

L. Mnif, K. M'seddi, M. Chaieb & M. Roux

## Diversité génétique chez diverses provenances de *Cenchrus ciliaris* graminée pérenne de la zone aride tunisienne

### Résumé

Mnif, L., M'seddi, K., Chaieb, M. & Roux: Diversité génétique chez diverses provenances de *Cenchrus ciliaris* graminée pérenne de la zone aride tunisienne. — *Bocconea* 16(2): 641-656. 2003. — ISSN 1120-4060.

Une collection de 47 provenances de *Cenchrus ciliaris* L., de la zone aride tunisienne, a été étudiée en vue d'analyser la variabilité morphologique. Sept paramètres morphologiques ont été observés au cours des deux phases végétative et reproductive durant trois années successives (1998, 1999 et 2000). L'analyse de la variance montre une grande hétérogénéité génétique intraspécifique ainsi qu'une sensibilité aux facteurs climatiques. L'ACP permet de scinder les variables en deux groupes. Le premier caractérise la taille de la touffe, et le second son port. La matrice de corrélation montre de fortes corrélations positives entre les variables de chaque groupe. L'ACP-VI confirme ces observations et permet de préciser certains modes de développement en indiquant les provenances associées à ces modes de développement.

Mots clés: *Cenchrus ciliaris*, variabilité morphologique, zone aride tunisienne, analyse en composantes principales, analyse en composantes principales sur variables instrumentales.

### Introduction

*Cenchrus ciliaris* L., est une graminée pérenne de type biochimique de photosynthèse en C<sub>4</sub>. C'est une espèce pastorale bien adaptée aux contraintes bioclimatiques des zones arides (Das & al. 1978; Harsh & al. 1981). Elle est facile à installer et résiste bien au pâturage (Hanselka 1988; Walker & Weston 1990). Initialement, originaire de l'ouest de l'Asie, l'Inde et la zone méridionale de l'Afrique (Bogdan 1977), *Cenchrus ciliaris* s'est par la suite propagée vers les zones arides et semi-arides de l'Afrique du nord et de l'Australie. Dans ce dernier continent, elle est aujourd'hui considérée parmi les meilleures espèces exotiques grâce à sa productivité élevée et ses aptitudes adaptatives à la sécheresse (Millington & Winkworth 1970; Ebersson 1970). Dans ce contexte, elle est considérée comme étant une composante majeure dans la production fourragère de l'Etat du Queensland (Humphreys 1967). A ce propos, Weston & al. (1994) la considèrent comme étant l'espèce la mieux adaptée aux milieux tropicaux et subtropicaux de l'Australie. Pour les mêmes raisons, cette espèce fût ensuite introduite au Texas (Ibarra & al. 1995) et au Mexique par le recours à du matériel végétal provenant du Kenya (Martin 1995). Actuellement, son aire de répartition géographique s'est élargie jusqu'à dans les régions semi-arides et sub-humides des USA (Cox & al. 1988). En Inde et au Pakistan, suite à sa

réintroduction dans les pâturages dégradés, cette espèce a contribué à accroître considérablement le stock fourrager (Parajapati & al. 1988; Khan 1999; Yadav & al. 1988).

Cette espèce apomictique (Taliaferro & Bashaw 1966; Bashaw & Hanna 1990) est très polymorphe et présente une grande variabilité phénotypique en adaptation aux conditions écologiques du milieu (Chakravarty & al. 1970; Yadav & al. 1974; Pengelly & al. 1992).

En Tunisie, *Cenchrus ciliaris* s'observe depuis la limite de l'aride supérieur dans le nord du pays jusqu'à la frange saharienne, soit donc sur un large gradient bioclimatique. Cependant, la forte pression animale est à l'origine de sa raréfaction, et l'espèce ne se rencontre le plus souvent qu'à faible densité et avec une faible contribution au tapis végétal. A l'intérieur des zones protégées (cas du Parc National du Bouhedma) cette espèce est encore abondante et vigoureuse.

Dans ce contexte géographique et écologique de la Tunisie, nous avons collecté dans la

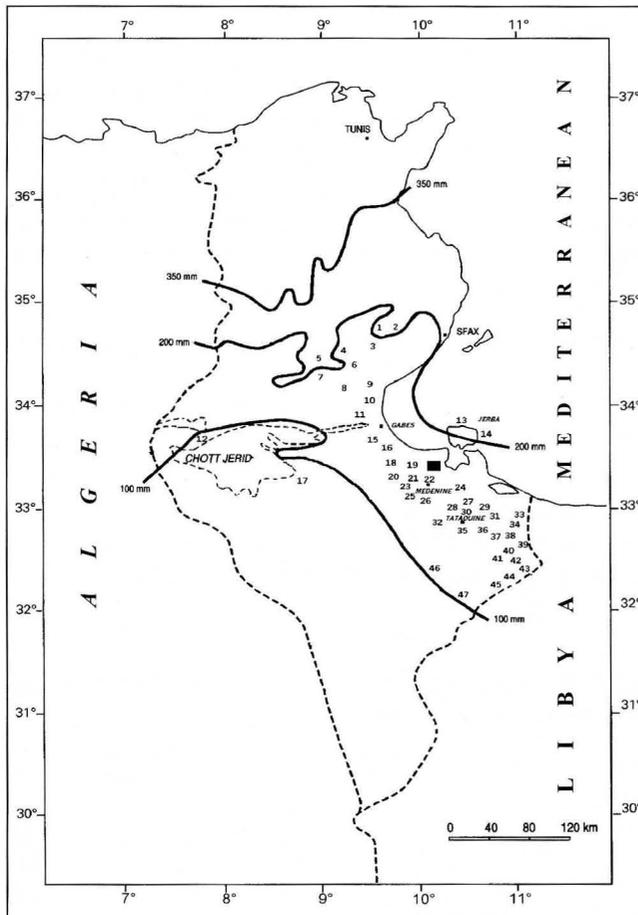


Fig. 1. Localisation géographique des différents sites de collecte des semences de *Cenchrus ciliaris*. Les provenances sont numérotées de 1 à 47. ■ représente le site de nos expérimentations.

zone aride 47 provenances de *Cenchrus ciliaris*, présentant des caractéristiques morphologiques différentes. Les objectifs de la présente étude est donc de répondre à deux interrogations majeures, à savoir:

- I) les variations observées sont-elles d'origine exogène (résultant de l'impact du milieu écologique) ou d'origine endogène (génétique)?  
 II) Existe-t-il des corrélations entre les paramètres mesurés?

Pour tenter d'apporter des éléments de réponses à ces interrogations, nous nous proposons de mettre en place le protocole expérimental suivant.

## Matériel et méthodes

### MATÉRIEL VÉGÉTAL

Des opérations de collecte de semences de *Cenchrus ciliaris* L. ont été réalisées durant la période s'étalant entre 1994 et 1996. La prospection a concerné l'ensemble des étages bioclimatiques de la Tunisie présaharienne, où la présence de l'espèce était signalée (Fig. 1). Pour chaque site de collecte, repéré par ses coordonnées géographiques, nous avons établi une caractérisation bioclimatique, d'après Le Houérou (1959) (Tableau 1). Ainsi, au total 47 sites ont été prospectés et autant de provenances collectées. La collecte a concerné des semences physiologiquement mures, qui furent ensuite semées en parcelle expérimentale, en vue d'un suivi et d'une caractérisation morpho-phénologique des individus.

### PARCELLE EXPÉRIMENTALE ET CONDITIONS D'INSTALLATION

En mois de mars 1997, toutes les provenances collectées, ont donc été installées, par semis, dans une parcelle expérimentale, située à l'Institut des Régions Arides de Médenine (33° 30' N et 10° 40' E, altitude 15 m), sous bioclimat méditerranéen, étage aride, sous-étage inférieur (Le Houérou, 1959). La moyenne annuelle des précipitations est de 180 mm, et les pluies sont réparties sur l'automne et l'hiver (de septembre à mars). La température moyenne annuelle est d'environ 20°C. La température moyenne du mois le plus froid (janvier) est de 5°C, tandis que la température maximale du mois le plus chaud (août) est de 35°C. Au niveau pédologique, cette parcelle se caractérise par un sol sablo-limoneux, reposant sur un encroûtement gypseux profond. Sa teneur en CaCO<sub>3</sub> total est voisine de 10%, alors

Tableau 1. Localisation, coordonnées géographiques et caractéristiques climatiques des sites de collecte de différentes provenances de *Cenchrus ciliaris*.

PR <sup>a</sup>	Latitude	Longitude	Type de Bioclimat	Hivers	Pluviosités annuelles (mm)	Localisation géographique des sites de collecte
1	34° 40' N	09° 56' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Mezzouna
2	34° 37' N	10° 05' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Kairouan-1
3	34° 32' N	10° 06' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Bouhedma-piste
4	34° 28' N	09° 38' E	Semi-aride inf.	Tempérés	150-200	Bouhedma-poste
5	34° 26' N	09° 12' E	Semi-aride inf.	Tempérés	150-200	Bouhedma-Aatal
6	34° 27' N	09° 39' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Bouhedma-centre
7	34° 24' N	09° 29' E	Semi-aride inf.	Tempérés	150-200	Bouhedma-Haddej

8	34° 22' N	10° 03' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Kairouan-2
9	34° 10' N	09° 59' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Sfax-1
10	34° 10' N	09° 59' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Sfax-2
11	34° 02' N	09° 44' E	Aride inférieur	Doux	100-150	Menzel Habib
12	33° 52' N	08° 10' E	Aride inférieur	Frais	50-100	Tozeur
17	33° 36' N	09° 02' E	Aride inférieur	Frais	50-100	Kébili
13	33° 47' N	11° 01' E	Aride supérieur	Chauds	200-300	Jerba-Midoun
14	33° 47' N	11° 02' E	Aride supérieur	Chauds	200-300	Jerba-Aguir
15	33° 39' N	10° 16' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Mareth
16	33° 37' N	10° 28' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Matmata
18	33° 28' N	10° 19' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Toujane
19	33° 25' N	10° 22' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Koutine
20	33° 24' N	10° 16' E	Aride inférieur	Doux	200-300	Metameur
21	33° 23' N	10° 27' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Gabès
22	33° 23' N	10° 42' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Zarzis
23	33° 23' N	10° 25' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Téjra-montagne
24	33° 23' N	10° 24' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Téjra-Piste
25	33° 23' N	10° 31' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Jendli
26	33° 19' N	10° 28' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Oued El kantra
27	33° 17' N	10° 46' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Chahbania
28	33° 16' N	10° 16' E	Aride inférieur	Doux	200-300	Beni Khedache
29	33° 16' N	10° 23' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Beni Khedache -Piste
30	33° 15' N	10° 24' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Harboub
31	33° 09' N	11° 00' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Ben Guerdane
32	33° 09' N	10° 05' E	Aride inférieur	Doux	200-300	Ksar Ababsa
33	33° 08' N	11° 12' E	Aride inférieur	Doux	200-300	Raàs Jedir Ouest
34	33° 06' N	11° 27' E	Aride inférieur	Doux	200-300	Raàs Jedir Est
35	33° 03' N	10° 28' E	Aride inférieur	Doux	150-200	Tataouine
36	33° 02' N	10° 51' E	Aride inférieur	Doux	100-150	Kerchaou
37	33° 00' N	10° 34' E	Aride inférieur	Doux	100-150	Oued El Guar
38	33° 00' N	10° 44' E	Aride inférieur	Doux	100-150	Kerchaou (Montagne)
39	32° 57' N	10° 53' E	Aride inférieur	Doux	100-150	Smar
40	32° 49' N	11° 20' E	Aride inférieur	Doux	100-150	Sidi Mahdi Nord
41	32° 43' N	11° 14' E	Aride inférieur	Tempérés	50-100	Sidi Toui Nord
42	32° 43' N	11° 14' E	Aride inférieur	Tempérés	50-100	Sidi Toui Est
43	32° 42' N	11° 18' E	Aride inférieur	Tempérés	50-100	Sidi Mahdi Sud
44	32° 41' N	11° 12' E	Aride inférieur	Tempérés	50-100	Sidi Toui Ouest
45	32° 41' N	11° 12' E	Aride inférieur	Tempérés	50-100	Sidi Toui Sud
46	32° 08' N	10° 32' E	Saharien sup.	Tempérés	50-100	Remada
47	32° 00' N	10° 34' E	Saharien sup.	Tempérés	50-100	Dhibat

Note : PRa : provenance.

que son taux de matière organique est inférieur à 1%. Enfin, la conductivité électrique très faible (inférieure à 1 mS.cm-1) atteste d'une salinité insignifiante.

#### DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

La mise en place des provenances a été réalisée selon un dispositif expérimental conçu en 3 blocs de 468 m<sup>2</sup> chacun. Dans chaque bloc, nous avons établi pour chaque provenances 3 lignes de 3 m de longueur chacune avec 5 individus par ligne, soit un écartement de 0,6

m sur la ligne et 1 m entre les lignes. Nous avons installé 45 individus par provenance et au total général 2115 individus pour l'ensemble des provenances étudiées.

Au cours de la première année de mise en place (1997), des irrigations à la demande ont été réalisées afin de garantir l'installation des provenances. A l'issue d'une année d'installation et les individus étant devenus adultes, une coupe de nettoyage des touffes a été réalisée en vue de démarrage des observations A partir de la seconde année (les individus étant devenus adultes), les essais furent conduits sous les conditions de pluviosité naturelle; c'est à dire sans aucun apport hydrique supplémentaire par irrigation.

#### DONNÉES PLUVIOMÉTRIQUES DES ANNÉES D'OBSERVATIONS

Les relevés pluviométriques, montrent des différences entre les trois années d'observations (Tableau 2). Durant la première année d'étude (1997-1998), la pluviosité enregistrée est de 154,5 mm, soit un total légèrement inférieur à la moyenne habituelle du site d'étude (180 mm). En revanche, la seconde année d'observation (1998-1999) est considérée comme étant pluvieuse, puisque la hauteur des précipitations a avoisiné 300 mm. Enfin, la troisième année d'étude (1999-2000) a été très sèche avec un total des pluies de 84,5 mm soit moins de 50% de la moyenne annuelle du site. L'examen attentif de ces données pluviométriques laisse apparaître une répartition aléatoire et surtout irrégulière des précipitations entre les mois et les années. Ce type de répartition est tout à fait caractéristique des zones arides et sahariennes, et en particulier en Afrique du nord.

Tableau 2. Données pluviométriques mensuelles (en mm) des années d'observations.

Année	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	Total (mm)
1997-98	26,5	24,5	0	17,5	27,5	15	16	15	7,5	5	0	0	154,5
1998-99	8,9	114	6	30	80,5	54,6	5,4	0	0	0	0	0	299,4
1999-00	4,5	2,6	22,8	22	6,9	5,7	0	5	15	0	0	0	84,5

#### 3.5. Paramètres observés et époques d'observations

Après la première coupe, deux séries d'observations ont été réalisées à deux périodes, jugées capitales, du cycle de croissance:

- La première série d'observation est menée un mois après le démarrage de la croissance végétative, et coïncide la phase montaison de cette espèce graminéenne,
- La seconde série d'observations entamée vers la fin du cycle de développement de l'espèce, coïncide avec la phases de dissémination.

Immédiatement après la seconde série d'observations, une coupe au ras du sol pour évaluer la phytomasse produite, a été effectuée sur les touffes retenues pour l'observation phénologique. Le tableau 3 illustre le calendrier des observations de ces coupes. Les 14 paramètres suivis sont listés au tableau 4.

Pour chaque provenance et pour chaque bloc, et afin d'éviter l'effet bordure, ces paramètres sont observés sur 4 touffes situées au centre du bloc. Ces 4 touffes constituent dans

Tableau 3. Calendrier des coupes et périodes de mesures.

Année d'observation	1998	1999	2000
Coupe de nettoyage	20/3	15/2	15/2
1 <sup>ère</sup> période de mesure pendant la période végétative (montaison)	20/4	15 /3	16/3
2 <sup>ème</sup> période de mesure pendant la période reproductive (dissémination)	5/6	4 /6	6/6
Phytomasse produite	15/6	14/6	15/6

Tableau 4. Paramètres observés au cours de cette étude.

Paramètre	Symbole (Xv, Xr)*	Unité	Méthode de mesure et d'observation
Diamètre de la touffe	DTv, DTr	cm	Mesuré en haut de la touffe
Hauteur de la touffe	HTv, HTr	cm	Mesurée à partir de la surface du sol jusqu'à l'extrémité de la tige la plus développée
Nombre d'épis par touffe	ETF	nombre	En tenant compte que des épis épanouis
Nombre d'épis par tige	ETG	nombre	En tenant compte que des épis épanouis
Longueur de la tige	LTv, LTr	cm	Mesurée sur la tige la plus vigoureuse
Nombre de ramifications par tige	RTv, RTr	nombre	Déterminé sur la tige la plus vigoureuse
Nombre de feuilles par tige	FTv, FTr	nombre	Déterminé sur la tige la plus vigoureuse
Longueur de la feuille	LFv, LFr	cm	Mesurée sur la feuille la plus développée
Matière sèche produite	MS	g	La touffe est coupée au ras du sol et séchée puis pesée entièrement

\* Xv: paramètre mesuré pendant la période végétative; Xr: paramètre mesuré pendant la période reproductive.

ce cas 4 répétitions des mesures, soit au total 12 observations par provenance (3 blocs x 4 répétitions). Toutes ces opérations ont été répétées pendant 3 années consécutives de 1998 à 2000. Nous avons alors rassemblé ces résultats d'observations et de mesure dans un tableau rectangulaire comportant  $47 \times 12 \times 3 = 1692$  lignes (observations) et 14 colonnes (paramètres). Un paramètre supplémentaire (noté MS pour matière sèche) a été introduit dans l'analyse multivariable (Cf. paragraphe ci-dessous).

#### ANALYSE STATISTIQUE

L'analyse des données de cette étude repose sur:

- une analyse de la variance (ANOVA) à trois critères de classification (modèle aléatoire avec effet provenance, effet bloc, effet année);
- une matrice de corrélation établie afin d'observer les liaisons entre les paramètres observés;
- une analyse en composante principale (ACP), complétée par plusieurs Analyses en composantes principales sur variables instrumentales (ACP-VI).

Dans l'ACP, nous avons utilisé la technique dite «des éléments supplémentaires» pour faire apparaître les variables exogènes qui sont: la provenance, le bloc et l'année. Dans cette technique, les variables supplémentaires, mises sous forme disjonctive, n'influent pas sur l'orientation des axes factoriels, mais sont projetées après calcul sur les axes définis par

les autres variables (ces variables supplémentaires sont parfois appelées illustratives). De même, la variable «Matière sèche» qui n'est représentée que par une seule mesure par bloc (pas de répétitions), a été placée en élément supplémentaire (la valeur observée a été répétée 4 fois identique à elle-même pour qu'elle s'apparie avec les données des autres paramètres). Le tableau soumis à l'analyse comporte donc 14 paramètres actifs et 54 descripteurs passifs (47 provenances + 3 blocs + 3 années + Matière sèche).

L'ACP-VI est une méthode qui fusionne les propriétés de l'ACP et de la Régression linéaire multiple. Dans le présent travail, elle permet de déterminer la part des variables exogènes dans la variabilité globale du tableau. Chaque variable morphologique est exprimée en fonction des variables conditionnant l'expérience par une formule linéaire (régression) ; puis les estimations fournies par ces formules sont soumises à l'ACP usuelle. Autrement dit l'ACP est contrainte de fonctionner sur la fraction de variabilité explicable par les variables exogènes (Sabatier & al. 1989; Le breton & al. 1991).

## Résultats

### PERFORMANCE PHÉNOLOGIQUE DES PROVENANCES

Au tableau 5 nous rapportons les valeurs moyennes des paramètres observés avec leurs limites maximales et minimales ainsi que les écarts-types. L'analyse de ce tableau montre qu'il existe une grande hétérogénéité au sein des valeurs de chaque paramètre. La comparaison des moyennes des trois années d'étude, révèle que les différentes provenances

Tableau 5. Valeurs moyennes, maximales et minimales des paramètres observés.

	DTv	HTv	ETFv	LTv	RTv	FTv	LFv
moy	45,9 ± 9,8	27,8 ± 6,5	24,6 ± 15,0	25,6 ± 5,8	3,7 ± 1,4	23,2 ± 8,1	10,1 ± 2,6
An1 Max	64,7 ± 3,8	41,5 ± 2,6	86,8 ± 10,3	39,5 ± 1,9	6,0 ± 1,4	38,6 ± 2,1	15,0 ± 1,5
Min	24,7 ± 2,4	14,4 ± 1,1	1,5 ± 1,5	15,5 ± 0,6	1,4 ± 0,5	11,3 ± 0,9	5,6 ± 0,8
moy	44,1 ± 7,1	26,7 ± 6,8	24,6 ± 24,4	22,4 ± 6,9	1,5 ± 1,3	11,6 ± 5,3	9,3 ± 3,2
An2 Max	54,7 ± 6,24	38,5 ± 3,2	111,5 ± 16,3	37,1 ± 6,7	3,3 ± 1,1	21,17 ± 9,1	15,5 ± 2,9
Min	34,2 ± 6,20	11,9 ± 2,5	1,0 ± 1,7	11,9 ± 1,3	0,0 ± 0,0	5,75 ± 0,6	5,8 ± 1,3
moy	30,3 ± 5,7	14,6 ± 5,0	10,7 ± 11,3	11,7 ± 3,7	2,5 ± 1,1	12,9 ± 5,2	5,5 ± 2,5
An3 Max	37,3 ± 5,02	20,5 ± 6,1	33,8 ± 22,5	18,0 ± 7,0	5,0 ± 0,7	24,00 ± 3,3	9,1 ± 5,0
Min	22,7 ± 4,67	7,5 ± 2,1	0,4 ± 0,6	6,8 ± 1,3	1,5 ± 0,6	8,08 ± 3,1	2,5 ± 1,0
	DTTr	HTTr	ETGr	LTTr	RTTr	FTTr	LFTr
moy	48,4 ± 7,5	41,1 ± 6,9	2,4 ± 1,8	45,3 ± 7,0	5,3 ± 2,0	42,6 ± 15,4	12,3 ± 3,0
An1 Max	67,9 ± 4	54,6 ± 3,1	8 ± 0	58,2 ± 3,1	9,8 ± 0,6	77,5 ± 7,9	17,3 ± 1,5
Min	35,4 ± 7,1	25,7 ± 2,6	1 ± 0	30,4 ± 2,3	0,5 ± 0,5	21 ± 2,2	4,9 ± 1,4
moy	59,0 ± 11,3	54,3 ± 12,8	2,0 ± 1,7	52,2 ± 11,1	3,9 ± 2,4	32,1 ± 15,3	13,9 ± 3,8
An2 Max	78,6 ± 2,8	79,5 ± 3,4	5,1 ± 2,0	69,5 ± 4,5	7,5 ± 1,5	63,1 ± 10,8	23,3 ± 1,3
Min	38,0 ± 3,8	22,8 ± 3,1	1,0 ± 0,0	25,3 ± 3,0	0,0 ± 0,0	10,3 ± 0,7	7,8 ± 0,9
moy	34,1 ± 5,5	19,3 ± 5,6	1,1 ± 0,5	19,8 ± 6,5	4,0 ± 1,4	23,5 ± 8,3	5,7 ± 2,0
An3 Max	42,5 ± 3,8	25,2 ± 3,8	1,8 ± 0,7	28,6 ± 2,5	5,3 ± 1,4	35,6 ± 13,5	9,0 ± 3,0
Min	25,5 ± 4,5	11,3 ± 2,6	0,5 ± 0,5	11,1 ± 3,1	2,8 ± 0,7	16,0 ± 4,3	3,2 ± 0,6



Tableau 6. ANOVA du paramètre RTv.

Source de variation	SCE	CM	ddl	F	Sig.
PR	732,9	15,93	46	20,2	***
AN	1430,6	715,3	2	906,6	***
BL	2,9	1,45	2	1,43	NS
Inter PR*AN	694,6	7,55	92	9,57	***
Inter PR*BL	127,6	1,38	92	1,76	***
Inter AN*BL	29,8	7,45	4	9,45	***
Inter PR*AN*BL	242,6	1,32	184	1,67	***
Résiduelle	1001,2	0,79	1269		
Total	4261,7	2,52	1691		

PR : Provenance, AN : Année, BL : Bloc, Inter : Interaction.

Tableau 7. Matrice des corrélations entre l'ensemble des paramètres mesurés pour les différentes provenances étudiées durant les trois années d'observations.

	DTv	HTv	ETFv	LTv	RTv	FTv	LFv	DTr	HTr	ETGr	LTr	RTr	FTr	LFr
DTv	1,00													
HTv	0,78	1,00												
ETFv	0,29	0,42	1,00											
LTv	0,69	0,77	0,28	1,00										
RTv	0,07	0,08	-0,07	0,31	1,00									
FTv	0,23	0,27	0,01	0,50	0,93	1,00								
LFv	0,63	0,71	0,29	0,92	0,19	0,34	1,00							
DTr	0,66	0,66	0,34	0,59	-0,18	0,00	0,54	1,00						
HTr	0,64	0,75	0,27	0,70	-0,18	0,03	0,65	0,89	1,00					
ETGr	0,16	0,26	0,40	0,25	0,06	0,12	0,20	0,36	0,28	1,00				
LTr	0,70	0,78	0,35	0,74	-0,10	0,12	0,67	0,86	0,94	0,36	1,00			
RTr	0,06	0,02	0,18	0,08	0,17	0,20	0,06	0,03	-0,05	0,53	0,07	1,00		
FTr	0,20	0,19	0,26	0,30	0,21	0,31	0,25	0,21	0,19	0,61	0,31	0,87	1,00	
LFr	0,71	0,78	0,26	0,74	-0,08	0,13	0,70	0,77	0,87	0,21	0,87	-0,06	0,14	1,00

44,4% (CP1), 17,2% (CP2) et 13,5% (CP3). Les autres CPs ne seront pas interprétées parce qu'elles correspondent à des valeurs propres inférieures à 1. Le tableau 8, issu de l'analyse en composantes principales donne les contributions des paramètres à chacune des trois premières composantes.

Le graphique des axes 1 et 2 relatif aux variables montre clairement que celles-ci se scindent en deux groupes (Fig. 2). Le premier groupe centré sur l'extrémité positive du premier axe, est formé par les paramètres : HTr, LFr, DTr, LTr, DTv, HTv, LTv et LFv. Le second au voisinage de l'extrémité négative de l'axe 2 rassemble les variables suivantes: RTv, RTr, FTv, FTr et ETG. Deux variables occupent une position intermédiaire; il s'agit de ETF et MS (non active).

Parmi les variables supplémentaires décrivant les conditions d'expérience, la variable «Année» manifeste, de loin, la plus grande dispersion. Les années 1 et 2 (1998, moyennement

Tableau 8. Contribution des paramètres dans la définition des trois premiers axes de l'analyse en composantes principales.

	Axe1	Axe2	Axe3
Valeurs propres	6,216	2,411	1,898
Pourcentage d'inertie	44,41	17,23	13,56
Contribution des paramètres			
DTv	99	3	7
HTv	118	3	6
ETF	28	3	51
LTv	117	5	79
RTv	1	186	235
FTv	12	179	215
LFv	94	0	26
DTr	108	23	19
HTr	124	34	4
ETG	22	90	135
LTr	134	9	6
RTr	3	222	138
FTr	20	219	107
LFr	119	24	1

pluvieuse et 1999, très pluvieuse), se situent du côté positif de l'axe 1. L'année 3 (2000 sèche) se place du côté négatif de l'axe 1. Les blocs et les provenances sont tous très proches de l'origine des axes.

Trois ACP-VI ont été réalisées. Dans la première, les trois variables décrivant les conditions d'expérimentations (Provenance, Année, Bloc) étaient actives comme variables explicatives. Dans la seconde, seules les provenances étaient utilisées comme variables explicatives. Enfin, dans la troisième ACP-VI, les variables explicatives étaient constituées par les modalités des variables «Année» et «Blocs». Dans la première ACP-VI, la part de la variance totale expliquée correspond à 62,35%; dans la seconde, cette part se limite à 20,89% et dans la dernière elle est de 54,33%.

La somme des parts de variance expliquées par les deux dernières analyses (20,89 + 54,33) est de 75,22% et dépasse la part de variance expliquée lorsque toutes les 3 variables explicatives sont prises en compte simultanément (62,35%). Ceci s'explique par le fait que les deux groupes de variables explicatives sont corrélés entre eux et apportent donc des informations redondantes sur la variabilité globale du tableau des variables morphologiques. En faisant les soustractions convenables, on peut dire que la variable «Provenance» explique en propre 8,02% de la variabilité totale; les variables «Année» et «Bloc» expliquent en propre 41,46% de cette variabilité totale. Uniquement 12,87% de cette variabilité sont expliqués en commun par les trois variables.

Sur le graphique des axes 1 et 2 de l'ACP-VI par rapport aux provenances, les variables morphologiques se scindent finalement en 3 groupes. Le groupe 1 est constitué par les variables HTr, LFr, DTr, LTr, DTv, HTv, LTv et LFv, placées à l'extrémité négative du premier axe. Ce groupe est identique au premier groupe découvert par l'ACP usuelle (Fig. 2).

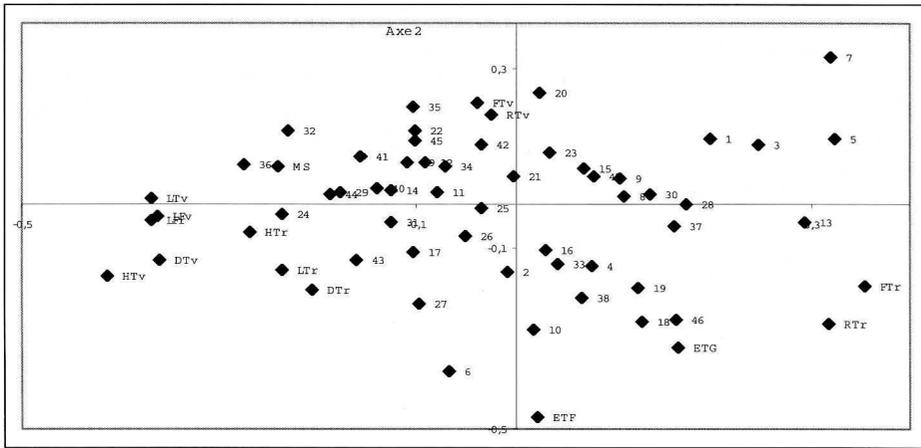


Fig. 3. Dispersion des provenances et des variables dans le plan de l'ACP-VI par rapport aux provenances engendré par les axes 1 et 2.

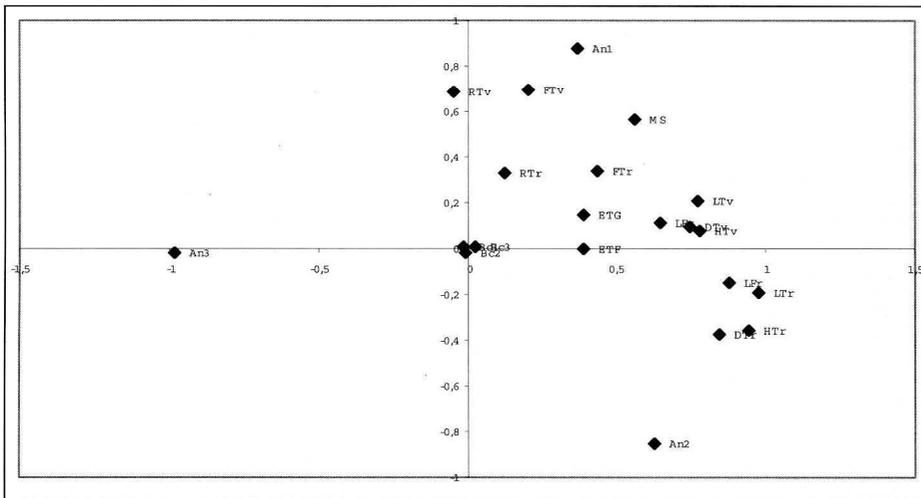


Fig. 4. Dispersion des provenances et des variables dans le plan de l'ACP engendré par les axes 1 et 3.

Le groupe 2 est formé par FTV et RTv vers l'extrémité positive de l'axe 2 (Fig. 3). Le groupe 3 est constitué par FTr, RTr, ETG et ETF. Dans l'ACP usuelle, ces deux derniers groupes étaient réunis dans le plan des axes 1 et 2, mais se séparent selon l'axe 3 (Fig. 4). Les diverses provenances se répartissent ainsi conformément à ce que l'on peut voir en milieu naturel: les individus les plus vigoureux proviennent des sites de collecte n°: 24, 29, 36, 44, 40, 41 et 32 et sont du côté négatif de l'axe 1, à proximité des variables du groupe 1. Inversement, du côté positif de cet axe, on trouve les individus les moins vigoureux et provenant des sites n° 1, 3, 5, 7, 13. L'information nouvelle réside dans la coupure dessinée par l'axe 2: les provenances 20, 42, 35, 22 et 45 (côté positif de l'axe) se distinguent par

le fait qu'elles sont performantes au stade végétatif, tandis que les provenances 18, 19, 38 et 46 sont plutôt performantes au stade reproductif.

En ce qui concerne l'ACP-VI par rapport aux variables «écologiques» (Année et Bloc), le graphique des axes 1 et 2 présente toutes les variables morphologiques du même côté positif de l'axe 1 (Fig. 5). La variable «Année» est extrêmement dispersée tandis que la variable «Bloc» est concentrée près de l'origine des axes.

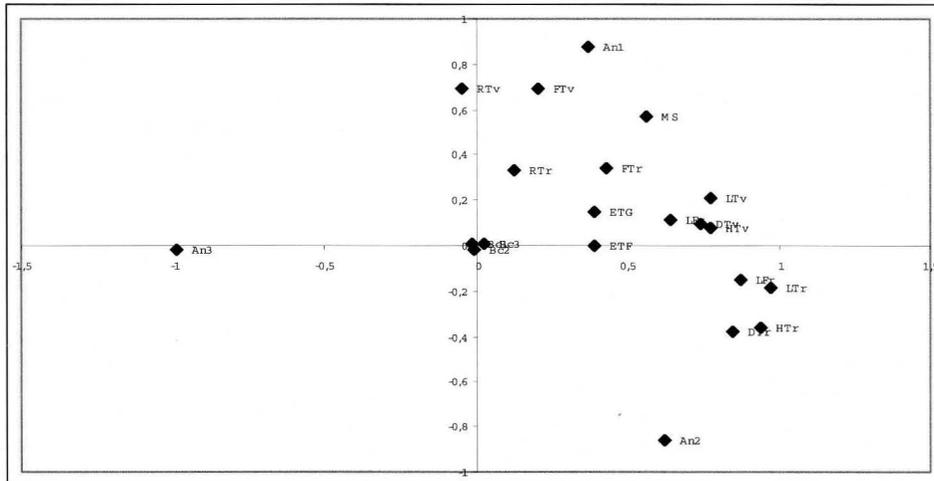


Fig. 5. Dispersion des paramètres morphologiques par rapport aux variables écologiques dans le plan de l'ACP-VI engendré par les axes 1 et 2.

## Discussion et Conclusion

Les variations importantes observées pour les différents paramètres témoignent d'une forte hétérogénéité phénotypique entre toutes les provenances. On rappelle que, sur le graphique des axes 1 et 2 de l'ACP, les variables se scindent en deux groupes distincts. Le premier groupe, de variables (HTr, LFr, DTr, LTr, DTr, HTv, LTr et LFr), corrélé à l'axe 1, décrit plutôt la taille des touffes (hauteur et largeur), tandis que les variables du deuxième groupe (RTv, RTr, FTv, FTr et ETG), corrélées à l'axe 2, caractérisent le port de la touffe (ramification et nombre de feuilles). On remarque que la matière sèche placée entre ces deux groupes, dépend à la fois de la taille et de la structure des touffes. La matrice des corrélations confirme l'existence de ces deux groupes. Les fortes corrélations apparaissent uniquement au sein de chacun des deux groupes.

La CP1, du côté positif, caractérise les provenances ayant les touffes les plus développées (diamètre et hauteur de touffe plus élevés; tiges plus longues).

La CP2, du côté négatif, caractérise les provenances les plus denses (tiges les plus ramifiées et les plus feuillées) durant à la fois le stade de développement végétatif et le stade reproductif.

La CP3 vient compléter l'information apportée par le deuxième axe, puisqu'elle oppose

les provenances à forte densité et à tiges les plus ramifiées pendant la période végétative à celles pour lesquelles ces mêmes paramètres sont élevés pour la période reproductive.

Dans la mesure où toutes les graines d'une même provenance ont été cultivées dans les mêmes conditions, on peut considérer que la provenance est révélatrice de la formule génétique de ces plantes, tandis que l'année et le bloc forment les conditions écologiques de la culture. L'ACP-VI, confirmant ce qui était déjà visible sur l'ACP usuelle, montre que le facteur «écologique» est largement prédominant. Ce facteur est lui-même fortement dominé par la pluviosité. Cependant, le facteur «génétique», avec 8,02% en propre de la variation totale, a également son importance.

Les ANOVAs et l'ACP ont clairement montré que l'influence des précipitations et des conditions climatiques d'une manière générale sur tous les paramètres aussi bien végétatifs que reproductifs est considérable. En effet, *Cenchrus ciliaris* est une espèce en  $C_4$ , dont la croissance, en zone aride, dépend essentiellement de l'eau disponible dans le sol, durant la période de haute température (printemps et été).

Les corrélations majoritairement positives entre les paramètres attestent du fait qu'au moment de la croissance, l'espèce se développe aussi bien en hauteur qu'en diamètre. Elle présente des tiges allongées avec un nombre de ramifications assez élevé, et un feuillage dense.

Pour les provenances "naines", comme celle du Bou Hedma Haddej, la taille réduite est accompagnée de tiges plus courtes, de faibles ramifications avec moins de feuilles.

En définitive, cette étude montre clairement que les caractères morphologiques permettent de différencier et de sélectionner les provenances de *Cenchrus ciliaris*. Les variations morphologiques ou phénotypiques, toutes cultivées dans les mêmes conditions écologiques pendant trois années successives, reflètent une variation génotypique entre provenances.

De leur part, Yadav & al. (1974) ont suivi 28 provenances de *Cenchrus ciliaris*, cultivées sous les mêmes conditions climatiques et édaphiques afin d'avoir le degré de contrôle génétique et environnemental pour certains paramètres. Ils ont montré que les paramètres: nombre des feuilles, largeur des feuilles et nombre d'épillets présentent des variations d'ordre génétique alors que la matière sèche produite est contrôlée par des facteurs écologiques et génétiques.

Cette étude montre que les provenances peuvent être facilement caractérisées: Sidi Toui Ouest (44), Kerchaou (36), Téjra Piste (24), Sidi Toui Nord (41), Beni Khedache (29), Ksar Ababsa (32) et Sidi Mahdi Nord (40) présentent toutes les tiges les plus longues et les feuilles les plus développées. Mezzouna (1), Bouhedma-piste (3), Bouhedma-Aatal (5), Bouhedma-Haddej (7) et Jerba-Midoun (13) ont les touffes les plus réduites. Chez les provenances de taille moyenne, l'ACP-VI a permis de distinguer le groupe Metameur (20), Zarzis (22), Tatahouine (35), Sidi Toui Est (42) et Sidi Toui Sud (45), dont les individus se développent mieux au stade végétatif, par rapport au groupe de : Toujane (18), Koutine (19), Kerchaou montagne (38) et Remada (46) dont les individus se développent plus au stade reproductif. Elles présentent également le nombre d'épis le plus élevé dans les deux stades.

En Tunisie, *Cenchrus ciliaris* est une espèce susceptible, en raison de sa forte résistance à la sécheresse, d'être présente en zones arides. Cependant, dans la nature, la densité de cette espèce demeure toujours faible à cause de la grande pression de pâturage, et pour un site

donné, certaines provenances se trouvent restreintes à quelques touffes. Les populations les plus étendues de cette espèce se trouvent localisées dans quelques zones de refuge d'accès difficile ainsi que dans les parcs nationaux. Il s'agit en outre d'une espèce apomictique (Bashaw & Hanna 1990), chez qui la fréquence de brassage inter-provenances ou inter-population est très faible. La facilité de dissémination des semences sur de longues distances et leur forte adaptation aux conditions climatiques difficiles (Brzostowski & Owen 1966), permet l'expansion de l'espèce sur de très grandes surfaces. L'apomixie, les mutations et les modifications des conditions environnementales conduisent à des modifications génotypiques. L'influence de l'environnement sur les espèces désertiques a d'ailleurs été signalée par Aronson & al. (1992, 1993) qui ont montré que les écotypes désertiques développent une plasticité dans la croissance phénologique. Ewing (1995) montre, pour une même espèce, que les écotypes désertiques présentent un cycle de développement plus bref ainsi qu'une plus forte capacité reproductive. Pour notre part, la variabilité morphologique évoquée ici, est justifiée par une variabilité à l'échelle des éléments reproducteurs (M'seddi & al. 2002). En outre, Butler (1985), Hacker & Ratcliff (1989), Venter et Rethman (1992) montrent une grande variation dans les caractéristiques des semences de *Cenchrus ciliaris* qui est en relation avec les précipitations et la durée de la saison humide. La variabilité au niveau des semences, a été constatée par Nicholson & al. (1985). Les critères retenus par ces auteurs concernent: longueur de l'épi, couleur des téguments et quelques paramètres biochimiques. Pour sélectionner les meilleurs génotypes pour la production des semences fourragères, chez 65 accessions, Chakravarty & al. (1970), ont montré aucun génotype, parmi 65 provenances étudiées, ne regroupe tous les critères de sélection désirés.

Ces données sont en faveur de l'intervention, même légère, des facteurs environnementaux dans le polymorphisme chez *Cenchrus ciliaris*. Enfin il est couramment rapporté que la stratégie adaptée pour la réhabilitation des terres dégradées, consiste à utiliser un mélange de semences de toutes les provenances pour établir dans chaque site un complexe génomique convenant à ces micro- ou macro-variations écologiques. En effet, étant donné que toutes ces provenances sont autochtones, utiliser un mélange de semences, fournit de plus grandes chances de succès de la réhabilitation et la restauration des écosystèmes dégradés en milieu aride en général.

## Références

- Aronson J., Kigel, J., Shmida, A. & Klein, J. 1992: Adaptive phenology of desert and Mediterranean populations of annual plants grown with and without water stress. — *Oecologia* **89**(2): 17-26.
- , — & — 1993: Reproductive allocation strategies in desert and Mediterranean populations of annual plants grown with and without water stress. — *Oecologia* **93**: 336-342.
- Bashaw, E. C. & Hanna, W. W. 1990: Apomictic reproduction. — Pp.100-130 in: Chapman G. P., (Ed.), *Reproductive versatility in grasses*. — Cambridge.
- Bogdan, A. V. 1977: Tropical pasture and fodder plants (grasses and legumes). — Kent, Great Britain.
- Brzostowski, H. W. & Owen, M.,A. 1996: Production and germination capacity of buffelgrass (*Cenchrus ciliaris*) seed. — *Tropical Agriculture* **43**: 1-10.
- Butler, J. E. 1985: Germination of buffelgrass (*Cenchrus ciliaris*). — *Seed Science and Technology* **13**: 583-591.

- Chakravarty, A. K., Ram, R. & Murari, K. 1970: Variation in morphological and physiological characters in bunch-grass (*Cenchrus ciliaris* L.) and selection of high yielding, nutritious types. — Indian J. Agric. Sci. **40**: 912-916.
- Cox, J. R., Martin-R M.H., Ibarra-F F.A., Fourie, J. H., Rethman, N. F. G., & Wilcox, D.G. 1988: The influence of climate and soils on the distribution of four African grasses. — Journal of Range Management **41**:127-139.
- Das, R. B., Bahti, C. N. & Joshi, V. D. 1978: Plant growth rhythm and protein status of desert forage grasses: *Cenchrus ciliaris* and *Panicum antidotale*. — Forage Research **4**: 97-99.
- Eberson, J. P. 1970: Herbage production from native grasses and sown pastures in southwest Queensland. — Tropical Grasslands **4**: 37-41.
- Ewing, M. 1995: Pâturage à légumineuses annuelles : un élément essentiel pour la restauration et la réhabilitation des écosystèmes méditerranéens sous faible pluviométrie. — Pp. 161-186 in: Pontanier, R., M'hiri, A., Aronson, J. & Akrimi, N., Le Floc'h E. (Eds), L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait. — Paris.
- Hacker, J. B. & Ratcliff, D. 1989: Seed dormancy and factors controlling dormancy breakdown in buffelgrass accessions from contrasting provenance. — Journal of Applied Ecology **26**: 201-212.
- Hanselka, C. W. 1988: Buffelgrass: South Texas Wonder grass. — Rangelands **10**: 279-281.
- Harsh, L. N., Verma, C. M. & Jain, B. L. 1981: Relationships between precipitation and forage production of *Cenchrus ciliaris* in arid regions. — Annals Arid Zone **20**: 101-106.
- Humphreys, L. R. 1967: Buffelgrass (*Cenchrus ciliaris*) in Australia. — Trop. Grassland **1**: 123-134.
- Ibarra-F, F. A., Cox, J. R., Martin-R, M. H., Crowl, T. A. & Call, C. A. 1995: Predicting buffelgrass survival across a geographical and environmental gradient. — Journal of Range Management **48**: 53-59.
- Khan, M. F., Anderson, D. M., Nutkani, M. I. & Butt, N. M. 1999: Preliminary results from reseeding degraded Dera Ghazi Khan rangeland to improve small ruminant production in Pakistan. — Small Rumin. Res. **32**: 43-49.
- Le Houérou, H. N. 1959: Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. Mémoire n°5, seconde partie — Inst. de Rech. Sah. Alger.
- Lebreton, J. D., Sabatier, R., Banco, G. & Bacou, A. M. 1991: Principal components and correspondence analysis with respect of instrumental variables: an overview of their role in studies of structure-activity and species-environment relationships. — Pp. 85-114 in: Devillers W., Karcher J. (Eds), Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies. — Kluwer, Dordrecht.
- M'seddi, K., Visser, M., Neffati, M., Rehaul, D. & Chaieb M. 2002: Seed and spike traits from remnant populations of *Cenchrus ciliaris* L., in South Tunisia: high distinctiveness, no ecotypes. — J. Arid Environ. **50**: 309-324.
- Martin, M. H., Cox, J. R. & Ibarra, F. F. 1995: Climatic effects on buffelgrass productivity in the Sonoran Desert. — Journal of Range Management **48(1)**: 60-63.
- Millington, R. W. & Winkworth, R. E. 1970: Methods of screening introduced forage species for arid central Australia. — Plant Improvement and Seed Production **4**: 235-239.
- Nicholson, C. H. L., Conlan, L. L. & Cook, S. J. 1985: *Cenchrus* pasture species and cultivar identification using morphological and biochemical techniques. — Seed Science and Technology **13**: 243-255.
- Parajapati, M. C., Bhushan, L. S., Jaipal, S. & Puri, D. N. 1988: Promising forage grasses and strains for pasture development in Yamuna ravines. — Range Management Society of India **2**: 691-693.
- Pengelly, B. C., Hacker, J. B. & Eagle, D. A. 1992: The classification of a collection of buffel grasses and related species. — Tropical Grasslands **26**: 1-6.

- Sabatier, R., Lebreton, J. D. & Chessel, D. 1989: Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. — Pp. 341-352 in: Blanco R., Coppi S. (Eds.), *Multiway data analysis*, Elsevier Science. — Amsterdam.
- Taliaferro, C. M. & Bashaw, E. C. 1966: Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. — *Crop Science* **6**: 473-476.
- Venter, P. S. & Rethman, N. F. G. 1992: Germination of fresh seed of thirty *Cenchrus ciliaris* ecotypes as influenced by seed treatment. — *Journal of the grasslands Society of South Africa* **9**: 181-182.
- Walker, B. & Weston, E. J. 1990: Pasture development in Queensland – A success story. — *Tropical Grasslands* **24**: 257-268.
- Weston, E. J., Harbison, J., Rosenthal, K. M., McCafferty, M. A. & Keleher, V. M. 1994: Potential distribution of major commercial crop, grass and legume species in Queensland. — *Qld Dep. Prim. Ind. Land Res. Bull. QV84001*.
- Yadav, M. S., Bhati, T. K., Mauria, S. & Mathur, B. K. 1988: Stability and performance of some buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) in arid regions of India. *Third International Rangeland Congress*, New Delhi. — *Range Management Society of India*, **I**: 299-301.
- , Mehra, K. L., & Magoon, M. L. 1974: Genetic variability and correlations of few quantitative characters in the pasture grass, *Cenchrus ciliaris*. — *Indian Forester* **100**: 512-517.

Addresses of the authors:

Lobna Mnif, Khalil M'seddi, Mohamed Chaieb\*, Département de Biologie, Faculté des Sciences de Sfax, 3038 Sfax, Tunisie.

Maurice Roux, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocologie, Université Aix-Marseille 3, 13997 Marseille cedex 20, France.

(\*)Email: mohamed.chaieb@gnet.tn