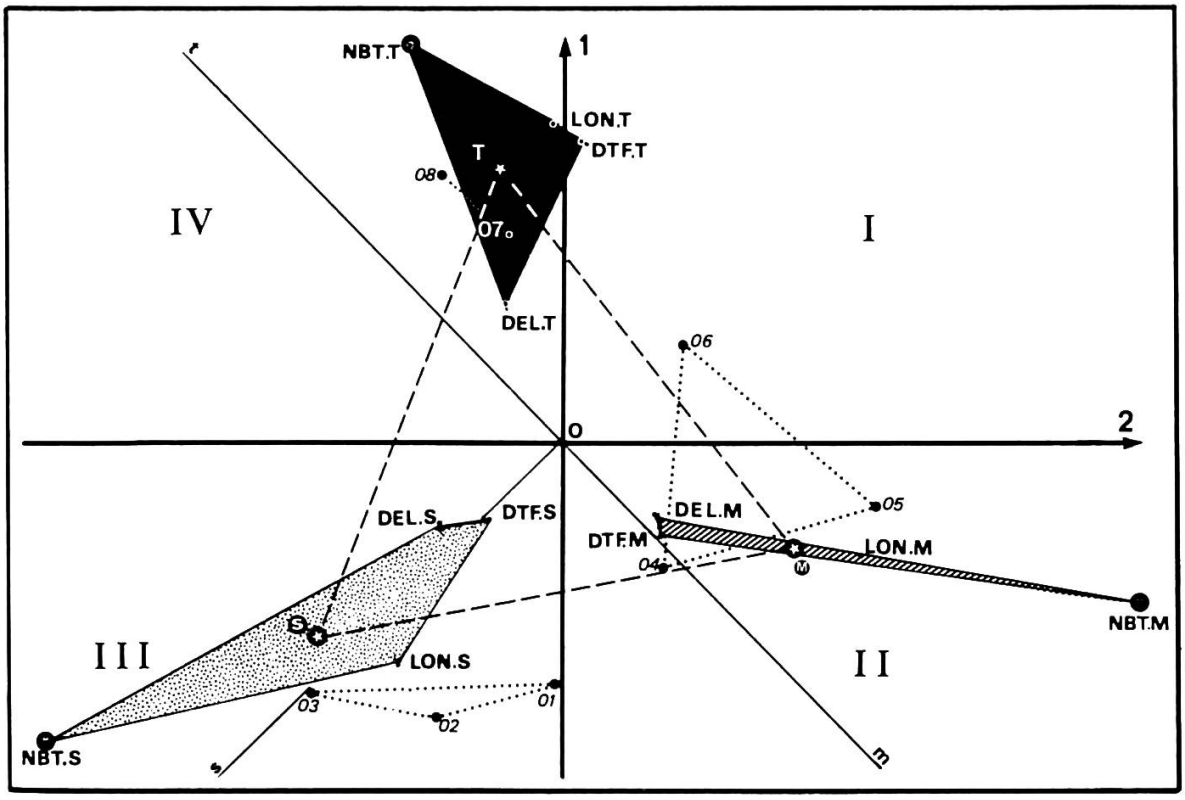

Fig. 8. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Polygones des projections des facteurs de chaque jardin expérimental et figures de liaison des centres des ellipses de chaque variété.

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),

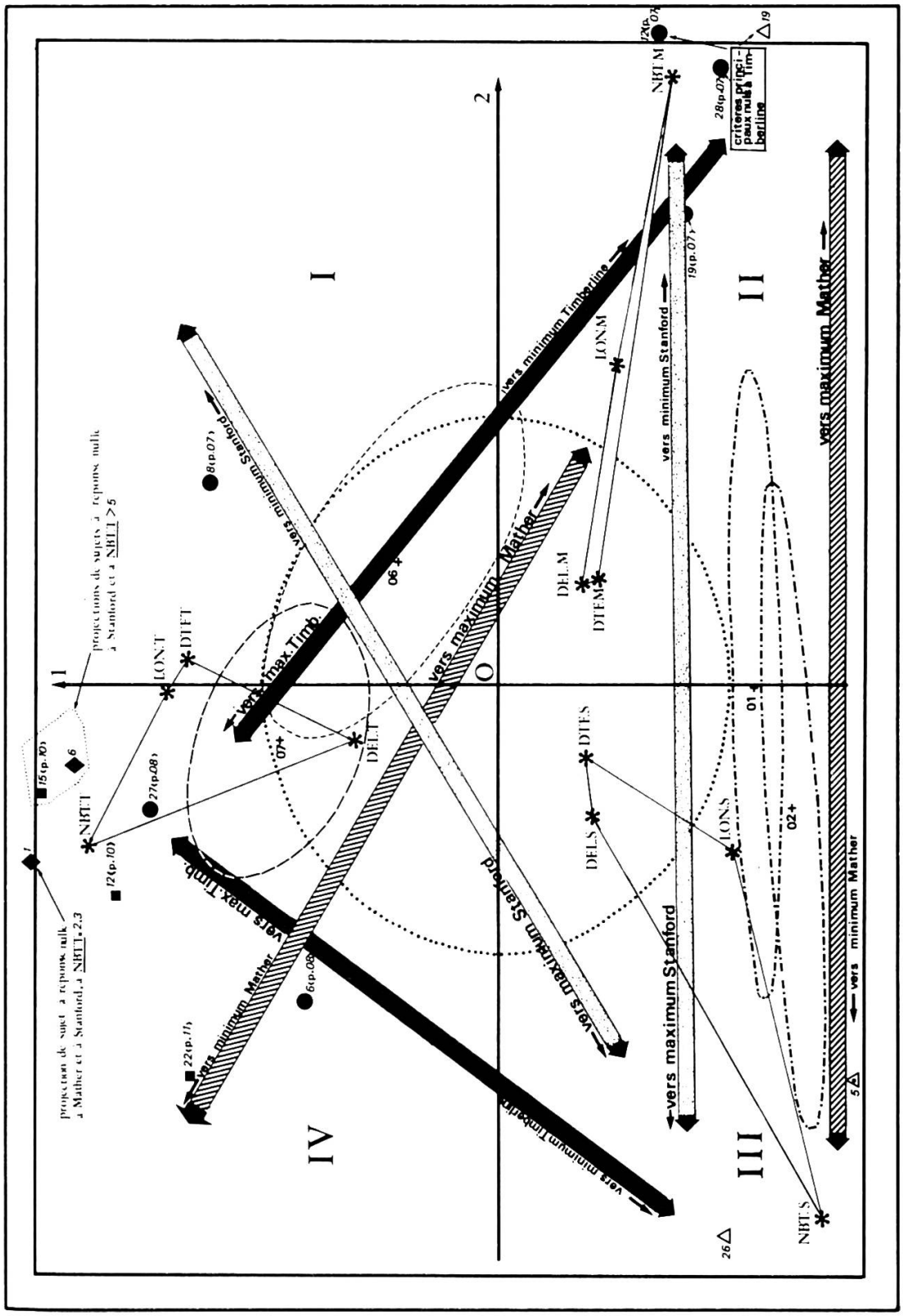

Fig. 10. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Stratégie de la position des projections des sujets en fonction des valeurs des modalités des critères. Les sigles NBT.T. (caractères romains soulignés) correspondent à la modalité Timberline du critère du nombre moyen des tiges.

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 42,32 22,81	17,85 24,29 17,46	(03) (02) (01)
LON.S.	79,46 103,00 47,72	70,59 95,21 48,00	(03) (02) (01)
Poids des $\overline{X}$ des deux modalités	102,94 145,32 70,53	88,44 119,50 65,46	(03) (02) (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 10,96 8,82	10,63 24,02 27,58	(03) (02) (01)
LON.M.	23,00 43,55 26,06	39,91 59,37 33,43	(03) (02) (01)
Poids des $\overline{X}$ des deux modalités	26,99 54,51 34,88	50,54 83,39 61,01	(03) (02) (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 5,23 3,65 1,29 0,97	2,48 3,33 0,56 0,00 0,16	(08) (07) (06) (05) (04)
LON.T.	23,00 28,79 29,51 31,69 9,44	19,00 26,50 13,52 0,00 2,50	(08) (07) (06) (05) (04)
Poids des $\bar{X}$ des deux modalités	26,77 34,02 33,16 32,98 10,41	21,48 29,83 14,08 0,00 2,66	(08) (07) (06) (05) (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 3,99 11,59 20,67 13,81	6,74 11,96 20,11 34,64 31,64	(08) (07) (06) (05) (04)
LON.M.	4,17 22,84 50,61 75,62 48,06	21,20 35,23 60,96 86,93 61,36	(08) (07) (06) (05) (04)
Poids des $\bar{X}$ des deux modalités	4,30 26,83 62,20 96,29 61,87	27,94 47,19 81,07 121,67 93,00	(08) (07) (06) (05) (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 % Rec. = 27,75 Sim. = 0,16	Rec. = 0,14 % Rec. = 37,17 Sim. = 0,26	Rec. = 0,09 % Rec. = 24,39 Sim. = 0,04				
(02)	Rec. = 0,11 % Rec. = 26,61 Sim. = 0,16	S = 0,40	Rec. = 0,07 % Rec. = 16,77 Sim. = 0,10					
(03)	Rec. = 0,14 % Rec. = 46,87 Sim. = 0,26	Rec. = 0,07 % Rec. = 22,06 Sim. = 0,10	S = 0,30					
(04)	Rec. = 0,09 % Rec. = 5,27 Sim. = 0,04			S = 1,77	Rec. = 0,29 % Rec. = 16,21 Sim. = 0,10			
(05)				Rec. = 0,29 % Rec. = 23,19 Sim. = 0,10	S = 1,24	Rec. = 0,30 % Rec. = 24,30 Sim. = 0,10		
(06)					Rec. = 0,30 % Rec. = 34,00 Sim. = 0,10	S = 0,88	Rec. = 0,18 % Rec. = 19,98 Sim. = 0,14	Rec. = 0,03 % Rec. = 3,64 Sim. = 0,02
(07)						Rec. = 0,18 % Rec. = 30,13 Sim. = 0,14	S = 0,59	Rec. = 0,29 % Rec. = 49,01 Sim. = 0,36
(08)						Rec. = 0,03 % Rec. = 6,46 Sim. = 0,02	Rec. = 0,29 % Rec. = 57,69 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.

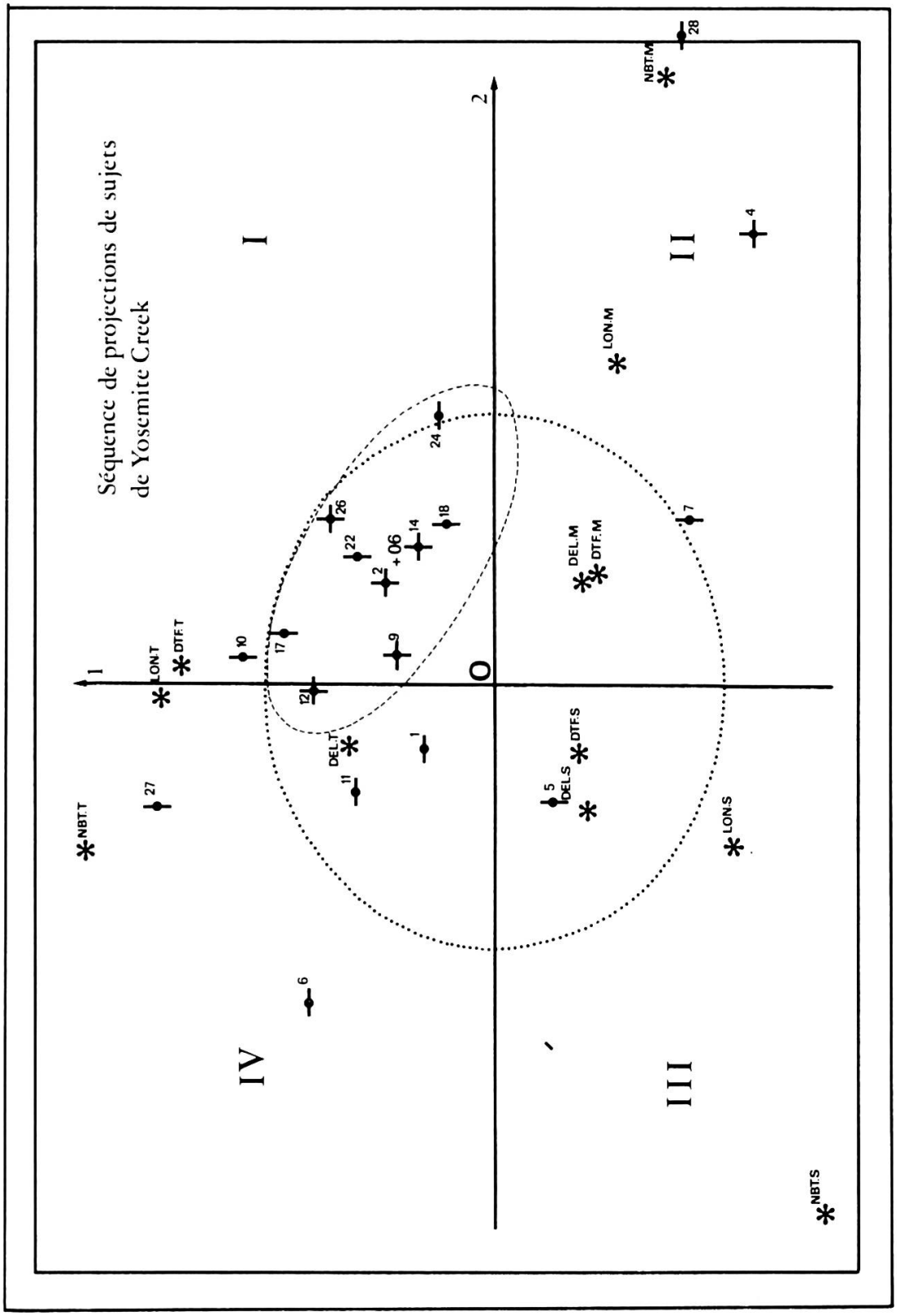

Fig. 11. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Tracé de l'ellipse représentative de l'écotype 06 et position de certaines projections de la population de Yosemite Creek.

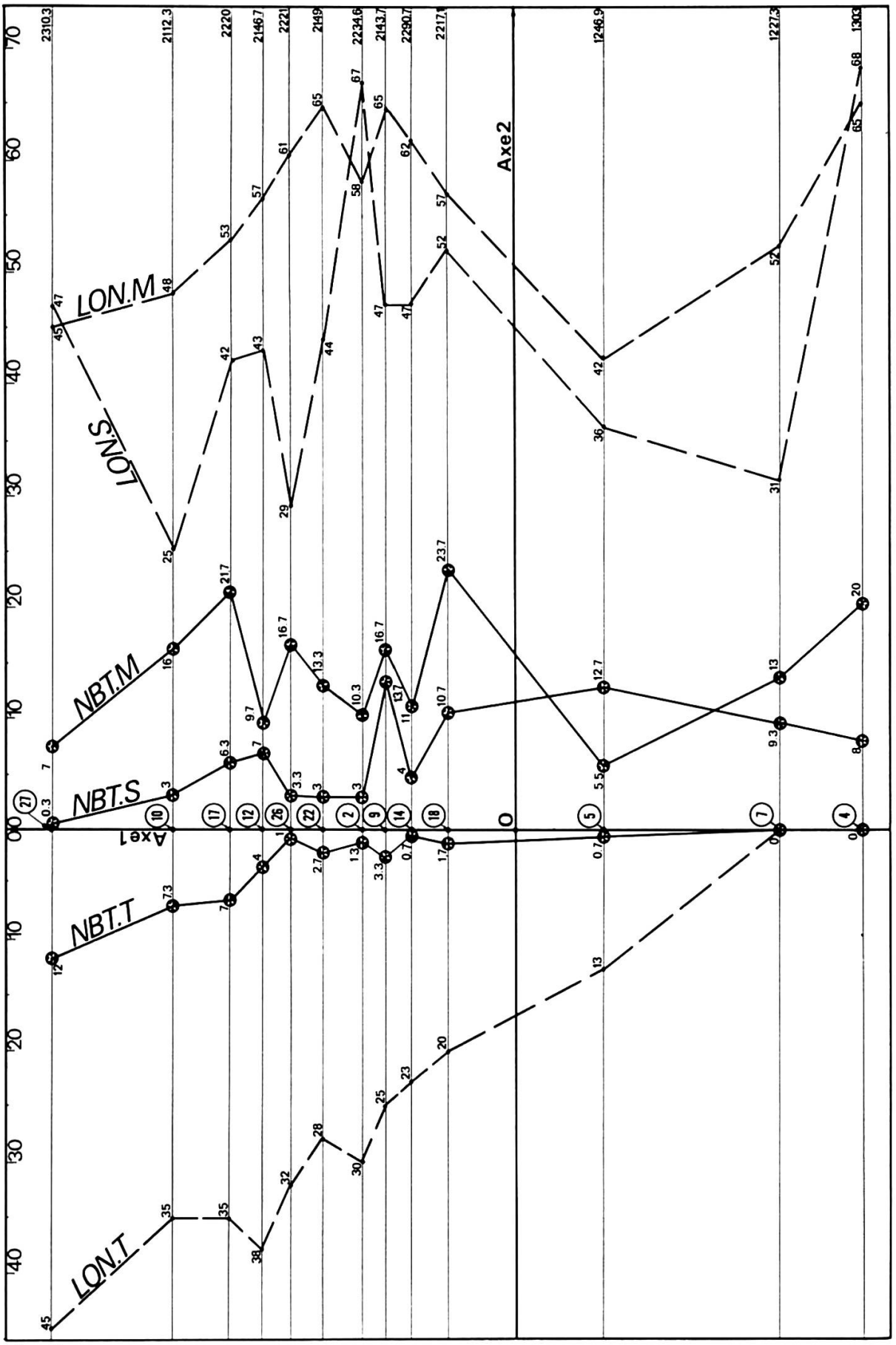

Fig. 12

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.

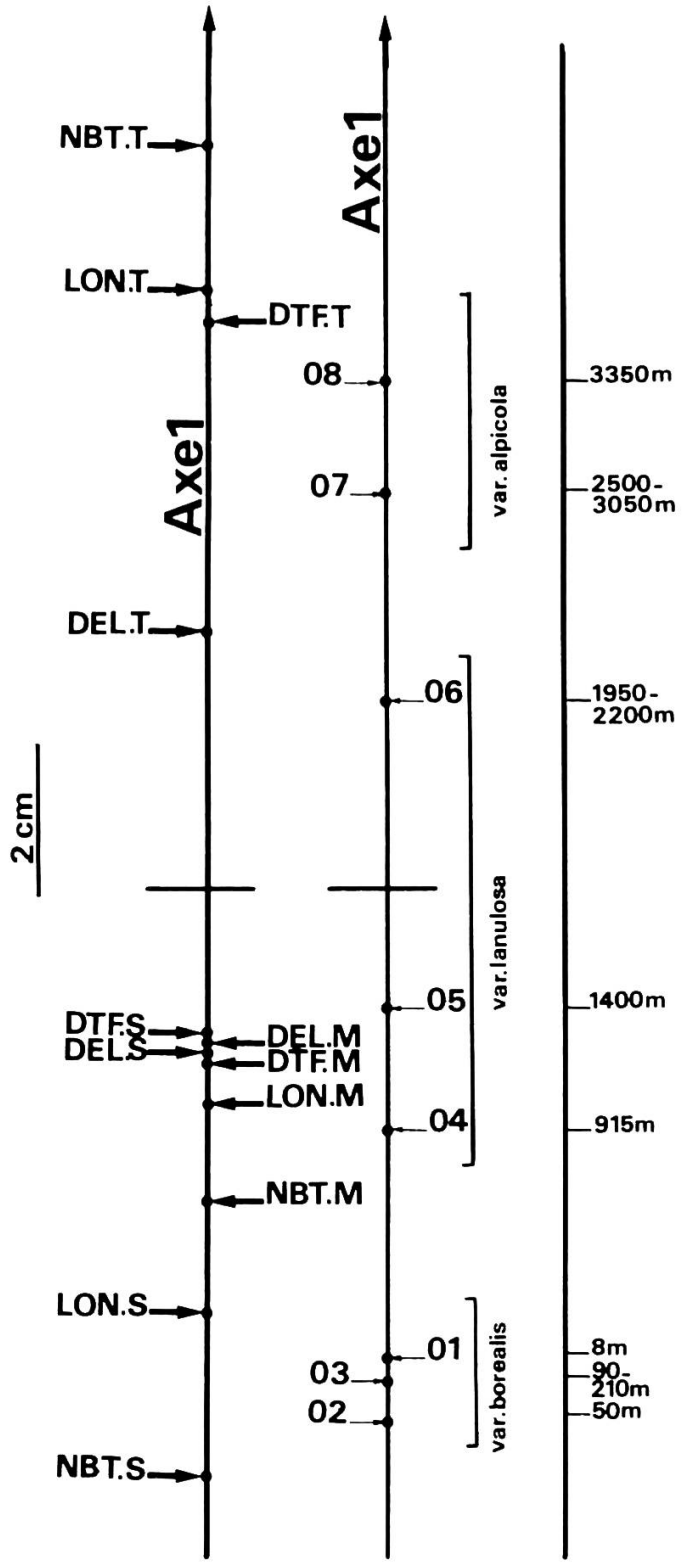

Fig. 13. – Position en ordonnées (axe 1 de l'analyse factorielle du plan 1-2) des projections des facteurs et des centres des ellipses représentatives des écotypes des trois variétés d'*Achillea millefolium*.

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.*

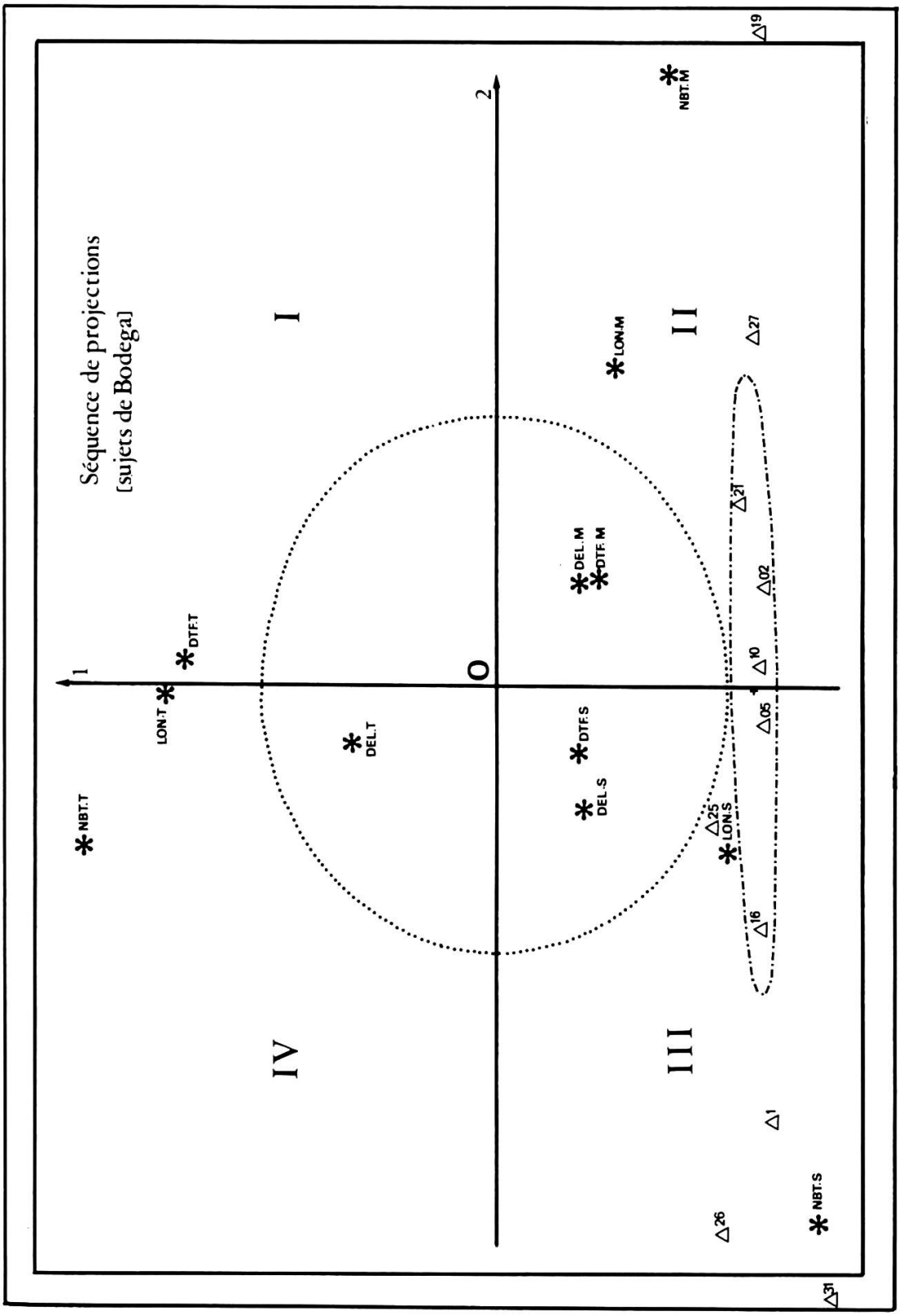

Fig. 15. – Diagramme dans le plan des axes 1-2. Tracé de l'ellipse représentative de l'écotype 01 (population de Bodega) et position de certaines projections qui s'y rapportent.

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

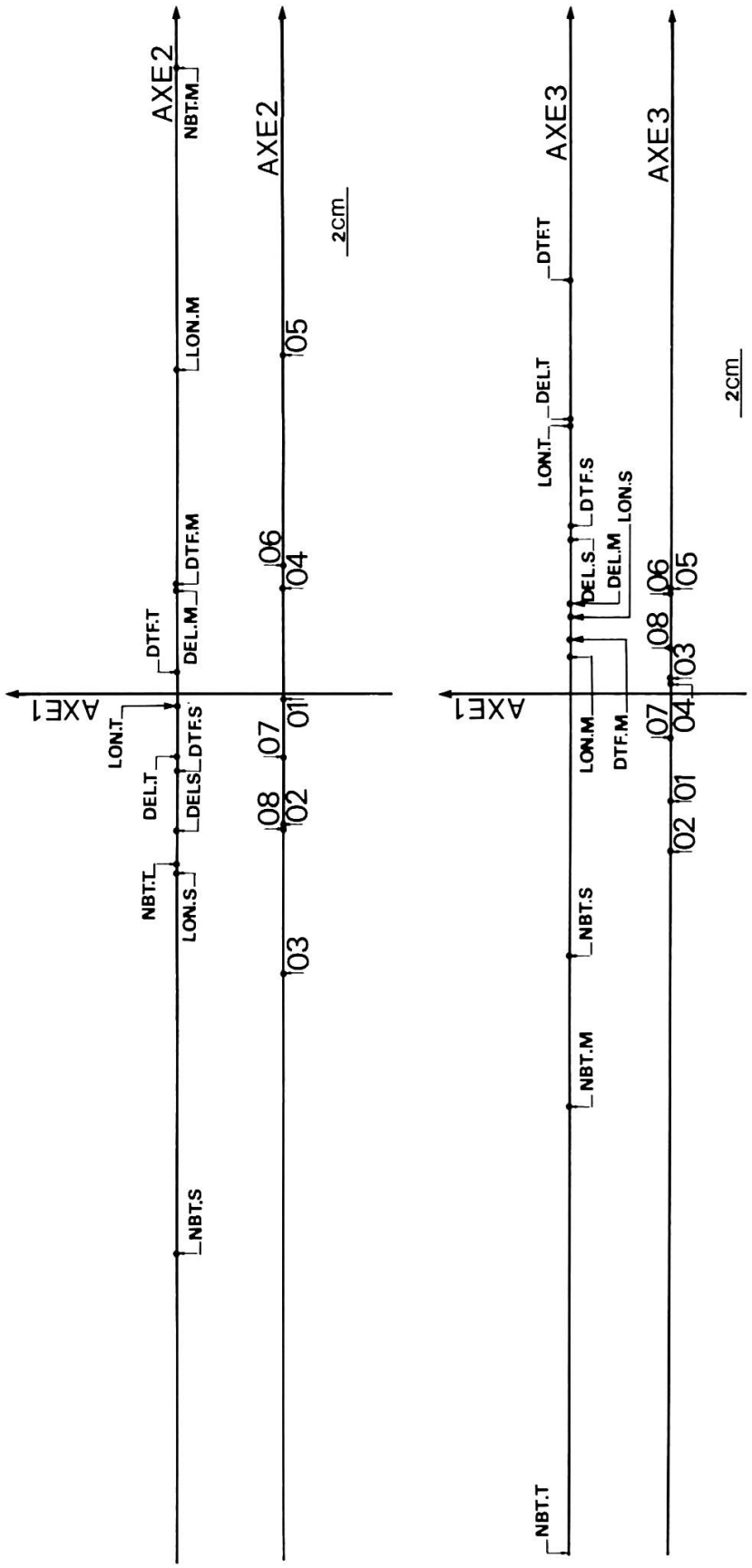

Fig. 17. – Position en abscisses (axes 2 et 3 de l'analyse factorielle dans les plans 1-2 et 1-3) des projections des facteurs et des centres des ellipses représentatives des écotypes des trois variétés d'*Achillea millefolium*.

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 $\bar{X}_{NBT.T.}$ = C	20,53 0,00	2,86 3,42	30,90 0,00	5,49 4,20	19,27 0,00	15,75 0,58	5,31 2,45	7,24 0,62	*NBT.S.* *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) Pop. Tuolumne meadows (n = 30) Pop. Tenaya Lake (n = 30)	19 14 25	*66%*	9 16 5	*34%*
Var. *lanulosa*	Ecotype 06 (n = 60)	Pop. Yosemite Creek (n = 30) Pop. Vallée Aspen (n = 30)	9 2	*18%*	21 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) Pop. Clayton (n = 30)	30 26	*93%*	0 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

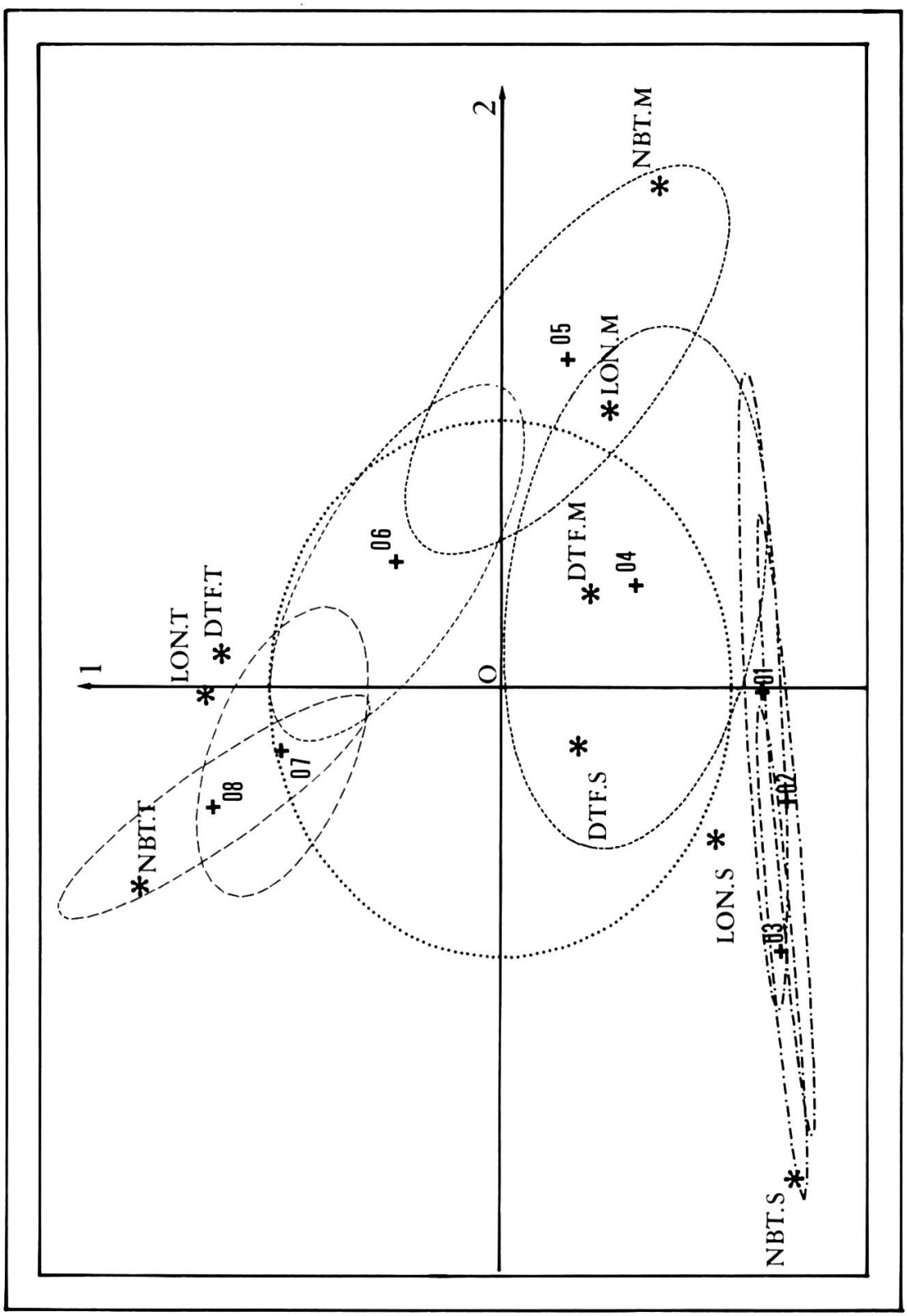

Fig. 18. – Graphique du plan des axes 1-2 tracé par l'ordinateur. Technique d'omission de données. Elimination du critère *DEL.* (degré de longévité) et donc des facteurs DEL.T., DEL.M., DEL.S.

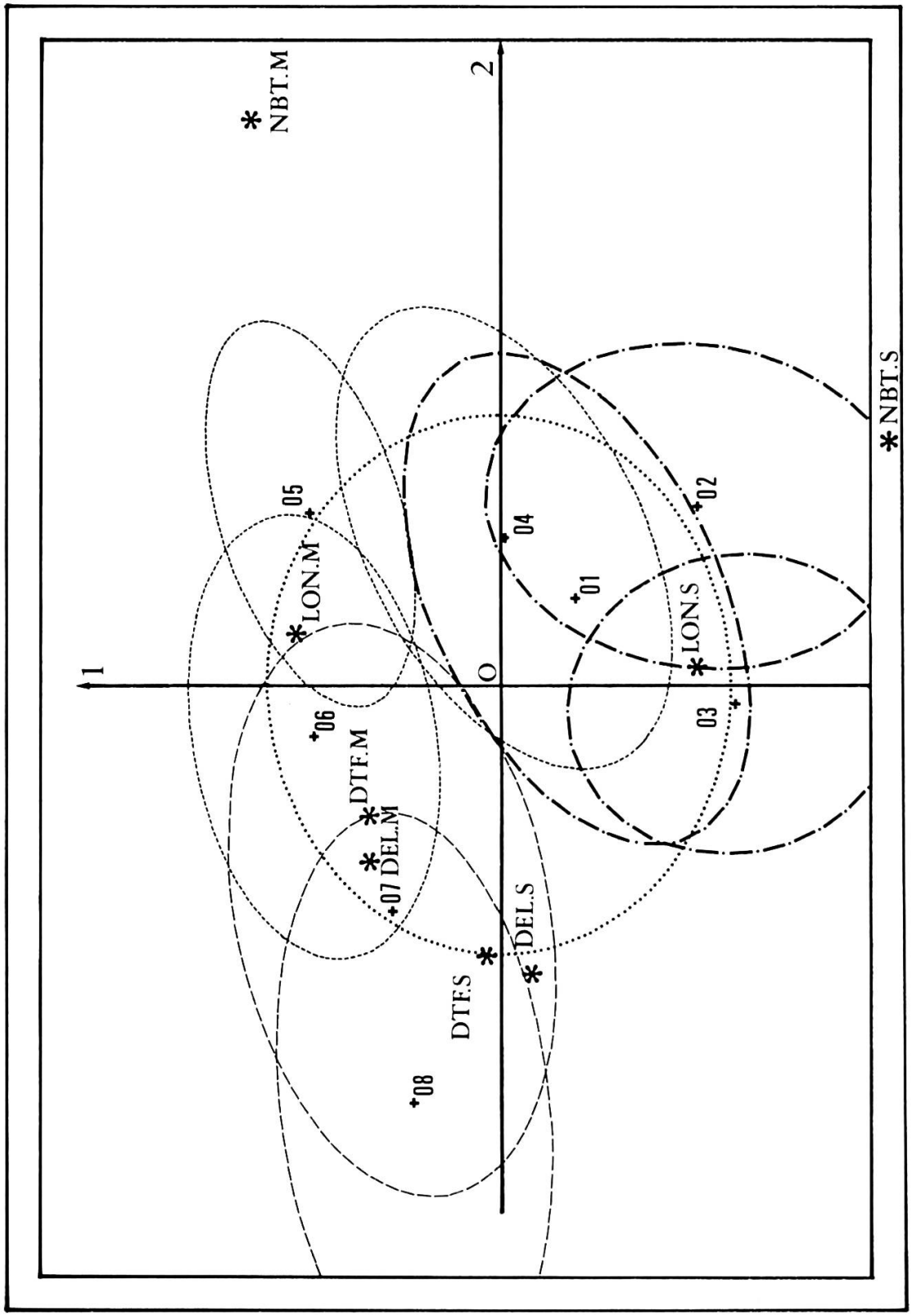

Fig. 19. – Graphique du plan des axes 1-2 tracé par l'ordinateur. Technique d'omission de données. Elimination des données du jardin expérimental de Timberline (*NBT.T, LON.T., DTF.T., DEL.T.*) et donc des facteurs NBT.T., LON.T., DTF.T., DEL.T.

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

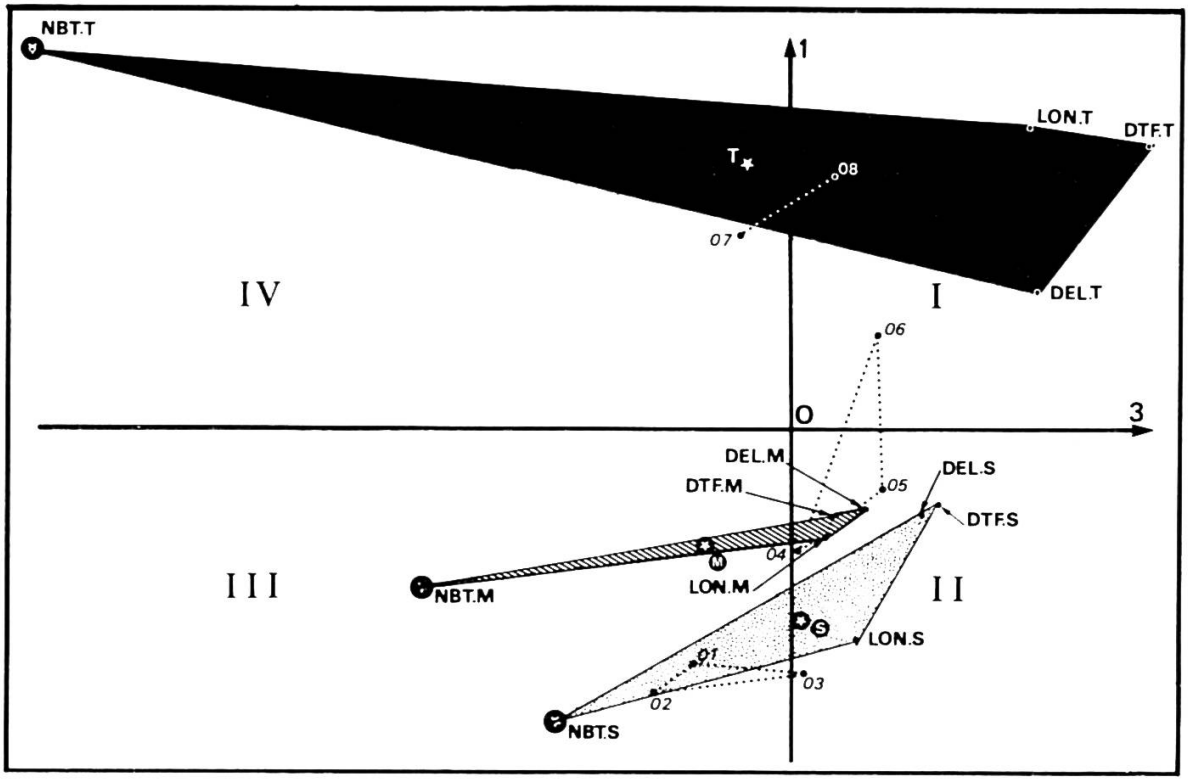

Fig. 20. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Polygones des projections des facteurs de chaque jardin expérimental et figures de liaison des centres des ellipses de chaque variété.

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.

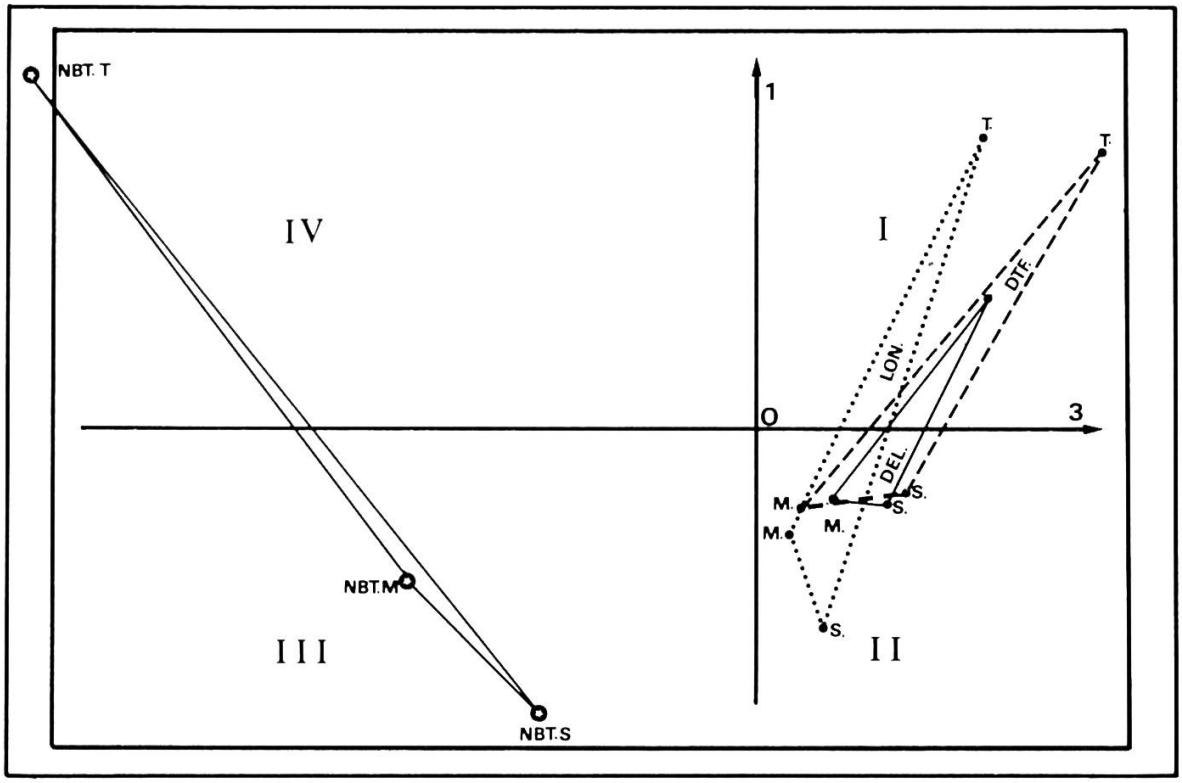

Fig. 21. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Triangles des projections des facteurs correspondant aux trois modalités de chaque critère.

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

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

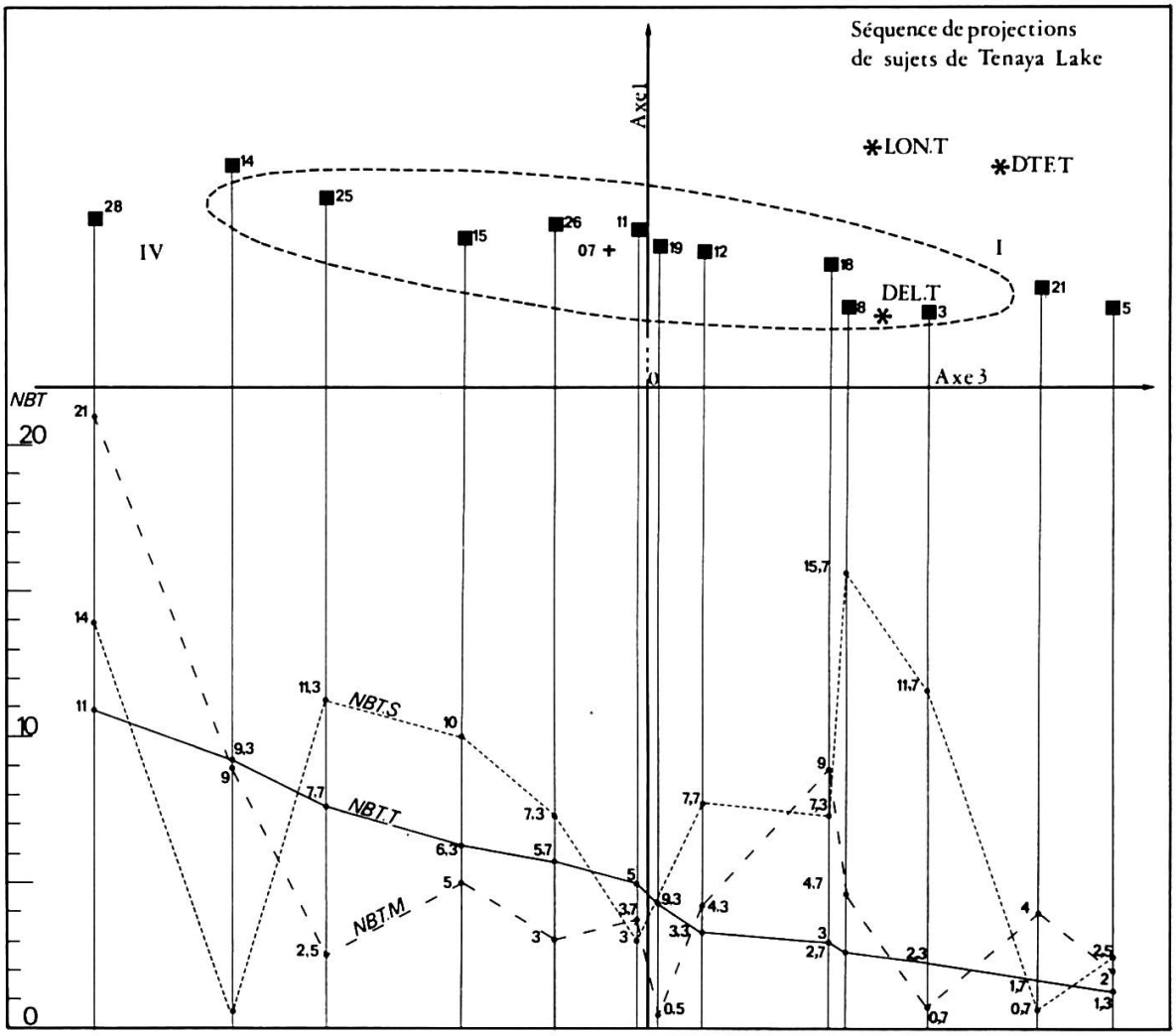

Fig. 23. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Tracé de l'ellipse représentative de l'écotype 07 et position de certaines projections de la population de Tenaya Lake à examiner dans le contexte d'une séquence en abscisse. Au bas de la figure sont représentées les valeurs des modalités du critère principal *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.

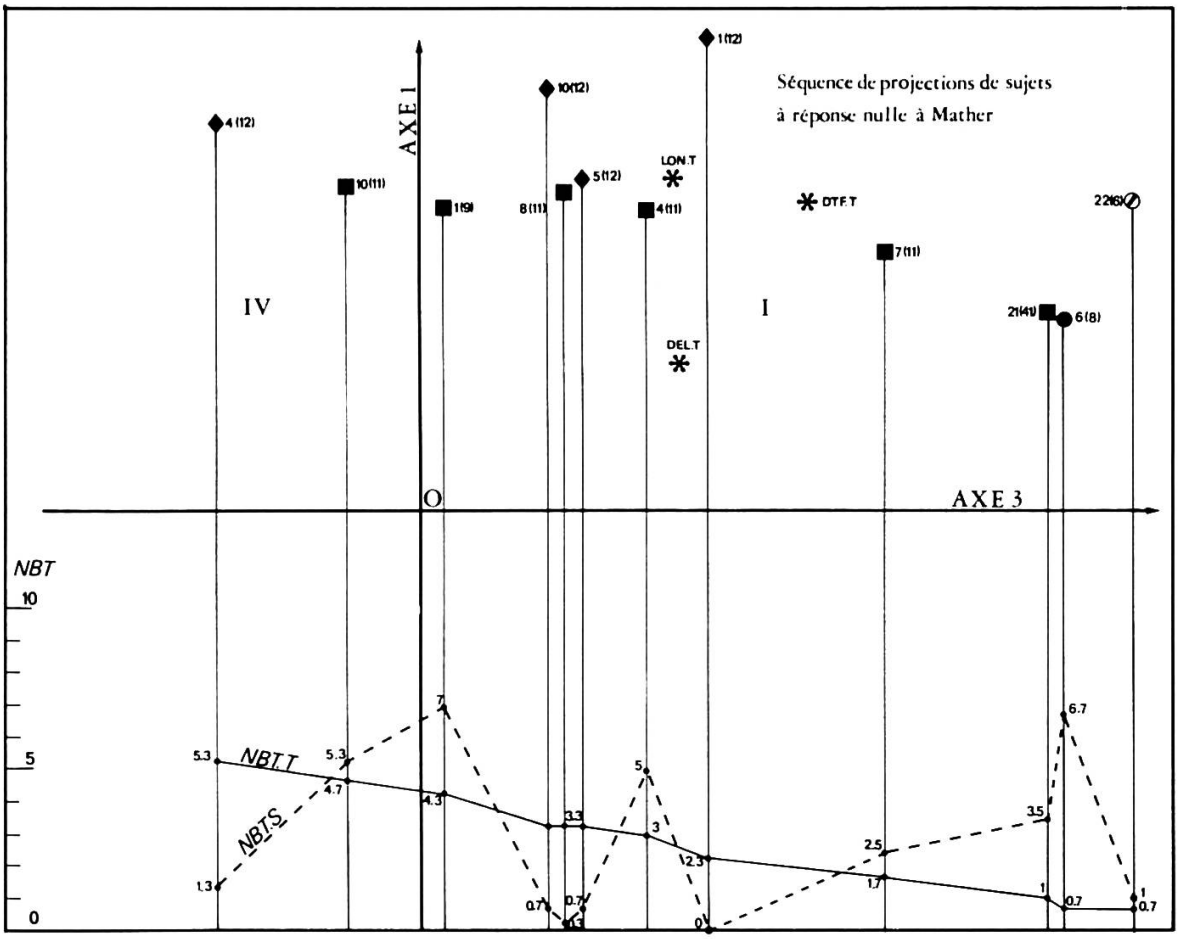

Fig. 24. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à réponse nulle de Mather et à Stanford. On note qu'en faisant abstraction du plateau des valeurs 3,3, le *NBT.T.* s'organise en gradient. Référence des populations: (6) Mather; (8) Yosemite Creek; (9) Tenaya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

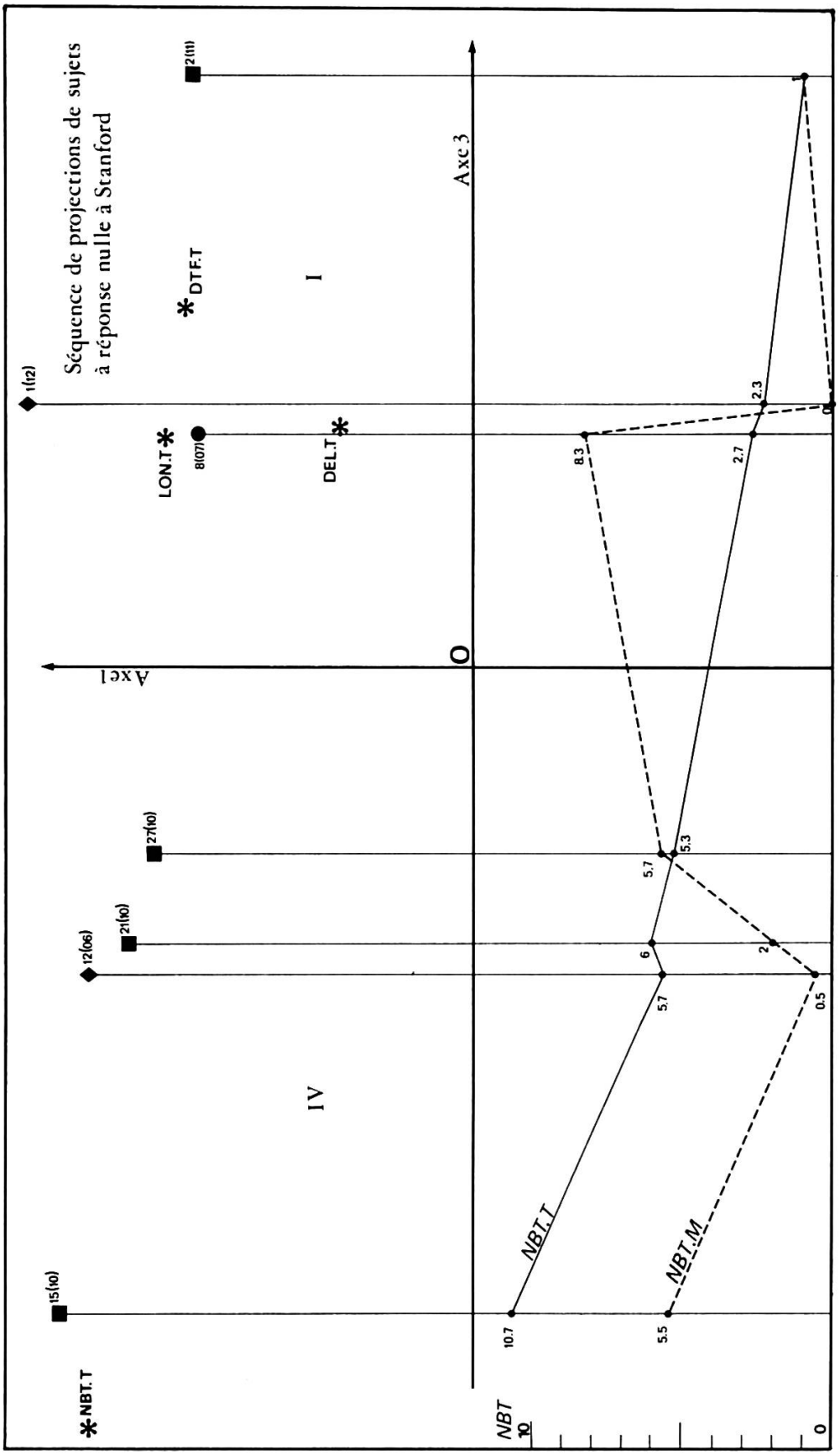

Fig. 25. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à réponse nulle à Stanford. On note qu'en faisant abstraction de la petite dénivellation des valeurs 5, 7-6. le *NBT.T.* s'organise en gradient. Référence des populations: (6) Mather; (7) Vallée Aspen; (10)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

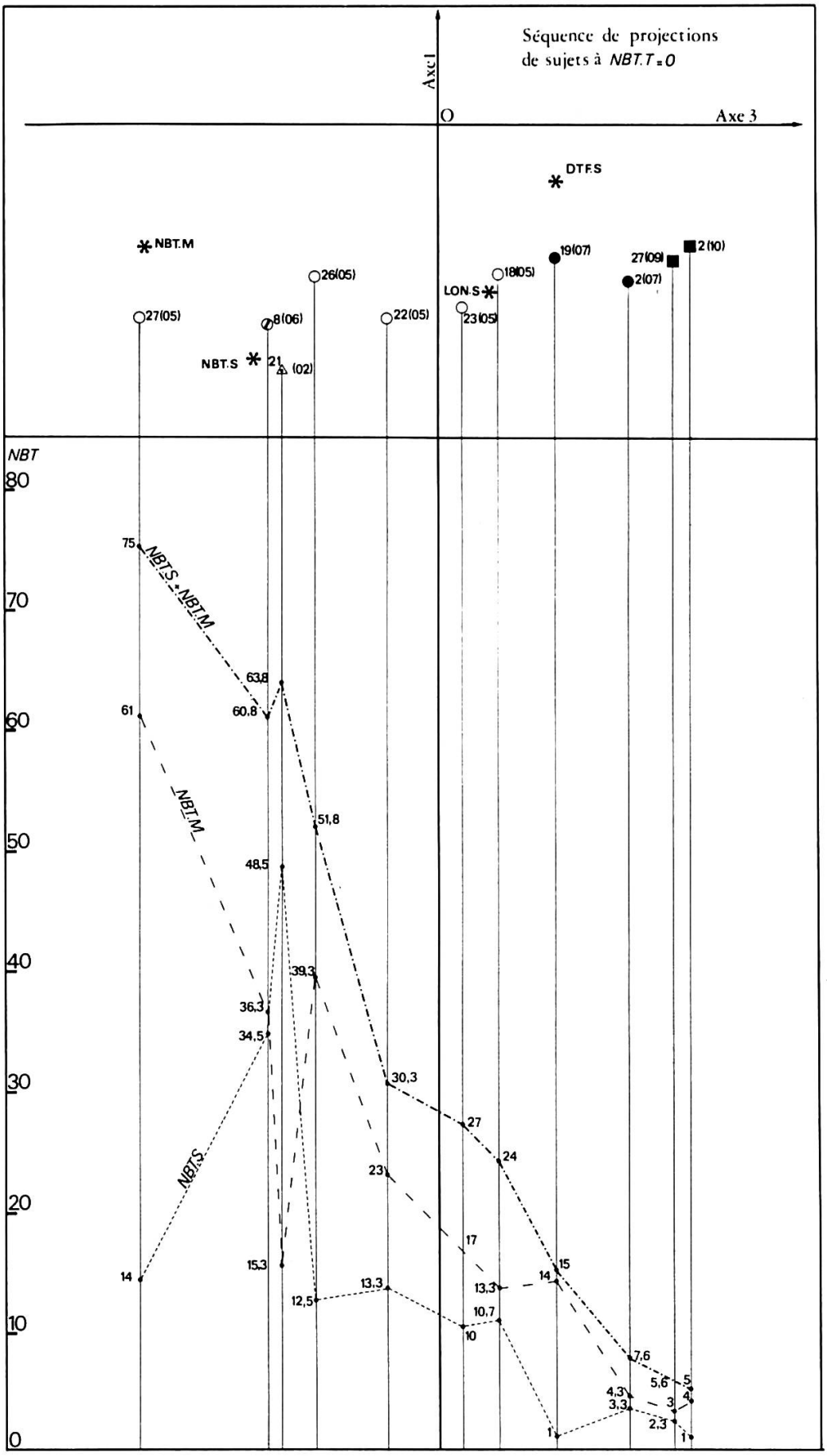
Séquence de projections
de sujets à NBT.T = 0
Axe 1
O
Axe 3
DTF.S
NBT.M
19(07)
27(09)
2(10)
2(07)
26(05)
18(05)
LON.S
27(05)
8(06)
22(05)
23(05)
NBT.S
21
(02)
NBT
80
70
60
50
40
30
20
10
0
NBT.S - NBT.M
NBT.M
NBT.S
75
63,8
60,8
61
51,8
48,5
39,3
36,3
34,5
30,3
27
24
23
17
15,3
15
14
14
13,3
13,3
12,5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

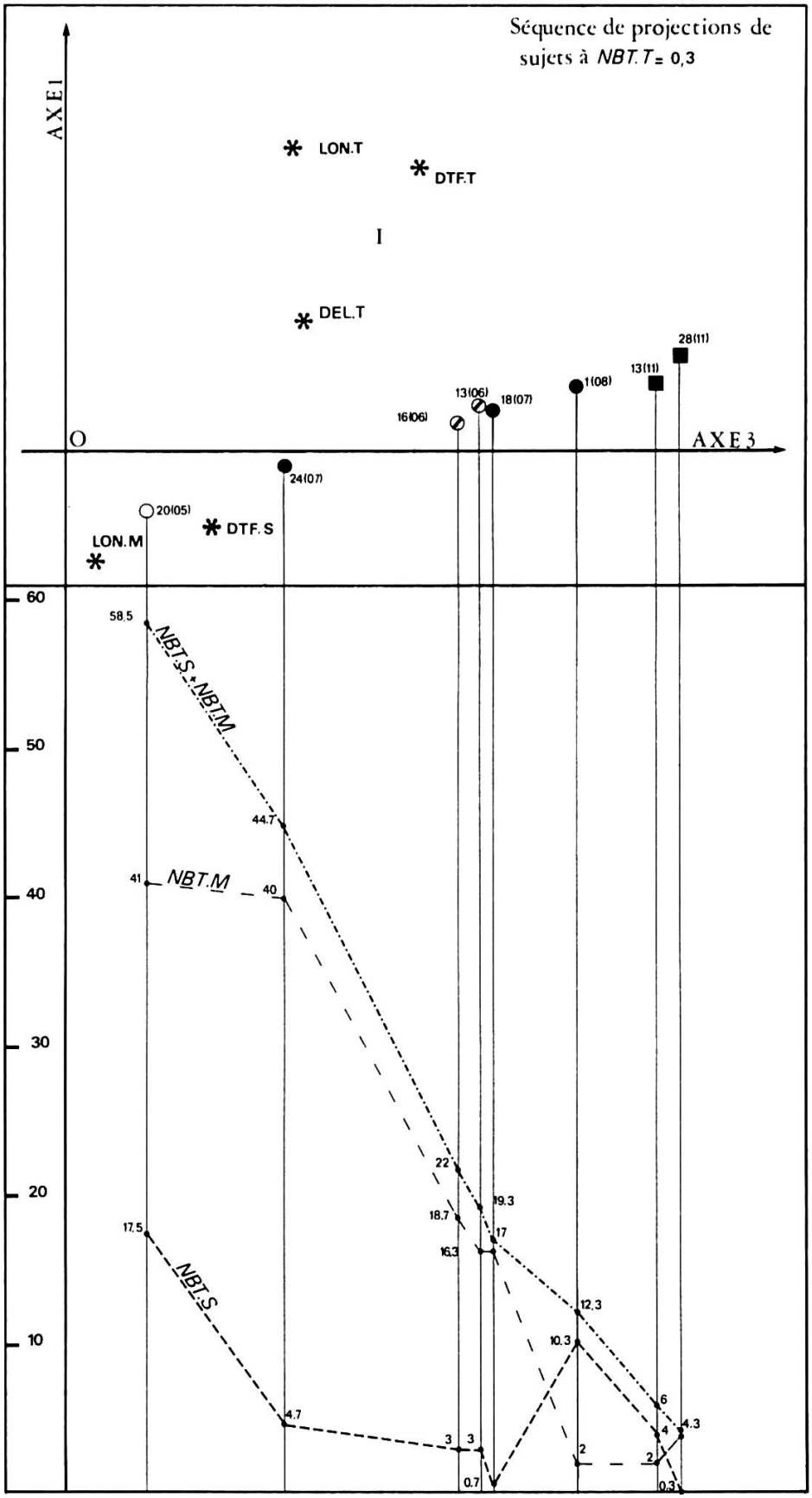
Séquence de projections de sujets à NBT.T = 0,3
AXE 1
AXE 3
O
LON.T
DTF.T
DEL.T
LON.M
DTF.S
28(11)
13(11)
1(08)
13(06)
18(07)
16(06)
24(07)
20(05)
60
50
40
30
20
10
58.5
NBT.S + NBT.M
44.7
41
NBT.M
40
22
19.3
18.7
17
16.3
17.5
NBT.S
12.3
10.3
6
4.3
4
4.7
3
3
2
2
0.7
0.3

Fig. 27

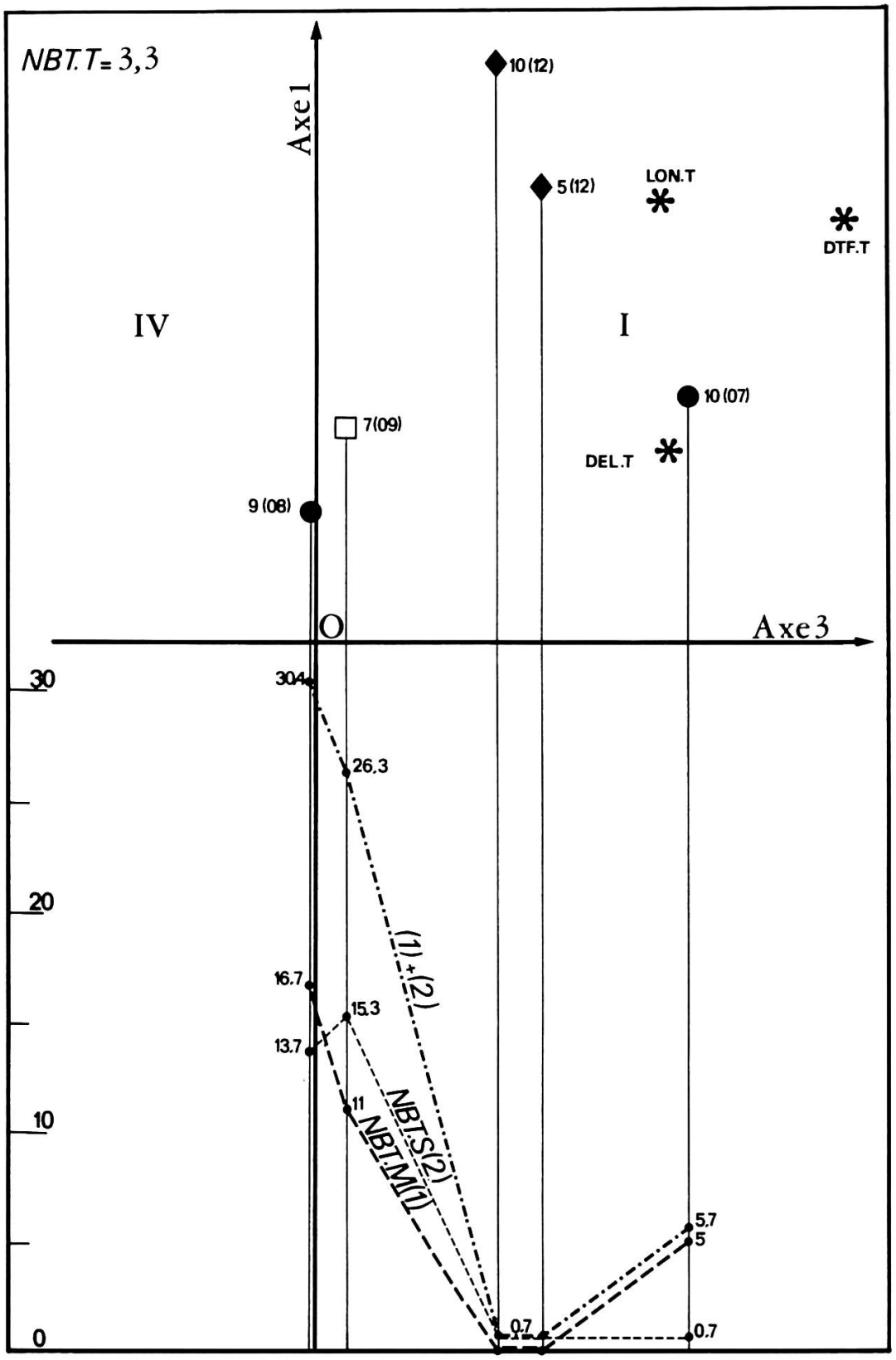

Fig. 28. – Diagramme dans le plan des axes 1-3. Séquence horizontale de projections de sujets à valeur du *NBT.T* = 3,3. Référence des populations: (07) Vallée Aspen; (08) Yosemite Creek; (09) Tenaya Lake; (12) Timberline.

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.

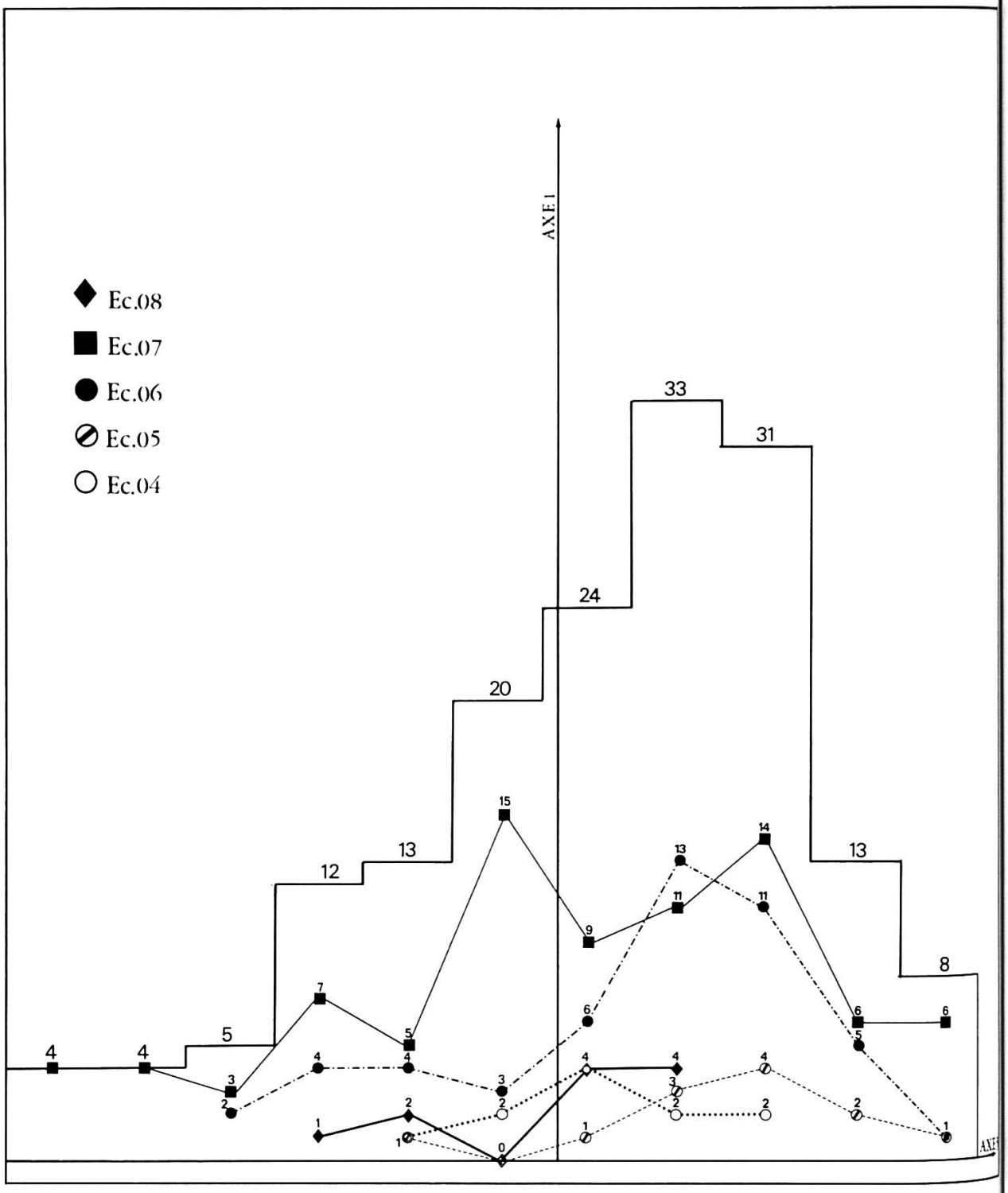

Fig. 33. – Histogramme de fréquence des projections de l'ensemble des sujets à *NBT.T.* et *LON.T.* positifs, rapportées à l'axe 3. Dans l'histogramme figurent les polygones de fréquence respectifs à chaque écotype.

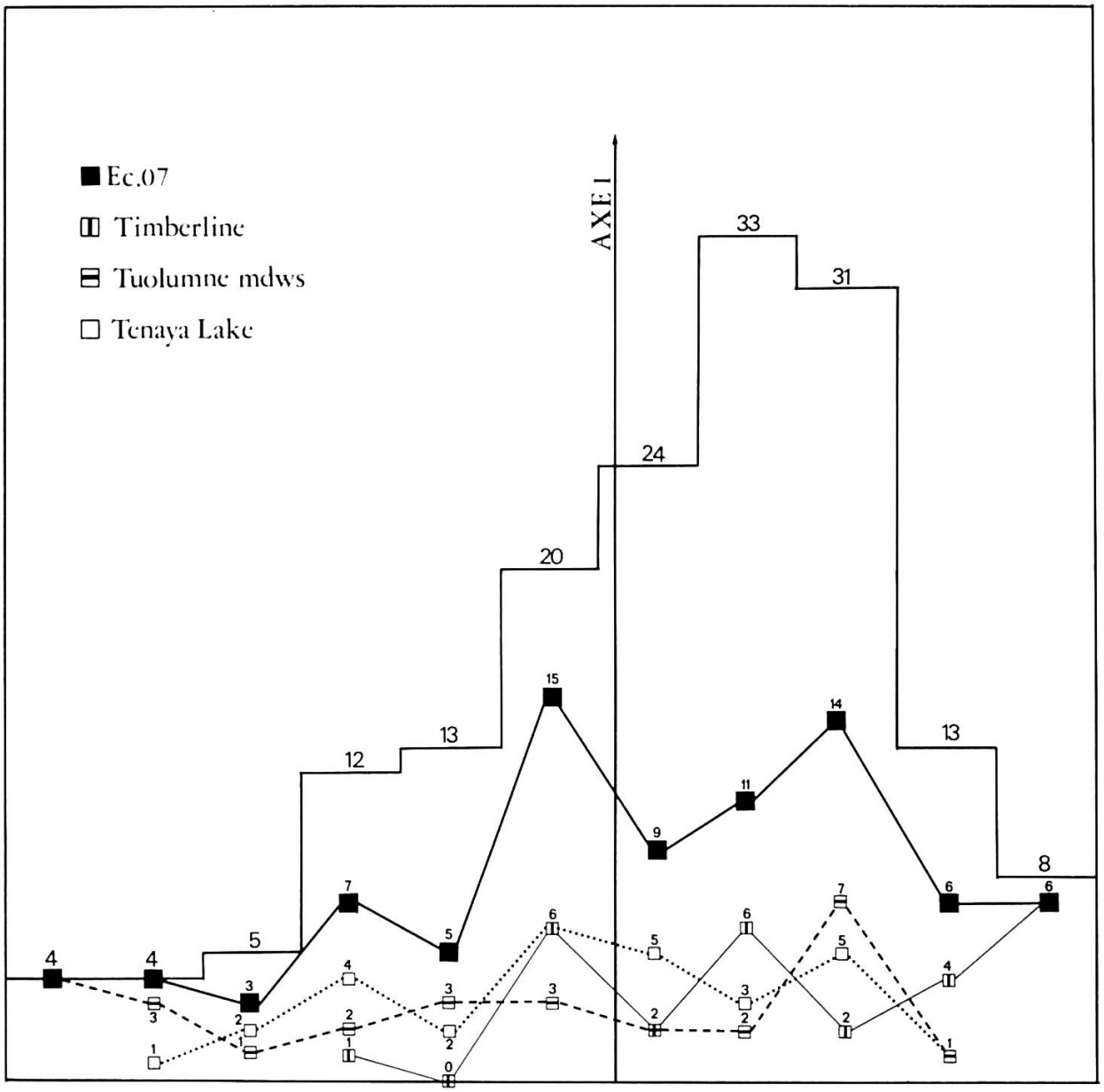

Fig. 34. – Histogramme de fréquence de la figure 33 dans lequel sont tracés le polygone de fréquence de l'écotype 07 et ceux des échantillonnages des populations qui le constituent. On note – comme on pouvait s'y attendre – que celui de Timberline (origine la plus élevée pour l'écotype) est le moins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

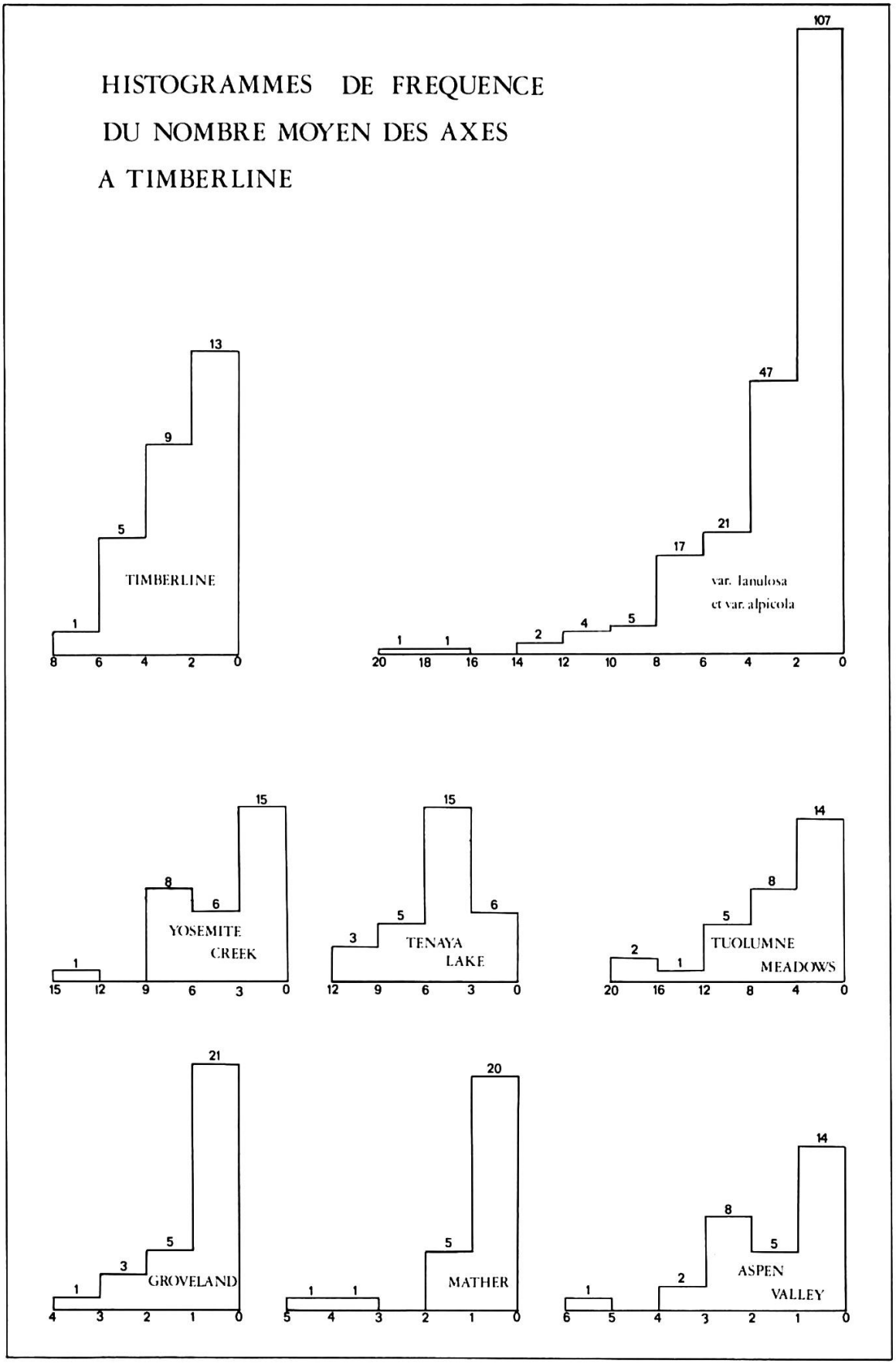
HISTOGRAMMES DE FREQUENCE
DU NOMBRE MOYEN DES AXES
A TIMBERLINE
TIMBERLINE
var. lanulosa
et var. alpicola
YOSEMITE
CREEK
TENAYA
LAKE
TUOLUMNE
MEADOWS
GROVELAND
MATHER
ASPEN
VALLEY

Fig. 35

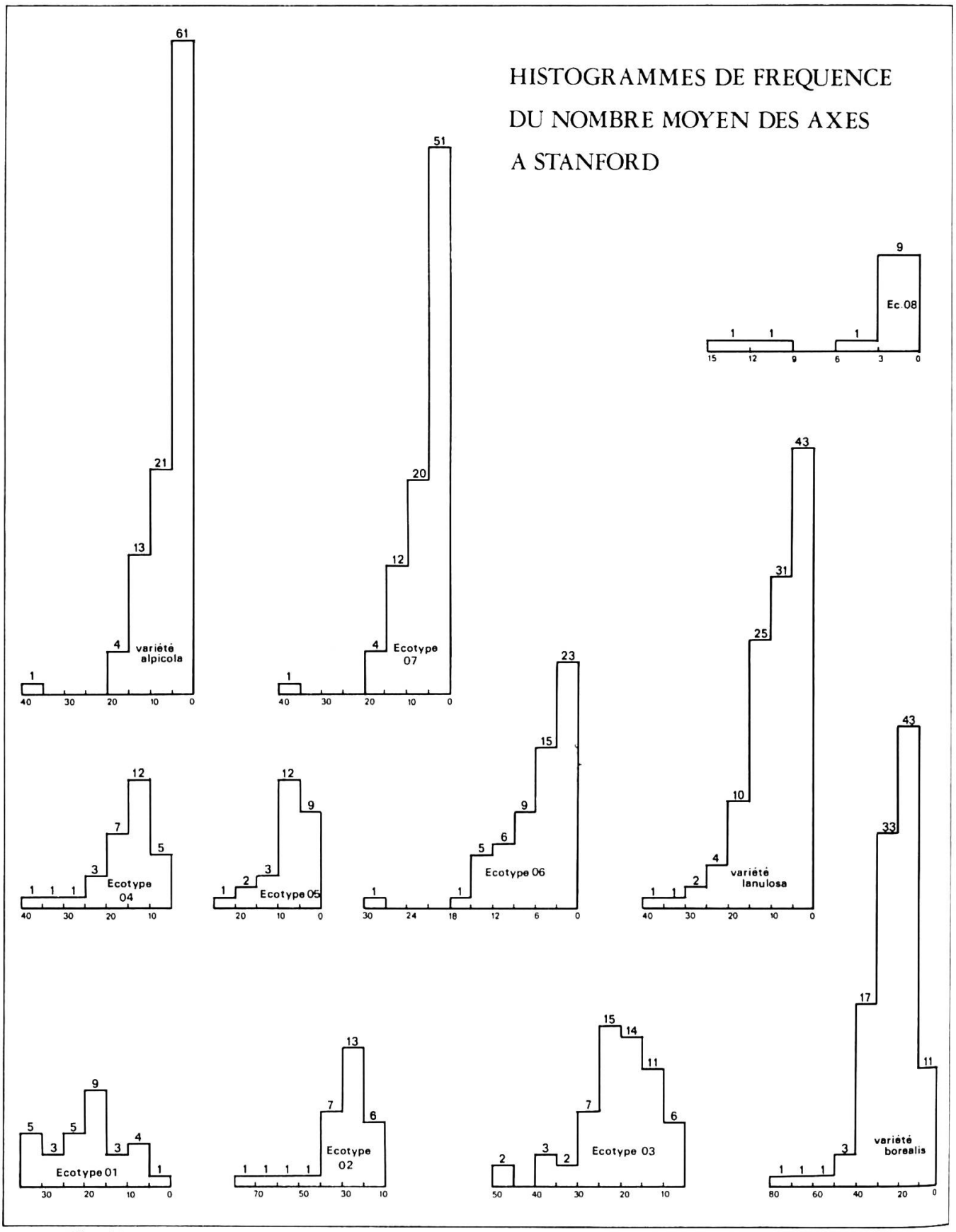
HISTOGRAMMES DE FREQUENCE
DU NOMBRE MOYEN DES AXES
A STANFORD
variété alpicola
Ecotype 07
Ec.08
Ecotype 04
Ecotype 05
Ecotype 06
variété lanulosa
Ecotype 01
Ecotype 02
Ecotype 03
variété borealis

Fig. 36

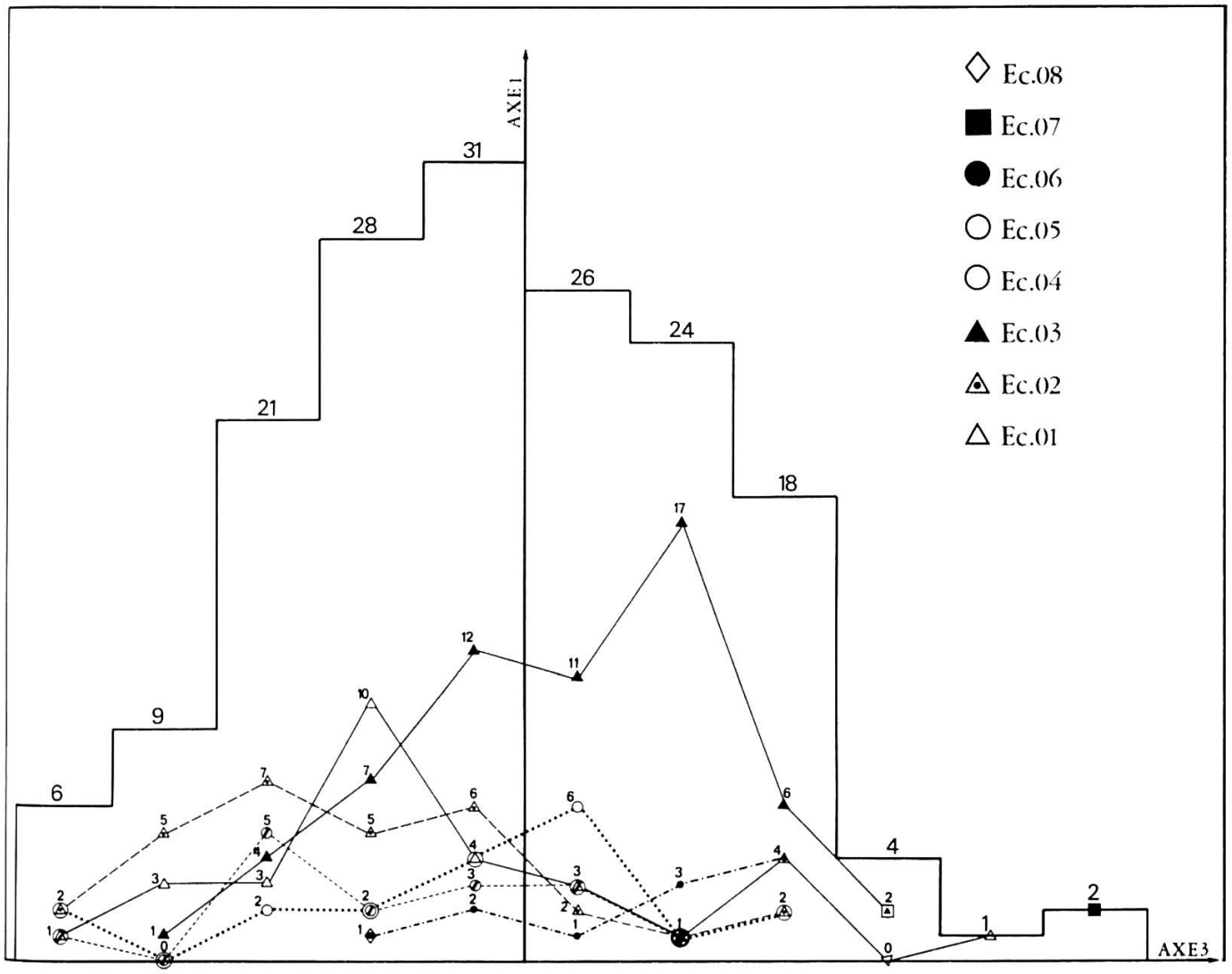

Fig. 37. – Histogramme de fréquence des projections de l'ensemble des sujets à *NBT.T.* nul rapportées à l'axe 3. Dans l'histogramme figurent les polygones de fréquence des écotypes concernés (ou quelques fréquences isolées).

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

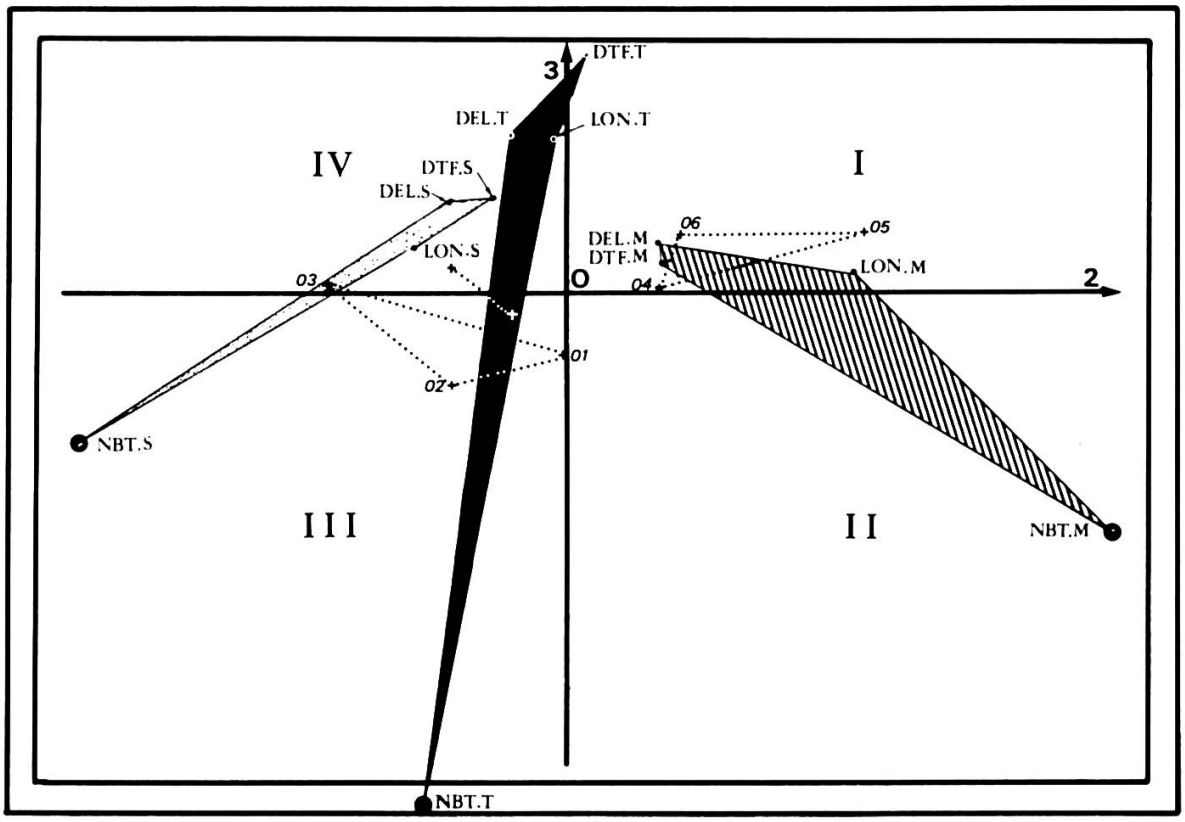

Fig. 38. – Diagramme dans le plan des axes 2-3. Polygones des projections des facteurs de chaque jardin expérimental et figures de liaison des centres des ellipses de chaque variété.

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.

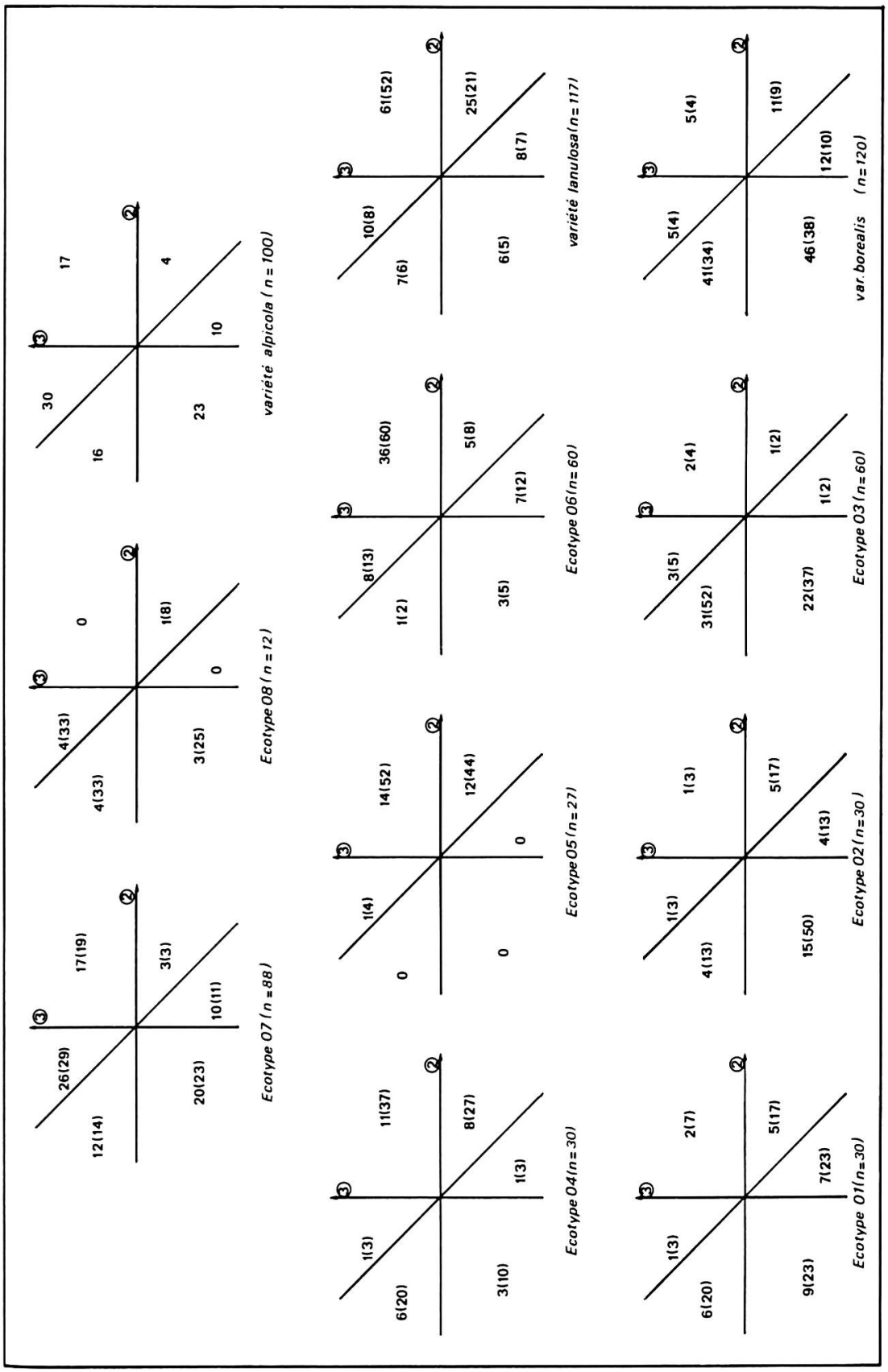

Fig. 40. – Report des fréquences des projections des sujets des écotypes et des variétés dans les quadrants du plan des axes 2-3. Entre parenthèses sont mentionnés les pourcentages. Dans les quadrants II et IV sont reportées les valeurs correspondant aux projections d'un côté ou de l'autre de la bissectrice.

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