

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 californiennes par les méthodes d'analyse des données : parallèle des résultats obtenus dans les trois jardins expérimentaux de Stanford, Mather et Timberline, pour huit écotypes d'un transect E.W. de la Californie centrale

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

Kapitel: I: Le cadre d'étude et les résultats préliminaires fondamentaux, assise des recherches actuelles sur l'ordinateur

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-895603>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 17.05.2025

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

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

A. L'ENVIRONNEMENT ET SES IMPLICATIONS

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

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

1.1. Côte de l'Océan Pacifique

Station de Bodega (population 1)

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

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

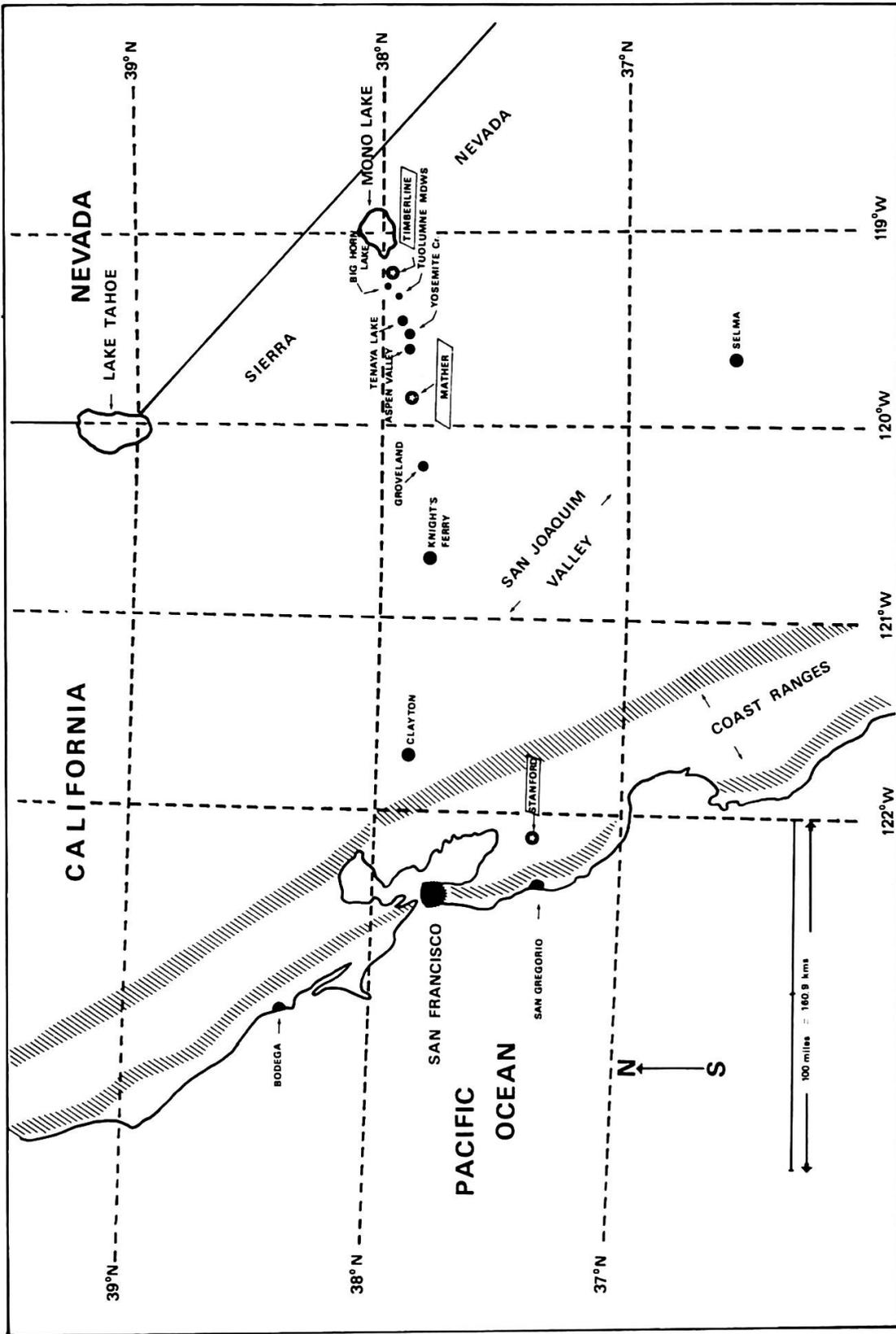


Fig. 1. - Carte des stations des *Achillea* de la Californie centrale, établie d'après un modèle proposé par William M. Hiesey à partir d'un document de la Société nationale de géographie des USA.

Station de San Gregorio (population 2)

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

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

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

Station de Clayton (population 3)

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

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

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

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



Photo 1a. – Station de Bodega (vue générale).

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



Photo 1c. – Station de Bodega (gros plan de profil de la colonie d’Achillées représentée sur la photo 1b, l’appareil de prise de vue étant posé au sol).

Photo 2. – Station de Point Lobos près du niveau de l’Océan Pacifique sur la côte californienne. Ici, les Achillées ont des caractéristiques intermédiaires entre celles de Bodega et de San Gregorio. En arrière-plan, on distingue *Pinus radiata* et *Cupressus macrocarpa*.



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



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

Station de Selma

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

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

Station de Knight's Ferry (population 4)

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



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

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

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

1.3. Aire de la Sierra Nevada

Station de Groveland (population 5)

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

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

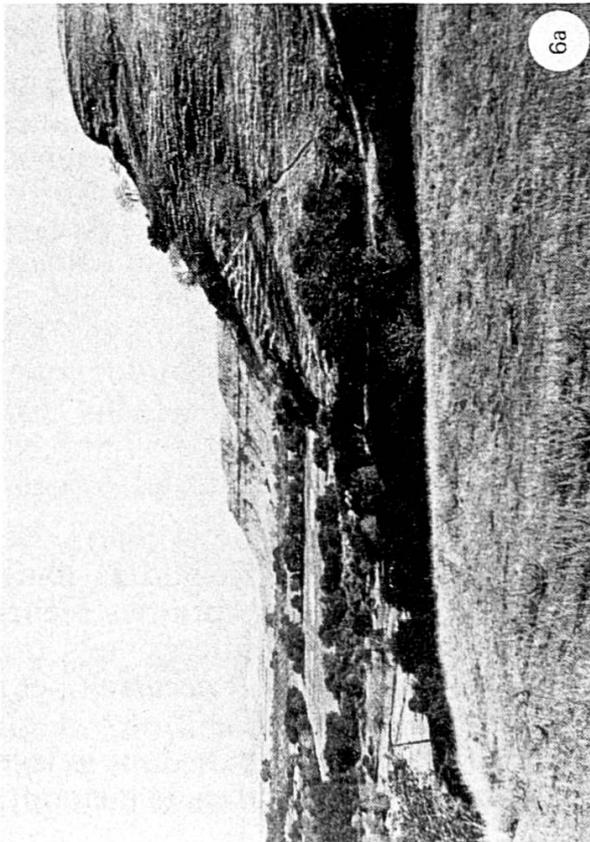


Photo 6a. – Station de Knight's Ferry (les Achillées étaient encore en dormance quand cette vue a été prise en septembre 1944).

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



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

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

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

Station de Mather (population 6)

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

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

Station de la Vallée Aspen (population 7)

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



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

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

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

Station de Yosemite Creek (population 8)

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

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

Station de Tenaya Lake (population 9)

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

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

Station de Tuolumne meadows (population 10)

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

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



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

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



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



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



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

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

Station de Timberline (population 11)

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

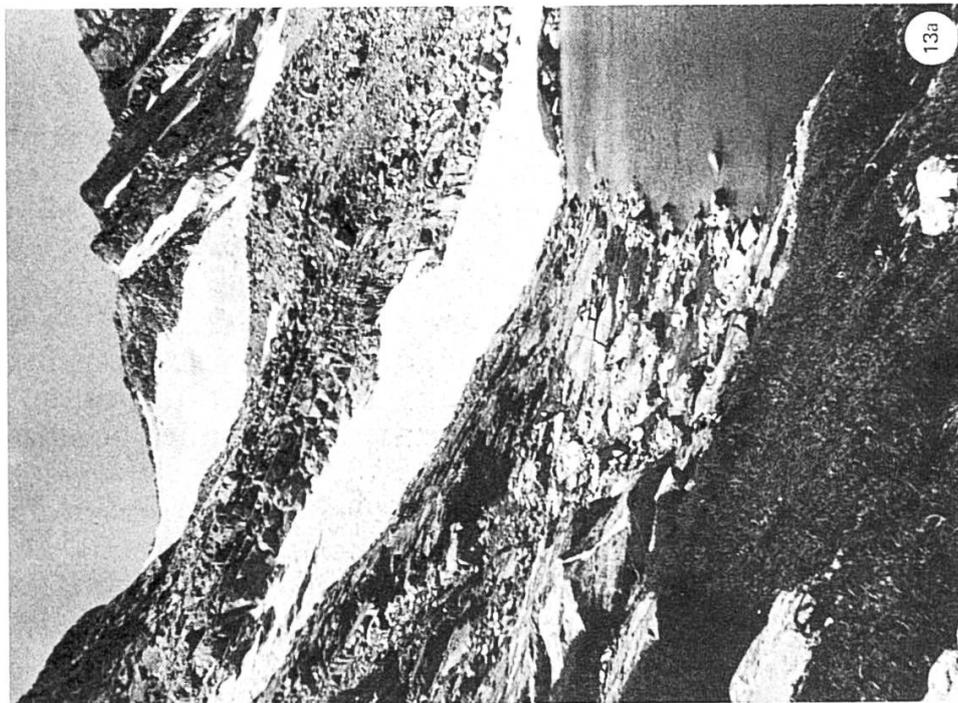


Photo 13a. – Station de Big Horn Lake. Les Achilléées poussent juste sur la rive du lac alpin entre une plaque de névé et une forme rabougrie (Krumholtz form) de *Pinus albicaulis* au premier plan gauche.



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

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

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

Station de Big Horn Lake (population 12)

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

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

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

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

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

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

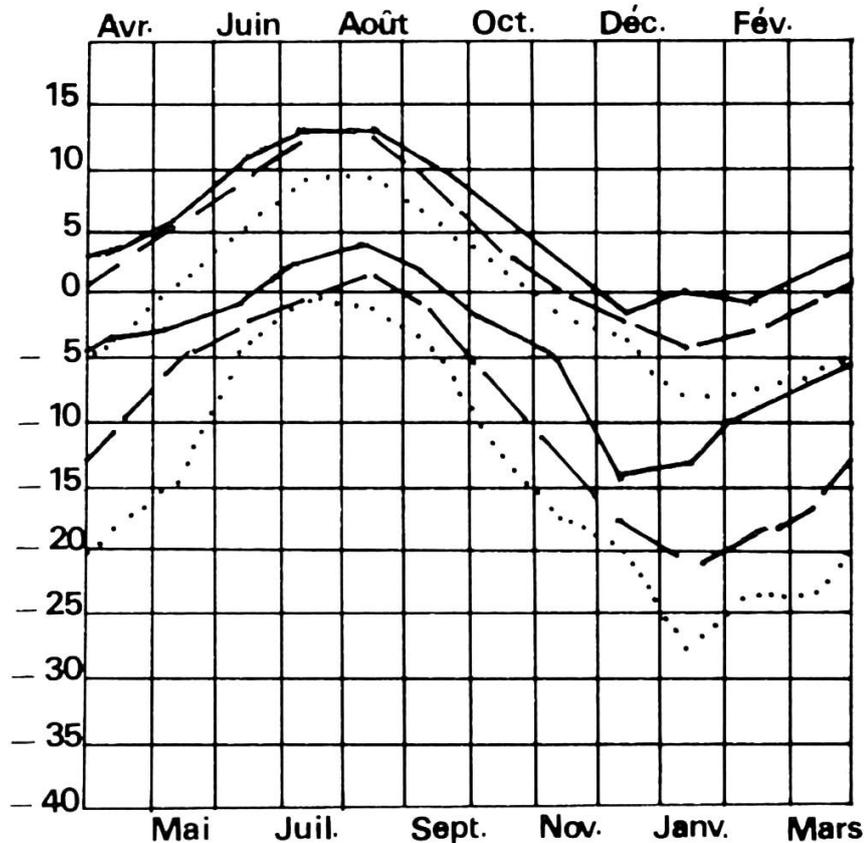


Fig. 3. — Graphiques des températures. Tracé des moyennes mensuelles des minimums journaliers et des minimums absolus mensuels. — Station de Groveland. --- Station de Lake Eleanor (résultats affines de ceux de Mather). Station d'Huntigton Lake (résultats affines de ceux de Yosemite Creek), d'après CLAUSEN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

B. SIPPES DU COMPLEXE ACHILLEA MILLEFOLIUM ÉTUDIÉES

1. Désignation

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

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

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

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

2. Clé de détermination

1. Feuillage normalement verdâtre, modérément villeux (populations côtières) ou vert grisâtre et plus villeux (populations de l'intérieur). Inflorescences en grappes à corymbes terminaux de capitules minuscules dont l'ensemble des sommets affecte la forme d'une surface courbe en calotte plus ou moins incurvée ***A. millefolium* var. *borealis***
- 1a. Feuillage plutôt grisâtre, de villeux à laineux. Inflorescences dont l'ensemble des capitules affecte la forme d'une surface plane ou presque ainsi 2
2. Inflorescences pauciflores. Marges des bractées involucreales d'un éclat brun à noir. Feuillage villeux. Rhizomes grêles portant tout le long des racines superficielles fibreuses
A. millefolium* var. *alpicola
- 2a. Inflorescences multiflores. Marges des bractées involucreales d'un éclat brun à couleur paille. Feuillage laineux. Rhizomes courts et épais à racine principale profonde
A. millefolium* var. *lanulosa

3. Localisation dans l'aire d'étude

A. millefolium var. *borealis*

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

A. millefolium var. *lanulosa*

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

A. millefolium var. *alpicola*

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

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

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

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

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

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

2.1. Choix des critères de différenciation

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

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

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

2.2. Résultats

2.2.1. Distinction de groupes écologiques de sériation de différents ordres

2.2.1.1. Le critère de longévité des clones

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

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

Tableau 1. – Longévité des clones à Timberline.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Groupe (A1) B1

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

Groupe (A1) B2

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

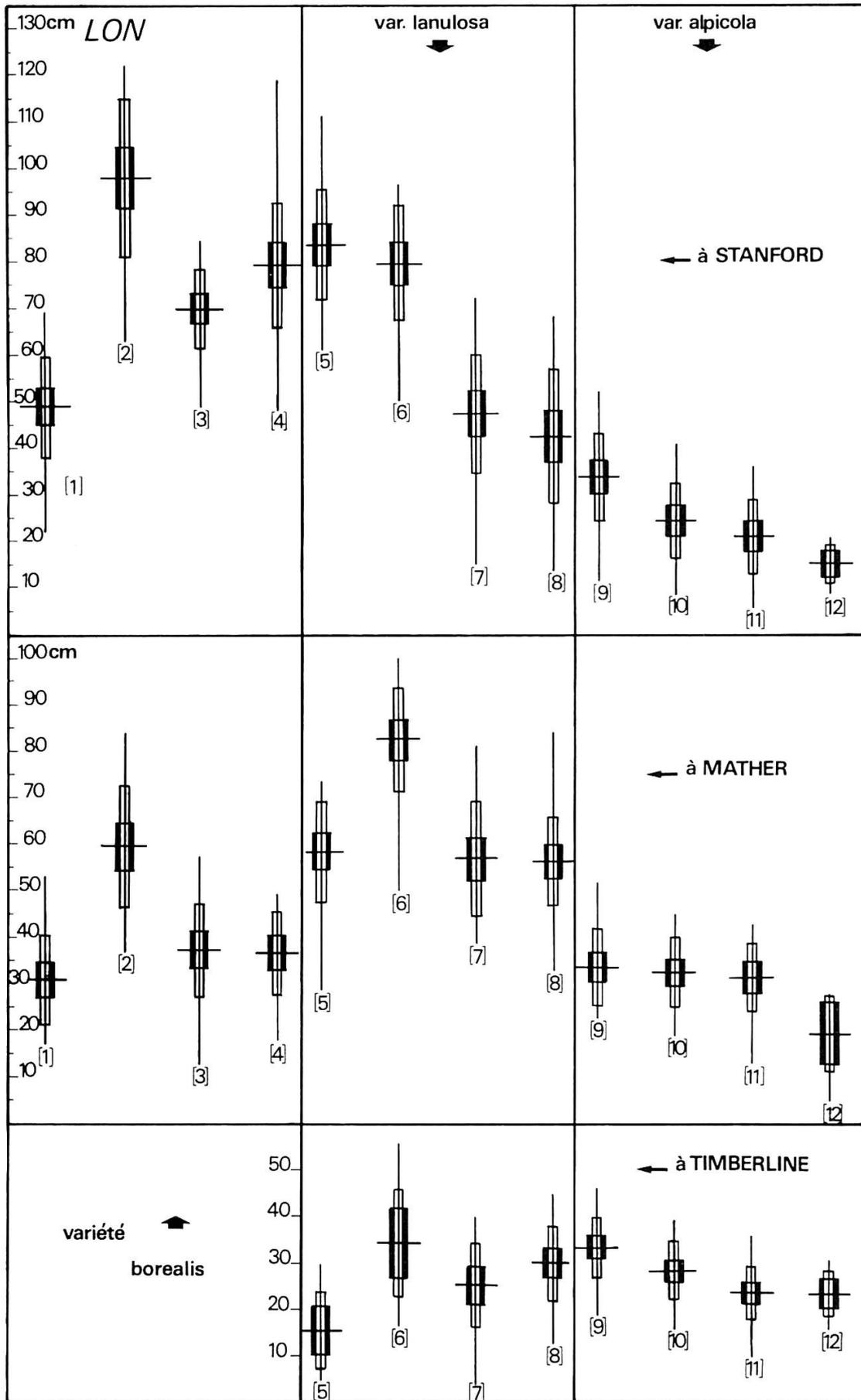


Fig. 4

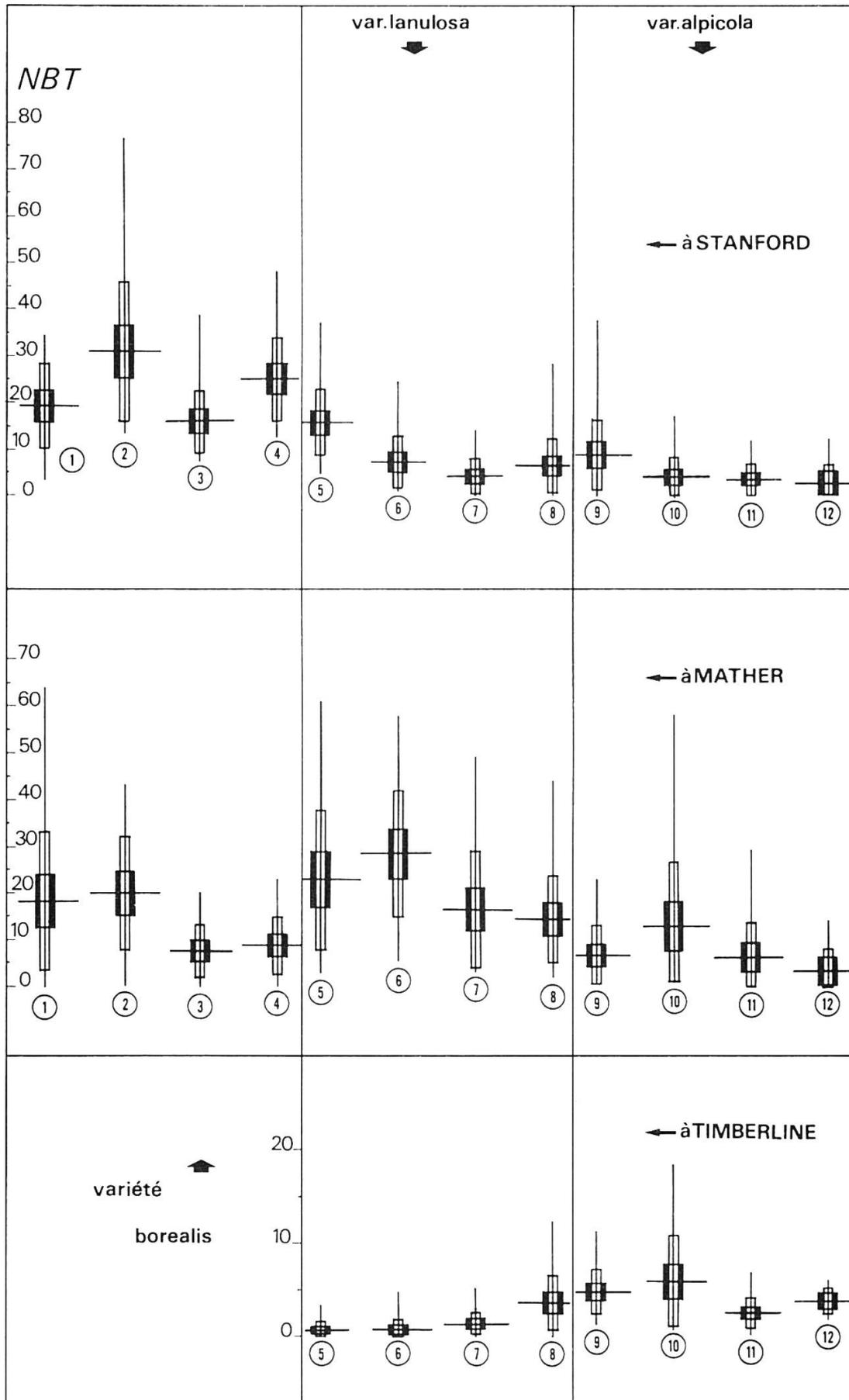


Fig. 5

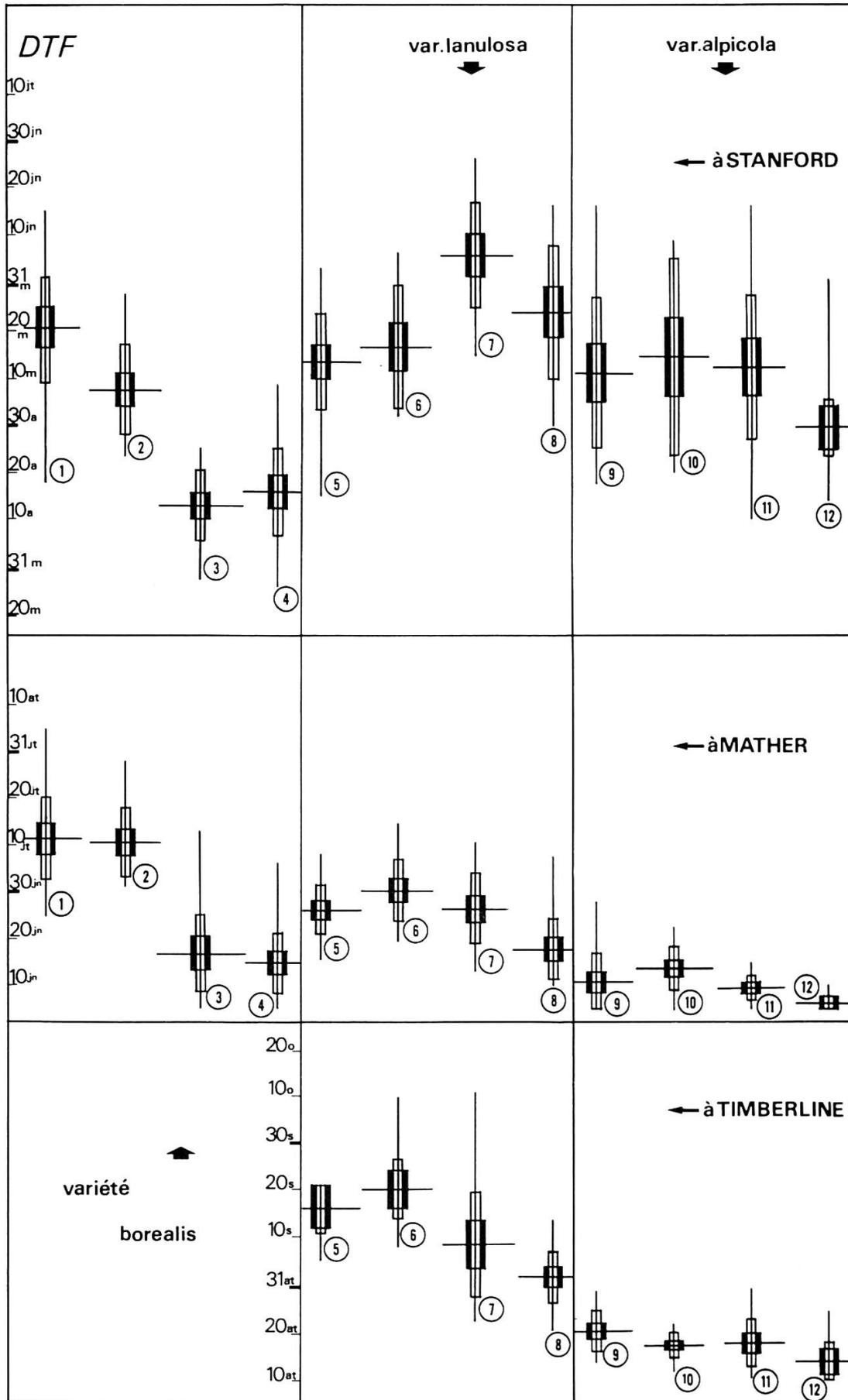


Fig. 6

Groupe (A2) B1

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

Groupe (A2) B2

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

Groupe (A2) B3

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

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

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

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

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

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

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

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

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

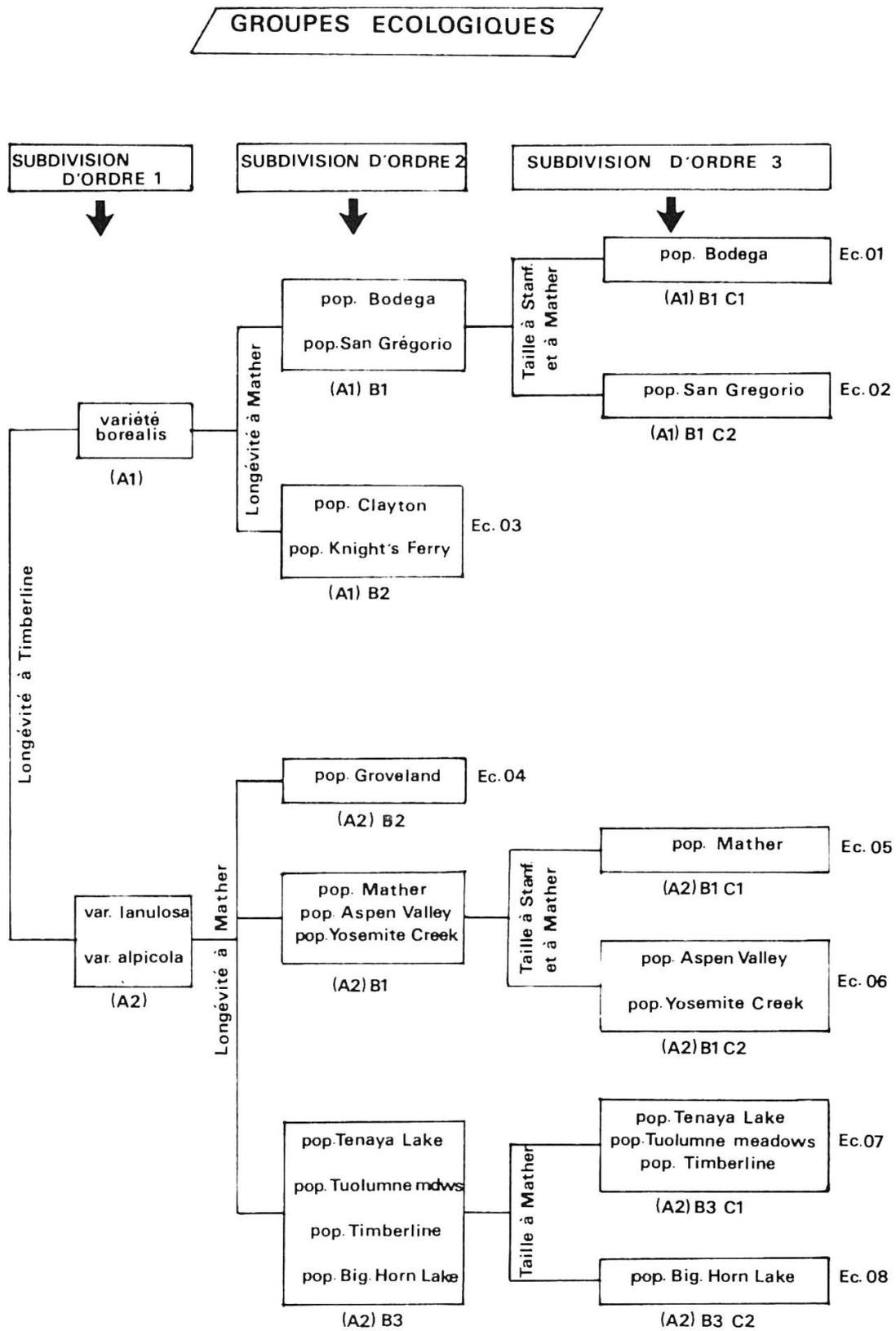


Fig. 7. – Schéma récapitulatif de la sériation des Achillées en groupes écologiques de différents ordres.

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

On peut déduire de ces expériences trois types de résultats :

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

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

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

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

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



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



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

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

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

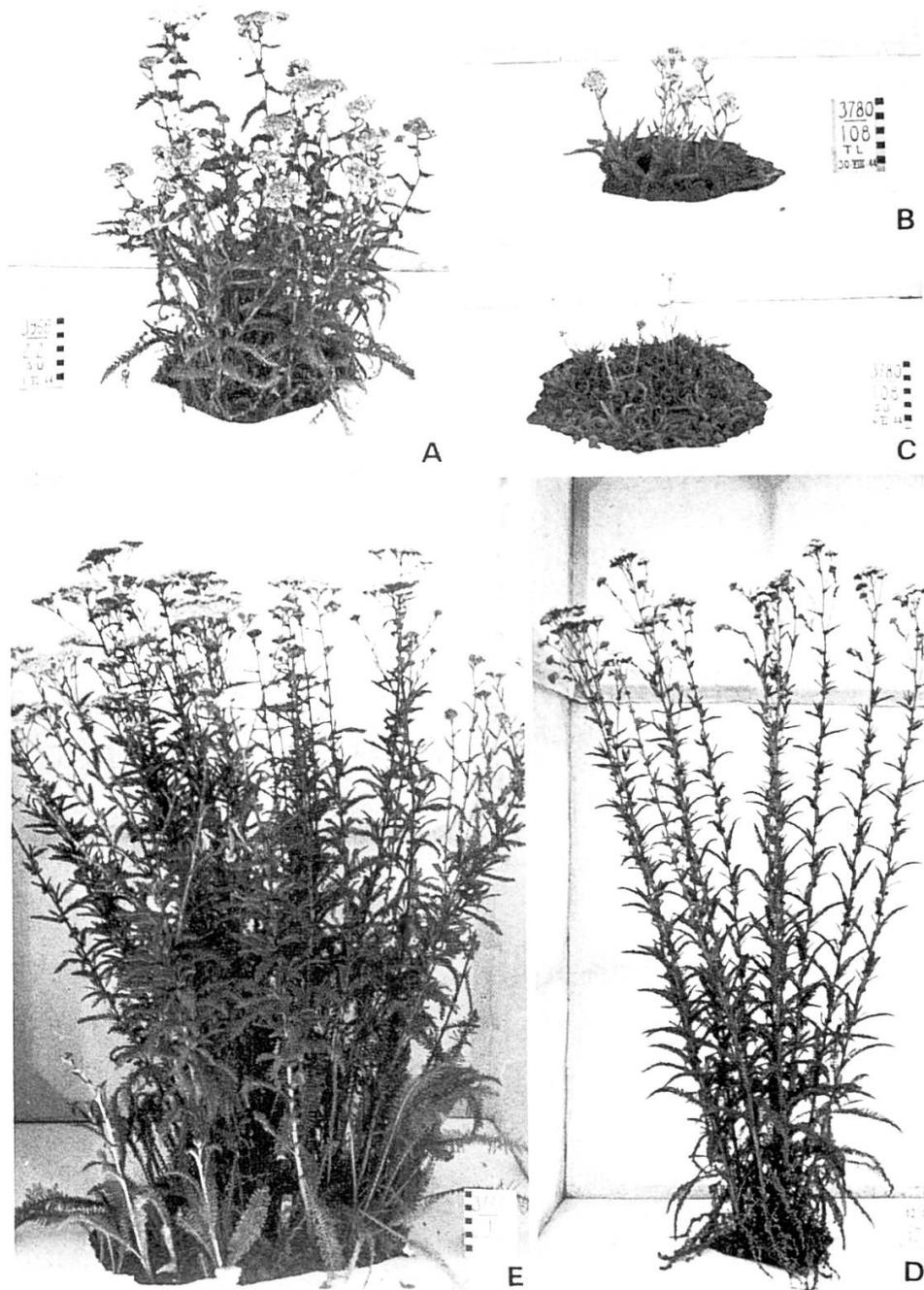


Photo 17. – Spécimens de culture des *Achillea* des stations expérimentales.

- A. Clone n° 3966-22, originaire de Knight's Ferry, poussant au jardin de Stanford le 1^{er} juin 1944 (l'échelle noire et blanche représente 10 cm.).
- B. Clone n° 3780-108, originaire de Big Horn Lake, poussant au jardin de Timberline le 30 août 1944.
- C. Clone n° 3780-108, originaire de Big Horn Lake, poussant au jardin de Stanford le 6 juin 1944.
- D. Clone n° 4074-26, originaire de Selma, poussant au jardin de Stanford le 11 juin 1944.
- E. Clone n° 3777-1, originaire de San Gregorio, poussant au jardin de Stanford le 20 mai 1941.

4.2. Le déterminisme physiogénétique des normes des critères

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

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

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

Définition du concept d'écotype

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

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

Application au complexe *Achillea millefolium*

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