

CHAPITRE II

EFFETS DE LA POSITION DES CONES
ET DE L'AGE DES INDIVIDUS SUR LE
SEROTINISME DU PIN GRIS
(*Pinus banksiana* Lamb.)

1. INTRODUCTION

Plusieurs espèces de la famille des *Pinaceae*, particulièrement du genre *Pinus*, ont la capacité de produire des cônes sérotineux. Etymologiquement, le terme sérotinisme est dérivé du latin *serotinus* qui signifie tard ou tardivement. Dans la littérature botanique, il réfère à la dispersion tardive des graines (Beaufait 1960; Lamont et al. 1991). Chez certaines espèces, le sérotinisme est lié à la présence d'une substance résineuse, appelée sérotine, qui recouvre les cônes empêchant ainsi leur ouverture et la dispersion des graines. Le sérotinisme est reconnu comme une adaptation importante aux feux de forêt (Hendrickson 1972).

Le sérotinisme est présent chez des espèces telles *Pinus contorta*, *P. rigida*, *P. attenuata* Lemm. et *P. muricata* D. Don. Chez *Pinus banksiana* et *P. contorta*, ce caractère semble être sous un contrôle monogénique à deux allèles codominants (Teich 1970; Sittman et Tyson 1971). Contrairement à d'autres espèces de pins dits sérotineux, en plus des individus sérotineux ou non sérotineux, les individus mixtes sont relativement fréquents chez le pin gris (Rudolph et al. 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971). Cependant, le développement du sérotinisme semble lié, chez le pin gris comme chez plusieurs espèces, à la taille ou à l'âge des individus. Par exemple, on rapporte que le caractère apparaît entre les âges de 20 et 50 ans pour *P. contorta* (Mason 1915; Lotan 1975; Critchfield 1980) tandis qu'il apparaît plus tôt chez *P. rigida*, soit entre 10 et 20 ans (Muir et Lotan 1985). Les jeunes pins gris (*Pinus banksiana*) n'ont généralement pas de cônes sérotineux (Cayford 1957; Schoenike 1976; Critchfield 1985). Toutefois, à notre connaissance, aucune donnée quantitative n'existe quant à la taille ou à l'âge requis pour l'apparition de ce caractère chez le pin gris. On rapporte également que chez certains pins, tels que *P. serotina*, *P. muricata* var. *remorata* et *P. torreyana* Parry, les cônes demeurent fermés pendant quelques années, pour s'ouvrir par la suite (McMaster et Zedler 1981; Christensen 1985).

Chez *Pinus banksiana* et *P. contorta*, le sérotoninisme est lié à la présence de sérotonine sur les cônes (Neumann et al. 1964). Cameron (1953) a déterminé qu'une chaleur de 50° C était requise pour faire fondre la sérotonine et ainsi déclencher l'ouverture des cônes sérotonineux de ces deux espèces. Il apparaît donc possible que la chaleur réfléchiée à proximité du sol puisse être suffisante pour permettre l'ouverture des cônes sérotonineux. Crossley (1956), Lotan (1964) ainsi que Eyre et LeBarron (1944) ont montré que des cônes sérotonineux de *Pinus contorta* ou de *P. banksiana* au sol ou à proximité du sol sont effectivement soumis à des températures supérieures à 50° C, cette chaleur résultant en l'ouverture des cônes. Il semble possible que les jeunes ou les petits arbres, même s'ils ont un génotype sérotonineux, n'aient que des cônes ouverts parce que ceux-ci, situés près du sol, sont exposés à des chaleurs supérieures à celles requises pour faire fondre la sérotonine. Par ailleurs, il est également possible que les jeunes ou les petits arbres ne produisent que des cônes ouverts pour des raisons physiologiques, par exemple. Dans un tel cas, l'absence de cônes sérotonineux chez les jeunes serait due à leur juvénilité.

Les objectifs de ce chapitre sont de déterminer empiriquement: 1) la taille ou l'âge requis, chez le pin gris, pour l'apparition des premiers cônes sérotonineux, 2) à partir de quelle taille ou de quel âge le pourcentage de cônes sérotonineux demeure stable d'une année de production à l'autre et 3) si l'absence de cônes sérotonineux chez les jeunes pins gris est un caractère lié à la juvénilité des individus ou plutôt à l'environnement thermique auquel les cônes sont exposés. De telles connaissances sur le développement de caractères quantitatifs, qui sont sous contrôle génétique et environnemental, sont un pré-requis à leur utilisation dans des études évolutives. Ainsi, dans le contexte général de cette étude, ces vérifications s'imposaient, puisque le degré de sérotoninisme des individus sera utilisé comme un caractère adaptatif, susceptible de subir les pressions sélectives différentes des deux régimes des feux.

2. MATERIEL ET METHODE

2.1. Echantillonnage

2.1.1. Origine des individus et évaluation du degré de sérotoninisme des individus sur le terrain

L'échantillonnage a été effectué au cours des étés 1987 et 1988 dans deux unités de paysage affectées par des régimes des feux distincts. Vingt-cinq populations sur sites xériques ont été choisies en fonction de leur accessibilité, de l'intérêt de leur histoire de feux et parce qu'un minimum de 40 individus les composaient. Dans chacune des populations, 40 individus ont été mesurés pour leur âge et leur diamètre à hauteur de poitrine (DHP). La procédure détaillée d'échantillonnage est décrite au chapitre III. Dix individus choisis aléatoirement parmi les 40, dans chacune des populations, furent coupés ou émondés. Pour ces 10 arbres, le nombre de cônes fermés et ouverts a été déterminé sur les 50 derniers centimètres de chacune des branches, selon quatre classes de maturité de cônes: 1) cônes de 1 an (i.e. les cônes matures à l'automne), 2) 2 ans, 3) 3 ans ou 4) 4 ans et plus. L'année de maturité des cônes a été mesurée en observant les cicatrices annuelles laissées par le bourgeon terminal. La hauteur totale de l'arbre, la hauteur de la branche la plus basse, la hauteur de la couronne et la largeur maximale de la couronne ont également été mesurées. La hauteur de chacune des branches a été estimée au 0,1 m près, en considérant qu'elles étaient réparties équitablement entre la hauteur de la branche la plus haute et celle de la plus basse. Deux cônes matures de l'année étaient récoltés sur chaque branche et identifiés par individu et par branche afin d'en déterminer, en laboratoire, le sérotoninisme. Les cônes fermés et ouverts par branche ont également été dénombrés pour les 30 autres individus par population, à l'aide de lunettes d'approche. La couleur brun vert des cônes qui allaient être matures à l'automne nous a permis de les distinguer des cônes plus âgés.

2.1.2. Evaluation du degré de sérotoninisme des individus en laboratoire

Les cônes non sérotineux, dans la première année de maturité, ne s'ouvriront qu'à l'automne (Roe 1963; Neumann et al. 1964; Muir et Lotan 1985). Les cônes de 1 an, récoltés sur les arbres coupés, constituent donc en quelque sorte des cônes témoins puisque leur ouverture, suite à une exposition à la chaleur, a été déterminée en laboratoire. En effet, Neumann et al. (1964) ont montré que les cônes matures de l'année soumis à une température de 41° C pour une période de cinq heures demeuraient fermés lorsqu'ils provenaient d'individus sérotineux tandis qu'ils s'ouvriraient tous, s'ils étaient issus d'individus non sérotineux. Les cônes de 1 an ont donc été soumis à ce traitement pour ensuite être classés fermés, si aucune des écailles n'était séparée des autres, ou ouverts, si au moins une écaille en était libérée. Pour ces cônes, la proportion de cônes fermés (PCF) permet d'évaluer le degré de sérotoninisme d'un individu sans l'effet potentiel de l'environnement thermique auquel sont soumis les cônes en conditions naturelles.

2.2. Analyse des données

2.2.1. Taille ou âge requis pour développer le sérotoninisme

Puisque le degré de sérotoninisme des individus semble être sous contrôle monogénique, tel que la littérature nous permet de le supposer (Teich 1970; Sittman et Tyson 1971), les individus génétiquement non sérotineux ne produiront jamais de cônes fermés. Par contre, les individus génétiquement sérotineux ou mixtes mettront un certain temps avant de produire des cônes fermés (Cayford 1957; Schoenike 1976; Critchfield 1985). Toutefois, il n'existe pas de données précises résultant de travaux en plantation, par exemple, sur la taille ou l'âge requis pour développer le caractère. Une méthode empirique a donc été utilisée pour déterminer la taille ou l'âge où la majorité des individus ont développé le caractère. En effet, le point de coupure dans l'âge ou la taille des arbres où la différence dans les fréquences d'individus sans

cône fermé ou avec cônes fermés était la plus marquée a été recherché.

Pour déterminer la taille ou l'âge requis pour développer le caractère, deux ensembles de données ont été utilisés: 1) les individus qui ont été échantillonnés de façon intensive (individus coupés ou émondés) et qui avaient produit au moins un cône et 2) tous les individus, i.e. tous ceux qui avaient produit au moins un cône, qu'ils aient été coupés ou observés à la lunette d'approche. Pour chacun des ensembles de données, les individus ont été classés en deux groupes, en excluant les cônes de 1 an, selon la présence ou l'absence de cônes ouverts: 1) ceux qui n'avaient aucun cône fermé et 2) ceux qui en possédaient au moins un. Des tests de khi-carré de Pearson (X^2) ont été utilisés pour déterminer si la présence ou l'absence de cônes fermés étaient indépendantes de la taille, de l'âge ou de la hauteur des arbres. Cette dernière variable n'a été utilisée que pour les arbres coupés. La procédure de partition décrite par Legendre et Legendre (1983) et disponible sur le logiciel R a été utilisée pour définir les limites des classes de tailles ou d'âge. Cette méthode permet d'établir la partition en classe d'une variable continue qui maximisera la valeur du khi-carré selon la classification d'une variable référence (en l'occurrence la présence ou l'absence de cônes fermés). En d'autres termes, cette méthode permettra de trouver un point de coupure dans les variables taille ou âge où la répartition des individus sans ou avec des cônes fermés diffère le plus. Les coefficients d'incertitude ont été utilisés pour comparer le gain d'information obtenu sur la présence ou l'absence des cônes sérotineux, lorsque l'on connaît la classe d'âge ou de taille (Bishop et al. 1975). Finalement, les composantes du khi-carré de Pearson (X^2_p) ont été calculées pour déterminer quelles étaient les cases du tableau de contingence qui contribuaient à la signification du test (Legendre et Legendre 1984).

2.2.2. Taille ou âge requis pour le développement complet du sérotinisme

Les individus qui ont complètement développé leur degré de sérotinisme devraient montrer un pourcentage de cônes fermés constant dans le temps. Par contre, les individus qui commencent à développer le caractère pourraient afficher un pourcentage croissant puisque les cônes les plus vieux auront tendance à être ouverts tandis que les plus jeunes auront tendance à être fermés. Dans le but de comparer les pourcentages de cônes fermés (PCF) individuels dans le temps, un tableau de contingence 2 x 4 fut construit pour chacun des individus. Le type de cône (ouvert ou fermé) et les années de maturité (1 an, 2 ans, 3 ans et 4 ans ou plus) sont les facteurs croisés. Les coefficients asymétriques lambda (où le type de cône est considéré comme la variable dépendante) ont été utilisés pour établir l'amélioration de la prédiction de l'ouverture des cônes en connaissant l'année de maturité. Des coefficients de corrélation de Spearman ont été calculés pour apprécier le sens de la relation. Les arbres ont été classifiés en quatre groupes selon un indice de croissance de pourcentage de cônes fermés dans le temps (ICPCFT) défini comme suit: 1) -: $\lambda \geq 0,1$ avec une corrélation négative; pourcentage décroissant dans le temps, 2) =: $\lambda < 0,1$ avec une corrélation négative ou positive; pourcentage constant dans le temps, 3) +: $0,1 \leq \lambda < 0,3$ avec une corrélation positive; pourcentage croissant dans le temps et 4) ++: $\lambda \geq 0,3$ avec une corrélation positive; pourcentage ayant une grande croissance dans le temps. La procédure de partition (Legendre et Legendre 1983) a été utilisée pour définir les limites de classes de DHP, de hauteur ou d'âge avec la variable ICPCFT comme variable de référence. Des tests de khi-carré ont été calculés avec les classes de ICPCFT et celles du DHP, de la hauteur ou de l'âge.

2.2.3. Effets de l'année de maturité et/ou de la hauteur sur l'ouverture des cônes

Dans un premier temps, nous avons voulu établir si la proportion de cônes fermés d'un individu (PCF) pour ses cônes matures depuis plus d'un an était significativement différente de celle observée pour ses cônes de 1 an, dont l'ouverture a été déterminée en laboratoire. Pour chacun des individus, les PCF ont été calculées par année de maturité. Puisque l'on reconnaît que le sérotinisme est un caractère héréditaire et caractéristique d'un individu (Rudolph et al. 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971), des tests de rang de Friedman appariés par individu ont été utilisés pour comparer ces proportions (Hollander et Wolfe 1973). Des tests de comparaisons multiples, basés sur les rangs de Friedman, ont été utilisés pour déterminer quelles années différaient significativement les unes des autres (Hollander et Wolfe 1973). Chez les arbres qui ont été échantillonnés avec des lunettes d'approche, les cônes fermés ou ouverts de 2 ans et plus ont été comptés globalement, contrairement aux arbres coupés. Afin de vérifier que le regroupement des cônes de deux années ou plus n'induisait pas un biais dans l'évaluation du degré de sérotinisme des individus non coupés, nous avons donc effectué des tests de Wilcoxon appariés par individu, pour comparer les PCF des cônes de 1 an, soumis à une température contrôlée, et celles des cônes plus vieux, en regroupant les trois classes de maturité des cônes.

Pour établir l'effet de la hauteur des branches sur l'ouverture des cônes, toutes les branches de chaque individu ont été divisées en deux classes selon la présence ou l'absence de cônes ouverts, en excluant les cônes de 1 an. Les branches ont été classifiées ainsi en vue de déterminer le point de coupure où la différence entre la présence et l'absence de cônes ouverts était la plus grande, puisque la chaleur dégagée près du sol est susceptible de faire ouvrir les cônes sérotineux. La procédure de partition décrite précédemment a été utilisée pour diviser les hauteurs estimées des branches en deux classes avec les classes de présence-absence de cônes ouverts comme variable de référence (Legendre et

Legendre 1983). La valeur seuil de partition est de 2,6 m avec un coefficient d'incertitude de 0,045. Cette partition indiquait qu'en général, il y a plus de cônes ouverts sur les branches inférieures à 2,6 m.

La PCF a ensuite été calculée pour chaque individu mais distinctement pour les deux classes de hauteur de la façon suivante:

$$\frac{\text{nbre de cônes fermés sur toutes les branches de la classe de hauteur}}{\text{nbre total de cônes sur toutes les branches de la classe de hauteur}}$$

Ce calcul a été utilisé pour déterminer la PCF globalement pour les cônes de 2 ans ou plus, de même que pour les cônes de 1 an. Des tests de Wilcoxon appariés ont été utilisés pour déterminer si les proportions étaient différentes selon la classe de hauteur et ce, d'une part pour les cônes de 1 an et, d'autre part, pour tous les autres cônes.

Finalement, une analyse de variance non paramétrique a été effectuée pour déterminer l'effet de la hauteur (compte tenu de l'année de maturité des cônes) et celui de l'année de maturité (compte tenu de la hauteur des branches) de même que l'interaction entre ces deux facteurs. Ces analyses ont été menées selon la méthode décrite par Bradley (1968). Sommairement, il s'agissait de construire trois tableaux: un pour chacun des facteurs (hauteur et année de maturité) ainsi qu'un pour leur interaction. Par exemple, l'effet simple de l'année de maturité a été analysé avec un test de Friedman apparié par individu sur les valeurs moyennes des hauteurs, par année de maturité. La même procédure a été utilisée pour l'effet de la hauteur. Pour tester l'interaction entre la hauteur et l'année de maturité, il s'agissait de soustraire la valeur de PCF des branches basses de celles des branches hautes. L'interaction était également testée avec un test de Friedman apparié par individu, où le nombre de degrés de liberté est égal au nombre de classes de hauteur moins 1, multiplié par le nombre de classes d'année de maturité moins 1. Tous les tests de Friedman et de Wilcoxon ont été réalisés avec le logiciel SPSS (Nie et al. 1975).

3. RESULTATS

3.1. Taille ou âge requis pour développer le sérotinisme

Les résultats de la procédure de partition sont présentés au tableau I, pour les deux ensembles de données. Les limites inférieures de la classe supérieure sont de 50 ans, de 6,5 cm de DHP ou de 4,0 m de hauteur pour le sous-ensemble d'arbres coupés, tandis qu'elles sont de 32 ans et de 7,2 cm de DHP pour tous les individus. On remarque une assez bonne correspondance entre les valeurs seuils pour les deux ensembles de données. La présence de cônes fermés n'est pas indépendante des trois variables potentiellement explicatives tel qu'indiqué par les probabilités des tests de khi-carré. Avant d'avoir atteint ces tailles ou ces âges, la majorité des individus ont tendance à n'avoir aucun cône fermé. Les coefficients d'incertitude indiquent que la classe de DHP améliore de 39,5% la prédiction de la présence de cônes fermés tandis que la hauteur et l'âge améliorent respectivement cette prédiction de 25,3% et de 22,5%, pour le sous-ensemble des individus coupés. Pour l'ensemble complet de données, le DHP s'avère également avoir un meilleur pouvoir de prédiction que l'âge sur la présence ou l'absence de cônes fermés (tableau I).

Pour vérifier que le DHP requis pour l'apparition du premier cône fermé se situait bien autour de 7 cm, la variable DHP a été divisée en 6 classes. Les composantes du khi-carré de Pearson (X^2_p) montrent qu'en deçà de 7,2 cm ou de 6,5 cm (pour l'ensemble complet et pour le sous-ensemble des arbres coupés, respectivement), on observe significativement plus d'individus sans cône fermé que si la distribution était indépendante du DHP (tableau II). Au-dessus de ces valeurs limites, il y a significativement moins d'individus n'ayant pas de cône fermé. Ces résultats indiquent donc qu'avant d'avoir atteint approximativement 7 cm de DHP, les individus ont tendance à ne pas avoir développé le sérotinisme.

Tableau I. Tests de khi-carré et coefficients d'incertitude pour les partitions en deux classes des variables DHP, âge et hauteur selon la présence ou l'absence de cônes fermés.

Variable	X ²	p	Coefficient d'incertitude ¹	Limite inférieure de la classe supérieure
A) Individus coupés (N=204 ²)				
DHP	75,16	0,000	0,395	6,5 cm
AGE	42,89	0,000	0,225	50 ans
HAUTEUR	48,27	0,000	0,254	4,0 m
B) Tous les individus (N=884 ²)				
DHP	174,48	0,000	0,236	7,2 cm
AGE	123,55	0,000	0,167	32 ans

1 Coefficient d'incertitude asymétrique où la présence-absence de cônes fermés est la variable dépendante.

2 Seuls les individus porteurs d'au moins un cône sont inclus dans ces analyses.

Tableau II. Tableau de contingence de la présence-absence de cônes fermés selon 6 classes de DHP.

A) Individus coupés

DHP (cm)	Absence		Présence		Total
	obs. att.	X ² p ¹	obs. att.	X ² p	
0,0- 1,0	7 1,4	4,73 ***	3 8,6	-1,91 ***	10
1,1- 3,0	9 1,9	5,15 ***	5 12,1	-2,04 ***	14
3,1- 3,8	5 0,7	5,14 ***	0 4,3	-2,07 ***	5
3,9- 6,4	4 2,3	1,12 *	13 14,7	-0,44	17
6,5- 10,8	2 5,5	-1,49 ***	38 34,5	0,60	40
10,9- et plus	1 16,2	-3,78 ***	117 101,8	1,51 ***	118
Total	28		176		204

B) Tous les individus

0,0- 3,9	48 11,32	10,90 ***	29 65,68	-4,53 ***	77
4,0- 7,1	43 16,9	6,35 ***	72 98,1	-2,63 ***	115
7,2- 7,8	1 3,53	-1,35 ***	23 20,47	0,56	24
7,9- 12,9	27 33,82	-1,17 **	203 196,18	0,49	230
13,0- 23,4	10 53,82	-5,97 ***	356 312,18	2,48 ***	366
23,5- et plus	1 10,59	-2,95 ***	71 61,41	1,22 ***	72
Total	130		754		884

¹ Valeurs des composantes du khi-carré de Pearson (X²p).

Seuil de probabilité globale: * 0,05 ≥ p > 0,01; ** 0,01 ≥ p > 0,001; *** p ≤ 0,001.

3.2. Taille ou âge requis pour le développement complet du sérotinisme

Les meilleures partitions pour l'âge, le DHP ou la taille avec les ICPCFT (indices de croissance du pourcentage de cônes fermés dans le temps) comme variable de référence sont de 57 ans, de 9,7 cm de DHP ou de 5,6 m de hauteur (tableau III). Les coefficients d'incertitude indiquent toutefois que les trois variables améliorent peu la prédiction de la variable ICPCFT, même si les khi-carrés sont tous significatifs. Le DHP s'avère être le meilleur prédicteur (tableau III A). Les individus qui n'ont pas atteint la taille de 9,7 cm de DHP ont tendance à avoir des ICPCFT croissants, indiquant qu'avant cette taille, le caractère n'est pas complètement développé (tableau III B). Autrement dit, chez ces individus, les cônes les plus récents ont tendance à montrer une PCF plus élevée que celles des cônes plus âgés. On ne pourra donc pas considérer que le pourcentage de cônes fermés des individus n'ayant pas atteint la taille de 10 cm de DHP est représentatif de leur degré de sérotinisme s'exprimant à maturité.

3.3. Effets de l'année de maturité et/ou de la hauteur sur l'ouverture des cônes

Il existe une différence significative entre les années de maturité dans la PCF des cônes en utilisant un test apparié par individu (tableau IV A). Une différence très hautement significative est observée entre la PCF des cônes devenus matures 4 années ou plus avant la période d'échantillonnage et la PCF des trois autres classes de maturité. Il n'y a pas de différence entre la PCF des cônes de 1 an et celles des cônes de 2 ou 3 ans. Les mêmes tests ont été calculés, cette fois de façon distincte pour les trois classes de DHP correspondant aux tailles limites déterminées précédemment: 1) de 0 à 7 cm, 2) de 7 à 10 cm et 3) de 10 cm et plus. Pour les individus de 0 à 7 cm de DHP, il n'y a pas de différence entre les PCF des différentes années de maturité, même si les cônes de 4 ans ou plus montrent des PCF plus petites que celles des trois années précédentes (tableau IV B).

Tableau III. Relation entre l'âge, le DHP ou la hauteur et les indices de croissance de la proportion de cônes fermés dans le temps (ICPCFT).

A) Résultats de la procédure de partition.

Variable	χ^2	p	Coefficient d'incertitude ¹	Limite inférieure de la classe supérieure
AGE	10,38	0,016	0,045	57 ans
DHP	12,45	0,006	0,054	9,7 cm
HAUTEUR	8,70	0,033	0,038	5,6 m

B) Test de khi-carré avec les coefficients de lambda et les classes de DHP.

ICPCFT ²	Classe de DHP				Total
	0 à 9,6 cm		9,7 cm et plus		
	obs. att.	χ^2 p ³ p	obs. att.	χ^2 p p	
-	1 3,0	-1,15 **	10 8,0	0,71	11
=	33 37,3	-0,70	104 99,7	0,43	137
+	5 1,9	2,25 ***	2 5,17	-1,37	7
++	7 3,8	1,64 **	7 10,2	-1,00	14
Total	46		123		169

¹ Coefficient d'incertitude asymétrique.

² -, décroissant dans le temps; =, constant dans le temps; +, croissant dans le temps; ++, croissance élevée dans le temps. Voir Matériel et méthode pour le calcul de l'ICPCFT.

³ Composantes du khi-carré de Pearson (χ^2 p). Seuil de probabilité globale: ** $0,01 \geq p > 0,001$; *** $p \leq 0,001$.

Tableau IV. Test de Friedman apparié par individu et comparaisons multiples des proportions de cônes fermés (PCF) par année de maturité.

Année	Rang moyen ¹
A) Tous les individus (n = 109²)	
1 an	2,44 a
2 ans	2,94 a
3 ans	2,85 a
4 ans et plus	1,77 b
$\chi^2 = 54,38$	d.l. = 3 p = 0,000
B) Individus de 0 à 7 cm de DHP (n = 8)	
1 an	2,57 a
2 ans	3,07 a
3 ans	2,86 a
4 ans et plus	1,50 a
$\chi^2 = 6,13$	d.l. = 3 p = 0,106
C) Individus de 7 à 10 cm de DHP (n = 19)	
1 an	2,62 ab
2 ans	3,03 a
3 ans	2,62 ab
4 ans et plus	1,74 b
$\chi^2 = 9,11$	d.l. = 3 p = 0,028
D) Individus de 10 cm et plus de DHP (n = 82)	
1 an	2,39 b
2 ans	2,92 a
3 ans	2,88 ab
4 ans et plus	1,81 c
$\chi^2 = 39,69$	d.l. = 3 p = 0,000

¹ Les rangs suivis de la même lettre ne sont pas significativement différents tandis que des lettres différentes indiquent des différences significatives avec un test de comparaisons multiples basé sur les rangs de Friedman.

² Seuls les individus qui avaient des cônes dans les 4 classes de maturité sont inclus dans ces analyses.

Pour les individus de 7 à 10 cm de DHP, la PCF des cônes de 2 ans est significativement plus grande que celle des cônes de plus de 4 ans (tableau IV C). Chez les individus supérieurs à 10 cm de DHP, les cônes de 4 ans ou plus ont une PCF significativement plus petite que celles des trois autres classes de maturité. La PCF des cônes témoins est également significativement plus petite que celle des cônes âgés de 2 ans (tableau IV D).

Lorsque les cônes de plus de 2 ans sont regroupés et comparés aux cônes de 1 an, la PCF des cônes de 1 an est légèrement plus élevée que celles des cônes plus vieux (tableau V A). Toutefois, il n'y a pas de différence significative dans leur proportion de cônes fermés, pour les individus plus petits que 7 cm ou plus grand que 10 cm de DHP (tableau V B et D). Parmi les individus qui ont un DHP compris entre 7 et 10 cm, la PCF des cônes de 1 an est plus élevée que celle des plus vieux cônes (tableau V C).

Le tableau VI montre que la PCF des cônes de 1 an est plus élevée sur les branches supérieures à 2,6 m que sur les branches plus basses (tableau VI A). Cependant, sans doute à cause du faible effectif, aucun des tests n'est significatif, lorsque calculé séparément par classe de taille, bien que les tendances soient similaires (tableau VI B, C et D; cônes de 1 an). Les mêmes tests effectués avec les cônes matures depuis plus de 2 ans, révèlent que les PCF diffèrent significativement entre les 2 classes de hauteur (tableau VI; cônes de 2 ans ou plus). En effet, la PCF est significativement plus grande sur les branches supérieures à 2,6 m de hauteur. Cette même tendance s'observe dans les analyses séparées par classe de taille, même si elle n'est pas significative pour les individus plus petits que 7 cm de DHP (tableau VI B, C et D).

Tableau V. Comparaison appariée par individu de Wilcoxon des proportions de cônes fermés (PCF) entre les cônes de 1 an et les cônes plus vieux.

Année	Rang moyen
A) Tous les individus (n = 109)	
1 an	49,28
2 ans et +	46,40
Z = 1,729 Test unilatéral p = 0,042	
B) Individus de 0 à 7 cm de DHP (n = 8)	
1 an	3,00
2 ans et +	3,75
Z = 0,944 Test unilatéral p = 0,173	
C) Individus de 7 à 10 cm de DHP (n=19)	
1 an	5,00
2 ans et +	8,50
Z = 2,040 Test unilatéral p = 0,021	
D) Individus de 10 cm et plus de DHP (n = 82)	
1 an	40,57
2 ans et +	34,51
Z = 0,734 Test unilatéral p = 0,231	

Tableau VI. Comparaison appariée par individu de Wilcoxon des proportions de cônes fermés par classes de hauteur de branche pour les cônes témoins et pour les cônes de 2 ans et plus.

Hauteur	Rang moyen	Rang moyen
A) Tous les individus		
	Témoins (n = 46)	2 ans et + (n = 90)
Haute	12,82	40,39
Basse	6,13	27,92
	Z = 1,851 p = 0,032	Z = 3,323 p = 0,000
B) Individus de 0 à 7 cm de DHP		
	Témoins (n = 6)	2 ans et + (n = 8)
Haute	1,50	4,50
Basse	0,00	1,50
	Z = 1,342 p = 0,090	Z = 1,572 p = 0,058
C) Individus de 7 à 10 cm de DHP		
	Témoins (n = 8)	2 ans et + (n = 20)
Haute	3,00	8,10
Basse	1,50	6,00
	Z = 0,000 p = 0,500	Z = 1,789 p = 0,037
D) Individus de 10 cm et plus de DHP		
	Témoins (n = 32)	2 ans et + (n = 62)
Haute	9,13	29,11
Basse	5,33	20,76
	Z = 1,287 p = 0,099	Z = 1,789 p = 0,006

Compte tenu de l'année de maturité des cônes, la hauteur a un effet significatif, les branches les plus hautes présentent une PCF d'environ 10% plus élevée que celle des branches basses (tableau VII A). Un effet très hautement significatif de l'année de maturité des cônes est également observé lorsque l'on effectue les analyses de rangs multiples en contrôlant pour les deux classes de hauteur. Les cônes matures depuis 4 ans ou plus affichent une PCF significativement plus faible, de l'ordre de 10%, que celles des cônes de 1, 2 ou de 3 ans (tableau VII A). L'interaction entre la hauteur des cônes et leur année de maturité n'est pas significative.

Ces mêmes tests ont été appliqués aux données par classe de taille. Chez les individus qui n'ont pas atteint la taille de 7 cm de DHP, les effets simples ne sont pas significatifs (tableau VII B). L'effectif trop peu élevé ne permet cependant pas de tester l'effet de l'interaction. Chez les individus de 7 à 10 cm de DHP, il n'y a pas de différence significative entre les hauteurs des cônes, compte tenu de l'année de maturité (tableau VII C). L'effet de l'année de maturité est par contre au seuil de signification et la différence la plus élevée est rencontrée entre les cônes de 1 an et ceux de 4 années ou plus. Pour les individus qui ont une taille supérieure à 10 cm de DHP, l'effet simple de la hauteur est significatif, indiquant une PCF supérieure d'environ 10% sur les branches les plus hautes. L'effet de l'année de maturité est hautement significatif (tableau VII D). Les cônes de 4 ans ou plus affichent une PCF inférieure d'environ 10% comparativement aux trois classes de cônes plus jeunes. Aucune interaction significative n'est décelée, indiquant, d'une part, que les branches les plus hautes ont tendance à avoir une PCF plus élevée et d'autre part, que les cônes de 4 années ou plus ont généralement des PCF inférieures à celles des autres années de maturité (tableau VII D).

Tableau VII. Analyses de rang multidimensionnelles de l'effet de la hauteur des branches et de l'année de maturité des cônes sur la proportion de cônes fermés (PCF).

	Test	d.l.	p	Rang moyen		Différence moyenne PCF (%) ¹	
A) Tous les individus							
Hauteur de branche (n = 90)	(Z) 2,809	1	0,005	Haute Basse	42,42a 29,86a	H-B	10,82
Année de maturité (n = 109)	(X ²) 58,808	3	0,000	1 an	2,78a	1-2	0,57
				2 ans	2,76a	1-3	2,02
				3 ans	2,78a	1-4	10,06
				4 ans	1,68b	2-3	1,44
						2-4	10,03
					3-4	8,58	
Interaction (n = 30)	(X ²) 2,470	3	0,481				
B) Individus de 0 à 7 cm de DHP							
Hauteur de branche (n = 8)	(Z) 0,944	1	0,345	Haute Basse	3,75a 3,00a	H-B	6,50
Année de maturité (n = 8)	(X ²) 5,437	3	0,142	1 an	2,63a	1-2	-3,00
				2 ans	2,69a	1-3	-12,50
				3 ans	3,06a	1-4	7,47
				4 ans	1,63a	2-3	-9,50
						2-4	10,47
					3-4	19,97	
Interaction (--)	-----	-	-----				
C) Individus de 7 à 10 cm de DHP							
Hauteur de branche (n = 20)	(Z) 1,193	1	0,233	Haute Basse	9,00a 6,50a	H-B	12,09
Année de maturité (n = 19)	(X ²) 7,358	3	0,061	1 an	2,89a	1-2	2,11
				2 ans	2,74a	1-3	3,71
				3 ans	2,53a	1-4	10,06
				4 ans	1,84a	2-3	1,59
						2-4	7,94
					3-4	6,34	
Interaction (n = 5)	(X ²) 0,720	3	0,869				
D) Individus de 10 cm et plus de DHP							
Hauteur de branche (n = 62)	(Z) 2,319	1	0,020	Haute Basse	30,55a 21,60b	H-B	10,98
Année de maturité (n = 82)	(X ²) 47,886	3	0,000	1 an	2,76a	1-2	0,57
				2 ans	2,77a	1-3	3,04
				3 ans	2,82a	1-4	11,03
				4 ans	1,65b	2-3	2,48
						2-4	10,46
					3-4	7,99	
Interaction (n = 24)	(X ²) 2,613	3	0,455				

¹. Différence moyenne par individu; Par exemple: H-B: différence moyenne entre la PCF des branches hautes et la PCF des branches basses; H: haute; B: basse; 1: 1 an; 2: 2 ans; 3: 3 ans et 4: 4 ans.

4. DISCUSSION

L'apparition des premiers cônes fermés chez le pin gris est plus directement liée à la taille des individus qu'à leur âge. En effet, la classe de DHP permet de prédire avec plus de précision la présence ou l'absence de cônes fermés que la classe de hauteur ou d'âge. La grande majorité de tous les individus qui n'ont aucun cône fermé sont de taille inférieure à 7 cm de DHP (70,0% pour l'ensemble des arbres et 89,3% pour le sous-ensemble d'arbres coupés). Nos résultats confirment que la taille est souvent un meilleur indicateur que l'âge du stade de développement des individus chez les plantes (Harper 1977; Werner et Caswell 1977). Le développement du sérotinisme dans le temps est également lié plus intimement à la taille des individus qu'à leur âge. On observe un accroissement significatif de la proportion de cônes fermés globale chez 26,3% des individus qui n'ont pas atteint la taille de 9,7 cm de DHP, contre seulement 7,3% des individus de taille supérieure. Bien que la connaissance de la classe de taille n'améliore que d'environ 5% la prédiction de l'indice de croissance de pourcentage de cônes fermés dans le temps (ICPCFT), ces deux variables ne sont pas indépendantes. Les résultats indiquent donc qu'avant d'avoir atteint une taille d'environ 10 cm de DHP, une partie des individus ont tendance à augmenter leur PCF annuelle, montrant que les cônes les plus récents ont une plus grande probabilité d'être fermés que les plus vieux cônes. Toutefois, dans les deux classes de taille, la majorité des individus ont un pourcentage de cônes fermés invariable dans le temps. Il faut par contre noter que la classe de taille inférieure à 9,7 cm de DHP comporte une grande proportion d'individus qui n'ont pas atteint la taille de 7 cm de DHP. Ces individus n'ont donc généralement pas commencé à produire de cônes fermés et ils montrent donc une PCF invariable dans le temps puisqu'ils n'ont que des cônes ouverts.

La proportion moyenne de cônes fermés de la première année de maturité, indicatrice de la variabilité génétique dans le degré de sérotinisme des individus, ne diffère pas significativement de celles des cônes produits dans les deux années de maturité précédentes. Cependant, la PCF des cônes matures depuis 4 ans ou plus est

légèrement mais significativement inférieure (d'environ 10%) à celles des cônes plus jeunes. Des cônes relativement vieux ont été échantillonnés dans la classe de maturité de 4 ans et plus, probablement jusqu'à une dizaine d'années de maturité. Certains auteurs ont remarqué que les cônes d'autres espèces de pins mettaient quelques années avant de s'ouvrir (McMaster et Zedler 1981; Christensen 1985). Il semble que l'âge des cônes affecte leur ouverture. La sérotine qui recouvre les cônes est susceptible de se détériorer au cours du temps. Neumann *et al.* (1964) ont montré que les cônes d'individus sérotineux s'ouvraient à 41°C, lorsque la sérotine avait été dissoute. Bien que Beaufait (1960) ait trouvé des taux d'humidité semblables entre des cônes sérotineux et des cônes non sérotineux, les résultats de Neumann *et al.* (1964) suggèrent également que le dessèchement intervienne dans l'ouverture des cônes et que la perte d'humidité des cônes sérotineux soit ralentie par la présence de sérotine. Eyre et LeBarron (1944) rapportent aussi l'ouverture de cônes durant de froides périodes hivernales. Des parasites semblent également favoriser l'ouverture des écailles particulièrement pour des cônes relativement vieux (obs. pers.). De vieux cônes ayant subi la rigueur de plusieurs hivers, pourraient être plus enclins à s'ouvrir, par assèchement, parce qu'ils ont été parasités ou encore parce que la sérotine se détériore avec le temps. Wardrop (1983) ainsi que Allen et Wardrop (1964) ont montré que les vaisseaux liant les cônes de *Pinus radiata* ou les follicules de *Banksia* aux branches s'obstruaient à la longue, avec des résines. Ce phénomène, en changeant l'équilibre d'humidité de ces structures, favorisait leur ouverture.

La PCF plus faible de l'ordre de 10%, sur les branches inférieures à 2,6 m pourrait s'expliquer par la chaleur reflétée près du sol. Les cônes sur les branches basses sont effectivement susceptibles de subir des températures supérieures à 50° C pendant des périodes de plusieurs heures. Eyre et LeBarron (1944) ont montré que la dispersion des graines de cônes sérotineux pouvait être considérable lorsque les cônes étaient situés à moins de 30 cm du sol. Toutefois, cette dispersion devenait à peu près nulle entre 30 cm et 150 cm. L'absence d'une interaction significative entre

la hauteur des cônes et l'année de maturité de même que les comparaisons appariées entre les 2 hauteurs de branche pour les cônes de 1 an, indiquent que les mêmes tendances sont observées tant chez les cônes de 1 an, soumis à une température contrôlée, que chez les cônes plus vieux, soumis à un environnement thermique naturel. Ainsi, même les cônes de 1 an qui étaient situés sur des branches inférieures à 2,6 m ont tendance à montrer des PCF inférieures à celles observées sur les branches plus hautes. Puisque ces cônes de 1 an ont été récoltés relativement tôt dans la saison et qu'aucun n'était ouvert, il apparaît peu vraisemblable que ce soit la chaleur qu'ils avaient reçue qui puisse expliquer ce fait. De plus, chez les individus qui n'ont pas atteint une taille de 10 cm de DHP, l'effet de la hauteur des branches n'est pas significatif lorsque l'on considère simultanément l'année de maturité des cônes. Ces résultats suggèrent donc qu'il y a un effet de la hauteur des branches qui n'est pas dû seulement à la chaleur potentiellement réfléchié du sol.

Les données empiriques présentées ici nous permettent de suggérer que l'absence de cônes fermés chez les individus de taille inférieure à 7 cm de DHP est un caractère lié à la juvénilité des individus. Il est possible que, par exemple, ceux-ci investissent leur énergie au maintien et à la production de cônes et de graines et qu'ils n'en allouent pas à la production de sérotonine. Il est encore possible que la qualité de la sérotonine ne soit pas la même chez les individus de faible taille que chez les individus plus matures. Chez les individus de taille supérieure à 10 cm de DHP, l'effet de la hauteur des branches est significatif. Comme les branches les plus basses sont également les plus vieilles, des différences physiologiques pourraient être responsables de ces observations. Le processus d'occlusion des vaisseaux, au niveau du pédoncule des cônes par des substances résineuses, qui réduiraient l'humidité maintenue dans les cônes, observé par Allen et Wardrop (1964) chez *P. radiata*, pourrait être en cause. Il est également possible, par exemple, que les cônes situés sur les branches les plus vieilles, n'aient pas la même qualité de sérotonine que les cônes produits par des branches plus jeunes. Une autre possibilité serait

que la sérotonine soit continuellement synthétisée et transportée vers les cônes jusqu'à ce que l'occlusion des vaisseaux soit effective, empêchant alors la régénération en sérotonine. Bien que nos résultats ne nous permettent pas de discriminer entre ces diverses hypothèses, l'étude indique que la chaleur réfléchie du sol n'est pas le seul facteur responsable de l'ouverture des cônes fermés de pin gris, tant chez les individus de taille faible que chez ceux de forte taille.

5. CONCLUSION

L'absence de cônes fermés chez les individus de pin gris de faible taille est un des facteurs qui pourrait expliquer la structure inéquienne des populations, observée sur site xérique (Eyre et LeBarron 1944; Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). L'absence de sérotinisme chez les jeunes, qu'il s'agisse ou non d'un caractère juvénile, pourrait être avantageuse, si ceux-ci produisent des graines en quantité suffisante pour assurer une partie de la régénération, en milieu naturel, par exemple, lorsque la régénération après feu n'a pas été suffisamment efficace pour assurer une densité adéquate du peuplement. Dans un contexte où la probabilité de feu dans les premières années de vie des individus est faible, cette dispersion des graines pourrait être adaptative, en permettant la reproduction d'individus qui deviendront ultérieurement sérotineux.

Les résultats révèlent que chez un même individu, les cônes les plus vieux ont également tendance à s'ouvrir. Des délais dans l'ouverture des cônes sont apparents chez quelques espèces de pins dites non sérotineuses (McMaster et Zedler 1981; Borchert 1985; Christensen 1985). Dans le présent cas, nous croyons que cela est dû à l'altération de la sérotine, à une baisse de l'humidité des cônes et/ou finalement à un vieillissement des vaisseaux qui alimentent les cônes en sérotine. Peu importe le mécanisme en cause, l'ouverture tardive de quelque 10% des cônes sérotineux pourrait permettre une certaine régénération si le milieu où les graines sont dispersées est ouvert, à condition que ces graines soient viables. A cet égard, bien que Roe (1963) ait montré que des cônes vieux de 8 ans ou plus possédaient moins de la moitié du nombre de graines viables rencontrées dans les cônes de 2 ans, des cônes vieux de 25 ans en possédaient toujours. L'ouverture tardive d'une partie des cônes pourrait être avantageuse et constituer une sorte de tampon, dans un territoire où les feux intenses favoriseraient les individus sérotineux (Givnish 1981; Muir et Lotan 1985; Zammit et Westoby 1988), tout en étant parfois suffisamment rares pour qu'il y ait, entre deux feux, un intervalle de temps plus long que la durée de vie d'une génération de pin gris.