

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

MARIE-CLAUDE ROUSSEAU

RELATION ENTRE LE DEGRÉ D'HÉTÉROZYGOTIE, LA CROISSANCE ET LA DISTRIBUTION
ÉCOLOGIQUE D'UNE POPULATION DE PIN GRIS (*PINUS BANKSIANA* LAMB.)

MARS 1992





BIBLIOTHÈQUE

Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été rendue possible grâce à des subventions du ministère de l'Éducation du Québec (FCAR) et du ministère des Forêts du Québec (région 08). Je voudrais remercier tout particulièrement Sylvie Gauthier pour sa disponibilité et son appui, et mes 2 directeurs de recherche, Yves Bergeron (Université du Québec à Montréal) et Jean-Pierre Simon (Université de Montréal), pour leurs conseils avisés. Merci aussi à Marie-Claude Brisson, Yves Payette, Sylvie Massey et Brian Harvey pour leur assistance lors de la prise des données.

RÉSUMÉ

Cette étude vise à examiner la relation entre le degré d'hétérozygotie et des caractères reliés à la valeur sélective des individus (croissance radiale, variabilité de la croissance radiale, distribution des individus) d'une population de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), tout en considérant le milieu de croissance.

La population choisie est située au nord-ouest du Québec (lac Duparquet, Abitibi). La variabilité des individus a été détectée par la méthode de l'électrophorèse sur plaque d'acétate de cellulose. Sept systèmes enzymatiques ont été examinés (ACO, GOT, PGD, G-6PDH, NADP-ME, PGI et PGM), totalisant 13 loci dont 10 polymorphiques. L'accroissement annuel moyen à hauteur de poitrine (DHP/âge) et la variabilité de la croissance (écart type, variance et coefficient de variation) ont été utilisés comme indicateur de croissance. Les stations ont été stratifiées selon l'indice de la qualité des sites, établi à partir de la courbe de croissance en hauteur des individus dominants.

Les résultats ne démontrent pas de relation significative entre le degré d'hétérozygotie et la croissance radiale. Par contre, on observe une variabilité de la croissance moins élevée chez les individus faiblement hétérozygotes, résultat déjà rencontré chez *Pinus ponderosa* et *Populus tremuloides*. D'autre part, on observe plus d'hétérozygotes qu'attendu selon une distribution aléatoire dans les stations à faible productivité. Il semble donc qu'un accès limité aux ressources (un stress de niveau abiotique) puisse favoriser les hétérozygotes. De plus, les individus hétérozygotes pour deux loci étudiés, PGD-1 et G6PDH-2 semblent être relativement plus abondants dans les sites à croissance limitée. Ces résultats contribuent à nous faire mieux comprendre l'influence du degré d'hétérozygotie sur des caractères reliés à la valeur sélective des pins gris. Éventuellement, ceci pourrait nous permettre d'utiliser les marqueurs alloenzymatiques pour effectuer une meilleure sélection génétique des graines pour le reboisement.

TABLE DES MATIERES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIERES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	viii
INTRODUCTION	1
Choix du territoire.....	5
REVUE DE LA LITTÉRATURE.....	6
Avantage des hétérozygotes: base théorique.....	6
Avantage des hétérozygotes chez des espèces forestières.....	10
hétérozygotie et croissance.....	10
1-croissance radiale et hétérozygotie.....	10
2-variabilité de la croissance radiale et hétérozygotie.....	12
3-résumé des observations.....	13
hétérozygotie et taux de survie.....	14
Écologie du pin gris et mesure de la productivité du site...	16

MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	20
Caractéristiques de la population étudiée.....	20
Échantillonnage.....	20
Analyse de tige.....	21
Mesure du taux d'hétérozygotie.....	23
Effet de la qualité du site et de la compétition.....	24
Analyses statistiques.....	28
RÉSULTATS.....	30
Analyse génétique.....	30
Croissance et hétérozygotie.....	30
Distribution écologique des individus et hétérozygotie.....	41
DISCUSSION.....	49
Croissance radiale et hétérozygotie.....	49
Variabilité de la croissance et hétérozygotie.....	52
Distribution écologique des individus et hétérozygotie.....	54
CONCLUSION.....	57
RÉFÉRENCES.....	59
ANNEXE	
A. Électrophorèse sur plaques d'acétate de cellulose: description de la technique utilisée.....	64

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Corrélations observées dans la littérature entre l'hétérozygotie et 2 indicateurs de croissance (croissance radiale et variabilité de la croissance) chez quelques espèces forestières.	14
Tableau 2	Fréquences alléliques des loci de la population étudiée et nombre d'individus hétérozygotes.....	31
Tableau 3	Analyse de variance de l'AAM en fonction des niveaux de productivité et d'hétérozygotie, avec l'indice de compétition en covariable (n=160).....	35
Tableau 4	Analyse de variance des 3 indicateurs de la variabilité de la croissance (COV, VAR et SD) en fonction des niveaux de productivité et d'hétérozygotie (n=77).....	35
Tableau 5	Analyse de variance par niveau de productivité pour l'accroissement annuel moyen en fonction des 3 classes d'hétérozygotie, avec l'indice de compétition en covariable.....	39
Tableau 6	Analyse de variance par niveau de productivité pour la variabilité de la croissance (COV, SD et VAR) en fonction des 3 classes d'hétérozygotie.	39
Tableau 7	Comparaison de l'accroissement annuel moyen pour chaque locus polymorphique entre les homozygotes et les hétérozygotes, pour les individus du niveau de productivité moyen (analyse de variance, n=100).....	40

Tableau 8	Comparaison de l'écart type (SD) pour chaque locus polymorphique entre les homozygotes et les hétérozygotes pour le niveau de productivité moyen (analyse de variance, n=48).....	40
Tableau 9	Fréquences alléliques de la population initiale et des individus de la population additionnelle pour chacun des systèmes étudiés, avec la probabilité de similarité (test du chi-carré).	44
Tableau 10	Analyse de chi-carré du facteur d'hétérozygotie (hétérozygotie vs homozygotie) et de la productivité du milieu de croissance pour chacun des loci polymorphiques (n=160, dL=2).....	48
Tableau 11	Solutions modifiées à partir des recettes originales (Hebert et Beaton 1989).....	70

LISTE DES FIGURES

Figure 1	Localisation des 3 transects et des 27 stations échantillonnées.....	22
Figure 2	Courbes moyennes des hauteurs en fonction de l'âge à tous les 5 ans, pour chacun des niveaux de productivité.....	26
Figure 3	Hauteur moyenne à 50 ans, avec écart minimal et maximal pour chacune des niveaux de productivité.....	26
Figure 4	Schéma représentant la mesure de l'indice de compétition pour chaque spécimen de pin gris.....	27
Figure 5	Indice de compétition moyen des individus à fort et à faible diamètre pour chacune des stations, regroupées par classe de productivité.....	32
Figure 6	Régression entre l'accroissement annuel moyen (DHP/âge) et l'indice de compétition pour chacun des individus.....	33
Figure 7	AAM pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=160). Les valeurs ont été ajustées pour l'effet de compétition.....	36
Figure 8	Coefficient de variation pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=77).....	36
Figure 9	Variance (log) pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=77).....	37

Figure 10	Écart type (SD) pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=77).....	37
Figure 11	Courbes moyennes des hauteurs en fonction de l'âge à tous les 5 ans pour chacun des niveaux de productivité, et hauteur des individus de la population additionnelle.....	42
Figure 12	Pourcentage d'individus par classe d'hétérozygotie et moyenne de loci hétérozygotes par individu (avec écart type), pour les niveaux de productivité regroupés en 2 classes (classe 1: productivités forte et moyenne; classe 2: productivité faible et site xérique).....	45
Figure 13	Pourcentage d'individus par classe d'hétérozygotie et moyenne de loci hétérozygotes par individu (avec écart type).....	47
Figure 14	Proportion d'individus hétérozygotes par niveau de productivité pour les 3 loci significatifs. Les + et les - indiquent que le nombre d'individus diffère significativement soit en plus (+) ou soit en moins (-) du nombre espéré.....	48
Figure 15	Schématisation de la technique d'application des solutions de broyage sur la plaque de cellulose.	66
Figure 16	Schématisation de la localisation des bandes pour chaque système enzymatique.....	71

INTRODUCTION

Dans la région de l'Abitibi, au nord-ouest du Québec, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) représente une espèce importante autant au niveau écologique qu'économique. La prévision de rupture de stock est aiguë dans cette région, ce qui entraîne un besoin de reboisement intensif: le pin gris constitue environ 40% des plantations effectuées. On prévoit donc que cette espèce contribuera de plus en plus à approvisionner l'industrie locale du bois de sciage dans les prochaines années.

Or la pratique courante en sylviculture consiste à sélectionner pour le reboisement les individus à potentiel de croissance élevé. Dans un contexte où le pin gris deviendra une espèce de plus en plus utilisée, il convient d'examiner les implications de nos pratiques en reboisement à un niveau génétique. Entre autres, un phénomène important qui mérite d'être exploré est celui de la supériorité des variétés hybrides. Les individus génétiquement plus variables posséderaient-ils une meilleure croissance radiale et/ou un meilleur taux de survie? Pour bien évaluer cet aspect, il nous faut aussi prendre en considération la qualité du milieu physique et son potentiel d'influencer la relation entre la croissance et/ou survie et la variabilité génétique.

À ce jour, plusieurs études ont démontré l'avantage que confère l'hétérozygotie au niveau de la croissance et de la survie des individus chez certains organismes (Mitton et Grant 1984). La relation croissance-hétérozygotie a été largement démontrée chez la moule, *Mytilus edulis* (Koehn et Gaffney 1982; Zouros *et al.* 1988), la palourde, *Mulinia literalis* (Koehn *et al.* 1988; Garton *et al.* 1984) et l'huître, *Crassostrea virginica* (Rodhouse et Gaffner, 1980), où l'avantage des hétérozygotes était associé à une diminution de la demande énergétique reliée au métabolisme.

Chez des espèces forestières, quelques études ont relevé une relation positive entre la croissance radiale et l'hétérozygotie chez *Populus tremuloides* (Mitton et Grant 1980; Mitton *et al.* 1981) et chez *Pinus taeda* (Bush et Smouse 1991). Une relation positive a aussi été observée entre la variabilité de la croissance et l'hétérozygotie chez *Pinus ponderosa* (Knowles et Grant 1981; Mitton *et al.* 1981) et *Populus tremuloides* (Mitton et Grant 1980; Mitton *et al.* 1981); toutefois, cette relation était négative chez *Pinus contorta* (Knowles et Mitton 1980; Mitton *et al.* 1981; Knowles et Grant 1981).

D'autre part, plusieurs études ont mis en évidence l'effet du milieu environnant sur les facteurs de croissance. Il semble que la relation entre la croissance, la biomasse et le degré d'hétérozygotie au stade juvénile ne s'exprime que dans certains

types d'environnement chez *Pinus banksiana* (Govindaraju et Dancik 1987;1986). Dans certaines études, la relation croissance-hétérozygotie n'est significative que dans les populations plus âgées (*Pinus rigida*, Bush *et al.* 1987; Ledig *et al.* 1983), des populations que l'on pourrait considérer à stress biotique plus élevé, le phénomène d'éclaircie naturelle étant plus avancé.

Parallèlement, il semble exister un lien entre la survie et l'hétérozygotie, qui pourrait provenir d'une relation entre le taux de croissance et la survie. On a souvent observé que les individus à croissance lente étaient assujettis à une sélection plus intense, et avaient par conséquent un taux de survie plus faible (Spurr 1952).

Chez la moule (*Mytilus edulis*), on observe une plus grande proportion d'hétérozygotes dans des populations plus âgées: les hétérozygotes auraient un meilleur taux de survie que les homozygotes (Diehl et Koehn 1985). Chez le pin gris, Hawley *et al.* (1988) ont observé que des peuplements plus âgés avaient un degré d'hétérozygotie plus élevé. Ces peuplements plus âgés avaient subi un processus d'éclaircie naturelle plus intense, donc un stress biotique plus élevé. De plus, soulignons que l'intensité des processus d'éclaircie naturelle varie selon le type de milieu

physique (Westoby 1984). La survie des hétérozygotes pourrait donc varier en fonction des milieux de croissance.

Le milieu environnant (biotique et abiotique) semble jouer un rôle important au niveau de l'expression de la relation entre l'hétérozygotie et la croissance de même que l'hétérozygotie et le taux de survie. D'autre part, il est nécessaire d'extraire l'effet de cet élément pour évaluer l'apport réel de l'hétérozygotie sur les variables étudiées, afin d'éviter de masquer une relation existante.

La présente étude vise à évaluer l'apport de la variabilité génétique sur la croissance, la variabilité de la croissance et la survie des individus d'une population équienne de pin gris issue de 1923, tout en tenant compte de la productivité du milieu ainsi que de la densité du site. Notons que des évidences de relation positive entre la croissance radiale et différents indices mesurant la compétition ont été observés (Daniels *et al.* 1986; Weiner 1984).

Notre étude nous permettra d'examiner les 2 questions suivantes:

1. Est-ce que les individus hétérozygotes possèdent une meilleure croissance radiale et une variabilité de la croissance plus élevée que les homozygotes dans des conditions de croissance similaires?

2. Est-ce que le milieu de croissance effectue une sélection des individus en fonction de leur degré d'hétérozygotie? (Par exemple, les hétérozygotes pourraient être plus abondants dans des conditions de croissance limitée.)

Choix du territoire

Plusieurs travaux touchant la géomorphologie, les sols et la végétation du territoire ont été effectués dans la région de l'Abitibi (Bergeron *et al.* 1982, 1983). Grâce à ces études et d'autres en cours, la localisation et l'âge de presque toutes les pinèdes dans le secteur d'étude sont déjà connus, ce qui facilite l'échantillonnage.

La population choisie constituait un peuplement équien, donc où l'effet de l'âge était minimisé. Les mêmes sites d'échantillonnage ont été utilisés pour une étude concourante visant à évaluer l'effet du drainage sur la productivité du pin gris (Brisson en préparation). Ceci nous a permis d'optimiser la prise de données et d'utiliser à plusieurs fins les résultats de l'analyse de tige. D'autre part, l'analyse génétique (par électrophorèse) de plusieurs systèmes enzymatiques avait déjà été effectuée sur quelques spécimens de pins gris de la même population (Gauthier 1991). Ceci nous a donc permis de connaître préalablement les systèmes les plus polymorphiques et faciles d'interprétation afin de les sélectionner pour notre analyse.

REVUE DE LA LITTÉRATURE

Avantage des hétérozygotes: base théorique

Il est étonnant d'observer que les espèces arborescentes possèdent un niveau d'hétérozygotie environ 2 fois plus élevé que celui des plantes vivaces (Hamrick *et al.* 1979). Comment peut-on expliquer qu'une telle diversité génétique puisse se maintenir?

Deux théories se confrontent pour expliquer le maintien de la diversité génétique. D'une part, la théorie classique, qui stipule que la variabilité génétique serait le reflet d'un processus aléatoire des phénomènes de sélection, de mutation et de dérive génétique. D'autre part, la théorie de la balance ("balance theory") qui stipule que la diversité génétique est maintenue par une sélection naturelle favorisant les hétérozygotes (Ledig 1986).

Notre intention n'est pas de départager entre ces deux théories, d'autant plus qu'il est fort probable que chacune d'elles contribue à expliquer en partie le maintien de la diversité génétique observée dans la nature. Cependant, attardons-nous à la deuxième qui stipule que c'est la variabilité interne de chaque individu (le degré d'hétérozygotie) qui contribue le plus à maintenir la variabilité génétique.

C'est d'abord le phénomène de supériorité des hybrides qui nous a indiqué que les hétérozygotes pouvaient être favorisés. En effet, en agriculture, des expériences ont démontré que des variétés issues de lignées pures avaient une performance inférieure aux individus issus des croisements de ces lignées pures (Mitton et Grant 1984). Mentionnons que chez les conifères, les évidences ne sont pas si concluantes. Il semble que la supériorité des hybrides ne soit observée qu'entre le croisement d'individus appartenant à des populations adjacentes, ou des sous-populations, mais non lorsque celles-ci sont trop éloignées géographiquement (Ledig 1986).

Pour expliquer le phénomène de supériorité des hétérozygotes, 3 raisons sont avancées (Mitton et Grant 1984):

1. la combinaison de certains gènes améliore la performance des individus;
2. l'hétérozygotie reflète le niveau de dépression consanguine des individus;
3. les hétérozygotes sont avantagés de par leur plus grande flexibilité au niveau moléculaire.

Selon ces mêmes auteurs, les 2 dernières hypothèses pourraient à elles seules expliquer de 70% à 80% des résultats retrouvés dans la littérature jusqu'à maintenant.

Tous les individus possèdent des allèles délétères. Des individus non reliés ont moins de chance de posséder les mêmes allèles délétères que des individus consanguins, et lors d'un croisement, ceux-ci seront probablement masqués par un allèle dominant. Ici, le degré d'hétérozygotie ne représente qu'un indicateur du niveau de dépression consanguine de l'individu, les hétérozygotes ayant un degré moindre de croisements consanguins que les homozygotes (Ledig *et al.* 1983). La principale difficulté pour prouver cette théorie est de trouver une mesure du taux d'hétérozygotie des individus. Les analyses électrophorétiques conventionnelles ne prennent en considération qu'un nombre limité de loci, qui peuvent difficilement représenter l'ensemble du génome des individus.

D'un autre côté, les individus plus hétérozygotes possèdent 2 formes moléculaires enzymatiques, chacune d'elles pouvant conférer aux hétérozygotes une performance optimale dans des conditions environnementales différentes au (pH, température, etc.) (Johnson 1974). Les deux formes confèrent aux hétérozygotes une performance acceptable dans un plus grand éventail de conditions environnementales et un meilleur système

de régulation, ce qui devrait les avantager par rapport aux homozygotes. Pour prouver cette théorie, il faudrait identifier un locus en particulier et montrer sa relation directe avec une mesure de la valeur sélective des individus. Mentionnons l'étude de Bush et Smouse (1991) dans une plantation de *Pinus taeda*, où une sélection assez intense au niveau de la survie était observée pour les individus possédant des allèles rares.

Mais pour l'instant, peu d'évidences dans la littérature nous permettent de pencher en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Avantage des hétérozygotes chez des espèces forestières

- Hétérozygotie et croissance

La relation entre l'hétérozygotie et la croissance a surtout été étudiée à deux niveaux: 1) la relation entre différents indicateurs de croissance (surtout la croissance radiale) et l'hétérozygotie et 2) la relation entre la variabilité de la croissance radiale et l'hétérozygotie.

1- Croissance radiale et hétérozygotie

Mitton et Grant (1980), en étudiant *Populus tremuloides*, ont observé une corrélation entre le taux de croissance radiale annuel moyen et le degré d'hétérozygotie, pour 3 systèmes enzymatiques analysés. Des résultats similaires ont été observés pour la même espèce dans une étude subséquente (Mitton *et al.* 1981). Dans le même ordre d'idée, Ledig *et al.* (1983) ont examiné la relation entre le degré d'hétérozygotie et la croissance radiale chez *Pinus rigida*. La variabilité génétique des individus (évaluée à partir de 21 loci) fut corrélée avec le taux moyen de croissance radiale pour chacune des 8 populations. De ces populations, 4 montraient une relation significative entre la croissance et le nombre de loci hétérozygotes, dont 3 positives et une négative.

Cependant, Bush *et al* (1987) utilisèrent les mêmes données en appliquant un autre traitement statistique pour arriver à des conclusions quelque peu différentes. Premièrement, ils calculèrent directement le taux de croissance à partir des anneaux de croissance et effectuèrent les régressions en utilisant tous les individus, et non les moyennes. Ils trouvèrent 4 relations significatives parmi les 8 populations, 2 positives et 2 négatives. La supériorité des hétérozygotes reste donc ambiguë chez cette espèce. Cependant, il semble que la corrélation entre la croissance et l'hétérozygotie augmente avec l'âge de la population.

Dans une étude récente, Bush et Smouse (1991) ont observé que dans une plantation de *Pinus taeda*, les individus issus de l'auto-fécondation (donc moins hétérozygotes) avaient, en moyenne, un diamètre de 10 cm inférieur aux individus issus de croisements.

D'autre part, Govindaraju et Dancik (1987) ont trouvé chez *Pinus banksiana* une association entre le taux de croissance de la racine primaire de "germination" et le degré d'hétérozygotie, mais dans seulement 3 des 9 substrats utilisés pour la croissance, les plus limités au niveau des ressources. Les mêmes auteurs (1986) avaient eu des résultats similaires lorsqu'ils ont observé que la production de biomasse chez les

jeunes semis de la même espèce n'était corrélée positivement avec le degré d'hétérozygotie que dans un seul des 4 substrats utilisés.

2- Variabilité de la croissance radiale et hétérozygotie

Dans leur étude sur *Populus tremuloides*, Mitton et Grant (1980) ont aussi observé que le taux de croissance radiale moyen était corrélé positivement avec la variation du taux de croissance. Par conséquent, la variation de la croissance était aussi positivement corrélée avec le degré d'hétérozygotie.

Knowles et Grant (1981) ont observé (en examinant 4 loci) que les individus hétérozygotes d'une population de *Pinus ponderosa* possédaient une croissance radiale plus variable que les homozygotes. Cependant, il n'y avait pas de différence au niveau du taux moyen de la croissance radiale entre les homozygotes et les hétérozygotes. Dans une étude portant sur une population de *Pinus contorta*, Knowles et Mitton (1980) ont examiné la relation entre le degré d'hétérozygotie calculé à partir de 4 systèmes enzymatiques et la croissance radiale annuelle. Ils ont observé que les individus avec un taux d'hétérozygotie plus élevé avaient un taux de croissance radiale moins variable.

Dans une autre étude concernant l'association entre l'hétérozygotie et des variables de croissance chez 3 espèces

forestières, Mitton *et al.* (1981) ont observé pour *Pinus ponderosa* que les individus les plus hétérozygotes (pour 4 systèmes enzymatiques étudiés) avaient une croissance radiale plus variable. Cependant, pour *Pinus contorta*, la relation était inverse: les individus les plus hétérozygotes avaient une croissance moins variable. Dans les deux cas, il n'y avait pas de différence entre les hétérozygotes et les homozygotes au niveau du taux de croissance moyen. Pour *Populus tremuloides*, la variabilité du taux de croissance était associée positivement avec le taux d'hétérozygotie.

3- Résumé des observations

Le tableau 1 présente une synthèse des études effectuées concernant la relation hétérozygotie-croissance chez des espèces forestières. Il semble que la relation entre la variabilité de la croissance et l'hétérozygotie soit plus évidente que pour la croissance et l'hétérozygotie. Chez 2 des espèces étudiées (*Populus tremuloides* et *Pinus ponderosa*) la relation entre la variabilité de la croissance et l'hétérozygotie est positive et pour *Pinus contorta*, négative. Seuls *Populus tremuloides* et *Pinus taeda* montrent une relation (positive) entre la croissance radiale et l'hétérozygotie.

TABLEAU 1: Corrélations observées dans la littérature entre l'hétérozygotie et 2 indicateurs de croissance (croissance radiale et variabilité de la croissance) chez quelques espèces forestières.

Espèces	Auteurs	Corrélation entre l'hétérozygotie et la croissance *	
		croissance radiale	variabilité de la croissance
<i>Populus tremuloides</i>	Mitton et Grant (1980)	+	+
	Mitton <i>et al.</i> (1981)	+	+
<i>Pinus banksiana</i>	Govindaraju et Dancik (1987)	+/-	∅
<i>Pinus contorta</i>	Mitton <i>et al.</i> (1981)	+/-	-
	Knowles et Mitton (1980)	∅	-
<i>Pinus ponderosa</i>	Knowles et Grant (1981)	+/-	+
	Mitton <i>et al.</i> (1981)	+/-	+
<i>Pinus rigida</i>	Ledig <i>et al.</i> (1983)	+/-	∅
	Bush <i>et al.</i> (1987)	+/-	∅
<i>Pinus Taeda</i>	Bush et Smouse (1991)	+	∅

* Les différents symboles représentent: + (corrélation positive); - (corrélation négative); +/- (corrélation non-significative); ∅ (absence de données).

- Hétérozygotie et taux de survie

D'autre part, l'avantage des hétérozygotes pourrait se traduire par une meilleure survie des individus. Dans une étude récente concernant l'impact du phénomène d'éclaircie naturelle sur la survie des individus chez *Pinus banksiana*, Hawley *et al.* (1988) ont observé que des sous-populations plus âgées de pin gris avaient un niveau d'hétérozygotie plus élevé. Il y avait donc une sélection favorisant les hétérozygotes. Dans une étude sur la contribution allélique pour la survie, le taux de fécondité et la croissance des individus d'une plantation de *Pinus taeda*, Bush et Smouse (1991) ont observé que le taux de survie des individus

issus de l'auto-fécondation était de 35,3% à 19 ans, contrairement à 73,4% pour les individus issus de croisements (donc plus hétérozygotes).

Cependant, ce phénomène a surtout été relevé chez les crustacés. Nevo *et al.* (1986) ont observé chez plusieurs espèces de crustacés que celles étant génétiquement plus diverses étaient plus résistantes à la pollution. On observait une relation directe entre la survie des individus et leur niveau d'hétérozygotie, selon les facteurs environnementaux du milieu. De plus, Ben-Shlomo et Nevo (1988) ont observé chez la crevette qu'il y avait un effet direct entre certains gènes et la concentration dans l'environnement de métaux particuliers (et de leur interaction) pour la survie des individus.

Écologie du pin gris et mesure de la productivité du site

De façon générale, le pin gris est une espèce privilégiée pour le reboisement par sa résistance aux attaques de ravageurs, ses chances élevées de survie, sa résistance à la sécheresse, sa demande réduite en qualité du sol et son coût de production relativement bas (Hamilton et Krause 1985). De plus, les jeunes pins gris possèdent un taux de croissance élevé, une réponse rapide de croissance en condition de lumière et une bonne capacité à résister au froid (Rowe et Scotter 1973).

D'autre part, le pin gris est une espèce particulièrement liée au régime de feux, de par son système reproductif: la plupart des individus ne produisent que des cônes sérotineux, *i.e.* qui ne peuvent ouvrir qu'à une chaleur de 50°C et plus (Rudolph et Yeatman 1982). Bergeron *et al.* (1983) soulignent que les perturbations par le feu sont l'un des principaux agents responsables de la diversité des communautés dans ce secteur de l'Abitibi, les 2 autres étant la qualité des sols (type de dépôt, drainage, richesse en bases) et le microclimat. Soulignons que de façon naturelle, les pinèdes grises de l'Abitibi se retrouvent surtout en milieu xérique (Bergeron *et al.* 1983).

Nous devons constater que la relation entre l'hétérozygotie, la croissance et la survie n'est pas toujours significative et positive: il est fort possible qu'un facteur, tel la qualité du milieu physique, intervienne soit pour masquer ces relations ou les influencer réellement.

Puisque la productivité des forêts est mesurée en fonction d'un volume de bois utilisable, il est pratique que l'estimation de la qualité du site de croissance soit reliée à la production de bois qu'il peut soutenir (Pluth et Corns 1983). L'indice de qualité des stations représente une expression de la qualité du site forestier basée sur la hauteur des arbres dominants et codominants, à un âge standard. La croissance en hauteur est peut-être la variable qui reflète le mieux la qualité du site puisqu'elle est largement indépendante de la densité (Carmean 1975). Mesure utilisée régulièrement en foresterie, plusieurs études appuient sa validité. L'indice de productivité du site demeure un bon indice de productivité des peuplements, bien que souvent il doive être calculé localement puisque la courbe de croissance varie en fonction des conditions édaphiques (Schmidt et Carmean 1987).

Dans la présente étude, cet indice n'a pas été évalué en fonction de la hauteur à 50 ans (un indice standard) mais plutôt à partir de la forme des courbes de croissance, ce qui nous permet d'avoir un regroupement en classes de productivité plus précis.

Il est important de souligner que plusieurs évidences existent concernant une relation entre le site et la productivité des individus. Plusieurs facteurs reliés à la qualité du site influencent la croissance moyenne annuelle: l'élévation, la dénivellation de la pente, l'exposition, le drainage, la texture, la pierrosité et le pH (Pluth et Corns 1983). Les propriétés physiques du sol (drainage, texture, compactage du sol) sont directement reliées à la croissance du pin gris en plantation (Hamilton et Krause 1985). En particulier, on note une corrélation négative entre l'épaisseur de la surface organique et de l'horizon Ae et la croissance des individus. Les conditions optimales de croissance se retrouvent dans les sols à texture moyenne, bien drainés et sans Éricacées (*i.e.* compétition arbustive basse).

Une étude sur la relation entre la qualité de sites de pin gris et les variables du sol et topographiques a démontré que l'indice de productivité des pin gris était directement relié aux caractéristiques pédologiques, particulièrement à la quantité et la qualité du sol les plus favorables au développement des

racines. L'étude portait sur une population équiennne de pin gris située au centre nord de l'Ontario (Schmidt et Carmean 1987).

De telles évidences chez le pin gris nous justifient d'exprimer que la productivité d'un site équivaut à refléter une combinaison de facteurs édaphiques plus ou moins favorables en terme de production de volume ligneux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques de la population étudiée

La population étudiée se situe en Abitibi, dans le nord-ouest du Québec (79°26' O, 48°28' N). Le climat régional se caractérise par des températures froides et des précipitations relativement faibles, surtout réparties durant la saison de croissance. On observe une température annuelle moyenne de 4°C et des précipitations annuelles moyennes de 833 mm à La Sarre, la station météorologique la plus proche. La période sans gel ne dépasse pas 88 jours (Anon. 1975a, 1975b).

Cette région est caractérisée par des dépôts de remaniement et de remblaiement lacustres, de bien à modérément drainés. Les dépôts fins sont surtout constitués d'argiles et les dépôts grossiers, de moraine remaniée sur la roche en place (Bergeron *et al.* 1982). La population étudiée est localisée sur des dépôts de moraine remaniée le long d'un gradient topographique. Cette population est équienne, issue d'un feu de 1923 (Dansereau 1991).

Échantillonnage

Un total de 27 stations d'échantillonnage de 20m X 20m (0,04 ha) ont été établies sur des sites homogènes pour la composition floristique, le type de sol et la topographie. Les stations ont été

réparties sur 3 transects (figure 1), chacun d'eux suivant une coulée primaire.

Chaque pin gris présent à l'intérieur des stations d'échantillonnage a été identifié et son diamètre à hauteur de poitrine (DHP) mesuré. À partir de la courbe de la fréquence cumulée des DHP pour chacune des stations, 6 arbres ont été sélectionnés: les 3 pins gris possédant les DHP les plus élevés et les 3 possédant les DHP les plus faibles, tout en excluant les individus correspondant aux 5% de chaque extrême. L'exclusion de ces individus nous permettait de minimiser la présence de phénomènes aléatoires. Soulignons que les individus devaient posséder au moins 10 cônes visibles à l'oeil nu pour être choisis, afin d'être en mesure de réaliser l'analyse génétique. Ceci a eu pour conséquence d'exclure les spécimens les plus chétifs, et de diminuer ainsi le gradient entre les individus forts et faibles.

Analyse de tige

Les arbres sélectionnés ont été tronçonnés à 10 cm du sol, puis à 40 cm, 75 cm, 1,3 m et subséquentement à tous les mètres. De 10 à 30 cônes matures depuis 1 à 3 ans ont été récoltés pour chaque individu.

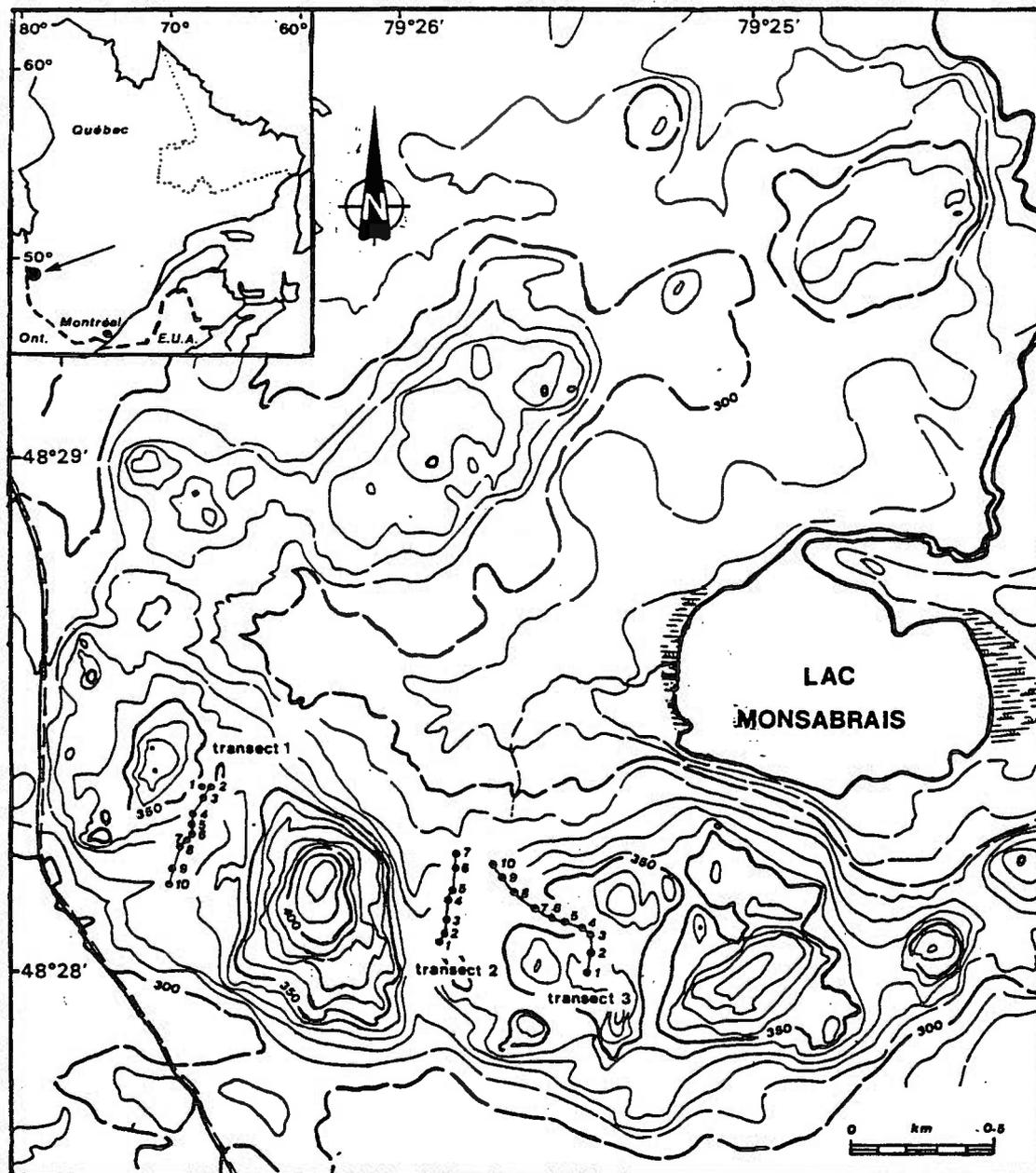


FIG.1. Localisation des 3 transects et des 27 stations échantillonnées.

La lecture des anneaux de croissance a été effectuée à l'aide d'un vernier électronique MAX-CAL, et les données ont été entrées simultanément sur un système d'analyse Macintosh mesurant la distance à tous les 5 anneaux de croissance. Des courbes montrant l'accroissement en hauteur à intervalle de 5 ans ont ensuite été tracées pour les 3 individus à fort DHP dans chacune des stations.

Mesure du taux d'hétérozygotie

La technique d'électrophorèse sur plaque d'acétate de cellulose a été utilisée pour évaluer la variabilité génétique (Hebert et Beaton 1989). En tout, 7 systèmes enzymatiques: NADP-ME, GOT, G-6PDH, PGD, ACO, PGM ET PGI ont été examinés, pour un total de 13 loci. Ces systèmes enzymatiques avaient été sélectionnés à partir des résultats d'une analyse faite antérieurement avec des individus de pin gris provenant de la même population, sur 11 systèmes enzymatiques, pour un total de 22 loci. Les loci sélectionnés ont des rapports de ségrégation mendéliens (Gauthier, en prép.). Seuls les systèmes enzymatiques les plus polymorphiques ont été sélectionnés.

Par la suite, 8 graines par individu ont été mises à germer pour une période de 24 heures, en absence de lumière. L'embryon était retiré de chaque graine, et le mégagamétophyte (partie haploïde de la graine), broyé avec de la solution d'extraction

(Ferret 1971) et du NADPH. La solution de broyage était appliquée sur les plaques d'acétate de cellulose et celles-ci, placées dans des bacs à électrophorèse, reliés à un générateur de puissance (200 volt, 2 ampères). Une fois l'électrophorèse terminée (entre 25 et 30 minutes), une teinture était étendue sur les plaques, selon les recettes décrites dans Hebert et Beaton (1989). Une fois la réaction terminée, la position des bandes était redessinée à l'échelle¹.

Les allèles des 13 loci étudiés ont été identifiés, et le nombre de loci hétérozygotes a été comptabilisé pour chaque spécimen. Les individus ont été regroupés en 3 classes d'hétérozygotie, selon les critères suivants:

- classe 1: aucun ou 1 locus hétérozygote,
- classe 2: 2 loci hétérozygotes,
- classe 3: 3 loci hétérozygotes et plus.

Effet de la qualité du site et de la compétition

Les courbes de croissance moyennes ont été examinées pour chacune des stations afin d'en évaluer la productivité. Par la suite, les stations ont été regroupées empiriquement en 3 niveaux de productivité, en associant les courbes les plus similaires.

¹ L'annexe A décrit plus en détail la technique utilisée.

La figure 2 présente les courbes de croissance moyennes pour chacun des niveaux de productivité et la figure 3, la hauteur à 50 ans moyenne ainsi que l'écart minimum et maximum pour chacun de ceux-ci. Une analyse de comparaisons multiples de moyennes (test de Dunn; Sokal et Rohlf 1981) montre que la moyenne de la hauteur à 50 ans est significativement différente entre les 3 niveaux.

De plus, un indice de compétition a été calculé pour chacun des individus. Pour ce faire, 4 quadrants étaient imaginés, centrés sur l'axe vertical de l'arbre échantillonné, le premier orienté en fonction de la position de l'étiquette d'identification (figure 4). À l'intérieur de chaque quadrant, la distance et le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) des 2 arbres les plus proches étaient mesurés. La formule pour calculer l'indice de compétition était la suivante:

$$\frac{\pi^2 \sum (DHP/2)^2}{\sum d/n} = \text{indice de compétition}$$

(où d représente la distance) soit la somme des surfaces terrières de tous les arbres mesurés, divisée par la distance moyenne de ces arbres par rapport à l'arbre échantillonné.

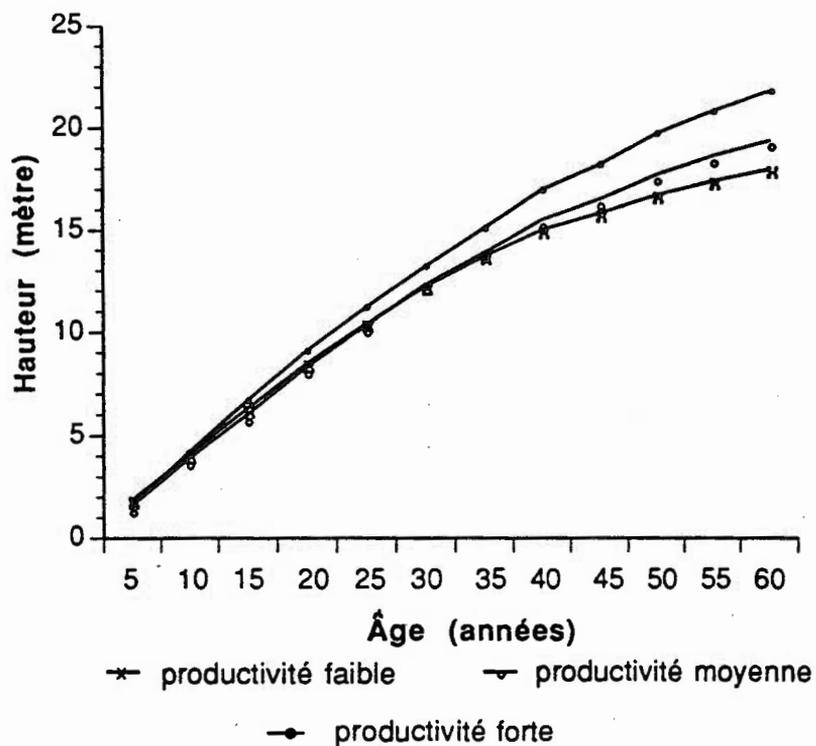


FIG.2. Courbes moyennes des hauteurs en fonction de l'âge à tous les 5 ans, pour chacun des niveaux de productivité.

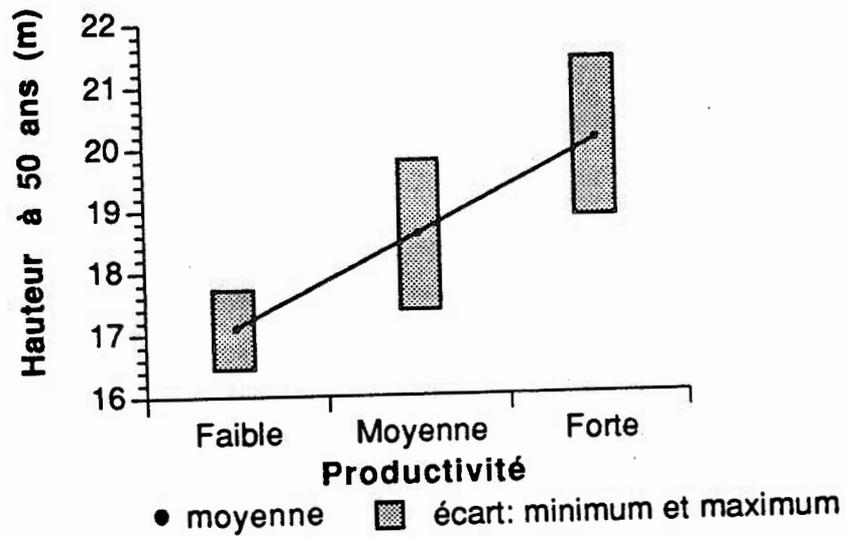


FIG.3. Hauteur moyenne à 50 ans, avec écarts minimal et maximal pour chacun des niveaux de productivité.

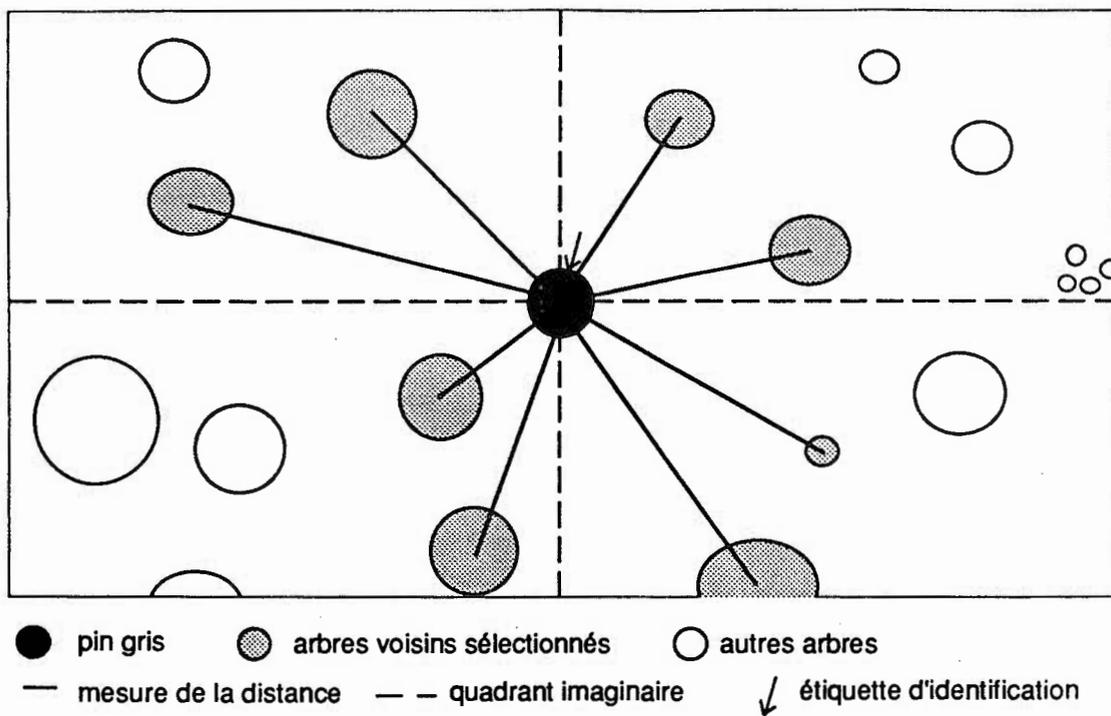


FIG.4. Schéma représentant la mesure de l'indice de compétition pour chaque spécimen de pin gris.

Notons que cet indice est en accord avec les résultats de Weiner (1984), qui souligne que le DHP des voisins est le facteur le plus important pour influencer la croissance radiale des individus et que l'inverse de la distance (en opposition avec l'inverse du carré de la distance) est un meilleur estimateur.

Analyses statistiques

Les analyses ont été réalisées à partir du logiciel de traitement des données S.A.S. (1985). L'accroissement annuel moyen (AAM), qui a été utilisé comme indicateur de croissance radiale, a été calculé comme suit:

$$\frac{\text{diamètre à hauteur de poitrine}}{\text{nombre d'anneaux de croissance à 1,3 m}}$$

De plus, la variabilité de la croissance a été évaluée à partir des valeurs d'accroissement à tous les 5 ans (mesurées à 1,3 m de hauteur). Les indices utilisés sont le coefficient de variation (COV), le logarithme de la variance (VAR) et l'écart type (SD). Pour cette analyse, seuls les 3 pins gris par station possédant le DHP le plus élevé ont été sélectionnés, les données n'étant pas disponibles pour les autres.

Une ANOVA à deux critères de classification (l'hétérozygotie et la productivité) a été effectuée sur les indicateurs de croissance pour connaître l'influence de ces 2 facteurs.

Pour analyser les relations entre le degré d'hétérozygotie des individus et la productivité des sites, une analyse de chi-carré ainsi qu'une analyse non-paramétrique (test de Kruskal-Wallis, Sokal et Rohlf 1981) ont été effectuées.

RÉSULTATS

Analyse génétique

La fréquence allélique a été calculée à l'aide du logiciel BIOSYS (Swofford et Selander 1981). Des 13 loci étudiés, 10 étaient polymorphiques selon le critère de 95% pour l'allèle le plus fréquent (tableau 2). Le taux moyen d'hétérozygotie est de 16,7%, et 20,2% si l'on ne considère que les loci polymorphiques. Mentionnons que la proportion de 20% correspond assez bien à ce qui est observé dans la littérature (Ross et Hawkins 1986; Govindaraju et Dancik 1986).

Croissance et hétérozygotie

L'effet de la compétition influence le DHP des individus. Pour la majorité des stations (soit 24 sur 27), les 3 individus ayant le DHP le plus élevé ont un indice de compétition plus faible que les 3 individus ayant le DHP le plus faible (figure 5).

De plus, lorsque l'on analyse l'ensemble des données, on observe une relation significative entre l'indice de compétition de chaque individu et leur AAM (figure 6): ce facteur devra donc être considéré dans l'analyse de l'effet de l'hétérozygotie sur cette variable. Cependant, l'indice de compétition n'est pas relié

TABLEAU 2: Fréquences alléliques des loci de la population étudiée et nombre d'individus hétérozygotes

Systèmes enzymatiques	allèles	Fréquence allélique N=[160]	Individus hétérozygotes (%)
ACO	1	86,3	26,3
	2	5,3	
	3	8,4	
GOT-3	1	90,0	20,0
	2	4,1	
	3	5,9	
G6PDH-1	1	88,4	23,1
	2	6,6	
	3	5,0	
G6PDH-2	1	92,5	13,8
	2	5,3	
	3	2,2	
MAE-1*	1	99,1	1,9
	2	1,9	
MAE-2	1	92,4	15,6
	2	1,9	
	3	5,9	
PGD-1	1	94,7	10,6
	2	5,3	
PGD-2	1	80,0	36,9
	2	2,5	
	3	4,4	
	4	13,1	
PGI-1*	1	98,8	13,8
	2	0,9	
	3	0,3	
PGI-2	1	93,4	13,1
	2	1,9	
	3	4,1	
	4	0,6	
PGI-3	1	84,7	30,6
	2	5,0	
	3	10,3	
PGM-1*	1	100,0	0,0
	2	0,0	
PGM-2	1	94,1	11,9
	2	2,8	
	3	3,1	
Moyenne			16,7

* loci monomorphiques

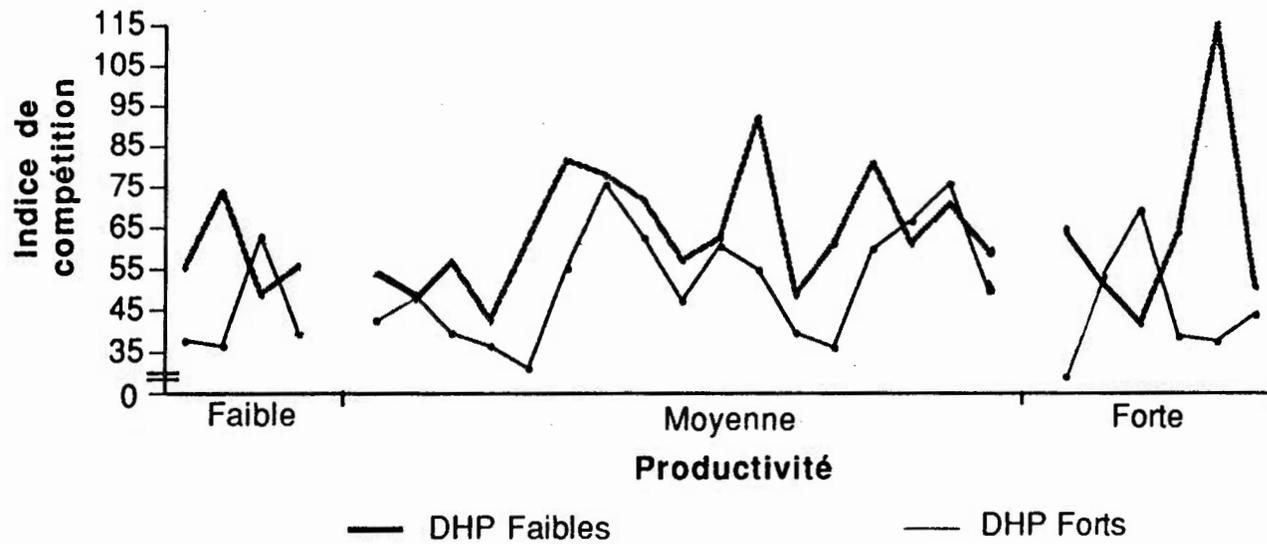


FIG.5. Indice de compétition moyen des individus à fort et à faible diamètre pour chacune des stations, regroupées par classe de productivité.

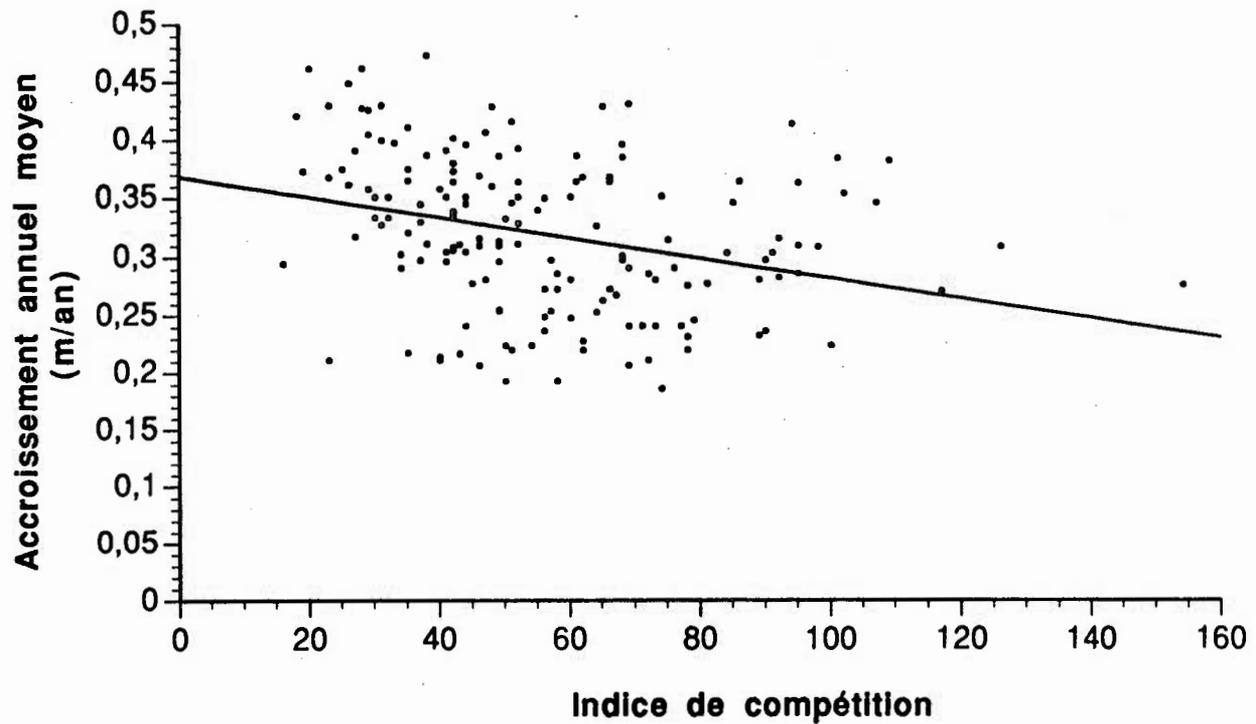


FIG.6. Régression entre l'accroissement annuel moyen (DHP/âge) et l'indice de compétition pour chacun des individus ($p < 0,0001$; $R^2 = 0,1064$).

significativement avec les indicateurs de la variabilité de la croissance (COV, VAR et SD).

Une analyse de variance à 2 critères de classification (tableau 3) démontrent que l'effet de la productivité du milieu sur l'AAM est significatif à $p < 0,0001$. Cependant, ni le facteur d'hétérozygotie de même que l'interaction entre les classes d'hétérozygotie et la productivité ne sont significatifs. La figure 7 illustre bien l'accroissement de l'AAM avec les niveaux de productivité. Mais aussi, on remarque qu'il n'y a pas de différences consistantes entre les 3 classes d'hétérozygotie pour chacun des niveaux de productivité.

En ce qui concerne la variabilité de la croissance, le niveau de productivité et l'hétérozygotie sont significatifs pour 2 indicateurs (VAR et SD) sur 3 (tableau 4). Les figures 8 à 10 montrent les indices de la variabilité de la croissance en fonction des classes d'hétérozygotie et des niveaux de productivité. Pour VAR et SD (figures 9 et 10), on observe que les individus faiblement hétérozygotes (classe 1) sont moins variables, suivis par les fortement hétérozygotes (classe 3) et les moyennement hétérozygotes (classe 2). Même si les résultats ne sont pas significatifs pour le coefficient de variation (COV), on observe aussi que les faiblement hétérozygotes sont les moins variables (figure 8).

TABLEAU 3: Analyse de variance de l'AAM en fonction des niveaux de productivité et d'hétérozygotie, avec l'indice de compétition en covariable (n=160).

source	degrés de liberté	F	P
Modèle	8	8,25	0,0001
Erreur	151		
Hétérozygotie	2	0,37	0,6907
Productivité	2	19,48	0,0001
Indice de compétition	1	20,95	0,0001
Hétéro X Prod	3	1,78	0,1533

TABLEAU 4: Analyse de variance des 3 indicateurs de la variabilité de la croissance (COV, VAR et SD) en fonction des niveaux de productivité et d'hétérozygotie (n=77).

source	degrés de liberté	COV		VAR		SD	
		F	P	F	P	F	P
Modèle	4	2,75	0,0356	4,92	0,0015	5,86	0,0004
Erreur	72						
Hétérozygotie	2	2,38	0,1004	3,41	0,0389	4,64	0,0118
Productivité	2	2,75	0,0710	5,87	0,0044	6,24	0,0028
Hétéro X Prod	1	0,00	1,0000	0,00	1,0000	0,15	0,9602

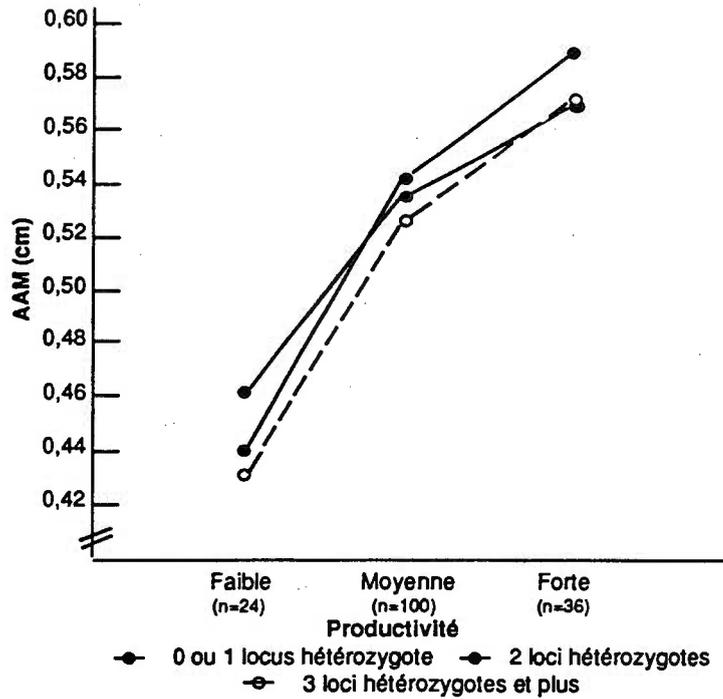


FIG.7. AAM pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=160). Les valeurs ont été ajustées pour l'effet de la compétition.

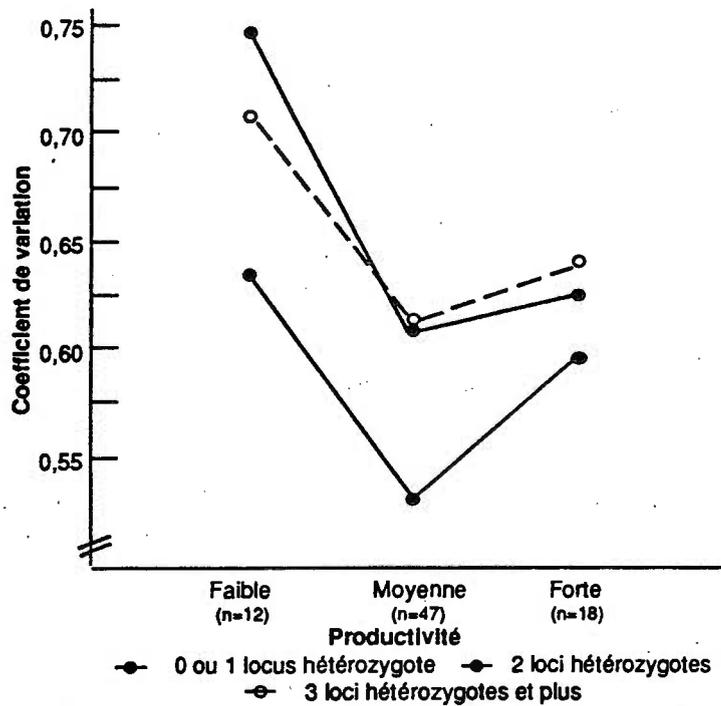


FIG.8. Coefficient de variation pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=77).

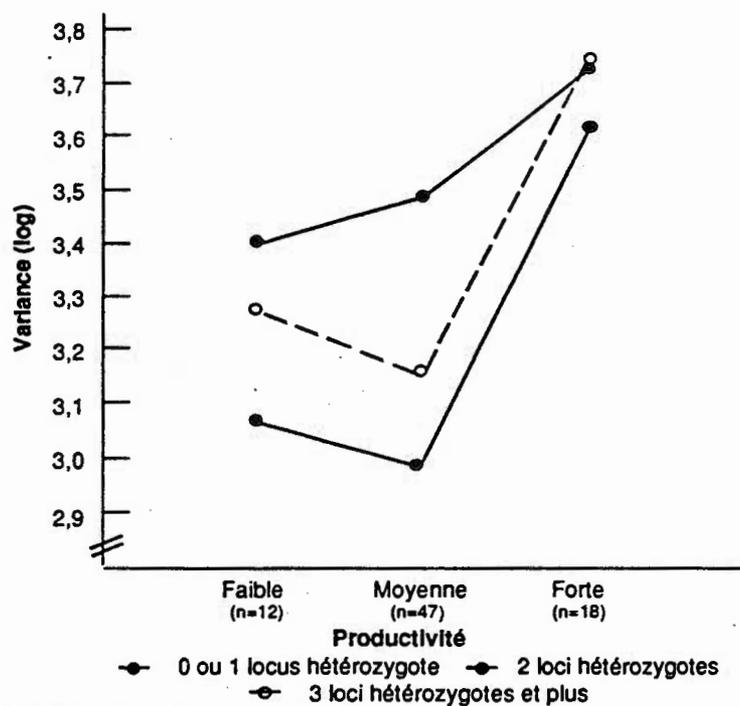


FIG.9. Variance (log) pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=77).

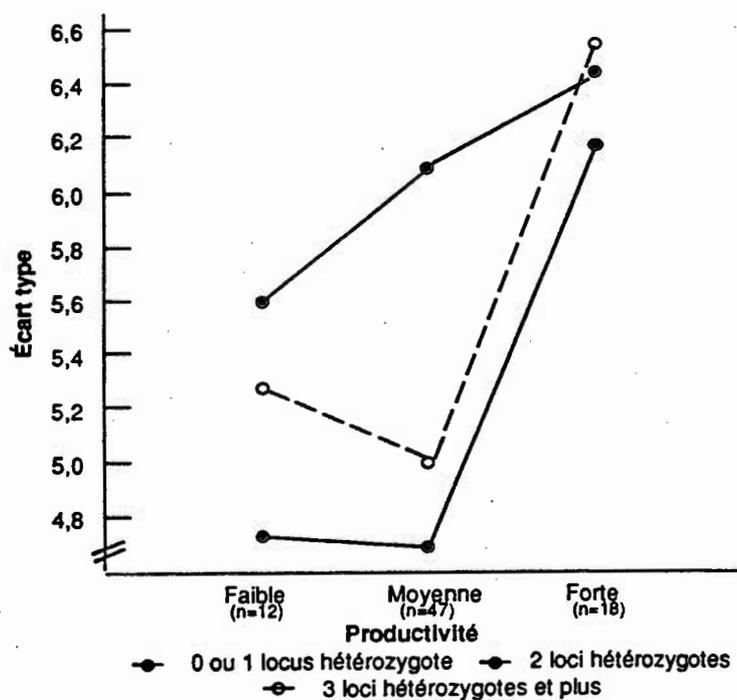


FIG.10. Écart type pour chaque classe d'hétérozygotie, par niveau de productivité (n=77).

Il est intéressant de noter que là où l'effet de la productivité est significatif (SD et VAR) la variabilité de la croissance semble augmenter avec la productivité des sites (figures 9 et 10). Cependant, le coefficient de variation (COV), un indice qui ajuste la variabilité en fonction de la moyenne d'accroissement, semble montrer que proportionnellement, il n'y a pas de tendance claire en ce qui concerne la variabilité de la croissance entre les différents niveaux de productivité; cependant, la variabilité est moins élevée dans la classe de productivité moyenne.

Afin de prendre en considération l'effet de la productivité, une ANOVA a été effectuée pour chacun des niveaux individuellement, ce qui nous permet de mieux discerner dans quelles conditions du milieu l'effet de l'hétérozygotie est le plus marqué. On remarque une relation significative au niveau de productivité moyen pour l'AAM et SD (tableaux 5 et 6): si on se réfère aux figures 7 et 10, on constate que les individus de classe 2 (2 loci hétérozygotes) ont un AAM et un écart type (SD) plus élevés.

Il est aussi intéressant d'observer si les mêmes résultats se retrouvent au niveau des loci. Les tableaux 7 et 8 présentent la comparaison des valeurs de l'AAM et de l'écart type (SD) entre les homozygotes et les hétérozygotes pour chacun des loci étudiés. Pour l'AAM, seul PGD-2 montre un résultat significatif, avec un AAM plus élevé chez les homozygotes. Cette tendance se

TABLEAU 5: Analyse de variance par niveau de productivité pour l'accroissement annuel moyen en fonction des 3 classes d'hétérozygotie, avec l'indice de compétition en covariable.

Productivité	N	F	P
Faible	24	2,02	0,1441
Moyenne	100	3,53	0,0178
Forte	36	1,24	0,3114

TABLEAU 6: Analyse de variance par niveau de productivité pour la variabilité de la croissance (COV, SD et VAR) en fonction des 3 classes d'hétérozygotie.

Productivité	N	COV		SD		VAR	
		F	P	F	P	F	P
Faible	12	0,38	0,6942	0,56	0,5921	0,48	0,6349
Moyenne	48	1,30	0,2838	3,82	0,0292	2,36	0,1055
Forte	17	0,76	0,4882	0,20	0,8221	0,19	0,8300

TABLEAU 7: Comparaison de l'accroissement annuel moyen pour chaque locus polymorphique, entre les homozygotes et les hétérozygotes pour les individus du niveau de productivité moyen (analyse de variance, n=100).

Loci	Homozygotes		Hétérozygotes		P
	N	AAM	N	AAM	
ACO	72	0,012	28	0,010	0,599
GOT-3	73	0,012	27	0,010	0,544
G6PDH-1	75	0,011	25	0,014	0,351
G6PDH-2	93	0,011	7	0,019	0,181
MAE-2	86	0,012	14	0,008	0,432
PGD-1	91	0,012	9	0,006	0,336
PGD-2	67	0,014	33	0,006	0,032
PGI-2	90	0,012	10	0,009	0,577
PGI-3	72	0,012	28	0,011	0,767
PGM-2	88	0,012	12	0,008	0,410

TABLEAU 8: Comparaison de l'écart type (SD) pour chaque locus polymorphique entre les homozygotes et les hétérozygotes pour le niveau de productivité moyen (analyses de variance, n=48).

Loci	Homozygotes		Hétérozygotes		P
	N	SD	N	SD	
ACO	38	5,131	10	4,820	0,574
GOT-3	36	5,021	12	5,200	0,730
G6PDH-1	34	4,946	14	5,358	0,403
G6PDH-2	44	5,092	4	4,783	0,704
ME-2	41	4,814	7	6,539	0,005
PGD-1	44	5,019	4	5,580	0,490
PGD-2	35	5,031	13	5,138	0,802
PGI-2	45	5,011	3	5,893	0,340
PGI-3	36	5,027	12	5,182	0,766
PGM-2	44	5,050	4	5,245	0,810

maintient avec les autres loci, où pour 8 loci sur 10, les individus homozygotes ont un AAM plus élevé. Pour l'écart type, seul ME-2 est significatif, les hétérozygotes ayant une valeur plus élevée. Encore ici, cette tendance se maintient, car pour 8 loci sur 10, la valeur de l'écart type est plus élevée chez les hétérozygotes.

Distribution écologique des individus et hétérozygotie

De façon à vérifier s'il peut y avoir une sélection dirigée des hétérozygotes en fonction des sites de productivité, des individus de la même population mais provenant d'un site xérique ont été ajoutés à l'analyse. Cet ajout nous permet ainsi d'élargir le gradient de productivité des sites.

En effet, lors d'une expérience similaire (Gauthier 1991), le génotype d'une dizaine de loci pour environ 30 pins gris provenant de la même population avait été déterminé. En général, le milieu de croissance était constitué de caps rocheux ou d'une très fine couche (<30cm) de moraine remaniée sur la roche en place. La hauteur moyenne des pin gris dans ce site est de 14,9 m. La figure 11 montre la hauteur de chacun des individus de cette sous-population en fonction de la courbe moyenne de croissance des productivités faible, moyenne et forte de la population originale. Les individus ajoutés sont tous situés sous la courbe de productivité faible.

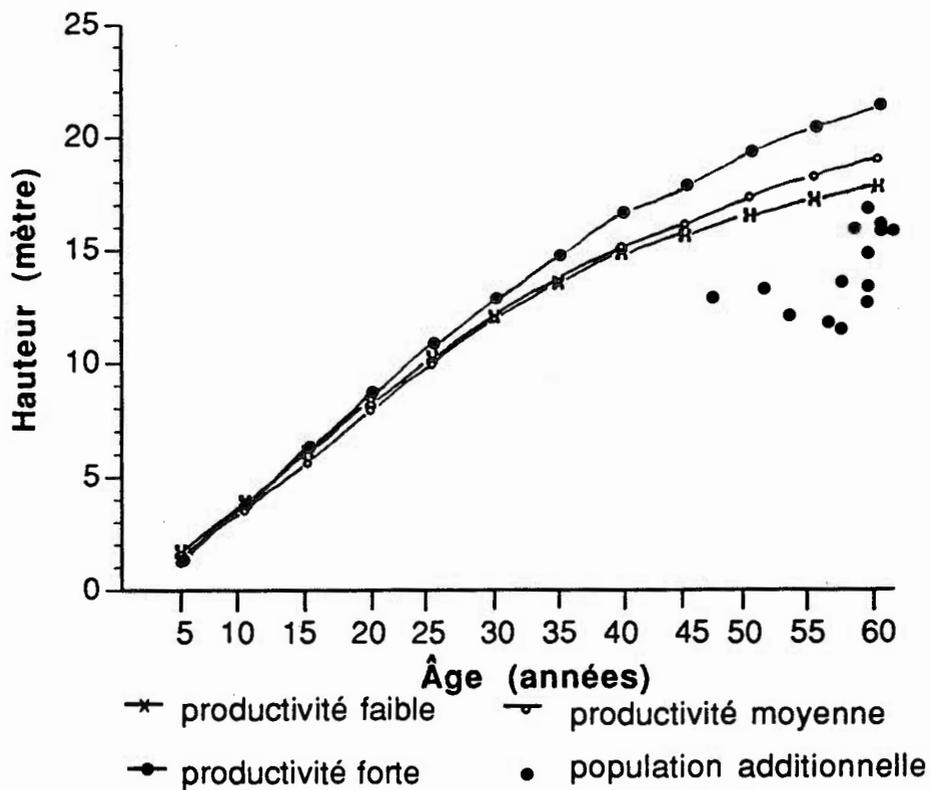


FIG.11. Courbes moyennes des hauteurs en fonction de l'âge à tous les 5 ans pour chaque niveau de productivité, et hauteur des individus de la cohorte additionnelle.

De plus, une analyse a été effectuée pour comparer les fréquences alléliques des deux sous-populations (tableau 9). Sauf pour un locus (G6PDH-2), il n'y a pas de différence significative entre les fréquences alléliques pour l'ensemble des loci étudiés: ces individus, considérés comme faisant partie de la même population, peuvent donc être ajoutés à l'analyse.

Le taux moyen d'hétérozygotie pour les individus sur site xérique est de 19,3%, soit presque identique à celui de la classe de productivité la plus faible. Puisque les 2 autres classes ont aussi un taux moyen de loci hétérozygotes par individu similaire (15%), il est possible de regrouper les niveaux de productivité en 2 grandes classes: les sites à productivités forte et moyenne, et les sites à productivités faible et très faible. Ces 2 classes ont un taux d'hétérozygotie respectivement de 15% et 19%.

Lorsqu'on effectue une analyse non paramétrique entre ces 2 groupes, on observe une différence significative (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,0316$). La figure 12 montre la fréquence relative des 3 classes d'hétérozygotie ainsi que le taux moyen d'hétérozygotie pour chacun des groupes.

TABLEAU 9: Fréquences alléliques de la population initiale et des individus de la population additionnelle pour chacun des systèmes étudiés avec la probabilité de similarité (test du chi-carré).

Sytèmes enzymatiques	allèles	Fréquence allélique		Probabilité
		population initiale N=[160]	population additionnelle N=[30]	
ACO	1	86,3	84,6	N.S.*
	2	5,3	1,9	
	3	8,4	13,5	
GOT-3	1	90,0	93,3	N.S.
	2	4,1	1,7	
	3	5,9	5,0	
G6PDH-1	1	88,4	88,3	N.S.
	2	6,6	10,0	
	3	5,0	1,7	
G6PDH-2	1	92,5	81,7	0,0268
	2	5,3	15,0	
	3	2,2	3,3	
MAE-1	1	99,1	95,0	N.S.
	2	1,9	5,0	
MAE-2	1	92,2	82,8	N.S.
	2	1,9	1,7	
	3	5,9	15,5	
PGD-1	1	94,7	96,7	N.S.
	2	5,3	3,3	
PGD-2	1	80,0	71,7	N.S.
	2	2,5	3,3	
	3	4,4	11,7	
	4	13,1	13,3	
PGI-1	1	98,8	95,0	N.S.
	2	0,9	5,0	
	3	0,3	0,0	
PGI-2	1	93,4	98,2	N.S.
	2	1,9	0,0	
	3	4,1	0,0	
	4	0,6	1,8	
PGI-3	1	84,7	78,3	N.S.
	2	5,0	10,0	
	3	10,3	11,7	
PGM-1	1	100,0	98,3	N.S.
	2	0,0	1,7	
PGM-2	1	94,1	95,0	N.S.
	2	2,8	3,3	
	3	3,1	1,7	

* test de chi-carré non significatif, $p > 0,05$

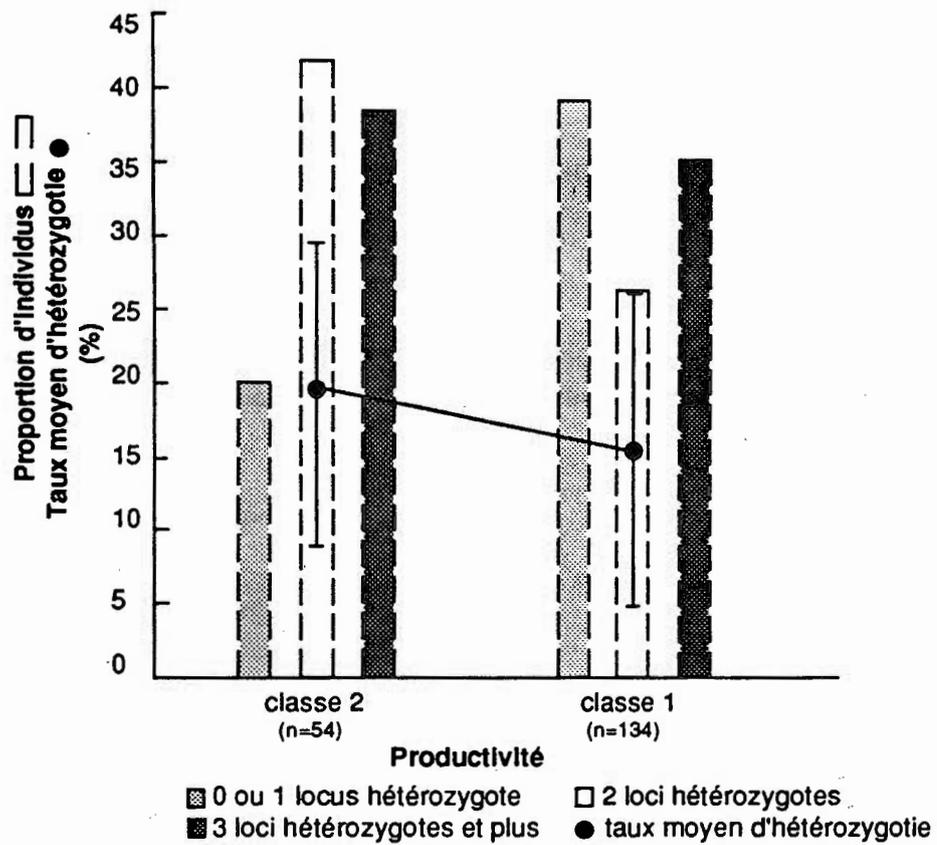


FIG.12 Pourcentage d'individus par classe d'hétérozygotie et moyenne de loci hétérozygotes par individu (avec écart type), pour les niveaux de productivité regroupés en 2 classes (classe 1: productivités forte et moyenne; classe 2: productivité faible et site xérique).

Il importe de mentionner que sans l'ajout de cette population, la distribution des individus en fonction de leur classe d'hétérozygotie n'est pas significativement différente de la distribution aléatoire ($X^2=2,3$; $p=0,681$). Mais on observe la même tendance, *i.e.* que le taux moyen d'hétérozygotie semble augmenter dans les sites moins productifs (figure 13).

D'autre part, une analyse de chi-carré entre le facteur d'hétérozygotie (hétérozygote ou homozygote) et le niveau de productivité a été effectuée pour chacun des loci individuellement. Seuls 3 loci montrent une tendance significative (tableau 10): PGD-1, GOT-3 et G6PDH-2. Même s'il n'y a pas de relation cohérente entre les 3 systèmes (figure 14), on remarque qu'en général, la proportion d'hétérozygotes est plus élevée dans les sites à faible productivité. Pour PGD-1 et G6PDH-2, il y a effectivement plus d'hétérozygotes que dans une distribution aléatoire dans cette classe. Dans les sites à productivité forte, la proportion d'individus hétérozygotes diminue.

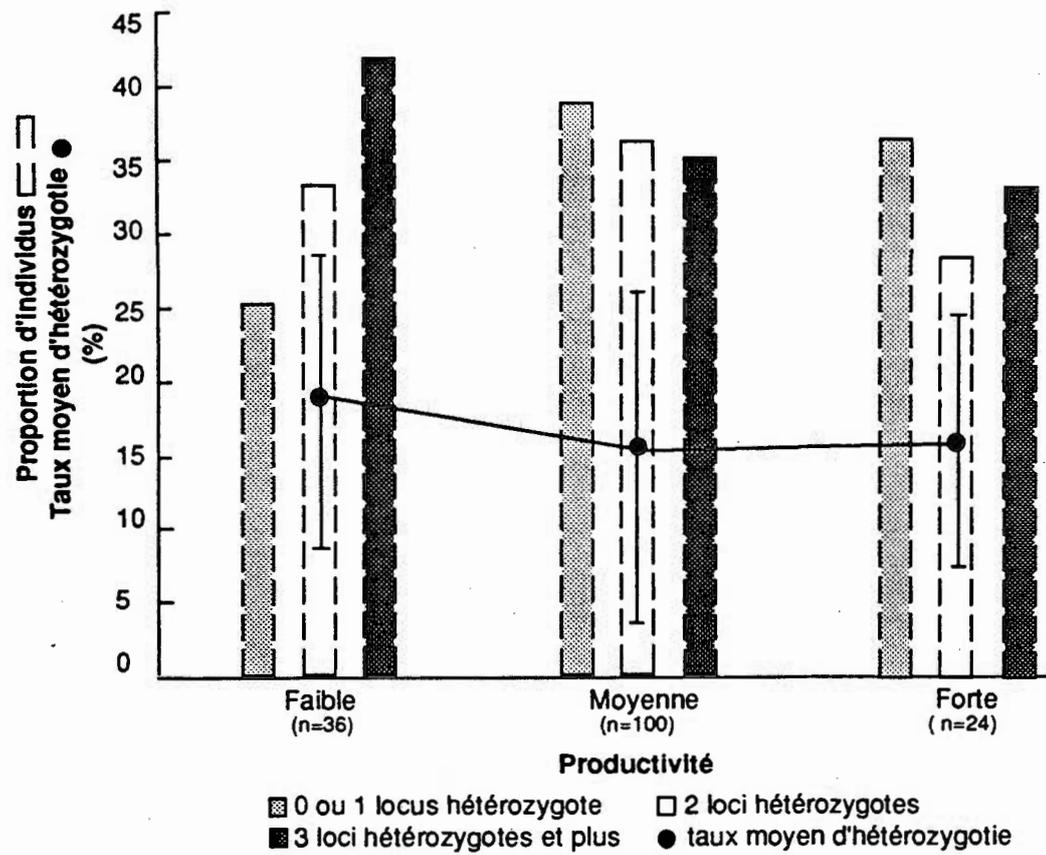


FIG.13 Pourcentage d'individus par classe d'hétérozygotie et moyenne de loci hétérozygotes par individu (avec écart type).

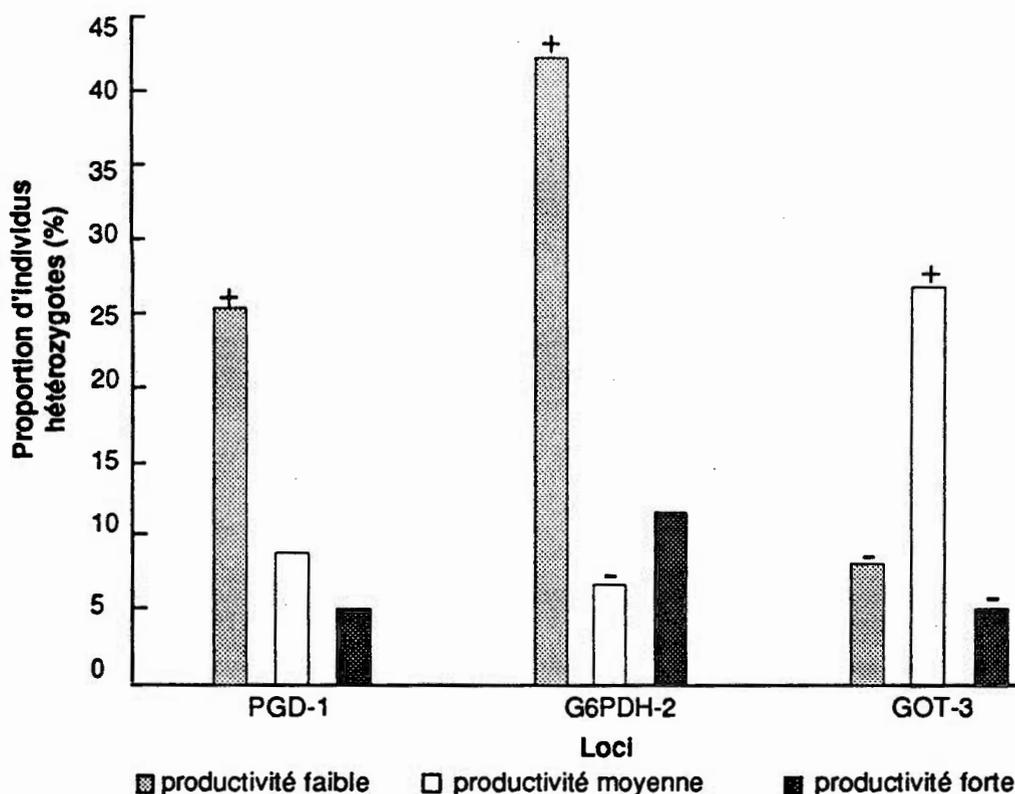


FIG.14. Proportion d'individus hétérozygotes par niveau de productivité pour les 3 loci significatifs. Les + et les - indiquent que le nombre d'individus diffère significativement soit en plus (+) ou soit en moins (-) du nombre espéré.

TABLEAU 10: Analyse de chi-carré du facteur d'hétérozygotie (hétérozygotie vs homozygotie) et de la productivité du milieu de croissance pour chacun des loci polymorphiques (n=160, dl=2).

Loci	Chi-carré	Probabilité
ACO	4 569	0,102
GOT-3	9 996	0,007
G6PDH-1	0,543	0,762
G6PDH-2	19 614	0,0001
MAE-2	1 834	0,400
PGD-1	6 475	0,039
PGD-2	1 395	0,498
PGI-2	3 478	0,176
PGI-3	1 506	0,471
PGM-2	3 134	0,209

DISCUSSION

Croissance radiale et hétérozygotie

Il n'est pas étonnant de constater que nos résultats démontrent un effet significatif de la compétition ainsi que de la productivité des sites sur la croissance radiale des individus. L'AAM est plus faible dans les peuplements à forte densité, et celle-ci augmente dans les milieux plus productifs. Il importe donc de prendre ces facteurs en considération pour mieux cerner l'apport de l'hétérozygotie sur la croissance (voir aussi Bush et Smouse, 1991).

Nos résultats n'apportent pas d'évidence de relation positive entre la croissance et l'hétérozygotie chez *Pinus banksiana*. La relation est significative pour un seul niveau de productivité, où la tendance n'est pas consistante: les individus fortement hétérozygotes ont le taux de croissance le plus faible, les moyennement hétérozygotes le plus élevé et les faiblement hétérozygotes ont un taux de croissance intermédiaire. D'autre part, à l'échelle des loci, il est étonnant de constater que la forme homozygote semble conférer un avantage au niveau de la croissance.

Dans l'ensemble, ces résultats reflètent assez bien la littérature existante. La majorité des études chez les conifères

tel *Pinus banksiana* (Govindaraju et Dancik 1987) ainsi que *Pinus contorta* (Mitton *et al.* 1981), *Pinus ponderosa* (Knowles et Grant 1981; Mitton *et al.* 1981) et *Pinus rigida* (Ledig *et al.* 1983; Bush *et al.* 1987) n'ont pas démontré de relation significative positive entre la croissance radiale et l'hétérozygotie. Mentionnons cependant l'étude de Bush et Smouse (1991) avec une population de *Pinus taeda* où les individus issus de l'autofécondation (donc plus homozygotes) avaient un DHP plus faible que les individus issus de croisements. Mais ces résultats pourraient différer si le taux réel d'hétérozygotie était mesuré.

Il est aussi étonnant que cette relation ait été significative uniquement au niveau de productivité moyen. On retrouve à plusieurs reprises dans la littérature une relation hétérozygotie-croissance qui ne s'exprime que dans certains types d'environnement, notamment les milieux plus limités (Scott et Koehn 1990; Zedhouse et Gaffney 1980; Govindaraju et Dancik 1987; Ledig *et al.* 1983). Mais il est difficile de prétendre que les sites à productivité moyenne aient été limités, tant au niveau biotique (par un stress dû au processus d'éclaircie naturelle) qu'abiotique (par un stress dû à la limitation des ressources). Cependant, notre échantillonnage était plutôt disproportionné: soit 100 individus dans les stations à productivité moyenne, comparativement à 24 et 36 pour les productivités faible et

forte. Il est donc possible que pour ces derniers, le nombre de sites échantillonnés ait été trop faible.

Rappelons aussi que nos résultats démontraient que pour le niveau de productivité moyen, PGD-2 était relié significativement avec l'AAM, les hétérozygotes ayant une valeur plus faible. Dans un tel cas, nous pourrions spéculer que les individus possédant l'allèle le moins fréquent à ce locus soient désavantagés dans ce type de milieu de croissance. On retrouve de telles évidences chez la palourde, *Mulinia litéralis* (Koehn *et al.* 1988) et la moule, *Mytilus edulis* (Koehn et Gaffney 1982) mais cette hypothèse reste à vérifier chez les conifères.

D'autres hypothèses ont été soulevées pour expliquer l'absence d'une relation entre la croissance et l'hétérozygotie. Par exemple, celle-ci n'est peut-être exprimée qu'à un certain stade du développement des individus (Samollow et Soulé 1983; Koehn *et al.* 1988), ou que dans des milieux physiques fluctuants (Ledig *et al.* 1983; Johnson 1974). De plus, cette relation pourrait être masquée par d'autres facteurs externes (par exemple, la variation au niveau des microsites) mais non évalués dans la présente étude (Ledig *et al.* 1983). D'une part, il est possible que cette relation n'existe pas, dans la perspective où la croissance ne serait pas un caractère directement relié à la valeur sélective des individus, tels la reproduction, le taux de respiration ou de

photosynthèse (Mitton et Grant 1984). Finalement, sachant que l'électrophorèse peut représenter plusieurs estimations de la variabilité génétique des individus, il se peut que cette méthode ne nous ait permis d'estimer que le degré d'hétérozygotie pour quelques processus métaboliques, n'ayant pas de lien direct avec la croissance (Mitton *et al.* 1981; Smouse 1986).

Variabilité de la croissance et hétérozygotie

Contrairement à l'AAM, la variabilité de la croissance ne semble pas influencée par la compétition. En ce qui concerne l'effet de la productivité du milieu sur la variabilité, il ne semble pas suivre une tendance constante, même si on observe en général une diminution de sa valeur au niveau de productivité moyen. Ceci tend à indiquer que la variabilité de la croissance augmente dans les sites limités, correspondant ici aux sites à productivités faible (stress de nature abiotique) et forte (stress de nature biotique).

D'autre part, on observe une variabilité moins grande chez les individus peu hétérozygotes (classe 1), intermédiaire chez les très hétérozygotes (classe 3) et élevée chez les moyennement hétérozygotes (classe 2).

À ce sujet, des études ont démontré que la variabilité de la croissance était reliée positivement avec l'hétérozygotie chez

Populus tremuloides (Mitton et Grant 1980; Mitton *et al.* 1981) et *Pinus ponderosa* (Knowles et Grant 1981; Mitton *et al.* 1981). Nos résultats pourraient, à la rigueur, être en accord avec ces études si l'on considère que pour l'écart type (SD), à un niveau de productivité moyen, les hétérozygotes pour 8 loci sur 10 avaient une valeur plus élevée que les homozygotes.

Il est fort probable que de façon à maximiser sa valeur sélective, un résineux ait la stratégie de régulariser sa production de cônes. Hors, si l'on considère que l'environnement physique fluctue dans le temps, et que cela influence l'énergie disponible pour assurer les diverses fonctions métaboliques de l'individu, il est fort possible que la meilleure stratégie soit de garder constante une fonction vitale ou très reliée à la valeur sélective (par exemple: la production de cônes) en redistribuant de nouvelle façon l'énergie disponible, diminuant ainsi l'activité métabolique pour une autre fonction (par exemple: la croissance radiale). Dans une telle situation, les hétérozygotes pourraient être avantagés, si l'on considère qu'ils sont plus flexibles au niveau biochimique (Knowles et Mitton 1980).

Distribution des individus et hétérozygotie

Les résultats démontrent que les sites moins productifs, ou plus limités au niveau des conditions physiques, possèdent une plus grande proportion d'individus hétérozygotes: le taux de survie de ces individus y serait plus élevé. On pourrait expliquer ce phénomène de par la plus grande flexibilité biochimique qu'auraient les hétérozygotes à s'adapter à des conditions de croissance non-optimales.

Mentionnons que des résultats similaires ont été observés chez le têtard, où les hétérozygotes avaient une meilleure survie dans des conditions de croissance difficiles (Samollow et Soulé 1983). Parallèlement, ce phénomène devrait être apparent dans une situation de stress biotique, tel lors de l'éclaircie naturelle. Hawley *et al.* (1988) ont observé chez *Pinus banksiana* qu'une cohorte de 68 ans avait un taux d'hétérozygotie moyen plus élevé qu'une cohorte de 22 ans. Les hétérozygotes étaient donc plus résistants à la compétition issue du phénomène d'éclaircie naturelle.

Compte-tenu que le stress biotique est plus élevé dans les sites à productivité élevée (Westoby 1984), on devrait aussi y observer un niveau plus élevé d'hétérozygotes. Cependant, nos résultats semblent indiquer que ce sont les sites plus productifs

qui possèdent le plus faible degré d'hétérozygotie. Seul l'avantage des hétérozygotes dû à un stress de nature abiotique (*i.e.* dans les sites xériques) est observé.

Il est fort possible que le gradient de productivité existant entre les différentes stations n'ait pas été assez étendu pour nous permettre d'observer un avantage quelconque des hétérozygotes dû à la compétition: plus l'environnement est variable, plus le gradient doit être prononcé pour qu'une relation puisse être détectée. Le milieu de croissance après un feu peut sembler assez homogène au premier abord, mais il y a effectivement une certaine variabilité au niveau de la productivité, surtout reliée à la capacité du sol d'assurer une bonne dispersion des racines (Schmidt et Carmean 1987).

D'autre part, il serait possible que la survie des hétérozygotes soit directement reliée à un locus. Nos résultats suggèrent que certains loci sont reliés au taux de survie, PGD-1 et G6PDH-2 montrant un avantage des hétérozygotes en milieux de productivité faible. Ce phénomène a déjà été observé chez diverses espèces de gastropodes (Ben-Shlomo et Nevo 1988; Nevo *et al.* 1986) et chez le tétra sombre, *Dendragapus obscurus* (Redfield 1974). Mais ceci reste à démontrer chez les conifères.

Cependant, si un tel phénomène existe, il devrait être relié à une différence entre les fréquences alléliques des populations

étudiées. Nos résultats démontrent que les individus du site xérique ont, en plus de posséder un plus haut degré d'hétérozygotie, une fréquence allélique différente pour le locus G6PDH-2: un des allèles relativement rare possède une fréquence nettement plus élevée dans le site xérique (15% vs 5,3%). Il serait possible que cet allèle soit indicateur d'un caractère lui-même relié à une meilleure capacité de survie des individus en milieu xérique.

CONCLUSION

Dans la région de l'Abitibi, le pin gris sera soumis à un programme de reboisement intensif au cours des prochaines années. À cause de ses caractéristiques écologiques, cette espèce est privilégiée dans les milieux plus xériques, face à d'autres telle que l'épinette noire, *Picea mariana*.

On a déjà observé que d'une façon générale, les hétérozygotes avaient un avantage au niveau de la compétition lors du phénomène d'éclaircie naturelle (Hawley *et al.* 1988). D'autre part, selon nos résultats, les hétérozygotes sont encore plus favorisés par rapport aux homozygotes s'ils se retrouvent dans un milieu physique limité en ressources.

Dans ce contexte, il serait important de considérer le facteur de variabilité génétique lors de la sélection des graines pour la production de semis en vue du reboisement. Ce facteur devient plus intéressant si les divers types de milieux de croissance peuvent être qualifiés au préalable: pour s'assurer d'une bonne survie dans les milieux limités en ressources, les semis devraient préférablement être hétérozygotes pour quelques loci. De plus, si des individus plus hétérozygotes sont utilisés, il serait possible de limiter la densité du reboisement, sachant bien que ces individus ont une meilleure chance de survie.

Si le taux de survie est un facteur déterminant dans les premières années suivant le reboisement, le taux de croissance radiale devient particulièrement important par la suite, d'un point de vue économique. Cependant, il semble que la sélection des hétérozygotes pour leur survie n'aurait pas de conséquence sur la croissance car il ne semble pas y avoir de lien entre l'hétérozygotie et la croissance radiale. Par contre, les hétérozygotes ont une croissance radiale plus variable. Il serait intéressant d'explorer cette avenue, à savoir si cette plus grande variabilité contribue à maintenir plus constante un caractère directement lié à la valeur sélective des individus, notamment la production de cônes.

RÉFÉRENCES

- ANONYME, 1985. SAS user's guide: statistics. version 5ième édition. Cary, NC: SAS Institute Inc. 956 pp.
- ANONYME, 1975a. Normales de précipitations pour le Canada de 1941-1970. Environnement canada. vol 2-SI.
- ANONYME, 1975b. Normales canadiennes de température de 1941-1970. Environnement canada. vol 1-SI.
- BEN-SHLOMO, R. et NEVO, E. 1988. Isozyme polymorphism as monitoring of marine environments: the interactive effects of cadmium and mercury pollution on the shrimp, *Palaemon elegans*. Mar. Poll. Bull. **19**(7): 314-317.
- BERGERON, Y., BOUCHARD, A., GANGLOFF, P. et CAMIRÉ, C. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébecourt et Roquemaure, Abitibi, Québec. Études écologiques no.9, Université Laval, Québec, 169 pages.
- BERGERON, Y., CAMIRÉ, C., BOUCHARD, A. et GANGLOFF, P. 1982. Analyse et classification des sols pour une étude écologique intégrée d'un secteur de l'Abitibi, Québec. Géogr. Phys. Quat. **36**(3): 291-305.
- BUSH, R.M., SMOUSE, P.E. 1991. The impact of electrophoretic genotype on life history traits in *Pinus taeda*. Evolution **45**(3): 481-498.
- BUSH, R.M., SMOUSE, P.E. et LEDIG, F.T. 1987. The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity: the relationship between heterozygosity and growth rate in pitch pine (*Pinus rigida* mill.). Evolution **41**(4): 787-798.
- CARMEAN, W.H. 1975. Forest quality evaluation in the United States. Adv. Agron. **27**: 209-267.

- DANIELS, R.F., BURKHART, H.E. et CLASON, T.R. 1986. Comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Can. J. For. Res.* **16**: 1230-1237.
- DANSEREAU, P. 1991. La reconstitution historique des feux dans un secteur forestier au sud de l'Abitibi, Québec. Mémoire de maîtrise en biologie, UQAM.
- DIEHL, W.J. et KOEHN, R.K. 1985. Multiple-locus heterozygosity, mortality, and growth in a cohort of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* **88**: 265-271.
- FERET, P.P. 1971. Isoenzyme variation in *Picea glauca* (Moench) Voss. seedlings. *Sylvae genetica* **20**:46-49.
- GAUTHIER, S. 1991. Structure génétique et sérotoninisme de populations de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb) soumises à deux régimes des feux distincts. Thèse de doctorat. Université de Montréal. 210 pp.
- GARTON, D.W., KOEHN, R.K. et SCOTT, T.M. 1984. Multiple-locus heterozygosity and the physiological energetics of growth in the coot clam, *muliana lateralis*, from a natural population. *Genetics* **108**: 445-455.
- GOVINDARAJU, D.R. et DANCİK, B.P. 1987. Allozyme heterozygosity and homeostasis in germinating seeds of Jack pine. *Heredity* **59**: 279-283.
- GOVINDARAJU, D.R. et DANCİK, B.P. 1986. Relationship between allozyme heterozygosity and biomass production in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) under different environmental conditions. *Heredity* **57**: 145-148.
- HAMILTON, W.N. et KRAUSE, H.H. 1985. Relationship between jack pine growth and site variables in New Brunswick plantations. *Can. J. For. Res.* **15**: 922-926.
- HAMRICK, J.L., LINHART, Y.B. et MITTON, J.B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically

- detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 173-200.
- HAWLEY, G.J., DEHAYES, D.H. et GAGE, S.F. 1988. The relationship between diversity and stands viability: a case study with jack pine. *In* Proceedings of the thirty-first northeastern forest tree improvement conference and the sixth north central tree improvement association, July 1988. *Ed.*: Maurice E. Demeritt, Jr. University Park, PA. pp. 80-91.
- HEBERT, P.D.N. et BEATON, M.J. 1989. Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetate. Helena lab. Electrophoresis: practical handbook. University of Windsor, Ontario, 32 pages.
- JOHNSON, G.B. 1974. Enzyme polymorphism and metabolism. *Science* **184**: 28-37.
- KNOWLES, P. et GRANT, M.C. 1981. Genetic patterns associated with growth variability in Ponderosa pine. *Amer. J. Bot.* **68**(7): 942-946.
- KNOWLES, P. et MITTON, J.B. 1980. Genetic heterozygosity and radial growth variability in *Pinus contorta*. *Silvae Genetica* **29**:114-118.
- KOEHN, R.K. DIEHL, W.J. et SCOTT, M.T. 1988. The differential contribution by individual enzymes of glycolysis and protein catabolism to the relationship between heterozygosity and growth rate in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics* **118**: 121-130.
- KOEHN, R.K. et GAFFNEY, P.M. 1982. Genetic heterozygosity and growth rate in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* **82**:1-7.
- LEDIG, F.T. 1986. Heterozygosity, heterosis and fitness in outbreeding plants. *In* Conservation biology: the science of scarcity and diversity. *Ed.* Michael E. Soulé. University of Michigan, Sunderland, Massachusetts, pp 77-104.

- LEDIG, F.T., GURIES, R.P. et BONEFELD, B.A. 1983. The relation of growth to heterozygosity in pitch pine. *Evolution* **37**(6): 1227-1238.
- MITTON, J.B. et GRANT, M.C. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 479-499.
- MITTON, J.B. et GRANT, M.C. 1980. Observations on the ecology and evolution of quacking aspen, *Populus tremuloides*, in the Colorado front range. *Amer. J. Bot.* **67**(2): 202-209.
- MITTON, J.B., KNOWLES, P., STURGEON, K.B., LINHART, Y.B. et DAVIS, M. 1981. Association between heterozygosity and growth rate variables in three western forest trees. *In* Proceedings of the symposium of isozymes of north american trees and forest insects, July 1979. Pacific southwest forest range experiment station, Bekerley, CA, pp 27-34.
- NEVO, E., NOY, R., LAVIE, B., BEILES, A. et MUCHTAR, S. 1986. Genetic diversity and resistance to marine pollution. *Biol. J. Linn. Soc.* **29**: 139-144.
- PLUTH, D.J. ET CORNS, I.G.W. 1983. Productivity of conifers in western Canada boreal forests in relation to selected environmental factors. *In* I.U.F.R.O. Symposium on forest site and continuous productivity. *Ed.* United States Department of Agriculture. General technical report PNW-163, pp 101-111.
- REDFIELD, J.A. 1974. Genetics and the selection at the Ng locus in the blue grouse (*Dendragapus obsurus*). *Heredity* **33**(1): 69-78.
- RODHOUSE, P.G. et GAFFNEY, P.M. 1980. Effect of heterozygosity on metabolism during starvation in the american oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.* **80**: 179-187.
- ROSS, H.A. et HAWKINS, J.L. 1986. Genetic variation among local populations of jack pine (*Pinus banksiana*). *Can. J. Genet. Cyto.* **28**: 453-548.

- ROWE, J.E. et SCOTTER, C.W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* **3**: 444-464.
- RUDOLPH, T.D. et YEATMAN, C.W. 1982. Genetics of jack pine. *In* US Department of Agriculture Special Paper, vol. **38**, 60 pp.
- SAMOLLOW, P.B. et SOULÉ, M.E. 1983. A case study of stress related heterozygote superiority in nature. *Evolution* **37**(3): 646-649.
- SCHMIDT, M.G. et CARMEAN, W.H. 1987, Jack pine site quality in relation to soil and topography in north central Ontario. *Can. J. For. Res.* **18**: 297-305.
- SCOTT, M.T. et KOEHN, R.K. 1990. The effect of environmental stress on the relationship of heterozygosity to growth rate in the coot clam *Muliania lateralis* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **135**: 109-116.
- SMOUSE, P.E. 1986. The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity under the multiplicative overdominance and the inbreeding depression models. *Evolution* **40**: 946-957.
- SOKAL, R.R. et ROHLF, F.J. 1981. *Biometry*. 2ième édition, W.H. Freeman and company, New York, 859 pp.
- SPURR, S.H. 1952. *Forest inventory*. The Ronald Press, New York.
- SWOFFORD, D.L. et SELANDER, R.B. 1981. BIOSYS-1: a fortran program for a comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* **72**: 281-283.
- WEINER, J. 1984. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *J. Ecol.* **72**: 183-195.
- WESTOBY, M. 1984. The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res.* **14**: 167-220.
- ZOUROS, E., ROMERO-DOREY, M. et MALLETT, A.L. 1988. Heterozygosity and growth in marine bivalves: further data and possible explanations. *Evolution* **42**(6): 1332-1341.

ANNEXE A

Électrophorèse sur plaques d'acétate de cellulose:

description de la technique utilisée

Germination des graines

Les graines ont été mises à germer en petri sur papier filtre, pour une période de 24 heures en absence de lumière, avec un peu d'eau déionisée.

Extraction du mégagamétophyte

la graine était coupée en 2 sous un microscope à dissection, et l'embryon en était retiré. Le mégagamétophyte était aussi séparé de son enveloppe brunâtre.

Des plaques de porcelaine munies de 12 cavités arrondies ont été placées sur la glace, chacune d'elles ayant été préalablement congelée. Une goutte de solution de Feret (1971) était ajoutée dans chacune des cavités.

Un mégagamétophyte était placé dans chacune des cavités des plaques de porcelaine. Pour chacune des plaques, 4 mégagamétophytes de 3 individus étaient utilisés, en plaçant les paires en alternance (figure 15). Soulignons que pour chaque groupe de 3 individus, 2 plaques étaient nécessaires afin d'obtenir un minimum de 8 mégagamétophytes par spécimen.

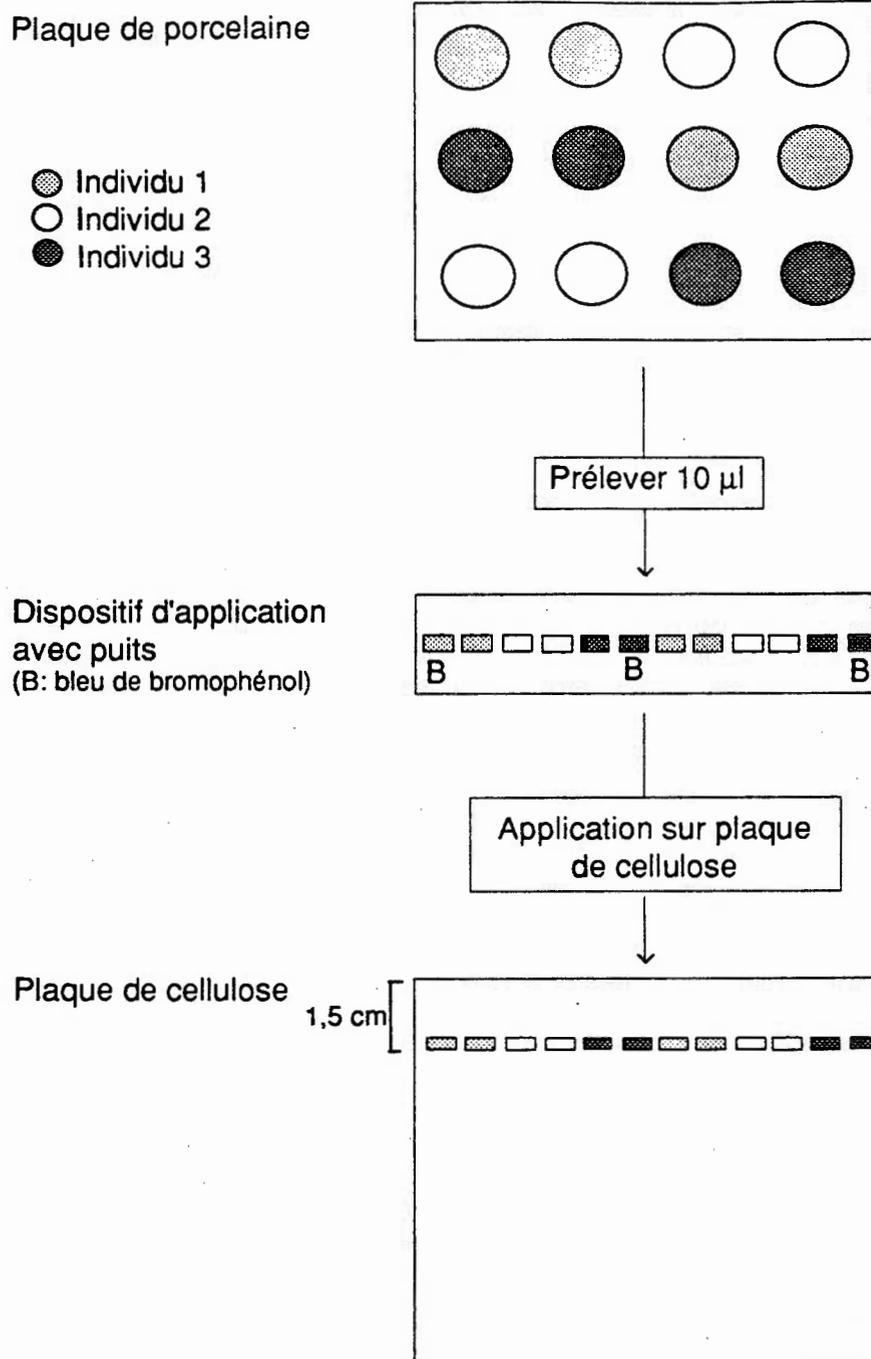


FIG.15. Schématisation de la technique d'application des solutions de broyage sur la plaqué de cellulose.

Broyage

Dans chacune des cavités, 10 μ l de NADP était ajouté (les systèmes ACO, NADP-ME et G-6PDH requièrent ce produit comme co-facteur). Les mégagamétophytes étaient ensuite broyés avec une tige de verre.

Application sur la plaque de cellulose

Préparation des plaques: Les plaques de cellulose étaient placées dans une solution tampon à base de tris-glycine (Hebert et Beaton 1989) au moins 20 minutes avant l'application. Chacune d'elles était séparée par une tige de verre, pour éviter qu'elles ne se brisent.

Préparation des bacs: Les bacs étaient reliés à un voltage de 200 volt et un ampérage de 2 à 4 ampères. La solution tampon (la même que celle utilisée pour la solution de trempage des plaques) était changée à chaque semaine. Les ponts étaient fabriqués à partir de linges en tissu essuie-tout.

Une quantité de 10 μ l de chaque extraction broyée était prélevée et placée dans un des puits du dispositif d'application, en gardant le même ordre de position que sur les cavités de porcelaine. Du bleu de bromophénol était ajouté dans les puits des extrémités et à la position 6 ou 7 (le bleu de bromophénol était d'abord mélangé dans la solution de broyage).

L'applicateur était inséré dans le dispositif d'application à une ou deux reprises et par la suite, appliqué sur la partie cellulosique de la plaque, à 1,5 cm de l'extrémité supérieure. Chacune des plaques avait été préalablement asséchée sur du papier filtre. L'application était effectuée au centre de la plaque pour le système GOT, puisqu'il y avait une migration à la fois vers l'anode et la cathode.

Electrophorèse

Les plaques étaient placées dans les bacs avec le côté de cellulose face en bas, et le côté de l'application vers la cathode. On pouvait y placer 3 plaques simultanément. Tous les systèmes étaient soumis à l'électrophorèse pour 25 minutes, sauf GOT, qui y était laissé 30 minutes.

Préparation des solutions

Toutes les recettes des solutions sont tirées de Hebert et Beaton (1989). Certaines solutions pouvaient être préparées en grande quantité et conservées plusieurs semaines: solution tampon, tris-HCl pH-8, sodium azide, bleu de bromophenol, solution A et solution B. La préparation des autres solutions était effectuée au début de chaque semaine.

Application des teintures

Le tableau 11 résume les recettes modifiées pour chacune des teintures. Celles-ci étaient préparées de 5 à 15 minutes avant l'application, dans des béchers de 10 ml. Les béchers étaient ensuite conservés en absence de lumière. Le PMS et les enzymes étaient ajoutés à la dernière minute avant la sortie des plaques.

Les solutions étaient par la suite mélangées avec 2 ml d'agar, et immédiatement étendues sur les plaques de cellulose. Les plaques avaient été préalablement placées sur des surfaces plastifiées.

Lecture des bandes

La figure 16 illustre la position des bandes observées pour chacun des systèmes.

Pour la majorité des plaques, les bandes ont été redessinées à l'échelle sur un papier préparé à cet effet. Cette opération était effectuée avant que la plaque ne sèche, soit aussitôt la teinture enlevée.

Pour accélérer la lecture, des photocopies ont été prises des systèmes PGI, GOT, PGM et G-6PDH. Pour les autres systèmes, les photocopies n'étaient pas assez claires. Les plaques étaient placées dans l'eau déionisée après avoir été identifiées à l'aide

TABLEAU 11: Solutions modifiées à partir des recettes originales (Hebert et Beaton 1989).

solutions	G6PDH	ACO	NADP-ME	PGD	GOT	PGM	PGI
Cis-aconitate		16					
Tris HCl	0,6 ml		0,6 ml	0,6 ml		1,0 ml	1,0 ml
NAD						1,5 ml	1,5 ml
NADP	1,5 ml	1,5 ml	1,5 ml	1,5 ml			
MgCl ₂	6 g.*	6 g.	2 g.	6 g.		5 g.	
MTT		5 g.	5 g.	5 g.		5 g.	5 g.
PMS	5 g.	5 g.	5 g.	5 g.		5 g.	5 g.
NBT	5 g.						
Substrat malique			12 g.				
Solution A					3 ml		
Solution B					10 g.		
Glucose-1-Phosphate						5 g.	
Glucose-6-Phosphate	12 g.						
Acide-6-Phosphoglucomate				6 g.			
Fructose-6-Phosphate							5 g.
IsocitrateDéhydrogénase		15 µl					
G6PDéhydrogénase						10 µl	5 µl
Agar	2 ml	2 ml	2 ml	2 ml	2 ml	1 ml	2 ml

* g.: gouttes

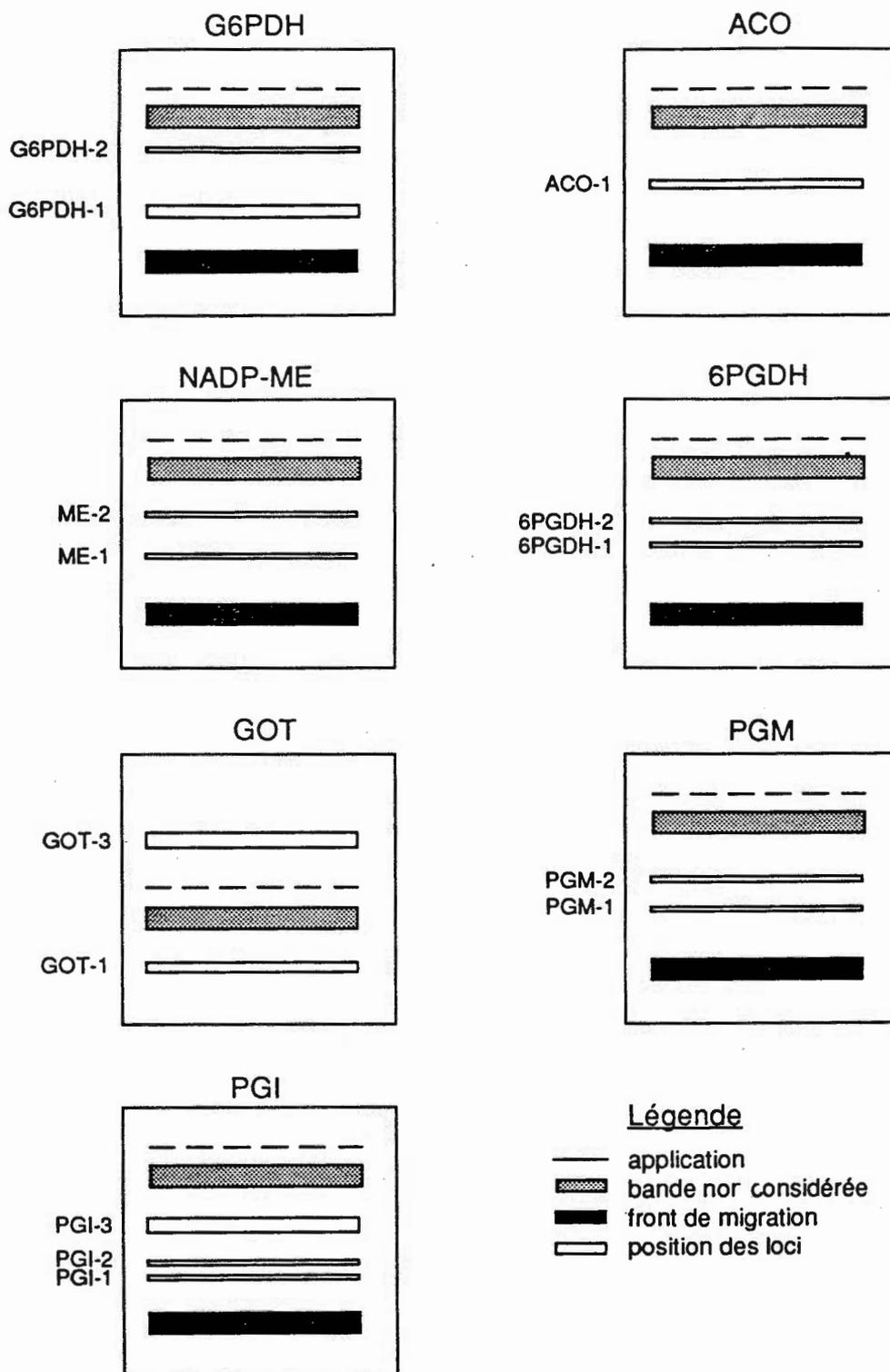


FIG. 16: Schématisation de la localisation des bandes pour chaque système enzymatique.

d'un crayon marqueur permanent. La photocopie était prise la partie cellulosique face au verre et assez rapidement, avant que les plaques ne s'assèchent.

Les réactions s'effectuaient plus ou moins vite, en fonction des systèmes étudiés. Il fallait attendre au moins 40 minutes pour les systèmes GOT, PGM, PGD. PGI était le plus rapide et devait être lu en premier. G-6PDH était très lent (1h30 d'attente) et ACO et NADP-ME plus ou moins (1 heure d'attente). Pour NADP-ME, la deuxième bande pouvait devenir plus pâle si l'attente était trop longue.