

## 1. LE PROCESSUS EVOLUTIF

Les mécanismes en jeu dans l'hérédité des caractères, de même que ceux impliqués dans le processus de l'évolution, demeuraient imprécis jusqu'à tout récemment. L'élaboration de la théorie de la sélection naturelle par Darwin en 1859 et la redécouverte, par de Vries en 1900, des lois de Mendel définies en 1866, constituent deux éléments clés ayant mené la communauté scientifique à une meilleure compréhension du processus évolutif. De fait, une synthèse de la théorie évolutive émergeait vers 1950 grâce aux travaux de Huxley (1942), Dobzhansky (1937), Stebbins (1950), Mayr (1942) et Simpson (1944), pour n'en citer que quelques-uns, créant un consensus entre les écoles de pensée qui s'opposaient jusqu'alors, principalement celle de génétique et celle de sciences naturelles et de systématique (Mayr et Provine 1980).

L'existence de variations entre individus d'une même espèce (polymorphisme) au sein de caractères, qui apparaît d'ailleurs être généralisée à la grande majorité des espèces (Selander 1976; Ayala 1982; Lewontin 1985), de même que la possibilité que ces caractères soient transmis à la progéniture (hérédité), constituent le point de départ des changements évolutifs. Ainsi, chaque individu est muni d'un bagage génétique, son génotype, qui, en interaction avec l'environnement dans lequel l'organisme évolue, résulte en un phénotype particulier. Les gènes d'un individu, lors de la méiose, sont assemblés en nombreux gamètes mâles et/ou femelles, tous rendus différents par la recombinaison génétique. Chez des organismes sexués tels les conifères, les croisements entre individus engendrent un nouvel ensemble de génotypes. Les individus qui vivent dans un espace donné, lorsqu'ils ont la possibilité de se croiser aléatoirement, forment une population, unité d'intérêt en biologie évolutive. Cette population a un pool génique particulier. Pour une population théorique idéale (i.e. une population d'organismes diploïdes à reproduction sexuée, de taille infinie, où les générations sont discrètes et où les individus se croisent de façon aléatoire), les fréquences alléliques et génotypiques demeurent stables d'une génération à l'autre. Dans cette situation de stabilité, connue sous le nom d'équilibre de Hardy-Weinberg, il n'y

a pas de changements évolutifs. De fait, l'évolution peut être définie comme un changement cumulatif dans la constitution génétique d'une population, de génération en génération (Spurr et Barnes 1980). En d'autres termes, l'évolution est un changement dans les fréquences alléliques des populations, cumulé d'une génération à l'autre (Spiess 1977). Quatre forces évolutives majeures sont reconnues pour leurs effets sur les fréquences alléliques des populations naturelles: les mutations, la dérive génétique, la migration et la sélection naturelle. Chacune de ces forces sera décrite succinctement dans les prochaines sections.

### **1.1. Mutation**

Chez les conifères, comme chez les autres organismes vivants, les variations entre les phénotypes des individus sont dues tant à leurs constitutions génétiques différentes qu'à l'effet de l'environnement dans lequel ils évoluent. Toutes modifications dans la séquence de nucléotides ou toutes altérations du génome sont appelées mutations. Elles constituent la source ultime de variation génétique. Ces changements dans la structure moléculaire à un locus particulier ont pour effet d'introduire de nouveaux allèles, disponibles pour la recombinaison dans les populations. Le résultat des mutations, lorsque celles-ci sont viables, est donc d'introduire de la variabilité dans le pool génique d'une population. Pour des organismes tels les plantes, qui ont en grande majorité une reproduction sexuée, les croisements donnent lieu à une quasi infinie possibilité de nouveaux génotypes, constituant par la suite, le matériel brut sur lequel les autres forces évolutives vont agir.

## 1.2. Dérive génétique

Le terme dérive génétique réfère aux fluctuations aléatoires dans les fréquences alléliques. Peu de populations naturelles correspondent parfaitement à la population théorique idéale, définie précédemment. Ainsi, peu de populations se comportent comme si elles avaient une taille infinie, puisque les individus ont en général plus de chance de se croiser avec leurs proches voisins (Levin 1988). Une population où la répartition des individus est apparemment continue, est souvent subdivisée en plus petites unités où les individus se croisent effectivement de façon aléatoire (unité panmictique, *breeding units*), les sous-populations (Wright 1978b). Le nombre d'individus qui forme une sous-population insulaire, par exemple, peut être limité. Lorsque la taille d'une population est réduite, le pool génique est également réduit, constituant alors un sous-échantillon aléatoire plus ou moins représentatif du pool génique de la population globale, disons par rapport à celui de l'espèce. De plus, ce processus aléatoire d'échantillonnage des gamètes se répète dans le temps, de sorte qu'à chaque génération, on peut obtenir simplement par chance, un sous-échantillon génétique plus ou moins différent du pool génique global. Le processus de dérive, de génération en génération, peut être vu comme une fluctuation aléatoire dans les fréquences alléliques conduisant, à la longue, à la fixation complète ou à l'élimination complète d'un allèle. Ce processus se produit dans toute population ayant une taille finie et sera d'autant plus rapide que l'effectif de la population est faible (Futuyma 1986). La taille des populations peut également varier dans le temps et dans l'espace, sous l'effet d'une catastrophe, par exemple, qui réduira considérablement l'effectif de la population. L'établissement d'une nouvelle population à partir de peu d'individus affecte également le pool génique. Tous ces facteurs font en sorte que les fréquences alléliques d'une population peuvent fluctuer dans le temps et/ou dans l'espace, de façon purement aléatoire. C'est le pool particulier d'une population qui sera soumis, par la suite, aux pressions sélectives. La dérive génétique a deux conséquences évolutives principales. D'une part, les fluctuations aléatoires tendent à réduire la

variabilité génétique intra-population (Futuyma 1986). D'autre part, ces fluctuations du pool génique des populations dans le temps ou dans l'espace favorisent la différenciation des populations, particulièrement lorsque les effectifs sont réduits (Dobzhansky et Pavlovsky 1957).

### 1.3. Migration

La migration, en d'autres termes le flux génique, a un effet homogénéisateur entre les pools géniques observés dans différentes populations, en permettant le maintien dans chacune d'elles des différents allèles de la population globale. De plus, le flux génique constitue une source de variation importante dans le pool génique d'une population particulière, en introduisant de nouveaux allèles, auparavant absents de cette population. Un flux génique efficace entre les populations aura donc un effet homogénéisateur sur les fréquences alléliques. Ainsi, en absence de sélection, une migration aussi faible que 1 migrant par 2 générations sera suffisante pour empêcher la fixation d'un allèle due simplement à la dérive génétique (Slatkin 1985; Wright 1978a). Par contre, si le flux génique est restreint, (i.e. moins de 1 migrant par génération), plusieurs populations verront certains allèles devenir fixés sous l'effet de la dérive. Par ailleurs, même quand le flux génique est supérieur à 1 migrant par génération, les effets de la dérive peuvent se faire sentir, bien qu'ils ne conduisent pas à la fixation ou à l'élimination de certains allèles (Wright 1978a). De façon générale, on considère que le flux génique chez les conifères, tant par le pollen que par les graines, est relativement élevé, particulièrement parce que la pollinisation est assurée par le vent et que le pollen peut voyager sur de grandes distances (Lanner 1966; Koski 1970; Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). Toutefois, il peut exister des barrières physiques, génétiques ou biologiques à la migration. Par exemple, la phénologie des individus d'une population peut être différente de celle d'une autre, rendant difficile la pollinisation à partir de pollen migrant. De même, la distance géographique entre des populations peut être une barrière à une migration efficace. Au sein même d'une population, la capacité

reproductive varie selon l'individu, certains produisant davantage de gamètes femelles, d'autres davantage de pollen, tandis que d'autres sont momentanément stériles. Cette situation réduit le nombre d'arbres qui peuvent se croiser dans une population et par conséquent, le flux génique.

#### 1.4. Sélection naturelle

Pour que le processus de sélection naturelle puisse opérer au sein d'une population, trois conditions sont requises: 1) des variations entre les individus au niveau de certaines caractéristiques ou attributs doivent exister; 2) ces variations doivent être transmises à la descendance de façon héréditaire; et 3) la variation au sein de ces caractères doit affecter les capacités de survie et de reproduction (*fitness differences*) des individus qui en sont munis (Endler 1986). Parmi les milliers de graines produites (donc des milliers de génotypes différents) par les individus d'une population à un endroit donné, très peu survivront jusqu'à maturité pour arriver à contribuer à la prochaine génération. La compétition entre individus, la disponibilité de la lumière, le milieu où la graine a germé sont quelques-uns des facteurs de l'habitat qui peuvent causer la mortalité de certains individus tout en permettant la survie et la reproduction de certains autres, mieux adaptés à ces conditions. On peut définir la sélection naturelle comme la survie et la reproduction différentielle et non aléatoire des individus, sous l'effet de leur niveau d'adaptation aux conditions environnementales (tant biotiques qu'abiotiques), permettant à certains génotypes de gagner ou de perdre en représentativité d'une génération à l'autre. Puisqu'une partie des caractères individuels sont transmis à la prochaine génération grâce à l'hérédité, la descendance laissée par les individus les plus aptes face aux conditions environnementales rencontrées, ressemble, jusqu'à un certain point, à la génération parentale. Il est opportun de rappeler que la sélection naturelle agit sur le phénotype global des individus et non pas sur leur génotype. L'effet de la sélection naturelle se situe, au sein de la population, par un changement dans

le pool génique, puisque les individus les plus aptes de la génération précédente auront laissé plus de descendants que ceux qui l'étaient moins. Les individus d'une génération particulière peuvent donc être considérés comme adaptés aux conditions qui prévalaient pour les générations précédentes. Begon, Harper et Townsend (1990) l'ont énoncé clairement :

" Past environments act as a filter through which combinations of characters have passed on their way to the present. But organisms appear to be adapted (fitted) to their present environment only because present environments tend to be similar to past environments. The word 'adaptation' gives an erroneous impression of prediction, forethought or, at the very least, design. Organisms are not designated for, or adapted to, the present or the future -- they are consequences of, and therefore adapted by, their past."

Le terme adaptation, utilisé abondamment dans la littérature écologique, se définit donc comme la capacité des individus à exploiter un environnement particulier avec succès, en laissant des descendants. Cette adaptation des individus à un environnement se répercute sur la composition génétique des populations d'une espèce. Des populations qui évoluent dans des conditions environnementales différentes auront tendance à diverger en termes génétiques, sous l'effet différentiel de la sélection naturelle, qui augmente l'adaptation des individus à leur environnement. Toutefois, des populations soumises à des conditions environnementales similaires, auront tendance à se ressembler.

En résumé, ce sont les interactions entre les quatre forces évolutives, ayant parfois des effets contrastants, qui affectent le cours de l'évolution. Ainsi, le processus de dérive génétique tendra à augmenter la différenciation entre les populations et ce, d'autant plus que les populations ont de faibles effectifs, tandis qu'une migration efficace entre les populations aura pour effet de les homogénéiser. En conditions environnementales similaires, la sélection naturelle ralentira la différenciation entre les populations alors qu'elle la favorisera lorsque les conditions sont distinctes. La variation génétique d'une espèce, résultant des mutations, sera donc maintenue, éliminée, organisée et/ou distribuée

à l'intérieur et entre les populations selon l'équilibre et les interactions complexes entre la sélection naturelle, la migration et la dérive génétique. Comme le dit si clairement Speiss (1977):

"Evolution results when one force or another gains an edge over others, when the balance is perturbed and when directional change in gene frequencies at a fundamental level takes place."

## 2. LES PERTURBATIONS RECURRENTES COMME PRESSION SELECTIVE

Harper (1977) a introduit la distinction entre ce qu'il appelle un désastre et une catastrophe. Ainsi, les désastres sont des perturbations naturelles récurrentes et suffisamment fréquentes, qu'elles sont susceptibles de se produire pendant le cycle vital des individus de générations successives d'une espèce, constituant alors une pression sélective. Les catastrophes, toutefois, ont une occurrence tellement faible et imprévisible qu'il est peu probable qu'elles aient exercé des pressions sélectives sur les individus des populations d'une espèce. Par contre, elles peuvent avoir entraîné une réduction considérable de l'effectif de la population (*population bottleneck*), phénomène qui peut également avoir un effet évolutif. Les perturbations naturelles et récurrentes<sup>1</sup>, telles que les feux de forêts peuvent, pour des espèces comme que le pin gris, être considérées comme des désastres. La variabilité rencontrée au sein de certaines des caractéristiques biologiques ("life-history characteristics") tant au niveau intra- qu'inter spécifique, apparaît être le résultat, du moins en partie, des pressions sélectives exercées par la récurrence de perturbations (Hendrickson 1972; Harper 1977; White 1979; Gill 1981; Sousa 1984). De plus, une partie importante de l'hétérogénéité spatiale et temporelle observée dans la structure et la dynamique des communautés est la résultante des perturbations naturelles (West et al. 1981; Pickett et White 1985; Foster 1988). Ces deux rôles des perturbations récurrentes

---

<sup>1</sup> Pickett et White (1985) font la distinction entre les termes anglais *perturbation* et *disturbance*. Ils considèrent que le terme *perturbation* devrait être utilisé dans un sens relativement restreint. Il s'agit d'un écart, défini explicitement, à un état, un comportement et/ou une trajectoire préalablement établis comme étant normaux. Cet écart peut être dû à l'introduction d'un nouveau type de perturbation dans le système (perturbation anthropique) ou encore à l'effet des manipulations d'un expérimentateur. La définition plus large de *disturbance* inclut à la fois les fluctuations environnementales et les événements destructeurs. Il s'agit d'un événement relativement discret dans le temps qui affecte la structure d'un écosystème, d'une communauté ou d'une population en changeant la disponibilité des ressources, des substrats et/ou de l'environnement physique. La langue française ne permet pas cette distinction. Ainsi dans le présent texte, le mot *perturbation* est utilisé dans le sens de *disturbance*.



sont importants et interdépendants, en termes évolutifs. Des régimes de perturbations distincts ont exercé et exercent des pressions différentielles sur les caractéristiques des espèces, tout en résultant en des conditions environnementales et des assemblages différents d'espèces. Cette hétérogénéité, tant dans les conditions biotiques qu'abiotiques, constitue également un élément sélectif de l'habitat sur les caractéristiques biologiques des espèces (Sousa 1984).

Les feux, par exemple, ont été des perturbations naturelles suffisamment importantes et répandues, pour que les espèces végétales aient développé des mécanismes et adaptations qui leur ont permis, et leur permettent de faire face à des régimes des feux particuliers (Hendrickson 1972; Gill 1981; Pickett et White 1985). A l'échelle des populations, on peut également s'attendre à ce que des régimes des feux distincts aient contribué à différencier les populations d'une même espèce, au niveau de caractéristiques morphologiques, génotypiques ou biologiques (Keeley 1981; Jelinski et Hutchison 1988).

### 3. CONTEXTE DE L'ETUDE ET OBJECTIFS GENERAUX

En forêt boréale, les feux sont des perturbations naturelles et récurrentes, responsables, en grande partie, du dynamisme des communautés végétales (Rowe 1961). Les diverses composantes du régime des feux (l'occurrence, l'intensité, la sévérité et le cycle des feux) sont des éléments moteurs des différences perceptibles dans la mosaïque de ces communautés (Heinselman 1973, 1981a, 1981b; Wein et McClean 1983). Bien que le régime des feux soit essentiellement contrôlé par le climat régional, la configuration du paysage par l'intermédiaire du relief et de la présence de plans d'eau, constitue un élément de contrôle sur sa dynamique (Frissell 1973; Heinselman 1981a; Foster 1983; Grimm 1984; Payette *et al.* 1989). Les travaux récents de Bergeron et collaborateurs dans le sud de la forêt boréale québécoise ont mis en évidence l'existence d'un régime des feux particulier, relativement complexe, dans une unité de paysage morcelée, les îles et les péninsules du lac Duparquet (Bergeron et Gagnon 1987; Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991). En effet, les îles et les péninsules de ce lac sont affectées d'un régime des feux caractérisé par une occurrence élevée de feux d'intensité variable, et qui incendie des surfaces relativement faibles (Bergeron 1991). Par contre, la forêt terrestre adjacente est affectée par le régime des feux typique de la forêt boréale: les feux y sont intenses, leur occurrence est relativement faible mais ils incendie de grandes surfaces (Heinselman 1981a; Van Wagner 1983; Dansereau 1991; Bergeron 1991).

Le pin gris, espèce sérotineuse, est en étroite relation avec le régime des feux, se régénérant presque exclusivement après feu (Eyre et LeBarron 1944; Cayford et McRae 1983). Des études ont montré que le feu est le principal facteur contrôlant sa distribution dans le secteur à l'étude (Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Sa capacité à produire des cônes sérotineux est considérée comme son adaptation majeure à la récurrence des feux (Cayford et McRae 1983). Chez cette espèce, on retrouve des individus sérotineux, non sérotineux et mixtes (Rudolph *et al.* 1959; Schoenike 1976). Ce polymorphisme, au sein d'un caractère adaptatif, pourrait permettre à un effet sélectif de

l'environnement de se manifester (Rudolph et al. 1959; McMaster et Zedler 1981; Muir et Lotan 1985). Ainsi, des populations de pins gris (*Pinus banksiana* Lamb.) sont susceptibles d'être sensibles à des régimes des feux différentiels et de démontrer des différences dans un caractère adaptatif tel que le sérotoninisme.

La région du lac Duparquet nous offre donc la possibilité de tester l'effet sélectif différentiel de deux régimes des feux, à une échelle régionale, sur certaines caractéristiques des populations d'une espèce arborescente forestière. Puisque la configuration du paysage du lac est morcelée comparativement à celle de l'unité terrestre adjacente, il est également possible d'étudier l'effet de l'insularité, à une échelle régionale, sur la structure génétique de populations d'arbres. Les populations insulaires sont constituées de plus petits nombres d'individus que les populations adjacentes terrestres, augmentant les possibilités de croisements apparentés. La migration, en milieu insulaire, pourrait également être plus faible que sur l'unité terrestre. La structure d'âge plus complexe des populations insulaires (Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron données non publiées), sous l'effet du régime des perturbations, où des générations successives se chevauchent, a pour effet d'augmenter encore les chances de croisements apparentés et ainsi, réduire la taille effective des populations (Futuyma 1986). Tous ces facteurs pourraient contribuer à complexifier la structure génétique des populations de cette unité de paysage comparativement à celle d'une unité de paysage moins morcelé, telle que le territoire terrestre adjacent.

C'est dans ce contexte général que se situe la présente étude. Elle a deux objectifs principaux visant à déterminer si, à une échelle régionale:

- 1) l'insularité et le régime des feux affectent la structure génétique des populations de pins gris, en augmentant la différenciation entre les populations insulaires comparativement à celle des populations terrestres

et,

2) des régimes des feux distincts exercent des pressions sélectives qui engendrent des différences dans certaines caractéristiques de populations de pins gris qui y sont soumises.

La thèse est divisée en deux grandes parties. La première, constituée du chapitre I, vise à répondre au premier objectif tandis que les chapitres II et III concernent le deuxième objectif. La problématique et les objectifs spécifiques de chacun y sont clairement établis, puisqu'ils sont rédigés sous forme d'article<sup>2</sup>. Le texte qui suit vise toutefois à replacer chacun des chapitres dans un contexte plus général.

### **3.1. Effets de l'insularité et des régimes des feux sur la structure génétique**

Afin de déterminer si l'insularité et le régime des feux de populations de pin gris affectent leur structure génétique, nous avons utilisé des marqueurs génétiques, les isoenzymes. Le développement et l'utilisation grandissante des techniques d'électrophorèses ont permis, depuis une vingtaine d'années, d'augmenter nos connaissances de la génétique des populations de plusieurs groupes d'espèces animales et végétales et ce, particulièrement chez les conifères (Lewontin 1985; Hamrick et Godt 1989). Auparavant, notamment pour les arbres, la plupart des études portaient sur des caractères morphologiques polygéniques, tels que la taille ou la hauteur, caractères qui sont grandement influencés par l'environnement. Ces études, bien qu'elles permettent de quantifier les variances génétique, environnementale et phénotypique de caractères polygéniques, nécessitaient de faire croître les arbres dans des conditions similaires en plantation, une méthode aussi longue que coûteuse à réaliser. Par contre, les isoenzymes ont l'avantage de

---

<sup>2</sup>Bien que les manuscrits anglais se rapportant aux deux premiers chapitres soient soumis au *Canadian Journal of Forest Research*, ce travail est présenté en français, sous forme d'article. L'auteure, inscrite dans une université francophone, a jugé opportun de rédiger cette thèse en français.

permettre de déterminer directement le génotype de l'individu analysé pour un locus donné, puisque ce sont des marqueurs géniques (Gottlieb 1971, 1981; Lewontin 1974). Cette méthode est rapidement devenue un outil important pour les études de diversité génétique puisqu'elle permet la collecte rapide et efficace de données génétiques. En plus d'avoir permis l'acquisition des connaissances sur la diversité génétique de plusieurs espèces, cette technique a été utilisée pour quantifier le degré de variation géographique de caractères génétiques, ce qui était difficile, voire même impossible avec des caractères morphologiques polygéniques (Mitton 1983). Depuis les premiers travaux portant sur les isoenzymes par Lewontin et Hubby (1966), Hubby et Lewontin (1966) ainsi que Harris (1966), plusieurs études ont démontré que le degré d'hétérozygotie, le polymorphisme et la variabilité génétique des espèces sont relativement élevés chez la majorité des organismes vivants (Lewontin 1974; Ayala 1982; Nevo et al. 1984; Hamrick et Godt 1989). Plus spécifiquement chez les conifères, les études ont révélé que plusieurs espèces ont des degrés de variabilité génétique élevés (Hamrick et al. 1979, 1981; Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). En général, les conifères forment un groupe d'espèces très variables et ce, vraisemblablement à cause de leurs grandes aires de répartition, leur pollinisation par le vent, leur allogamie, leur grande fécondité, leur longévité et la continuité relative de leur répartition (Hamrick 1979; Hamrick et al. 1979, 1981; Hamrick et Godt 1989). Par ailleurs, ils montrent généralement un faible degré de différenciation alloenzymatique entre les populations, sur leur aire de répartition. Cette faible différenciation serait due au manque de barrières efficaces pour contrer la migration, principalement parce que la pollinisation par le vent permet une homogénéisation des populations, par un flux génique important (Boyle et Yeh 1987; Hamrick 1987; Govindaraju 1988a, 1988b; Hamrick et Godt 1989).

Une des caractéristiques intéressantes des gymnospermes est que les graines contiennent un endosperme haploïde, appelé mégagamétophyte. Ce tissu possède une grande diversité d'enzymes qui ont des activités relativement élevées (Mitton 1983). Ce tissu permet de vérifier de manière probabiliste si la ségrégation allélique

s'effectue de façon mendélienne et de déterminer les relations de linkage entre les loci, sans avoir besoin de recourir à des croisements contrôlés. Puisque le mégaspore haploïde se divise de façon mitotique pour engendrer les autres cellules de l'ovule, l'embryon possédera la contribution gamétique maternelle identique au génotype haploïde du mégagamétophyte. Ceci permettra, si l'on fait migrer l'embryon et le mégagamétophyte sur le même gel, de départager l'apport maternel de l'apport paternel.

Il apparaît difficile de déterminer la contribution du polymorphisme isoenzymatique à la valeur adaptative d'une espèce. Les tenants de la théorie neutraliste estiment que les alloenzymes sont relativement neutres, conférant pas ou peu d'avantages directs aux individus qui en sont munis et qu'ils sont principalement maintenus dans les populations sous l'effet de la dérive et de la migration (Kimura 1968). Par contre, les tenants de la théorie sélective suggèrent que le polymorphisme est maintenu sous l'effet de la sélection naturelle. Il semble aujourd'hui que la majorité des variations alloenzymatiques ont de faibles valeurs adaptatives et que les forces évolutives telles la dérive et le flux génique, joueraient un rôle important dans le maintien du polymorphisme à ce niveau. Toutefois, certaines études révèlent que les hétérozygotes sont avantagés en termes de croissance ou de capacité reproductive (Mitton et Grant 1984; Bush et al. 1987). De plus, le polymorphisme enzymatique n'est pas réparti équitablement selon la fonction remplie par l'enzyme (Prakash 1973; Johnson 1974). Quoiqu'il en soit, ce type de marqueur a été choisi car il permet d'étudier simultanément plusieurs loci et d'en déterminer les fréquences alléliques, de sorte qu'il est possible d'analyser la structure et la variabilité génétique des populations. Les isoenzymes sont donc des marqueurs génétiques qui sont affectés par les différentes forces évolutives qui interagissent sur les populations étudiées.

Les deux populations insulaires de pin gris sélectionnées sont composées d'un faible nombre d'individus comparativement aux populations de l'unité terrestre, augmentant ainsi les probabilités de croisements apparentés. De plus, la migration entre les îles pourrait être plus faible que celle observée entre les populations terrestres où, suite à un feu, de grandes populations de pin gris s'établissent. On s'attend donc à ce qu'elles soient plus sensibles à la dérive génétique que les populations terrestres adjacentes, même si le flux génique, à cette échelle, devrait être suffisamment élevé pour empêcher la perte ou la fixation d'allèles, strictement sous l'effet de la dérive. Finalement, il existe des différences dans le régime des feux des deux unités de paysage, celui de l'unité insulaire étant plus complexe que celui de l'unité terrestre. Par conséquent, la dynamique des populations est également différente entre les deux unités de paysage (Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Les structures d'âge plus complexes, engendrées par le régime des feux du lac, où des générations successives se chevauchent, pourraient également favoriser les croisements apparentés, réduisant alors la taille effective des populations. De plus, les régimes différents peuvent exercer des pressions sélectives différentielles qui contribueront à distinguer les populations insulaires entre elles de même que des populations terrestres. Les marqueurs isoenzymatiques pour cette portion d'étude permettent de quantifier la structure et la variabilité génétique de populations de pins gris qui se retrouvent dans des unités de paysage qui diffèrent en terme de configuration. Ces marqueurs seront affectés par les quatre grandes forces évolutives, de telle sorte qu'ils nous donnent une image de la structuration et de la différenciation entre les populations selon l'ensemble des forces en jeu.

### 3.2. Effets sélectifs des deux régimes des feux

Il est peu probable que les marqueurs isoenzymatiques répondent fortement aux pressions sélectives différentielles des régimes des feux. Par contre, des caractères adaptatifs tels que l'épaisseur de l'écorce ou le degré de sérotinisme peuvent conférer des avantages directs aux individus qui en sont munis, selon le régime des perturbations qui les affecte. Dans cette optique, le caractère choisi pour vérifier l'effet des régimes des feux différents est le sérotinisme<sup>3</sup>. Ce caractère est considéré comme étant une des adaptations majeures de plusieurs espèces à la récurrence des feux de forêt (Vogl 1973; McMaster et Zedler 1981; Cayford et McRae 1983; Cowling et Lamont 1985; Zammit et Westoby 1988; Lamont et al. 1991). Chez le pin gris, on observe des individus sérotineux et non sérotineux tout comme chez le pin tordu (*Pinus contorta* var. *latifolia* Dougl.) et le pin rigide (*P. rigida* Mill.). Ce polymorphisme est essentiel pour permettre à un effet sélectif de l'environnement de se manifester (Rudolph et al. 1959; McMaster et Zedler 1981; Muir et Lotan 1985). De plus, le contrôle génétique assez élevé de ce caractère a été démontré (Rudolph et al. 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971). Ces travaux suggèrent un contrôle génétique assez simple, vraisemblablement monogénique à deux allèles codominants (Teich 1970; Sittman et Tyson 1971).

Afin de pouvoir répondre au deuxième objectif, un certain nombre de vérifications concernant le sérotinisme s'imposaient. De fait, des études rapportent que les jeunes individus ne portent pas de cônes sérotineux (Cayford 1957; Schoenike 1976) et les facteurs qui affectent l'apparition de ce caractère sont inconnus. Le second chapitre vise à déterminer à partir de quelle taille ou de quel âge

---

<sup>3</sup> Le mot sérotinisme vient du latin *serotinus* qui signifie venir tardivement. Selon le Larousse du XXe siècle, il s'agit du rapport existant entre l'époque de la floraison d'une plante et la quantité de chaleur qu'elle a reçue. Dans la littérature botanique le mot anglais *serotiny* réfère à la dispersion tardive des graines. Nous utilisons, par extension, le mot sérotinisme dans ce sens.



le sérotinisme apparaît chez le pin gris et à définir, de façon empirique, si l'absence de sérotinisme chez les jeunes individus est liée à leur juvénilité.

Le troisième chapitre vise à démontrer que des régimes des feux distincts constituent une pression sélective sur le sérotinisme des arbres des populations qui y sont soumises et ce, à un niveau régional. La récurrence des feux est généralement considérée comme le principal facteur ayant exercé une pression sélective sur le sérotinisme, tant chez des espèces boréales, comme le pin gris ou l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) que chez le pin rigide (*Pinus rigida*), chez des espèces de climats méditerranéens, telles les *Banksia* australiens ou encore des espèces du genre *Pinus* de la côte ouest américaine (Hendrickson 1972; Vogl 1973; Schoenike 1976; McMaster et Zedler 1981; Cowling et Lamont 1985; Muir et Lotan 1985; Zammit et Westoby 1987a et b). Le sérotinisme dans le genre *Pinus* apparaît s'être développé à partir du caractère ouvert des cônes et serait apparu indépendamment dans différentes lignées du genre (Duffield 1952; McMaster et Zedler 1981). McMaster et Zedler (1981) suggèrent d'ailleurs que se sont les pressions sélectives des régimes des feux différents qui expliquent la variabilité observée dans le degré de sérotinisme des pins de la côte ouest. Pour des espèces du genre *Banksia*, la variabilité observée dans le sérotinisme des espèces correspond à la variation dans les comportements géographiques et historiques des feux (Cowling et Lamont 1985). Au niveau intra-spécifique, des études ont également montré des variations dans le degré de sérotinisme qui seraient liées aux variations dans le régime des perturbations par le feu (Givnish 1981; Borchert 1985; Cowling et Lamont 1985; Muir et Lotan 1985).

Les graines dans les cônes sérotineux sont viables pendant plusieurs années, constituant une banque de graines sur l'arbre. Après un feu, les cônes sérotineux s'ouvriront, sous l'effet de la température élevée, pour permettre la dispersion des graines, tandis que celles déjà dispersées pourront avoir subi les dommages du feu (McMaster et Zedler 1981; Muir et Lotan 1985). Cette situation confère un avantage aux individus sérotineux pour la régénération

après un feu (Vogl 1973; Zedler 1977; Perry et Lotan 1979; Zammit et Westoby 1988). Toutefois, ces individus sont moins susceptibles de profiter d'autres types de perturbation que le feu, telles les trouées laissées lors d'un chablis, comparativement à des individus porteurs de cônes non sérotineux (Muir et Lotan 1985; Zammit et Westoby 1988). Pour plusieurs espèces ayant des fruits ou des cônes sérotineux, on estime donc que les individus sérotineux sont favorisés lorsque les feux sont suffisamment fréquents pour se produire dans l'intervalle qui correspond à la longévité des individus de l'espèce (Vogl 1973; Zedler 1977; Perry et Lotan 1979; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985; Zammit et Westoby 1988). Le patron spatial et l'intensité des perturbations sont des paramètres importants du régime des feux, qui risquent d'influencer les stratégies reproductives d'une espèce (Keeley 1981). Ainsi, des feux de grandes surfaces et d'intensités élevées devraient favoriser les individus sérotineux, chez des espèces où la régénération végétative n'est pas possible, puisque dans de telles circonstances la régénération de tout le territoire incendié à partir des progéniteurs dans des sites protégés, serait pratiquement impossible (McMaster et Zedler 1981). Les feux de faible intensité sont, pour leur part, susceptibles de favoriser les individus mixtes et non sérotineux (Muir et Lotan 1985). L'histoire locale et récente des feux est également un paramètre qui peut contribuer à différencier les populations en ce qui concerne leur degré de sérotinisme (Perry et Lotan 1979; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985).

Dans cette optique, nous supposons que, même à un niveau régional, les pressions engendrées par des régimes distincts de perturbations par le feu sont suffisantes pour affecter le degré de sérotinisme des populations de pin gris et ce, même si le flux génique est susceptible d'être important (Givnish 1981). Perry et Lotan (1979), dans un modèle mathématique, proposent que le maintien, au niveau régional, du polymorphisme du caractère sérotineux chez *P. contorta*, est le résultat de régimes des feux variables dans l'espace ou dans le temps.

A notre connaissance, il n'existe aucune étude visant à démontrer que, à un niveau régional, des régimes des feux distincts peuvent constituer une pression sélective différentielle suffisante pour engendrer des différences importantes dans le degré de sérotinisme des populations. Le régime particulier des feux du lac Duparquet nous offre la possibilité de tester l'effet de régime des perturbations à l'échelle du paysage, sur un caractère adaptatif tel que le sérotinisme. De fait, ce lac situé en forêt boréale possède un régime des feux dont plusieurs paramètres diffèrent substantiellement de ceux de la forêt boréale (Bergeron 1991). Le troisième chapitre vise donc à démontrer que des régimes des feux différents dans l'espace mais relativement constants dans le temps constituent une pression sélective importante sur le polymorphisme du caractère sérotineux des cônes chez le pin gris et ce, à un niveau régional.

#### 4. BIOLOGIE DE *Pinus banksiana* Lamb.

Le pin gris est classé, avec *P. contorta*, *P. clausa* Chapm. et *P. serotina* Mill., dans la sous-section *Contortae*, section *Pinus*, sous-genre *Pinus*, de la famille des *Pinaceae* (Little et Critchfield 1969; Wheeler et al. 1983). L'espèce occupe une vaste aire de répartition en Amérique du Nord, des provinces maritimes jusqu'au Yukon au Canada, et dans les états américain des Grands Lacs (Schoenike 1976). Le pin gris, retrouvé dans une diversité de conditions édaphiques et climatiques, semble peu exigeant quant aux conditions abiotiques (Schoenike 1976; Rudolph et Yeatman 1982). Sa longévité est relativement faible (150-200 ans) et il est intolérant à l'ombre (Eyre et LeBarron 1944; Heinselman 1981b; Cayford et McRae 1983).

Les feux de forêt sont considérés comme un phénomène indispensable dans le cycle vital de l'espèce (Cayford et McRae 1983). La production hâtive de graines (à 3-5 ans en plantations, 5-10 ans en milieu naturel ouvert), le taux de croissance élevé des jeunes, la capacité de résister au froid ainsi que la réponse rapide de croissance en condition de pleine lumière sont autant de facteurs qui font du pin gris l'espèce boréale la mieux adaptée à la récurrence des feux de forêts (Roe 1963; Rowe et Scotter 1973; Canavera 1975; Rudolph et Yeatman 1982). La capacité de rétention des graines sur l'arbre lorsque les cônes sont sérotineux est une autre adaptation de l'espèce aux feux. Une température de 50° C permet l'ouverture de ce type de cônes (Cameron 1953; Beaufait 1960). Les graines portées par des cônes sérotineux peuvent supporter des températures très élevées sans perdre leur pouvoir germinatif et elles sont viables plus de 25 ans (Beaufait 1960; Roe 1963; Cayford et McRae 1983). Le pin gris est une espèce monoïque, pollinisée par le vent. Après la pollinisation, il faudra deux saisons de croissance pour la maturation de la graine. La majorité des graines de pins gris germent entre 15 et 60 jours après avoir été libérées, la dormance étant faible (Rudolf 1958). Cependant, les graines de pins gris disséminées après feu peuvent germer la deuxième année (Thomas et Wein 1985).

Des régimes des feux différents agissent sur la structure d'âge des populations de pins gris. Les individus de cette espèce peuvent difficilement survivre à un feu de couronne, alors qu'une portion des individus, au moins, survivront à des feux de faible intensité (Cayford et McRae 1983). Les feux non létaux permettent au pin gris de se régénérer en populations inéquiennes puisque les progéniteurs ne sont pas tous tués par la perturbation. Dans ce cas, la régénération sera possible si le feu est suffisamment intense pour faire ouvrir des cônes sérotineux ou encore, si des individus porteurs de cônes non sérotineux sont présents sur le site incendié ou à proximité. Par contre, les populations issues de feux létaux sont équiennes. En absence de feu, les populations de pins gris seront remplacées par d'autres espèces plus tolérantes à l'ombre (Eyre et LeBarron 1944). Le pin gris est alors confiné aux affleurements rocheux où il est climacique et où il parvient à se régénérer, du moins pendant un certain temps (Eyre et LeBarron 1944).

Le pin gris a vraisemblablement évolué comme une espèce distincte du pin tordu (*P. contorta*) vers la fin du Tertiaire (Critchfield 1985). Plus récemment, la plus grande partie de l'aire de répartition de l'espèce était recouverte de glace pendant la glaciation Wisconsin, qui a atteint son maximum vers 18000 AA. Les données paléobotaniques suggèrent que pendant ce temps, le pin gris aurait survécu dans deux *refugia*: à basse élévation dans les Appalaches (au sud du 34° N de latitude) et, plus à l'ouest, dans les monts Ozark, au Missouri. Il semble que la migration vers le nord se soit effectuée simultanément à partir de ces deux *refugia* (Critchfield 1985).

L'hybridation naturelle entre le pin gris et le pin tordu, en zone de sympatrie a été démontrée (Pollack et Dancik 1985; Wheeler et Guries 1987). L'espèce est généralement auto-compatible mais elle est affectée d'une dépression consanguine élevée lors d'auto-pollinisation, donnant moins de graines développées, des taux de germination et de survie des semis plus faibles ainsi qu'une perte de vigueur dans la croissance (Fowler 1965; Rudolph 1976; Rudolph

1981). Diverses études ont permis d'estimer que le taux d'auto-croisement dans les populations naturelles est d'environ 10-15% (Fowler 1965; Sittman et Tyson 1971; Cheliak et al. 1985; Snyder et al. 1985).

Le pin gris est très variable morphologiquement, tant au niveau intra- qu'interpopulation, tel que démontré dans des études *in situ*, *ex situ* et des tests de provenances (Schoenike 1976; Hyun 1977; Rudolph et Yeatman 1982). Certains caractères tels le caractère sérotineux des cônes, l'épaisseur de l'écorce, la croissance et la quantité de cônes produits montrent des variations clinales (Schoenike et al. 1959; Schoenike et Brown 1963; Yeatman et Teich 1969; Schoenike 1976; Hyun 1977). Pour le sérotinisme, au nord de l'aire de répartition de l'espèce, les individus sont généralement sérotineux, tandis que dans le sud de la région américaine des Grands Lacs, la majorité des individus sont non sérotineux (Schoenike 1976; Critchfield 1985). Ce gradient latitudinal est généralement expliqué par la variation clinale dans le régime des feux, particulièrement en terme de fréquence et d'intensité (Schoenike 1976; McMaster et Zedler 1981). Bien que le mécanisme exact de transmission du caractère sérotineux soit inconnu, il apparaît être sous contrôle monogénique, possiblement avec deux allèles en codominance (Rudolph et al. 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971; Rudolph et Yeatman 1982). Diverses études suggèrent que le nombre de cônes/arbres, le nombre de graines potentielles/cônes, le nombre total de graines/cônes, la courbure, la longueur, le nombre d'écaillés des cônes et l'épaisseur de l'écorce sont sous contrôle génétique de modéré à fort (Schoenike et al. 1959; Schoenike et Brown 1963; Schoenike 1976; Todhunter et Polk 1981; Rudolph et Yeatman 1982). Le pin gris possède 12 paires de chromosomes ( $2N=24$ ), relativement grands et difficiles à distinguer les uns des autres à cause de leur uniformité morphologique (Sax et Sax 1933). Au niveau isoenzymatique, des études récentes suggèrent que cette espèce est moins variable que d'autres espèces de conifères et que les populations montrent un faible degré de différenciation alloenzymatique (Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; Hawley et al. 1988; Misenti et DeHayes 1988).