



HAL
open science

Ecologie et évolution de la dioécie et du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les "dombeya" (sterculiacées) endémiques de La Réunion

Laurence Humeau

► **To cite this version:**

Laurence Humeau. Ecologie et évolution de la dioécie et du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les "dombeya" (sterculiacées) endémiques de La Réunion. Ecologie, Environnement. Université de la Réunion, 1999. Français. NNT: . tel-00488723

HAL Id: tel-00488723

<https://theses.hal.science/tel-00488723>

Submitted on 3 Jun 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Laboratoire de Biologie et
Physiologie Végétales

UNIVERSITÉ DE LA RÉUNION



Département de Biologie
des Populations

CEFE / CNRS DE MONTPELLIER



THÈSE

Présentée à l'Université de La Réunion
pour obtenir le diplôme de **DOCTORAT**

SPÉCIALITÉ: Biologie des Populations et Ecologie

FORMATION DOCTORALE: Évolution et Écologie



ÉCOLOGIE ET ÉVOLUTION DE LA DIOÉCIE ET DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE DES FLEURS CHEZ LES *DOMBEYA* (STERCULIACÉES) ENDÉMIQUES DE LA RÉUNION

Laurence HUMEAU

Soutenue le 9 février 1999 devant le jury composé de:

Jacques FIGIER	Professeur	Université de La Réunion	Président du Jury
Irène TILL-BOTTRAUD	Directeur de Recherche	CNRS, Université Joseph Fourier de Grenoble	Rapporteur
Jacques MORET	Professeur	Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris	Rapporteur
Christophe THEBAUD	Lecturer	University of East Anglia (Angleterre)	Examineur
John THOMPSON	Chargé de Recherche	CEFE / CNRS, Montpellier	Directeur de Thèse

BU99101 209987

AVANT PROPOS

Cette thèse est le résultat d'une étroite collaboration entre le Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales de l'Université de La Réunion et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive du CNRS de Montpellier. Son déroulement a été possible grâce à un financement du Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Insertion Professionnelle (contrat ACCSV3 n°9503025), de l'aide financière et logistique du Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales de l'Université de La Réunion, du Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive du CNRS de Montpellier et de La Région Réunion.

Le document a été élaboré sous la forme d'une synthèse relatant les principaux résultats et les interprétations qui en découlent. Le détail des expérimentations et des résultats de ces travaux ont fait l'objet de six articles scientifiques* publiés, acceptés ou soumis.

Ce document est censé présenter ma vision personnelle de mes travaux mais ces derniers ont été réalisés en collaboration avec plusieurs personnes sans lesquelles cette thèse ne serait pas ce qu'elle est. Le "nous" utilisé dans le texte reflète simplement l'esprit dans lequel ces recherches ont été effectuées et non pas une formule de politesse.

* articles publiés, acceptés ou soumis:

- L. HUMEAU, T. PAILLER & J.D. THOMPSON. Cryptic dioecy and leaky dioecy in endemic species of *Dombeya* (Sterculiaceae) on La Réunion. **American Journal of Botany**, sous presse.
- L. HUMEAU, T. PAILLER & J.D. THOMPSON. Variation in the breeding system of two sympatric *Dombeya* species on La Réunion island. **Plant Systematics and Evolution**, sous presse.
- L. HUMEAU & J.D. THOMPSON. The allometry of flower size dimorphism in dioecious *Dombeya* species on La Réunion. Soumis à **Proceeding of the Royal Society of London**.
- L. HUMEAU, T. PAILLER & J.D. THOMPSON. Variation in gender and flower size dimorphism in the dioecious tree *Dombeya ciliata* endemic to La Réunion island. Soumis à **Biotropica**.
- T. PAILLER, L. HUMEAU, J. FIGIER & J.D. THOMPSON. 1998. Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). **Biological Journal of the Linnean Society** 64: 297-313.
- T. PAILLER, L. HUMEAU, F. LANGLADE & J. FIGIER. 1998. Dioécie cryptique chez *Bertiera borbonica* var. *borbonica* (Rubiaceae), espèce endémique de l'île de La Réunion. **Acta Botanica Gallica** 145: 29-38.

Merci à tous...

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES

PARTIE A. INTRODUCTION

1. Les îles et leurs intérêts en écologie et évolution	1
1.1. Caractéristiques des îles océaniques	2
1.2. Intérêts des îles océaniques	3
2. La dioécie	5
2.1. Hypothèses expliquant l'évolution vers la dioécie	5
2.2. Stades transitoires d'évolution vers la dioécie	7
2.3. Expressions de la dioécie	8
2.3.1. Dioécie cryptique	8
2.3.2. Dioécie partielle ou " <i>leaky dioecy</i> "	9
2.4. Dioécie en milieu insulaire	10
2.5. Phénomène associé à la dioécie: le dimorphisme sexuel	11
2.5.1. Définition	11
2.5.2. Dimorphisme sexuel de la taille des fleurs	12
3. Présentation de l'étude	14
3.1. La flore de La Réunion	14
3.2. Le genre <i>Dombeya</i>	15
3.3. Plan et objectifs	17

PARTIE B. VARIATION DES SYSTEMES DE REPRODUCTION CHEZ LES *DOMBEYA* ENDEMIQUES DE LA REUNION

1. Variation dans l'expression de la dioécie	19
1.1. Introduction	19
1.2. Dioécie cryptique chez les <i>Dombeya</i>	20
1.3. Dioécie partielle	20
1.3.1. Comment quantifier la dioécie partielle	20
1.3.2. Objectifs	21
1.4. Variation de la dioécie à différents niveaux taxonomiques	21
1.4.1. Variation intraspécifique	21
1.4.2. Variation interspécifique	23
1.4.3. Variation de la dioécie en relation avec les conditions écologiques ...	24

2. Hybridation et évolution de la dioécie	28
2.1. L'hybridation en milieu insulaire: cadre théorique et exemples	28
2.2. Etude de l'hybridation chez les <i>Dombeya</i>	30
2.2.1. Comparaison morphologique de trois taxons sympatriques	30
2.2.2. Analyse moléculaire des taxons apparentés	31
2.2.3. Biologie florale et pollinisations contrôlées	33
2.3. Discussion: conséquences écologiques et évolutives de l'hybridation.....	34
3. Discussion: évolution de la dioécie chez les <i>Dombeya</i>	36

PARTIE C. DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE DES FLEURS

1. Problématique	39
2. Etude comparative du dimorphisme sexuel chez les plantes unisexuées indigènes de La Réunion	40
2.1. Matériel et méthodes	40
2.2. Etendue du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs	41
2.3. Dimorphisme et corrélations écologiques	42
2.4. Conclusion	43
3. Variation du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les <i>Dombeya</i>	44
3.1. Tendances générales dans le genre étudié	44
3.2. Relations allométriques	45
3.3. Allométrie chez les <i>Dombeya</i>	48
3.4. Signification d'une relation allométrique entre les tailles des fleurs mâles et des fleurs femelles	49

PARTIE D. CONCLUSIONS GENERALES et PERSPECTIVES 51

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 56

ANNEXE: Protocole RAPD utilisé dans la thèse

Partie A
INTRODUCTION

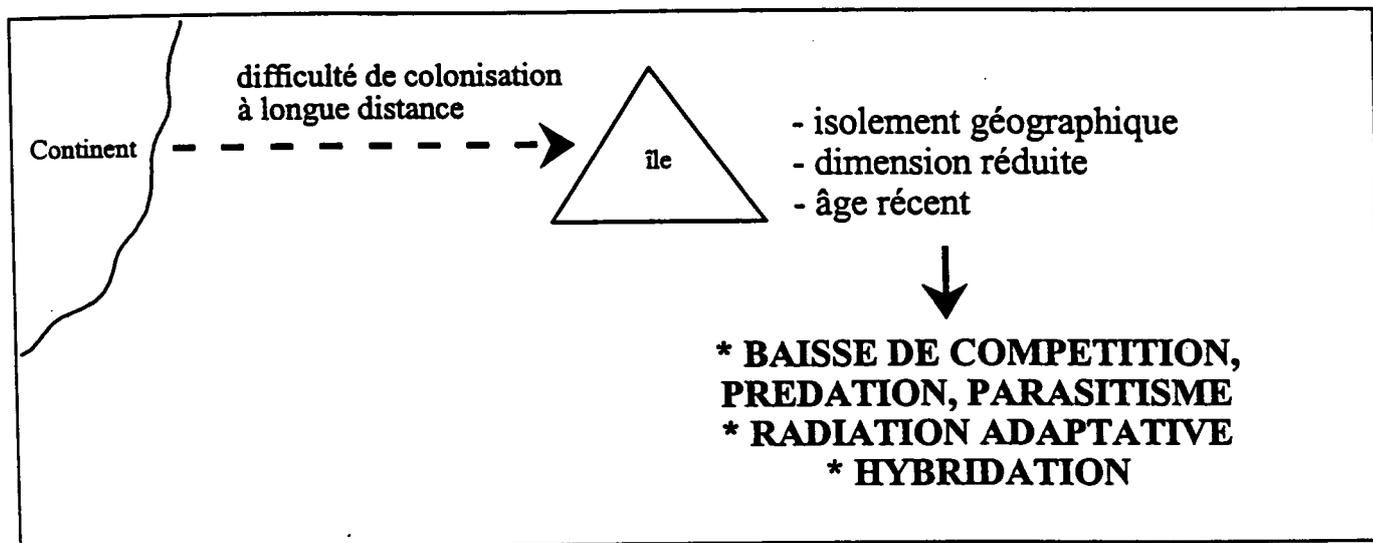
Ce travail repose sur la vie des plantes et principalement sur leurs systèmes de reproduction qui ont la particularité d'être très variés. Un aspect de cette variation qui a beaucoup intrigué les biologistes est la présence d'un fort taux d'espèces dioïques sur les îles océaniques. Plusieurs hypothèses et même une loi ont été proposées pour mieux comprendre les processus évolutifs conduisant à ce patron. Des études empiriques sont disponibles pour vérifier ces hypothèses mais concernent essentiellement un archipel, Hawaii. Peu d'autres systèmes insulaires fournissent des données. L'archipel des Mascareignes, encore peu étudié en tant qu'ensemble d'îles volcaniques océaniques, révèle d'intéressants modèles en matière de succession végétale et installation des communautés (Strasberg 1994), du fonctionnement et de l'évolution des systèmes de reproduction des plantes (Pailler 1997) ou de la diversification des espèces suite à la colonisation des îles (Thébaud, données non publiées). Néanmoins, aucune étude de la dioécie dans ce système insulaire n'a encore été abordée, alors que l'unisexualité des végétaux a suscité tant d'intérêt dans d'autres îles.

Nous avons donc choisi un groupe d'espèces tropicales endémiques de l'archipel des Mascareignes qui nous semble constituer un modèle tout à fait approprié pour étudier le fonctionnement et la variabilité de la dioécie et un phénomène associé à ce système de reproduction, le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs. Notre objectif principal est d'examiner et tenter d'expliquer les variations qui peuvent exister dans ces deux phénomènes reproductifs des plantes à fleurs. Avant de développer les différentes étapes de ce travail, nous présenterons dans cette partie introductive un aperçu des connaissances générales sur les îles océaniques, la dioécie et les phénomènes associés à ce système de reproduction.

1. LES ILES ET LEURS INTERETS EN ECOLOGIE ET EVOLUTION

Depuis les premiers voyages des naturalistes, la faune et la flore des îles ont exercé une véritable fascination sur les biologistes et ont joué un rôle central dans le développement de la pensée évolutionniste et écologique. Par exemple, la conception de la théorie sur l'évolution par sélection naturelle de C. Darwin (1859) a été influencée par son voyage sur le Beagle aux îles Galápagos. A la même époque, Wallace (1880) remarquait, dans l'archipel indo-malaisien, que les îles âgées possédaient plus d'espèces animales que les îles jeunes et que les espèces insulaires étaient proches de certaines espèces existant sur les continents adjacents. Ces différences entre îles jeunes et îles plus âgées ont été formalisées par des études comparatives et théoriques, notamment celle de McArthur et Wilson (1967). En 1974, Carlquist développe les caractéristiques des îles qui en font des laboratoires naturels particulièrement intéressants pour l'étude de l'écologie et de l'évolution. Depuis, les systèmes insulaires sont d'un intérêt conséquent dans plusieurs domaines, tels que la reconstitution des

Figure A1: caractéristiques principales des îles océaniques



communautés végétales (Vitousek 1988), l'impact des introductions sur les écosystèmes préexistants (Macdonald et al. 1991) ou l'évolution des systèmes de reproduction des végétaux (Baker 1955, 1967, Baker & Cox 1984, Sakai et al. 1995 a, b).

1.1. Caractéristiques des îles océaniques

Les îles océaniques constituent un matériel de choix pour les scientifiques parce qu'elles forment, par définition, des systèmes isolés aux frontières bien délimitées, peu complexes et relativement clos puisque l'apport extérieur de propagules à l'origine de toute vie insulaire est rare (Carlquist 1974). En effet, les îles océaniques peuvent être isolées ou alignées le long de "points chauds" ou *hot spots* (comme l'archipel d'Hawaii, par exemple), de dorsales ou de fossés océaniques, sont toutes d'origine volcanique et ce qui constitue leur point fort, n'ont jamais été connectées à une masse continentale. Par contre, les îles continentales sont des fragments de continent qui se sont séparés au cours des temps géologiques (Madagascar, Seychelles, Nouvelle Zélande, Nouvelle Calédonie).

Carlquist (1974) définit ainsi un "**syndrome insulaire**" en référence à la difficulté de dispersion des espèces à longue distance, à l'isolement des taxons après installation de leurs populations, aux opportunités écologiques liées à l'absence des espèces, de la concurrence et des pressions de prédation et parasitisme et, dans une moindre mesure, à un climat maritime modéré. Ce syndrome insulaire s'applique particulièrement dans le cas des îles tropicales océaniques. Les îles tropicales océaniques ont en effet trois caractères principaux: un isolement géographique fort, une dimension réduite et un âge géologique récent (Carlquist 1974, Blondel 1979, Meyer 1994) (**figure A1**). Ces trois caractères engendrent plusieurs conséquences biologiques, écologiques et climatiques. L'éloignement des continents empêche la colonisation à longue distance des espèces à faible capacité de dispersion. Ainsi, ces îles sont souvent caractérisées par une pauvreté spécifique (Blondel 1979, Darwin 1859) et un fort taux de Ptéridophytes dont les spores sont facilement disséminées à longue distance par le vent (Florence 1993). En effet, à superficie égale, les communautés insulaires comptent toujours moins d'espèces que leurs homologues continentales (Blondel 1979). Carlquist (1974) souligne également que la composition biotique particulièrement réduite des îles océaniques n'est pas un concept négatif car ce sont seulement les éléments capables de dispersion à longue distance et d'établissement d'une population qui s'installent sur une île ("disharmony"). Ceci a amené Baker (1955) à souligner l'importance de l'autocompatibilité des plantes (la capacité de s'autoféconder et donc produire des descendants sans partenaire) pour la colonisation des îles, idée que nous aborderons dans cette thèse. De plus, la colonisation des milieux insulaires par un petit nombre d'individus peut engendrer des effets fondateurs et des phénomènes de dérive génétique.

Par ailleurs, la faible surface terrestre des îles entraîne une limitation voire parfois une absence de certaines ressources. Ainsi selon Whitehead & Jones (1969 cité par Meyer 1994), les îles de moins

de 9 ha ne disposent pas d'eau douce. La rareté des milieux lacustres dans les îles océaniques illustre bien ce phénomène de limitation des ressources.

Après l'arrivée des plantes sous forme de graines sur une île, toutes n'ont pas la même capacité à coloniser les nouveaux milieux. Cette variabilité reflète les différences génétiques entre les espèces qui seront alors plus ou moins capables de s'adapter aux conditions environnementales de l'île. Certaines seront rapidement exterminées. D'autres, au contraire s'adapteront au milieu. Cette sélection naturelle mène dans certains cas à une radiation adaptative, phénomène particulièrement intéressant dans les îles.

1.2. Intérêts des îles océaniques

De part leur isolement géographique, la diversité spécifique réduite et leur origine récente, les îles océaniques fournissent d'excellents modèles pour l'étude de l'écologie (reconstitution des communautés, biologie des populations) et de l'évolution (évolution des systèmes de reproduction, des modes de pollinisation et de dispersion chez les végétaux). En effet, plusieurs processus évolutifs liés au syndrome d'insularité, ont été mis en évidence.

(1) La diminution des phénomènes de compétition, de prédation et de parasitisme, caractéristique des écosystèmes insulaires, peut entraîner une baisse de défense des organismes et de leur capacité compétitive. Une augmentation de la taille (gigantisme) des espèces et/ou un changement de forme ou de couleur sont fréquemment observés chez les animaux probablement en réponse à cette diminution d'interactions. Chez les végétaux, on observe parfois, dans les populations insulaires, une baisse de l'aptitude de dispersion des semences (Carlquist 1974, Cody & Overton 1996).

(2) La diversité du milieu insulaire peut favoriser chez les espèces colonisatrices, de nouvelles adaptations ou une évolution de la population fondatrice en autant de populations nouvelles qu'il y a de niches écologiques vides. Pour Carlquist (1974), les changements biologiques des éléments colonisateurs sont inévitables. La diversification d'un clade en plusieurs espèces utilisant des ressources différentes et se distinguant dans l'utilisation de ces ressources illustre le phénomène de radiation adaptative (Stebbins 1967, Schluter & McPhail 1993, Radtkey 1996) qui induit généralement spéciation et endémicité.

(3) La présence sur une île d'espèces différentes mais provenant d'un ancêtre commun et encore proches génétiquement, rend les croisements possibles entre ces espèces. Comme le soulignent Rattenbury (1961), Gillett (1966) et Carlquist (1974), l'hybridation naturelle pourrait donc être un phénomène relativement important dans l'évolution des flores insulaires. Cependant, les conséquences de l'hybridation sur les îles sont encore peu étudiées.

(4) La colonisation d'un milieu insulaire s'accompagne généralement d'une baisse de la taille des populations auxquelles peuvent s'appliquer ensuite des contraintes particulièrement fortes. Des contraintes génétiques sont liées à des problèmes de dépression de consanguinité due à l'apparement des fondateurs et des contraintes écologiques (problèmes de transfert de pollen, par exemple) faisant suite aux changements de composition de la faune pollinisatrice entre continents et îles (Barrett 1996).

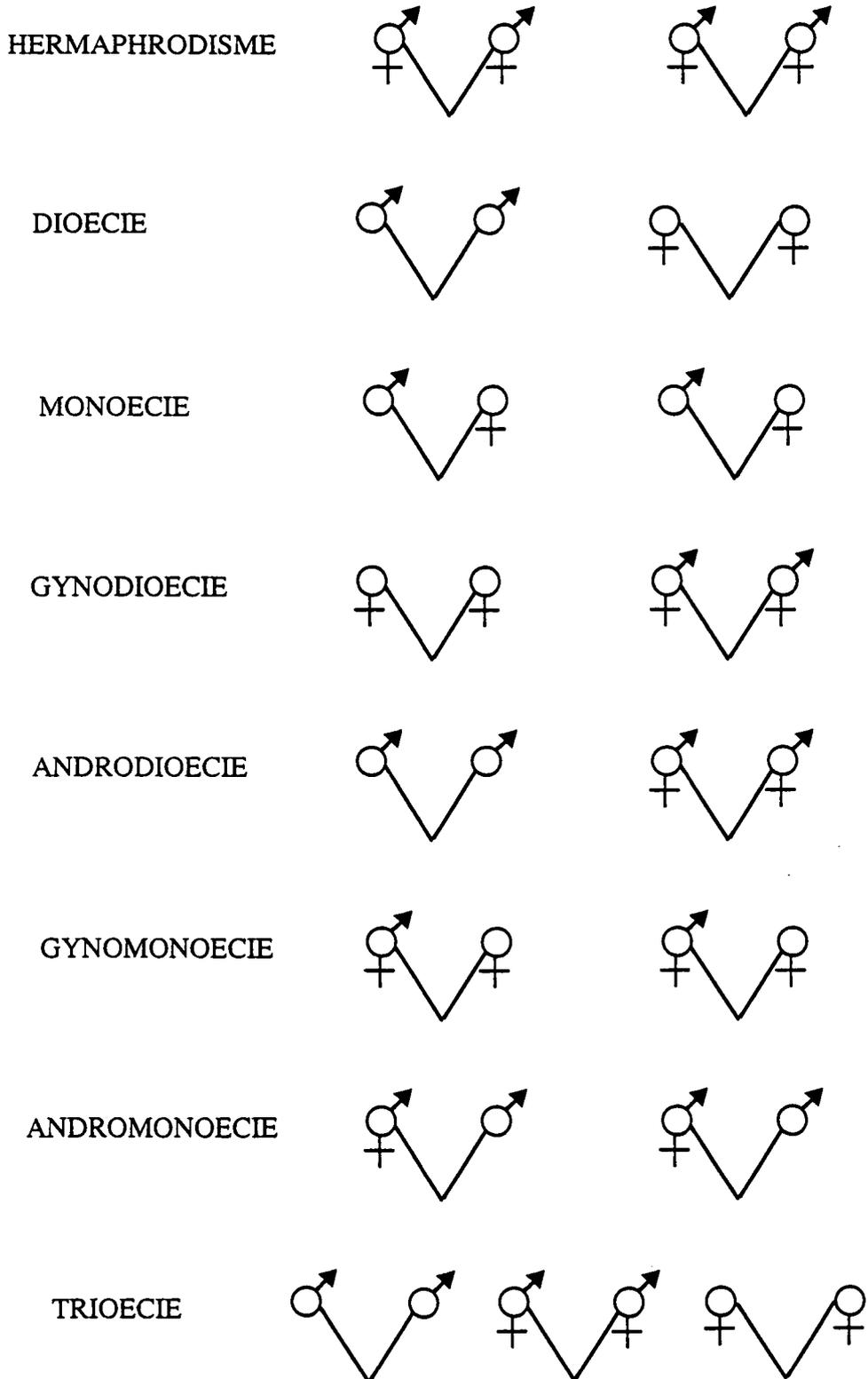
Ces processus écologiques et évolutifs pourraient donc avoir un impact important sur la diversification et l'évolution des systèmes de reproduction des plantes à fleurs en milieu insulaire. Baker (1955 et 1967) postula en effet que les espèces autocompatibles seraient plus favorisées que les espèces auto-incompatibles lors de leur établissement en milieu insulaire suite à un événement de dispersion à longue distance. Cette hypothèse repose sur le fait que l'arrivée d'une seule propagule d'une espèce autocompatible serait suffisante pour fonder une population à reproduction sexuée, contrairement aux espèces auto-incompatibles qui ont besoin d'au moins deux propagules de groupes de compatibilité différents pour constituer une population. Stebbins (1957) confirme l'hypothèse de Baker et propose d'élever cette idée au rang de loi, rebaptisée "Baker's rule" depuis. Par ailleurs, Baker (1967) pense qu'au sein d'une population insulaire dont les individus sont autocompatibles, la sélection pour l'allogamie favoriserait la mise en place autochtone de la dioécie.

Mais comme nous allons le voir dans le paragraphe 2.4, l'idée de Baker a des limites. En effet, d'autres hypothèses sont évoquées pour expliquer le fort taux de dioécie dans les îles, ce système de reproduction n'étant pas toujours d'origine autochtone. De plus, la petite taille des populations colonisatrices et l'absence ultérieure d'arrivée de nouvelles propagules seront telles que la diversité génétique des populations s'en trouvera réduite dans de tels milieux. Ceci pourrait alors entraîner une évolution vers l'autogamie car les croisements entre individus apparentés peuvent engendrer une diminution de la dépression de consanguinité par purge des allèles délétères. Ainsi, la présence d'espèces autogames en milieu insulaire conforte non seulement la loi de Baker (les individus sont autocompatibles lors de la colonisation de l'île) mais pourrait également résulter d'une évolution vers l'autogamie suite à la colonisation de l'île. Néanmoins, les taux de dioécie en milieu insulaire, en particulier à Hawaii, sont plus élevés que sur les continents (voir paragraphe 2.4). Peu d'études se sont attardées sur le fonctionnement de ce système de reproduction des plantes à fleurs dans les îles et les caractères écologiques du milieu qui peuvent y être rattachés, ce qui constitue le but principal de cette étude dans le cadre d'un groupe d'espèces apparentées en milieu insulaire.

Avant de préciser nos objectifs, nous allons présenter la dioécie et les phénomènes qui y sont associés.

Figure A2: Principaux systèmes de reproduction pouvant être rencontrés chez les plantes à fleurs. Variation des organes sexuels au niveau des fleurs et des individus qui peuvent coexister à l'intérieur des populations.

Légendes:  fleurs hermaphrodites  fleurs femelles  fleurs mâles



2. LA DIOECIE

Le sexe des plantes est traditionnellement décrit en terme de répartition des gamètes mâles et femelles parmi les fleurs d'un individu et parmi les individus dans une population (Lloyd & Bawa 1984). Les termes de base viennent de Linnaeus (hermaphrodisme, monoécie, dioécie) et Darwin (1877) (andromonoécie, gynodioécie). La dioécie est un système de reproduction dans lequel coexistent des plantes portant uniquement des fleurs mâles et des plantes portant uniquement des fleurs femelles. Ainsi, une population dioïque sera composée d'individus unisexués (**figure A2**).

2.1. Hypothèses expliquant l'évolution vers la dioécie

La séparation des sexes chez les végétaux a évolué de nombreuses fois à partir de l'état hermaphrodite, des phylogénies montrent que la dioécie apparaît de façon répétée dans les dernières ramifications des arbres phylogénétiques (Donoghue 1989). En effet, chez les végétaux supérieurs, les individus unisexués portent souvent des vestiges des organes de l'autre sexe, ce qui pourrait être interprété comme une simple contrainte développementale, les sexes ayant presque tout leur génome en commun.

Plusieurs hypothèses pour l'évolution vers l'unisexualité ont été proposées (Willson 1979, Bawa 1980, Givnish 1980, Thomson & Barrett 1981, Charnov 1982, Baker 1984, Thomson & Brunet 1990). Ces auteurs basent leurs argumentations soit sur l'évitement de l'autofécondation soit sur des hypothèses écologiques corrélées à la spécialisation sexuelle.

* Evitement de l'autofécondation

L'hypothèse la plus traditionnelle utilisée pour expliquer l'évolution vers la dioécie est celle qui stipule qu'une population de plantes évoluera vers l'unisexualité pour éviter les conséquences de l'autofécondation sur la valeur sélective de ses individus (Lewis 1942, Baker 1967, Charlesworth & Charlesworth 1978, Thomson et Barrett 1981). Cette hypothèse implique que l'ancêtre hermaphrodite soit autocompatible et que la dépression de consanguinité diminue la valeur sélective des descendants issus d'autofécondation.

Charlesworth (1985) complète cette hypothèse et en donne les limites; la dioécie n'est pas toujours facile à mettre en évidence, l'auto-incompatibilité encore moins et peut être confondue avec une forte dépression de consanguinité qui s'exprime lors de la maturation des graines. Avec les données disponibles, l'auteur espère trouver, au sein d'une même famille, de la dioécie et des taxons apparentés autocompatibles. Dans ces groupes d'espèces, il ne devrait donc pas avoir association entre dioécie et auto-incompatibilité puisque ce dernier système n'a aucune raison d'évoluer vers la dioécie pour éviter l'autofécondation. D'autant que l'auto-incompatibilité est un système assez complexe qui peut difficilement évoluer. Charlesworth (1985) montre alors qu'il n'y a pas

d'association stricte et positive entre dioécie et autocompatibilité, ni au niveau de la famille, ni au niveau du genre. Par contre, si dans les familles, on tient compte du nombre de genres contenant des espèces dioïques, on trouve que de tels genres sont plus nombreux dans les familles ne présentant pas d'auto-incompatibilité. Charlesworth (1985) propose donc d'examiner les espèces phylogénétiquement proches des espèces dioïques mais les données sont trop incomplètes.

La corrélation entre dioécie et petits pollinisateurs généralistes appuie l'hypothèse de l'évitement de l'autofécondation. En effet, Bawa (1980), Givnish (1982) et Muenchow (1987) s'accordent à dire que la dioécie est souvent associée aux syndromes petits insectes généralistes et petites fleurs non colorées. Les insectes peu performants restent très longtemps sur la même plante, les risques d'autofécondation sont donc élevés, les stigmates sont encombrés par leur propre pollen et la dispersion du pollen est mauvaise. La séparation des sexes augmenterait donc l'efficacité des gamètes. Cette corrélation s'appuie donc sur l'hypothèse génétique puisqu'elle invoque l'évitement de l'autofécondation.

* Allocation des ressources

Une seconde hypothèse d'ordre écologique a été évoquée. Elle stipule que les facteurs environnementaux pourraient modifier l'efficacité des fonctions mâle et femelle. Ainsi, lorsqu'un individu ne fait qu'un seul type de gamètes, ou bien il en fait beaucoup plus, ou bien ces gamètes sont plus efficaces. Charnov et al. (1976) et Charnov (1982) utilisent le principe de "Stratégie Evolutivement Stable" pour expliquer la stratégie adoptée par une population ou une espèce telle qu'aucun mutant ne peut envahir. Ainsi, dans une population, si les individus unisexués ont un coût de production de gamètes moins élevé que les individus hermaphrodites, une population unisexuée sera plus stable et donc favorisée par rapport à une population hermaphrodite (Charnov 1982). Cette hypothèse est appuyée par deux corrélations écologiques:

(1) mode de dissémination: il existerait une corrélation entre dioécie et fruits charnus qui semble beaucoup plus forte chez les gymnospermes et discutable chez les angiospermes (Givnish 1980, 1982). Selon Bawa (1980) et Givnish (1980, 1982), les individus portant plus de fruits attireraient plus que proportionnellement les disséminateurs, d'où l'intérêt d'être uniquement femelle et faire deux fois plus de fruits qu'un individu hermaphrodite. Cependant cette hypothèse est réfutée par Donoghue (1989) qui se base sur des données phylogénétiques ainsi que par Thomson et Brunet (1990) et Muenchow (1987) qui expliquent que cette corrélation n'est pas causale mais vient du fait que les espèces dioïques à fruits charnus sont souvent des buissons de sous-bois où la dispersion du pollen est mauvaise à cause de l'absence de vent et de la nature des pollinisateurs. Cette mauvaise dispersion du pollen mènerait donc vers la dioécie par évitement de l'autofécondation.

(2) prédation des fleurs et fruits: Janzen (1971) puis Givnish (1982) expliquent qu'en investissant toutes leurs ressources dans un seul sexe, les femelles peuvent assurer la satiété des

prédateurs et continuer à produire des graines disséminables, donc assurer leur succès reproductif maternel. Pour un même taux de parasitisme que les hermaphrodites, les femelles auront un meilleur succès reproducteur dans la fonction maternelle que les hermaphrodites. Par ailleurs, les prédateurs étant intéressés principalement par les ovules et les graines, les individus mâles peuvent en éviter les effets néfastes et réinvestir leurs ressources dans la fonction mâle. Ainsi, les populations dioïques seraient moins affectées par la prédation que les populations hermaphrodites.

Finalement, plusieurs hypothèses et corrélations ont été associées à l'évolution vers la dioécie sans toutefois que l'on puisse véritablement trancher de manière générale pour l'une ou l'autre des deux hypothèses (Thomson & Brunet 1990). Certains cas appuieront l'évitement de l'autofécondation, d'autres l'allocation des ressources. Enfin, ces deux hypothèses peuvent agir simultanément. Néanmoins, il s'avère que de nombreuses plantes ont évolué vers la dioécie à partir de l'hermaphroditisme. Nous allons voir dans le paragraphe suivant que plusieurs passages entre ces deux systèmes de reproduction sont possibles.

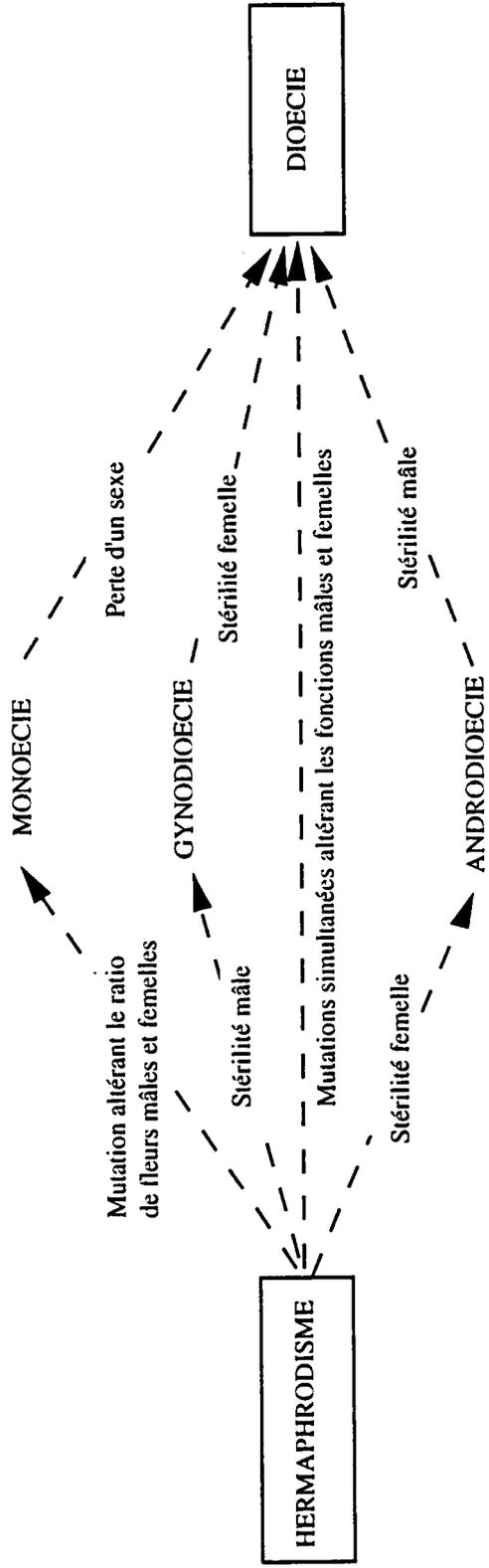
2.2. Stades transitoires d'évolution vers la dioécie

Ross (1982) propose cinq chemins évolutifs menant à la dioécie. Le premier de ces chemins passe par une étape gynodioïque, c'est à dire par la sélection d'individus femelles en premier lieu. Le second des chemins est défendu par Renner & Ricklefs (1995) et passe par la monoécie. Les autres chemins proposés par Ross (1982) sont le passage direct à partir de l'état hermaphrodite (par mutations simultanées des fonctions mâles et femelles), l'évolution via l'androdioécie (**figure A3**) ou à partir de l'hétérostyle mais les mécanismes responsables de ces changements possibles restent inconnus.

L'androdioécie est un système de reproduction très rare, connu seulement chez quelques espèces des genres *Datisca* (Liston et al. 1990, Wolf et al. 1997), *Mercurialis* (Durand & Durand 1992, Pannell 1997), *Phillyrea* (Lepart & Dommée 1992, Traveset 1994) ou *Fraxinus* (Jeandroz et al. 1997). Il est donc difficile de dire si ce système de reproduction a été important dans l'évolution vers la dioécie.

L'hétérostyle est un cas d'hermaphroditisme où l'on observe un polymorphisme de la longueur du style et des anthères parmi les individus d'une population, combiné à un système d'incompatibilité hétéromorphe (Barrett 1992a). L'évolution vers la dioécie à partir de l'hétérostyle pourrait être associée soit à des problèmes de transfert de pollen soit à une perte du système d'incompatibilité (Baker 1958, Ornduff 1966, Pailler et al. 1998a ou annexe 5) mais les pressions de sélection restent actuellement inconnues. Il est possible aussi que l'évolution vers la dioécie passe par un stade gynodioïque ou associe plusieurs de ces hypothèses.

Figure A3: Stades transitoires possibles d'évolution vers la dioécie, selon Ross (1982)



Le passage de l'hermaphrodisme vers la dioécie via la gynodioécie (existence d'individus femelles et d'individus hermaphrodites au sein d'une même population) se fait généralement en deux temps. On a tout d'abord une sélection des individus présentant une stérilité mâle (donc ils sont sexuellement femelles) qui sont favorisés. Puis, il y a apparition d'un facteur de stérilité femelle chez les plantes hermaphrodites qui conduit donc à des individus fonctionnellement tous unisexués, sélectionnés par la présence des individus femelles (Charlesworth & Charlesworth 1978). Ces mutations de stérilité sont avantageées dans les populations dans la mesure où les individus unisexués ont un plus grand bénéfice reproducteur que les individus hermaphrodites. Ces individus unisexués étant avantageés, ils envahissent la population qui devient alors dioïque (Maurice 1992).

L'évolution vers la dioécie via la monoécie est défendue par Bawa (1980) puis Renner & Ricklefs (1995). Ces derniers pensent qu'il est plus facile d'évoluer à partir de ce système de reproduction qu'à partir d'un système de reproduction tel que la gynodioécie. A partir de la monoécie, il s'agit simplement d'une modification du nombre de fleurs mâles et femelles de chaque plante. Certains individus deviendront mâles (donc perdent leur fonction femelle) tandis que d'autres deviendront femelles par perte de leur fonction mâle.

Il est tout à fait clair que, à partir de ces différents systèmes de reproduction, l'évolution vers la dioécie est progressive. Ainsi, il est fréquent d'observer des populations naturelles de plantes dans lesquelles les individus ne sont pas encore strictement unisexués, ni morphologiquement, ni fonctionnellement (Lloyd 1980). Ces différentes expressions de la dioécie sont développées dans le paragraphe suivant.

2.3. Expressions de la dioécie

La dioécie définit l'unisexualité des individus d'une population de plantes. Il s'agit de la fonctionnalité des structures reproductives et des gamètes. Mais la dioécie peut s'exprimer à différents degrés selon que l'on considère les caractéristiques morphologiques ou fonctionnelles. Ainsi, nous allons voir que les fleurs peuvent rester morphologiquement hermaphrodites tout en étant fonctionnellement unisexuées. On parlera alors de **dioécie cryptique**. De même, le sexe des individus peut ne pas être totalement spécialisé. Dans ce cas, certains individus peuvent occasionnellement être partiellement bisexués par une production réduite de gamètes de l'autre sexe. Dans la littérature, on parle de "*leaky dioecy*" mais nous utiliserons dans cette thèse le terme de **dioécie partielle** pour illustrer ces variations.

2.3.1. Dioécie cryptique

La dioécie est un système de reproduction où les individus sont fonctionnellement unisexués mais peuvent être morphologiquement hermaphrodites. Dans ce sens, seul un sexe fonctionne dans la fleur bisexuée. Ce phénomène de rétention des structures du sexe opposé, qui rend difficile

l'identification de l'unisexualité des individus d'une espèce, est appelé dioécie cryptique car la dioécie (donc l'unisexualité des individus) n'est vraiment évidente qu'en comparant la production de gamètes fonctionnels par les individus.

Le maintien des structures mâles chez les plantes fonctionnellement femelles ou inversement peut avoir plusieurs causes:

1) Une corrélation génétique entre les sexes qui fait que les organes sexuels d'un sexe ne peuvent disparaître sans altérer ceux de l'autre sexe (Lande 1987).

2) Si la dioécie a évolué récemment, alors la dioécie morphologique n'est pas totalement complète et les fleurs étudiées se trouvent à un stade transitoire entre dioécie morphologique et dioécie fonctionnelle (Mayer 1990).

3) Une dernière hypothèse relève d'un ordre écologique dans le sens où les fleurs femelles ont besoin d'attirer les pollinisateurs pour féconder leurs ovules (Charlesworth & Charlesworth 1978, Willson & Agren 1989, Kevan et al. 1990, Anderson & Symon 1989, Willson 1991). Plusieurs études ont montré que les individus femelles, en maintenant présentes leurs structures mâles, assurent la visite des pollinisateurs à la recherche de pollen par leur ressemblance avec les fleurs mâles (Anderson & Symon 1989, Willson & Agren 1989, Kevan et al. 1990, Willson 1991). Cependant, cette hypothèse n'explique pas le maintien du gynécée dans les fleurs mâles.

2.3.2. Dioécie partielle ou "*leaky dioecy*"

La rétention des structures des deux sexes dans une fleur fonctionnellement unisexuée fait que parfois cette fleur donc l'individu qui la porte, peut être fonctionnellement hermaphrodite. A l'échelle de la population, on observera alors trois types d'individus; des femelles, des mâles et des hermaphrodites. Plusieurs qualifications de cette dioécie non-stricte ont été proposées.

La première qui vient à l'esprit est la trioécie, c'est-à-dire la coexistence relativement stable d'individus mâles, femelles et hermaphrodites ayant chacun des fréquences élevées dans la population. Ce système de reproduction est très rare et concerne seulement quelques cas tels par exemple *Pachycereus pringlei* (Cactacées) étudié par Fleming et al. (1994, 1998).

Deux autres termes sont plus probants pour qualifier l'existence de trois types morphologiques. La subdioécie peut être définie comme l'existence, dans une population naturelle, d'individus non parfaitement différenciés (donc hermaphrodites fonctionnellement) en plus d'individus strictement unisexués (Westergaad 1958, Darwin 1877, Ross 1982). La subdioécie revêt une connotation évolutive dans le sens où les auteurs qui l'ont défini considèrent ce système de reproduction comme un stade transitoire avant la dioécie stricte.

Un dernier terme est la "*leaky dioecy*", que nous avons choisi de traduire par "dioécie partielle" et qui désigne la possibilité occasionnelle pour quelques individus d'une population d'être bisexués (Baker & Cox 1984). Généralement, un seul des deux sexes est concerné, essentiellement les individus mâles. Ceci pouvant être dû à une différence de coût de production entre les deux types

de gamètes ou bien à des contraintes liés au schéma développemental des parties florales, le gynécée étant la dernière pièce mise en place. Le terme "dioécie partielle" reflète la capacité que peuvent avoir quelques individus d'une population à produire un peu de fruits et n'implique ni un stade transitoire (comme la subdioécie) ni la présence d'individus réellement hermaphrodites, c'est-à-dire présentant une fonction maternelle similaire à celle des individus femelles et une fonction paternelle identique à celle des individus mâles. Nous choisirons donc ce terme pour qualifier par la suite les populations de plantes dans lesquelles la dioécie est partielle.

2.4. Dioécie en milieu insulaire

De nombreux auteurs s'accordent à dire que la dioécie est plus fréquente sur les îles que sur les continents (**Tableau A1**). Cependant la colonisation des îles océaniques ne serait pas facilitée par la séparation des sexes qui rend problématique la reproduction sexuée des colonisateurs. Pour expliquer ceci, nous avons vu précédemment que Baker (1955, 1967) stipule qu'un hermaphrodite autocompatible a plus de chance de s'installer sur une île qu'un hermaphrodite auto-incompatible ou une plante unisexuée pouvant se trouver sans partenaire. La dioécie aurait alors évolué afin d'éviter les conséquences néfastes de l'autofécondation après la phase d'installation. Cette hypothèse peut être contestée par trois points importants.

(1) Dans une petite population colonisatrice, on peut s'attendre à une purge des allèles délétères et par conséquent une diminution de la dépression de consanguinité. Ainsi les pressions favorisant l'évolution vers la dioécie n'ont plus lieu d'être.

(2) Bawa (1982) trouve que pour la flore d'Hawaii, il y a une plus forte proportion de genres présentant des espèces dioïques dans les genres non endémiques que dans les genres endémiques, ce qui va plutôt contre une évolution sur place de la dioécie.

(3) Sakai et al. (1995a) ont montré que l'origine de la dioécie est autochtone chez une très faible proportion de taxons dioïques d'Hawaii, remettant ainsi en cause les propos de Baker. En effet, ces auteurs trouvent que les espèces dioïques d'Hawaii ont des taxons congénériques qui sont déjà dioïques par ailleurs. Cependant, il existe plusieurs exemples d'évolution autochtone vers la dioécie à Hawaii (Mayer 1990, Weller et al. 1990, Weller et al. 1995). Ce qui ne signifie néanmoins pas que l'évolution vers la dioécie constitue une tendance évolutive propre aux systèmes insulaires.

Pour expliquer la facilité des plantes dioïques à coloniser les îles océaniques, plusieurs corrélations écologiques ont été invoquées. Celles ci sont par exemple:

(1) le fait que beaucoup d'espèces dioïques ont aussi des fruits charnus qui, grâce à la dispersion des semences par les oiseaux, permettent la colonisation des îles, les fruits secs composés de plusieurs graines qui facilitent l'installation des populations en situation isolée (Sakai et al. 1995b),

(2) l'anémogamie ou les pollinisateurs généralistes, ces derniers visitant tous types de fleurs,

Tableau A1: Comparaison des pourcentages de dioécie sur quelques îles et continents, d'après synthèse de Baker & Cox (1984) et Meyer (1994) sauf pour la Réunion (estimation non publiée).

Noms	% dioécie	
Portugal	2.0	Continents
Californie du Sud	2.5	
Californie	2.8	
Ouest de l'Australie	4.4	
Grande Bretagne	3.1	Iles
Açores	2.0	
Galàpagos	3	
Guadeloupe	3	
Aldabra	4	
Seychelles	8	
Maurice	11	
Juan Fernandez	11	
Guam	13	
Nouvelle Zélande	13	
Hawaï	14.7	
La Réunion	15-20	
Samoa	17	

- (3) la pérennité des plantes qui permet d'attendre l'arrivée de nouveaux individus (Carlquist 1974) (voir aussi Thomson et Brunet 1990),
- (4) comme le soulignent Baker & Cox (1984), si pour certaines espèces, la dioécie est partielle, ceci pourrait favoriser leur colonisation des îles.
- Néanmoins, l'importance de la dioécie partielle en milieu insulaire reste actuellement méconnue.

Malgré l'intérêt porté à la dioécie en milieu insulaire, peu d'études précises existent hormis celles de Weller et al. (1990) sur le genre *Schiedea* à Hawaï et les travaux de Mayer & Charlesworth (1992) qui envisagent à Hawaï différentes origines de la dioécie pour le genre *Wikstroemia*, expliquant ainsi, par des croisements artificiels, l'existence d'hybrides et leur réversion vers l'hermaphrodisme. La dioécie en milieu insulaire est aussi particulièrement intéressante dans un contexte évolutif et notamment les différentes expressions de la dioécie. Nous nous sommes donc attaché à examiner la présence, le fonctionnement et la variabilité de la dioécie dans un genre bien représenté sur l'île de La Réunion dans l'archipel des Mascareignes. Ceci permettrait de discuter les hypothèses de l'évolution de la dioécie et l'importance de la dioécie partielle en fonction des variations du milieu dans une situation insulaire. En outre, le genre choisi pour cette étude semble présenter plusieurs cas d'hybridation naturelle (Friedmann 1987), caractéristique d'autant plus intéressante qu'aucune étude sur les conséquences de l'hybridation naturelle sur la dioécie en milieu insulaire n'est à ce jour connue.

2.5. Phénomène associé à la dioécie: le dimorphisme sexuel

La dioécie nécessite une spécialisation sexuelle des individus dans la fonction mâle ou femelle. Cette spécialisation implique nécessairement un changement fonctionnel qui pourrait donc s'accompagner de changements morphologiques ou physiologiques entre les individus mâles et femelles. Une telle divergence entre les sexes peut alors permettre l'évolution d'un dimorphisme sexuel des caractères sexuels secondaires, telle que la morphologie des fleurs (Lloyd & Webb 1997).

2.5.1. Définition

La spécialisation sexuelle des plantes dioïques s'accompagne fréquemment de dimorphisme des caractères sexuels secondaires, c'est à dire une différenciation morphologique et physiologique des individus sexués mâles et femelles pour des caractères non directement liés aux organes sexuels, donc autres que gynécée et androcée (Lloyd & Webb 1997). En effet, chez les espèces unisexuées, la taille des fleurs et plus précisément les sépales et pétales (périanthe) sont, selon Bell (1985), les caractères pouvant être considérés comme analogues à la parade sexuelle des animaux polygames. La question se pose alors de savoir pourquoi existe une telle différence de taille entre les sexes.

L'intérêt de cette question s'amorça dans les années 1880 avec les travaux de Müller (revus par Knuth 1906) et Darwin (1877). Plusieurs études (Baker 1948, Bawa & Opler 1975, Lloyd & Webb 1977, Bell 1985, Delph 1996, Delph et al. 1996) ont ensuite montré que le dimorphisme de la taille des fleurs est un phénomène assez général chez les espèces unisexuées. Par exemple, Bawa & Opler (1975) trouvent que sur 20 arbres tropicaux dioïques, 14 ont des corolles plus larges chez les individus mâles que chez les femelles. De même, Bell (1985) et Delph et al. (1996) montrent que plus de 80% des taxons unisexués qu'ils ont examinés présentent un dimorphisme sexuel dans la taille des fleurs. Ces auteurs ont alors cherché des explications à ce phénomène, explications que nous présentons dans la partie suivante.

2.5.2. Dimorphisme sexuel de la taille des fleurs

Deux grands types d'hypothèses sont émis selon que l'on considère la fonctionnalité ou non du périanthe.

Le premier type d'hypothèses dites "**non fonctionnelles**" concerne, outre les **relations phylogénétiques** qui pourraient dans certains cas expliquer le dimorphisme sexuel par transmission des caractères ancestraux aux descendants (Delph et al. 1996), un mécanisme indépendant de la fonction du périanthe et est basé sur l'idée qu'il y a une forte **corrélation développementale** entre les étamines et la corolle qui induit une plus grande taille de pétale chez les fleurs mâles. Plusieurs études expérimentales ont montré que, chez certaines espèces, l'androcée produit des hormones (gibberrélines) véhiculées jusqu'à la corolle où elles agissent en stimulant le développement des pétales (Plack 1957, 1958, Weiss & Halevy 1989, Agren & Willson 1991). Cependant ce mécanisme ne s'applique pas dans certains cas tels que le genre *Viburnum*, où les fleurs situées à la périphérie de l'inflorescence sont stériles mais ont des pétales beaucoup plus développés que les fleurs centrales et fertiles. Ces fleurs périphériques semblent avoir un rôle prépondérant dans l'attraction des pollinisateurs (Bell 1985).

Le second type d'hypothèses dites "**fonctionnelles**" concernent des fonctions du périanthe telles que la protection et l'attraction.

1) En effet, une des fonctions du périanthe est de protéger les structures sexuelles primaires et en particulier les ovules (Baker 1948). On peut donc prédire qu'une augmentation de la taille de ces structures sera accompagnée d'un accroissement de la taille du périanthe. **L'hypothèse de protection** prédit que la taille du périanthe serait déterminée en partie par le volume des structures reproductives qu'il contient dans le bouton (sous l'hypothèse qu'il y a une corrélation entre la taille relative des structures à maturité et leur taille dans le bouton) (Bawa & Opler 1975). Donc, les fleurs mâles avec un androcée relativement grand devraient avoir un plus grand périanthe que celles ayant un plus petit androcée, non parce qu'il y aurait plus d'hormone produite mais parce que le périanthe protège un plus large volume. Cette fonction peut être simple à mettre à évidence chez les fleurs

femelles dans lesquelles il n'y aurait pas de production d'hormones. Les travaux de Delph et al. (1996) appuient doublement cette prédiction. Premièrement, chez les espèces unisexuées mais anémogames, la fonction attractive du périanthe est théoriquement nulle. Pour ces espèces, le volume des structures reproductives incluses dans le périanthe détermine en effet fortement la taille du périanthe. Deuxièmement, chez les espèces zoogames pour lesquelles le périanthe est voyant (donc qui pourrait avoir aussi une fonction attractive), toutes celles qui ont un gynécée développé ont également de grands périanthes, et la taille relative du périanthe des mâles et femelles est corrélée positivement avec le volume relatif des structures protégées (Delph et al. 1996).

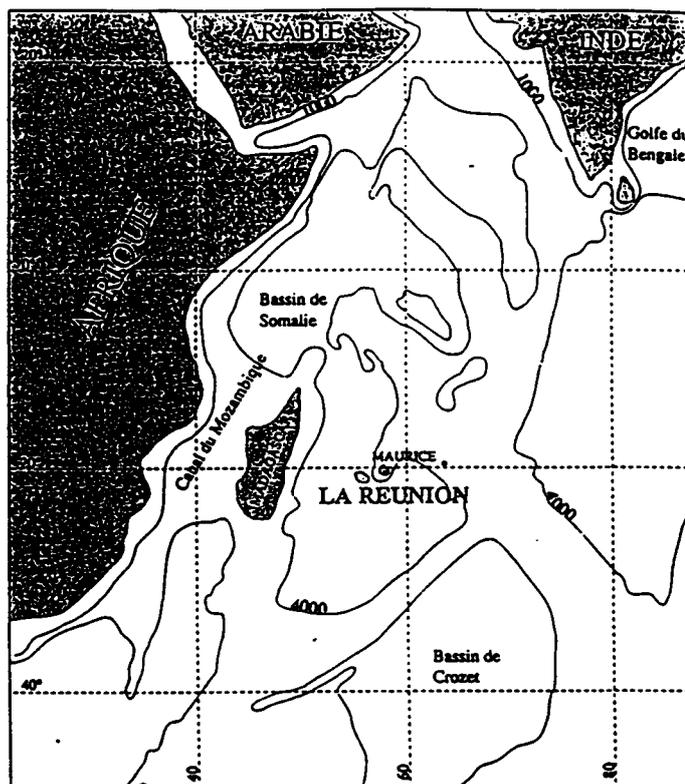
2) **Selon l'hypothèse d'attraction**, le type sexuel pour lequel le succès reproducteur est le plus limité par l'accès à la reproduction devrait allouer plus à l'attraction. La prédiction de cette hypothèse est que le dimorphisme de la taille du périanthe devrait refléter si oui ou non le périanthe agit sur l'attraction des pollinisateurs. Si le principe de Bateman, qui stipule que le succès des mâles est limité par l'accès à la gamie tandis que le succès des femelles est principalement limité par les ressources (Bateman 1948, Willson 1979, Bell 1985), s'applique aux plantes unisexuées, nous pouvons prédire que les mâles devraient allouer plus à l'attraction que les femelles (Bell 1985). Cette supposition est valable dans la mesure où il y aurait une corrélation positive entre le nombre de visites et la valeur sélective des mâles.

La différence entre les sexes pour la reproduction reflète l'idée de sélection sexuelle définie initialement par Darwin (1859). La sélection sexuelle au sens large a deux composantes: la compétition entre les mâles pour accéder aux gamètes femelles et le choix du partenaire reproducteur par les femelles. Chez les plantes, ce terme de "choix" fut souvent controversé malgré le parallèle qui existe entre les animaux et les plantes sur ce point de vue (Willson 1990). En effet, il est peu aisé de distinguer chez les plantes si c'est l'individu femelle qui sélectionne un type de pollen plutôt qu'un autre ou si certains tubes polliniques ont une meilleure croissance, car ces deux phénomènes ont lieu dans le même organe; le gynécée.

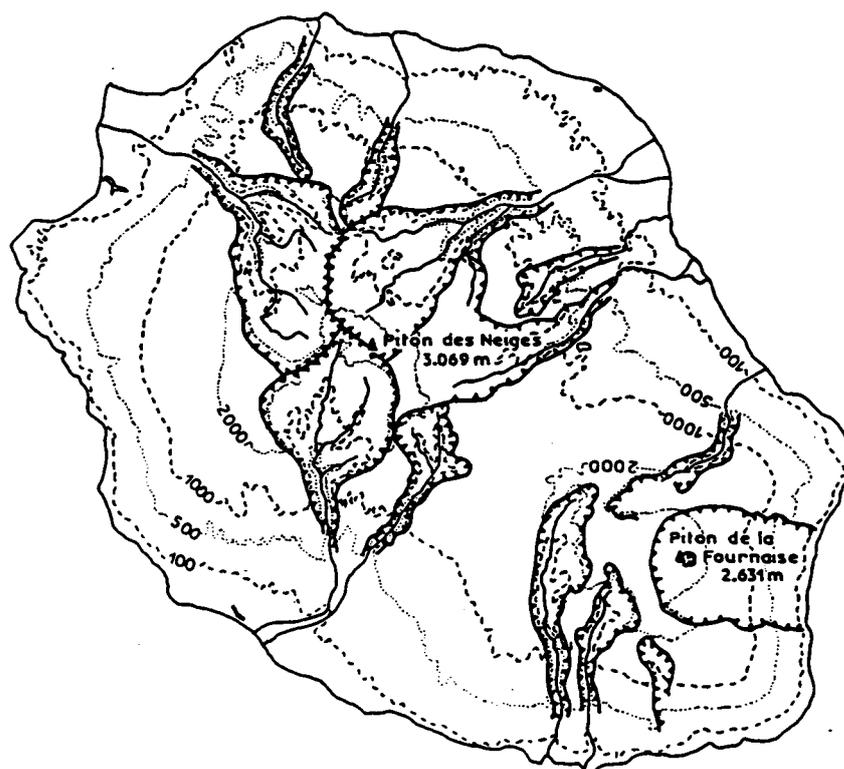
Selon l'hypothèse d'attraction, le dimorphisme devrait dépendre du mode de pollinisation. En effet, pour les espèces zoogames, le périanthe des fleurs mâles devrait être plus grand que celui des fleurs femelles tandis que chez les espèces essentiellement anémogames, cette tendance ne devrait pas exister. De plus, d'autres caractéristiques secondaires des fleurs, telles l'odeur ou la production de nectar, fonctionnent sans ambiguïté comme repère et récompense pour les pollinisateurs. Le périanthe n'est donc pas uniquement l'organe d'attraction des pollinisateurs. De même, Delph et al. (1996), Lloyd & Webb (1977) et Delph (1990) trouvent que les individus mâles ont plus de fleurs que les plantes femelles chez les espèces zoogames, et que les pollinisateurs répondent à une croissance du nombre de fleurs en augmentant leur taux de visite (Wyatt 1982, Thomson 1988). Le dimorphisme sexuel pour ces caractères (e.g. Bawa & Opler 1975, Agren et al. 1986, Delph & Lively 1992) devrait impliquer que la sélection pour l'attraction des pollinisateurs agit plus fortement dans un sexe que dans l'autre.

Figure A4: (a) Situation géographique de l'île de La Réunion dans l'océan indien et (b) les grands traits du relief de l'île de La Réunion

(a)



(b)



- Courbes de niveau
- Ramparts et grands encaissements
- Principales rivières

0 5 10 km

Finalement, toutes les hypothèses émises pour expliquer le dimorphisme de la taille des fleurs semblent vraisemblables mais sont parfois difficiles à confirmer. Par contre, un fait important, pas encore examiné, qui découle des différentes études est la variation du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs entre taxons apparentés. Nous nous sommes donc interrogé sur la nature de cette variation, sur les raisons de son existence et également sur les corrélations écologiques qui peuvent y être associées au sein d'une flore insulaire.

3. PRESENTATION DE L'ETUDE

3.1. La flore de La Réunion

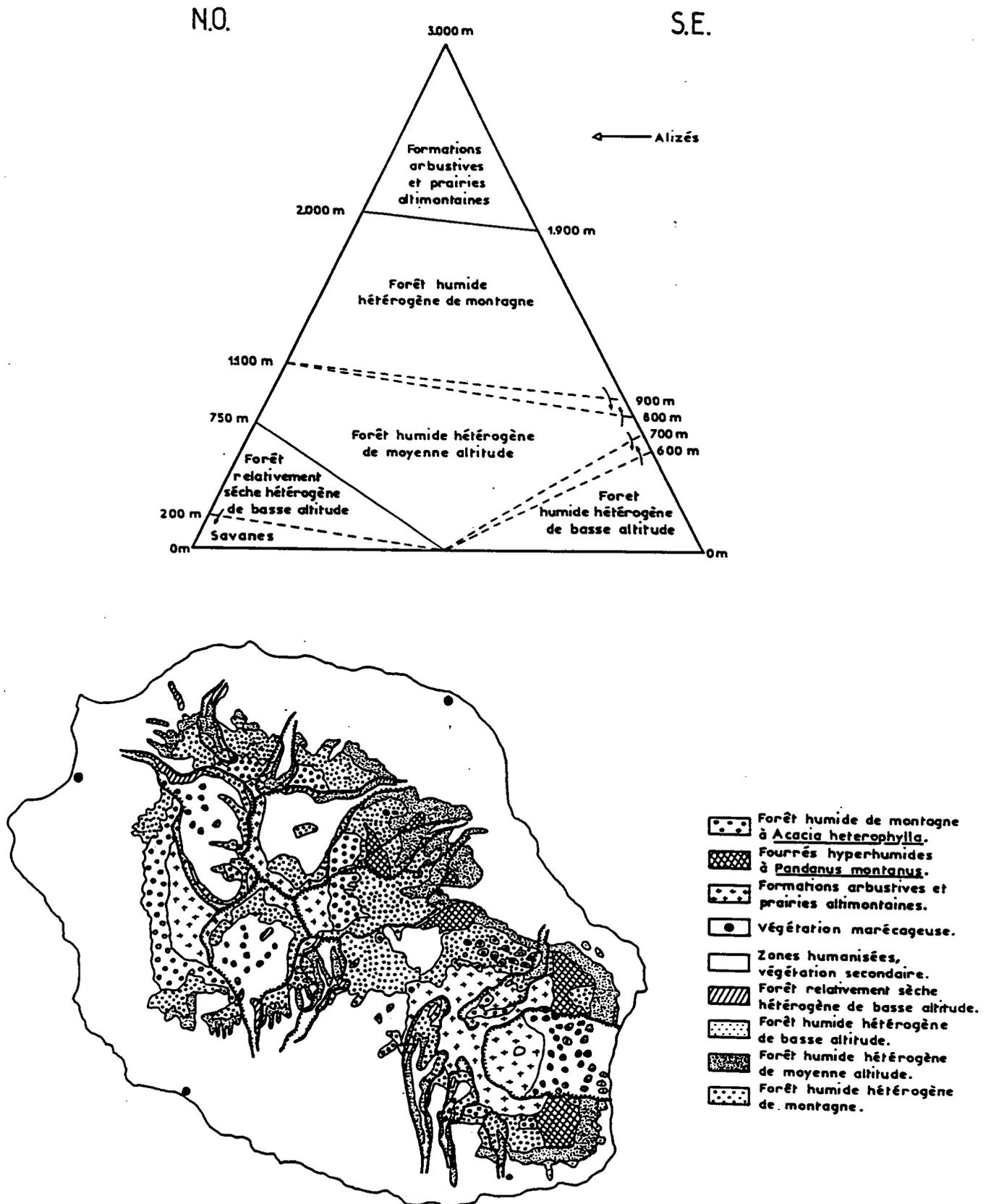
Cette étude examine la variation des expressions de la dioécie et du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les espèces unisexuées dans la flore et en particulier dans un genre (le genre *Dombeya*) de 11 espèces dioïques sur l'île océanique de La Réunion.

La Réunion forme avec Maurice et Rodrigues, l'archipel des Mascareignes situé à 800 km à l'Est de Madagascar dans le sud-ouest de l'Océan Indien (**Figure A4**). La Réunion (55°39' E; 21°00' S) est géologiquement une île volcanique jeune (2.5 - 3 millions d'années) (Doumenge et Renard 1989) qui en dépit de sa petite surface (2 500 km²) possède une végétation naturelle présente sur un large gradient altitudinal, jusqu'à 3069 m. En considérant leurs histoires géologiques et leurs âges, les Mascareignes ne peuvent présenter que des espèces néo-endémiques (endémisme par novation). En effet, Maurice et La Réunion sont deux îles issues d'un point chaud (MacDougal & Chauman 1969). La situation n'est pas tout à fait la même pour l'île Rodrigues car son âge est assez controversé. Il serait possible que cette île soit issue d'un plateau continental très développé et donc beaucoup plus vieille que l'âge donné par les analyses des roches émergées actuellement (1.5 millions d'années).

Le gradient altitudinal combiné à une forte variation topographique ont créé une énorme diversité des conditions écologiques. Plusieurs communautés écologiques principales ont été décrites (**Figure A5 a et b** et voir Cadet 1980, Dupouey & Cadet 1986) en fonction des précipitations et de la température. On peut citer les savanes et les forêts relativement sèches hétérogènes de basse altitude, les forêts humides hétérogènes de basse ou moyenne altitude ou de montagne, les forêts humides de montagne à une espèce dominante et les formations arbustives et prairies altimontaines.

Le patrimoine floristique actuel de La Réunion, largement dégradé (**Figure A5b**), est constitué de plusieurs catégories de plantes selon l'évolution qu'a pu subir la souche originelle. Quatre groupes sont possibles selon le degré de différenciation des taxons insulaires comparés aux souches d'origine: (a) les espèces végétales n'ayant subi aucune modification depuis leur arrivée, ce sont les taxons indigènes, (b) les taxons très voisins des espèces d'origine mais dont les différences

Figure A5: (a) Zonation altitudinale de la végétation indigène de l'île de La Réunion, d'après Rivals (1952), Cadet (1980), Dupont (sans date). (b) carte phytogéographique des reliquats de végétation naturelle, d'après Cadet (1980), modifié J. Dupont.



sont minimales, suffisant seulement à définir des taxons infraspécifiques (sous espèce, variété), (c) les espèces dont les souches originelles sont inconnues et qui sont donc endémiques de l'île (tels *Euodia*, *Dombeya*, par exemple) et (d) les genres endémiques (Cadet 1980).

3.2. Le genre *Dombeya*

Les premières descriptions et identifications du genre *Dombeya* (et de la famille du même nom) furent réalisées par Cavanilles (1786) en commémoration du botaniste français Joseph Dombey (1742-1794), sans toutefois décrire aucune nouvelle espèce ni donner les références de son matériel biologique. Certaines espèces sont cultivées dans des pays tropicaux pour leur valeur ornementale et sous serre en milieu tempéré. A présent, *Dombeya*, avec plus de 300 espèces décrites est probablement le plus grand genre tropical des Sterculiacées. Ce genre a toujours eu la réputation d'être un genre difficile à étudier (Seyani 1991). Ceci, dans une moindre mesure, a contribué à une histoire taxonomique complexe mais la difficulté de ce genre réside essentiellement dans l'immense variabilité morphologique intraspécifique qui existe et la façon, établie par Schumann de classer les espèces selon des différences relativement mineures (Seyani 1991). Ce genre est confiné en Afrique, en Arabie Saoudite, au Yemen, aux Comores, à Madagascar et aux Mascareignes.

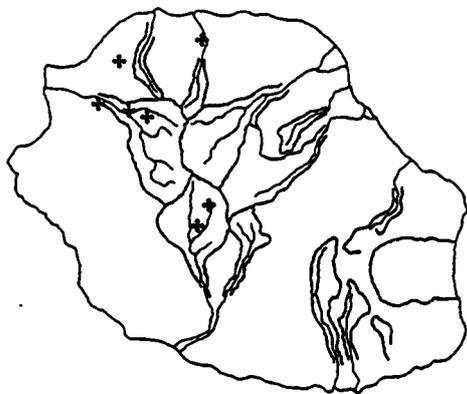
Le genre *Dombeya* est un groupe très important dans de nombreux écosystèmes réunionnais, tel qu'en 1980, Cadet fut tenté de définir la forêt mésotherme, située entre 800 et 1700 m sur la côte sud-est et entre 1000 et 2000 m sur la côte sous le vent, sous le nom de forêt à *Dombeya* et *Cyathea* (fougères arborescentes). Cette forêt est appelée par Cadet (1980), forêt humide hétérogène de montagne et est relativement peu dégradée par rapport aux autres communautés écologiques de La Réunion car les conditions climatiques, topographiques (pentes souvent fortes) et pédologiques de cette forêt sont souvent défavorables à la mise en culture et au développement des cultures industrielles.

Aux Mascareignes, 14 espèces de *Dombeya* ont été décrites par Friedmann (1987) (**tableau A2**). Les deux espèces endémiques de Maurice et de Rodrigues sont extrêmement rares, tandis qu'à La Réunion, sur les 11 espèces endémiques connues, huit sont localement abondantes (*D. reclinata*, *D. ficulnea*, *D. punctata*, *D. ciliata*, *D. ferruginea*, *D. elegans*, *D. delislei*, *D. pilosa*). A La Réunion, les *Dombeya* sont présents sur une gamme variée de conditions écologiques, allant des forêts relativement sèches hétérogènes de basse altitude (précipitations inférieures à 1000 mm) aux forêts tropicales humides (précipitations supérieures à 6000 mm) (**Figure A6**).

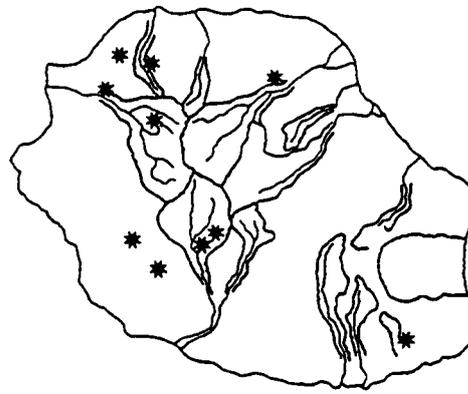
Les espèces étudiées à La Réunion sont des arbres ou arbustes décidus ou semi-décidus de 4 à 15 m de haut. Par le passé, la pilosité des *Dombeya* a souvent été utilisée pour différencier les espèces (Seyani 1991). Les poils peuvent être simples, branchus, aciculés ou glandulaires. En 1987, Friedmann retient 12 formes de *Dombeya* à La Réunion qui peuvent être considérées comme les

Figure A6: Localisation des différentes espèces de *Dombeya* à La Réunion.

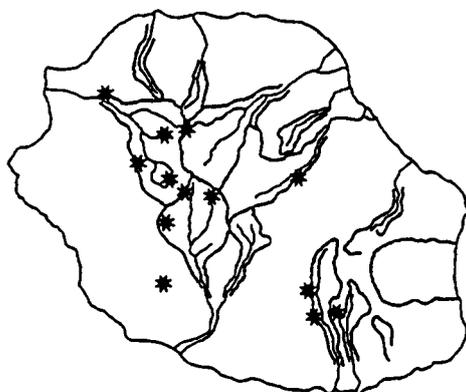
Symboles: ♦ grandes populations, * petites populations, + individus isolés.



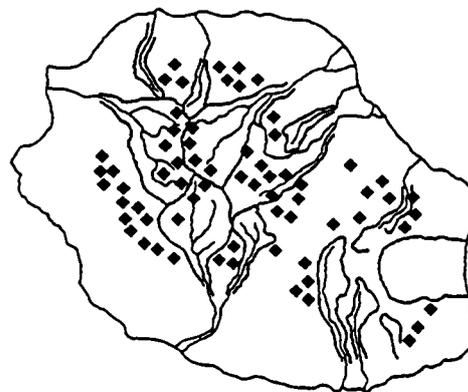
D. populnea



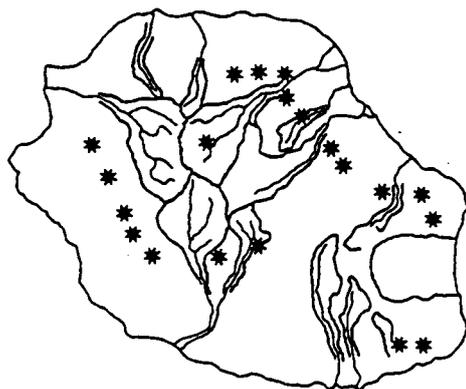
D. umbellata



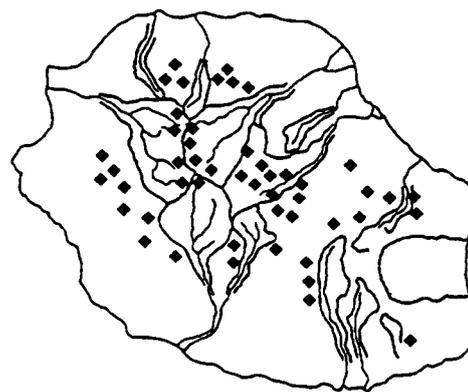
D. ferruginea



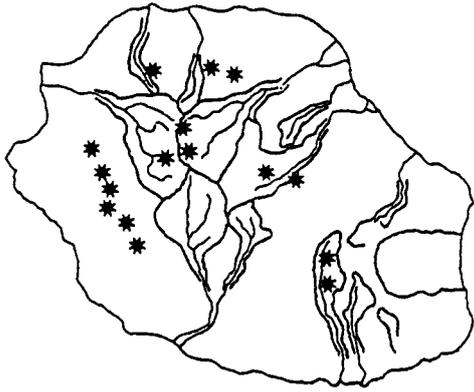
D. ficulnea



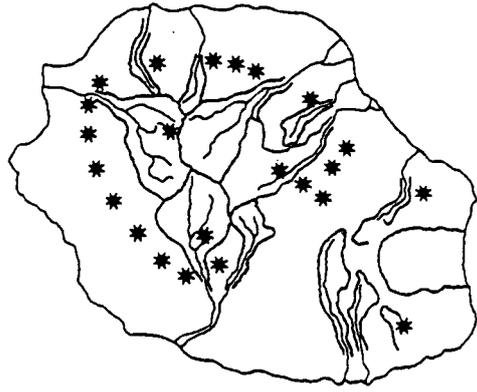
D. ciliata



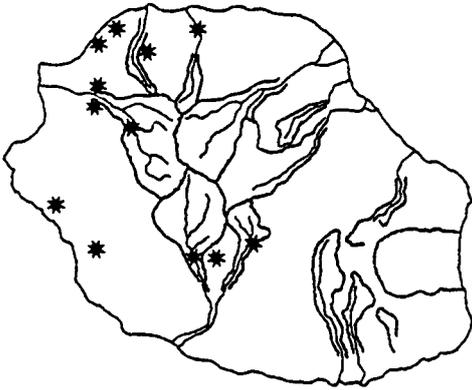
D. reclinata



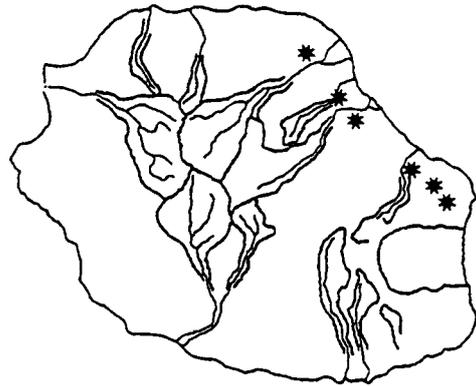
D. pilosa



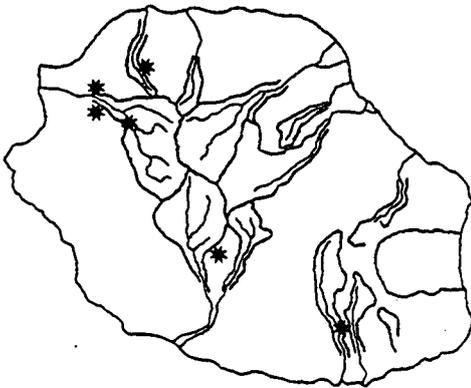
D. elegans



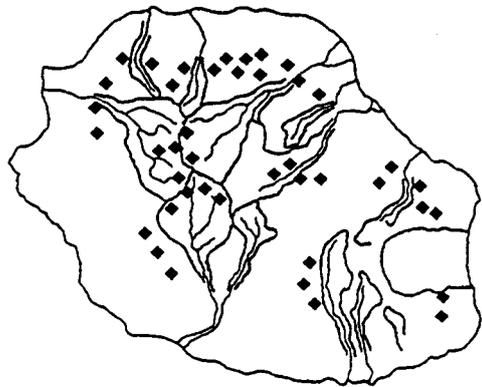
D. acutangula



D. blatiolens



D. delislei



D. punctata

Tableau A2: Les espèces du genre *Dombeya*, leurs statuts et systèmes de reproduction dans l'archipel des Mascareignes, d'après Friedmann (1987).

ILE	TAXON	STATUT	SYSTEME DE REPRODUCTION
REUNION	<i>D. acutangula</i> Cav. ssp. <i>acutangula</i> var. <i>acutangula</i> Arénes var. <i>palmata</i> (Cav.) Arénes	indigène	hermaphrodite
	<i>D. blattiolens</i> Frappier ex Cordemoy	endémique	dioïque
	<i>D. ciliata</i> Cordem.	endémique	dioïque
	<i>D. delislei</i> Arénes	endémique	dioïque
	<i>D. elegans</i> Cordem. var. <i>elegans</i> var. <i>virescens</i> Cordem.	endémique	dioïque
	<i>D. ferruginea</i> Cav. ssp. <i>borbonica</i> Friedmann	endémique	dioïque, certains individus hermaphrodites
	<i>D. ficulnea</i> Baillon	endémique	dioïque
	<i>D. pilosa</i> Cordem.	endémique	dioïque
	<i>D. populnea</i> (Cav.) Baker	endémique	dioïque
	<i>D. punctata</i> Cav.	endémique	dioïque, certaines fleurs hermaphrodites
	<i>D. reclinata</i> Cordem.	endémique	dioïque
	<i>D. umbellata</i> Cav.	endémique	dioïque
MAURICE	<i>D. acutangula</i> Cav. ssp. <i>rosea</i> Friedmann	indigène	hermaphrodite
	<i>D. mauritiana</i> Friedmann	endémique	probablement dioïque
RODRIGUES	<i>D. ferruginea</i> Cav. ssp. <i>ferruginea</i>	endémique	dioïque
	<i>D. acutangula</i> Cav. ssp. <i>acutangula</i> <i>D. rodriguesiana</i> Friedmann	indigène endémique	hermaphrodite dioïque

Figure A7: (a) Position et structure de l'inflorescence de *Dombeya elegans*, (b) et (c):
pétales, androcée et gynécée des fleurs mâles et femelles respectivement de *D. elegans*.

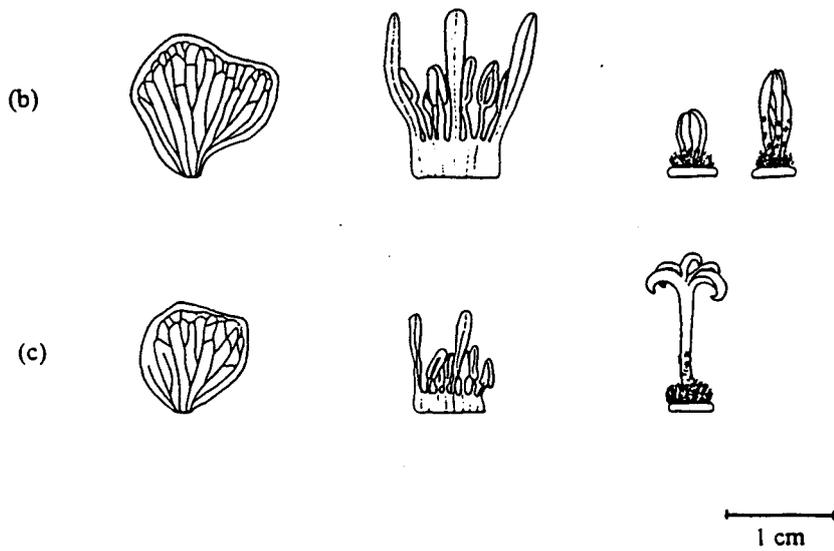
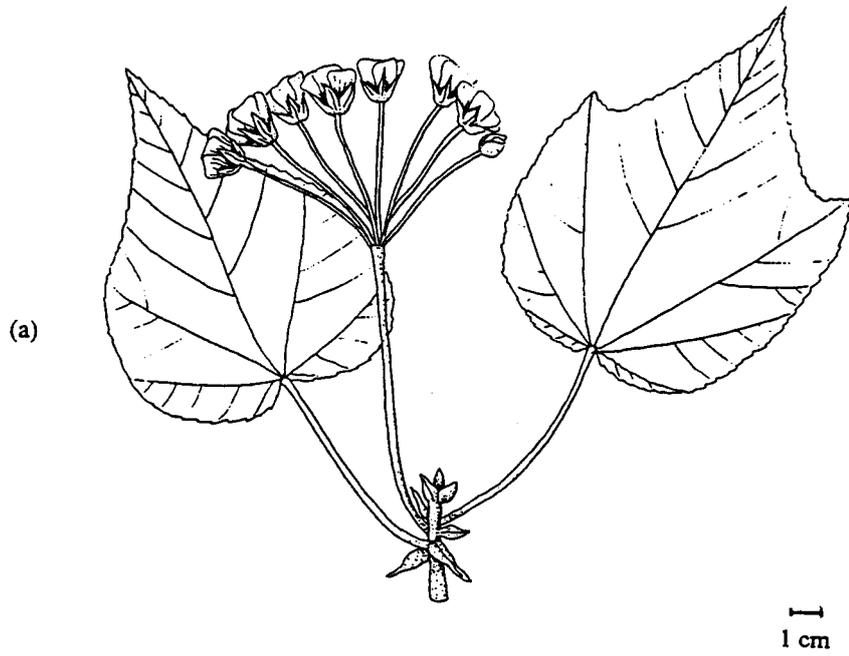
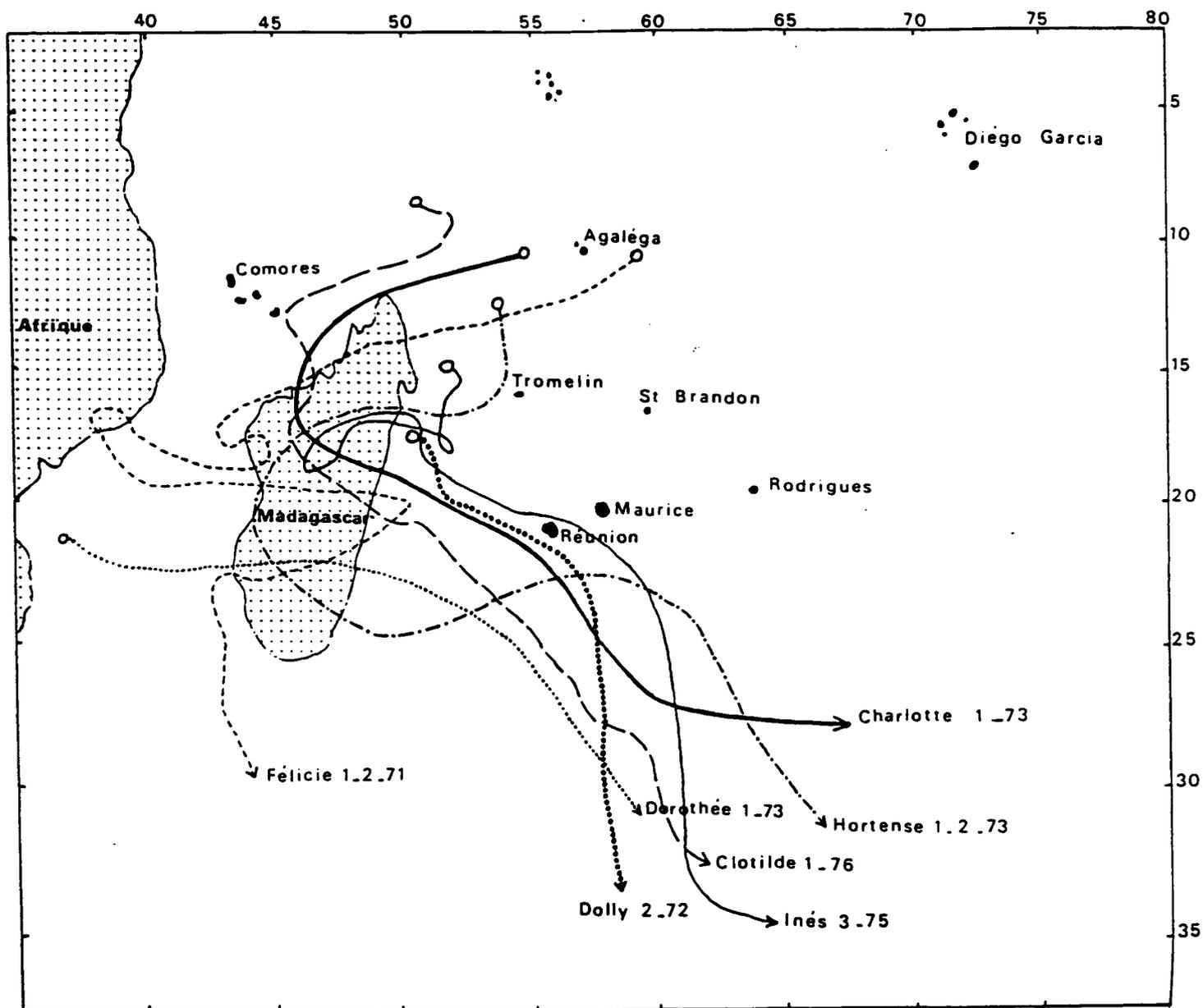


Figure A8: Trajectoires de quelques perturbations cycloniques ayant intéressé Madagascar puis les Mascareignes de 1971 à 1976.



formes les plus constantes que l'on puisse trouver en diverses stations. Ces critères de différenciations sont basés essentiellement sur la forme de l'inflorescence, des bractéoles et des feuilles et sur la pilosité des organes. Les feuilles sont toujours alternes, simples, pétiolées et fréquemment poilues. Pour beaucoup d'espèces, elles sont lobées en 3 à 7 nervures. Malgré la rigoureuse classification de Friedmann (1987), il y a beaucoup de variation de forme et de taille des feuilles au sein d'une même espèce.

Les inflorescences apparaissent à l'aisselle des feuilles. Dans leur structure, elles sont de type cyme ou ombelle. Les fleurs sont actinomorphes pentamériques, les pétales sont de couleur blanche ou rose, voire carmin pour *Dombeya elegans*. L'androcée est constitué de cinq groupes constitués chacun de trois étamines et une staminode, l'ensemble formant un petit tube staminal vers la base de la fleur. Le gynécée est formé d'un ovaire fréquemment poilu, à 5 carpelles soudés (ou quelquefois 3 chez *D. reclinata*) surmonté d'un style qui se sépare en autant de stigmates recourbés chez les individus femelles (**Figure A7**). Chacun des carpelles contient deux ovules. Les fruits sont des capsules déhiscentes souvent poilues contenant jusqu'à 10 graines noires de moins de 2 mm de diamètre.

Le genre est décrit comme hermaphrodite en Afrique (Seyani 1991). A Madagascar, même si beaucoup d'espèces portent des fleurs hermaphrodites, Arènes (1959) précise dans la flore de Madagascar que la polygamie est très fréquente chez les *Dombeya* : *aux fleurs hermaphrodites se mêlent alors, en plus ou moins faible proportion, des fleurs unisexuées, soit mâles par avortement des carpelles, soit femelles par avortement et stérilité de l'androcée*. Arènes (1959) semble vouloir dire que ces fleurs se trouvent en mélange avec les fleurs hermaphrodites sur un même pied, ce qui n'est pas le cas à La Réunion où lorsqu'un individu mâle, par exemple, présente un gynécée relativement développé par rapport à un autre individu mâle de la même population, toutes les fleurs de l'individu sont similaires. Arènes (1959) ne précise pas combien et quelles sont les espèces qui montrent ces cas de polygamie, mais il décrit une espèce endémique de Madagascar, *D. tremuliformis* comme étant monoïque. Aux Mascareignes, toutes les espèces endémiques sont dioïques alors que *D. acutangula*, indigène et existant également en Afrique et à Madagascar, est hermaphrodite. Il est tout à fait probable que la dioécie des espèces des Mascareignes n'ait pas une origine autochtone, lorsque l'on connaît l'existence d'espèces polygames à Madagascar et les trajets fréquents des cyclones dans cette région (**Figure A8**).

Dans la flore des Mascareignes, Friedmann (1987) souligne trois caractéristiques intéressantes de ces espèces.

* Premièrement, les individus, bien que fonctionnellement unisexués ont des fleurs présentant les deux structures sexuelles, gynécée et androcée. Le gynécée des individus mâles est plus réduit que celui des femelles, bien que l'ovaire soit généralement présent (avec des ovules ou non), style et

stigmate sont toujours réduits voire absents et jamais recourbés. Les fleurs femelles ont un androcée de structure complète mais de dimension réduite et les anthères ne s'ouvrent jamais.

* Deuxièmement, les fleurs mâles sont très souvent plus grandes que les fleurs femelles. Il semble donc y avoir du dimorphisme sexuel dans la taille des fleurs.

* Enfin, Friedmann (1987) indique que des cas d'hybridation sont possibles entre plusieurs espèces, notamment celles vivant en sympatrie,

"nous savons maintenant que l'hybridation joue un rôle capital dans le polymorphisme, dans la genèse de ces variétés et formes qu'il est impossible de classer. En effet, la complexité de la topographie à La Réunion crée une mosaïque de microclimats et de biotopes. Ainsi, plusieurs espèces ayant des aptitudes écologiques différentes peuvent croître à proximité les unes des autres. La fécondation croisée est alors possible et la parenté entre certaines espèces est telle que l'hybridation est possible"

Sur la base de ces trois observations, nous nous sommes posé les questions suivantes: comment s'expriment les variations dans la dioécie et le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les *Dombeya* et quelles peuvent être les conséquences de l'hybridation dans ce genre à La Réunion?

3.3. Plan et objectifs

Les données de la flore des Mascareignes ne permettent actuellement pas de faire une étude similaire à celle de Sakai et al. (1995a, b) qui examinent les corrélations écologiques et biogéographiques de la dioécie à Hawaii. A La Réunion, de nombreux exemples montrent que les systèmes de reproduction décrits dans la flore doivent être confirmés par des études de terrain. En effet, plusieurs espèces décrites comme hermaphrodites sont en fait dioïques, telles que *Chassalia corallioides* (Pailler et al. 1998a) ou *Bertiera borbonica* (Pailler et al. 1998b) (voir annexes 5 et 6). De même, d'autres systèmes de reproduction insoupçonnés s'avèrent être très intéressants dans un contexte insulaire, telle que la tristylie chez *Hugonia serrata* (Thompson et al. 1996). Finalement, une étude du milieu naturel est nécessaire avant toutes analyses corrélatives notamment en considérant les systèmes de reproduction.

A l'origine de nos travaux, les *Dombeya* endémiques des Mascareignes étaient décrits comme étant dioïques sans étude quantitative de l'expression du sexe. Il nous a paru intéressant, grâce à ce modèle biologique, d'examiner comment fonctionnent les espèces endémiques dioïques en milieu insulaire. En effet, la dioécie partielle semble exister chez les espèces du genre *Dombeya* mais ce système de reproduction en milieu insulaire n'a fait l'objet d'aucune étude précise. De même, les variations environnementales et notamment leurs corrélations possibles avec la dioécie n'ont été examinés qu'à Hawaii, mais la distribution écologique des expressions de la dioécie au sein d'une île n'a fait l'objet d'aucune étude. Pourtant, les îles océaniques telle que La Réunion sont souvent composées de nombreux milieux différents. Enfin, les phénomènes d'hybridation naturelle entre

espèces dioïques sont particulièrement intéressants à étudier dans un contexte d'évolution des systèmes de reproduction.

La thèse se divise en deux parties:

Une première partie porte sur l'étude de la variation des systèmes de reproduction chez les *Dombeya* endémiques de La Réunion par une approche comparative. Nos objectifs sont:

* de quantifier les variations dans l'expression de la dioécie, telle la dioécie cryptique comme suggérée par Friedmann (1987) et la dioécie partielle proposée par Baker & Cox (1984) comme étant très importante en milieu insulaire,

* d'examiner les cas d'hybridation proposé par Friedmann (1987) et chercher quelles peuvent être les conséquences de l'hybridation pour le fonctionnement de la dioécie,

Ces objectifs permettent d'appréhender les questions suivantes: Est ce que les variations dans l'expression de la dioécie entre les espèces peuvent être corrélées aux variations du milieu, dans le sens où l'on peut supposer que la dioécie stricte serait liée à un milieu stressant tandis que la dioécie partielle apparaîtrait dans un milieu plus opportun? Quelles peuvent être les implications de la variation du système de reproduction des *Dombeya* à La Réunion pour leur conservation dans une île océanique où la végétation naturelle est soumise à de fortes pressions anthropiques?

La seconde partie est consacrée à l'étude du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez d'une part, une gamme d'espèces unisexuées au sein de la flore réunionnaise et d'autre part, au sein du genre *Dombeya*. Nos objectifs sont ici:

* par une étude comparative, d'examiner les variations du dimorphisme de la taille des fleurs au sein d'une flore, étude encore jamais effectuée à notre connaissance. Nous tenterons de mettre en relation le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs avec différentes caractéristiques biologiques et écologiques, tels le système de reproduction, le statut des espèces, le type biologique.

* de formaliser les variations du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs entre espèces apparentées. Pour cela, nous proposerons un modèle allométrique qui sera testé par une étude des variations de la taille des fleurs dans le même groupe d'espèces endémiques de la Réunion.

Partie B

**VARIATION DES SYSTÈMES DE REPRODUCTION
CHEZ LES *DOMBEYA* ENDÉMIQUES DE LA RÉUNION**

1. VARIATION DANS L'EXPRESSION DE LA DIOÉCIE

1.1. Introduction

L'abondance des espèces dioïques sur les îles océaniques est telle que leur présence ainsi que l'évolution et le maintien de la dioécie en milieu insulaire ont fasciné les évolutionnistes (Carlquist 1966, 1974, Bawa 1980, 1982, Baker & Cox 1984, Sakai et al. 1995 a, b). Par exemple, près de 15% des plantes à fleurs existant à Hawaii sont dioïques, ce qui constitue un fort taux de dioécie comparé à la moyenne mondiale qui est d'environ 4% d'espèces dioïques (Sakai et al. 1995a). Comme nous l'avons vu dans l'introduction, certaines espèces ont évolué de manière autochtone à partir d'un ancêtre hermaphrodite autocompatible, corroborant ainsi la loi de Baker (1955, 1967) tandis que beaucoup d'espèces d'Hawaii semblent avoir été dioïques lors de la colonisation puisque leurs congénères continentaux sont également dioïques (Sakai et al. 1995b).

Dans l'archipel des Mascareignes, tous les *Dombeya*, exceptée une espèce indigène, *D. acutangula*, sont unisexués alors que sur le continent africain, les espèces sont hermaphrodites (Seyani 1991). A Madagascar, Arènes (1959) dénote quelques cas de polygamie. Près de 200 espèces sont décrites mais l'unisexualité observée par Arènes (1959) n'est pas quantifiée précisément.

Nous n'avons pas examiné particulièrement les causes d'évolution vers la dioécie ou si l'unisexualité des individus est autochtone pour les espèces de *Dombeya* à La Réunion. Trois années d'étude sont insuffisantes pour étudier les questions évolutives sur des arbres. Par contre, certaines caractéristiques reproductives sont intéressantes chez ces espèces (Friedmann 1987). Les mesures des organes floraux effectuées par Friedmann (1987) et nos observations préliminaires montrent qu'à La Réunion, les espèces de *Dombeya* endémiques, bien que décrites comme dioïques, ont toutes des fleurs morphologiquement bisexuées. Ces espèces sont donc dioïques cryptiques. Par ailleurs, certaines espèces présentent des variations dans l'expression de la dioécie; trois espèces sont partiellement dioïques. A partir de ces informations, les objectifs de cette partie sont d'examiner deux questions principales :

(1) La dioécie cryptique et l'existence d'individus fonctionnellement hermaphrodites sont-elles caractéristiques des *Dombeya* dioïques à La Réunion?

(2) Quelle est l'amplitude des variations dans l'expression de la dioécie chez les *Dombeya* endémiques de La Réunion et peuvent-elles être corrélées aux variations des conditions écologiques?

Dans les paragraphes suivants, seuls les résultats principaux sont discutés. Le **tableau B1** et la **figure B1** résument les différentes espèces de *Dombeya* étudiées ainsi que les populations, les tailles d'échantillonnage et les sex-ratios effectués dans ces populations.

Tableau B1 : Caractéristiques générales des espèces et populations étudiées ainsi que leur sex-ratios (N=nombre total d'individus, G=résultat du test statistique) dans le genre *Dombeya* à La Réunion.

ESPECES	POPULATIONS		TYPE BIO.	TAILLE POP(1)	ALTITUDE (m)	TYPE DE MILIEU	ECHANTILLON		SEX RATIO		
	Nom	Code					mâles	féelles	% males	N	G
<i>D. ciliata</i>	Mare Longue	ML	arbre	2	400	forêt humide	14	14	45	31	0.29
	Takamaka	TK		3	700	forêt humide	15	15	50	36	0.00
	Bois de Nèfles	BN		3	1200	forêt humide	19	17	56	41	0.61
<i>D. reclinata</i>	Bois de Nèfles	BN	arbre	3	1200	forêt humide	21	19	58	45	1.09
	Bébour	BB		4	1500	forêt humide	17	17	53	36	0.11
<i>D. pilosa</i>	Bois de Nèfles	BN	arbre	1	1200	forêt humide	16	9	-	-	-
<i>D. punctata</i>	Dos d'Ane	DA	arbre	3	1300	forêt semi-sèche	17	14	57	88	1.64
<i>D. ficulnea</i>	Bois de Nèfles	BN	arbre	4	1200	forêt humide	15	15	51	106	0.04
	Plaine des Fougères	PF		4	1200	forêt humide	20	20	62	79	4.61
<i>D. elegans</i>	Dos d'Ane	DA	petit arbre	1	1200	forêt semi-sèche	9	12	43	21	0.43
	Plaine des Fougères	PF		1	1200	forêt humide	9	10	50	20	0.00
	Bois de Nèfles	BN		1	1200	forêt humide	9	4	64	14	1.16
<i>D. delislei</i>	Dos d'Ane	DA	petit arbre	2	1200	forêt semi-sèche	13	10	66	29	2.84
<i>D. sp</i> (2)	Dos d'Ane	DA	petit arbre	2	1200	forêt semi-sèche	7 hermaphrodites		-	-	-
<i>D. x.</i> (3)	Bellevue	BL	arbre	3	1500	forêt humide	17	14	54	35	0.26

(1) 1: <20 individus, 2: 20 - 50 individus, 3: 50 - 100 individus, 4: > 100 individus

(2) hybride possible entre *Dombeya punctata* et *Dombeya delislei*, (3) hybride possible entre *Dombeya punctata* et *Dombeya ficulnea*

Figure B1: Localisation des différents sites et espèces du genre *Dombeya* étudié à La Réunion.

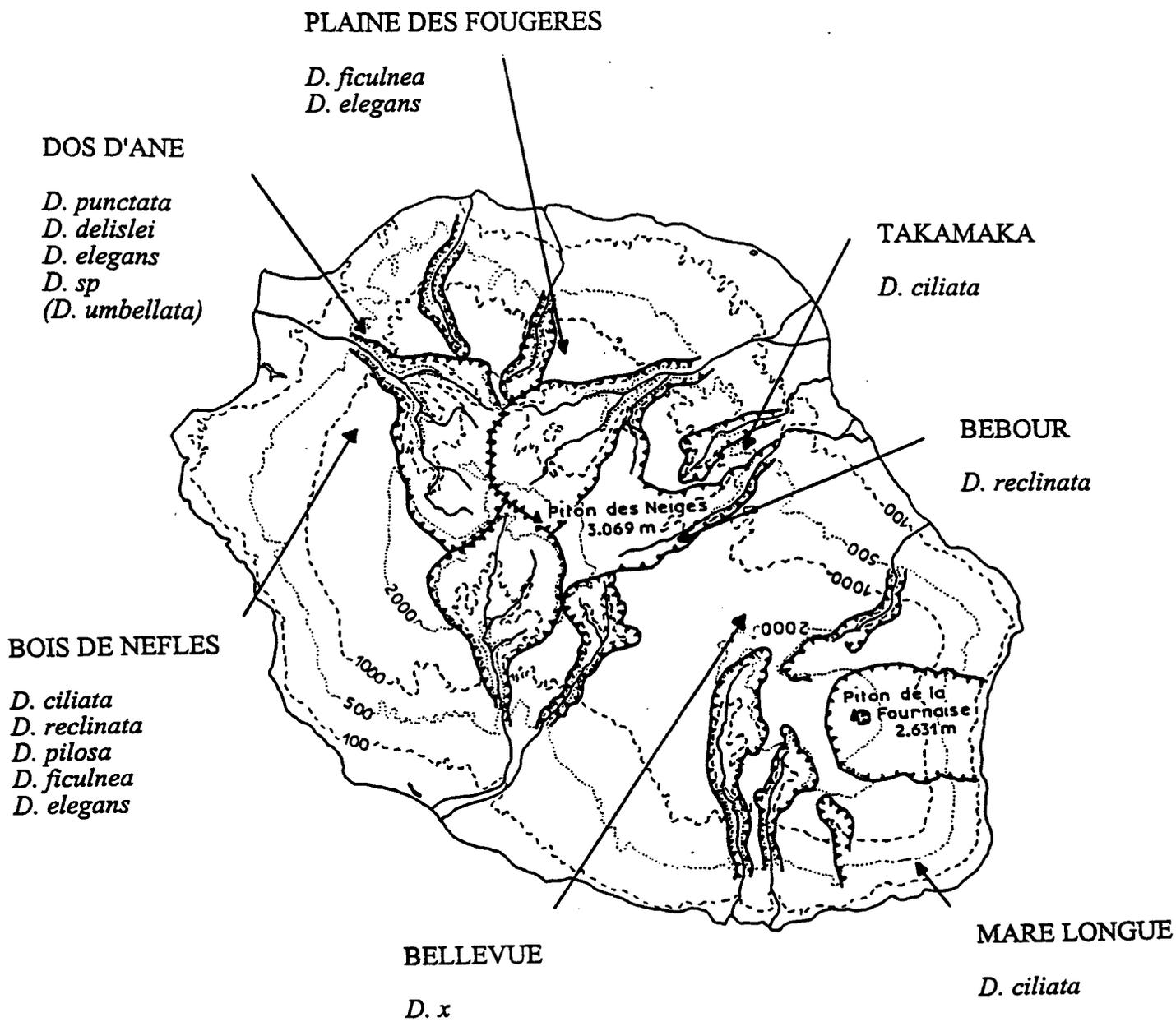
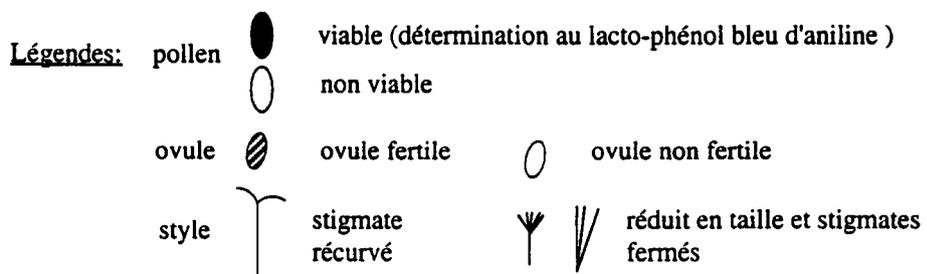
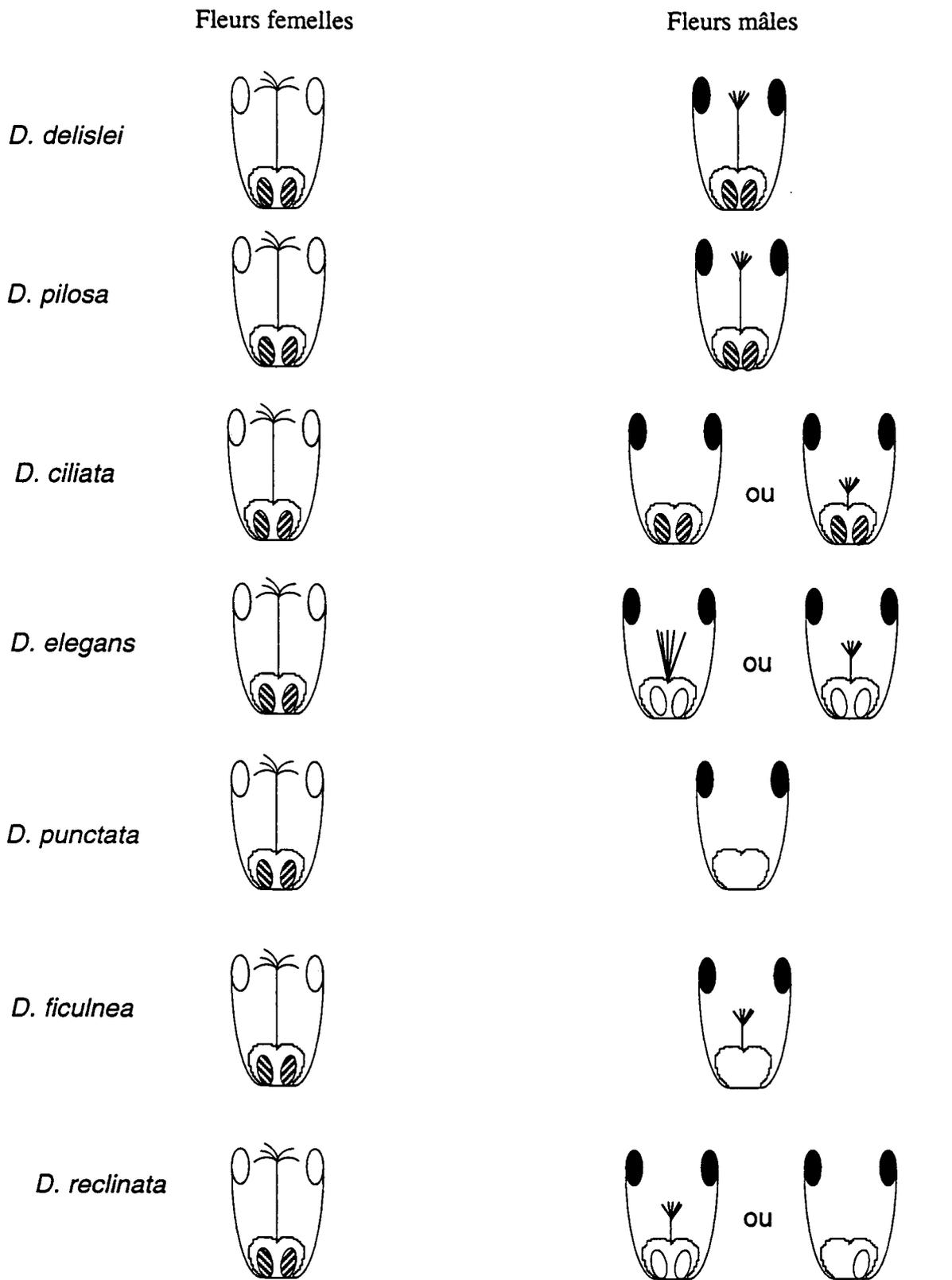


Figure B2: Schématisation de la dioécie cryptique chez certains *Dombeya* de la Réunion



1.2. Dioécie cryptique chez les *Dombeya*

Bien que la plupart des espèces de *Dombeya* à La Réunion soient fonctionnellement unisexuées, toutes les fleurs ont une structure hermaphrodite. Ces espèces sont donc dioïques cryptiques. Nous avons alors examiné chaque pièce florale pour pouvoir quantifier le maintien du sexe non fonctionnel existant dans chaque fleur.

Les individus femelles des espèces étudiées du genre *Dombeya* ont des fleurs dont les anthères sont non-fonctionnelles; elles ne sont pas déhiscentes et contiennent du pollen non viable. Les individus mâles, quant à eux, ont un gynécée mais chez certaines espèces, les ovules sont présents et les styles sont réduits en taille tandis que chez d'autres espèces, les fleurs mâles n'ont ni ovule ni style (**figure B2**, Humeau et al. a). Les deux sexes présentent des staminodes, de taille proportionnelle à celle des anthères. Plusieurs rôles fonctionnels ont été proposés pour les staminodes, (1) une barrière physique pour réduire l'autopollinisation en séparant les étamines fertiles des stigmates, (2) un attrait physique supplémentaire pour les pollinisateurs et parfois (3) une production d'odeur attirante pour ces mêmes pollinisateurs (Endress 1984a b, Armstrong & Irvine 1990).

Ainsi, chez les *Dombeya* dioïques de La Réunion, chaque fleur est morphologiquement bisexuée et toutes les fleurs sont identiques pour un même individu. Les différentes hypothèses pouvant expliquer le maintien des deux sexes dans les fleurs fonctionnellement unisexuées ont été exposées dans l'introduction et demandent à être vérifiées chez les *Dombeya* mais ne font pas l'objet de cette étude. Nous nous sommes intéressés plutôt à la fonctionnalité des fleurs chez les espèces de ce genre et notamment comment s'exprime la dioécie dans ce genre pour pouvoir examiner les tendances de ses variations.

1.3. Dioécie partielle

1.3.1. Comment quantifier la dioécie partielle

Pour exprimer la dioécie partielle d'une population, plusieurs solutions sont possibles. On peut tout simplement indiquer que, par exemple, certains individus mâles sont capables de faire des fruits sans préciser leur contribution à la reproduction dans la population. Mais l'expression qualitative du sexe des individus d'une population manque de précision et est critiquable dans le sens où elle ne révèle pas la contribution génétique des individus (Wyatt 1983). Le succès d'une plante en tant que parent sexuel dépend non seulement de sa productivité en gamètes mais aussi de son succès à la fécondation donc du nombre de ses descendants atteignant la maturité sexuelle. Ainsi, il ne s'agit pas d'examiner uniquement le sexe d'une plante dans le sens strict de mise à disposition de ses gamètes mais plutôt de considérer son "genre sexuel", soit sa "féminité" en tant que parents des adultes de la génération suivante et en prenant en compte la population.

Encadré B1: METHODE DE CALCUL DU "PHENOTYPIC GENDER"

Lloyd (1980) et Lloyd & Bawa (1984) proposent une mesure du *Phenotypic gender* qui rapporte l'effort d'une plante pour produire du pollen et des graines relatif au ratio moyen des efforts dans toute la population. Pour un individu i , l'investissement paternel peut être estimé par des mesures de production de pollen l_i telles que le nombre de fleurs pollinifères ou le nombre d'anthers ou de grains de pollen. De même, l'investissement maternel d_i peut être estimé par une mesure du nombre de graines produites ou du poids frais des fruits matures par exemple. Puis, un facteur E mesure le rapport des investissements mâles et femelles des individus dans la population :

$$E = \frac{\sum d_i}{\sum l_i}$$

L'effort paternel de chaque individu est mesuré par le facteur E qui permet alors d'introduire la "féminité" phénotypique G_i

$$G_i = \frac{d_i}{d_i + l_i E}$$

La "féminité" phénotypique est donc de 1 pour des individus qui produisent des graines mais pas de pollen et 0 pour ceux qui produisent seulement du pollen.

Deux types de mesure du genre sexuel d'une plante ont été proposés (Lloyd 1980). Le "*phenotypic gender*" détermine la contribution des fonctions mâles et femelles d'un individu dans l'investissement des ressources parentales d'une population, tandis que le "*functional gender*" reflète le succès relatif d'une plante en tant que parent mâle et femelle (Lloyd & Bawa 1984). Ce dernier paramètre nécessite des données sur plusieurs générations. Travaillant sur des arbres, il est difficile de déterminer la contribution exacte de chaque individu d'une population aux générations suivantes. Nous avons donc estimé le "*phenotypic gender*" de chaque plante dans les populations étudiées.

Un calcul utilisant les productions en fleurs pollinifères et fruits des individus permet de quantifier la contribution de chaque individu dans la population (**encadré B1**). Un individu peut ainsi se voir attribuer une valeur correspondant à son *phenotypic gender* qui caractérise en fait la "féminité" (Lloyd 1980, Lloyd & Bawa 1984). Ce paramètre permet de décrire la "sexualité" des individus d'une population le long d'un continuum plutôt qu'en une ou plusieurs classes discrètes parfois arbitraires.

1.3.2. Objectifs

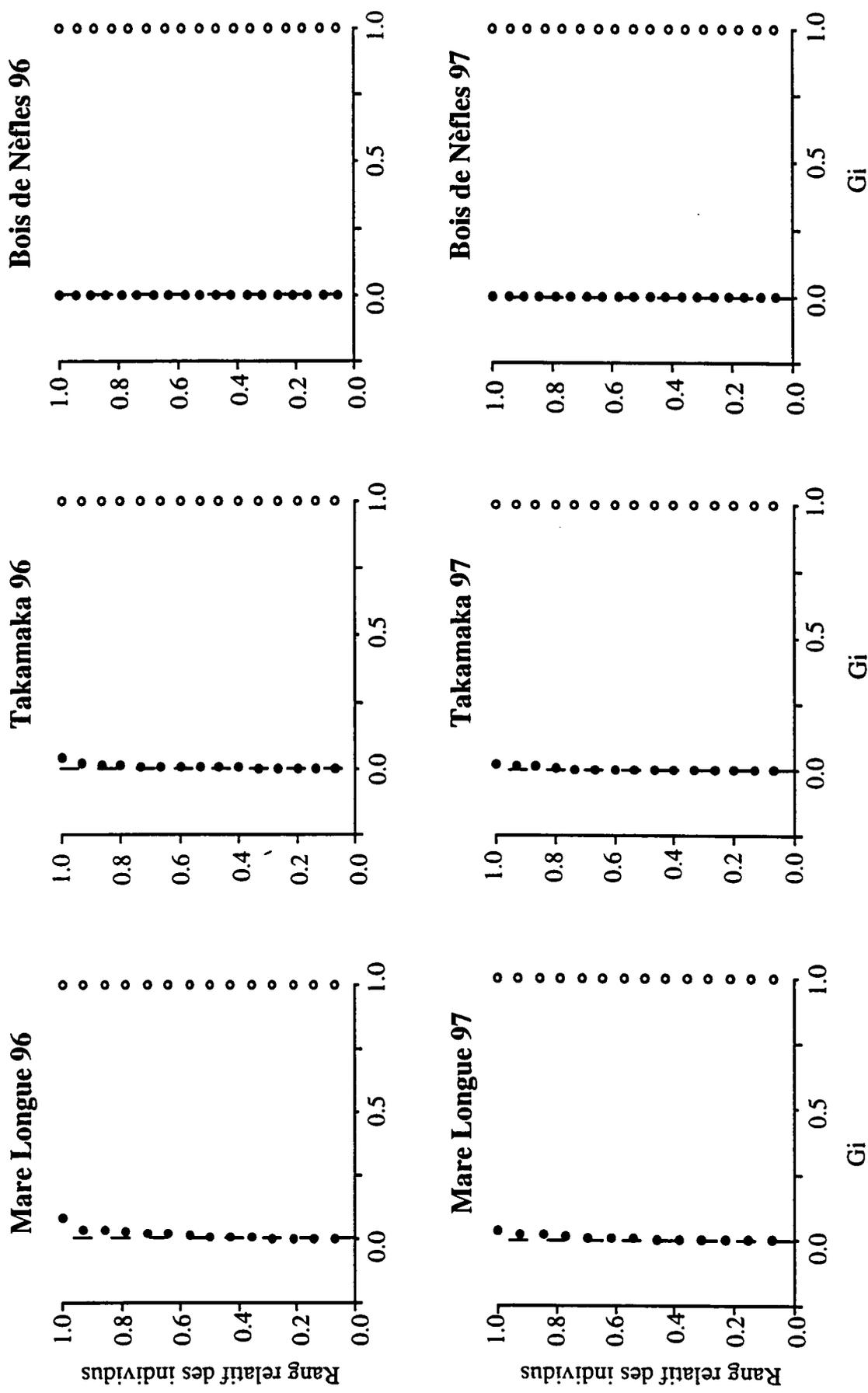
La dioécie partielle est un phénomène illustré par plusieurs espèces à Hawaii (Baker & Cox 1984) mais à notre connaissance, peu de données existent sur d'autres îles volcaniques pour examiner la signification de ce système de reproduction particulier. Dans le genre *Dombeya* à La Réunion, la dioécie semble prendre plusieurs expressions selon la capacité ou non qu'ont certains individus mâles à produire des fruits. Les productions en fruits et graines des individus mâles et femelles des espèces étudiées durant une ou plusieurs années sont utilisées pour calculer le "*phenotypic gender*" de chaque individu. La quantification du système de reproduction de chaque population permet la comparaison des populations d'une même espèce et la comparaison des espèces entre elles. Nous avons pu montrer que les variations dans l'expression de la dioécie existent à deux niveaux dans les *Dombeya* de La Réunion; c'est à dire à l'intérieur des espèces et entre espèces.

1.4. Variation de la dioécie à deux niveaux taxonomiques

1.4.1. Variation intraspécifique

Un exemple de variation intraspécifique de l'expression de la dioécie est donné par *Dombeya ciliata*, chez qui les individus femelles transmettent leurs gènes aux descendants uniquement par les graines tandis que certains individus mâles, outre leur contribution par le pollen, sont capables, dans certaines populations, de faire des fruits. En effet, dans les deux populations de basses altitudes (Mare Longue, 400 m et Takamaka, 600 m) que nous avons étudiées, environ 75% des arbres mâles produisent au moins un fruit sur les deux ans d'études quantitatives. Par contre, dans la population de plus haute altitude située à Bois de Nèfles Saint-Paul (1200 m), aucun des mâles ne produit de fruit,

Figure B3 : "Phenotypic gender" des individus mâles (points noirs) et des individus femelles (points blancs) de *Dombeya ciliata* étudié dans trois populations à La Réunion et deux années consécutives



peut être car les stigmates de ces individus sont quasi inexistantes. Dans cette population, *D. ciliata* semble donc être à ce jour strictement dioïque (**figure B3** et Humeau et al. soumis).

Dans la population de haute altitude, les femelles ont un succès reproductif maternel significativement ($F = 27.8$, $p < 0.001$) plus grand qu'à basse altitude (par exemple, en 1997, le nombre de graines par fruit produit par les individus femelles est de 5.68 à Mare Longue, 6.16 à Takamaka et monte à 7.13 à Bois de Nèfles, voir aussi Humeau et al. soumis) et les mâles sont strictement mâles. La population de haute altitude étant située à la limite altitudinale supérieure de la répartition de l'espèce, ceci suggère que des contraintes environnementales, tels que des facteurs édaphiques ou climatiques, pourraient favoriser l'expression de la dioécie stricte de cette population de *D. ciliata*. Globalement, pour les trois populations étudiées, la capacité des mâles à faire des fruits est inversement proportionnelle à la production en fruits des femelles. Des modifications quantitative ou qualitative de la faune pollinisatrice pourraient influencer la productivité des individus. Il n'y a pas d'étude précise sur la composition faunistique de ces stations mais nos observations ponctuelles permettent néanmoins de préciser que les papillons pollinisent souvent les fleurs de *D. ciliata* à basse altitude mais ce sont les abeilles qui semblent être les principaux pollinisateurs à haute altitude. De part leur comportement, il est possible que ces dernières, en restant longtemps sur les plantes, augmentent la production en fruits.

L'existence de populations présentant des plants mâles capables de faire des fruits nous offre l'opportunité d'examiner si ces individus sont autocompatibles ou non. Une étude de pollinisation contrôlée en auto et allofécondation des fleurs de quelques individus mâles de *D. ciliata* dans la population de Mare Longue montre que les tubes polliniques descendent jusqu'à la base du style des fleurs mâles aussi bien en allo- qu'en autopollinisation. Chez cette espèce, des problèmes de prédation des ovules ou des graines n'ont pas permis de conclure car aucun des traitements n'a donné de graines normales.

D'autres exemples de variation dans l'expression de la dioécie entre populations d'une même espèce ont, d'ores et déjà, été observés et permettent de mieux appréhender les questions d'évolution vers la dioécie. La sexualité d'une espèce semble pouvoir être corrélée aux facteurs très diversifiés des conditions environnementales. C'est par exemple le cas de *Ecballium elaterium* qui est dioïque dans les habitats très arides et monoïque dans les zones moins stressantes de la péninsule ibérique (Costich 1995). Chez *Wurmbia dioica* en Australie, Barrett (1992) a montré que des populations monomorphes de plantes bisexuées se trouvent en milieu humide sur sol riche tandis que cette espèce est dimorphique (dioïque) en milieu sec sur les sols superficiels. Par ailleurs, chez cette espèce, l'inconstance des mâles (dans ce cas, la capacité à faire des fruits est variable dans le temps) est négativement corrélée avec le nombre d'individus femelles présents dans la population (Barrett 1992). De même, une espèce de Rubiaceae à La Réunion, *Anthirea borbonica*, présente des populations dioïques en milieu pionnier (type coulée de lave, peu riche en nutriments et où l'eau est rapidement

drainée) et des populations subdioïques en forêt humide installée depuis 300 ans sur une coulée de lave de même altitude (Thompson, Pailler & Strasberg, données non publiées). Pour cette espèce, les différences peuvent être dues soit à un âge différent des plantes soit à des contraintes environnementales qui peuvent être telles que la disponibilité des ressources est insuffisante pour permettre aux fleurs mâles de faire des fruits sur la jeune coulée.

Pour tous ces exemples, et notamment pour *Dombeya ciliata*, une question est de savoir si la capacité des mâles à faire des fruits dépend réellement du milieu et si certains environnements favoriseraient certains caractères (en l'occurrence les individus strictement mâles de *D. ciliata* dans la population de haute altitude). Dans ce sens là, on peut parler en terme évolutif mais plusieurs années d'étude, beaucoup plus de populations et l'examen des descendants sont nécessaires pour arriver à de telles conclusions. Nos travaux permettent simplement de noter l'existence de variation dans l'expression de la dioécie selon les populations d'une même espèce. Il est important de souligner également que cette variation peut simplement résulter d'une plasticité phénotypique, induisant des réponses différentes aux conditions du milieu. Enfin, une autre explication peut être un âge différent des populations qui induirait une évolution physiologique dans le maintien de la fonctionnalité du sexe maternel. Nos observations ne permettent pas de répondre à cette question étant donnée que les individus sont des arbres, il est difficile de déterminer précisément leurs âges. Les diamètres de tronc, de l'ordre de 25-30 centimètres, ne présentent aucune différence significative entre les populations.

1.4.2. Variation interspécifique

Les espèces de *Dombeya* étudiées, bien que toutes décrites comme dioïques, montrent une différence marquée dans leur système de reproduction et ceci même pour des espèces vivant en sympatrie. A Dos d'Ane, par exemple, site de type forêt semi-sèche tropicale, *D. punctata* est strictement dioïque, les individus mâles ne font pas fruits (les fleurs n'ont pas d'ovules) et les individus femelles ne produisent pas de pollen viable. Par contre, *D. delislei* est partiellement dioïque dans le sens où plusieurs individus mâles de la population étudiée produisent des fruits et ceci sur plusieurs années. Un de ces individus a un taux de "féminité" de 0.4 proche d'un hermaphrodite qui aurait en théorie, un phenotypic gender proche de 0.5 (figure B4 et Humeau et al. b).

Les variations observées parmi un plus grand nombre d'espèces pour la rétention des structures sexuelles femelles par les fleurs mâles reflètent finalement deux tendances de la dioécie chez les *Dombeya* à La Réunion.

* Dans un groupe, les mâles ne produisent pas de fruit et les espèces sont strictement dioïques. Ce groupe inclue les espèces dont les fleurs mâles n'ont pas soit des ovules (*D. ficulnea*, *D. punctata*, *D. x*) soit des styles (*D. reclinata*). Aussi, même si nos mesures n'ont été effectuées qu'une seule année, il est peu probable que les fleurs mâles de ces espèces produisent de vrais fruits contenant des graines. Nous avons néanmoins vérifié, par des observations ponctuelles, que la

morphologie des fleurs mâles était constante deux ou trois ans de suite. Chez *D. elegans*, même s'il n'y a pas de variation entre les trois populations étudiées, il est tout à fait possible que des observations sur plusieurs années ou dans d'autres stations puissent révéler la production de quelques fruits par certains individus mâles du fait de la présence d'ovules et de styles dans leurs fleurs.

* Dans un second groupe d'espèces, certains mâles produisent, à un faible taux, des fruits avec des graines. Les espèces ne sont donc pas strictement dioïques. Il s'agit de *D. ciliata*, *D. delislei* et *D. pilosa*. Les études de production en fruits ont été effectuées sur deux ou trois ans pour certaines espèces (*D. ciliata*, *D. delislei*) et aucune ne montre de variation dans l'expression de leur genre sexuel, c'est à dire que les mâles capables de faire des fruits le sont plusieurs années consécutives. Par exemple, pour *D. delislei*, les mâles ayant les meilleures productions en fruits restent les plus productifs l'année suivante. Par contre, ceux qui faisaient très peu de fruits une année donnée peuvent ne pas en produire l'année suivante, ce qui peut suggérer, outre un contrôle génétique, un effet environnemental sur la production de fruits.

D'autres espèces de *Dombeya* semblent pouvoir s'ajouter à ce dernier groupe d'espèces partiellement dioïques. Deux espèces rares (*D. populnea* et *D. umbellata*) que nous n'avons pas étudiées en détails, par manque de suffisamment d'individus en populations naturelles, semblent cependant posséder des individus mâles capables de produire des fruits. En effet, les quelques individus de *D. umbellata* que nous avons pu examiner à Dos d'Ane portent des fleurs avec du pollen qui est libéré par les anthères et des stigmates normalement constitués et produisent des fruits contenant des graines normalement formées. Deux individus a priori mâles (les fleurs libèrent du pollen) de *D. populnea* font des fleurs dont le gynécée est bien développé et les ovaires contiennent des ovules qui se transforment ensuite en graines normalement constituées.

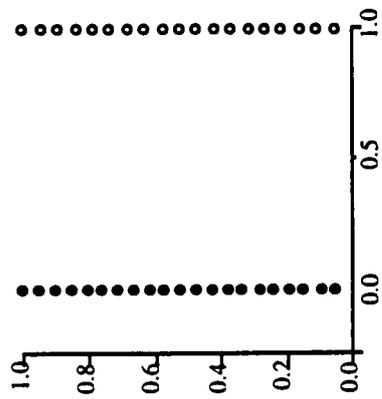
Les *Dombeya* dioïques de La Réunion se scindent donc en deux groupes d'un point de vue de leur système de reproduction; le premier est caractérisé par une dioécie stricte et le second par une dioécie partielle. Cette variation peut-elle être corrélée aux conditions écologiques du milieu?

1.5. Discussion: variation de la dioécie en relation avec les conditions écologiques

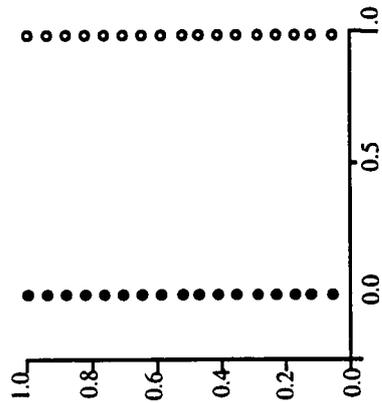
La répartition géographique des expressions de la dioécie chez les huit espèces de *Dombeya* étudiées en détail suggère une tendance intéressante. Les espèces strictement dioïques existent essentiellement sous forme de grandes populations en forêt humide de moyenne ou haute altitude, tandis que les espèces en petites populations fragmentées sont surtout situées à basse altitude (forêt tropicale humide ou semi-sèche) et montrent de la dioécie partielle (figure B5, tableau B2 et Humeau et al. a). Cette tendance est telle que parmi les espèces strictement dioïques étudiées, toutes se trouvent en forêt humide et deux peuvent exister en forêt semi-sèche mais toutes sont au dessus de 1000 m d'altitude. Sur les quatre populations partiellement dioïques étudiées, trois sont en forêt de

Dombeya recinata

BB

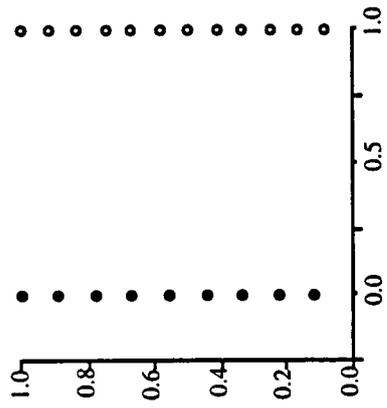


BN

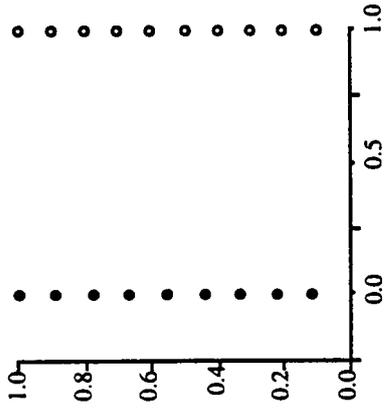


Dombeya elegans

DA

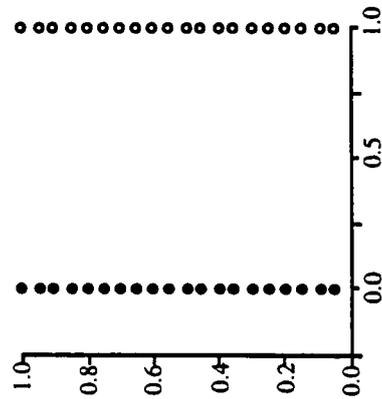


PF

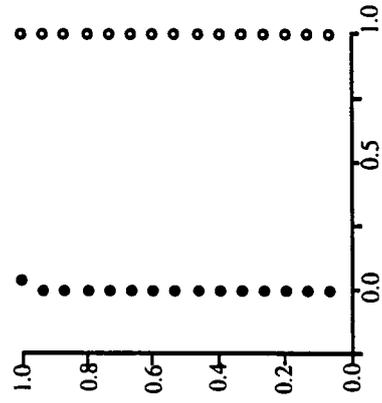


Dombeya ficulnea

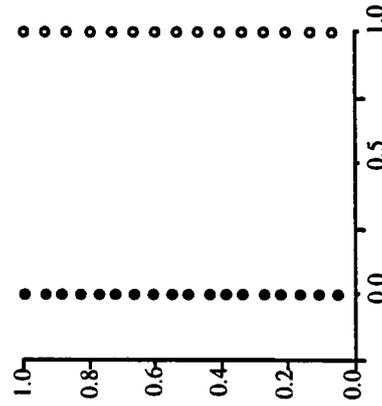
PF



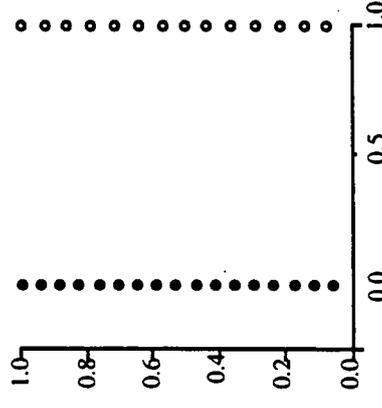
BN



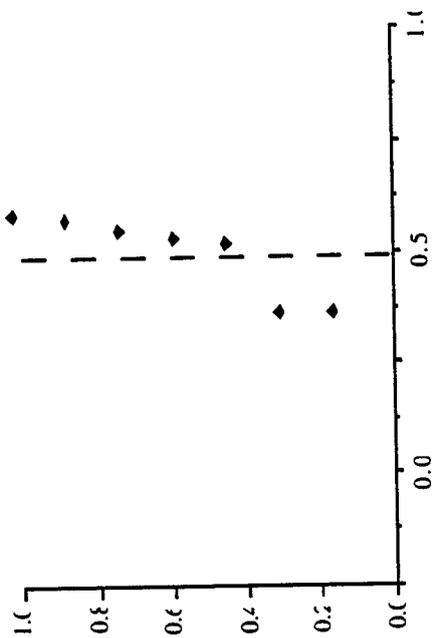
Dombeya punctata



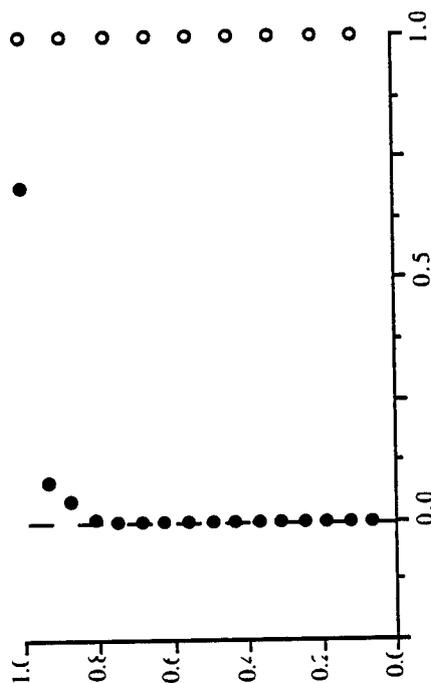
Dombeya x



D. sp



Dombeya pilosa



Dombeya delislei

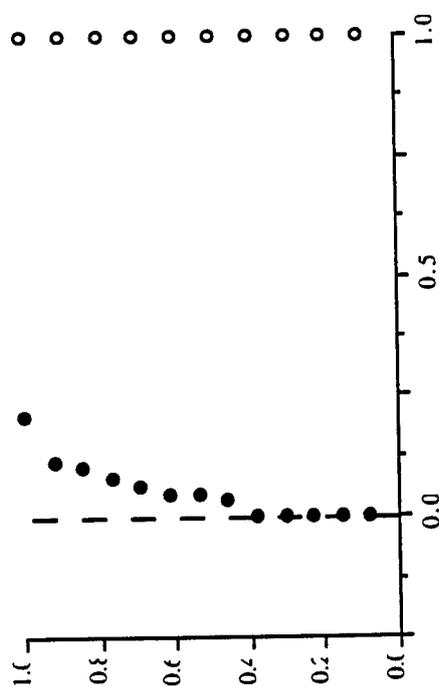


Figure B4: *Phenotypic gender* des individus des espèces de *Dombeya* étudiées à La Réunion. Codes des populations : BB: Bébours, BN: Bois de Nèfles, DA: Dos d'Ane, PF: Plaine des Fougères. *D. x* est une population située à Bellevue dont les individus semblent être hybrides entre *D. punctata* et *D. ficulnea*. *D. sp* est une population située à Dos d'Ane dont les individus semblent être hybrides entre *D. punctata* et *D. delislei*.

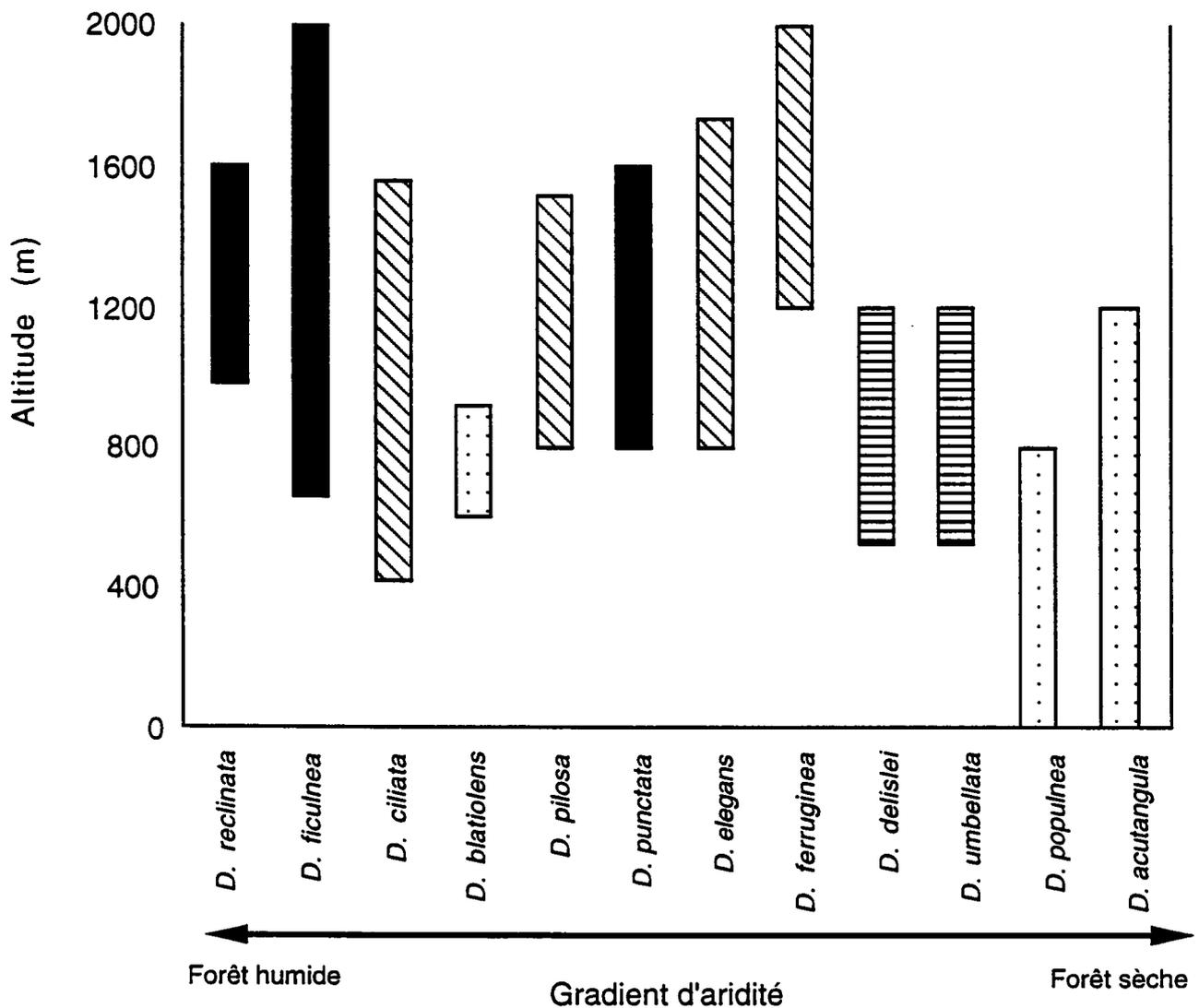


Figure B5: Distribution des 12 espèces de *Dombeya* à La Réunion selon l'altitude et l'aridité du milieu. Barres sombres : grandes populations abondantes, barres hachurées en diagonale: petites populations assez fréquentes, barres hachurées horizontalement : petites populations peu communes, barres avec pointillés : populations petites ou espèces rares. D'après Cadet (1980), Friedmann (1987) et observations personnelles.

	Forêts humides d'altitude Moyennes ou grandes populations	Forêts semi-sèches ou humides de basse altitude ou populations fragmentées
Dioécie stricte	<i>D. ciliata</i> (BN) <i>D. ficulnea</i> (BN, PF) <i>D. reclinata</i> (BN, BB) <i>D. punctata</i> (P. Palmistes) <i>D. elegans</i> (PF, BN)	<i>D. punctata</i> (DA) <i>D. elegans</i> (DA)
Dioécie partielle	<i>D. pilosa</i> (BN, Petite France)	<i>D. ciliata</i> (ML et TK) <i>D. delislei</i> (DA) <i>D. populnea</i> (individus isolés) <i>D. umbellata</i> (DA)

Tableau B2 : Classement des espèces de *Dombeya* examinées à La Réunion selon l'expression de la dioécie et la taille des populations ou le type de milieu écologique. Voir codes des populations tableau B1.

basse altitude et une seule au dessus de 1000 m en forêt humide. Ces espèces sont présentes sur des stations perturbées par l'homme où la destruction des écosystèmes et la fragmentation du milieu sont fréquentes. Cette tendance est renforcée par le cas de *D. populnea* qui existe uniquement en forêt sèche de basse altitude et semble être partiellement dioïque car les individus mâles connus sont capables de faire des fruits. De même, les individus de *D. umbellata* que nous avons examiné à Dos d'Ane pourraient être hermaphrodites. Enfin, la seule espèce hermaphrodite à La Réunion, *D. acutangula*, se trouve sous forme de populations extrêmement fragmentées situées en forêt semi-sèche de basse altitude. Ces trois derniers exemples semblent donc confirmer que la dioécie partielle est plutôt présente à basse altitude et/ou dans des petites populations fragmentées.

Deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer cette distribution particulière des expressions de la dioécie.

* La première et la plus évidente raison de cette tendance est que des conditions écologiques particulières favoriseraient la dioécie stricte dans certains sites. Un exemple de ce phénomène en milieu insulaire océanique est donné par les travaux de Sakai et Weller (1991) qui montrent que certains individus mâles de *Schiedea globosa* deviennent hermaphrodites sous certaines conditions favorables (comme une meilleure température). La labilité de l'expression du sexe semble ici être sous contrôle environnemental (Sakai et Weller 1991) avec toutefois une base génétique. Une plus basse température en forêt humide de haute altitude ou des facteurs édaphiques différents peuvent avoir des rôles importants dans ce contexte. Parallèlement, la faune pollinisatrice peut favoriser la dioécie en forêt humide d'altitude si la pollinisation est effectuée par des pollinisateurs généralistes qui augmentent les pressions de sélection pour la séparation des sexes (Beach & Bawa 1980). D'ailleurs, la faune pollinisatrice est connue pour varier selon un gradient altitudinal (Arroyo et al. 1982). Un exemple de variation du genre sexuel avec l'altitude est donné par le genre *Hebe* en Nouvelle-Zélande qui passe de la gynodioécie à la dioécie en montant en altitude (Delph 1990).

A La Réunion, d'autres travaux portant sur deux espèces de la famille des Rubiacées illustrent les variations des traits floraux en fonction des différences de conditions écologiques le long des gradients altitudinaux. Pailler et Thompson (1997) montrent que chez l'espèce distyle, *Gaertnera vaginata*, la taille des fleurs diminue avec l'altitude. Chez *Chassalia corallioides*, espèce dioïque, les corolles des fleurs mâles sont moins longues mais plus ouvertes dans les populations d'altitude, où les abeilles semblent être les principaux pollinisateurs tandis qu'à basse altitude où les sphinx sont plus abondants, les fleurs ont des corolles plus longues et plus étroites (Pailler et al. 1998a). Cette variation dans la forme générale de la fleur s'observe uniquement chez les fleurs mâles pour cette espèce. Il semble donc que la sélection sur la forme des fleurs n'ait agi que sur la fonction mâle et serait donc plutôt liée aux pollinisateurs qu'aux conditions abiotiques. Les pollinisateurs d'altitude étant principalement des espèces introduites (abeilles, par exemple), il est vraisemblable que ces associations soient récentes.

* Une autre hypothèse probable s'attache aux caractéristiques intrinsèques des populations partiellement dioïques. Ces populations sont pour la plupart fragmentées et se trouvent en milieu perturbé par l'homme et leur petite taille peut être une contrainte pour leur succès reproducteur. La dioécie partielle pourrait alors favoriser la colonisation de nouveaux milieux et l'établissement de petites populations. Si ces populations ont été historiquement petites, le maintien d'un tel système de reproduction peut permettre la colonisation de nouveaux milieux par les individus mâles (Pannell 1997, Pannell & Barrett 1998). Cependant, comme aucune donnée sur les tailles de populations avant l'induction par l'homme de perturbation et fragmentation du milieu n'est disponible, nous ne pouvons être sûrs que les populations ont été petites suffisamment longtemps pour permettre le maintien de la dioécie partielle.

Les milieux fragmentés pourraient aussi avoir un effet négatif sur le maintien des espèces dioïques. Les individus unisexués se trouvant alors isolés, ils ne peuvent pas se reproduire et la population est progressivement éliminée de ce type de milieux. Cette hypothèse pourrait expliquer la quasi inexistence d'espèces dioïques de *Dombeya* dans des zones perturbées.

Il est possible aussi que la dioécie partielle soit associée à un caractère pionnier des *Dombeya*. En effet, certaines espèces peuvent être considérées comme pionnières dans le sens où elles se trouvent souvent dans des milieux ouverts, défrichés ou à flanc de falaises. C'est le cas par exemple de *Dombeya ciliata* à Mare Longue, site dans lequel cette espèce est partiellement dioïque et où de jeunes individus colonisent les chablis de l'ONF. De même, *D. delislei* est à Dos d'Ane dans un milieu assez perturbé naturellement et artificiellement. De même, *D. ferruginea* ssp. *borbonica*, dont nous ne connaissons pas le système de reproduction exact mais dont les individus mâles semblent être susceptibles de produire des fruits (Friedmann, 1987), existe essentiellement dans des milieux très perturbés ou à flanc de falaise.

Enfin, plusieurs hypothèses peuvent expliquer la variation interspécifique observée dans un même milieu pour deux espèces sympatriques (*D. delislei* et *D. punctata*). Une des deux espèces pourrait être mieux adaptée aux conditions écologiques de ce milieu. Les individus des deux espèces peuvent aussi être d'âges distincts. Par ailleurs, ces taxons peuvent avoir une origine différente de la dioécie et donc être à un stade évolutif distinct. Quelle que soit la cause, cette différence entre les espèces suggère que les pressions de sélection ont été moins fortes pour évoluer ou maintenir la dioécie stricte chez *D. delislei*. Cette espèce tend à exister sous forme de petites populations ou bien de petits groupes isolés de quelques individus. Aussi, comme nous l'avons vu ci-dessus, dans ces conditions d'isolement, augmenter la capacité des individus mâles à faire des fruits peut être avantageux pour la colonisation des nouvelles populations ou pour faire face à la fragmentation du milieu.

En conclusion, nos résultats montrant une augmentation de la dioécie stricte chez les *Dombeya* en fonction de l'altitude à La Réunion sont particulièrement intéressants dans le contexte d'une corrélation présentée par Baker & Cox (1984). Ces auteurs indiquent que le pourcentage de dioécie sur les îles océaniques est positivement corrélé (82% de la variance) à l'altitude maximale de l'île et à sa distance à l'équateur. Ils interprètent leurs corrélations comme étant dues à des différences dans les taux de dioécie des sources d'origine des flores insulaires. Plus les sources sont proches de l'équateur, plus elles semblent riches en espèces dioïques susceptibles de coloniser les îles environnantes.

A La Réunion, l'augmentation de l'unisexualité des plantes avec l'altitude apparaît, comme nous l'avons vu, à l'intérieur d'une seule espèce (*D. ciliata*) et entre les espèces de *Dombeya* proches entre elles. De plus, des travaux en cours sur la flore de La Réunion indiquent qu'il y a un plus fort pourcentage de dioécie en forêt humide de montagne qu'en forêt humide de basse altitude ou en forêt sèche (Pailler, données non publiées). L'ensemble de ces résultats (à trois niveaux taxonomiques; intraspécifique, interspécifique congénérique et communautaire) suggère une autre explication quant à de forts taux de dioécie sur les îles tropicales "hautes" montrés par Baker & Cox (1984). Nous pouvons suggérer que cette corrélation est due, au moins en partie, à une ségrégation écologique des systèmes de reproduction, la dioécie étant plus abondante en altitude pour des raisons écologiques (Humeau et al. a). Mis à part les travaux de Delph (1990), il n'existe, à notre connaissance, aucune autre étude comparant la distribution de la dioécie parmi différentes communautés végétales insulaires tropicales. Il serait intéressant de disposer d'autres données sur l'augmentation du taux de dioécie en altitude en milieu insulaire et, en particulier, de la répartition de ce système de reproduction selon le type de milieu dans les îles océaniques. La corrélation montrée par Baker & Cox (1984) pourrait donc être interprétée comme une augmentation de la dioécie avec l'altitude.

De telles variations au sein d'un même système de reproduction sont a priori inconnues chez les Sterculiacées. Dans cette famille, il existe d'autres genres dioïques présents aux Mascareignes (tels *Astyria* ou *Ruizia* qui sont monospécifiques et respectivement endémiques de Maurice et de La Réunion) (Friedmann 1987), à Madagascar et en Afrique (*Pterygota* et *Hildegardia*, Arènes 1959). L'hermaphrodisme est connu aussi chez les *Dombeya* avec *D. acutangula* qui existe aux Mascareignes, à Madagascar et en Afrique (Friedmann 1987, Seyani 1991) et d'autres Sterculiaceae tels *Sterculia* (Taroda et Gibbs 1982), *Cola* (Jacob 1973, 1980) ou *Theobroma* (Cope 1962). Il paraît donc assez difficile de préciser si la dioécie partielle observée est un système de reproduction stable, un stade transitoire d'évolution vers la dioécie ou une réversion de la dioécie.

Finalement, la distribution des *Dombeya* à La Réunion permet à certaines espèces de cohabiter, comme nous l'avons vu pour *D. delislei* et *D. punctata* à Dos d'Ane. Ces espèces sympatriques semblent donc susceptibles de s'hybrider et ceci pourrait avoir des conséquences sur l'expression de la dioécie (Mayer & Charlesworth 1992). C'est ce que nous présentons dans les prochains paragraphes.

2. Hybridation et évolution de la dioécie

2.1. L'hybridation en milieu insulaire: cadre théorique et exemples

Qu'est ce qu'un hybride? Ce terme peut se restreindre aux organismes issus de croisements entre différentes espèces mais une définition plus générale est donnée par Harrison (1990) qui considère les hybrides comme les descendants d'individus issus de populations qui "se distinguent entre elles par un ou plusieurs caractères héréditaires". Cette notion d'hybride remet en cause la définition classique de l'espèce qui, selon Mayr (1963), est "un groupe de populations naturelles pouvant se croiser entre elles mais qui sont isolées reproductivement des autres groupes". Il est clair que cette définition est assez restrictive dans le sens où l'isolement reproductif d'une espèce n'est pas aussi strict puisque, comme nous allons le voir ci dessous, plusieurs exemples de croisements interspécifiques sont connus.

Plusieurs études illustrent l'étendue de l'hybridation naturelle et notamment la synthèse de Knobloch (1972) qui regroupe 23 675 exemples d'hybrides interspécifiques ou intergénériques. Toutefois Rieseberg (1997) remarque que cette étude regroupe aussi l'hybridation artificielle. Par contre, une étude plus récente de cinq flores montre des taux d'hybridation (fréquence des taxons hybrides par rapport au nombre total d'espèces) allant de 22% pour la flore Britannique à 5.8% pour les montagnes d'Amérique du Nord, avec une moyenne de 11% pour les cinq flores (Ellstrand et al. 1996). Quoi qu'il en soit, l'hybridation est clairement un processus évolutif très important (Arnold 1992).

L'hybridation est relativement importante dans les écosystèmes insulaires. Par exemple, à Hawaii, beaucoup de genres sont tellement polymorphes qu'il est difficile d'établir une taxonomie précise (Carlquist 1974, 1980). De nombreux hybrides ont été observés chez huit genres différents. Dans le genre *Metrosideros* (Myrtaceae), plusieurs formes intermédiaires entre les espèces décrites semblent avoir évolué par voie adaptative dans les sites extrêmement variés des îles Hawaii (Rock 1917). Gillett (1966) donne un exemple marquant d'hybridation entre *Scaevola gaudichaudiana* et *S. mollis*, qui forment, avec toute une gamme d'intermédiaires, un complexe interspécifique existant sur les quatre îles d'Hawaii. Sur une des îles (Oahu), les deux espèces vivent en sympatrie et existent en mélange avec des individus hybrides. Certaines populations sont identiques à celles trouvées de façon isolée sur deux autres îles, suggérant que ces populations d'origine hybride sont probablement dispersées par les oiseaux grâce à leur drupe (Gillett 1966). D'autres exemples d'hybridation spontanée existent à Hawaii, comme par exemple un croisement entre deux espèces endémiques de *Hibiscadelphus* (Carr & Baker 1977). Dans d'autres genres, l'hybridation est possible mais moins

fréquente (*Tetramolopium* (Lowrey 1986), *Bidens* (Gillett & Lim 1970, Ganders & Nagata 1984), *Lipochaeta* (Gardner 1979), *Portulaca* (Kim & Carr 1990)), peut être à cause de la répartition allopatrique des espèces.

En Nouvelle-Zélande, Rattenbury (1961) remarque plusieurs cas d'hybridation et notamment des taxons initialement décrits en tant qu'espèces (*Melicope mantelli* par exemple, qui se révèle être plutôt un intermédiaire entre *M. ternata* et *M. simplex*) (Allan 1961). Dans de nombreux autres genres, les hybrides ont été dotés d'un statut spécifique avant d'apprécier réellement leur origine et leur degré d'hétérozygotie. Un cas extrême est celui de la tribu des Inuleae (Composées) dont six des sept genres en Nouvelle-Zélande sont considérés par Allan (1961) comme étant des hybrides intergénériques.

En milieu insulaire, l'hybridation peut être un phénomène tout à fait intéressant pour l'adaptation des plantes aux nouveaux milieux et, par conséquent, pour l'évolution de la diversité de la flore. En effet, en milieu insulaire d'origine volcanique, les espèces endémiques sont souvent issues d'une ou de quelques colonisations qui font que ces espèces sont relativement proches entre elles. Dans certains cas, le croisement entre espèces différentes mais génétiquement suffisamment proches peut engendrer des descendants ayant une meilleure valeur sélective que leurs parents (voir Arnold 1992). Les naturalistes ont spéculé que les nouveaux caractères morphologiques et écologiques créés par l'hybridation peuvent permettre aux hybrides d'occuper de nouvelles niches écologiques (Anderson 1949, Stebbins 1950, Arnold 1997). D'autres auteurs prédisent que les taxons hybrides devraient avoir une plus grande variabilité génétique et par conséquent un plus grand potentiel évolutif que les espèces parentales car ils combinent les allèles des deux parents (Anderson 1949, Grant 1958). Ceci est particulièrement le cas pour les hybrides issus de croisements et de polyploïdisation (Thompson 1991).

Les îles semblent donc abriter de nombreux taxons hybrides, mais dans quelle mesure l'hybridation peut-elle être considérée comme un phénomène évolutif important dans les flores insulaires? Au moins trois arguments peuvent conforter cette hypothèse.

(1) L'hybridation peut contribuer à l'adaptation des plantes en milieu insulaire. Par exemple, Rattenbury (1961) a décrit une situation d'hybridation cyclique dans laquelle il y aurait, pour un groupe d'organismes capables de se reproduire entre eux, des fluctuations dans les combinaisons alléliques (et donc dans les caractères phénotypiques) qui correspondent aux fluctuations environnementales, par exemple, de type climatique observé au Pléistocène. Ainsi, les formes adaptées qui apparaissent suite à l'hybridation sont perpétuées par un processus continu d'hybridation ou de recombinaison qui est cyclique uniquement dans ces conséquences, c'est à dire donne lieu à des fluctuations des proportions de types adaptés présents dans le groupe sous contrôle environnemental.

(2) L'hybridation peut contribuer à l'évolution des systèmes de reproduction. En effet, comme nous le montrent Mayer & Charlesworth (1992), le croisement artificiel de deux taxons dioïques du

Tableau B3 : Hybrides potentiels entre les différentes espèces de *Dombeya* à La Réunion.

Codes des populations: BL: Bellevue, DA: Dos d'Ane, LN: La Nouvelle, BN: Bois de Nèfles, PP: Petite Plaine, TK: Takamaka, TV: Tevelave, x: localisation non précisée. Morphologie florale observée: bisex: fleurs bisexuées, unisex: fleurs unisexuées. Ind: individu, pop: population de plus de 10 individus. (1): selon Friedmann (1987), (2): observations personnelles

	<i>D. populnea</i>	<i>D. acutangula</i>	<i>D. delislei</i>	<i>D. ferruginea</i>	<i>D. ciliata</i>	<i>D. umbellata</i>	<i>D. blatiolens</i>	<i>D. recinata</i>	<i>D. punctata</i>	<i>D. elegans</i>	<i>D. ficulnea</i>	<i>D. pilosa</i>
<i>D. populnea</i>												
<i>D. acutangula</i>			DA (1)									
<i>D. delislei</i>								DA (2), pop, bisex				
<i>D. ferruginea</i>									x (1)			
<i>D. ciliata</i>												TV (1)
<i>D. umbellata</i>								DA (1)		x (1)		
<i>D. blatiolens</i>										TK (1)	TK (1)	
<i>D. recinata</i>											BN (2), 2 ind, unisex	PP (1)
<i>D. punctata</i>											BN (1)	LN (2)
											BL (2) pop, unisex	pop, bisex
<i>D. elegans</i>												BN (2), 1 ind, bisex
<i>D. ficulnea</i>												BN (1)
<i>D. pilosa</i>											BN (1)	

genre *Wikstroemia* à Hawaii (dont un est dioïque cryptique et l'autre dioïque stricte) donne par hybridation des descendants hermaphrodites. Nous observons donc, dans ce cas, le passage de la dioécie à l'hermaphrodisme. Néanmoins cet exemple est donné par des croisements artificiels et aucun cas *in natura* n'est connu à ce jour.

(3) L'hybridation peut, dans certains cas, s'opérer entre une espèce endémique de l'île et une espèce introduite, comme le documentent Crawford et al. (1993) pour un hybride intergénérique aux îles Juan Fernandez. Mais ces croisements remettent en cause l'intégrité génétique de l'espèce endémique et soulignent l'impact des introductions sur la conservation du patrimoine génétique des espèces endémiques des îles.

Friedmann (1987) souligne, à juste titre, que dans les Mascareignes, le genre *Dombeya* est extrêmement complexe du fait de la grande variabilité morphologique qui existe à l'intérieur de chaque espèce et parce que certains individus sont particulièrement difficiles à classer. Bien avant Friedmann, Jacob de Cordemoy notait en 1895, que:

"les *Dombeya* sont des plantes polymorphes, variables, parmi lesquelles il est difficile de limiter des espèces ... on serait tenté d'en distinguer un grand nombre ... il convient de ne conserver comme espèces que celles qui se retrouvent toujours semblables à elles-mêmes. Encore comportent-elles beaucoup de variétés et de formes qu'il est impossible de classer, même comme variétés ... Quelle part peut avoir l'hybridation dans ce polymorphisme? Je ne saurais le dire".

En effet, plusieurs cas supposés d'hybridation ont été reconnus par Friedmann (1987) et nos observations de terrain qui nous ont également permis de déceler d'autres cas possibles d'hybridation dans ce genre dont l'ensemble est exposé dans le **tableau B3**, ce qui illustre l'ampleur possible de l'hybridation dans l'évolution du genre *Dombeya* à La Réunion.

2.2. Etude de l'hybridation chez les *Dombeya*

Dans cette partie, trois questions principales sont examinées:

- (1) Existe-t-il réellement des hybrides dans le genre *Dombeya* à La Réunion?
- (2) L'hybridation explique-t-elle la variabilité morphologique et les cas intermédiaires entre différentes espèces que nous observons ?
- (3) L'hybridation peut-elle modifier la reproduction sexuée des nouveaux taxons et/ou l'expression de la dioécie?

2.2.1. Comparaison morphologique de trois taxons sympatriques

Dans la zone sympatrique de Dos d'Ane (côte nord-est de La Réunion), où coexistent *Dombeya delislei* et *D. punctata*, nous avons identifié plusieurs individus non décrits dans la flore des Mascareignes et n'appartenant ni à l'une ni à l'autre des deux espèces précédemment citées mais ayant

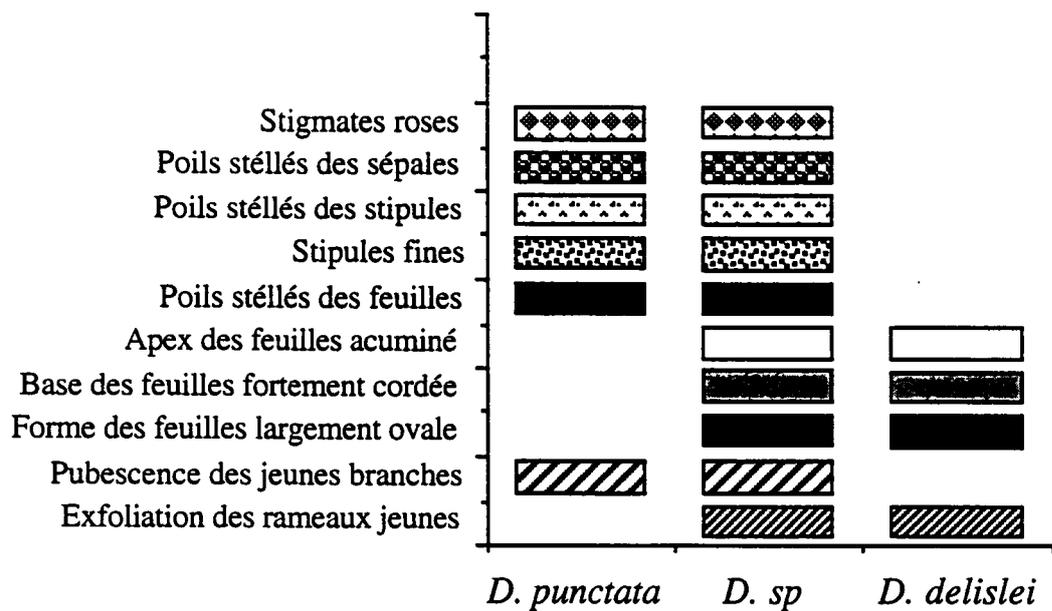


Figure B6: Présence ou absence de certains traits végétatifs et floraux chez *Dombeya punctata*, *D. sp* et *D. delislei* dans une zone sympatrique de Dos d'Ane.

de nombreux caractères en commun. Ces plantes intermédiaires forment une population d'une trentaine d'individus dont la plupart sont installés à flanc de falaise. Nous avons appelé cette espèce inconnue *D. sp.* Les trois taxons sont mêlés les uns aux autres mais nous pouvons néanmoins noter une légère tendance pour *D. delislei* à pousser dans des zones un peu plus humides que *D. punctata* qui lui est localisé principalement sur la crête. Les individus intermédiaires occupent une zone allant de la crête aux flancs plus protégés. Ils présentent une série de caractères morphologiques qui sont a priori spécifiques de chacune des deux espèces précédemment citées (**figure B6** et Humeau et al. b). Par exemple, les poils stellés présents sur les organes végétatifs et floraux, la présence de stipules très fines, la couleur rose des stigmates sont caractéristiques de *D. punctata*, tandis que la forme des feuilles, la forme des fleurs, l'exfoliation des jeunes rameaux, une base foliaire fortement cordée voire à lobes recouvrants, plus de 10 fleurs par inflorescence et la présence des pétales persistant autour du fruit et le recouvrant sont tout à fait caractéristiques de *D. delislei*. *D. sp.* combine l'ensemble de ces caractères, ce qui suggère que ces individus pourraient être issus d'hybridation interspécifique (hypothèse soutenue par F. Friedmann, com. pers.). De plus, ces supposés hybrides fleurissent en même temps que *D. delislei* et sont plus proches, par l'analyse de caractères morphologiques par ACP (**figure B7**), des individus mâles de cette espèce que des individus de *D. punctata* (quel que soit leur sexe). Il est donc possible qu'il y ait eu introgression de gènes de *D. delislei* dans le génotype des supposés hybrides. Ce qui est d'autant plus probable que les périodes de floraison de *D. delislei* et *D. sp* coïncident assez bien.

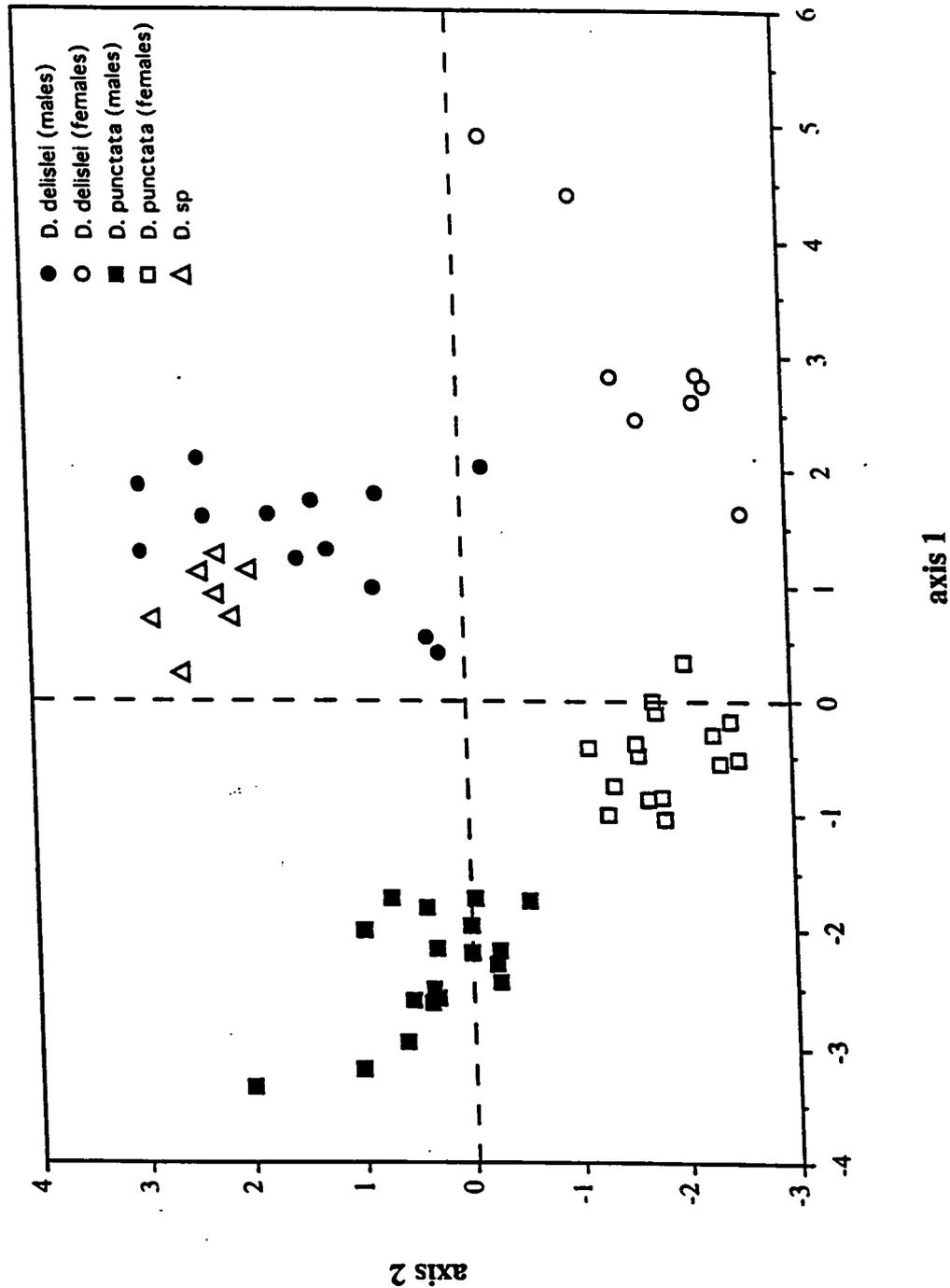
2.2.2. Analyse moléculaire des taxons apparentés

Pour confirmer notre hypothèse d'hybridation, nous avons utilisé les marqueurs moléculaires. En effet, les marqueurs morphologiques peuvent être très efficaces pour discriminer des espèces mais leur utilisation est plus délicate lorsque l'on s'adresse à des problèmes d'hybridation où il s'agit de déterminer assurément les parents du supposé hybride. Des techniques de marquage moléculaire ont donc été développées pour pallier ce manque de précision. Les avantages des marqueurs moléculaires par rapport aux marqueurs morphologiques ont été récapitulés par Rieseberg & Wendel (1993) et sont principalement le nombre important de marqueurs indépendants utilisables dans les analyses, le peu de variation moléculaire non héritable et la neutralité des marqueurs par rapport à la sélection.

Les marqueurs génétiques utilisés pour connaître l'organisation génétique d'un taxon peuvent être de différentes sortes: isoenzymes, Restriction Fragment Length Polymorphism (RFLP), Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD). Les marqueurs isoenzymatiques ont été largement utilisés mais leurs limites essentielles résident dans le nombre de locus enzymatiques pouvant être révélé et l'obtention de protéines en bon état d'activité. L'utilisation de marqueurs moléculaires a donc été envisagée dès les années 70 par les RFLP puis les RAPD vers les années 80.

La technique RAPD (voir **encadré B2** pour le principe) offre de nombreux avantages. En effet, très peu de matériel biologique est nécessaire pour l'extraction de l'ADN, ce qui rend idéale

Figure B7: Résultats des analyses en composantes principales (ACP) basée sur des mesures morphologiques de trois taxons de *Dombeya* vivant en sympatrie à Dos d'Ane. L'analyse réduit les caractères à deux composantes principales indépendantes qui expriment 81.5% de la variance totale des données. L'axe 1 qui exprime 46.9% de la variance totale est relié majoritairement aux différences dans les caractères de l'inflorescence (hauteur du pédoncule et nombre de fleurs par inflorescence). L'axe 2, qui exprime 34.6% de la variance totale est surtout relié aux traits floraux distinguant les individus mâles des individus femelles, en particulier la taille des caractères primaires (hauteur des étamines et du style) et secondaires (taille des fleurs).



Encadré B2 : PRINCIPE DE LA TECHNIQUE RAPD

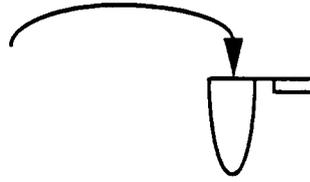
La technique RAPD (Random Amplified Polymorphism DNA) (Williams et al. 1990) basée sur la PCR (Polymerase Chain Reaction) diffère du protocole standard de PCR (Erlich 1989) par le fait qu'une seule amorce oligonucléotide aléatoire est employée et sans connaissance préalable du génome étudié. Si les amorces sont petites (10 paires de bases), il y a donc une forte probabilité pour que le génome étudié contienne plusieurs sites correspondant à l'amorce choisie (Hadrys et al. 1992). Cette technique révèle le génome selon ces petites amorces et l'amplifie en fragments de différentes tailles correspondant à des zones transcrites entre deux amorces. Le polymorphisme est de type dominant (présence ou absence des marqueurs) et hérité selon les lois Mendelliennes (Williams et al. 1990, Carlson et al. 1991). L'amplification de marqueurs non nucléaires est négligeable à cause de la relative petite taille des génomes non nucléaires.

Le principe de la PCR est relativement simple (schéma page suivante). L'ADN est dénaturé à 94°C. Les amorces (de 10 paires de bases) sont hybridées sur l'ADN. L'extension entre deux amorces d'un brin d'ADN complémentaire s'effectue en présence d'une enzyme (la Taq polymérase) et 4 désoxyribonucléases Triphosphate (dNTPs). Les cycles successifs de dénaturation - hybridation des amorces avec leurs séquences complémentaires et l'extension des amorces hybrides avec une ADN polymérase provoquent une amplification des segments définis par l'extrémité 5' des amorces. La thermorésistance de l'enzyme permet la réalisation de cycles successifs: dénaturation à 94°C, hybridation matrice/amorce à 36°C et élongation à 72°C. Plusieurs paramètres peuvent optimiser le résultat d'une PCR. Ainsi, la concentration en enzyme, en nucléotides ou en chlorure de magnésium peuvent influencer le bon déroulement de la réaction.

La visualisation des produits d'amplification se fait sur gel d'agarose après migration et coloration au bromure d'éthidium. Des mutations ponctuelles ou des réarrangements structuraux modifient la répartition des sites de fixation des amorces le long du génome.

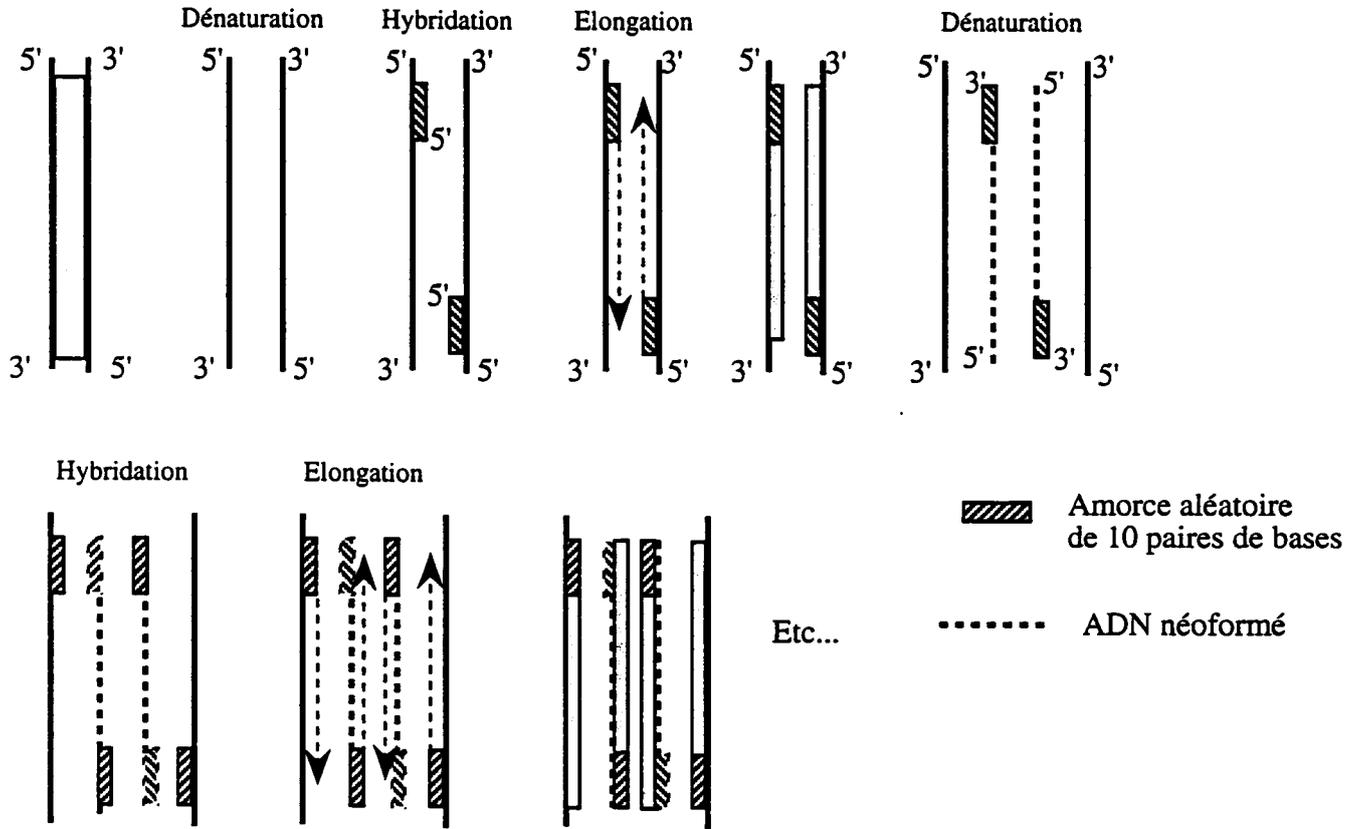
Schématisation de la technique RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)

EXTRACTION

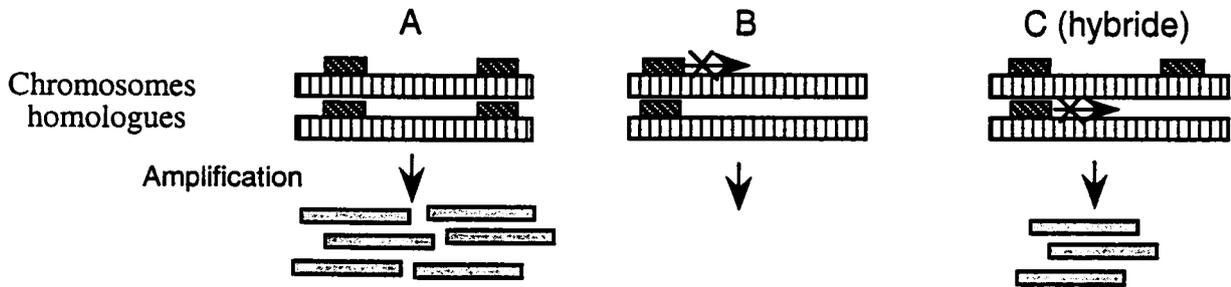


AMPLIFICATION PAR PCR

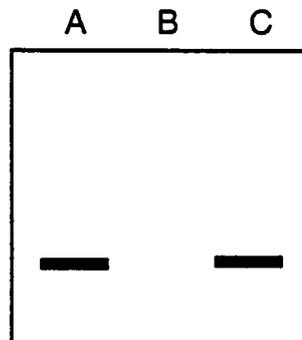
Principe



D'où, au niveau des individus, et pour un locus donné:



**ELECTROPHORESE
DES FRAGMENTS
D'ADN SUR GEL
D'AGAROSE**



Révélation au bromure d'éthidium

DOMINANCE

Encadré B3 : QUELQUES EXEMPLES D'UTILISATION DES MARQUEURS RAPD

1) Détermination de l'identité taxonomique

Dos Santos et al. (1994) déterminent les relations génétiques entre les génotypes de trois variétés de *Brassica oleracea* en comparant RAPD (62 amorces) et RFLP (15 sondes). Les RAPD semblent avoir, selon ces auteurs, un niveau de résolution équivalent aux RFLP pour ce type d'étude.

Wilde et al. (1992) caractérisent les clones de cacao représentant trois types cultivés.

2) Analyse de flux de gènes interspécifiques et hybridation

Arnold et al. (1991) étudient les flux de gènes interspécifiques chez *Iris fulva* et *Iris hexagona* avec des hybrides expérimentaux et naturels.

Crawford et al. (1993) tentent de prouver l'existence d'un hybride intergénérique entre les genres *Acaena* et *Margyricarpus* de l'île de Masatierra (Iles Juan Fernandez) grâce à 13 amorces.

3) Détermination de la paternité et des relations phylogénétiques

Chalmers et al. (1992) détectent des variations génétiques entre et à l'intérieur des populations de *Gliricidia sepium* et *G. maculata*.

Wolfe & Peters-Van Rijn (1993) révèlent des variations génétiques chez le chrysanthème (*Dendranthema grandiflora*).

4) Détermination du sexe des plantes avant floraison

Hormaza et al. (1994) détermine le sexe de la pistache grâce aux marqueurs RAPD.

Ruas et al. (1998) testent 158 amorces pour révéler le sexe de individus de *Atriplex garrettii*.

5) Variabilité génétique des populations

Bonnin et al. (1996) étudient la structure génétique intra et inter-populations de *Medicago truncatula*.

Amorces	<i>D. punctata</i>	<i>D. sp</i>	<i>D. delislei</i>
AN7	-	0.75	0.75
AN8	-	1.60	1.60
AN10	-	0.80	0.80
AN11 (a)	1.15	1.15	-
AN11 (b)	0.65	0.65	-

Tableau B4 : Distance de migration des bandes diagnostiques amplifiées (exprimées en kb) de quatre amorces pour trois taxons de *Dombeya* vivant en sympatrie à Dos d'Ane (Ile de La Réunion).

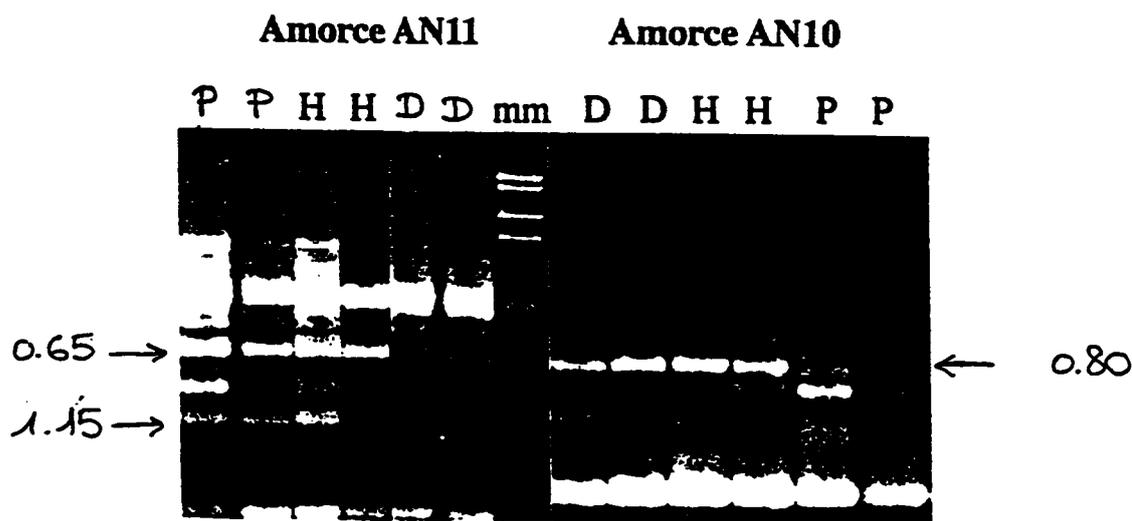


Figure B8: Amplification des fragments d'ADN avec deux amorces différentes de 10 paires de bases. Pour les deux amorces, P = *Dombeya punctata*, H = hybrides supposés, D = *D. delislei*, mm = marqueur moléculaire.

cette technique pour des études de plantes rares ou protégées. La connaissance préalable du génome n'est pas indispensable puisque les amorces sont suffisamment petites pour trouver des sites de fixation. La technique RAPD est aussi peu onéreuse, comparée aux RFLP basés sur l'utilisation d'enzymes de restriction qui ont la propriété de couper l'ADN au niveau d'une séquence spécifique puis de sondes (Bishop & Skolnick 1980, Botstein et al. 1980). En effet, les sondes RFLP sont souvent radioactives donc dangereuses et chères.

Outre le fait que les amorces se fixent aléatoirement sur l'ADN et peuvent donc adhérer à n'importe quel acide nucléique indésirable, les limites des RAPD résident essentiellement dans le choix des amorces et des conditions de PCR. La taille des amorces détermine le degré de spécificité du génome. Si les amorces sont trop petites, trop de séquences seront amplifiées et inversement. Une taille moyenne de 10 paires de bases semble donner des résultats assez probants et reproductibles (Hadrys et al. 1992). Enfin, les conditions de réaction de la PCR (la température, le type et la concentration de polymérase utilisée ou la concentration en ions Magnésium (Innis & Gelfand 1990)) sont très importantes du fait de la sensibilité de la réaction. Malgré tout, les marqueurs RAPD ont de nombreuses applications dont quelques exemples sont notés dans l'encadré B3.

Il est crucial de souligner dès à présent que notre étude n'est pour le moment que préliminaire, mais suite aux résultats obtenus, nous envisageons de réitérer l'expérimentation pour obtenir des résultats plus probants et fiables sur d'autres individus puis sur d'autres taxons.

Le matériel végétal a été prélevé dans des populations naturelles situées à Dos d'Ane à raison de 10 individus (5 mâles et 5 femelles) de chacune des espèces de *Dombeya delislei* et *Dombeya punctata* et 10 individus hermaphrodites de *D. sp* supposé hybride entre les deux espèces précédentes. Pour chaque individu étiqueté, de jeunes feuilles sont prélevées et placées à -20°C avant extraction. Le protocole détaillé de la technique RAPD est indiqué en annexe.

Etant donné le coût relativement élevé du protocole (essentiellement du aux purifications d'ADN) et le peu de temps qui nous était imparti, nos données restent préliminaires mais permettent néanmoins d'avoir une idée sur la présomption d'hybride. Seuls 18 individus donnent des profils électrophorétiques constants et exploitables. Huit amorces de la série AN ont été testées pour tous les individus mais seulement quatre donnent quelques résultats (**tableau B4** et **figure B8**). Les autres amorces donnent des profils complexes, souvent très similaires pour les trois taxons ou bien des profils simples mais dont les fragments d'ADN sont de poids moléculaires trop faibles pour être exploités.

Les résultats obtenus avec quatre amorces ne permettent pas de conclure quant à l'origine de *D. sp* mais il est néanmoins clair que ce taxon présente des bandes à priori spécifiques de chacune des deux espèces. Trois amorces ayant des bandes spécifiques de *D. delislei* se trouvent chez *D. sp* et une amorce ayant deux bandes spécifiques de *D. punctata* donne les mêmes profils pour *D. sp*. Etant

Tableau B5: Production en fruits naturelle durant deux années (1996-1997) et suite à une expérimentation de pollinisation manuelle en 1997. N = nombre de fleurs pollinisées dans l'expérimentation manuelle. Toutes les valeurs de production en fruits sont données en pourcentage de fruit par fleur.

A : *D. delislei* (femelles)

plante	Production en fruits naturelle			Source de pollen en pollinisation manuelle			
	année			<i>D. delislei</i>		<i>D. sp</i>	
	1996	1997	moyenne	N	Production	N	Production
1	0.481	0.511	0.496	8	0.500	3	0.333
2	0.734	0.730	0.732	10	0.700	7	0.429
3	0.550	0.489	0.520	10	0.700	6	0.667
4	0.636	0.498	0.567	7	0.714	4	0.500
5	0.803	0.668	0.736	9	0.778	-	-
moy.	0.641	0.579	0.610	44	0.678	20	0.482
SE	0.059	0.050	0.052		0.047		0.071

B : *D. delislei* (mâle)

plante	Production naturelle			Autofertilité		autopollinisation manuelle		allopollinisation manuelle	
	année			N	production	N	production	N	production
	1996	1997	moyenne						
1	0.000	0.000	0.000	-	-	9	0	7	0.000
2	0.128	0.083	0.106	10	0	7	0	10	0.100
3	0.000	0.143	0.072	3	0	6	0	9	0.111
4	0.131	0.170	0.151	-	-	8	0	9	0.333
5	0.368	0.000	0.184	8	0	7	0	6	0.500
6	0.238	0.421	0.330	9	0	10	0	8	0.250
moy.	0.144	0.136	0.140	30	0	47	0	20	0.216
SE	0.058	0.064	0.046						0.075

C: *D. sp*

plante	Production naturelle	Autofertilité		Autopollinisation manuelle		Allopollinisation manuelle	
	1997	N	Production	N	Production	N	Production
1	0.457	5	0.200	7	0.286	5	0.400
2	0.450	7	0.143	6	0.500	3	0.667
3	0.352	4	0.500	4	0.500	-	-
4	0.211	1	1.000	-	-	-	-
moy.	0.368	17	0.461	17	0.429	8	0.534
SE	0.058		0.196		0.226		0.134

donné la complémentarité des résultats des études morphologique et génétique, *D. sp* pourrait être issu d'un croisement entre *D. delislei* et *D. punctata*. Cette étude devrait malgré tout être complétée par un plus grand nombre d'individus de chaque taxon, un plus grand nombre d'amorces spécifiques et surtout l'analyse simultanée d'autres espèces de *Dombeya* pour vérifier la spécificité des bandes. Cette étude est actuellement en cours.

2.2.3. Biologie florale et pollinisations contrôlées

Par ailleurs, deux autres résultats intéressants ont été montrés par une expérimentation de pollinisation manuelle entre *D. delislei* et *D. sp* qui présentent un chevauchement dans leur période de floraison à Dos d'Ane (Humeau et al. b). Quinze individus (5 plants femelles et 6 plants mâles de *D. delislei*, ainsi que 4 plants de *D. sp*) ont pu être pollinisés manuellement et ont survécu aux arrachages des sacs utilisés pour isoler les inflorescences. Pour chaque individu, une partie des fleurs pollinisées manuellement nous a permis d'observer la croissance des tubes polliniques tandis qu'une autre partie servait à quantifier la production en fruits issus de ces pollinisations manuelles. Les protocoles détaillés sont décrits dans l'annexe 3. Il est important de souligner ici que les espèces de *Dombeya* sont nettement protandres et qu'il n'est pas possible d'émasculer les fleurs avant de les polliniser sans détruire les structures florales. Le pollen est très souvent libéré quand les pétales sont encore imbriqués les uns dans les autres.

Les principaux résultats de cette étude sont:

(1) Les fleurs des individus supposés hybrides sont hermaphrodites morphologiquement et fonctionnellement. En effet, toutes les fleurs des individus sont similaires morphologiquement et présentent toutes un androcée dont les anthères libèrent du pollen viable et un gynécée dont les stigmates sont normalement récurvés et dont les ovaires contiennent chacun 10 ovules. De plus, tous les individus produisent des fruits et des graines en conditions naturelles,

(2) Certains de ces arbres sont autocompatibles, contrairement aux individus de *D. delislei*, pour qui les autofécondations des fleurs mâles capables de faire des fruits n'ont pas marché. Ces individus semblent donc être auto-incompatibles (**tableau B5**),

(3) Malgré l'auto-incompatibilité chez les individus mâles examinés de *D. delislei*, les tubes polliniques germent sur leurs stigmates et poussent jusqu'à la base du style (**tableau B6**). Le système d'auto-incompatibilité est donc très tardif et il peut s'agir également d'une dépression de consanguinité précoce car nos observations des cavités ovariennes de ces individus montrent que certains tubes polliniques atteignent les ovules. Nous n'avons pas pu voir si la fécondation a lieu ou non, les expérimentations de coloration des ovules ayant échouées. Néanmoins, dans les deux cas, les ovules ne sont plus disponibles pour une allofécondation,

(4) Chez les individus femelles de *D. delislei*, les pollinisations avec du pollen provenant des plants mâles de la même espèce donnent significativement de meilleurs résultats ($t = 4.376$, $p < 0.001$) qu'avec du pollen provenant des individus de *D. sp*. Ce qui suggère un léger isolement reproducteur des individus hermaphrodites.

Tableau B6: Croissance des tubes polliniques en auto- et allofécondation manuelle et autofertilité de *Dombeya delislei* et *Dombeya sp.*

		CROISSANCE DES TUBES POLLINIQUES		
Stigmate	Pollen	Nombre de stigmates pollinisés par plante	Nombre total de stigmates pollinisés	% de stigmates ayant du pollen germé jusqu'à la base du style
<i>D. delislei</i> (femelle)	<i>D. delislei</i>	5	25	100
	<i>D. sp</i>	5	25	100
<i>D. delislei</i> (mâle)	autopollinisation manuelle	5	30	100
	allopollinisation manuelle	5	30	100
	autopollinisation spontanée	7.75	33	93.7
<i>D. sp</i>	autopollinisation manuelle	5	20	100
	allopollinisation manuelle	5	20	100
	autopollinisation spontanée	7.67	23	100

2.3. Discussion: conséquences écologiques et évolutives de l'hybridation

Bien que préliminaires, nos résultats d'étude morphologique et moléculaire vont dans le sens de l'hypothèse d'un hybride entre *D. punctata* et *D. delislei*. Ainsi, si ces résultats sont ultérieurement confirmés, l'hybridation pourrait s'avérer être un phénomène évolutif important pour les *Dombeya* de La Réunion. En effet, il s'agirait alors d'examiner les différents cas d'hybridation supposés (**tableau B2**) de manière à avoir une vue globale de la structuration taxonomique dans ce genre à La Réunion. Ces supposés hybrides semblent avoir un succès adaptatif non négligeable ou du moins correspondant aux conditions du milieu puisque la population de *D. sp* à Dos d'Ane s'est installée en sympatrie avec les parents. Il est possible que ces hybrides aient pu coloniser des microhabitats différents de ceux de leurs parents (zone plus sèche ou plus humide, pente plus forte...). Ainsi, selon le modèle de Templeton (1981), si les habitats de plusieurs taxons sont différents, alors la cohabitation est possible. Enfin, cette facilité de coexistence des hybrides pourrait être liée à deux caractères importants que nous avons observés. D'une part, ces individus sont hermaphrodites et d'autre part, ils sont, au moins en partie, autocompatibles et plus que les individus mâles du supposé parent partiellement dioïque.

Un résultat inattendu relatif à ces hybrides est qu'ils possèdent des fleurs hermaphrodites contrairement à leurs supposés parents qui sont soit strictement dioïques soit partiellement dioïques dans le site étudié. Ce phénomène pose une importante question; l'hermaphrodisme, qui peut être considéré dans ce genre comme un caractère ancestral (Friedmann 1987), peut il être restauré par hybridation naturelle interspécifique entre deux espèces dioïques?

Le retour aux conditions ancestrales fut remarqué par Darwin (1868) quand différentes formes de pigeons se croisent. Dans le genre *Wikstroemia*, Mayer & Charlesworth (1992) trouvent que certains descendants issus de croisements artificiels entre individus présentant différentes expressions de la dioécie (cryptique ou stricte) ont des fleurs complètement hermaphrodites. De même, les deux espèces de *Dombeya* étudiées à Dos d'Ane s'expriment différemment dans leur dioécie. Bien que les espèces soient toutes deux dioïques cryptiques, *D. delislei* est partiellement dioïque tandis que *D. punctata* est dioïque stricte. Nous avons donc une situation similaire à celle de Mayer & Charlesworth (1992) avec deux types de dioécie. L'originalité de notre étude réside dans le fait qu'elle est basée sur une population naturelle, ce qui souligne la signification écologique et évolutive de l'hybridation.

Deux hypothèses pourraient expliquer la restauration de l'hermaphrodisme par croisement de deux espèces de *Dombeya* qui présentent différentes expressions de la dioécie. Premièrement, le contrôle génétique du sexe pourrait être différent chez les deux espèces. Cette hypothèse fut suggérée par Mayer & Charlesworth (1992) pour expliquer la restauration de l'hermaphrodisme lors de croisements entre populations dioïques du genre *Wikstroemia* qui diffèrent dans leur expression. Ces auteurs supposent que la dioécie a évolué au moins deux fois pour ce genre d'Hawaii. Les deux

Encadré B4 : RESTAURATION DE L'HERMAPHRODISME DANS LE GENRE *WIKSTROEMIA*

(Mayer & Charlesworth 1992):

Quelques données préliminaires:

Le genre *Wikstroemia* à Hawaii est constitué d'une douzaine d'espèces dont la distinction pose problème du fait de la continuité des variations morphologiques parmi l'ensemble des espèces. Ce genre présente aussi une importante diversité des systèmes de reproduction. Une population est hermaphrodite, d'autres sont dioïques strictes (mais chaque fleur possède des vestiges du sexe non fonctionnel) et d'autres sont dioïques cryptiques (Mayer 1990).

Interprétations des croisements interpopulationnels:

<u>Croisements:</u>	x	—>	descendants	<u>Légendes:</u>	M: individus dioïques strictes
	M x M	—>	M (mâle et femelle)		C: individus dioïques cryptique
	C x C	—>	C (mâle et femelle)		H: individus hermaphrodites
	C x M	—>	H		
	M x C	—>	M (male) + C (male) + H		

Au vu de ces résultats, Mayer & Charlesworth (1992) proposent une explication génétique pour la restauration de l'hermaphrodisme dans certains croisements. Etant donné que le même croisement ne donne pas les mêmes descendants quand l'expression du sexe des parents change, plusieurs hypothèses sont émises:

- 1) les parents ont des contrôles génétiques du sexe différents, ainsi les gènes contrôlant la dioécie ne s'expriment pas s'ils sont récessifs.
- 2) les individus mâles portent des chromosomes sexuels hétérogamétiques dont un chromosome Y détermine le caractère mâle.
- 3) Des allèles de stérilité mâle et femelle sont liés aux chromosomes sexuels.
- 4) Les facteurs de stérilité mâle associés aux chromosomes X sont récessifs (**m**)
- 5) Les facteurs de stérilité femelle associés aux chromosomes Y sont dominants (**F**) dans la population M et récessifs (**f**) dans la population C.

En tenant compte de ces hypothèses, les croisements 3 et 4 peuvent être schématisés comme suit:

<u>Génotypes des parents :</u>	Population M		Population C	
	femelle M	mâle M	femelle C	mâle C
	X _M (m)	X _M (m)	X _C (m)	X _C (m)
	X _M (m)	Y _M (F)	X _C (m)	Y _C (f)

Le croisement entre une femelle M et un mâle C donne **100 % d'hermaphrodites**, puisque les allèles de stérilité sont non homologues pour les deux chromosomes et récessifs.

Le croisement entre une femelle C et un mâle M donne **50 % d'hermaphrodites** et **50 % d'individus mâles** grâce à la dominance de l'allèle de stérilité femelle porté par le chromosome Y.

espèces de *Dombeya* sont dioïques cryptiques (comme le sont toutes les autres espèces dioïques de *Dombeya* à La Réunion) donc il est moins probable qu'elles aient des origines différentes. Cependant, étant donné que *D. punctata* est strictement dioïque et *D. delislei* est partiellement dioïque, il est possible que le contrôle génétique de la dioécie ne soit pas exactement le même chez les deux espèces. Si les allèles contrôlant la dioécie sont récessifs (voir Mayer & Charlesworth 1992 et encadré B4) à des loci différents chez les deux espèces, les croisements entre ces deux espèces peuvent engendrer des descendants hermaphrodites.

Une deuxième explication pour la restauration de l'hermaphroditisme par croisements interspécifiques peut être proposée. Il est possible que l'origine de la dioécie soit la même pour les deux espèces mais qu'il y aurait eu, depuis la diversification du genre, dans chaque espèce, une co-adaptation entre les gènes responsables de l'expression du sexe. Lors des croisements entre espèces, les gènes auraient suffisamment divergé pour empêcher l'expression de la dioécie dans la descendance. Malheureusement, nos données ne permettent pas de distinguer ces différentes hypothèses mais elles offrent un exemple tout à fait original des effets potentiels de l'hybridation interspécifique sur l'évolution des systèmes de reproduction.

Par ailleurs, il semble que cet exemple ne soit pas unique. Bien que nos observations soient un peu limitées en effectif, il existe deux autres cas d'individus hermaphrodites qui, morphologiquement, ont des caractères communs à deux espèces de *Dombeya*. Un individu isolé à Bois de Nèfles a des fleurs hermaphrodites très similaires à celles de *D. elegans* (corolle peu étalée, pétale rose, par exemple) et qui produisent des fruits contenant des graines. Ses feuilles ont la texture de *D. elegans* et la pilosité de *D. pilosa*, la forme est intermédiaire. L'autre exemple est une population d'une trentaine ou moins d'individus hermaphrodites fertiles situés à La Nouvelle qui rassemblent les caractères morphologiques de *D. pilosa* et *D. punctata*. Les supposés croisements entre une espèce strictement dioïque et une espèce partiellement dioïque pourraient donc engendrer des individus hermaphrodites. Par contre, d'autres exemples de croisements entre espèces strictement dioïques semblent produire des individus unisexués. A Bois de Nèfles, deux individus a priori mâles ont des caractères de *D. reclinata* et *D. ficulnea*. Une population, que nous avons nommée *D. x*, d'individus strictement dioïques situés à Bellevue pourrait être issue d'un croisement entre *D. ficulnea* et *D. punctata* (hypothèse soutenue par F. Friedmann, com. pers.). Une analyse moléculaire de ces différents taxons serait souhaitable pour vérifier l'hypothèse selon laquelle il existe différents types de dioécie au sein des espèces de *Dombeya* endémiques de La Réunion.

Une seconde caractéristique importante des individus de *D. sp*, l'hybride supposé entre *D. delislei* et *D. punctata*, est qu'ils sont **autocompatibles**, contrairement aux individus mâles de *D. delislei* capables de faire des fruits qui sont auto-incompatibles. Néanmoins, ce résultat est à interpréter avec précaution étant donné le petit échantillonnage utilisé pour les expérimentations de pollinisation manuelle.

L'autocompatibilité est une condition idéale pour (1) l'installation d'une population de plantes quand les individus sont peu nombreux et qu'il y a un manque de pollinisateurs (Baker 1955) et (2) l'isolement reproducteur quand il y a contact entre taxons apparentés, comme par exemple dans les zones de contact entre taxons de niveaux de ploïdie différents (Petit et al. 1997) ou entre populations adaptées au milieu (Antonovics 1968). En effet, l'évolution de l'autofécondation (et sa contribution à l'isolement reproducteur) a toujours été considérée comme un processus important dans la spéciation chez les végétaux (Grant 1981). L'autocompatibilité pourrait donc avoir un rôle important pour une bonne installation de *D. sp* en sympatrie avec ses parents, d'autant plus que la période de floraison de *D. sp* est assez similaire à celle de *D. delislei*.

Pour conclure, nous envisageons de vérifier la nature de l'hybride décrit ci-dessus, ou du moins, de conforter nos résultats préliminaires en augmentant le nombre d'individus des trois taxons, le nombre de combinaison d'espèces à Dos d'Ane (En effet, *D. elegans*, *D. umbellata*, *D. acutangula* et *D. ferruginea* existent également dans la station de Dos d'Ane) et enfin en examinant les autres cas possibles d'hybridation que nous avons rencontrés ou qui sont supposés par Friedmann (1987) (tableau B3).

3. Discussion: évolution de la dioécie chez les *Dombeya*

Le système de reproduction de chaque espèce de *Dombeya* n'étant pas connu aux débuts de nos travaux, notre étude est constituée d'une partie descriptive car nous avons orienté nos recherches vers un aperçu général du maximum d'espèces que nous pouvions étudier, en nous attardant parfois sur certains cas intéressants. Nos observations préliminaires ont montré que trois des espèces de *Dombeya* particulièrement étudiées présentent certains individus mâles capables de faire des fruits et des graines. Ces espèces pouvant être considérées à un stade transitoire entre cosexualité et unisexualité, elles offrent l'opportunité d'examiner s'il existe un site d'incompatibilité, ce qui permettrait d'appréhender l'hypothèse génétique d'évolution vers la dioécie. Il s'agit de *D. ciliata*, arbre existant sous forme de petites populations en forêt humide de basse altitude et de montagne, de *D. delislei*, petit arbre de milieu tropical semi-sec et de *D. pilosa*, arbre des forêts humides de montagne. Compte tenu de la taille importante des arbres et du peu d'individus mâles accessibles de *D. pilosa*, nous avons examiné la germination des grains de pollen sur les stigmates des individus mâles des deux autres espèces. D'autres caractères plutôt morphologiques ont été notés pour l'ensemble des espèces et permettent de discuter quelques unes des hypothèses d'évolution vers la dioécie.

Un résultat important de nos travaux est l'existence d'un système d'incompatibilité tardif chez les individus mâles de *Dombeya delislei* à Dos d'Ane capables de faire des fruits et de *D. ciliata* à

Mare Longue. Nos observations des tubes polliniques chez ces espèces montrent que pour les deux types de croisement (auto- et allofécondation), les grains de pollen germent jusqu'à la base du style, voire jusqu'aux ovules pour un individu de *D. delislei*. *D. delislei* et *D. ciliata* semblent donc combiner une tendance vers l'unisexualité à un système d'auto-incompatibilité tardif ou une dépression de consanguinité très précoce qui s'exprime lors de la fécondation.

Un système d'auto-incompatibilité gamétophytique tardive est aussi observé chez des espèces de la même famille, telles que *Theobroma cacao* (Cope 1962, Warren et al. 1995), l'espèce monoïque *Sterculia chicha* (Taroda & Gibbs 1982) et *Cola nitida* (Jacob 1973, 1980). L'existence d'un tel système chez plusieurs genres de cette famille suggère plutôt un système d'incompatibilité tardif chez les espèces étudiées qu'une dépression de consanguinité précoce. De plus, chez *Dombeya delislei*, il ne semble pas y avoir de développement des embryons car les fleurs pollinisées manuellement en autofécondation tombent très rapidement. L'existence d'un tel système pourrait suggérer que l'évitement de l'autofécondation n'est pas une pression importante dans l'évolution vers la dioécie chez ces espèces. Mais la nature tardive de ce système peut provoquer une perte non négligeable d'ovules ou d'embryons issus d'autofécondation. Si un tel système empêche ensuite l'allofécondation des ovules, comme cela a été montré par Lloyd & Schoen (1992), alors il sera, par ses effets, équivalent à la dépression de consanguinité précoce. Ainsi, l'évitement de l'autofécondation peut être une pression de sélection qui a contribué à l'évolution vers la dioécie chez les *Dombeya* de La Réunion, ce qui pourrait être particulièrement important dans le cas des petites populations colonisatrices.

Chez les espèces de *Dombeya* que nous avons étudiées, ce sont toujours les individus mâles qui sont partiellement unisexués. Nous n'avons jamais rencontré d'individus femelles produisant du pollen viable et libéré. Chez les plantes à système de reproduction partiellement dioïque, les deux sexes n'ont pas la même capacité à maintenir fonctionnel le sexe opposé. En effet, chez les plantes à fleurs en général, il est beaucoup moins fréquent de rencontrer des individus femelles produisant du pollen viable que des individus mâles capables de faire des fruits. Il s'avère donc que les plantes mâles sont souvent moins strictes dans l'unisexualité que les plantes femelles. Quelles peuvent en être les causes? L'effort nécessaire pour fabriquer un fruit demande une plus grande dépense énergétique que la fonction plus temporaire des étamines (Henslow 1888). Parallèlement, un individu mâle produit des centaines de milliers de gamètes mâles, beaucoup plus que ce qu'un individu femelle produit en nombre d'ovules. Ainsi, en terme de coût et de bénéfices, si l'on compare les deux sexes, les femelles ont un trop gros risque de perdre tous ou une grande partie de leurs propres ovules par autofécondation si elles produisent seulement quelques fleurs avec du pollen car il y aura énormément d'autopollen par rapport au nombre d'ovules. Par contre, les individus mâles semblent moins désavantagés à produire voire perdre quelques ovules, puisque leur succès reproducteur paternel ne sera pas altéré par la production de quelques structures femelles; la grande majorité de leur pollen sera néanmoins exportée, qu'ils possèdent quelques ovules ou non.

Une autre pression ayant pu favoriser le passage vers l'unisexualité chez les *Dombeya* est la prédation des fleurs et fruits. En effet, nous avons observé que la majorité des espèces sont largement prédatées et notamment par une espèce endémique de *Cratopus* (Coleopteran) et d'autres Coléoptères et larves de micro-Lépidoptères (Marc Attié, com. pers.). Ces insectes détruisent totalement les structures florales contenues dans les boutons floraux ou le gynécée des fleurs en pondant leurs oeufs dans les carpelles de l'ovaire. Il est donc probable que les espèces de *Dombeya*, largement prédatées lors de leur installation sur l'île, aient été contraintes à évoluer vers l'unisexualité pour maintenir un bon succès reproducteur des individus femelles en établissant une meilleure organisation de la prédation. Mais d'autres solutions sont possibles pour réduire le coût de la prédation, l'excrétion de composés secondaires par exemple).

Par ailleurs, si on compare la couleur et la taille des fleurs des *Dombeya* aux Mascareignes et dans les sources présumées d'origine (Afrique et Madagascar), on remarque qu'à La Réunion, par exemple, toutes les espèces sauf *D. elegans* ssp. *elegans* sont blanches ou roses très pâles alors que les espèces africaines hermaphrodites du sous-genre *Dombeya* sont essentiellement roses voire rouges (Seyani 1991). A Madagascar, Arènes (1959) recense, pour ce sous genre, plusieurs couleurs allant du blanc au rouge en passant par le jaune. Une couleur peu voyante et une petite taille de fleurs sont corrélées à la dioécie selon Bawa (1980).

Enfin, la corrélation entre fruits charnus et dioécie (Bawa 1980, Givnish 1980) n'a pas lieu d'être chez les *Dombeya* car toutes les espèces de ce genre ont des fruits secs. Renner et Ricklefs (1995) soulignent d'ailleurs que la corrélation entre la zoochorie et la dioécie au niveau générique est généralement surestimée. Leurs analyses montrent que 65% des 814 genres dioïques examinés sont strictement dispersés par les animaux. Sakai et al. (1995b) soulignent l'importance des relations phylogénétiques dans cette corrélation. En effet, ces auteurs montrent qu'au niveau spécifique, la dioécie est associée aux fruits secs et l'hermaphrodisme aux fruits charnus alors qu'au niveau générique, la dioécie est associée aux fruits charnus chez les taxons ligneux.

Récemment, cependant plusieurs espèces ont été décrites comme ayant des individus hermaphrodites et des individus unisexués qui varient en abondance selon les populations (Wallace & Rundel 1979, Barrett 1992, Costish 1995, Wolfe & Shmida 1997) ou parmi des espèces proches entre elles (Delph 1990, Weller et al. 1990). Une similitude importante parmi ces études et la notre est la tendance vers une spécialisation sexuelle des genres dans des milieux peu productifs ou stressants. En conclusion, il semble que plusieurs hypothèses devraient être prises en compte pour expliquer l'évolution vers la dioécie dans le genre *Dombeya* à La Réunion et particulièrement les variations du système de reproduction que nous avons pu observer. Il est également clair qu'une étude de biologie moléculaire plus poussée permettrait de vérifier nos hypothèses quant aux conséquences de l'hybridation sur l'évolution des systèmes de reproduction.

Partie C

DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE DES FLEURS

1. Problématique

Chez les plantes à fleurs, l'unisexualité s'accompagne souvent d'un dimorphisme sexuel physiologique (Heslop-Harrison 1972), morphologique (Lloyd & Webb 1977, Delph et al. 1996) et même écologique (Bierzychudek & Eckhart 1988). Dans la mesure où la spécialisation sexuelle individualise les sexes, il n'est pas surprenant de constater que le dimorphisme concerne également la morphologie des organes reproducteurs. L'observation de la taille des fleurs chez les espèces unisexuées nous révèle que les fleurs mâles sont dans la plupart des cas différentes des fleurs femelles. Pour certaines plantes, les fleurs mâles seront de plus grande taille alors que chez d'autres espèces, la tendance est inversée. Ce dimorphisme sexuel dans la taille des fleurs peut être relié, comme nous l'avons vu dans l'introduction (Partie A), à des contraintes développementales, à l'attraction des pollinisateurs ou à une fonction protectrice des structures reproductives (Lloyd & Webb 1977, Delph 1996, Delph et al. 1996). Une étude récente de Delph et al. (1996) montre que le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs existe dans toutes, exceptées trois des 102 familles d'angiospermes étudiées et que la direction du dimorphisme est très variable. Ils examinent en particulier les trois hypothèses suivantes (voir aussi introduction): (1) dépendance hormonale de la taille du périanthe vis à vis du pollen, (2) fonction protectrice du périanthe dont la taille est corrélée à celle des organes sexuels et (3) fonction attractive du périanthe induisant une taille supérieure des fleurs mâles pour assurer leur fonction. En se basant sur les corrélations entre la taille du périanthe et la taille des organes sexuels inclus dans la fleur, et sur le fait que la corrélation est moins significative chez les espèces zoogames, les auteurs concluent que les deux fonctions - protection et attraction - peuvent être des causes importantes du dimorphisme sexuel des fleurs chez les plantes unisexuées (voir aussi introduction).

Un résultat particulièrement intéressant des études de Delph et al. (1996) est que le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs semble être très variable dans certains groupes de plantes. Les causes de cette labilité du dimorphisme de la taille des fleurs, et surtout comment elle s'exprime parmi certains taxons proches n'ont pas été étudiées par Delph et al. (1996) ni par aucune autre étude à notre connaissance. De même, le degré de variation du dimorphisme au sein de groupes apparentés et les corrélations que peut avoir ce dimorphisme avec d'autres caractères biologiques n'ont pas été examinés. Il serait pourtant intéressant de savoir si les variations du dimorphisme de la taille des fleurs sont corrélées aux différentes expressions de la dioécie que nous avons pu mettre en évidence dans la partie B.

Nous avons donc cherché à quantifier la variabilité qui peut exister dans les expressions du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs au sein d'une flore, celle de La Réunion puis au sein d'un

Tableau C1: Familles, genres et nombre d'espèces unisexuées (dioïques ou monoïques) à La Réunion utilisées pour l'étude du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs.

FAMILLE	GENRE	Nombre d'espèces	M>F	M<F	M=F
Anacardiaceés	<i>Pourpatia</i>	1	+		
Bégoniacées	<i>Begonia</i>	1	+		
Composées	<i>Eriotrix</i>	1			+
Composées	<i>Faujasia</i>	4		+	
Composées	<i>Helichrysum</i>	2			+
Composées	<i>Hubertia</i>	2		+	
Composées	<i>Monarrhenus</i>	2	+		
Composées	<i>Psiadia</i>	15	+		
Connaracées	<i>Cnestis</i>	1	+		
Ebénacées	<i>Diospyros</i>	1			+
Eriocaulacées	<i>Eriocaulon</i>	1			+
Euphorbiacées	<i>Acalypha</i>	2	+		
Euphorbiacées	<i>Antidesma</i>	1			+
Euphorbiacées	<i>Claoxylon</i>	5	+		
Euphorbiacées	<i>Cordemoya</i>	1			+
Euphorbiacées	<i>Croton</i>	1			+
Euphorbiacées	<i>Drypetes</i>	1			+
Euphorbiacées	<i>Euphorbia</i>	5		+	
Euphorbiacées	<i>Phyllanthus</i>	3	+		
Euphorbiacées	<i>Securinega</i>	1		+	
Euphorbiacées	<i>Stillingia</i>	1		+	
Flacourtiacées	<i>Scolopia</i>	1			+
Hernandiaceés	<i>Hernandia</i>	1		+	
Liliacées	<i>Cordyline</i>	1	+		
Liliacées	<i>Astelia</i>	1		+	
Liliacées	<i>Smilax</i>	1			+
Loranthacées	<i>Viscum</i>	1			+
Loranthacées	<i>Korthalsella</i>	1			+
Monimiaceés	<i>Monimia</i>	3	+		
Monimiaceés	<i>Tambourissa</i>	2	+		
Moracées	<i>Ficus</i>	5			+
Moracées	<i>Maillardia</i>	1	+		
Myrsinacées	<i>Embelia</i>	3			+
Myrtacées	<i>Psiloxylon</i>	1			+
Palmiers	<i>Acanthophænix</i>	1	+		
Palmiers	<i>Dictyosperma</i>	1			+
Palmiers	<i>Hyophorbe</i>	1	+		
Palmiers	<i>Latania</i>	1		+	
Pandanacées	<i>Pandanus</i>	3	+		
Pittosporacées	<i>Pittosporum</i>	1	+		
Rubiaceés	<i>Antirhea</i>	1			+
Rubiaceés	<i>Bertiera</i>	2	+		
Rubiaceés	<i>Chassalia</i>	2	+		+
Rubiaceés	<i>Fernelia</i>	1			+
Rubiaceés	<i>Pyrostria</i>	2			+
Rutacées	<i>Euodia</i>	6	+		
Rutacées	<i>Toddalia</i>	1			+
Rutacées	<i>Vepris</i>	1		+	
Rutacées	<i>Zanthoxylum</i>	1			+
Sapindacées	<i>Allophylus</i>	1			+
Sapindacées	<i>Cossinia</i>	1			+
Sapindacées	<i>Dodonaea</i>	1			+
Sapindacées	<i>Doratoxylon</i>	1			+
Sapindacées	<i>Molinea</i>	1		+	
Sterculiacées	<i>Dombeya</i>	11	+		
Sterculiacées	<i>Ruizia</i>	1	+		
Urticacées	<i>Boehmeria</i>	1			
Urticacées	<i>Droguetia</i>	2	+		
Urticacées	<i>Elatostema</i>	1			
Urticacées	<i>Obetia</i>	1			+
Urticacées	<i>Pilea</i>	5	+		
Urticacées	<i>Pouzolzia</i>	1		+	
Urticacées	<i>Procris</i>	1	+		

groupe d'espèces appartenant au genre *Dombeya*. Dans cette partie de la thèse, les questions générales sont de deux ordres:

- 1) Comment s'exprime le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs au sein de la flore indigène et unisexuée de La Réunion? Peut-on mettre en évidence des corrélations entre l'amplitude du dimorphisme sexuel et d'autres caractères biologiques et écologiques?
- 2) Quelle est l'étendue du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs entre taxons apparentés appartenant au genre *Dombeya* où la dioécie s'exprime de manière variable selon les espèces et les populations d'une même espèce? Parmi les espèces de ce genre, existe-t-il une relation liant l'évolution vers la dioécie avec les variations de la taille des fleurs?

2) Etude comparative du dimorphisme sexuel chez les plantes unisexuées indigènes de La Réunion

2.1. Matériel et méthodes

Afin de déterminer quelles sont les grandes tendances du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs à La Réunion, nous avons tout d'abord recensé les différentes espèces unisexuées indigènes ou endémiques de l'île. Sur les 76 familles existant naturellement à La Réunion, 23 familles possèdent au moins une espèce unisexuée. 63 genres ont ainsi été recensés, ce qui représente 123 espèces à fleurs unisexuées (monoïques ou dioïques) (**tableau C1**). Les fleurs de 53 espèces ont été récoltées lors de sorties sur le terrain. Le diamètre des fleurs et la longueur des pétales de 1 à 20 individus par sexe et trois fleurs par individu ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse d'une précision de 0.01 mm. Les fleurs des espèces restantes qui sont rares ou peu abondantes n'ont pu être mesurées, les données ont été prises dans la flore des Mascareignes, quand elles étaient disponibles (Bossier et al. 1978 à 1994). Ainsi, nous avons pu qualifier le dimorphisme de 60 genres et 118 espèces.

La taille des fleurs mâles et femelles est comparée à l'aide d'un test de Student (Sokal & Rohlf 1981) permettant la comparaison des moyennes obtenues pour la longueur des pétales ou pour le diamètre des fleurs. A l'issue de ce test statistique, les espèces sont classées en trois catégories selon la taille relative des fleurs mâles et femelles:

- (1) mâle = femelle,
- (2) mâle < femelle,
- (3) femelle < mâle.

Pour les espèces dont les données étaient disponibles uniquement dans la flore des Mascareignes, le classement est effectué selon des critères plus subjectifs. Quand les auteurs précisent, par exemple, que les pétales des fleurs mâles mesurent entre 2 et 2.5 mm et ceux des fleurs femelles, 1 mm, l'espèce est considérée comme dimorphique avec des fleurs mâles plus grandes que

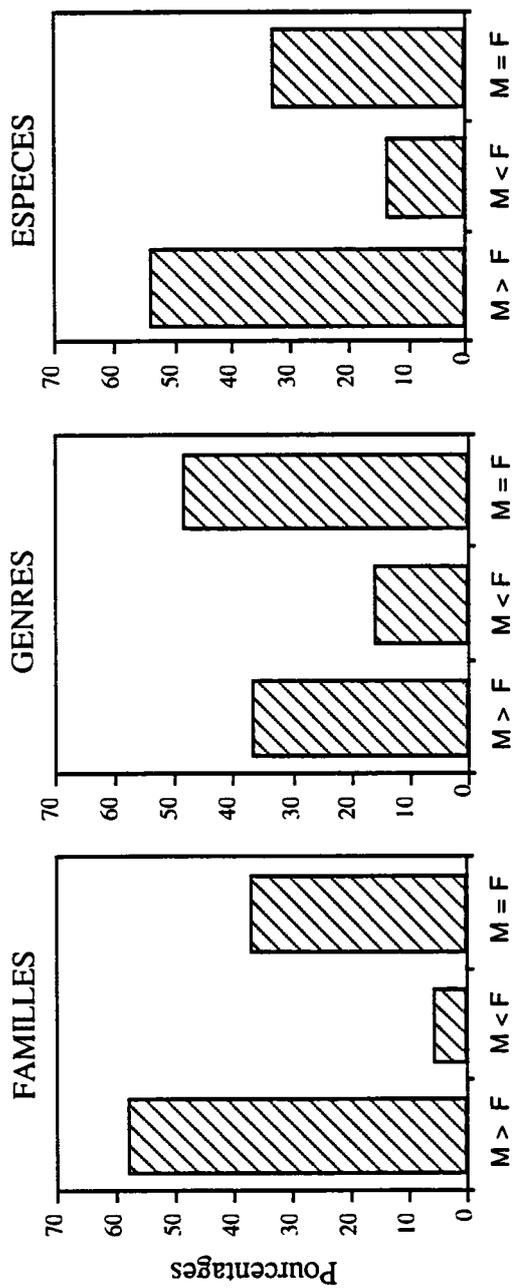


Figure C1 : Pourcentages de dimorphisme sexuel de la taille des fleurs des espèces unisexuées à La Réunion, selon trois critères: M>F : fleurs mâles plus grandes que fleurs femelles, M<F: fleurs femelles plus grandes que fleurs mâles, M=F: pas de dimorphisme sexuel.

les fleurs femelles. En cas de données trop proches, l'espèce est considérée comme non dimorphe. Il est donc probable que le nombre total d'espèces dimorphiques soit sous estimé.

Nous avons examiné la répartition du dimorphisme du diamètre des fleurs et de la longueur des pétales à l'intérieur des familles, des genres et parmi les espèces indigènes de La Réunion. Une famille ou un genre est considéré comme présentant du dimorphisme quand au moins un des taxons de niveau inférieur est sexuellement dimorphe. Etant donné qu'il y a peu de différences entre les données relatives au diamètre des fleurs et celles de la longueur des pétales, nos résultats présentés ici concernent particulièrement la longueur du périanthe pour pouvoir être comparés à ceux de Delph (1996) et Delph et al. (1996).

2.2. Etendue du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs

Dans la flore unisexuée de La Réunion, plus de 60% des familles ont au moins une espèce dimorphique. En comparant nos données à celles de Delph (1996) qui a étudié 436 taxons de milieu tempéré ou tropical, nous pouvons remarquer que la tendance générale est la même, c'est à dire un fort pourcentage de dimorphisme. Cependant, ce taux est moins élevé à La Réunion. Delph et al. (1996) trouvent que le dimorphisme existe dans près de 85% des cas étudiés et classés en éliminant les relations phylogénétiques. Néanmoins, notre étude est effectuée sur un petit échantillonnage, localisé au sein d'une flore insulaire, comparée à celle de Delph et al. (1996) qui est beaucoup plus globale, ce qui pourrait expliquer les différences observées.

Quel que soit le niveau taxonomique, la répartition du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs entre les trois catégories est très semblable (**figure C1**). Selon le niveau taxonomique, le pourcentage de dimorphisme varie de 70% environ chez les espèces à 50% chez les genres. Les pourcentages obtenus pour les familles sont très similaires à ceux des espèces alors que les genres présentent moins de cas de dimorphisme et surtout beaucoup moins de cas où les fleurs mâles sont plus grandes que les fleurs femelles. Ceci peut s'expliquer par le fait que plusieurs genres regroupent de nombreuses espèces pour lesquelles le dimorphisme est en faveur des mâles (*Claoxylon*, *Pilea*, *Dombeya*...). Ces différences reflètent donc simplement la richesse ou la pauvreté générique ou spécifique des taxons étudiés et illustrent les relations phylogénétiques qui peuvent exister dans ces taxons.

Parmi les taxons dimorphiques présents à La Réunion, il y a plus souvent de cas où les fleurs mâles sont plus grandes que les fleurs femelles que l'inverse, quel que soit le niveau taxonomique. Ce résultat semble en désaccord avec ceux de Delph (1996) puisque ses données en milieu tropical révèlent que la taille des fleurs mâles n'est pas plus souvent supérieure à celle des fleurs femelles.

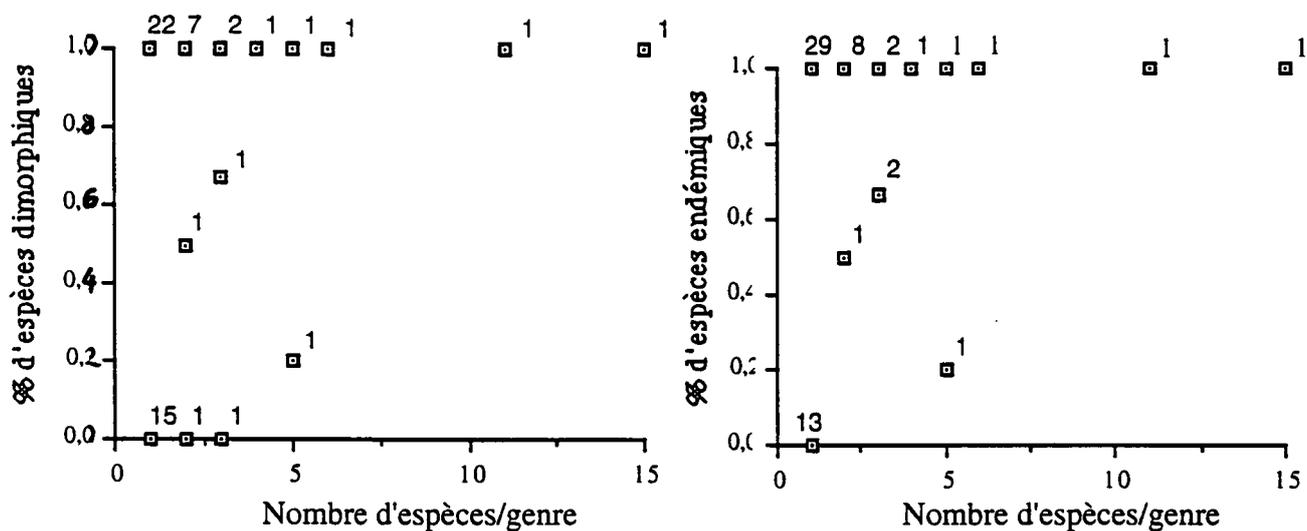


Figure C2 : Pourcentages d'espèces dimorphiques par genre (à gauche) et d'espèces endémiques par genre (à droite) en fonction du nombre d'espèces par genre pour la flore indigène unisexuée à La Réunion. En exposant est indiqué, pour chaque point, le nombre d'espèces correspondant à chaque valeur de l'axe des ordonnées.

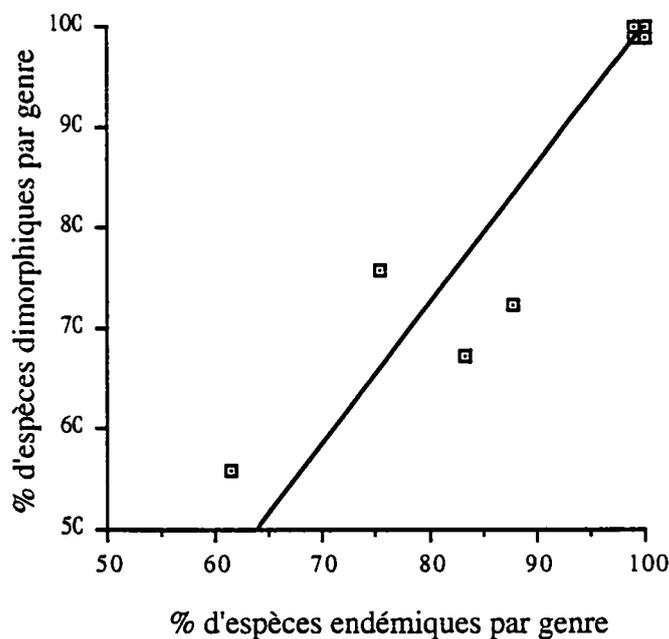


Figure C3 : Corrélation entre endémicité et dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les genres possédant des espèces indigènes unisexuées à La Réunion. Equation de la droite de régression : $y = 0.72x + 28.21$.

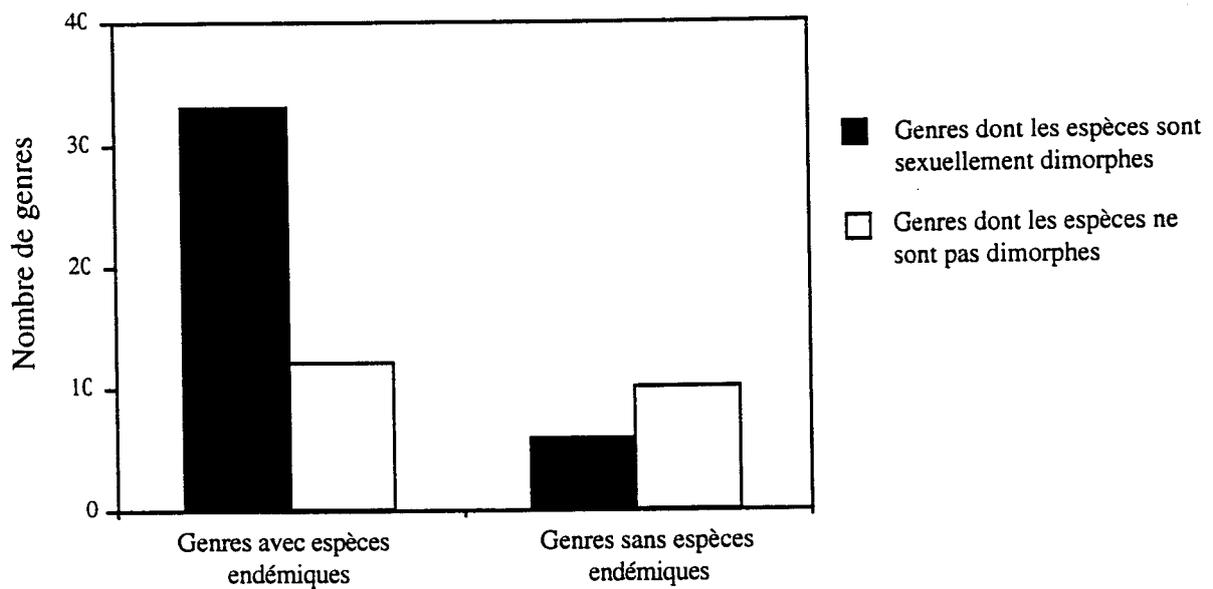


Figure C4 : Répartition du dimorphisme sexuel dans la taille des fleurs au niveau générique en fonction de l'endémicité des espèces.

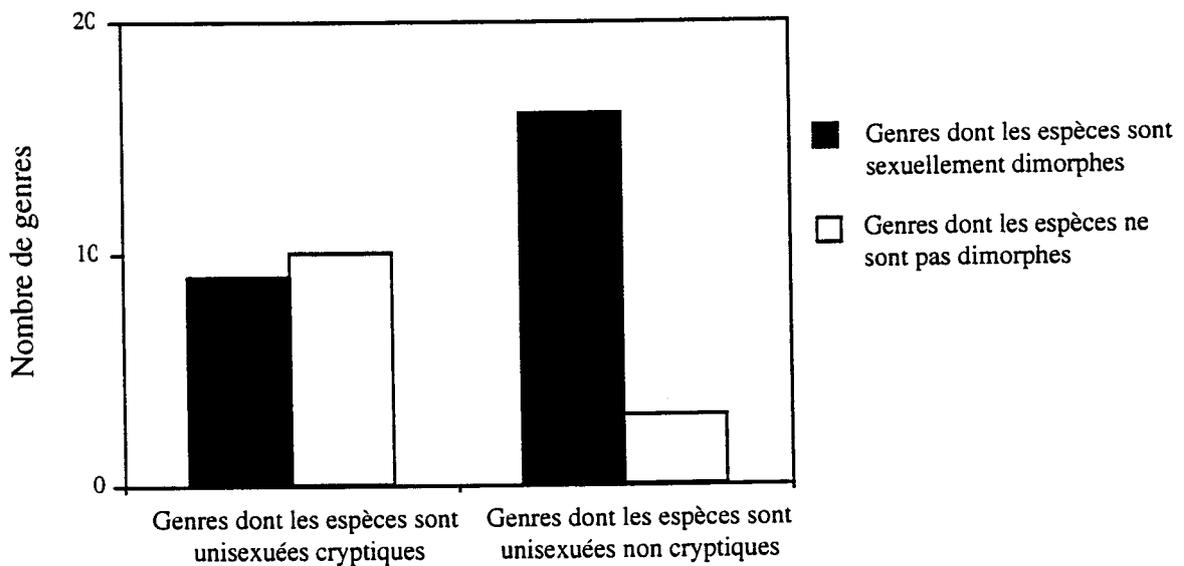


Figure C5 : Répartition du dimorphisme sexuel dans la taille des fleurs au niveau générique en fonction du maintien ou non des organes du sexe opposé pour les espèces unisexuées à La Réunion.

Enfin, nos plus forts taux de dimorphisme biaisé en faveur des fleurs mâles comparés à ceux de Delph et al. (1996) peuvent être liés à la faible proportion d'espèces anémogames de notre étude. En effet, seules quatre espèces sur les 123 examinées (soit 3%) semblent pollinisées par le vent alors que Delph et al. (1996) recensent 21% de taxons anémogames dans leurs analyses. Il est donc possible que nos résultats soient différents de ceux de Delph et al. (1996) car il semble y avoir une association entre le mode de pollinisation et la direction du dimorphisme; l'entomogamie serait corrélée à un dimorphisme en faveur des fleurs mâles.

2.3. Dimorphisme et corrélations écologiques

Pour essayer de comprendre comment se répartit le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs, nous avons corrélié nos données à différents critères tels que le nombre d'espèces par genre, le statut des espèces (endémique ou indigène), le système de reproduction et le type biologique. Un test de Khi-Deux est effectué pour comparer les effectifs, lorsque cela est possible. Les résultats sont analysés au niveau spécifique et générique, ce dernier niveau taxonomique permet d'éliminer l'effet de spéciation important dans plusieurs genres, ce qui peut engendrer un biais (contraintes phylogénétiques) dans les analyses si le nombre d'espèces est élevé (*Psiadia*, *Euphorbia*, *Faujasia*, *Ficus*, *Euodia*, *Dombeya*, *Pilea*...). Ceci est d'autant plus important qu'il n'y a pas d'ambiguïté pour classer les genres, car leurs espèces présentent en général le même caractère (elles sont soit toutes dimorphes et en faveur du même sexe, soit toutes non dimorphes).

Au niveau générique, on peut remarquer que quand le nombre d'espèces indigènes ou endémiques par genre augmente, le pourcentage de ces espèces qui sont dimorphiques augmente aussi (**figure C2**). Il existe donc une forte corrélation positive entre le pourcentage d'espèces endémiques par genre et le pourcentage d'espèces dimorphiques pour la taille des fleurs par genre ($r^2 = 0.841$) (**figure C3**). 84.6% des genres ayant des espèces dimorphes ont aussi des espèces endémiques, alors que seulement 54.5% des genres sans espèces dimorphes ont des espèces endémiques (**figure C4**). De la même manière, parmi les genres ayant des espèces endémiques, 73.3% ont des espèces dimorphiques alors que parmi les genres n'ayant pas d'espèces endémiques (c'est à dire des espèces seulement indigènes), seuls 37.5% ont des espèces dimorphes. Le dimorphisme touche donc deux fois plus de genres pour lesquels les espèces sont endémiques (**figure C4**). Autrement dit, plus un genre possède des espèces endémiques plus la proportion d'espèces dimorphiques augmente (Khi 2 = 15.79, $p < 0.001$). Le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs semble être très lié à l'endémicité.

Une autre corrélation intéressante qui résulte de nos analyses est celle qui révèle que le dimorphisme de la taille des fleurs est plus commun chez les genres dont les espèces ne sont pas cryptiques que chez les genres dont les espèces sont cryptiques (Khi2 = 5.73, $p < 0.05$) (**figure C5**). Cette tendance se retrouve au niveau spécifique (Khi2 = 7.57, $p < 0.01$) mais peut être biaisée par le grand nombre d'espèces de quelques genres, similaires dans le sens du dimorphisme.

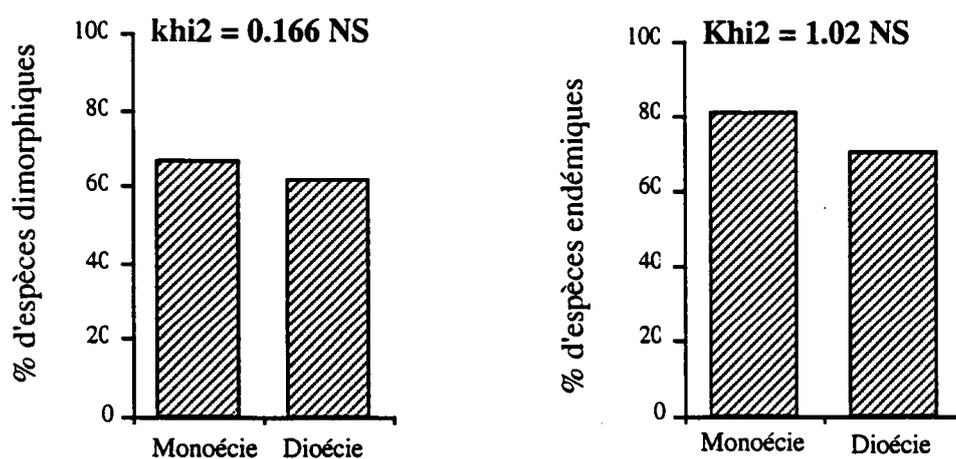


Figure C6: Corrélations entre système de reproduction et dimorphisme sexuel de la taille des fleurs (à gauche) ou endémicité (à droite) chez les espèces unisexuées indigènes de La Réunion.

	ARBRE	ARBUSTE	HERBE	LIANE
Nombre d'espèces dimorphes	14	15	8	1
Nombre d'espèces non dimorphes	10	6	5	3
Total	24	21	13	4
Pourcentage d'espèces dimorphes	58.3	71.4	61.5	25.0

Tableau C2 : Dimorphisme sexuel dans la taille des fleurs en fonction du type biologique des espèces.

Par ailleurs, il n'y a pas de différence dans la répartition du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs entre monoécie et dioécie à La Réunion ($K_{hi} 2 = 0.166$, NS), ni de corrélation entre l'endémicité et le système de reproduction ($K_{hi} 2 = 1.02$, NS) (figure C6). Il ne semble pas non plus y avoir de corrélation entre le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs et le type biologique. En effet, quel que soit le type biologique (arbre, arbuste, herbe), plus de 58% des espèces sont dimorphiques (Tableau C2). Nous excluons de nos conclusions le type biologique "liane" car seulement 4 espèces répondent à ce critère, dont une seule est dimorphique. L'échantillonnage est très nettement insuffisant pour pouvoir discuter ce résultat.

Il aurait été intéressant de pouvoir comparer les modes de pollinisation des espèces afin de voir si les espèces zoogames sont plus dimorphes que les espèces anémogames, comme peut le présager l'hypothèse d'attraction des pollinisateurs. Malheureusement, peu de données existent pour la flore de La Réunion et nos observations de terrain nous permettent de recenser seulement 4 espèces potentiellement strictement anémogames chez les espèces unisexuées étudiées. Ces espèces semblent néanmoins être toutes les quatre non dimorphes.

2.4. Conclusion

Le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs est un phénomène largement étendu dans la flore unisexuée indigène de La Réunion et nous observons un dimorphisme plus prononcé en faveur des fleurs mâles. Cependant, notre étude regroupe peu d'espèces anémogames, ce qui peut orienter les résultats vers un plus fort dimorphisme en faveur des fleurs mâles, étant donné que la fonction attractive du périanthe n'est pas négligeable chez les espèces zoogames. La qualité de l'échantillonnage peut donc influencer fortement les résultats puisque nos tendances sont différentes de celles obtenues par Delph et al. (1996).

Le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs est plus fréquent chez les espèces morphologiquement unisexuées que chez les espèces dioïques cryptiques. Ce qui souligne que la spécialisation sexuelle et la perte de des organes non fonctionnels s'accompagnent d'une modification différente de la taille du périanthe selon le sexe. Ce résultat n'est pas surprenant mais, à notre connaissance, aucune étude comparative ne l'avait mis en évidence.

Enfin, le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs est plus prononcé chez les genres ayant beaucoup d'espèces endémiques. Ainsi, le dimorphisme pourrait être associé à l'évolution des espèces unisexuées et la diversification des taxons qui ont colonisés La Réunion. Cependant, il n'est pas certain que le dimorphisme ait évolué in situ. En outre, sans un cadre phylogénétique, il n'est pas possible de tester la relation entre dimorphisme et diversification. Ceci pose la question du rôle du dimorphisme dans la diversification. Le dimorphisme est-il une conséquence de l'unisexualité, ces deux phénomènes étant simplement liés ou contribue-t-il à la spécialisation sexuelle? En effet, un fait intéressant qui découle de cette étude générale est que dans plusieurs genres, toutes les espèces sont

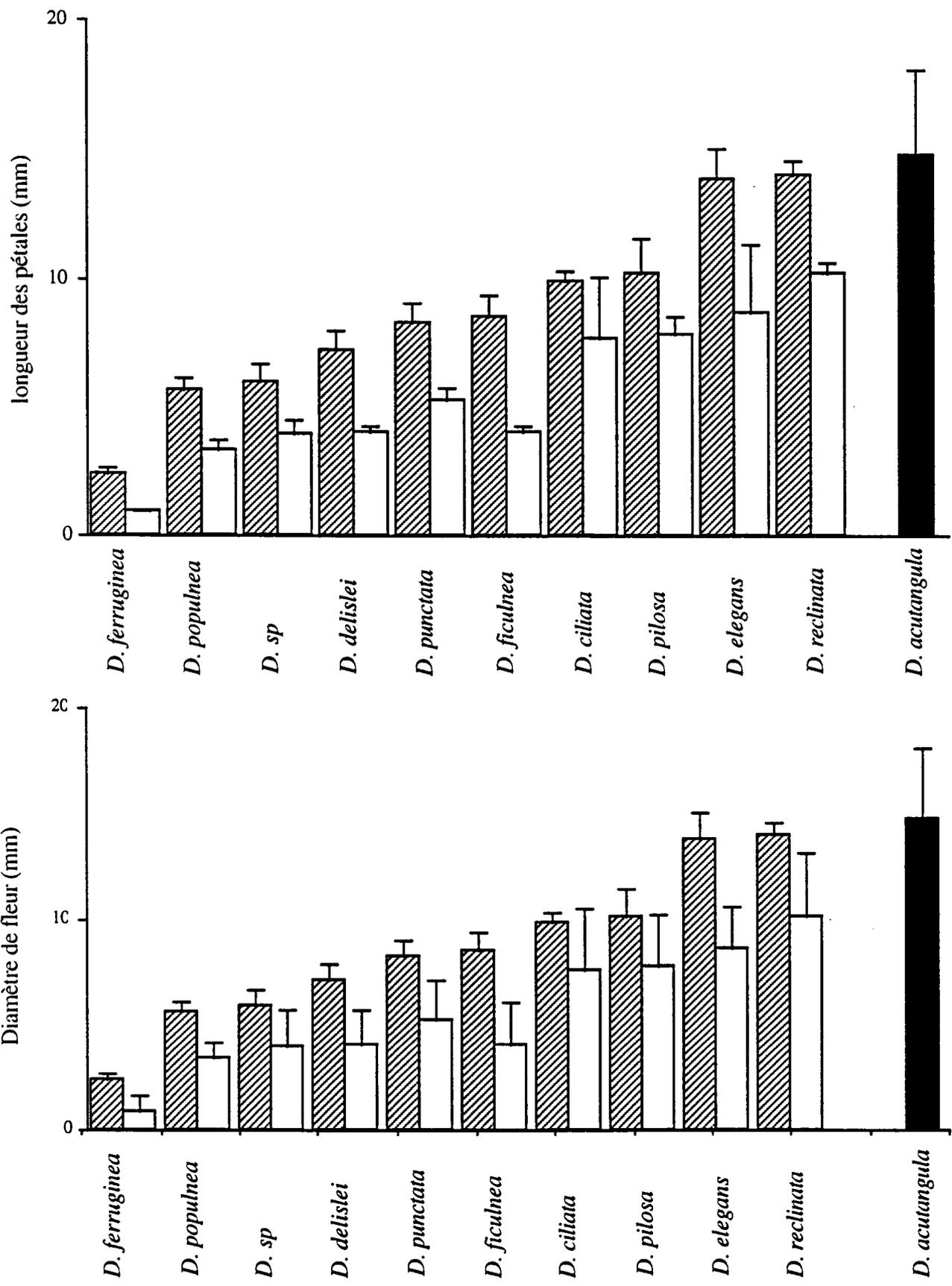


Figure C7: moyennes (\pm SE) de la longueur des pétales et du diamètre des fleurs des individus mâles (barres hachurées) et femelles (barres blanches) des espèces de *Dombeya* à La Réunion. *D. acutangula* est l'espèce hermaphrodite.

dimorphiques pour la taille des fleurs et le biais est souvent en faveur du même sexe. Il serait donc intéressant d'examiner maintenant comment s'exprime ce dimorphisme dans un de ces groupes d'espèces.

3) Variation du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les *Dombeya*

Chez les espèces unisexuées, le dimorphisme peut concerner différents caractères morphologiques, physiologiques ou écologiques. Nos observations morphologiques de l'état végétatif des individus mâles et femelles des différentes populations de *Dombeya* que nous avons examinées ne permettent pas de distinguer les individus mâles des individus femelles. Les surfaces de feuilles ne sont pas significativement différentes entre les sexes quelle que soit l'espèce considérée ($F = 0.17$). Il n'y a pas de différences significatives entre les mâles et les femelles pour les sex-ratios effectués dans ces populations (voir **tableau B1** de la partie B). Par contre, les mesures de Friedmann (1987) semblent indiquer qu'il existe du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les espèces dioïques de *Dombeya*. Nous avons donc orienté nos recherches vers les caractères reproducteurs. Il est impossible de quantifier le nombre total d'inflorescences par individu mais le nombre d'inflorescences déterminé sur cinq branches et le nombre de fleurs par inflorescence ne révèlent aucune différence significative entre les sexes pour toutes les populations et espèces étudiées (Humeau et al. a). L'unité de mesure fut donc la fleur et plus particulièrement le périanthe.

3.1. Tendances générales dans le genre étudié

Pour toutes les espèces de *Dombeya* étudiées, les fleurs mâles sont significativement plus grandes que les fleurs femelles (**figure C7** et Humeau et Thompson, ms soumis). Trois hypothèses peuvent être émises pour expliquer ce dimorphisme sexuel. Il est tout d'abord possible que le dimorphisme de la taille des fleurs soit dû à une sélection pour une meilleure attraction des fleurs mâles, étant donné que ces arbres ont plusieurs centaines de fleurs ouvertes en même temps. Pour des espèces possédant une telle masse florale, une plus grande taille de fleurs peut permettre aux individus mâles d'augmenter la visibilité de l'arbre pour les pollinisateurs arrivant de loin. Cependant, il est aussi possible que la grande taille des fleurs mâles permette à plus de fleurs d'être visitées quand un pollinisateur arrive sur l'arbre ou que ces pollinisateurs s'attardent plus longuement sur les fleurs des individus mâles. Donc l'importance potentielle de la taille des fleurs pour la visite des pollinisateurs ne peut être rejetée. Si les fleurs mâles requièrent plus de visites que les fleurs femelles pour satisfaire pleinement leur fonction sexuelle, alors la sélection pourrait favoriser une grande taille chez les fleurs mâles plutôt que chez les fleurs femelles. Il serait donc particulièrement intéressant d'examiner l'importance de la taille des fleurs pour l'attraction des pollinisateurs.

Tableau C3 : Couleur des fleurs et pollinisateurs observés sur différentes espèces de *Dombeya* à La Réunion.

ESPECES	COULEUR DES FLEURS	POLLINISATEURS OBSERVES				
		Abeilles	Papillons	Sphinx	Oiseaux	Autres
<i>D. ciliata</i>	blanc ou rose pale	<i>Apis mellifera</i>	<i>Euploea goudotii</i> <i>Danaus plexipus</i> <i>Henostesia narcissus</i> <i>Parnarra marchalii</i>	<i>Macroglossum milvus</i>	<i>Zosterops borbonicus</i> <i>Zosterops olivaceus</i>	Mouches
<i>D. reclinata</i>	blanc	<i>Apis mellifera</i>			<i>Zosterops borbonicus</i>	
<i>D. pilosa</i>	blanc, rose pale	<i>Apis mellifera</i>			<i>Zosterops borbonicus</i>	Mouches
<i>D. punctata</i>	blanc ou rose pale	<i>Apis mellifera</i>	<i>Eagris sabadius</i> <i>Euploea goudotii</i> <i>Neptis dumetorum</i> <i>Parnarra marchalii</i>			Mouches
<i>D. ficulnea</i>	blanc	<i>Apis mellifera</i>			<i>Zosterops borbonicus</i>	Mouches Petit diptère Petit coléop.
<i>D. elegans</i> var. <i>elegans</i>	rose	<i>Apis mellifera</i>	<i>Parnarra marchalii</i>		<i>Zosterops olivaceus</i>	
<i>D. ferruginea</i>	blanc					Petit coléop.
<i>D. delistei</i>	blanc	<i>Apis mellifera</i>	<i>Henostesia narcissus</i>	<i>Cephonodes hylas</i>		

Durant l'étude de *Dombeya ciliata* qui montre que le dimorphisme de la taille des fleurs est plus prononcé dans la population de haute altitude que dans les deux populations de basse altitude ($t = 13.94$, $p < 0.001$, Humeau et al. ms soumis), nous avons observé des oiseaux (*Zosterops borbonicum* et *Z. olivaceus*), des papillons (*Euploea goudotii*), des sphinx (*Macroglossum milvus*) comme étant les principaux visiteurs des fleurs de *D. ciliata* dans les populations de basse altitude tandis qu'à haute altitude, les abeilles (*Apis mellifera*) sont les visiteurs les plus abondants (tableau C3). Il existe donc une variabilité de la faune pollinisatrice selon le milieu qui pourrait être corrélée aux différences de dimorphisme de la taille des fleurs chez cette espèce.

Une autre hypothèse expliquant une taille supérieure des fleurs mâles est basée sur un contrôle hormonal des anthères vis à vis du développement du périanthe. Chez les espèces de *Dombeya* étudiées, les fleurs femelles produisent moins de pollen que les fleurs mâles et le pollen n'est pas viable, donc l'hypothèse de contrôle hormonal est tout à fait plausible à condition que le mécanisme soit général. D'autant plus que chez *D. ciliata*, la taille des pétales est positivement corrélée à la production de pollen ($r^2 = 0.3631$, $p = 0.0142$). Des comparaisons qualitatives et quantitatives de production hormonale chez les deux sexes et des applications d'hormones de type de celles de Plack (1958) permettraient peut être de déterminer le rôle de ce facteur.

Une troisième hypothèse explique que le dimorphisme de la taille des fleurs est lié au rôle protecteur du périanthe vis à vis des structures mâles et femelles (Bawa & Opler 1975, Delph et al. 1996). Chez *D. ciliata*, par exemple, la taille des fleurs est significativement corrélée aux structures reproductives aussi bien chez les fleurs mâles que chez les fleurs femelles, avec néanmoins une meilleure corrélation chez les individus femelles. En effet, chez les individus femelles, les coefficients de corrélation entre le diamètre des fleurs et les staminodes, étamines et style sont respectivement de 0.76 ($p < 0.001$), 0.70 ($p < 0.001$) et 0.67 ($p < 0.001$) alors que chez les individus mâles, ces coefficients sont de 0.40 ($p < 0.005$), 0.37 ($p < 0.05$) et 0.36 ($p < 0.05$) (Humeau et al. ms soumis). Cette troisième hypothèse ne peut pas être rejetée.

Ces trois hypothèses sont tout à fait plausibles et peuvent également se combiner pour expliquer le dimorphisme sexuel observé. Cependant le but de nos travaux n'était pas de vérifier ces différentes causes expliquant le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs mais plutôt d'examiner le patron de la variation du dimorphisme dans ce groupe d'espèces apparentées.

3.2. Relations allométriques

Chez les *Dombeya* unisexués de La Réunion, le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs est très marqué en faveur des mâles. Cependant, l'ampleur du dimorphisme varie selon les espèces; l'analyse de variance des mesures florales effectuées donne une forte interaction sexe espèce pour la longueur des pétales ($F = 6.10$, $p < 0.001$) (Humeau et Thompson, ms soumis). Le degré du

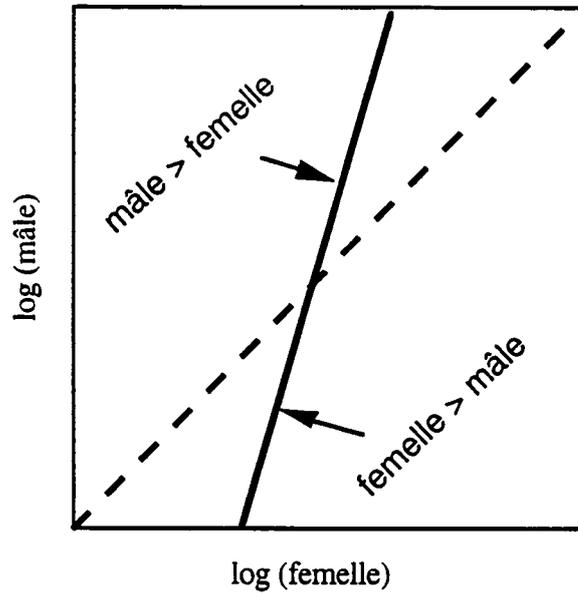


Figure C8: Modèles de régression permettant d'estimer une relation allométrique entre la taille des individus mâles et la taille des individus femelles. Le dimorphisme en faveur des mâles apparaît au dessus de la diagonale tandis que celui en faveur des femelles est au dessous de la diagonale. La droite représente une relation allométrique dans laquelle la taille des mâles varie plus parmi les espèces que la taille des femelles; ainsi le coefficient de régression est supérieur à 1. Donc, le dimorphisme sexuel diminue quand la taille du caractère mesuré augmente si les femelles sont plus grandes que les mâles mais le dimorphisme augmente avec la taille si les mâles sont plus grands que les femelles, comme cela est prédit par la loi de Rensch (1960). La droite en pointillés représente un ratio de taille égal à 1 (taille des mâles = taille des femelles).

dimorphisme sexuel de la taille des fleurs varie donc selon les espèces. Delph (1996) observe également une forte labilité dans le dimorphisme de la taille des fleurs et souligne l'importance de faire, dans l'avenir, des études comparatives des genres dans lesquels l'ampleur du dimorphisme change selon les espèces.

Chez les animaux, les variations interspécifiques du dimorphisme sexuel sont souvent corrélées à la taille du corps et les relations allométriques (déviations par rapport à une similarité géométrique) entre taille de corps des animaux mâles et femelles sont bien connues (Fairbairn et Preziosi 1994, Fairbairn 1997). La relation la plus connue est que le dimorphisme sexuel est positivement corrélé avec la taille du corps, en particulier dans les groupes où les animaux mâles sont plus grands que les femelles. Les exceptions à cette tendance semblent se produire quand les individus femelles sont le sexe le plus grand (Fairbairn 1997).

Les variations du dimorphisme sexuel de la taille des individus suivent souvent une relation allométrique simple avec un coefficient de régression (pente) supérieur à 1 (**figure C8**), une tendance formalisée par la "loi de Rensch" (Rensch 1960, Fairbairn 1997). La relation allométrique du dimorphisme sexuel est une description statistique de la relation qui existe entre la taille des individus mâles et des individus femelles et donc de la tendance des variations interspécifiques pour le dimorphisme sexuel (Fairbairn 1997).

L'importance des relations allométriques chez les plantes fut démontrée pour plusieurs caractères végétatifs et physiologiques en liaison avec les effets développementaux (voir synthèse par Niklas 1994). La possibilité d'une relation allométrique entre la taille des fleurs mâles et femelles chez les plantes unisexuées n'a jusqu'alors pas été envisagée et l'extension des relations allométriques du dimorphisme sexuel de la taille du corps observé chez les animaux aux plantes "*awaits quantitative assesment*" (demande une évaluation quantitative) (Fairbairn 1997, p. 659). En 1985, Bell trouve une relation significative entre la taille des fleurs mâles et celle des fleurs femelles pour des taxons éloignés, dans laquelle les fleurs mâles sont plus grandes que les fleurs femelles, ce qui pourrait conforter l'importance de l'attraction des fleurs mâles pour les pollinisateurs. L'intérêt de cette étude réside dans l'existence d'un coefficient de régression inférieur à 1 et égal à 0.71 dans une des figures (Bell 1985, fig. 9), mais l'auteur n'indique pas si ce coefficient est significativement différent de 1.

Chez les plantes unisexuées, le dimorphisme de la taille des fleurs peut résulter d'une plus grande taille des fleurs mâles ou bien d'une plus grande taille des fleurs femelles (voir ci-dessus et Delph et al. 1996). Si une relation allométrique simple existe chez les plantes de la même manière que chez les animaux, alors le dimorphisme de la taille des fleurs devrait augmenter avec la taille des fleurs dans les groupes où les mâles ont des fleurs plus grandes que les femelles.

Cependant, chez les plantes, la dioécie est souvent associée à une réduction de la taille des fleurs par rapport aux hermaphrodites. Ce phénomène fut remarqué par Bawa et Opler (1975) qui

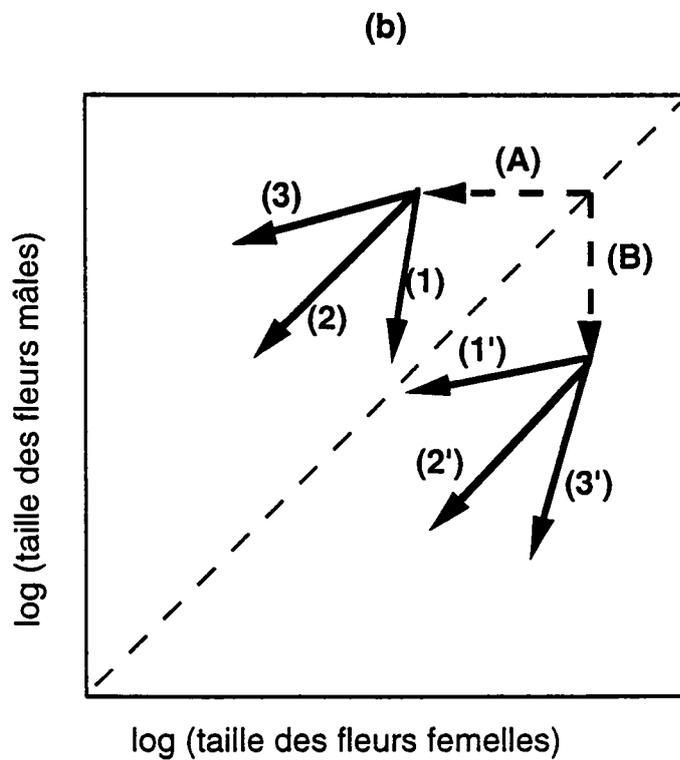
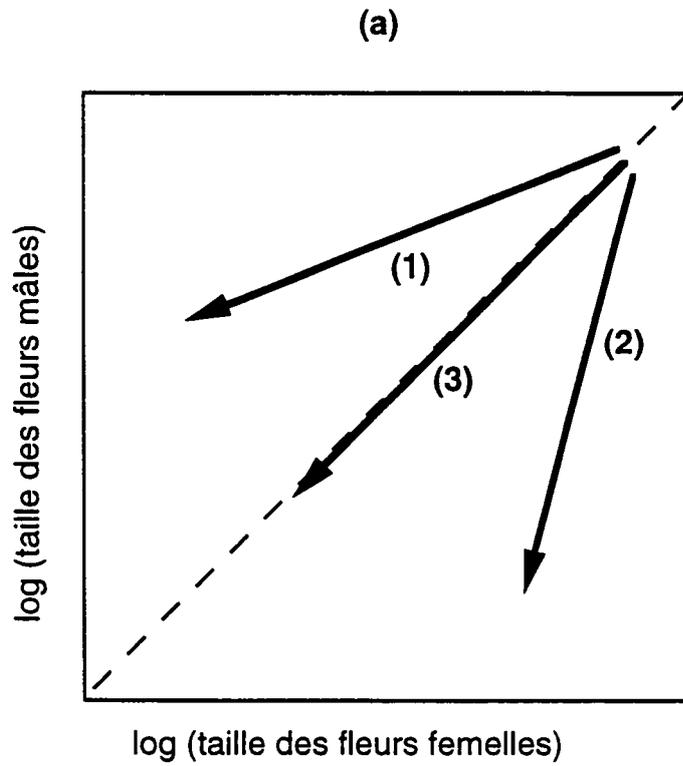


Figure C9: Relations potentielles entre la taille des fleurs mâles et femelles quand l'évolution vers la dioécie est accompagnée d'une diminution de la taille des fleurs, (a) la taille des fleurs des deux sexes diminue en même temps, (b) un seul sexe subit une forte réduction en taille de fleurs. Voir texte pour explications.

étudièrent 34 arbres d'une forêt du Costa Rica. De la même manière, Ibarra-Manriquez et Oyama (1992) montrent une diminution de la taille des fleurs avec l'unisexualité en comparant 139 arbres d'une forêt mexicaine. Enfin, les synthèses de Bawa (1980) et Thomson et Brunet (1990) des études effectuées en Californie et Nord-Est des Etats-Unis donnent un résultat similaire. Ce phénomène est souvent interprété en relation avec l'allocation des ressources et le fait que les fleurs unisexuées représentent une seule fonction reproductive (Charlesworth 1984). Aucun lien conceptuel n'a cependant été établi entre l'observation de fleurs plus petites chez les espèces unisexuées comparées à leurs ancêtres hermaphrodites et le fait que les espèces unisexuées montrent fréquemment du dimorphisme de la taille des fleurs.

Le but de cette partie de l'étude du dimorphisme sexuel est de formaliser les relations allométriques possibles entre la taille des fleurs mâles et celle des fleurs femelles au sein d'un groupe d'espèces apparentées et de tester ensuite si cette relation peut exister dans le cas des plantes. Autrement dit, notre question est de savoir s'il peut y avoir un modèle allométrique reliant la taille des fleurs mâles et celle des fleurs femelles dans un groupe d'espèces dioïques où les fleurs sont plus petites que celle de l'ancêtre hermaphrodite.

La **figure C9** présente les différentes relations allométriques possibles entre la taille des fleurs mâles et celle des fleurs femelles chez les plantes unisexuées quand le dimorphisme varie parmi les taxons et que l'ancêtre hermaphrodite a des fleurs plus grandes que les espèces dioïques dérivées.

Dans la **figure C9a**, trois types de relation allométrique peuvent exister:

(1) Si les fleurs mâles sont plus grandes que les fleurs femelles, le coefficient de régression sera inférieur à 1 et la variation parmi les mâles sera moins prononcée que parmi les femelles. La relation peut être qualifiée d'allométrie négative ou hypoallométrie. Ceci est contraire aux situations observées pour la taille du corps chez plusieurs groupes d'animaux.

(2) Si les fleurs femelles sont plus grandes que les fleurs mâles, alors la variation parmi les femelles sera moins grande que chez les mâles et le coefficient de régression sera supérieur à 1. La relation sera de type allométrie positive ou hyperallométrie et est similaire à celle observée pour le dimorphisme de la taille du corps chez les animaux.

(3) S'il n'y a pas de différence de taille entre les fleurs mâles et les fleurs femelles, c'est à dire pas de dimorphisme dans la taille des fleurs, alors quand la taille des fleurs diminue parmi les taxons, la relation sera dite isométrique.

D'autres types de relations peuvent exister quand les fleurs mâles et femelles sont plus petites que celles de l'ancêtre hermaphrodite mais un seul des deux sexes a subi initialement une importante réduction de taille de fleurs (**figure C9b**). Deux cas sont alors possibles: (A) si les fleurs femelles diminuent rapidement en taille dès le début de l'évolution vers l'unisexualité ou (B) si la taille des fleurs mâles subit cette décroissance. Pour ces deux cas, trois relations sont ensuite probables, de

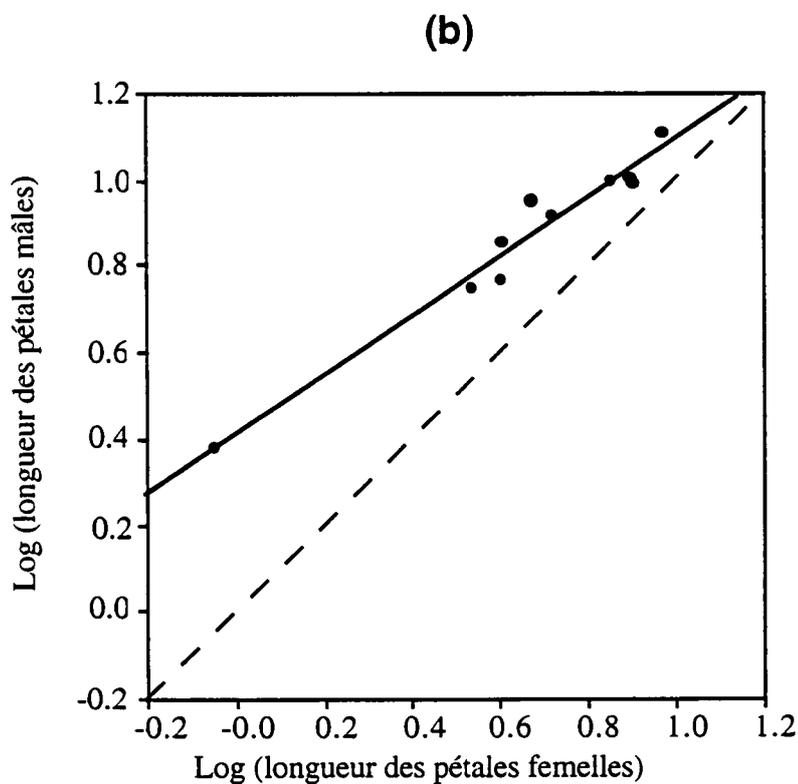
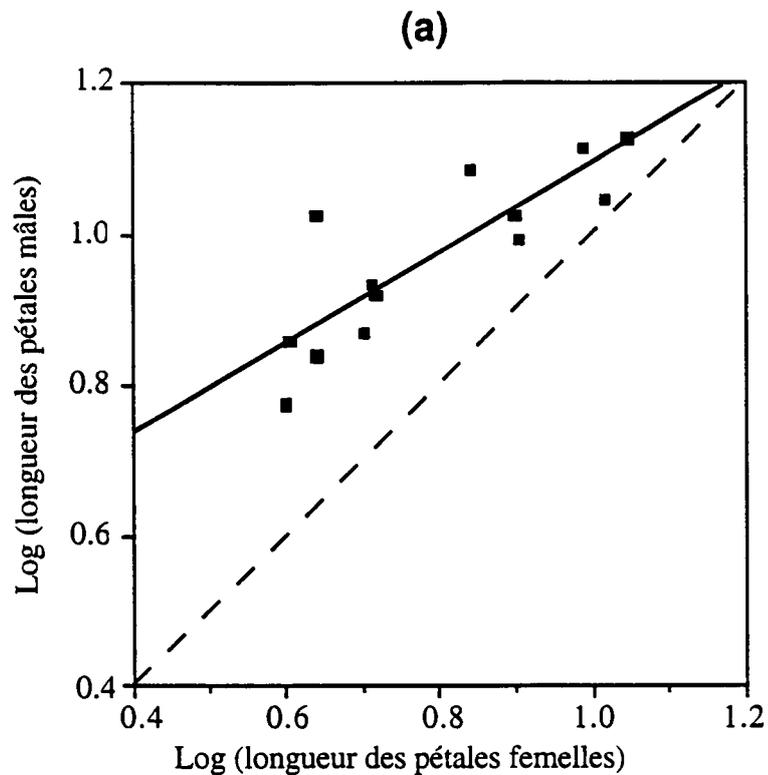


Figure C10 : Relations allométriques des longueurs de pétales des fleurs mâles et femelles pour (a) 14 populations (représentatives de 8 espèces) et (b) 10 espèces de *Dombeya* à La Réunion. La droite de régression illustre un modèle linéaire simple (de type II) d'équation, pour (a) $\log(\text{male}) = 0.41821 + 0.69508(\log\{\text{female}\})$, $r^2 = 0.856$, pour (b) $\log(\text{male}) = 0.40668 + 0.69803(\log\{\text{female}\})$, $r^2 = 0.981$. Chaque point représente soit une population (pour a) soit une espèce de *Dombeya* (pour b). La ligne en pointillés indique une égalité des longueurs de pétale des fleurs mâles et femelles.

même type que celles obtenues dans la figure C9a. S'il existe un seuil inférieur de taille de fleurs, le taux de dimorphisme pourra alors décroître avec la taille des fleurs (1 et 1'). Le taux de dimorphisme peut également être constant quand les deux sexes diminuent simultanément leur taille de fleurs (2 et 2') ou bien le degré de dimorphisme peut augmenter (3 et 3').

La relation A semble plus plausible que la relation B si la dioécie évolue via la gynodioécie car les fleurs femelles sont souvent significativement plus petites que les fleurs hermaphrodites chez les espèces gynodioïques (Baker 1948, Delph 1996).

3.3. Allométrie chez les *Dombeya*

Les relations allométriques étant établies théoriquement, il s'agit maintenant d'appliquer des données empiriques pour tester si de telles relations existent. La proximité taxonomique des espèces unisexuées du genre *Dombeya* à La Réunion et la variation du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs observée chez ces espèces sont telles qu'elles offrent l'opportunité de modéliser les relations interspécifiques. Il s'agira ensuite de tester ce type de relations sur d'autres groupes de taxons apparentés car cette étude, bien qu'originale, ne concerne qu'un seul groupe d'espèces.

Pour tester l'hypothèse qui prédit que le dimorphisme de la taille des fleurs varie parmi les taxons selon une relation allométrique, nous avons étudié les variations de taille de fleurs chez les *Dombeya* dioïques à La Réunion, les espèces sont proches entre elles, les fleurs des individus mâles sont plus grandes que les fleurs femelles et les différentes espèces montrent plusieurs niveaux de dimorphisme floral. En se basant sur notre modèle de la figure C9a, si les fleurs mâles sont plus grandes que les fleurs femelles, nous pouvons prédire que l'équation reliant la taille des fleurs mâles à celle des fleurs femelles aura un coefficient de régression inférieur à un et donc que le dimorphisme de la taille des fleurs sera négativement corrélé à la taille de fleurs.

Les données sont analysées par une régression linéaire de type II exprimant le logarithme de la taille des fleurs mâles (y) en fonction du logarithme de la taille des fleurs femelles (x) selon Fairbairn (1997). Pour de telles données, une régression de type II est plus appropriée car les valeurs x ne sont pas déterminées sans erreur (Sokal & Rohlf 1981, Niklas 1994, Fairbairn 1997) (voir annexe de Niklas 1994 pour détails de cette méthode).

Les analyses de régression des fleurs mâles en fonction des fleurs femelles montrent que les différences entre les 11 espèces pour l'importance du dimorphisme de la taille des fleurs sont telles que le dimorphisme est négativement corrélé à la taille des fleurs. Les régressions obtenues sont significatives avec des pentes significativement inférieures à 1 dans les trois analyses effectuées: (a) quand les analyses sont faites sur les 14 populations étudiées ($r^2 = 0.856$, $t = 5.74$, $p < 0.001$) (figure C10 a), (b) quand un seul point par espèce ($n = 10$ espèces) est utilisé, représentant chacun une moyenne des valeurs obtenues pour les populations ($r^2 = 0.981$, $t = 14.48$, $p < 0.001$) (figure

C10 b) et (c) quand le point correspondant à *D. ferruginea* (point le plus à gauche sur la figure B11 a) est omis car peut être trop influant sur la régression ($b = 0.734$, $t = 3.17$, $p < 0.01$). Les fleurs femelles de chaque espèce montrent une plus grande variance (voir **figure C10**) que les fleurs mâles mais la différence des variances n'est pas significative, en dépit d'une variance significativement plus grande pour les fleurs femelles quand on prend en compte l'ensemble des espèces ($F = 1.99$, $p < 0.001$, $df = 212$ et 190). Il existe donc clairement une relation allométrique (corrélation significative) entre la taille des fleurs mâles et celle des fleurs femelles.

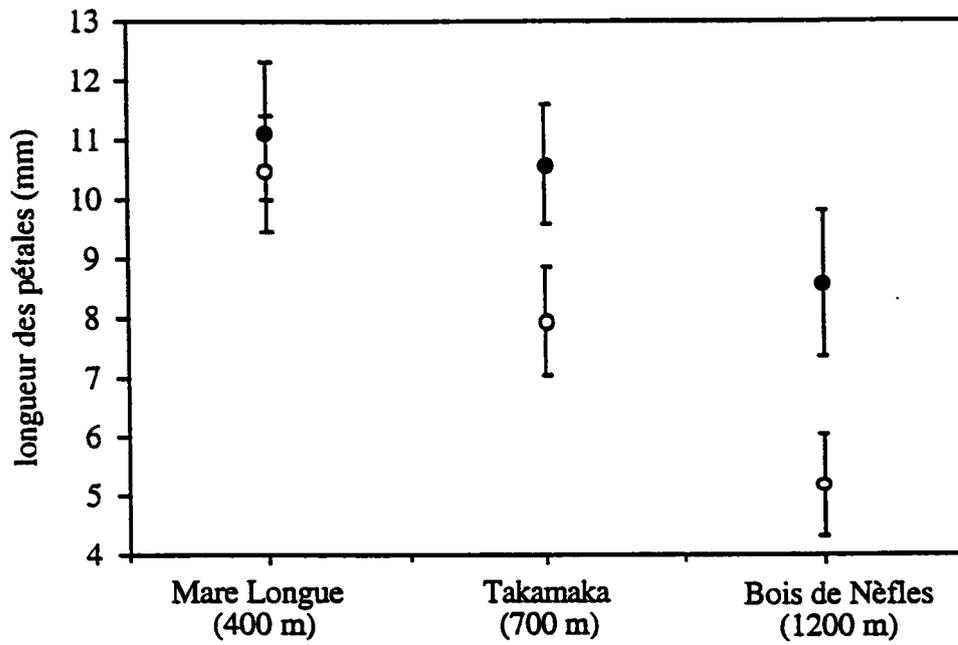
3.4. Signification d'une relation allométrique entre les tailles des fleurs mâles et des fleurs femelles

Chez les *Dombeya*, les espèces ancestrales hermaphrodites semblent avoir de plus grandes fleurs que les espèces dioïques existant actuellement aux Mascareignes. Il existe, à La Réunion et à Maurice, une espèce hermaphrodite indigène (*D. acutangula*) qui possède de plus grandes fleurs que toutes les espèces dioïques (voir **Figure C7**). En Afrique, les 11 espèces hermaphrodites du sous-genre *Dombeya* ont des pétales longs de plus de 11 mm et certaines fleurs possèdent des pétales d'une longueur supérieure à 30 mm (Seyani 1991) tandis que la longueur maximale de pétale observée dans notre étude des espèces dioïques de La Réunion est de 13.4 mm. Malheureusement, la flore des Sterculiacées de Madagascar donne peu de mesures précises de la taille des pétales mais il s'avère que les fleurs sont plus grandes que celles des espèces unisexuées des Mascareignes (Arènes 1959). Néanmoins, il semble que les *Dombeya* dioïques ont en général des fleurs plus petites que les espèces hermaphrodites. Donc une diminution de la taille des fleurs semble être associée avec l'évolution vers la dioécie dans ce genre. Il est toujours possible d'imaginer que les *Dombeya* dérivent d'un ancêtre fortement dimorphique et dioïque et que les changements évolutifs vont vers une réduction du dimorphisme avec des pressions de sélection peut être plus fortes chez les individus femelles.

Si les fleurs dioïques sont plus petites que les fleurs hermaphrodites des ancêtres, alors la relation entre les tailles des fleurs mâles et des fleurs femelles devrait s'orienter de droite à gauche sur la **figure C10** et être située au dessus de la bissectrice puisque les mâles ont de plus grandes fleurs. Ceci est observé pour nos données et il existe en plus une relation allométrique qui est telle que quand la taille des fleurs diminue, le dimorphisme augmente. Donc le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs chez les *Dombeya* est plus prononcé chez les espèces à petites fleurs.

Quand on examine les tendances du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs à l'intérieur des espèces, seules deux espèces présentent une forte interaction sexe \times population pour la taille des pétales. Il s'agit de *D. ciliata* ($F = 13.94$, $p < 0.001$) et *D. elegans* ($F = 9.83$, $p < 0.001$). Par contre, chez *D. reclinata* et *D. ficulnea*, les interactions ne sont pas significatives. Il est probable que, pour ces deux dernières espèces, la similitude du milieu dans les stations étudiées maintienne un taux constant de dimorphisme. L'interaction sexe \times population trouvée à l'intérieur de deux espèces, *D.*

Dombeya ciliata



Dombeya elegans

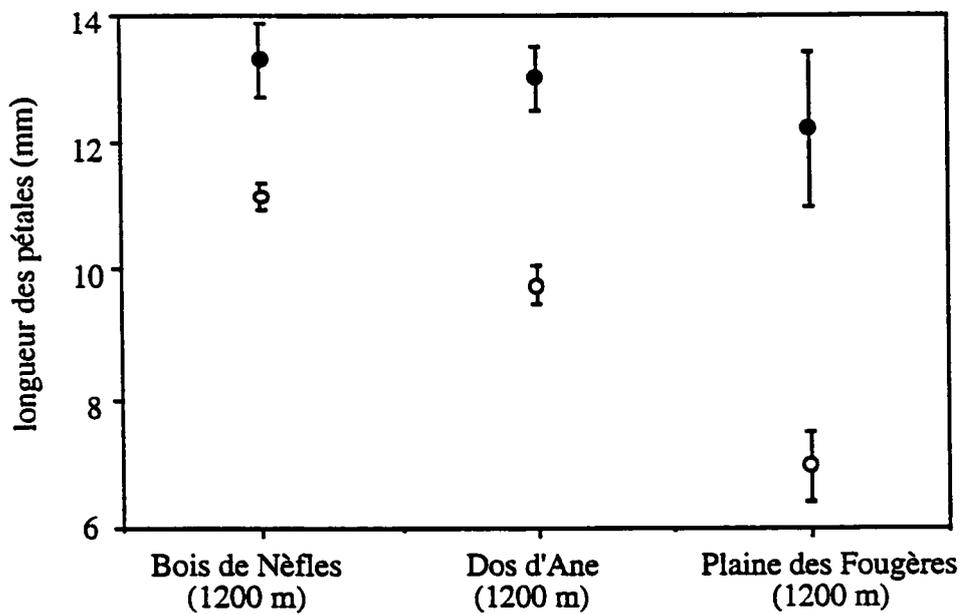


Figure C11: Moyennes (\pm SE) des longueurs de pétale des fleurs mâles (points noirs) et des fleurs femelles (points blancs) dans trois populations de *Dombeya ciliata* et *D. elegans* à La Réunion.

ciliata et *D. elegans* reflète une augmentation du dimorphisme sexuel quand la taille des fleurs diminue (figure C11).

Les variations du dimorphisme observées chez *D. ciliata* et *D. elegans* sont principalement dues à une diminution de la taille des fleurs chez les individus femelles. Autrement dit, les variations dans la taille des fleurs parmi les populations de ces deux espèces sont plus fortes chez les individus femelles que chez les arbres mâles. La même tendance est donc observée aussi bien entre les espèces qu'entre les populations des deux espèces; le dimorphisme de la taille des fleurs augmente quand la taille des fleurs diminue. Ces exemples appuient donc la relation allométrique interspécifique détectée.

Par ailleurs, chez *D. ciliata*, le dimorphisme sexuel est corrélé à la dioécie stricte et à une petite taille de fleurs. En effet, les populations de basse altitude partiellement dioïques présentent moins de dimorphisme sexuel de la taille des fleurs que la population de haute altitude qui elle, est strictement dioïque. Il semble donc que le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs puisse avoir une signification fonctionnelle. Le peu de dimorphisme sexuel observé chez les espèces dioïques cryptiques comparées aux espèces morphologiquement unisexuées, comme nous avons pu le montrer pour la flore indigène de La Réunion, va dans le même sens que la tendance obtenue pour *D. ciliata*.

Notre description de la relation allométrique qui existe entre les fleurs des espèces du genre *Dombeya* à La Réunion ne nous permet pas de déterminer les causes de cette relation, c'est à dire si la relation est simplement une contrainte allométrique liée aux variations de taille de fleurs ou bien si elle reflète une cause fonctionnelle comme la production d'hormones par les anthères, un rôle de protection ou d'attraction (Delph 1996) ou une sélection pour réduire la taille des fleurs femelles. La relation allométrique illustre que les variations de taille de fleurs peuvent engendrer de nouvelles combinaisons de relation entre les sexes. Aussi il est probable qu'une telle allométrie soit associée à un changement de fonction, étant donné que le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs est lui associé à l'évolution vers la spécialisation sexuelle, comme nous avons pu le voir chez *Dombeya ciliata* et chez les espèces unisexuées morphologiquement de La Réunion.

Quelle que soit la cause de la relation allométrique, il serait maintenant particulièrement intéressant d'étendre ce type d'analyse à d'autres groupes d'espèces végétales. Chez les animaux, de nombreuses études comparatives sur les relations allométriques du dimorphisme existent (Fairbairn 1997). Par contre chez les plantes, bien que le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs soit largement répandu, aucune autre étude, à notre connaissance, n'a décrit ou examiné de telles relations allométriques (Delph et al. 1996). Il serait par conséquent intéressant d'élargir ce type d'étude à un plus grands nombres de taxons afin de pouvoir examiner les tendances générales du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs et de pouvoir comprendre sa véritable signification évolutive.

Partie D
CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES

L'objectif de cette étude était d'examiner les variations de l'expression de la dioécie et du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs dans la flore de La Réunion et en particulier dans un groupe d'espèces dioïques du genre *Dombeya*.

En ce qui concerne l'expression de la dioécie, les principaux résultats et interprétations se regroupent en deux thèmes. Premièrement, une ségrégation des expressions de la dioécie en fonction du milieu de telles manières que la dioécie partielle se rencontre plutôt chez des espèces de *Dombeya* existant sous forme de petites populations en milieu perturbé de basse altitude et les espèces strictement dioïques se situent sous forme de grandes populations dans les forêts primaires peu dégradées de moyenne ou haute altitude. Ainsi, au sein d'une même île, les variations de ce système de reproduction peuvent être très importantes. Ce qui souligne l'intérêt de ne pas considérer une île comme un milieu unique mais de prendre en compte sa diversité écologique, quel que soit le domaine d'étude appréhendé. Les forts taux de dioécie observés dans les îles océaniques "hautes" trouvés par Baker & Cox (1984) pourraient être liés, non pas uniquement à la proximité des sources riches en espèces dioïques à des latitudes tropicales (Baker & Cox 1984), mais aussi au fait que la dioécie semble mieux représentée en altitude dans ces milieux insulaires. Cette interprétation de la corrélation de Baker & Cox (1984) est tout à fait originale et il serait par conséquent intéressant d'examiner de telles variations dans d'autres flores insulaires.

Aux vues de ces résultats obtenus dans une île de l'archipel des Mascareignes, le calcul global d'un taux de dioécie, comme il est effectué habituellement, dissimulerait de nombreux phénomènes intéressants. Bien que les études de dioécie en milieu insulaire soient fortement associées aux îles d'Hawaii, nous avons pu montrer que les travaux dans d'autres milieu insulaire offrent des exemples permettant de mieux comprendre le fonctionnement et l'évolution de la dioécie sur les îles océaniques.

Deuxièmement, l'hybridation entre espèces apparentées semble être un facteur très important pour l'évolution et la diversification des genres dans lesquelles plusieurs espèces vivent en sympatrie. Ceci est d'autant plus vrai lors de la colonisation de nouveaux milieux. L'hybridation peut ainsi contribuer à augmenter le phénomène de radiation adaptative pour certains groupes tels que les *Dombeya*. Enfin, l'hybridation semble pouvoir engendrer des conséquences cruciales sur l'évolution des systèmes de reproduction. Cette supposition demande à être vérifiée par l'examen d'autres groupes d'espèces qui expriment différents expressions reproductives, et dans d'autres flores.

Nos travaux apportent également des éléments nouveaux dans l'étude du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs. Premièrement, les relations allométriques que nous avons pu mettre en évidence dans un groupe d'espèces apparentées demandent maintenant d'être examinées dans d'autres groupes où le dimorphisme est similaire ou différent, comme par exemple à La Réunion dans les genres *Claoxylon* ou *Pilea*, ou en milieu tempéré dans le genre *Silene* pour lequel l'expression du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs varie entre les espèces. L'examen de nombreux groupes de

taxons apparentés permettrait d'approfondir les réflexions sur l'évolution du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs en tenant compte des ancêtres et de la direction des changements de taille de fleurs.

Deuxièmement, nos résultats indiquent que le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs s'accompagne d'une spécialisation sexuelle, comme nous avons pu le voir chez *Dombeya ciliata* dont les fleurs sont d'autant plus dimorphes qu'elles sont fonctionnellement unisexuées. Cette corrélation est appuyée par l'examen des espèces unisexuées non cryptiques de la flore de La Réunion qui présentent très souvent du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs. Ce dimorphisme est également associé à l'endémicité des taxons étudiés.

Globalement, une nouvelle perspective d'étude devrait s'attacher à examiner l'association dioécie - endémisme - îles dans les flores et en particulier dans le genre *Dombeya* pour lequel les problèmes taxonomiques et l'importance de ce groupe dans les écosystèmes de la Réunion soulèvent deux intérêts principaux: l'origine des taxons et de la dioécie chez les *Dombeya* et l'importance de la conservation de ces espèces.

ORIGINE DES TAXONS ET DE LA DIOECIE DANS LE GENRE *DOMBEYA*

La famille des Sterculiacées montre une gamme variée de système de reproduction, comme la distylie chez *Melochia* (Martin 1966), l'hermaphrodisme avec un système tardif d'auto-incompatibilité chez *Theobroma cacao* (Cope 1962), la monoécie chez *Sterculia* (Tarroda & Gibbs 1982) et *Dombeya* (Arènes 1959) et, comme nous l'avons illustré dans ces travaux, la dioécie stricte, la dioécie partielle combinée à un système d'incompatibilité tardif et l'hermaphrodisme associé probablement à l'autocompatibilité chez les *Dombeya* de La Réunion. Cette famille offre donc l'opportunité d'étudier les différents chemins d'évolution des systèmes de reproduction. Il semblerait que l'hermaphrodisme et l'auto-incompatibilité tardive soient communs chez les ancêtres des *Dombeya* et soit aussi un important composant de la radiation de cette famille en Afrique. Cependant, un tel système semble pouvoir évoluer vers la dioécie lors de la colonisation des milieux insulaires et ultérieurement vers l'hermaphrodisme autocompatible à l'issue de croisements appropriés.

Néanmoins, la présence de cas de polygamie chez les espèces malgaches (Arènes 1959) suggère que la dioécie aurait pu exister chez les ancêtres des *Dombeya* unisexués avant leur colonisation des Mascareignes. En effet, aucune donnée n'aborde ce problème et seul Friedmann (1987) considère les genres *Astyria* et *Ruizia* comme ancestraux aux *Dombeya* du fait de leur grand nombre d'étamines (de 15 à 40) et du nombre de loges ovariennes (10) pour *Ruizia*, ces deux genres monospécifiques étant actuellement dioïques. L'origine de la dioécie des *Dombeya* de La Réunion reste donc une question en suspens.

Enfin, l'endémicité et la similitude du système de reproduction des espèces de La Réunion nous amène à nous interroger sur le nombre d'ancêtres de ce groupe. Il est tout à fait possible qu'une seule espèce soit à l'origine des 11 espèces de *Dombeya* unisexuées dans cette île. Il y aurait donc eu une forte radiation adaptative. Mais l'examen de la structure végétative et du type d'inflorescence

indique l'existence d'au moins deux groupes pouvant correspondre à autant de colonisations. En effet, le premier critère de classification de ce genre utilisé par Friedmann (1987) est le type de l'inflorescence. Un groupe d'espèces possèdent des inflorescences en cymes (*D. acutangula*, *D. populnea*, *D. ferruginea*, *D. mauritiana* et *D. rodriguesiana*) tandis qu'un autre groupe se distingue par des inflorescences ombelliformes (*D. elegans*, *D. delislei*, *D. blattiolens*, *D. punctata*, *D. pilosa*, *D. ciliata*, *D. ficulnea*, *D. reclinata*, *D. umbellata*). Néanmoins, nous avons observé sur quelques inflorescences de *D. ciliata*, une structure en cyme se terminant en plusieurs ombelle. Ce qui combine les caractères des deux groupes. En Afrique, Seyani (1991) note une grande variabilité dans les types d'inflorescence, cyme et ombelle pouvant être distinctes selon les espèces ou s'associer pour une même espèce. La variabilité est également très importante au sein d'une même espèce. L'inconstance de tels caractères ne favorise pas une comparaison morphologique rigoureuse des différents taxons de ce genre.

Friedmann (1987) indique que les espèces des Mascareignes appartiennent au sous-genre *Dombeya* du fait de la présence de cinq loges dans les ovaires des fleurs alors que le sous-genre *Xeropetalum* présent en Afrique n'en possède que trois. Seyani (1991) compare les deux sous-genres et les distingue par plusieurs caractères (voir **tableau D1**). La comparaison des deux sous-genres Africains, et des espèces de La Réunion montre que, hormis le nombre de chromosomes qui n'a pu être encore déterminé pour les espèces de La Réunion en raison des difficultés pour obtenir des préparations adéquats de chromosomes, les espèces de La Réunion présentent de nombreuses affinités avec le sous-genre *Xeropetalum*.

Les espèces de La Réunion présentent beaucoup de caractères similaires aux deux sous-genres des espèces Malgaches décrites par Arènes (1959). Le nombre de carpelles semble variable selon les espèces malgaches du sous-genre *Xeropetalum*, ce qui se rapproche des espèces réunionnaises, de même pour la couleur des fleurs et la taille des pétales. Par contre, ces dernières sont plus proches des espèces du sous-genre *Dombeya* pour le nombre de fleurs par inflorescence. Si les *Dombeya* de La Réunion dérivent du sous-genre *Dombeya*, alors l'évolution vers la dioécie fut accompagné d'une augmentation du nombre de fleurs par inflorescence, d'une diminution de la taille des pétales et d'une perte de la couleur rose ou rouge des fleurs si certaines espèces sont issues d'ancêtres à pétales colorés.

Si les *Dombeya* de La Réunion dérivent du sous-genre *Xeropetalum*, alors l'évolution vers la dioécie s'est accompagné d'une augmentation du nombre de carpelles chez les *Dombeya* réunionnais (sauf chez certains individus de *D. reclinata* pour lesquels nous avons observé 3 carpelles) ou bien il y a eu diminution du nombre de carpelles chez les espèces africaines du sous-genre *Xeropetalum*. Les *Dombeya* à La Réunion présentent de nombreux caractères communs aux espèces de ce sous-genre (couleur de fleurs, nombre de fleurs par inflorescence, taille de fleurs, voir **tableau D1**), il est probable qu'il y ait eu augmentation du nombre de carpelles, ce qui semble être en désaccord avec les

Tableau D1 : Comparaison de certains caractères floraux des sous-genres *Dombeya* et *Xeropetalum* (espèces hermaphrodites d'Afrique et de Madagascar) et des *Dombeya* à La Réunion. D'après (1): Seyani (1991), (2): Arénes (1959) et (3): Humeau.

Caractères	sous-genre <i>Xeropetalum</i>		<i>Dombeya</i> à La Réunion (3)		sous-genre <i>Dombeya</i>	
	Afrique(1)	Madagascar(2)			Madagascar(2)	Afrique(1)
Nombre de chromosomes	2n = 56	non déterminé	non déterminé		non déterminé	2n = 54 ou 60
Nombre de fleurs par inflorescence	10 - 20	1 - 15	10 - 40		1 - 50	3 - 15
Couleur de fleurs	rose à blanc	rougeâtre à blanc	blanc à rosâtre		blanc, jaune, rose, rouge	rouge, rose ou blanc
Taille des pétales	0.5 - 1.5 cm	0.3 - 1.5 cm	0.2 - 1.4 cm		0.5 - 5 cm	1 - 4.5 cm
Nombre de carpelles	3	3 (4 - 5)	5 (3)		5	5

tendances évolutives classiques, bien que Stebbins (1967) précise néanmoins qu'une tendance à augmenter le nombre de carpelles ait souvent été observée.

Aux vues de ces résultats, une étude phylogénétique du genre est nécessaire mais s'avère être peu aisée à mettre en oeuvre du fait de la complexité du genre à Madagascar, près de 200 espèces sont décrites, mais Friedmann (1987) souligne la nécessité d'une révision de ce genre à Madagascar. Néanmoins, une étude phylogénétique du genre aux Mascareignes apporterait des réponses à plusieurs de nos questions.

IMPORTANCE DE LA CONSERVATION DES *DOMBEYA* AUX MASCAREIGNES

Nos données sur la distribution et l'abondance des *Dombeya* endémiques de La Réunion en relation avec les variations de la dioécie peuvent avoir une importance non négligeable en matière de conservation des écosystèmes insulaires. Et ceci pour plusieurs raisons.

Tout d'abord, les espèces de *Dombeya* sont des composantes clés des forêts humides de montagne de La Réunion. Cadet (1980) voulait d'ailleurs nommer la forêt mésotherme forêt à *Dombeya* et *Cyathea*. Elles jouent un rôle important pour maintenir la structure de telles communautés et dans le fonctionnement des écosystèmes où de nombreux arbres portent une extrême diversité de faune et flore épiphyte (notamment des fougères, mousses, lichens, gui). Les *Dombeya* apparaissent donc importants en matière de conservation des écosystèmes, d'interaction plantes / animaux et d'interaction plantes / plantes dans le sens où plusieurs espèces des forêts humides de montagne abritent de nombreux épiphytes.

Deuxièmement, en matière de conservation des plantes rares, plusieurs espèces de *Dombeya* sont importantes dans les zones fragmentées de forêt sèche à basse altitude. D'autres espèces de *Dombeya* sont maintenant très rares et existent sous forme d'individus isolés, dans des jardins botaniques ou chez des particuliers. Deux remarques sont importantes. Premièrement, dans des populations petites ou fragmentées, les chances de trouver un groupe d'individus de même sexe isolé des plantes du sexe opposé sont plus grandes avec des résultats désastreux pour la population. Une question se pose alors; l'absence d'espèces dioïques dans de tels milieux résulte-t-elle d'une élimination des populations dioïques en milieux fragmentés? Ce qui souligne les problèmes de conservation des espèces strictement dioïques et les conséquences de la fragmentation du milieu sur le maintien de la diversité biologique. Deuxièmement, beaucoup d'espèces qui sont relativement rares (telles *D. populnea*, *D. umbellata* ou *D. acutangula* var. *palmata* ainsi que *D. mauritiana* et *D. rodriguesiana*, endémiques de Maurice et Rodrigues respectivement) semblent, en se basant sur des critères morphologiques ou développementaux, très proches entre elles et distinctes des autres espèces de *Dombeya* strictement dioïques et beaucoup plus abondantes. En effet, les espèces des milieux secs de basse altitude ont une morphologie foliaire assez similaire et une hétérophyllie développementale (*D. populnea*, *D. acutangula* var. *palmata*, voir les autres) alors qu'aucun des *Dombeya* des forêts humides ne présentent de l'hétérophyllie. Même si la rareté des espèces est clairement due en grande

partie à la disparition du type d'habitat occupé, une telle rareté peut suggérer une signification phylogénétique de la rareté de certaines espèces dans un environnement particulier.

Enfin, nos résultats illustrent l'importance de la sympatrie et de l'hybridation naturelle dans les écosystèmes insulaires. Notre modèle d'étude et d'autres hybrides potentiels existent exclusivement dans des zones relativement fragiles comme à Dos d'Ane où l'élargissement et l'aménagement récent du sentier pédestre ont encore condamné de nombreux individus d'espèces parfois rares (*Hibiscus boryanus*) à disparaître. De même, d'autres hybrides potentiels existent à Bois de Nèfles où les forêts de production en cryptomérias actuelles ont fortement fragmenté la forêt primaire dont il ne reste que quelques lambeaux. Il est par conséquent crucial de souligner l'importance de la conservation de ces zones contenant plusieurs espèces puisque, par les processus d'hybridation, entre autres, elle offrent l'opportunité de maintenir ou d'améliorer la diversité spécifique en créant de nouveaux taxons adaptés à de tels milieux si sauvagement dégradés. En terme de biodiversité des flores insulaires, la conservation des potentiels évolutifs des espèces est particulièrement importante.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agren, J. & M. F. Willson. 1991. Gender variation and sexual differences in reproductive characters and seed production in gynodioecious *Geranium maculatum*. *American Journal of Botany* 78: 470-480.
- Agren, J., T. Elmqvist & A. Tunlid. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 70: 332-338.
- Allan, H. H. 1961. *Flora of New Zealand*. Wellington, Vol. 1.
- Anderson, E. 1949. *Introgressive hybridization*. Wiley, New York.
- Anderson, G. J. & D. E. Symon. 1989. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution* 43: 204-219.
- Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23: 219-238.
- Arènes, J. 1959. *Sterculiacées, Flore de Madagascar et des Comores, 131ème famille*. Paris, Firmin-Didot et Cie.
- Armstrong, J. E. & A. K. Irvine. 1990. Functions of staminodia in the beetle-pollinated flowers of *Eupomatia laurina*. *Biotropica* 22: 429-431.
- Arnold, M. L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 23: 237-261.
- Arnold, M. L. 1997. *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Arnold, M. L., C. M. Buckner & J. J. Robinson. 1991. Pollen mediated introgression and hybrid speciation in Louisiana irises. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 1392-1402.
- Arroyo, M. T. K., Primack R. & J. Armesto. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69: 82-97.
- Baker, H. G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoeious species of flowering plants. *Proceeding of the Lends Philosophical and Literary Society Scientific Section*. 2V: 136-139.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. - *Evolution* 9: 347-348.
- Baker, H. G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. *J. West Afr. Sci. Assoc. Fr.* 4: 9-24.
- Baker, H. G. 1967. Support for Baker's law - as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Baker, H. G. 1984. Some functions of dioecy in seed plants. *American Naturalist* 124: 149-158.
- Baker, H. G. & P. A. Cox. 1984. Further thoughts on dioecism and islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 244-253.
- Barrett, S. C. H. 1992a. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. pp. 1-29, In S.C.H. Barrett (eds.), *Evolution and function of heterostyly*. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics*, Berlin.

- Barrett, S. C. H. 1992b. Gender variation and the evolution of dioecy in *Wurmbea dioica*. (Liliaceae). *J. Evolution Biol.* 5: 423-444.
- Barrett, S. C. H. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Philosophical transactions of the Royal Society series B* 351: 725-733.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 11: 15-39.
- Bawa, K. S. 1982. Outcrossing and the incidence of dioecism in island floras. *American Naturalist* 119: 866-871.
- Bawa, K. S. & Opler, P. A. 1975. Dioecism in tropical trees. *Evolution* 29: 167-179.
- Beach, J. H. & K. S. Bawa. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138-1142.
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proc. R. Soc. London. Series B* 224: 223-265.
- Bierzychudek, P. & V. Eckhart. 1988. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *American Naturalist* 132: 34-43.
- Blondel, J. 1979. *Biogéographie et Ecologie*. Masson, Paris.
- Bonnin, I., T. Huguet, M. Gherardi, J.-M. Prosperi & I. Olivieri. 1996. High level of polymorphism and spatial structure in a selfing plant species, *Medicago trunculata* (Leguminosae), shown using RAPD markers. *American Journal of Botany* 83: 843-855.
- Bosser, J., T. Cadet, J. Gueho & W. Marais. 1978-1994. *Flore des Mascareignes*. La Réunion, Maurice, Rodrigues. MSIRI, ORSTOM, Kew.
- Cadet, T. 1980. *La végétation de l'île de La Réunion: étude phytosociologique et phytoécologique*. Thèse de doctorat. Université d'Aix-Marseille, France.
- Carlquist, S. 1966. The biota of long-distance dispersal. I. Principles of dispersal and evolution. *The Quarterly Review of Biology* 41: 247-70.
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- Carlquist, S., 1980. *Hawaii a natural history*. - Pacific Tropical Botanical Garden. Everbest Printing Co., Ltd.
- Carlson, J. E., L. K. Tulsieram, J. C. Glaubitz, V. W. K. Luk, C. Kauffeldt & R. Rutledge. 1991. Segregation of random amplified DNA markers in F1 progeny of conifers. *Theor. Appl. Genet.* 83: 194-200.
- Carr, G. D. & J. K. Baker. 1977. Cytogenetics of *Hibiscadelphus* (Malvaceae): a meiotic analysis of hybrids in hawaii Volcanoes National Park. *Pacific Science* 31: 191-194.
- Cavanilles, A. J. 1786. *Secunda dissertatio botanica*, in *Monadelphia classis dissertationes decem*. Madrid.
- Chalmers, K. J., R. Waugh, J. I. Sprent, A. J. Simon & W. Powell. 1992. Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *G. maculata* using RAPD markers. *Heredity* 69: 465-472.

- Charlesworth, B. & D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist* 112: 975-997.
- Charlesworth, D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. *Biological Journal of the Linnean Society* 23: 333-348.
- Charlesworth, D. 1985. Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms, pp. 237-268. In P. J. Greenwood & M. Slatkin (eds.) *Evolution - essays in honour of John Maynard Smith*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Charnov, E. L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, 355p.
- Charnov, E. L., J. Maynard-Smith & J. J. Bull. 1976. Why be an hermaphrodite. *Nature* 263: 125-126.
- Cody, M. L. & J. M. Overton. 1996. Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *Journal of Ecology* 84: 53-61.
- Cope, F. W. 1962. The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao* L. *Heredity* 17: 157-182.
- Costich, D. E. 1995. Gender specialization across a climatic gradient: experimental comparison of monoecious and dioecious *Ecballium*. *Ecology* 76: 1036-1050.
- Crawford, D. J., S. Brauner, M. B. Cosner & T. F. Stuesey. 1993. Use of RAPD markers to document the origin of the intergeneric hybrid *xMargaracaena skottsberghii* (Rosaceae) on the Juan Fernandez islands. *American Journal of Botany* 80: 89-92.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. Harvard University Press, Belknap Press, Cambridge.
- Darwin, C. 1868. *Variation of animals and plants under domestication*. John Murray, London, UK.
- Darwin, C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, London.
- Delph, L. F. 1990. The evolution of gender dimorphism in New Zealand *Hebe* (Scrophulariaceae) species. *Evol. Trend Plant* 4: 85-97.
- Delph, L. F. 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. In: Lloyd DG, Barrett SCH (eds) *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman and Hall, New York, pp 217-237.
- Delph, L. F., Galloway, L. F. & Stanton, M. L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. *Am. Nat.* 148: 299-320.
- Delph, L. F. & C. M. Lively. 1992. Pollinator visitation, floral display, and nectar production of the sexual morphs of a gynodioecious shrub. *Oikos* 63: 161-171.
- Donoghue, M. J. 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution* 43: 1137-1156.

- Dos Santos, J. B., J. Nienhuis, P. Skroch, J. Tivang & M. K. Slocum. 1994. Comparison of RAPD and RFLP genetic markers in determining genetic similarity among *Brassica oleracea* L. genotypes. *Theor Appl Genet* 87: 909-915.
- Doumenge, C. & Renard, Y. 1989 La conservation des écosystèmes forestiers de l'île de La Réunion. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland and Cambridge, England, UK.
- Dupont, J. sans date. Compléments typologiques. Typologie des milieux terrestres. Nomenclature phytosociologique. IZNIEFF, Saint-Denis, Ile de La Réunion.
- Dupouey, J. L. & T. Cadet. 1986. Subdivision de la forêt de bois de couleur à l'île de La Réunion. *Annales des Sciences Forestières* 43: 103-115.
- Durand, R. & B. Durand. 1992. Dioécie, monoécie, polyploïdie et spéciation chez les Mercuriales annuelles. *Bulletin de la société botanique de France, Lettres Botaniques* 139: 377-390.
- Ellstrand, N. C., R. Whitkus & L. H. Rieseberg. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* 93: 5090-5093.
- Endress, P. K. 1984a. The flowering process in the Eupomatiaceae (Magnoliales). *Bot Jahrb Syst* 104: 297-319.
- Endress, P. K. 1984b. The role of inner staminodes in the floral display of some relic Magnoliales. *Plant Systematics and Evolution* 146: 269-282.
- Erlich, 1989. Principles and applications for DNA amplification. Stockton Press.
- Fairbairn, D. J. 1997 Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687.
- Fairbairn, D. J. & Preziosi, R. F. 1994 Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 144: 101-118.
- Fleming, T. H., S. Maurice, S. L. Buchmann & M. D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81: 858-867.
- Fleming, T. H., S. Maurice & J. L. Hamrick. 1998. Geographic variation in the breeding system and evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology* 12: 279-289.
- Florence, J. 1993. La végétation de quelques îles de Polynésie Française. Atlas de Polynésie Française. Edition de l'ORSTOM, Paris.
- Friedmann, F. 1987. Flore des Mascareignes, La Réunion, Maurice, Rodrigues, Sterculiacées. Royal Botanical Gardens, Kew, 53: 1-50.
- Ganders, F. R. & K. M. Nagata. 1984. The role of hybridization in the evolution of *Bidens* on the hawaiian islands, pp. 179-194. In W. F. Grant (eds.) *Plant Biosystematics*. Academic Press, Toronto.
- Gardner, R. C. 1979. Revision of *Lipochaeta* (Compositae: Heliantheae) of the hawaiian islands. *Rhodora* 81: 291-339.

- Gillett, G. W., 1966. Hybridization and its taxonomic implications in the *Scaevola gaudichaudiana* complex of the Hawaiian islands. - *Evolution* 20: 506-516.
- Gillett, G. W. & E. K. S. Lim. 1970. An experimental study of the genus *Bidens* (Asteraceae) in the Hawaiian islands. *University of California Publications in Botany* 56: 1-63.
- Givnish, T. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34: 959-972.
- Givnish, T. J. 1982. Outcrossing versus ecological constraints in the evolution of dioecy. *American Naturalist* 119: 849-865.
- Grant, V. 1958. The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23: 337-363.
- Grant, V. 1981. *Plant speciation*. - New York: Columbia University Press.
- Hadrys, H., M. Balick & B. Schierwater. 1992. Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology* 1: 55-63.
- Harrison, R. G. 1990. Hybrid zones: windows on evolutionary process. In D. Futuyma & J. Antonovics (eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford University Press.
- Henslow, G. 1888. The origin of floral structures through insect and other agencies.
- Heslop-Harrison, J. 1972. Sexuality in angiosperms, pp. 133-289. In *Plant Physiology, a treatise*. Academic Press, New York.
- Hormaza, J. I., L. Dollo & V. S. Polito. 1994. Identification of a RAPD marker linked to sex determination in *Pistacia vera* using bulked segregant analysis. *Theor Appl Genet* 89: 9-13.
- Humeau, L., Pailler, T. & Thompson, J. D. a. Cryptic dioecy and leaky dioecy in endemic species of *Dombeya* (Sterculiaceae) on La Réunion. *American Journal of Botany*, in press.
- Humeau, L., Pailler, T. & Thompson, J. D. b. Variation in the breeding system of two sympatric *Dombeya* species on La Réunion. *Plant Systematics and Evolution*, in press.
- Humeau, L., Pailler, T., Thompson, J. D. Variation in gender and flower size dimorphism in the dioecious tree *Dombeya ciliata* endemic to La Réunion island. Submitted to *Biotropica*.
- Humeau, L. & J. D. Thompson. The allometry of flower size dimorphism in dioecious *Dombeya* species on La Réunion. Submitted to *Proceeding of the Royal Society of London*.
- Ibarra-Manriquez, G. & Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *Am. J. Bot.* 79: 383-394.
- Jacob de Cordemoy, E. 1895. *Flore de l'île de La Réunion*. P. Klincksiet, Paris.
- Jacob, V. J. 1973. Self-incompatibility mechanism in *Cola nitida*. *Incompatibility Newsletter* 3: 60-61.
- Jacob V. J. 1980. Pollination, fruit setting and incompatibility in *Cola nitida*. *Incompatibility Newsletter* 12: 50-56.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Jeandroz, S., A. Roy & J. Bousquet. 1997. Phylogeny and phylogeography of the circumpolar genus *Fraxinus* (Oleaceae) based on internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 241-251.

- Kevan, P. G., D. Eisikowitch, J. D. Ambrose, and J. R. Kemp. 1990. Cryptic dioecy and insect pollination in *Rosa setigera* Michx. (Rosaceae), a rare plant of Carolinian Canada. *Biol. J. Linn. Soc.* 40: 229-243.
- Kim, I. & G. D. Carr. 1990. Cytogenetics and hybridization of *Portulaca* in Hawaii. *Systematic Botany* 15: 370-377.
- Knobloch, I. W. 1971. Intergeneric hybridization in flowering plants. *Taxon* 21: 97-103.
- Knuth, P. 1906. Handbook of flower pollination. Clarendon, Oxford, Vol.1.
- Lande, R. 1987 Sexual selection testing the alternatives, pp. 83-94. In: Bradbury J. W., Anderson M. (eds), Dahlem Conference, Springer-Verlag.
- Lepart, J. & B. Dommée. 1992. Is *Phyllirea angustifolia* (Oleaceae) an androdioecious species? *Botanical Journal of the Linnean Society* 108: 375-387.
- Lewis, D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. *Biol. Rev.* 17: 46-67.
- Liston, A., L. H. Rieseberg & T. Elias. 1990. Functional androdioecy in the flowering plant *Dastica glomerata*. *Nature* 343: 641-642.
- Lloyd, D. G. 1980. The distributions of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy. *Evolution* 34: 123-134.
- Lloyd, D. G. & K. S. Bawa. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology* 17: 255-338.
- Lloyd, D. G. & Schoen, D. J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. - *International Journal of Plant Science* 153: 358-369.
- Lloyd, D. G. & Webb, C. J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Botanical review* 43: 177-216.
- Lowrey, T. K. 1986. A biosystematic revision of Hawaiian *Tetramolopium* (Compositae: Astereae). *Allertonia* 4: 203-265.
- MacDonald, I. A. W., Thébaud C., Strahm W.A. & D. Strasberg. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation* 18: 51-61.
- Martin, F. W., 1966. Distyly, self-incompatibility, and evolution in *Melochia*. *Journal of the Arnold Arboretum Harvard University* 47: 60-74.
- Mayer, S. S. 1990. The origin of dioecy in Hawaiian *Wikstroemia* (Thymeleaceae). *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 55: 76-82.
- Mayer, S. S. & D. Charlesworth. 1992. Genetic evidence for multiple origins of dioecy in the Hawaiian shrub *Wikstroemia* (Thymeleaceae). *Evolution* 46: 207-215.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. MA: Harvard University Press, Cambridge.
- Maurice, S. 1992. L'évolution de la dioécie. Aspects théoriques et aspects expérimentaux sur le genre *Silene*. Thèse, Université de Montpellier II, 86 p.
- McArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biology*. Princeton, N. J., Princeton University Press.

- McDougal, I. & F. H. Chauman. 1969. Isotopic dating and geomagnetic polarity studies on volcanic rocks from Mauritius, Indian Ocean. *Geol. Soc. A. Bull.* 80: 1419-1442.
- Meyer, J.-Y. 1994. Mécanismes d'invasion de *Miconia calvescences* DC. en Polynésie Française. Thèse, Université de Montpellier II.
- Muenchow, G. E. 1987. Is dioecy associated with fleshy fruit? *Am. J. Bot.* 74: 287-293.
- Niklas, K. J. 1994. Plant allometry. The scaling of form and process. University of Chicago Press. Chicago.
- Ornduff, R. 1966. The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution* 20: 309-314.
- Pailler, T. 1997. L'hétérostylie dans l'archipel des Mascareignes: présence, maintien et évolution. Thèse, Université de La Réunion.
- Pailler, T., L. Humeau, J. Figier & J. D. Thompson. 1998a. Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 64: 297-313.
- Pailler, T., Humeau, L. & Figier, J. 1998b. Dioécie cryptique chez *Bertiera borbonica* var. *borbonica* (Rubiaceae), espèce endémique de La Réunion. *Acta Botanica Gallica* 145: 29-38.
- Pailler, T., and J. D. Thompson. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Réunion island *Am. J. Bot.* 84: 315-327.
- Pannell, J. 1997. Variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *Journal of Ecology* 85: 57-69.
- Pannell, J. & S. C. H. Barrett. 1998. Baker's law revisited: reproductive assurance in a metapopulation. *Evolution* 52: 657-668.
- Petit, C., Lesbros, P., Ge, X., Thompson, J. D., 1997: Variation in flowering phenology and selfing rate across a contact zone between diploid and tetraploid *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Heredity* 79: 31-40.
- Plack, A. 1957. Sexual dimorphism in Labiatae. *Nature (London)* 180: 1218-1219.
- Plack, A. 1958. Effect of gibberelic acid on corolla size. *Nature (London)* 182: 610.
- Radtkey, R. R. 1996. Adaptive radiation of day-geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles archipelago: a phylogenetic analysis. *Evolution* 50: 604-623.
- Rattenbury, J. A. 1961. Cyclic hybridization as a survival mechanism in the New Zealand forest flora. *Evolution* 16: 348-363.
- Renner, S. S. & J. P. Feil. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* 80: 1100-1107.
- Renner, S. S. & R. E. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.
- Rensch, B. 1960. Evolution above the species level. New York: Columbia Univ. Press.
- Rieseberg, L. H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 359-389.

- Rieseberg, L. H. & J. Wendel. 1993. Introgression and its consequences in plants, pp. 70-109. In R. Harrison (eds.), *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University, New York.
- Rivals, P. 1952. *Etude sur la végétation naturelle de l'île de La Réunion*. These, Université de Paris.
- Rock, J. F. 1917. The *Ohia lehua* trees of Hawaii. - Terr. Hawaii Board of Agric. and Forestry Botan. Bull. 4: 1-76.
- Ross, M. D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. *American Naturalist* 119: 297-318.
- Ruas, C. F., D. J. Fairbanks, R. P. Evans, H. C. Stutz, W. R. Andersen & P. M. Ruas. 1998. Male specific DNA in the dioecious species *Atriplex garrettii* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany* 85: 162-167.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M., and D. R. Herbst. 1995a. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2517-2529.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M., and D. R. Herbst. 1995b. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- Sakai, A. K. and S. G. Weller. 1991. Ecological aspects of sex expression in subdioecious *Schiedea globosa* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 78: 1280-1288.
- Schluter, D. & J. D. McPhail. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 197-200.
- Seyani, J. H. 1991. The genus *Dombeya* (Sterculiaceae) in Continental Africa. Meise, National Botanical Garden of Belgium, 188 p.
- Sokal, R. R. & Rohlf, J. R. F. 1981 *Biometry*, 2nd ed. In: W. H. Freeman, New York, NY. 859 p.
- Stebbins, G. L. 1950. Variation and evolution in plants. In C. U. Press (eds.), Columbia University Press, New York.
- Stebbins, G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *American Naturalist* 91: 337-354.
- Stebbins, G. L. 1967. Adaptive radiation and trends of evolution in higher plants. *Evolutionary Biology* 1: 101-142.
- Strasberg, D. 1994. *Dynamiques des forêts tropicales de l'île de La Réunion. Processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques*. Thèse, Université de Montpellier II.
- Taroda, T. & P. E. Gibbs. 1982. Floral biology and breeding system of *Sterculia chicha* St. Hil. *New Phytologist* 90: 735-743.
- Templeton, A. R. 1981. Mechanism of speciation - a population genetic approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 23-48.
- Thompson, J. D. 1991. The biology of a native plant, what makes *Spartina anglica* so successful? *Bioscience* 41: 393-401.
- Thompson, J. D., T. Pailler, D. Strasberg & D. Manicacci. 1996. Tristyly in the endangered Mascarene Island endemic *Hugonia serrata* (Linaceae). *American Journal of Botany* 83: 1160-1167.

- Thomson, J. D. 1988. Effects of variation in inflorescence size and floral rewards on the visitation rates of traplining pollinators of *Aralia hispida*. *Evolutionary Ecology* 2: 65-76.
- Thomson, J. D. & S. C. H. Barrett. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection and the evolution of dioecy in plants. *American Naturalist* 118: 443-449.
- Thomson, J. D. & Brunet, J. 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. *Trends Ecol. Evol.* 5: 11-16.
- Traveset, A. 1994. Reproductive biology of *Phyllirea angustifolia* L. (Oleaceae) and effect of galling insects on its reproductive output. *Botanical Journal of the Linnean Society* 114: 153-166.
- Vitousek, P. M. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. pp. 181-189. In E. O. Wilson (eds.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC. USA.
- Wallace, A. R. 1880. *Island life*. Macmillan & Co, London.
- Wallace, C. S. & P. W. Rundel. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. *Oecologia* 44: 34-39.
- Warren, J. M., Kalai & S. Misir. 1995. An unusual breeding system polymorphism in Cacao (*Theobroma cacao*, Sterculiaceae) in Trinidad. *Amer. J. Bot.* 82: 1126-1130.
- Weiss, D. W. & A. H. Halevy. 1989. Stamens and gibberellin in the regulation of corolla pigmentation and growth in *Petunia hybrida*. *Planta* 179: 89-96.
- Weller, S. G., A. K. Sakai, W. L. Wagner & D. R. Herbst. 1990. Evolution of dioecy in *Schiedea* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the hawaiian Islands: biogeographical and ecological factors. *Syst. Bot.* 15: 266-276.
- Weller, S. G., Wagner, W. L. & A. L. Sakai. 1995. A phylogenetic analysis of *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae): implication for the evolution of breeding system. *Systematic Botany* 20: 315-337.
- Westergaard, M. 1958. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. *Advances in Genetics* 9: 217-281.
- Whitehead, D. R. & C. E. Jones. 1969. Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution* 23: 171-179.
- Wilde, J., R. Waugh & W. Powell. 1992. Genetic fingerprinting of *Theobroma* clones using randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theor. Appl. Genet.* 83: 871-877.
- Williams, J. G. K., A. R. Kubelik, K. J. Livak, J. A. Rafalski & S. V. Tinsey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18: 6531-6535.
- Willson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113: 777-790.
- Willson, M. F. 1990. Sexual selection in plants and animals. *Trends in ecology and evolution* 5: 210-214.
- Willson, M. F. 1991. Sexual selection, sexual dimorphism and plant phylogeny. *Evolutionary Ecology* 5: 69-87.

- Willson, M. F. & Agren, J. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55: 23-29.
- Wolf, D. E., L. H. Rieseberg & S. C. Spencer. 1997. The genetic mechanism of sex determination in the androdioecious flowering plant, *Dastica glomerata* (Datisceae). *Heredity* 78: 190-204.
- Wolfe, K. & J. Peters-Van Rijn. 1993. Rapid detection of genetic variability in *Chrysanthemum grandiflora* Tzvelev) using random primers. *Heredity* 71: 335-341.
- Wolfe, L. M. & A. Shmida. 1997. The ecology of sex expression in a gynodioecious Israeli desert shrub (*Ochradenus baccatus*). *Ecology* 78: 101-110.
- Wyatt, R. 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit set. *American Journal of Botany* 69: 585-594.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems, pp. 51-95. In L. Real (eds.) *Pollination biology*. Academic Press, Orlando.

ANNEXE: Protocole RAPD utilisé dans la thèse

PROTOCOLE UTILISE POUR LA TECHNIQUE RAPD

(Random Amplified Polymorphic DNA)

L'ADN total a été extrait à partir de 0.2 g de feuilles selon le protocole de Chalmers et al. (1992) modifié de façon à augmenter le volume d'extraction. En effet, les espèces étudiées possèdent des mucilages, des poils et des feuilles assez épaisses qui entravent quelque peu le broyage des cellules. L'ADN ainsi extrait est en bonne quantité mais présente des contaminations résiduelles qui gênent la bonne marche de la PCR. Nous avons donc eu recours à une purification d'ADN à l'aide de Spin Column (SIGMA) permettant de récupérer un volume final de 80 µl d'extrait.

A. EXTRACTION D'ADN TOTAL

- Distribuer 500 µl de tampon A dans des tubes eppendorf de 1,5 ml
- Ajouter environ 0,2 g de jeunes feuilles préalablement stockées fraîches à -20°C
- Broyer à l'aide d'un broyeur électrique
- Centrifuger 5 min à 13 000 G
- Prélever la phase supérieure et la déposer dans un nouveau tube eppendorf
- Ajouter 4 µl de RNase A (10 mg/ml) et maintenir à température ambiante pendant au moins 30 minutes
- Ajuster le volume à 500 µl avec H₂O bidistillée
- Rajouter 500 µl de PCIAA (phénol - Chloroforme - Isoamyl alcool 25:24:1)
- Agiter et centrifuger 5 min à 13 000 G
- Prélever la phase supérieure et la déposer dans un nouveau tube eppendorf
- Ajouter 500 µl de CIAA (Chloroforme - Isoamyl alcool 24:1), agiter et centrifuger 5 min à 13 000 G
- Prélever la phase supérieure et la déposer dans un nouveau tube eppendorf
- Rajouter 1 ml d'éthanol absolu, mélanger lentement
- Centrifuger 6 min à 13 000 G
- Vider les tubes et laisser sécher le culot d'ADN à l'air libre pendant au moins 1 heure

- Resuspendre le culot dans 50 µl de TE
- Conserver à -20°C

TAMPON A

Tris HCl 1 M, pH 7	200 mM
NaCl	250 mM
EDTA	25 mM
SDS	0,5 %
2- Mercaptoéthanol	10 mM
H ₂ O qsp	500 µl

TE

Tris, pH 8	1 M
EDTA pH8	500 mM
H ₂ O qsp	100 ml

B. PURIFICATION ADN

Les extraits sont purifiés à l'aide des Spin Column 1000 (SIGMA S1920) selon le protocole recommandé par le fournisseur (SIGMA).

C. AMPLIFICATION D'ADN GENOMIQUE PAR PCR-RAPD

Les réactions se font dans des microtubes de 0,5 ml

Les amplifications se font sur un thermocycleur PCR Amplitron II - Thermolyne

Préparation du milieu réactionnel (25 µl par tube):

- dH ₂ O	13,1 µl
- PCR buffer (10X)	2,5 µl
- dNTP mix (2,5 mM)	2 µl
- Primer Operon	1 µl
- Taq Fisher (Red Hot)	0,4 µl
- MgCl ₂ (25 mM)	2 µl

Répartir 21 µl du milieu réactionnel dans chaque microtube

Distribuer les extraits d'ADN à raison de 4 µl par tube

Placer les tubes dans le thermocycleur dont le programme est le suivant :

- Cycle de prédénaturation 1 min à 95°C
- 40 cycles d'amplification 1 min à 94°C
- 1 min à 36°C

2 min à 72°C

- température d'attente après les 40 cycles : 4°C

La Taq polymérase, le tampon de réaction et MgCl₂ proviennent de la société Osi. Les kits d'amorces sont de la marque Operon Technologies.

D. VERIFICATION DES AMPLIFICATIONS

Ajout de 2,5 µl de bleu-stop dans chaque tube. Pour chaque individu, 17 µl de milieu réactionnel sont déposés dans un gel d'agarose 2% - TBE. La migration se fait à 80 V (4 V / cm) pendant 6 heures (Générateur Fisher ST 608 TR). Le gel est incubé 15 minutes dans une solution de Bromure d'Ethidium à 1 mg/ml, rincé à l'eau et observé sous lumière UV pour photographie. Le marqueur de poids moléculaire utilisé est Lambda Hind III EcoRI.

Bleu Stop

Glycérol	50%
EDTA	0.1 M
SDS	0.1 %
Bleu Bromophénol	0.1 %
H ₂ O qsp	10 ml

Tampon TBE

Tris Base	108 g
Acide Borique	55 g
EDTA pH 8	0.5 M
H ₂ O qsp	1000 ml

RÉSUMÉ

Les forts taux d'espèces dioïques sur les îles ont longtemps fasciné les biologistes. Or le fonctionnement de la dioécie en milieu insulaire a été peu abordé. Les variations dans l'expression de la dioécie et du dimorphisme sexuel de la taille des fleurs sont aujourd'hui examinés dans l'archipel des Mascareignes. A La Réunion, les espèces unisexuées du genre *Dombeya* (Sterculiacées) sont dioïques cryptiques mais présentent une variabilité dans l'expression de la dioécie. Certaines espèces strictement dioïques constituent de grandes populations en altitude alors que les espèces partiellement dioïques forment de petites populations à basse altitude. Par ailleurs, l'hybridation entre espèces strictement dioïques et partiellement dioïques semble engendrer des taxons hermaphrodites autocompatibles. Ces résultats demandent confirmation par une étude moléculaire plus poussée, mais l'hybridation en milieu insulaire semble être un processus évolutif important dans ce genre.

Nos résultats montrent que le dimorphisme sexuel de la taille des fleurs de la flore unisexuée indigène de La Réunion est un phénomène largement répandu. Le biais observé est souvent en faveur des individus mâles, ce qui peut être corrélé à la zoogamie, fréquente sur cette île. Le dimorphisme est plus abondant chez les espèces endémiques que chez les taxons indigènes et est variable entre espèces apparentées. Un modèle allométrique est proposé pour illustrer ces variations au sein du genre *Dombeya*.

Cette thèse apporte les connaissances de base sur la biologie du genre *Dombeya* à La Réunion dont certaines espèces constituent les éléments clés des forêts primaires et d'autres sont des espèces rares des milieux fragmentés.

MOTS CLÉS: La Réunion, Océan Indien, Îles océaniques, Dioécie, Dimorphisme sexuel, taille des fleurs, *Dombeya*, Sterculiaceae, hybridation

ABSTRACT

The high frequency of dioecy on islands has long fascinated evolutionary biologists. Nevertheless, the reproductive biology of particular dioecious species on islands has been little studied. In this thesis, variation in the expression of dioecy and flower size dimorphism have been studied in the Mascarene islands. On La Réunion, all unisexual species in the genus *Dombeya* (Sterculiaceae) show cryptic dioecy but show marked variation in the expression of dioecy. Species which occur in large populations at high altitude tend to be strictly dioecious, whilst species which occur in fragmented populations at low altitude show leaky dioecy. Our results suggest that natural hybridization between a strictly dioecious species and a leaky dioecious species had produced a hermaphrodite, self-compatible hybrid. Although, this result needs to be confirmed by more detailed molecular study, hybridization appears to have been an important evolutionary process in this genus in the Mascarene islands.

A comparative study showed that flower size dimorphism is very frequent in native unisexual species on La Réunion. Male flowers are most often larger than female flowers, probably because of the high frequency of animal-pollinated species on the island. Flower size dimorphism is more frequent in endemic species than in non-endemic native species and is variable in among closely related species. An allometric model is proposed to illustrate the nature of flower size variation in the genus *Dombeya*.

This thesis provides important data concerning the reproductive biology of a genus that contains several species that are important components of primary forest on La Réunion and others that are particularly rare, occurring in relict populations.

KEY WORDS: La Réunion, Indian Ocean, Oceanic islands, Dioecy, Sexual dimorphism, Flower size, *Dombeya*, Sterculiaceae, hybridization

EXCL