

Université de Montréal

**Structure génétique et sérotoninisme de populations  
de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.)  
soumises à deux régimes des feux distincts**

par

**Sylvie Gauthier**

Département de sciences biologiques  
Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade de  
Philosophiae Doctor (Ph. D.)  
en sciences biologiques

Décembre 1991

c Sylvie Gauthier, 1991

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée:

"Structure génétique et sérotoninisme de populations de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) soumises à deux régimes des feux distincts"

présentée par  
Sylvie Gauthier  
a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

**André Bouchard**

(président-rapporteur)

**Jean-Pierre Simon**

(Directeur de recherche)

**Yves Bergeron**

(Co-directeur de recherche)

**Jean Bousquet**

(Examineur externe)

**Pierre Legendre**

(Membre du jury)

## SOMMAIRE

L'importance des feux de forêt, tant sur la dynamique des communautés végétales et des populations d'espèces que sur les adaptations des organismes à ces perturbations, est de plus en plus reconnue. Toutefois, peu d'études ont tenté de démontrer l'effet de différents régimes des feux, à l'échelle régionale, sur des caractères génétiques ou adaptatifs, au sein des populations d'une même espèce. Dans le cadre de cette étude, deux unités de paysage adjacentes ont été sélectionnées dans le sud de la forêt boréale du Québec, afin de déterminer l'effet de l'insularité et celui de deux régimes des feux distincts sur la structure génétique et sur le sérotonisme de populations de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), à une échelle régionale. L'unité de paysage insulaire, le lac Duparquet (Abitibi), constituée de nombreuses îles, possède un régime de perturbations complexe comportant des feux d'intensité variable, qui affectent de faibles surfaces. L'unité terrestre, adjacente au lac, est affectée par un régime de feux destructeurs de grandes superficies, caractéristique de la forêt boréale.

Pour définir l'effet de l'insularité et des régimes des feux sur la structure et la variabilité génétiques, deux populations insulaires et deux populations terrestres ont été comparées au moyen de marqueurs isoenzymatiques. En moyenne, pour les 22 loci analysés, des taux de polymorphisme et d'hétérozygotie, respectivement de 60,0% et de 17,1%, ont été observés. La différenciation entre les populations est faible ( $F_{st} = 0,018$ ) et aucune différence significative entre les populations pour les cinq paramètres de variabilité génétique estimés n'est décelée. Le flux génique important semble être responsable de la faible différenciation observée entre les populations des deux unités de paysage.

L'effet sélectif des régimes des feux différentiels a été évalué sur le sérotonisme des individus puisque la capacité des pins gris à produire des cônes sérotineux est considérée comme une adaptation majeure aux feux de forêts. Le sérotonisme de plusieurs centaines d'individus de pin gris a été déterminé dans vingt-cinq populations localisées dans les deux unités de paysage. Dans un premier temps, la taille et l'âge requis pour développer le caractère sérotineux ont été déterminés. La majorité des individus ne possèdent pas de cônes sérotineux avant d'avoir atteint 7 cm

de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et la proportion de cônes sérotineux a tendance à augmenter annuellement jusqu'à ce que les arbres aient atteint une taille de 10 cm de DHP. La proportion de cônes sérotineux chez les cônes âgés de 4 années ou plus est inférieure d'environ 10% à celle des cônes plus jeunes. Cette proportion est également plus faible pour les cônes situés sur les branches inférieures à une hauteur de 2,6 m comparativement à celle des cônes sur les branches plus élevées. Ce même résultat est observé pour des cônes soumis à une température contrôlée de 41°C, indiquant que l'environnement thermique naturel auquel les cônes sont soumis n'est pas le seul facteur impliqué dans leur ouverture sur les branches les plus basses. Les résultats permettent de suggérer que l'absence de cône sérotineux chez les pins gris de faible taille est liée à la juvénilité des individus.

La majorité des pins gris échantillonnés sont fortement sérotineux. Cependant, environ 30% des arbres sont non sérotineux ou mixtes. Les individus non sérotineux et mixtes sont plus abondants lors d'établissement en absence de feu, au détriment des arbres sérotineux qui sont favorisés, quant à eux, lors d'établissement après un feu létal. L'âge de la forêt agit également sur la répartition des individus dans les classes de sérotinisme à l'intérieur des populations. Les individus non sérotineux sont avantagés, d'une part, dans les forêts dont l'initiation est relativement récente et, d'autre part, dans les forêts âgées de plus de 200 ans. La répartition des arbres dans les classes de sérotinisme diffère significativement entre les deux unités de paysage. L'intensité de la perturbation apparaît être un facteur important, favorisant les individus sérotineux lorsque les feux sont létaux et avantageant les individus non sérotineux, lorsqu'ils sont non létaux. Les résultats suggèrent que les régimes des feux

distincts ont exercé des effets sélectifs à long terme suffisants pour différencier les populations sur le caractère adaptatif qu'est le sérotoninisme et ce, en dépit du flux génique important entre les populations.

## TABLE DES MATIERES

|                                                                                   |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| SOMMAIRE .....                                                                    | iii |
| TABLE DES MATIERES .....                                                          | vi  |
| LISTE DES TABLEAUX .....                                                          | xii |
| LISTE DES FIGURES .....                                                           | xvi |
| REMERCIEMENTS .....                                                               | xx  |
| INTRODUCTION GENERALE .....                                                       | 1   |
| 1. LE PROCESSUS EVOLUTIF .....                                                    | 2   |
| 1.1. Mutation                                                                     | 3   |
| 1.2. Dérive génétique                                                             | 4   |
| 1.3. Migration                                                                    | 5   |
| 1.4. Sélection naturelle                                                          | 6   |
| 2. LES PERTURBATIONS RECURRENTES COMME PRESSION SELECTIVE                         | 9   |
| 3. CONTEXTE DE L'ETUDE ET OBJECTIFS GENERAUX .....                                | 11  |
| 3.1. Effets de l'insularité et des régimes des feux<br>sur la structure génétique | 13  |
| 3.2. Effets sélectifs des deux régimes des feux                                   | 17  |
| 4. BIOLOGIE DE <i>Pinus banksiana</i> Lamb. ....                                  | 21  |
| 5. DESCRIPTION DU TERRITOIRE .....                                                | 24  |
| 5.1. Physiographie et végétation                                                  | 24  |
| 5.2. Régimes des feux                                                             | 27  |

## TABLE DES MATIERES (suite).

|                                                                                                                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| CHAPITRE I. Effets de l'insularité et des régimes des feux sur la variabilité et la structure génétiques de populations de pin gris ( <i>Pinus banksiana</i> Lamb. .... | 31 |
| 1. INTRODUCTION .....                                                                                                                                                   | 32 |
| 2. MATERIEL ET METHODES .....                                                                                                                                           | 36 |
| 2.1. Echantillonnage                                                                                                                                                    | 36 |
| 2.2. Analyses électrophorétiques                                                                                                                                        | 36 |
| 2.3. Analyses statistiques                                                                                                                                              | 40 |
| 2.3.1. Ségrégation                                                                                                                                                      | 40 |
| 2.3.2. Variabilité et structure génétiques                                                                                                                              | 41 |
| 3. RESULTATS .....                                                                                                                                                      | 44 |
| 3.1. Ségrégation                                                                                                                                                        | 44 |
| 3.2. Structure d'âge                                                                                                                                                    | 49 |
| 3.3. Fréquences alléliques et variabilité des populations                                                                                                               | 49 |
| 3.4. Structure génétique des populations                                                                                                                                | 58 |
| 3.5. Différenciation                                                                                                                                                    | 60 |
| 3.5.1. Toutes les populations                                                                                                                                           | 60 |
| 3.5.2. A l'intérieur des unités de paysage                                                                                                                              | 68 |
| 3.5.3. Entre les unités de paysage                                                                                                                                      | 68 |
| 4. DISCUSSION .....                                                                                                                                                     | 70 |
| 4.1. Ségrégation                                                                                                                                                        | 70 |
| 4.2. Caractéristiques génétiques générales                                                                                                                              | 70 |
| 4.3. Structure génétique et différenciation des populations                                                                                                             | 73 |
| 5. CONCLUSION .....                                                                                                                                                     | 76 |
| 6. BIBLIOGRAPHIE .....                                                                                                                                                  | 77 |

## TABLE DES MATIERES (suite).

|                                                                                                                                               |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE II. Effets de la position des cônes et de l'âge des individus sur le sérotoninisme du pin gris ( <i>Pinus banksiana</i> Lamb.) ..... | 86  |
| 1. INTRODUCTION .....                                                                                                                         | 87  |
| 2. MATERIEL ET METHODE .....                                                                                                                  | 89  |
| 2.1. Echantillonnage                                                                                                                          | 89  |
| 2.1.1. Origine des individus et évaluation du degré de sérotoninisme des individus sur le terrain                                             | 89  |
| 2.1.2. Evaluation du degré de sérotoninisme des individus en laboratoire                                                                      | 90  |
| 2.2. Analyse des données                                                                                                                      | 90  |
| 2.2.1. Taille ou âge requis pour développer le sérotoninisme                                                                                  | 90  |
| 2.2.2. Taille ou âge requis pour le développement complet du sérotoninisme                                                                    | 92  |
| 2.2.3. Effets de l'année de maturité et/ou de la hauteur sur l'ouverture des cônes                                                            | 93  |
| 3. RESULTATS .....                                                                                                                            | 95  |
| 3.1. Taille ou âge requis pour développer le sérotoninisme                                                                                    | 95  |
| 3.2. Taille ou âge requis pour le développement complet du sérotoninisme                                                                      | 98  |
| 3.3. Effets de l'année de maturité et/ou de la hauteur sur l'ouverture des cônes                                                              | 98  |
| 4. DISCUSSION .....                                                                                                                           | 106 |
| 5. CONCLUSION .....                                                                                                                           | 110 |
| 6. BIBLIOGRAPHIE .....                                                                                                                        | 111 |
| TABLE DES MATIERES (suite).                                                                                                                   |     |
| CHAPITRE III. Effets de deux régimes des feux distincts sur le sérotoninisme du pin gris ( <i>Pinus banksiana</i> Lamb.) .....                | 115 |

|                                                                                                                             |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 1. INTRODUCTION .....                                                                                                       | 116 |
| 2. REGIME DES FEUX DES DEUX UNITES DE PAYSAGE .....                                                                         | 120 |
| 3. MATERIEL ET METHODES .....                                                                                               | 126 |
| 3.1. Echantillonnage                                                                                                        | 126 |
| 3.2. Analyses statistiques                                                                                                  | 129 |
| 3.2.1. Analyses préliminaires                                                                                               | 129 |
| 3.2.2. Comparaison de la répartition des<br>individus dans les classes de<br>sérotoninisme selon le type<br>d'établissement | 130 |
| 3.2.3. Hétérogénéité entre les stations                                                                                     | 131 |
| 3.2.4. Modèles log-linéaires                                                                                                | 132 |
| 3.2.4.1. Rappel théorique                                                                                                   | 133 |
| 3.2.4.2. Utilisation des modèles                                                                                            | 134 |
| 4. RESULTATS .....                                                                                                          | 136 |
| 4.1. Analyses préliminaires                                                                                                 | 136 |
| 4.1.1. Comparaison de la distribution des<br>DHP des individus selon la classe de<br>sérotoninisme et l'unité de paysage    | 136 |
| 4.1.2. Comparaison des deux ensembles de<br>données                                                                         | 138 |
| 4.2. Effet du type d'établissement sur la répartition<br>des individus dans les classes de<br>sérotoninisme                 | 138 |

# TABLE DES MATIERES (suite).

|          |                                                                                                                                 |           |
|----------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 4.3.     | Variabilité dans le sérotonisme entre les stations                                                                              | 143       |
| 4.3.1.   | Globalement                                                                                                                     | 143       |
| 4.3.2.   | Unité de paysage terrestre                                                                                                      | 150       |
| 4.3.3.   | Unité de paysage insulaire                                                                                                      | 150       |
| 4.4.     | Effet de la période d'initiation sur le degré de sérotonisme des individus selon leur type d'établissement par unité de paysage | ..... 162 |
| 4.4.1.   | Unité de paysage terrestre                                                                                                      | 163       |
| 4.4.2.   | Unité de paysage insulaire                                                                                                      | 167       |
| 4.4.2.1. | Individus provenant de stations sans feu non létaux après l'initiation                                                          | 167       |
| 4.4.2.2. | Individus provenant de stations avec feux non létaux après l'initiation                                                         | 167       |
| 4.5.     | Comparaisons de la répartition des individus dans les classes de sérotonisme entre les unités de paysage                        | 170       |
| 5.       | DISCUSSION                                                                                                                      | ..... 180 |
| 5.1.     | Effet du type d'établissement sur le sérotonisme des individus                                                                  | 180       |
| 5.2.     | Effet de la période d'initiation sur le sérotonisme des individus                                                               | 183       |
| 5.3.     | Effet de l'occurrence de feux non létaux sur le sérotonisme des individus des populations des deux unités de paysage            | 184       |
| 5.4.     | Effet des régimes des feux                                                                                                      | 186       |
| 5.5.     | Conséquences des différences de sérotonisme entre les unités de paysage sur la dynamique des populations                        | 187       |
| 6.       | CONCLUSION                                                                                                                      | ..... 189 |

**TABLE DES MATIERES (suite).**

|                                                            |     |
|------------------------------------------------------------|-----|
| 7. BIBLIOGRAPHIE .....                                     | 191 |
| CONCLUSION GENERALE .....                                  | 197 |
| BIBLIOGRAPHIE (INTRODUCTION ET CONCLUSION GENERALES) ..... | 203 |

## LISTE DES TABLEAUX

## CHAPITRE I

|               |                                                                                                                                                                                                |    |
|---------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tableau I.    | Caractéristiques des quatre populations de pin gris étudiées .....                                                                                                                             | 39 |
| Tableau II.   | Rapports de ségrégation des alloenzymes observés pour tous les pins gris hétérozygotes groupés, et pour ceux analysés avec 10 mégagamétophytes et plus .....                                   | 45 |
| Tableau III.  | Fréquences alléliques et nombre effectif d'allèles par population et par unité de paysage                                                                                                      | 52 |
| Tableau IV.   | Paramètres estimés de la variabilité génétique des quatre populations de pin gris .....                                                                                                        | 55 |
| Tableau V.    | Khi-carré testant l'égalité entre les taux d'hétérozygotie observée ( $H_o$ ) et espérée ( $H_e$ ) selon l'équilibre de Hardy-Weinberg par locus, par population et par unité de paysage ..... | 57 |
| Tableau VI.   | Valeurs estimées de $F_{is}$ par population et par unité de paysage pour les 22 loci analysés .                                                                                                | 59 |
| Tableau VII.  | Valeurs estimées des statistiques de F ( $F_{is}$ , $F_{it}$ et $F_{st}$ ) selon les trois modèles de répartition des populations .....                                                        | 61 |
| Tableau VIII. | Estimation par test de khi-carré de la probabilité d'homogénéité des fréquences alléliques par locus .....                                                                                     | 64 |
| Tableau IX.   | Distances géographiques en kilomètres et distances génétiques non-biaisées de Nei (1978) entre les quatre populations .....                                                                    | 67 |

## LISTE DES TABLEAUX (suite)

## CHAPITRE II

|              |                                                                                                                                                                                     |
|--------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Tableau I.   | Tests de khi-carré et coefficients d'incertitude pour les partitions en deux classes des variables DHP, âge et hauteur selon la présence ou l'absence de cônes fermés ..... 96      |
| Tableau II.  | Tableau de contingence de la présence-absence de cônes fermés selon 6 classes de DHP ..... 97                                                                                       |
| Tableau III. | Relation entre l'âge, le DHP ou la hauteur et les indices de croissance de la proportion de cônes fermés dans le temps ..... 99                                                     |
| Tableau IV.  | Test de Friedman apparié par individu et comparaisons multiples des proportions de cônes fermés par année de maturité ..... 100                                                     |
| Tableau V.   | Comparaison appariée par individu de Wilcoxon des proportions de cônes fermés entre les cônes de 1 an et les cônes plus vieux ..... 102                                             |
| Tableau VI.  | Comparaison appariée par individu de Wilcoxon des proportions de cônes fermés par classes de hauteur de branche pour les cônes témoins et pour les cônes de 2 ans et plus ..... 103 |
| Tableau VII. | Analyses de rang multidimensionnelles de l'effet de la hauteur des branches et de l'année de maturité des cônes sur la proportion de cônes fermés ..... 105                         |

## CHAPITRE III

|             |                                                                                          |
|-------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| Tableau I.  | Synthèse des différences entre les régimes des feux des deux unités de paysage ..... 125 |
| Tableau II. | Description des populations échantillonnées et de leurs histoires de feux ..... 127      |

# **LISTE DES TABLEAUX (suite)**

|               |                                                                                                                                                                                                               |
|---------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Tableau III.  | Analyse de variance à 2 critères sur le DHP des individus ..... 137                                                                                                                                           |
| Tableau IV.   | Comparaison des fréquences d'individus dans les classes de sérotoninisme des deux ensembles de données globalement et par unité de paysage 141                                                                |
| Tableau V.    | Effectifs, diamètre à hauteur de poitrine moyen et pourcentage de cônes fermés moyen dans les 4 types d'établissement, par station, par période d'initiation et par unité de paysage ..... 142                |
| Tableau VI.   | Hétérogénéité entre les différents types d'établissement dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme: ..... 144                                                                       |
| Tableau VII.  | Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme, par unité de paysage et entre les unités de paysage ..... 147                                           |
| Tableau VIII. | Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme, par période d'initiation et entre les périodes d'initiation pour l'unité de paysage terrestre ..... 153 |
| Tableau IX.   | Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme, pour l'unité de paysage insulaire 154                                                                   |
| Tableau X.    | Modèles log-linéaires pour l'unité insulaire entre les classes de sérotoninisme, les périodes d'initiation et l'occurrence ou non d'un feu non létal depuis l'initiation ..... 158                            |

## LISTE DES TABLEAUX (suite)

|               |                                                                                                                                                                                                                                    |
|---------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Tableau XI.   | Modèles log-linéaires entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour l'unité terrestre .....166                                                                           |
| Tableau XII.  | Modèles log-linéaires entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour le groupe d'individus insulaires issus de stations sans feu non létal depuis l'initiation .....168   |
| Tableau XIII. | Modèles log-linéaires entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour le groupe d'individus insulaires issus de stations avec feux non létaux depuis l'initiation .....169 |
| Tableau XIV.  | Hiérarchie de modèles log-linéaires à 4 dimensions entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation, le type d'établissement et le groupe d'individus .....172                                                            |
| Tableau XV.   | Paramètres calculés et écart-types sous le modèle 4 pour les différents effets simples et les différentes interactions .....174                                                                                                    |

## LISTE DES FIGURES

## INTRODUCTION GENERALE

|           |                                                                                       |    |
|-----------|---------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 1. | Carte de localisation du territoire et des 25 populations de pins gris étudiées ..... | 25 |
|-----------|---------------------------------------------------------------------------------------|----|

## CHAPITRE I

|           |                                                                                           |    |
|-----------|-------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 1. | Carte de localisation du territoire et des quatre populations de pin gris étudiées .....  | 37 |
| Figure 2. | Structures d'âge des deux populations terrestres et des deux populations insulaires ..... | 50 |

## CHAPITRE III

|           |                                                                                                                                                                   |     |
|-----------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figure 1. | Carte de localisation du territoire et des vingt-cinq populations de pin gris étudiées .....                                                                      | 121 |
| Figure 2. | Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme entre les deux ensembles de données, globalement et par unité de paysage ..... | 139 |
| Figure 3. | Comparaison des fréquences relatives d'individus par classe de sérotoninisme entre les quatre types d'établissement .....                                         | 145 |
| Figure 4. | Comparaison des fréquences relatives d'individus par classe de sérotoninisme entre les deux unités de paysages .....                                              | 148 |
| Figure 5. | Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme entre les trois périodes d'initiation pour l'unité de paysage terrestre .....  | 151 |
| Figure 6. | Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme pour l'unité de paysage insulaire .....                                        | 155 |

**LISTE DES FIGURES (suite)**

- Figure 7.            Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme pour l'unité de paysage insulaire par période d'initiation selon l'occurrence de feux non létaux ..... 160
- Figure 8.            Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme par type d'établissement et par période d'initiation selon l'unité de paysage ..... 164
- Figure 9.            Paramètres standardisés estimés par modèle log-linéaire montrant les excès ou les déficiences d'individus dans les cinq classes de sérotoninisme entre les deux unités de paysage ..... 178

A mes grands-parents:

Adrienne Sauvé,  
Jean-René Périard,  
Lucienne Pilon,  
et Armand Gauthier,

Pour le sens des valeurs  
qu'ils m'ont transmis

"Nothing in biology makes sense except in the light of evolution."

Dobzhansky

"... ce qui justifie l'existence du Chercheur inconnu, ce n'est pas la découverte, qui est l'éclair inattendu d'un millièème de seconde, mais le cheminement patient et passionné, qui trouve en lui-même sa récompense."

Fernand Seguin

## REMERCIEMENTS

Ma reconnaissance et mes remerciements vont, en tout premier lieu, au Dr Jean-Pierre Simon, mon directeur, pour son réalisme et son honnêteté, ainsi qu'au Dr Yves Bergeron, mon co-directeur, pour son optimisme, son intuition et, particulièrement, pour m'avoir fait découvrir le lac Duparquet. La confiance, les encouragements, le support financier, technique et scientifique, les critiques et les conseils judicieux qu'ils m'ont apportés tout au long de ce projet, m'ont été des plus précieux. Qu'ils sachent l'amitié et le respect que je leur porte.

Mille mercis à mes amis et amies, qui, comme moi, ont été Abitibiens d'adoption, dont le sens du partage et de la concession ont rendu l'été 1987 très agréable. Maryse Rochefort, ma p'tite ta..., pour le répertoire de chansons des années '60 ...; Sylvain Archambault, pour ses yeux qui brillaient le soir en comptant ses galettes de vieux cèdres et son inépuisable énergie...; Pierre Dansereau, le faux !!!, pour sa naïveté et les belles ballades en canot sur la Magusi ...; Yvan Belouin, pour sa gaieté et son entrain...; Danielle Lalonde, pour son énergie et Richard, pour son calme imperturbable. Nos nombreux échanges ont été une source de motivation.

A tous les membres du laboratoire du Dr Jean-Pierre Simon, des remerciements sincères: à Lise Gobeille, pour notre amitié, nos réflexions et ses nombreux encouragements; à Jean Beaulieu, pour nos discussions et ses commentaires sur différents manuscrits; à Benoit Gagnon, Sieu Ngo, Yves Payette, Odette Préfontaine, pour leur efficacité sur le terrain comme en laboratoire; à Josée Prud'homme, Nadia Hakam et Christiane Charest, pour leur présence chaleureuse.

A tous les membres du Groupe de recherche en écologie forestière, un grand merci, pour les idées et questions surgies lors des réunions: à Julie Gagnon, pour m'avoir initié aux mouches noires et aux maringouins de l'Abitibi et pour la permission d'utiliser certains de ses quadrats; à Danielle Charron, François Tétrault et Jacques Brisson, pour le sablage et la lecture des galettes; à Jacques Tardif, Ting Xian Li, Pierre Cartier, Brian Harvey, Marie-Claude Rousseau, Marie-Claude

Brisson et Janet Wyman pour leur énergie et leur amitié.

Il me fait plaisir de remercier tous ceux et celles qui ont participé à la réalisation de ce projet. Pour nos nombreuses discussions devant un tableau noir, cigarette, café et craie en mains, pour ses encouragements et sa présence dans les moments les plus difficiles, un merci particulier à Alain Leduc, mon ami et conseiller; un merci bien spécial à Andrée Nault, pour ses encouragements, sa confiance et son aide; des mercis sincères vont à Valérie Bolliet, Pierre Drapeau, Alain Gauthier, Henri-Paul Gauthier, Mario Gauthier, Réjeanne Périard-Gauthier, Vincent Jarry et Chantal Ménard, sans la présence, le réconfort et le support de qui, je n'aurais pu mener ce travail à terme.

Les suggestions, corrections et commentaires apportés par Messieurs André Bouchard, Pierre Legendre et Jean Bousquet ont grandement contribué à améliorer la qualité de ce travail. Je les en remercie profondément.

La courtoisie et l'efficacité du personnel de la bibliothèque de Biologie de l'Université de Montréal, ainsi que du personnel des départements de sciences biologiques de l'Université de Montréal et de l'Université du Québec à Montréal, méritent d'être soulignées. Des remerciements particuliers sont adressés à Henriette Gagnon qui a réalisé les cartes.

Je tiens finalement à remercier le CRSNG et l'Université de Montréal pour les bourses qu'ils m'ont accordées. Les subventions de recherche, attribuées à Jean-Pierre Simon (CRSNG et FCAR-équipe) et à Yves Bergeron (FCAR-équipe), ont également grandement contribué à la réalisation de ce projet.

## INTRODUCTION GENERALE

## 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 sont importants et interdépendants, en termes

---

<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*.

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 incendient 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 incendient 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 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

---

<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.

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

---

<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.

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 sérotoninisme s'imposaient. De fait, des études rapportent que les jeunes individus ne portent pas de cônes sérotonineux (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 le sérotoninisme apparaît chez le pin gris et à définir, de façon empirique, si l'absence de sérotoninisme 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 sérotoninisme 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 sérotoninisme, 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 sérotoninisme 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 sérotoninisme des pins de la côte ouest. Pour des espèces du genre *Banksia*, la variabilité observée dans le sérotoninisme 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 sérotoninisme 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 sérotonineux sont viables pendant plusieurs années, constituant une banque de graines sur l'arbre. Après un feu, les cônes sérotonineux 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 sérotonineux 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 sérotonineux (Muir et Lotan 1985; Zammit et Westoby 1988). Pour plusieurs espèces ayant des fruits ou des cônes sérotonineux, on estime donc que les individus sérotonineux 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 sérotonineux, 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 sérotonineux (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 sérotoninisme (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 sérotoninisme 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 sérotonineux 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 sérotoninisme 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 sérotoninisme. 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 sérotonineux 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 américains 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).

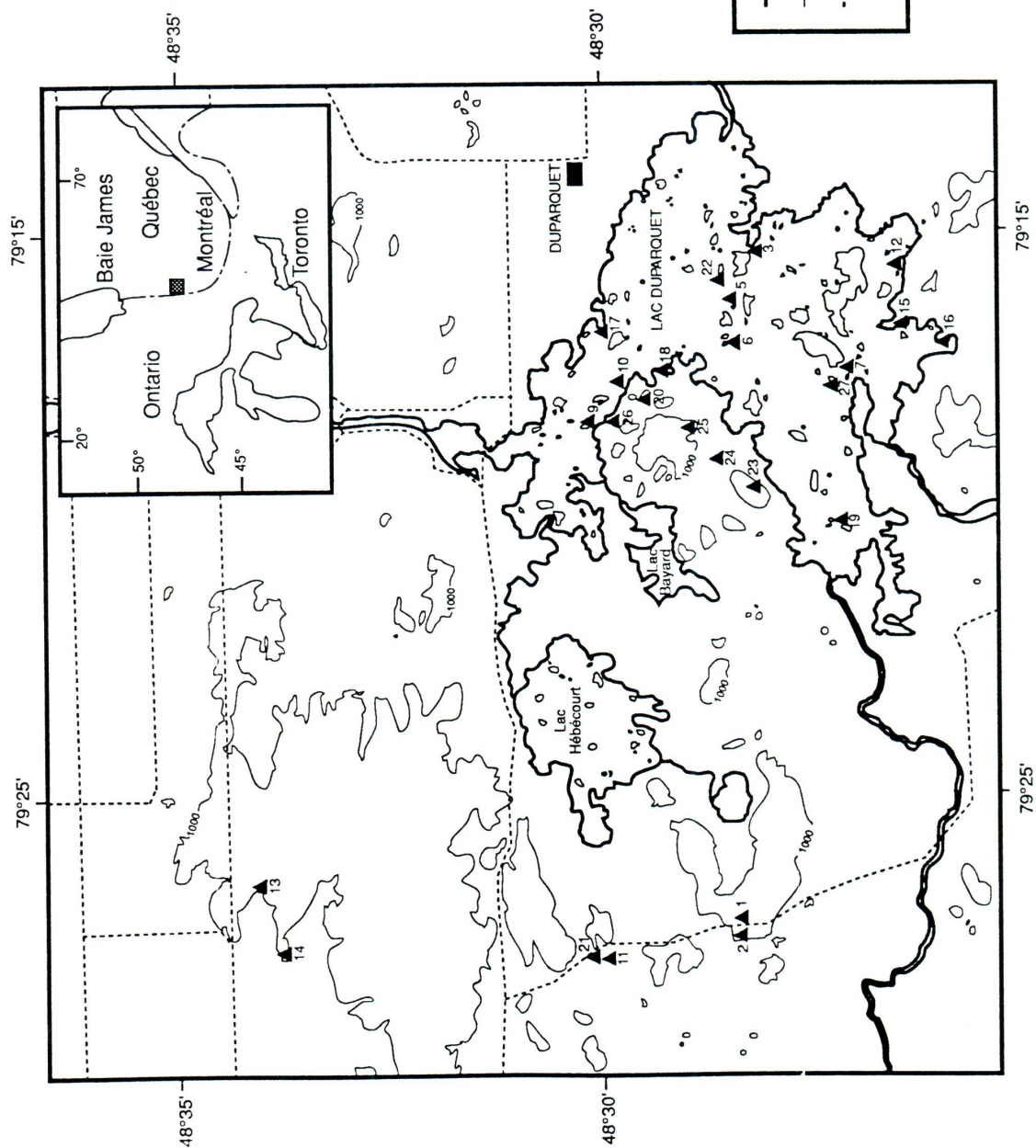
## 5. DESCRIPTION DU TERRITOIRE

### 5.1. Physiographie et végétation

Le secteur à l'étude est situé dans la portion sud-ouest de la forêt boréale québécoise, en Abitibi (figure 1). Cette région appartient à une grande plaine argileuse, la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario (Northern Clay Belt), laissée par les lacs glaciaires Ojibway et Barlow (Vincent et Hardy 1977). Ce secteur est inclus dans la section Missinaibi-Cabonga de la forêt boréale (Rowe 1972) et se situe dans le domaine climacique de la sapinière à bouleau blanc, défini par Grandtner (1966). Deux unités de paysage distinctes ont été sélectionnées au sud du lac Abitibi (figure 1). L'unité de paysage insulaire est constituée des îles et des péninsules du lac Duparquet. Ce lac occupe une superficie approximative de 50 km<sup>2</sup> et comporte environ 170 îles dont la taille varie de quelques mètres carrés à plus d'un kilomètre carré. Le territoire adjacent à l'ouest du lac Duparquet constitue l'unité de paysage terrestre. Les collines sont recouvertes de dépôts morainiques remaniés ou érodés tandis que les bas de pentes sont couverts de l'argile déposée par les lacs proglaciaires (Bergeron et al. 1982). Ce territoire possède une topographie relativement plane dans sa section ouest alors que le secteur bordé par les lacs Hébécourt, Bayard et Duparquet est plus accidenté (figure 1).

Les forêts de l'unité de paysage terrestre sur sites mésiques sont caractérisées par *Abies balsamea* (L.) Mill., *Betula papyrifera* Marsh. et *Picea glauca* (Moench) Voss, tandis que les sites hydriques sont dominés par *Picea mariana*, *Thuja occidentalis* L. ou *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch. *Pinus strobus* L. et *Picea mariana* dominent les sites xériques (Clayden et Bouchard 1983). Les communautés végétales successionales, issues de perturbations par le feu ou par la coupe, sont caractérisées par des espèces pionnières telles que *Pinus banksiana* sur sites xériques, *Populus tremuloides* Michx. et *Betula papyrifera* sur sites mésiques ainsi que par *Populus balsamifera* L. sur sites hydriques (Bergeron et Bouchard 1984). Sur les îles du lac, les sites xériques matures ont tendance à converger vers une dominance de *Thuja occidentalis* et de *Picea*

Figure 1. Carte de localisation du territoire et des 25 populations de pins gris étudiées.



*mariana* alors que sur les sites mésiques, la première espèce co-domine avec *Abies balsamea* (Bergeron et Dubuc 1989). Le régime des feux particulier du lac apparaît être le facteur responsable du maintien des populations d'espèces telles que *Pinus resinosa* Ait., *Juniperus communis* L. et *Thuja occidentalis* qui sont absentes ou moins abondantes dans le territoire terrestre adjacent au lac (Bergeron et Bouchard 1984; Bergeron et Gagnon 1987; Diotte et Bergeron 1989; Bergeron et Dubuc 1989).

## 5.2. Régimes des feux

La récurrence de perturbations naturelles telles que les feux de forêt est un des facteurs qui affectent la dynamique et la structure des communautés végétales. Ainsi, en forêt boréale, la mosaïque forestière est largement modelée par le régime des feux qui y a cours (Heinselman 1981a, 1981b). L'occurrence<sup>4</sup>, la superficie, la sévérité, l'intensité ainsi que la distribution des feux dans l'espace constituent les principaux paramètres d'un régime des feux (Van Wagner 1983; Pickett et White 1985). De plus, en combinant l'occurrence et la superficie des feux, on peut calculer le cycle de feu, qui est le temps requis pour incendier une surface équivalente à la totalité d'un territoire considéré (Pickett et White 1985). La fréquence des feux est l'inverse du cycle de feu (Johnson et Van Wagner 1985).

---

<sup>4</sup>Il existe une confusion dans la littérature quant à l'utilisation des termes "occurrence" et "fréquence". En suivant les définitions de Johnson et Van Wagner (1985) ainsi que de Pickett et White (1985) concernant les régimes des perturbations, le terme "occurrence" définit le nombre moyen de feu par unité de temps pour l'unité de paysage concerné tandis que le terme "fréquence" définit la superficie relative du territoire brûlée annuellement.

Les variations longitudinales ou latitudinales du climat affectent le régime des feux à l'échelle des biomes (Heinselman 1981a; Payette et al. 1989). A une échelle plus locale, la forme du paysage de même que les types de végétation vont également affecter ce régime (Heinselman 1981a; Christensen 1985). Ainsi, un territoire où la topographie est accidentée et où les coupe-feu sont abondants, aura un régime où les feux seront de petite étendue et d'intensité variable alors qu'un secteur à topographie plus uniforme sera susceptible de subir moins de feux mais qui auront des intensités et des surfaces plus grandes. De même, la végétation influence le régime de perturbations; les conifères sont en général plus inflammables que les feuillus. En forêt boréale, on reconnaît généralement que l'intervalle de temps entre deux feux est relativement long, ceux-ci étant déclenchés au moment de périodes de sécheresse assez sévère (Heinselman 1981a; Van Wagner 1983). L'intensité et la superficie de ces feux sont généralement élevées. De plus, ils ont tendance à affecter de façon égale toutes les formes topographiques et les types de végétation (Bergeron 1991; Dansereau 1991). Toutefois, dans ce biome, on retrouve des grands lacs qui peuvent être caractérisés par des régimes des feux complexes où l'on observe à la fois des feux létaux et des feux non létaux (Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991).

Dansereau (1991) a reconstitué l'historique des feux dans un territoire de 11 715 ha constituant l'unité de paysage terrestre. Parmi les sept années de feux répertoriées (1760, 1797, 1823, 1870, 1909, 1919, 1923), ceux de 1760 et de 1923 ont couvert des superficies respectives d'au moins 7264 et 3282 ha. Ces feux ont dévasté tous les types de dépôts, incendiant même des territoires inondés. L'incendie de 1870 a été restreint au territoire bordé par les lacs Duparquet et Bayard (figure 1), sur une surface approximative de 550 ha. Les feux de 1797, 1823 et de 1919 ont couvert de plus petites superficies, soit 178, 228 et 142 ha, respectivement. Finalement, en 1909, un feu non létal sur une crête rocheuse où la végétation avait été initiée par le feu de 1870, a incendié 4,5 ha. Ce feu est le seul qui ait laissé des survivants de pins gris dans tout le territoire étudié par Dansereau (1991). Pour le secteur compris entre les lacs Duparquet et Bayard, Dansereau (1991) a calculé un cycle de feu de 135 années pour une occurrence de  $0,16 \text{ feu} \cdot 100 \text{ km}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ . L'auteur considère que le cycle de feu pour la portion ouest de ce territoire pourrait être du même ordre de grandeur, même si le faible nombre de feux ne permet pas son calcul.

Dans une étude plus spécifique au lac Duparquet, Bergeron (1991) a comparé le régime des feux des berges et des îles du lac. Soixante-dix-huit années différentes de feux ont été inventoriées sur tout le périmètre du lac et sur le quart des îles. L'occurrence des feux est plus élevée sur les îles que sur les berges. Ainsi, l'intervalle moyen entre deux feux sur les îles est de 4,5 années comparativement à 8,1 années sur les berges. Huit des 37 feux répertoriés sur les berges ont brûlé plus de 75% du territoire. Les feux sur les îles ont couvert des surfaces variables, allant de 10% à 100% de la superficie des îles incendiées. De plus, l'occurrence d'un feu sur une île était indépendante de celle d'autres îles ou berges, indiquant l'allumage *in situ*. L'occurrence des feux sur les berges est relativement semblable sur tous les dépôts. Sur les îles toutefois, les feux sont plus abondants sur le roc et dans les forêts de pins. Alors que les feux des berges sont généralement d'intensité létale aux arbres, environ la moitié des îles ont subi des feux non létaux, certaines en ayant subi plus de cinq. Les îles affectées de feux non létaux sont généralement grandes, plus élevées et plus loin des berges que celles qui n'ont subi

que des feux létaux. De plus, ces îles sont colonisées par les pins (*P. banksiana*, *P. strobus* et *P. resinosa*). Finalement, des baisses significatives dans l'occurrence et la fréquence des feux sont observées autour de 1870, à la fois pour les berges et pour les îles du lac. Le cycle calculé pour la période d'avant 1870 pour les îles est significativement plus long que celui calculé pour les berges (74 ans et 63 ans respectivement). Pour la période la plus récente, le cycle de feu des îles ne diffère pas de celui des berges, même s'il est légèrement plus long (112 ans comparativement à 99 ans). Ces changements apparaissent être liés au réchauffement du climat suite à la fin du petit âge glaciaire (ca 1850).

Les résultats de ces études montrent la différence dans les régimes des feux. Le régime de la terre ferme est caractéristique de celui de la forêt boréale. Les feux y couvrent de grandes surfaces et sont intenses, tuant tous les arbres. Sur les îles, l'intensité des feux est variable et ils couvrent de faibles surfaces. Les années de feux sont indépendantes entre les îles démontrant l'allumage *in situ* tandis que sur la terre ferme l'occurrence d'un feu n'est pas indépendante entre les sites. L'occurrence de feu est plus élevée sur les îles que sur la terre ferme. De plus, le cycle de feu apparaît être légèrement plus long sur le lac, du moins pour la période qui précède 1870 (Bergeron 1991).

## CHAPITRE I

### EFFETS DE L'INSULARITE ET DES REGIMES DES FEUX SUR LA VARIABILITE ET LA STRUCTURE GENETIQUES DE POPULATIONS DE PIN GRIS (*Pinus banksiana* Lamb.)<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Le manuscrit anglais synthétisé à partir de ce chapitre est en processus de révision au *Canadian Journal of Forest Research*: Gauthier, S., J.-P. Simon et Y. Bergeron. Genetic structure and variability in jack pine populations: Effects of insularity.

## 1. INTRODUCTION

L'une des questions majeures actuellement en génécologie concerne la distribution de la variabilité génétique à l'intérieur ainsi qu'entre les populations d'une espèce. Les études tentent de déterminer comment la variabilité est répartie et structurée au sein des populations et entre les populations (Knowles 1984). Plusieurs études ont révélé que les populations de conifères ont un polymorphisme alloenzymatique élevé comparativement à d'autres groupes d'espèces végétales (Hamrick et al. 1979, 1981; Mitton 1983; Hamrick et Godt 1989). Le potentiel pour la dispersion du pollen par le vent sur de longues distances et le manque de discontinuité dans les grandes populations chez les conifères, sont souvent invoqués pour expliquer le faible degré de différenciation entre les sous-populations (Hamrick et al. 1979, 1981; Mitton 1983; Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). Les résultats de plusieurs études indiquent toutefois que, chez les plantes, de grandes populations sont structurées en sous-populations et ce, à différents degrés (Jain et Bradshaw 1966; Schaal et Smith 1980; Linhart et al. 1981; Knowles 1984; Plessas et Strauss 1986). Cette sous-structuration peut résulter d'un flux génique restreint si un certain degré d'isolation existe, de différences dans les pressions sélectives, engendrées par l'hétérogénéité de l'environnement, ou encore d'événements purement aléatoires telle la dérive génétique. Au sein même des populations, une mosaïque dans la distribution des génotypes peut être observée (Linhart et al. 1981; Knowles 1984; Perry et Knowles 1991; Xie et Knowles 1991). Ce type de sous-structure peut être imposé par les différences de pressions sélectives dues aux variations de conditions dans les microsites. De plus, les individus peuvent avoir tendance à se croiser avec les quelques arbres de leur voisinage, formant alors de petites unités de croisement, et à disperser la majorité de leurs graines dans une zone relativement restreinte ce qui peut résulter en une sous-structure familiale en semi-fratrie (Bradshaw 1972; Levin et Kerster 1974; Endler 1977; Linhart et al. 1981).

Dans la présente étude, la structure et la variabilité génétiques de populations de pin gris (*Pinus banksiana*) sont analysées à l'aide de marqueurs isoenzymatiques. Le pin gris est une espèce sérotineuse de la forêt boréale qui a une vaste aire de répartition sur le continent nord-américain. Récemment, quelques études portant sur la structure génétique des populations de l'espèce ont montré que seulement 2-6% de la variabilité observée avec ce type de marqueurs était attribuable à des différences entre les populations (Dancik et Yeh 1983; Danzmann et Buchert 1983; Knowles 1985; Ross et Hawkins 1986; Misenti et DeHayes 1988). De plus, Govindaraju (1988) a calculé que chez cette espèce, le flux génique était élevé ( $Nm = 4,3$ ).

A priori, on s'attend à ce que des populations insulaires montrent un degré de différenciation entre populations plus élevé et moins de variabilité génétique intra-population que des populations terrestres tel que suggéré par le modèle insulaire de Wright (1932). Les prédictions de ce modèle, lorsque testées pour des îles océaniques se sont avérées exactes (Inoue et Kawahara 1990; Husband et Barrett 1991). Un flux génique restreint, inférieur à 1 migrant par génération ( $Nm < 1$ ; Slatkin 1985) entre des populations isolées, en augmentant les possibilités de croisements apparentés, tout en intensifiant les effets stochastiques de la dérive génétique, par les effets fondateurs ou le faible effectif des populations sur plusieurs générations, peut conduire à une réduction de la variabilité intra-population et à leur différenciation. Ces effets sont particulièrement susceptibles d'être marqués lorsque les populations sont suffisamment éloignées pour engendrer une isolation reproductive comme dans le cas d'îles océaniques. A une échelle régionale, toutefois, le flux génique est probablement suffisant pour empêcher la fixation allélique due à la dérive génétique. Cependant, comme Wright (1978a) le mentionne, même avec un flux génique de  $Nm > 1$ , ce qui apparaît être le cas pour la majorité des conifères (Govindaraju 1988), des variations dans les fréquences alléliques d'un endroit à un autre, due à la dérive, peuvent subsister bien que cet effet stochastique ne conduise pas à la quasi fixation des allèles.

A une échelle régionale, les îles du lac Duparquet offrent non seulement la possibilité d'étudier l'effet de l'insularité sur la variabilité et la structure génétiques de populations de pins gris,

mais également celui de deux régimes des feux distincts. Ces îles sont affectées d'un régime des feux complexe avec une grande occurrence de feux dont l'intensité varie tandis que les populations terrestres adjacentes sont affectées d'un régime typique de la forêt boréale (Bergeron 1991). Les pressions sélectives différentes et la structure démographique des populations engendrées par les régimes des feux différents peuvent affecter la variabilité et la structure génétiques des populations (Keeley 1981; Mitton 1983; Jelinski et Hutchison 1988). Les possibilités d'échange génique entre les populations pourraient être plus grandes dans l'unité de paysage terrestre que sur les îles puisque, suite à un feu léthal, les populations de pins gris sont relativement contiguës, constituant alors une grande population de plusieurs centaines d'hectares. Cependant, dans l'unité de paysage insulaire où les populations sont, à l'échelle régionale, plus isolées, l'échange génique pourrait être plus faible. De plus, le nombre d'individus reproducteurs est parfois faible sur les îles, soit moins d'une quarantaine d'individus. Finalement, la taille effective des populations insulaires pourrait être réduite comparativement à celle des populations terrestres. En effet, le régime des feux particulier du lac engendre une structure d'âge des populations où les générations ne sont pas discrètes (Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Le fait que des générations successives se côtoient sur le même site, peut réduire la taille effective des populations puisque la descendance a la possibilité de se croiser avec la génération parentale (Futuyma 1986). Tous ces facteurs pourraient tendre à augmenter la différenciation entre les populations insulaires comparativement à celles de la terre ferme adjacente.

Nous avons donc choisi de déterminer la structure génétique de quatre populations de pins gris, deux dans chacune des unités de paysage à l'aide de marqueurs isoenzymatiques. L'utilisation efficace et adéquate de la méthode électrophorétique requiert d'abord des connaissances sur l'héritabilité du polymorphisme protéique détecté par électrophorèse. Certains travaux ont déjà établi les rapports de ségrégation et l'héritabilité de différents systèmes enzymatiques chez le pin gris (Tobolski 1979; Cheliak et al. 1984). Cependant, puisque la technique électrophorétique utilisée diffère de celles employées par les autres chercheurs, un objectif de ce chapitre est de déterminer si

le rapport de ségrégation allélique chez les hétérozygotes est conforme au rapport attendu de 1:1 (ségrégation mendélienne) pour un locus d'un tissu haploïde. L'objectif principal est d'analyser l'organisation de la variabilité génétique à l'intérieur et entre les populations de même qu'entre les unités de paysage. Nous tenterons de déterminer si le morcellement plus important du paysage de l'unité insulaire engendre une plus grande différenciation entre les populations que celle observée entre des populations terrestres, sous l'effet de facteurs stochastiques ou sélectifs.

## **2. MATERIEL ET METHODES**

### **2.1. Echantillonnage**

Quatre populations, deux par unité de paysage, toutes situées sur des sites xériques, ont été sélectionnées dans le but d'analyser leur structure génétique (figure 1; populations 2, 6, 11 et 19). Ces populations ont été choisies pour leur accessibilité et de manière à obtenir des populations d'âge comparable dans chacune des unités de paysage. Des cônes fermés ont été récoltés sur environ 25-30 individus au sein de chaque population pour les analyses électrophorétiques. Chaque individu a été identifié et l'âge, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et la hauteur ont été mesurés. L'histoire des feux de chacune des populations a été reconstituée (Archambault 1990; Gagnon 1990; Bergeron 1991; Dansereau 1991). Les deux populations insulaires ont subi plus de deux feux d'intensité variable et sont composées d'un faible nombre d'individus comparativement à celles de la terre ferme (tableau I). De plus, la proportion d'individus porteurs de cônes est plus faible dans les populations insulaires. L'île abritant la population 6 occupe une surface d'environ 8600 m<sup>2</sup> alors que celle de la population 19 en occupe une de 2800 m<sup>2</sup>. Les deux populations terrestres sont situées à une dizaine de kilomètres à l'ouest du lac Duparquet (figure 1). La population 2 fait partie de la grande population de pin gris issue du feu de 1923 qui couvre plusieurs centaines d'hectares. La population 11 est une population résiduelle du grand feu intense de 1760 (tableau I).

### **2.2. Analyses électrophorétiques**

Les cônes ont été soumis à une température de 70° C pendant deux heures afin d'en récolter les graines. Ces dernières ont été mises à germer dans de l'eau déionisée, à l'obscurité pendant 24 heures, afin de faciliter la séparation de l'embryon du mégagamétophyte (portion haploïde de la graine). Ce dernier, détaché de l'embryon, était broyé dans la solution d'extraction de Feret (1971) à laquelle 10 µl de NADP était ajouté (2 mg/ml). Onze systèmes enzymatiques ont été analysés sur des plaques de cellulose d'acétate

Figure 1. Carte de localisation du territoire et des quatre populations de pin gris étudiées.

Légende:       populations analysées dans ce chapitre.

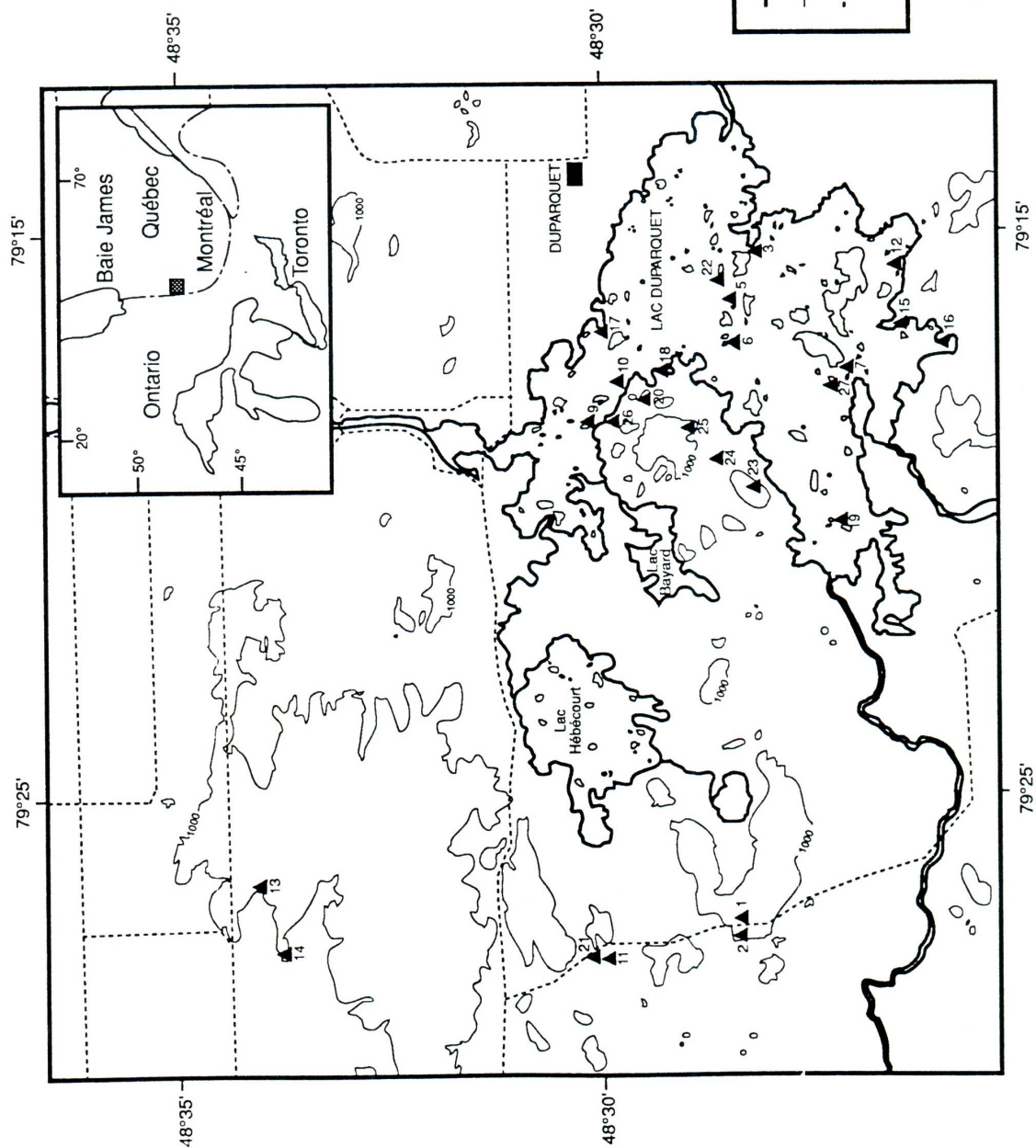


Tableau I. Caractéristiques des quatre populations de pin gris étudiées.

| Station           | Nombre d'arbres analysés | Taille de la pop | Proportion d'individus porteurs de cônes | Age moyen min.- max.) | Densité de végétation/ha | Années de feu                                                 |
|-------------------|--------------------------|------------------|------------------------------------------|-----------------------|--------------------------|---------------------------------------------------------------|
| <b>Terrestres</b> |                          |                  |                                          |                       |                          |                                                               |
| 2                 | 30                       | >200             | 0,77                                     | 58<br>(39-62)         | 1067                     | F 1923                                                        |
| 11                | 26                       | >100             | 0,72                                     | 126<br>(10-223)       | 547                      | F 1760                                                        |
| <b>Insulaires</b> |                          |                  |                                          |                       |                          |                                                               |
| 19                | 26                       | 47               | 0,70                                     | 62<br>(39-86)         | 1470                     | f 1795,<br>f 1825,<br>f 1862,<br>f 1905,<br>f 1930,<br>f 1949 |
| 6                 | 30                       | 100              | 0,65                                     | 95<br>(18-216)        | 868                      | f 1847<br>f 1875                                              |

<sup>1</sup>F: feu létal; f: feu non létal.

en utilisant les recettes de colorants et de tampons décrites par Hebert et Beaton (1989): aconitase (ACO, E.C. 4.2.1.3), aldéhyde kinase (AK, E.C. 2.7.4.3), glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6P, E.C. 1.1.1.49), glutamo-oxaloacétate transférase (GOT, E.C. 2.6.1.2), glycérol-3-phosphate déshydrogénase (GDH, E.C. 1.1.99.5), isocitrate déshydrogénase (IDH, E.C. 1.1.1.42), malate déshydrogénase (MDH, E.C. 1.1.1.37), enzyme malique (ME, E.C. 1.1.1.40), phosphoglucomutase (PGM, E.C. 2.7.5.1), phosphoglucose isomérase (PGI, E.C. 5.3.1.9), et 6-phosphogluconate déshydrogénase (6PG, E.C. 1.1.1.44). Pendant la migration des protéines, les plaques étaient soumises à un courant de 200 V et 2 mA pendant 15 à 30 minutes selon le système enzymatique. Les onze systèmes utilisés nous ont permis d'observer 22 bandes associées à des loci. Pour définir le génotype de chaque individu, nous avons utilisé 8 mégagamétophytes, à raison de 4 par plaques. La probabilité de manquer un allèle pour un hétérozygote est de  $0,5^{n-1}$ , où  $n$  est le nombre de mégagamétophytes utilisé ( $p = 0,0078$ ). Les divers loci d'un système enzymatique sont numérotés en ordre croissant à partir de celui qui a la migration la plus anodale. Les allèles *a* sont les allèles les plus fréquents. Les allèles *b* ont une migration plus rapide vers l'anode et les allèles *c* sont encore plus rapides. Les allèles *d* ont une migration plus lente que l'allèle *a* et finalement les allèles *e* sont des allèles nuls.

## 2.3. Analyses statistiques

### 2.3.1. Ségrégation

Dans un premier temps, il s'avère important de vérifier si la ségrégation allélique des loci est mendélienne. La ségrégation alloenzymatique devrait respecter le rapport de 1:1 chez les hétérozygotes, pour des tissus haploïdes. Des tests de khi-carré de Wilks ( $G^2$ ) ont été utilisés pour tester l'homogénéité des rapports de ségrégation entre les individus ( $G^2h$ ), de même que pour tester la persistance d'un rapport mendélien après le regroupement des individus de même génotype ( $G^2g$ ; Sokal et Rohlf 1981). Pour la plupart des loci étudiés, nous avons testé les rapports de ségrégation avec les individus qui avaient été analysés sur plus de 10 mégagamétophytes, d'une part, et avec tous les individus, d'autre part.

### 2.3.2. Variabilité et structure génétiques

La détermination des génotypes aux 22 loci observés a permis le calcul de cinq paramètres de variabilité génétique: le nombre moyen d'allèles par locus (A), le nombre effectif moyen d'allèles par locus (AE), le pourcentage de loci polymorphes (P) ainsi que les taux moyens d'hétérozygotie observée ( $H_o$ ) et espérée ( $H_e$ ). Des tests de khi-carré de Wilks ( $G^2$ ), de Mann-Withney (M-W), de Kruskal-Wallis (K-W) ont été calculés pour la comparaison de ces paramètres entre les populations. Les fréquences alléliques des populations ont été comparées avec des tests de khi-carré (Workman et Niswander 1970). La proportion d'hétérozygotes observée par population, mesurée directement sur les individus, a été comparée à celle espérée selon l'équilibre de Hardy-Weinberg en utilisant l'équation corrigée pour les petits échantillons (Levene 1949) avec un test de khi-carré. Pour ces tests, lorsqu'un locus possédait 3 allèles ou plus, les génotypes ont été regroupés en 3 classes: 1) les homozygotes pour l'allèle le plus fréquent, 2) les hétérozygotes ayant l'allèle le plus fréquent, et 3) finalement tous les autres individus.

Les statistiques de F (*F-statistics*; Wright 1965, 1978b; Nei 1977) touchant l'analyse de la structure génétique, ont été calculées de la façon suivante:

#### 1) L'indice de fixation des sous-populations

$$F_{is} = 1 - (h_{obs}/h_{esp})$$

où  $h_{obs}$  = taux d'hétérozygotie observée dans la sous-population pour le locus considéré

et

$h_{esp}$  = taux d'hétérozygotie espérée dans la sous-population pour ce même locus.

La même équation est utilisée pour calculer le  $F_{is}$  moyen à plusieurs loci en utilisant cependant les taux moyens d'hétérozygotie observée et espérée. Ces statistiques quantifient les écarts entre l'hétérozygotie observée et celle attendue selon l'équilibre de Hardy-Weinberg, écarts qui découlent du type d'organisation reproductive au sein de la sous-population (Nei 1977). Une valeur positive indique un excès d'homozygotes, une valeur négative, un excès d'hétérozygotes.

$$2) F_{st} = \sigma_p^2 / pq$$

où  $\sigma_p^2$  est la variance de la fréquence de l'allèle dans les sous-populations

et  $p$  et  $q$  sont les moyennes arithmétiques des fréquences alléliques dans les sous-populations.

Ce calcul ne s'applique cependant qu'au cas où il n'y a que 2 allèles par locus. Nei (1977) a montré que la valeur de  $F_{st}$  peut être estimée à partir des taux d'hétérozygotie, pour les loci multialléliques:

$$F_{st} = (h_{e(t)} - h_{e(s)}) / h_{e(t)}$$

où  $h_{e(t)}$  = l'hétérozygotie espérée dans la population totale à un locus

et

$h_{e(s)}$  = la moyenne de l'hétérozygotie espérée des sous-populations à ce locus.

La même formule s'applique pour calculer le  $F_{st}$  moyen en utilisant les taux moyens d'hétérozygotie de tous les loci. La valeur de  $F_{st}$  représente la fraction d'écart au régime panmictique qui est due à la subdivision de la population totale en sous-populations. Il représente donc un indice du degré de différenciation entre les sous-populations.

3) L'indice de fixation de la population totale

$$F_{it} = 1 - (h_{obs(t)} / h_{esp(t)})$$

où  $h_{obs}(t)$  = taux d'hétérozygotie observée de la population totale pour le locus considéré

et

$h_{esp}(t)$  = taux d'hétérozygotie espérée de la population totale pour ce locus.

Le  $F_{it}$  moyen se calcule de la même manière mais en utilisant les taux moyens d'hétérozygotie. Ce paramètre mesure l'écart observé à la panmixie qui est dû aussi bien à la structuration en sous-populations qu'au manque de panmixie à l'intérieur même de chaque sous-population.

La relation suivante lie ces trois statistiques:

$$4) (1 - F_{it}) = (1 - F_{is}) (1 - F_{st}).$$

Lorsque l'on calcule ces statistiques, il faut définir quelles unités spatiales constituent la population et les sous-populations. Nous avons considéré les trois modèles suivants: 1) la population globale est constituée des quatre sous-populations, 2) chacune des unités de paysage constitue la population globale, avec ses deux sous-populations et 3) les deux populations de chaque unité de paysage sont réunies pour constituer une seule sous-population. L'indice de distance génétique de Nei (1978), corrigé pour les échantillons de petite taille, a été calculé pour chacune des paires de populations. Ces distances furent comparées aux distances géographiques réelles entre les populations à l'aide d'un test de Mantel par permutation sur le logiciel R (disponible au laboratoire de P. Legendre, Université de Montréal). Les statistiques génétiques ont été calculées avec le logiciel BIOSYS-I (Swofford et Selander 1981) tandis que les statistiques de rang l'ont été avec SPSS (Nie et al. 1975).

### 3. RESULTATS

#### 3.1. Ségrégation

##### Aconitase (ACO)

Deux loci ont été observés pour l'aconitase. Les études effectuées sur le pin gris et sur d'autres conifères n'en rapportent toutefois qu'un seul (Guries et Ledig 1978; Dancik et Yeh 1983; Cheliak et al. 1985; Ross et Hawkins 1986; Plessas et Strauss 1986; Hawley et al. 1988). Ces deux loci possèdent chacun trois allèles, mais aucun individu ayant le phénotype *bd* n'a été rencontré. Les rapports de ségrégation des allèles ne diffèrent pas du rapport 1:1, pour les deux types d'hétérozygotes aux 2 loci (tableau II).

##### Aldéhyde kinase (AK)

Trois loci ont été décelés pour ce système enzymatique. A notre connaissance, aucune étude isoenzymatique n'a utilisé ce système pour des conifères. Un des loci, qui avait une migration vers la cathode, s'est révélé inconstant et difficile à analyser. Par conséquent, seulement deux loci seront considérés pour ce système. Un seul alloenzyme fut détecté au locus *Ak1* tandis que trois formes ont été observées au locus *Ak2*. Les rapports observés ne diffèrent pas du rapport 1:1 (tableau II).

##### Glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6P).

Deux loci polymorphes différents ont été trouvés pour cet enzyme. Cheliak et al. (1985) mentionnent deux loci pour ce système, bien que le deuxième n'apparaisse qu'après quelques jours de germination des graines. Deux alloenzymes ont été observés au locus *G6p1* et les rapports de ségrégation sont significativement différents de 1:1 pour les deux types d'hétérozygotes (tableau II). Dans les deux cas, un excès significatif de l'allèle *a* est observé. Cependant, si l'on teste le rapport de ségrégation avec les individus analysés sur plus de 10 mégagamétophytes, le rapport 1:1 est respecté pour les hétérozygotes *ab* tandis qu'on observe un excès

Tableau II. Rapports de ségrégation des alloenzymes observés pour tous les pins gris hétérozygotes groupés, et pour ceux analysés avec 10 mégagamétophytes et plus.

| Locus          | Nbre<br>d'arbres | Complet |     |                       |                | 10 mégagamétophytes ou plus |         |     |                       |                |
|----------------|------------------|---------|-----|-----------------------|----------------|-----------------------------|---------|-----|-----------------------|----------------|
|                |                  | Allèles |     | Groupés Hétérogénéité |                | Nbre<br>d'arbres            | Allèles |     | Groupés Hétérogénéité |                |
|                |                  | 1       | 2   | G <sup>2</sup>        | G <sup>2</sup> |                             | 1       | 2   | G <sup>2</sup>        | G <sup>2</sup> |
| <i>Aco1a-b</i> | 25               | 119     | 104 | 1,01                  | 27,80          | 2                           | 23      | 17  | 0,90                  | 2,02           |
| <i>Aco1a-d</i> | 35               | 161     | 137 | 1,93                  | 30,83          | 5                           | 37      | 29  | 0,97                  | 4,46           |
| <i>Aco2a-b</i> | 9                | 42      | 28  | 2,80                  | 1,62           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Aco2a-d</i> | 5                | 22      | 22  | 0,00                  | 3,33           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Ak2a-b</i>  | 48               | 267     | 226 | 3,41                  | 44,68          | 12                          | 109     | 96  | 0,82                  | 10,27          |
| <i>Ak2a-d</i>  | 10               | 52      | 60  | 0,57                  | 15,09          | 6                           | 38      | 46  | 0,76                  | 7,41           |
| <i>G6p1a-b</i> | 42               | 254     | 193 | 8,32                  | 29,25          | 17                          | 138     | 109 | 3,41                  | 12,17          |
| <i>G6p1a-d</i> | 21               | 160     | 92  | 18,35                 | 13,90          | 13                          | 122     | 66  | 16,68***              | 11,57          |
| <i>G6p2a-b</i> | 34               | 213     | 154 | 9,49                  | 20,07          | 14                          | 128     | 80  | 11,08***              | 6,84           |
| <i>G6p2a-d</i> | 14               | 68      | 53  | 1,86                  | 9,13           | 2                           | 15      | 12  | 0,33                  | 0,49           |
| <i>Got1a-b</i> | 2                | 12      | 10  | 0,18                  | 0,32           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Got3a-b</i> | 24               | 136     | 110 | 2,75                  | 22,50          | 8                           | 70      | 52  | 2,66                  | 9,75           |
| <i>Got3a-d</i> | 32               | 177     | 142 | 3,84                  | 16,86          | 7                           | 65      | 55  | 0,83                  | 5,73           |
| <i>Idh1a-b</i> | 40               | 233     | 166 | 11,25                 | 36,86          | 11                          | 90      | 78  | 0,86                  | 12,11          |
| <i>Mdh2a-b</i> | 43               | 223     | 187 | 3,16                  | 22,94          | 10                          | 77      | 70  | 0,33                  | 8,98           |
| <i>Me1a-b</i>  | 8                | 47      | 33  | 2,45                  | 7,80           | 2                           | 21      | 11  | 3,13                  | 0,13           |
| <i>Me2a-b</i>  | 11               | 59      | 43  | 2,51                  | 5,12           | 4                           | 28      | 19  | 1,72                  | 0,76           |
| <i>Me2a-d</i>  | 37               | 163     | 140 | 1,75                  | 44,44          | 5                           | 44      | 31  | 2,25                  | 4,26           |
| <i>Pgm1a-b</i> | 1                | 4       | 8   | 1,33                  | —              |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgm1a-d</i> | 1                | 4       | 4   | 0,00                  | —              |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgm2a-b</i> | 12               | 55      | 44  | 1,22                  | 9,42           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgm2a-d</i> | 22               | 96      | 81  | 1,27                  | 19,66          | 2                           | 11      | 11  | 0,00                  | 0,00           |
| <i>Pgi1a-b</i> | 12               | 57      | 42  | 2,27                  | 1,37           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgi1a-d</i> | 2                | 10      | 5   | 1,67                  | 0,12           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgi2a-b</i> | 9                | 43      | 32  | 1,61                  | 4,65           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgi2a-d</i> | 14               | 62      | 50  | 1,29                  | 9,05           |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgi2a-e</i> | 9                | 43      | 36  | 0,62                  | 23,52**        |                             |         |     |                       |                |
| <i>Pgi3a-b</i> | 35               | 207     | 167 | 4,28                  | 15,39          | 14                          | 115     | 97  | 1,53                  | 9,14           |
| <i>Pgi3a-d</i> | 56               | 294     | 262 | 1,84                  | 40,17          | 14                          | 122     | 104 | 1,43                  | 8,08           |
| <i>6Pg1a-b</i> | 26               | 139     | 101 | 6,02                  | 0,48           | 3                           | 36      | 27  | 1,29                  | 1,38           |
| <i>6Pg1a-d</i> | 2                | 11      | 5   | 2,25                  | 0,25           |                             |         |     |                       |                |
| <i>6Pg2a-b</i> | 12               | 59      | 40  | 3,65                  | 13,97          | 12                          | 59      | 40  | 3,65                  | 13,97          |
| <i>6Pg2a-d</i> | 29               | 141     | 123 | 1,23                  | 16,89          | 18                          | 46      | 50  | 0,17                  | 18,06          |
| <i>6Pg2a-e</i> | 54               | 247     | 237 | 0,21                  | 63,54          | 8                           | 53      | 63  | 0,86                  | 6,89           |
| <i>6Pg2d-e</i> | 2                | 11      | 12  | 0,04                  | 3,62           |                             |         |     |                       |                |

<sup>1</sup>. \*: 0,05 ≥ p > 0,01 ; \*\* 0,01 ≥ p > 0,001; \*\*\* p ≤ 0,001.

de l'allèle a chez les hétérozygotes *ad* (tableau II). Le locus *G6p2* possède 3 alloenzymes. On observe un excès significatif de l'allèle a chez les hétérozygotes *ab* et *ce*, autant pour tous les individus que pour ceux analysés sur plus de 10 mégagamétophytes. Pour les génotypes hétérozygotes *ad*, la ségrégation ne diffère pas du rapport mendélien (tableau II).

#### Glucose-oxaloacétate transférase (GOT)

Trois loci ont été trouvés pour la GOT dont un avait une migration cathodale. Ross et Hawkins (1986) de même que Dancik et Yeh (1983) ne rapportent que 2 loci. Tobolski (1979) mentionne que le locus le moins anodal avait une triple bande, avec une bande qui migrerait vers la cathode. A l'occasion, une bande cathodale, intermédiaire à la *Got3* et la *Got2*, montrant les mêmes variations que la *Got3*, a été observée. Govindaraju et Dancik (1986; 1987) rapportent 3 loci chez le pin gris et Eckert et al. (1981) ainsi que El-Kassaby et al. (1987) en ont également rencontré trois chez d'autres conifères. Deux individus seulement étaient hétérozygotes au locus *Got1* et le rapport de ségrégation allélique est de 1:1 (tableau II). Le locus *Got2* s'est révélé monomorphe. Le locus cathodal (*Got3*) montre 3 alloenzymes. Les rapports de ségrégation ne diffèrent pas de 1:1 pour les deux types d'hétérozygotes (tableau II).

#### Glycérol-3-Phosphate déshydrogénase (GDH)

Un locus invariable a été observé pour la GDH.

#### Isocitrate déshydrogénase (IDH)

Le locus observé pour cet enzyme montre deux formes alloenzymatiques. Chez plusieurs conifères, dont le pin gris, on rapporte que l'enzyme possède un locus (Eckert et al. 1981; Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; El-Kassaby et al. 1987; Hawley et al. 1988). Un rapport de ségrégation mendélien a été observé chez les hétérozygotes analysés pour plus de 10 mégagamétophytes tandis que pour tous les individus regroupés, on observe un excès significatif de l'allèle a (tableau II).

### Malate déshydrogénase (MDH)

Quatre bandes associées à des loci ont été rencontrées, tel qu'observé par Dancik et Yeh (1983) pour ce système. Chez les conifères, on considère que le système comporte 3 ou 4 loci (Perry et Knowles 1989). Le chevauchement des loci *Mdh3* et *Mdh4* ayant rendu leur interprétation incertaine, ils ont été exclus de l'analyse. Le locus *MDH1* était monomorphe. Le locus *Mdh2* possédait 3 alloenzymes et le rapport de ségrégation entre les allèles ne diffère pas du rapport 1:1 pour les deux types d'hétérozygotes rencontrés (tableau II).

### Enzyme malique (ME)

Deux loci ont été observés pour l'enzyme malique tandis que l'on n'en rapporte qu'un seul dans quelques autres études effectuées chez le pin gris (Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; Hawley et al. 1988). Perry et Knowles (1989) mentionnent toutefois que le système est sous contrôle d'un ou 2 loci chez les conifères. Deux formes alloenzymatiques ont été rencontrées au locus *Me1*. Les rapports de ségrégation sont mendéliens (tableau II). Nous avons observé 3 alloenzymes différents au locus *Me2* et les rapports de ségrégation ne diffèrent pas de 1:1 (tableau II).

### Phosphoglucomutase (PGM)

La PGM montrait 2 loci, contrairement aux résultats de Hawley et al. (1988), Dancik et Yeh (1983) ainsi que de Ross et Hawkins (1986) qui n'en ont observé qu'un. Toutefois, El-Kassaby et al. (1987), Guries et Ledig (1978) ainsi qu'Eckert et al. (1981) ont observé deux loci chez d'autres conifères. La ségrégation s'effectue de façon mendélienne pour les deux types d'hétérozygotes rencontrés pour le locus *Pgm1* (tableau II). Le locus *Pgm2* a montré 3 alloenzymes. Il n'y a pas de différence entre les rapports observés et les rapports mendéliens et ce, pour les deux types d'hétérozygotes (tableau II).

### Phosphoglucose isomérase (PGI)

Trois loci polymorphes ont été trouvés pour cet enzyme. Plusieurs études effectuées sur le pin gris de même que chez d'autres espèces de pins ne rapportent que 2 loci (Guries et Ledig 1978; Eckert et al. 1981; Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; Hawley et al. 1988). Trois alloenzymes ont été observés pour les loci *Pgi1* et *Pgi3* tandis qu'on trouve 4 formes pour la *Pgi2*, dont un allèle nul. Les rapports alléliques observés pour la *Pgi1* suivent les lois de Mendel (tableau II). On observe une hétérogénéité significative dans les rapports de ségrégation entre les individus de génotype *ae* au locus *Pgi2*; certains individus ont un excès d'allèles *a* et un arbre affiche un excès de l'allèle *e*. Les rapports de ségrégation pour les génotypes *ab* ou *ad* à ce locus sont mendéliens. Le locus *Pgi3* montre des rapports mendéliens pour les hétérozygotes *ad* (tableau II). Chez les hétérozygotes *ab*, on observe un léger excès de l'allèle *a* lorsque l'on regroupe tous les individus. Cependant, lorsque seuls les individus analysés pour plus de 10 mégagamétophytes sont considérés, le rapport de ségrégation est conforme au rapport de 1:1.

#### 6-Phosphogluconate déshydrogénase (6PG)

Deux loci ont été rencontrés pour cet enzyme. De façon générale, c'est ce qu'on observe autant chez le pin gris que chez d'autres conifères (Dancik et Yeh 1983; Cheliak et Pitel 1984; Ross et Hawkins 1986; Hawley et al. 1988; Perry et Knowles 1989). Trois alloenzymes ont été observés au locus *6Pg1*. Le rapport de ségrégation entre l'allèle *a* et l'allèle *b* est légèrement différent du rapport mendélien (tableau II). Par contre, lorsque seuls les individus analysés pour plus de 10 mégagamétophytes sont groupés, l'excès de l'allèle *a* n'est pas significatif. La ségrégation entre les allèles *a* et *d* est mendélienne (tableau II). Le locus *6Pg2* est, avec la *Pgi2*, celui qui montre le plus de formes différentes avec 4 alloenzymes dont un nul. Quatre génotypes hétérozygotes ont été rencontrés et tous les rapports de ségrégation sont mendéliens (tableau II).

### 3.2. Structure d'âge

Les structures d'âge des quatre populations sont présentées à la figure 2. La population 2 a une structure équiennne, montrant que seulement un faible nombre d'individus ont réussi à s'établir en absence de feu. La majorité des individus de la population 11 se sont également établis dans

les quelques années suivant le feu de 1760. Toutefois, cette population affiche davantage de régénération en absence de feu que la population 2. Dans les deux populations terrestres, aucun individu n'a survécu aux épisodes de feux, contrairement à certains arbres des populations insulaires (figure 2; tableau I). Les deux populations insulaires ont des structures d'âge inéquiennes montrant que la régénération entre des feux y est plus efficace que sur la terre ferme (figure 2).

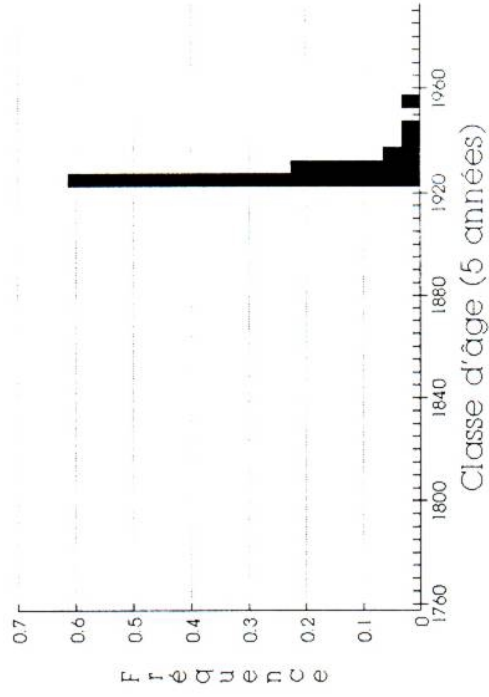
### 3.3. Fréquences alléliques et variabilité des populations

Les loci *Ak1*, *Got2*, *Gdh1* et *Mdh1* se sont avérés monomorphes (tableau III). Puisque les allèles les plus communs de la *Got1* et de la *Pgm1* possèdent une fréquence supérieure à 0,95 dans chacune des populations, ces loci sont également considérés monomorphes afin de faciliter la comparaison avec d'autres études sur le pin gris. Les loci polymorphes montrent généralement des fréquences alléliques très inéquitables, un des allèles affichant une fréquence élevée (fréquence > 0,700). La population 2 a un allèle en moins aux loci *Aco2* et *Ak2* tandis qu'elle est la seule à avoir l'allèle *d* au locus *Pgm1* (tableau III). La population 11 a un allèle en moins au locus *Me1* et au locus *6Pg2*. La population 6 possède des allèles qui lui sont uniques aux loci *Mdh2*, *Pgm1*, *Pgi2* tandis que le locus *6Pg1* a un allèle en moins. Finalement, la population 19 possède des allèles qui lui sont uniques aux loci *Pgi1* et *6Pg1*. Au locus *Got1*, une forme alloenzymatique que l'on observe à des fréquences relativement

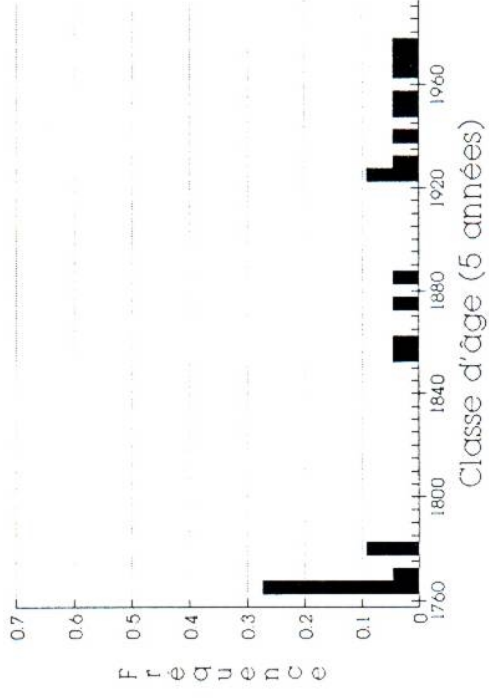
Figure 2. Structures d'âge des deux populations terrestres et des deux populations insulaires.

Population 2

Terre ferme

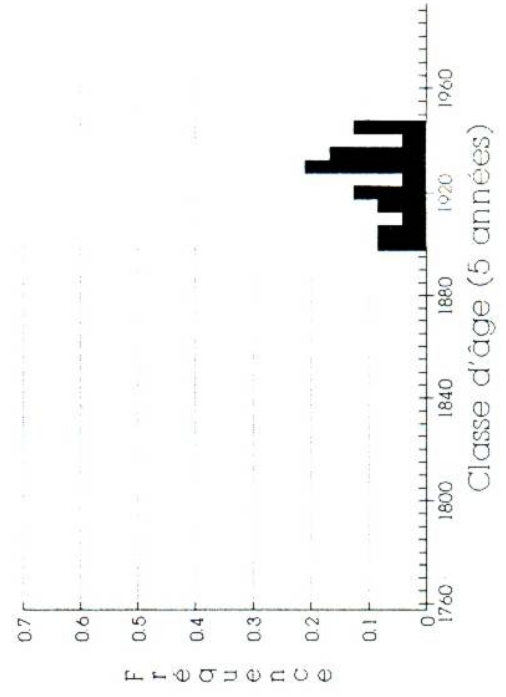


Population 11



Population 19

Lac Duparquet



Population 6

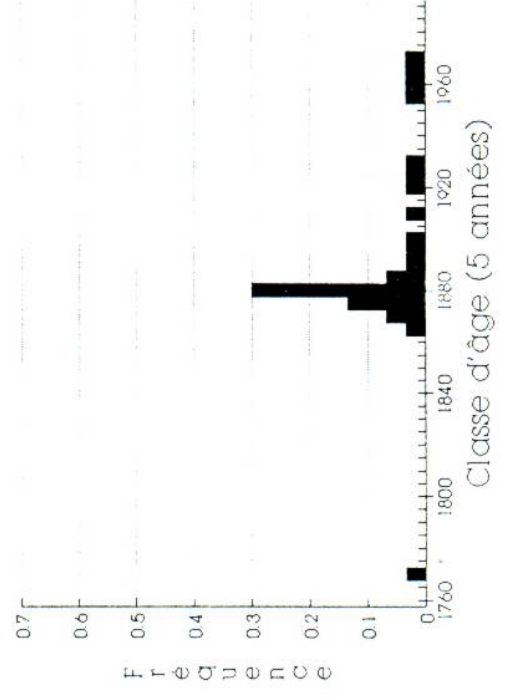


Tableau III. Fréquences alléliques et nombre effectif d'allèles par population et par unité de paysage.

|             | Population |       |       |       | Unité de paysage |       |
|-------------|------------|-------|-------|-------|------------------|-------|
|             |            |       |       |       |                  |       |
| <i>Aco1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 26         | 24    | 32    | 23    | 50               | 55    |
| <i>a</i>    | 0,846      | 0,854 | 0,828 | 0,913 | 0,850            | 0,864 |
| <i>b</i>    | 0,019      | 0,104 | 0,031 | 0,043 | 0,060            | 0,036 |
| <i>d</i>    | 0,135      | 0,042 | 0,141 | 0,043 | 0,090            | 0,100 |
| ne          | 1,362      | 1,348 | 1,414 | 1,195 | 1,362            | 1,321 |
| <i>Aco2</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 29         | 25    | 30    | 25    | 54               | 55    |
| <i>a</i>    | 0,914      | 0,920 | 0,950 | 0,960 | 0,917            | 0,955 |
| <i>b</i>    | 0,086      | 0,020 | 0,033 | 0,020 | 0,056            | 0,027 |
| <i>d</i>    | 0,000      | 0,060 | 0,017 | 0,020 | 0,028            | 0,018 |
| ne          | 1,118      | 1,176 | 1,106 | 1,085 | 1,185            | 1,096 |
| <i>Ak1</i>  |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 22         | 18    | 22    | 16    | 40               | 38    |
| <i>a</i>    | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| ne          | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| <i>Ak2</i>  |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| <i>a</i>    | 0,750      | 0,750 | 0,727 | 0,673 | 0,750            | 0,703 |
| <i>b</i>    | 0,250      | 0,154 | 0,182 | 0,308 | 0,205            | 0,237 |
| <i>d</i>    | 0,000      | 0,096 | 0,091 | 0,019 | 0,045            | 0,059 |
| ne          | 1,600      | 1,681 | 1,754 | 1,825 | 1,647            | 1,802 |
| <i>G6p1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| <i>a</i>    | 0,883      | 0,846 | 0,848 | 0,904 | 0,866            | 0,873 |
| <i>b</i>    | 0,100      | 0,135 | 0,136 | 0,058 | 0,116            | 0,102 |
| <i>d</i>    | 0,017      | 0,019 | 0,015 | 0,038 | 0,018            | 0,025 |
| ne          | 1,264      | 1,362 | 1,353 | 1,217 | 1,309            | 1,294 |
| <i>G6p2</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| <i>a</i>    | 0,817      | 0,923 | 0,924 | 0,846 | 0,866            | 0,890 |
| <i>b</i>    | 0,150      | 0,058 | 0,045 | 0,115 | 0,107            | 0,076 |
| <i>d</i>    | 0,033      | 0,019 | 0,030 | 0,038 | 0,027            | 0,034 |
| ne          | 1,447      | 1,168 | 1,167 | 1,368 | 1,312            | 1,252 |
| <i>Got1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| <i>a</i>    | 1,000      | 1,000 | 0,985 | 0,981 | 1,000            | 0,983 |
| <i>b</i>    | 0,000      | 0,000 | 0,015 | 0,019 | 0,000            | 0,017 |
| ne          | 1,000      | 1,000 | 1,031 | 1,040 | 1,000            | 1,034 |

Tableau III. (suite)

| Locus       | Population |       |       |       | Unité de paysage |       |
|-------------|------------|-------|-------|-------|------------------|-------|
|             | 2          | 11    | 6     | 19    | TF               | LD    |
| <i>Got2</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| a           | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| ne          | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| <i>Got3</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| a           | 0,933      | 0,846 | 0,848 | 0,923 | 0,893            | 0,881 |
| b           | 0,017      | 0,038 | 0,076 | 0,058 | 0,027            | 0,068 |
| d           | 0,050      | 0,115 | 0,076 | 0,019 | 0,080            | 0,051 |
| ne          | 1,144      | 1,368 | 1,368 | 1,168 | 1,244            | 1,276 |
| <i>Gdh1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 25         | 22    | 24    | 17    | 47               | 41    |
| a           | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| ne          | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| <i>Idh1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| a           | 0,750      | 0,788 | 0,848 | 0,942 | 0,768            | 0,890 |
| b           | 0,250      | 0,212 | 0,152 | 0,058 | 0,232            | 0,110 |
| ne          | 1,600      | 1,502 | 1,346 | 1,122 | 1,555            | 1,244 |
| <i>Mdh1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 25         | 22    | 24    | 21    | 47               | 45    |
| a           | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| ne          | 1,000      | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000            | 1,000 |
| <i>Mdh2</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 29         | 26    | 32    | 26    | 55               | 58    |
| a           | 0,776      | 0,827 | 0,750 | 0,865 | 0,800            | 0,802 |
| b           | 0,224      | 0,173 | 0,219 | 0,135 | 0,200            | 0,181 |
| c           | 0,000      | 0,000 | 0,031 | 0,000 | 0,000            | 0,017 |
| ne          | 1,534      | 1,401 | 1,637 | 1,304 | 1,471            | 1,479 |
| <i>Me1</i>  |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 24    | 56               | 57    |
| a           | 0,950      | 1,000 | 0,985 | 0,938 | 0,973            | 0,965 |
| b           | 0,050      | 0,000 | 0,015 | 0,063 | 0,027            | 0,035 |
| ne          | 1,105      | 1,000 | 1,031 | 1,133 | 1,055            | 1,073 |
| <i>Me2</i>  |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 29         | 24    | 32    | 22    | 53               | 54    |
| a           | 0,828      | 0,917 | 0,891 | 0,886 | 0,868            | 0,889 |
| b           | 0,017      | 0,042 | 0,016 | 0,045 | 0,028            | 0,028 |
| d           | 0,155      | 0,042 | 0,094 | 0,068 | 0,104            | 0,083 |
| ne          | 1,410      | 1,185 | 1,247 | 1,263 | 1,307            | 1,253 |

Tableau III. (suite)

| Locus       | Population |       |       |       | Unité de paysage |       |
|-------------|------------|-------|-------|-------|------------------|-------|
|             | 2          | 11    | 6     | 19    | TF               | LD    |
| <i>Pgm1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| a           | 0,983      | 1,000 | 0,985 | 1,000 | 0,991            | 0,992 |
| b           | 0,000      | 0,000 | 0,015 | 0,000 | 0,000            | 0,008 |
| d           | 0,017      | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,009            | 0,000 |
| ne          | 1,034      | 1,000 | 1,031 | 1,000 | 1,018            | 1,017 |
| <i>Pgm2</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 32    | 26    | 56               | 58    |
| a           | 0,950      | 0,962 | 0,953 | 0,865 | 0,955            | 0,914 |
| b           | 0,033      | 0,000 | 0,000 | 0,019 | 0,018            | 0,009 |
| d           | 0,017      | 0,038 | 0,047 | 0,115 | 0,027            | 0,078 |
| ne          | 1,106      | 1,080 | 1,098 | 1,311 | 1,094            | 1,189 |
| <i>Pgi1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| a           | 0,950      | 0,962 | 0,970 | 0,942 | 0,955            | 0,958 |
| b           | 0,050      | 0,038 | 0,030 | 0,038 | 0,045            | 0,034 |
| d           | 0,000      | 0,000 | 0,000 | 0,019 | 0,000            | 0,008 |
| ne          | 1,105      | 1,080 | 1,063 | 1,124 | 1,093            | 1,089 |
| <i>Pgi2</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 28         | 23    | 28    | 23    | 51               | 51    |
| a           | 0,982      | 0,891 | 0,929 | 0,957 | 0,941            | 0,941 |
| b           | 0,000      | 0,000 | 0,036 | 0,000 | 0,000            | 0,020 |
| d           | 0,000      | 0,022 | 0,018 | 0,022 | 0,010            | 0,020 |
| e           | 0,018      | 0,087 | 0,018 | 0,022 | 0,049            | 0,020 |
| ne          | 1,036      | 1,247 | 1,157 | 1,092 | 1,126            | 1,127 |
| <i>Pgi3</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 33    | 26    | 56               | 59    |
| a           | 0,783      | 0,788 | 0,833 | 0,827 | 0,786            | 0,831 |
| b           | 0,100      | 0,154 | 0,061 | 0,058 | 0,125            | 0,059 |
| d           | 0,117      | 0,058 | 0,106 | 0,115 | 0,089            | 0,110 |
| ne          | 1,570      | 1,541 | 1,410 | 1,429 | 1,560            | 1,418 |
| <i>6Pg1</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 32    | 25    | 56               | 57    |
| a           | 0,967      | 0,885 | 1,000 | 0,920 | 0,929            | 0,965 |
| b           | 0,033      | 0,115 | 0,000 | 0,040 | 0,071            | 0,018 |
| d           | 0,000      | 0,000 | 0,000 | 0,040 | 0,000            | 0,018 |
| ne          | 1,068      | 1,256 | 1,000 | 1,176 | 1,153            | 1,073 |
| <i>6Pg2</i> |            |       |       |       |                  |       |
| (N)         | 30         | 26    | 32    | 25    | 56               | 57    |
| a           | 0,717      | 0,885 | 0,781 | 0,760 | 0,795            | 0,772 |
| b           | 0,033      | 0,038 | 0,031 | 0,020 | 0,036            | 0,026 |
| d           | 0,117      | 0,077 | 0,063 | 0,040 | 0,098            | 0,053 |
| e           | 0,133      | 0,000 | 0,125 | 0,180 | 0,071            | 0,149 |
| ne          | 1,832      | 1,266 | 1,585 | 1,634 | 1,546            | 1,608 |

<sup>1</sup>. TF = unité terrestre; LD = unité insulaire; N = nombre d'arbres analysés; ne = Nombre effectif d'allèles.

Tableau IV. Paramètres estimés de la variabilité génétique des quatre populations de pin gris.

| Populations         | Effectif<br>moyen<br>par locus<br>N | No. moyen<br>d'allèles<br>par locus<br>A | No. effectif<br>moyen d'allèles<br>par locus<br>AE | Pourcentage<br>de loci<br>polymorphes <sup>1</sup><br>P | Hétérozygotie moyenne |                      |
|---------------------|-------------------------------------|------------------------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-----------------------|----------------------|
|                     |                                     |                                          |                                                    |                                                         | Observée              | Espérée <sup>2</sup> |
|                     |                                     |                                          |                                                    |                                                         | Ho                    | He                   |
| A) Population       |                                     |                                          |                                                    |                                                         |                       |                      |
| 2                   | 28,8<br>( 0,5) <sup>3</sup>         | 2,2<br>(0,2)                             | 1,202                                              | 63,6                                                    | 0,184<br>(0,038)      | 0,171<br>(0,033)     |
| 11                  | 24,9<br>( 0,4)                      | 2,1<br>(0,2)                             | 1,182                                              | 59,1<br>(0,033)                                         | 0,174<br>(0,029)      | 0,157                |
| 6                   | 31,0<br>( 0,7)                      | 2,4<br>(0,2)                             | 1,181                                              | 54,5                                                    | 0,162<br>(0,033)      | 0,156<br>(0,031)     |
| 19                  | 24,2<br>( 0,6)                      | 2,4<br>(0,2)                             | 1,174                                              | 63,6<br>(0,035)                                         | 0,165<br>(0,028)      | 0,151                |
| MOYENNE             | 27,2                                | 2,3                                      | 1,185                                              | 60,0                                                    | 0,171                 | 0,159                |
| B) Unité de paysage |                                     |                                          |                                                    |                                                         |                       |                      |
| Terrestre           | 53,7<br>( 0,9)                      | 2,3<br>(0,2)                             | 1,195                                              | 59,1                                                    | 0,180<br>(0,034)      | 0,165<br>(0,030)     |
| Insulaire           | 55,3<br>( 1,3)                      | 2,5<br>(0,2)                             | 1,181                                              | 54,5                                                    | 0,163<br>(0,032)      | 0,154<br>(0,028)     |
| MOYENNE             | 54,5                                | 2,4                                      | 1,188                                              | 56,8                                                    | 0,171                 | 0,159                |

<sup>1</sup>. Un locus est considéré comme polymorphe si l'allèle le plus commun a une fréquence  $\leq 0,95$ .

<sup>2</sup>. Estimé non-biaisé (Nei 1978)

<sup>3</sup>. Les écarts-types apparaissent entre parenthèses.

basses chez les populations insulaires, est absente des populations terrestres (tableau III).

En moyenne, on observe 2,27 alloenzymes par locus (A) et un nombre effectif moyen d'allèles de 1,185 (AE) (tableau IV). Il n'y a pas de différence significative entre les populations pour ces deux paramètres ( $K-W = 1,546$ ,  $p = 0,672$ ;  $K-W = 0,1828$ ,  $p = 0,980$ , respectivement). Le pourcentage de loci polymorphes varie de 54,5% à 63,6%, sans différence significative entre les populations ( $G^2 = 0,393$ ,  $v = 3$ ,  $p = 0,942$ ). La proportion moyenne observée d'hétérozygotes varie entre 0,162 et 0,184 d'une population à l'autre (tableau IV); il n'y a cependant pas de différence significative dans ce taux d'une population à l'autre ( $K-W = 0,1762$ ,  $p = 0,981$ ). Les taux moyens espérés d'hétérozygotes selon l'équilibre de Hardy-Weinberg varient de 0,151 à 0,171 et sont légèrement inférieurs aux taux moyens observés (tableau IV). Il n'y a pas de différence significative entre les quatre populations pour ce paramètre ( $K-W = 0,1840$ ,  $p = 0,980$ ).

Les divers paramètres de variabilité génétique ont également été calculés en considérant que les sous-populations de chaque unité de paysage constituaient une seule population (tableau IV B). On notera que les paramètres sont légèrement supérieurs dans la population terrestre, exception faite du nombre moyen d'allèle par locus. Il n'existe toutefois aucune différence significative entre les deux unités de paysage pour aucun de ces paramètres (A:  $M-W U = 200,5$ ,  $p = 0,294$ ; AE:  $M-W U = 231,0$ ,  $p = 0,804$ ; P:  $X^2 = 0,093$ ,  $v = 1$ ,  $p = 0,761$ ;  $H_o$ :  $M-W U = 229,0$ ,  $p = 0,759$ ;  $H_e$ :  $M-W U = 232$ ,  $p = 0,814$ ).

Les valeurs observées d'hétérozygotie par locus varient entre 0,030 dans la population 6 au locus *Me1* et 0,654 au locus *Ak2* pour la population 19 (tableau V). Les variations sont considérables d'un locus à l'autre de même qu'entre les populations. Les tests de khi-carré montrent que 3 combinaisons de locus-population ne sont pas en équilibre de Hardy-Weinberg à un seuil  $p \leq 0,05$ ; le locus *Ak2* de la population 19 montre un excès d'hétérozygotes tandis que les

Tableau V. Khi-carré testant l'égalité entre les taux d'hétérozygotie observée (Ho) et espérée (He) selon l'équilibre de Hardy-Weinberg par locus, par population et par unité de paysage.

| Locus       | POPULATIONS    |                             |                |                |                |                |                |                | UNITES DE PAYSAGE |                |                |                |
|-------------|----------------|-----------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------------------|----------------|----------------|----------------|
|             | 2              |                             | 11             |                | 6              |                | 19             |                | TERRESTRE         |                | INSULAIRE      |                |
|             | Ho<br>He       | X <sup>2</sup> <sup>1</sup> | Ho<br>He       | X <sup>2</sup> | Ho<br>He       | X <sup>2</sup> | Ho<br>He       | X <sup>2</sup> | Ho<br>He          | X <sup>2</sup> | Ho<br>He       | X <sup>2</sup> |
| <i>Aco1</i> | 0,154<br>0,271 | 5,17 *                      | 0,292<br>0,263 | 0,59           | 0,219<br>0,298 | 2,06           | 0,174<br>0,166 | 0,15           | 0,220<br>0,268    | 1,13           | 0,200<br>0,245 | 1,47           |
| <i>Aco2</i> | 0,172<br>0,160 | 0,20                        | 0,160<br>0,153 | 0,14           | 0,100<br>0,098 | 0,05           | 0,080<br>0,079 | 0,02           | 0,167<br>0,157    | 0,39           | 0,091<br>0,089 | 0,09           |
| <i>Ak2</i>  | 0,500<br>0,381 | 3,08                        | 0,500<br>0,413 | 2,63           | 0,424<br>0,436 | 0,10           | 0,654<br>0,461 | 5,71 *         | 0,500<br>0,397    | 5,96 *         | 0,525<br>0,449 | 3,73           |
| <i>G6p1</i> | 0,233<br>0,213 | 0,44                        | 0,308<br>0,271 | 0,74           | 0,242<br>0,265 | 0,19           | 0,192<br>0,182 | 0,23           | 0,268<br>0,238    | 1,24           | 0,220<br>0,229 | 0,01           |
| <i>G6p2</i> | 0,300<br>0,315 | 0,01                        | 0,154<br>0,147 | 0,13           | 0,152<br>0,145 | 0,17           | 0,308<br>0,275 | 0,74           | 0,232<br>0,240    | 0,00           | 0,220<br>0,203 | 0,83           |
| <i>Got1</i> | -----          |                             | -----          |                | 0,030<br>0,030 | 0,00           | 0,038<br>0,038 | 0,00           | -----             |                | 0,034<br>0,034 | 0,01           |
| <i>Got3</i> | 0,133<br>0,128 | 0,11                        | 0,308<br>0,275 | 0,74           | 0,303<br>0,273 | 0,93           | 0,154<br>0,147 | 0,13           | 0,214<br>0,197    | 0,73           | 0,237<br>0,218 | 0,99           |
| <i>Idh1</i> | 0,433<br>0,381 | 0,59                        | 0,346<br>0,340 | 0,01           | 0,303<br>0,261 | 0,93           | 0,115<br>0,111 | 0,06           | 0,393<br>0,360    | 0,49           | 0,220<br>0,198 | 0,83           |
| <i>Mdh2</i> | 0,448<br>0,354 | 2,21                        | 0,346<br>0,292 | 1,00           | 0,500<br>0,395 | 3,30           | 0,269<br>0,238 | 0,53           | 0,400<br>0,323    | 3,26           | 0,397<br>0,327 | 3,37           |
| <i>Me1</i>  | 0,100<br>0,097 | 0,05                        | 0,000<br>0,000 |                | 0,030<br>0,030 | 0,00           | 0,042<br>0,120 | 14,99 ***      | 0,054<br>0,053    | 0,03           | 0,035<br>0,068 | 17,82 ***      |
| <i>Me2</i>  | 0,345<br>0,296 | 1,12                        | 0,167<br>0,160 | 0,15           | 0,219<br>0,201 | 0,41           | 0,227<br>0,212 | 0,28           | 0,264<br>0,237    | 1,13           | 0,222<br>0,204 | 0,77           |
| <i>Pgm1</i> | 0,033<br>0,033 | 0,00                        | -----          |                | 0,030<br>0,030 | 0,00           | -----          |                | 0,018<br>0,018    | 0,00           | 0,017<br>0,017 | 0,00           |
| <i>Pgm2</i> | 0,100<br>0,098 | 0,05                        | 0,077<br>0,075 | 0,02           | 0,094<br>0,091 | 0,05           | 0,269<br>0,242 | 0,53           | 0,089<br>0,087    | 0,10           | 0,172<br>0,160 | 0,46           |
| <i>Pgi1</i> | 0,100<br>0,097 | 0,05                        | 0,077<br>0,075 | 0,02           | 0,061<br>0,060 | 0,02           | 0,115<br>0,112 | 0,06           | 0,089<br>0,086    | 0,10           | 0,085<br>0,082 | 0,09           |
| <i>Pgi2</i> | 0,036<br>0,036 | 0,00                        | 0,217<br>0,202 | 0,27           | 0,143<br>0,138 | 0,12           | 0,087<br>0,086 | 0,02           | 0,118<br>0,113    | 0,16           | 0,118<br>0,114 | 0,16           |
| <i>Pgi3</i> | 0,433<br>0,369 | 2,09                        | 0,423<br>0,358 | 1,68           | 0,333<br>0,295 | 1,19           | 0,346<br>0,305 | 1,00           | 0,429<br>0,362    | 3,97 *         | 0,339<br>0,297 | 2,32           |
| <i>6Pg1</i> | 0,067<br>0,066 | 0,02                        | 0,231<br>0,208 | 0,26           | -----          |                | 0,160<br>0,153 | 0,14           | 0,143<br>0,134    | 0,29           | 0,070<br>0,069 | 0,06           |
| <i>6Pg2</i> | 0,467<br>0,462 | 0,08                        | 0,231<br>0,214 | 0,36           | 0,375<br>0,375 | 0,22           | 0,400<br>0,396 | 0,15           | 0,357<br>0,356    | 0,05           | 0,386<br>0,382 | 0,44           |

<sup>1</sup>. \* 0,05 ≥ p > 0,01; \*\*\* p ≤ 0,001.

loci *Me1* dans la population 19 et *Aco1* dans la population 2, affichent un excès d'homozygotes. Cependant, comme 66 tests ont été effectués de façon simultanée, la correction de Bonferroni a été utilisée: le seuil limite corrigé individuel pour une probabilité globale de  $p \leq 0,05$  devient alors 0,00075 ( $p = 0,05/66$ ). Aucun des loci qui avaient une probabilité inférieure à 0,05, n'est alors significatif. De plus, les tests exacts de Fisher, calculés pour ces 3 loci indiquent qu'aucun locus ne diffère significativement du nombre d'hétérozygotes attendu selon l'équilibre de Hardy-Weinberg lorsque l'on applique le test à la manière de Bonferroni ( $p \leq 0,05/3 = 0,017$ ). Lorsque les tests de khi-carré sont appliqués pour les populations globales de chaque unité de paysage, on observe des excès d'hétérozygotes dans l'unité terrestre aux loci *Ak2* et *Pgi3* et un excès d'homozygotes au locus *Me1* de la population insulaire. Cependant, aucun de ces excès n'est significatif si on applique la correction de Bonferroni ( $p \leq 0,05/35 = 0,001$ ). Toutefois, le locus *Ak2* diffère significativement des résultats attendus selon l'équilibre de Hardy-Weinberg lorsque l'on effectue les tests exacts de Fisher à la manière de Bonferroni ( $p \leq 0,05/3 = 0,017$ ).

### 3.4. Structure génétique des populations

Les valeurs de  $F_{is}$  varient entre -0,447 et 0,644, ces deux valeurs extrêmes étant rencontrées dans la population 19 (tableau VI). Les variations sont considérables d'un locus à l'autre. Bien qu'il existe également des variations entre les populations, il n'y a pas de différence significative d'une population à l'autre (test apparié par locus de Friedman:  $X^2 = 1,95$ ,  $v=3$ ,  $p = 0,583$ ). Généralement, les valeurs sont négatives, indiquant un excès d'hétérozygotes à presque tous les loci. La population 2 a deux valeurs de  $F_{is}$  positives (*Aco1*, *G6p2*), la population 11 n'en a aucune. Les populations 6 et 19 du lac Duparquet en ont respectivement trois et une (*Aco1*, *Ak2* et *G6p1* pour la population 6 et *Me1* pour la population 19). Les valeurs de  $F_{is}$  moyennes pour tous les loci varient entre les populations de -0,139 à -0,059. Les valeurs de  $F_{is}$ , calculées par unité de paysage, sont généralement négatives. La valeur moyenne de  $F_{is}$  pour l'unité terrestre indique

Tableau VI. Valeurs estimées de  $F_{is}$  par population et par unité de paysage pour les 22 loci analysés.

| Locus       | Population |         |         |         | Unité de paysage <sup>1</sup> |         |
|-------------|------------|---------|---------|---------|-------------------------------|---------|
|             | 2          | 11      | 6       | 19      | TF                            | LD      |
| <i>Aco1</i> | 0,421      | - 0,131 | 0,255   | - 0,070 | 0,172                         | 0,176   |
| <i>Aco2</i> | - 0,094    | - 0,070 | - 0,040 | - 0,031 | - 0,069                       | - 0,036 |
| <i>Ak2</i>  | - 0,333    | - 0,236 | 0,013   | - 0,447 | - 0,271                       | - 0,180 |
| <i>G6p1</i> | - 0,114    | - 0,159 | 0,072   | - 0,079 | - 0,134                       | 0,030   |
| <i>G6p2</i> | 0,031      | - 0,067 | - 0,061 | - 0,143 | 0,023                         | - 0,095 |
| <i>Got1</i> | -----      | -----   | - 0,015 | - 0,020 | -----                         | - 0,017 |
| <i>Got3</i> | - 0,057    | - 0,143 | - 0,128 | - 0,067 | - 0,095                       | - 0,098 |
| <i>Idh1</i> | - 0,156    | - 0,038 | - 0,179 | - 0,061 | - 0,102                       | - 0,124 |
| <i>Mdh2</i> | - 0,289    | - 0,209 | - 0,286 | - 0,156 | - 0,250                       | - 0,223 |
| <i>Me1</i>  | - 0,053    | -----   | - 0,015 | 0,644   | - 0,028                       | 0,482   |
| <i>Me2</i>  | - 0,186    | - 0,067 | - 0,106 | - 0,095 | - 0,123                       | - 0,099 |
| <i>Pgm1</i> | - 0,017    | -----   | - 0,015 | -----   | - 0,009                       | - 0,009 |
| <i>Pgm2</i> | - 0,040    | - 0,040 | - 0,049 | - 0,134 | - 0,035                       | - 0,085 |
| <i>Pgi1</i> | - 0,053    | - 0,040 | - 0,031 | - 0,047 | - 0,047                       | - 0,037 |
| <i>Pgi2</i> | - 0,018    | - 0,100 | - 0,052 | - 0,034 | - 0,052                       | - 0,041 |
| <i>Pgi3</i> | - 0,194    | - 0,204 | - 0,147 | - 0,156 | - 0,194                       | - 0,151 |
| <i>6Pg1</i> | - 0,034    | - 0,130 | -----   | - 0,064 | - 0,077                       | - 0,027 |
| <i>6Pg2</i> | - 0,028    | - 0,099 | - 0,016 | - 0,031 | - 0,013                       | - 0,020 |
| Moyenne     | - 0,095    | - 0,139 | - 0,059 | - 0,115 | - 0,104                       | - 0,065 |

<sup>1</sup>TF: Terre ferme; LD: Lac Duparquet.

un excès d'hétérozygotes supérieur de près de 4% à celui de l'unité insulaire (tableau VI). Un test de Wilcoxon apparié par locus indique que cette différence est significative ( $Z = -1,6805$   $p = 0,046$ ).

La valeur moyenne de  $F_{is}$  calculée pour les quatre populations est de  $-0,101$ . Cette valeur indique donc en moyenne un excès d'hétérozygotes d'environ 10,0% par population (tableau VII A). Les valeurs de  $F_{it}$ , calculées pour chaque locus, en considérant l'ensemble des populations comme la population totale varient entre  $-0,232$  et  $0,304$  et sont généralement légèrement supérieures aux valeurs moyennes de  $F_{is}$  calculées (tableau VII A). Deux loci seulement ont des valeurs de  $F_{it}$  positives. Ces valeurs sont supérieures à  $0,150$ , ce qui reflète un excès d'homozygotes assez important à ces loci. Inversement, les valeurs négatives inférieures à  $-0,150$  estimées pour 3 loci indiquent un excès important d'hétérozygotes. La valeur moyenne de  $F_{it}$  pour les loci polymorphes est de  $-0,082$ , indiquant un excès global de 8,2 % en hétérozygotes.

### 3.5. Différenciation

#### 3.5.1. Toutes les populations

Les valeurs de  $F_{st}$  estimées en considérant l'ensemble des populations comme la population totale, varient entre  $0,007$  et  $0,038$ ; 6 loci ont des valeurs supérieures ou égales à  $0,020$  (tableau VII A). Le  $F_{st}$  moyen, équivalent au  $G_{st}$  de Nei (1977), est de  $0,018$ . Cette valeur indique une différenciation d'environ 2% entre les populations. En d'autres termes, 98% de la variabilité observée est incluse à l'intérieur même des populations. Globalement, les fréquences alléliques observées sont hétérogènes entre les populations (tableau VIII A). Les différences sont principalement dues aux loci *Idh1* et *6Pg1*. Finalement, les distances de Nei calculées avec les 22 loci analysés varient entre  $0,000$  et  $0,003$ , avec une moyenne de  $0,001$  (tableau IX). Il n'existe aucune relation entre les distances génétiques et les distances géographiques (test de Mantel unilatéral:  $r = -0,45604$ ,  $p = 0,879$ ).

Tableau VII. Valeurs estimées des statistiques de  $F$  ( $F_{is}$ ,  $F_{it}$  et  $F_{st}$ ) selon les trois modèles de répartition des populations.

A) Quatre populations, globalement

| Locus       | $F_{is}$ | $F_{it}$ | $F_{st}$ |
|-------------|----------|----------|----------|
| <i>Aco1</i> | 0,144    | 0,159    | 0,017    |
| <i>Aco2</i> | - 0,066  | - 0,052  | 0,013    |
| <i>Ak2</i>  | - 0,251  | - 0,232  | 0,015    |
| <i>G6p1</i> | - 0,067  | - 0,059  | 0,007    |
| <i>G6p2</i> | - 0,055  | - 0,035  | 0,019    |
| <i>Got1</i> | - 0,018  | - 0,009  | 0,009    |
| <i>Got3</i> | - 0,111  | - 0,093  | 0,016    |
| <i>Idh1</i> | - 0,115  | - 0,073  | 0,038    |
| <i>Mdh2</i> | - 0,245  | - 0,231  | 0,011    |
| <i>Me1</i>  | 0,289    | 0,304    | 0,021    |
| <i>Me2</i>  | - 0,123  | - 0,108  | 0,014    |
| <i>Pgm1</i> | - 0,016  | - 0,006  | 0,010    |
| <i>Pgm2</i> | - 0,087  | - 0,060  | 0,024    |
| <i>Pgi1</i> | - 0,044  | - 0,041  | 0,003    |
| <i>Pgi2</i> | - 0,067  | - 0,046  | 0,020    |
| <i>Pgi3</i> | - 0,178  | - 0,168  | 0,008    |
| <i>6Pg1</i> | - 0,092  | - 0,051  | 0,037    |
| <i>6Pg2</i> | - 0,036  | - 0,010  | 0,025    |
| Moyenne     | - 0,101  | - 0,082  | 0,018    |

Tableau VII. (suite)

## B) Deux populations par unité de paysage

| Locus       | Unité terrestre |          |          | Unité insulaire |          |          |
|-------------|-----------------|----------|----------|-----------------|----------|----------|
|             | $F_{is}$        | $F_{it}$ | $F_{st}$ | $F_{is}$        | $F_{it}$ | $F_{st}$ |
| <i>Aco1</i> | 0,149           | 0,161    | 0,015    | 0,139           | 0,155    | 0,018    |
| <i>Aco2</i> | - 0,082         | - 0,068  | 0,013    | - 0,036         | - 0,035  | 0,001    |
| <i>Ak2</i>  | - 0,283         | - 0,268  | 0,012    | - 0,223         | - 0,206  | 0,013    |
| <i>G6p1</i> | - 0,139         | - 0,136  | 0,003    | 0,011           | 0,022    | 0,011    |
| <i>G6p2</i> | - 0,000         | 0,021    | 0,022    | - 0,115         | - 0,100  | 0,013    |
| <i>Got1</i> | -----           | -----    | -----    | - 0,018         | - 0,017  | 0,000    |
| <i>Got3</i> | - 0,116         | - 0,098  | 0,015    | - 0,107         | - 0,095  | 0,011    |
| <i>Idh1</i> | - 0,100         | - 0,098  | 0,002    | - 0,144         | - 0,117  | 0,023    |
| <i>Mdh2</i> | - 0,253         | - 0,248  | 0,004    | - 0,237         | - 0,216  | 0,017    |
| <i>Me1</i>  | - 0,053         | - 0,026  | 0,026    | 0,511           | 0,518    | 0,015    |
| <i>Me2</i>  | - 0,144         | - 0,118  | 0,023    | - 0,100         | - 0,098  | 0,002    |
| <i>Pgm1</i> | - 0,017         | - 0,008  | 0,008    | - 0,015         | - 0,008  | 0,008    |
| <i>Pgm2</i> | - 0,040         | - 0,035  | 0,005    | - 0,111         | - 0,090  | 0,019    |
| <i>Pgi1</i> | - 0,047         | - 0,046  | 0,001    | - 0,042         | - 0,038  | 0,003    |
| <i>Pgi2</i> | - 0,088         | - 0,057  | 0,028    | - 0,045         | - 0,040  | 0,005    |
| <i>Pgi3</i> | - 0,199         | - 0,194  | 0,004    | - 0,151         | - 0,151  | 0,000    |
| <i>6Pg1</i> | - 0,107         | - 0,080  | 0,024    | - 0,064         | - 0,031  | 0,031    |
| <i>6Pg2</i> | - 0,050         | - 0,014  | 0,035    | - 0,024         | - 0,021  | 0,003    |
| Moyenne     | - 0,116         | - 0,101  | 0,014    | - 0,085         | - 0,073  | 0,011    |

Tableau VII. (suite)

## C) Deux unités de paysage

| Locus       | $F_{is}$ | $F_{it}$ | $F_{st}$ |
|-------------|----------|----------|----------|
| <i>Aco1</i> | 0,174    | 0,175    | 0,001    |
| <i>Aco2</i> | - 0,057  | - 0,052  | 0,005    |
| <i>Ak2</i>  | - 0,223  | - 0,220  | 0,002    |
| <i>G6p1</i> | - 0,054  | - 0,054  | 0,000    |
| <i>G6p2</i> | - 0,031  | - 0,029  | 0,002    |
| <i>Got1</i> | - 0,017  | - 0,009  | 0,009    |
| <i>Got3</i> | - 0,097  | - 0,093  | 0,003    |
| <i>Idh1</i> | - 0,110  | - 0,081  | 0,026    |
| <i>Mdh2</i> | - 0,237  | - 0,236  | 0,001    |
| <i>Me1</i>  | 0,260    | 0,261    | 0,001    |
| <i>Me2</i>  | - 0,112  | - 0,111  | 0,001    |
| <i>Pgm1</i> | - 0,009  | - 0,007  | 0,002    |
| <i>Pgm2</i> | - 0,068  | - 0,058  | 0,009    |
| <i>Pgi1</i> | - 0,042  | - 0,041  | 0,001    |
| <i>Pgi2</i> | - 0,047  | - 0,044  | 0,003    |
| <i>Pgi3</i> | - 0,174  | - 0,168  | 0,005    |
| <i>6Pg1</i> | - 0,060  | - 0,048  | 0,011    |
| <i>6Pg2</i> | - 0,017  | - 0,011  | 0,006    |
| Moyenne     | - 0,086  | - 0,080  | 0,005    |

Tableau VIII. Estimation par test de khi-carré de la probabilité d'homogénéité des fréquences alléliques par locus: A) entre les quatre populations; B) entre les populations, par unité de paysage; C) entre les unités de paysage.

A) Entre les quatre populations

| Locus       | d'allèles | Nombre<br>$X^2$ | d.l. | p     |
|-------------|-----------|-----------------|------|-------|
| <i>Aco1</i> | 3         | 9,69            | 6    | 0,138 |
| <i>Aco2</i> | 3         | 8,56            | 6    | 0,199 |
| <i>Ak2</i>  | 3         | 11,83           | 6    | 0,065 |
| <i>G6p1</i> | 3         | 3,11            | 6    | 0,795 |
| <i>G6p2</i> | 3         | 5,70            | 6    | 0,458 |
| <i>Got1</i> | 2         | 1,97            | 3    | 0,578 |
| <i>Got3</i> | 3         | 6,94            | 6    | 0,326 |
| <i>Idh1</i> | 2         | 8,18            | 3    | 0,042 |
| <i>Mdh2</i> | 3         | 7,18            | 6    | 0,304 |
| <i>Me1</i>  | 2         | 4,53            | 3    | 0,210 |
| <i>Me2</i>  | 3         | 5,69            | 6    | 0,458 |
| <i>Pgm1</i> | 3         | 5,33            | 6    | 0,501 |
| <i>Pgm2</i> | 3         | 9,48            | 6    | 0,148 |
| <i>Pgi1</i> | 3         | 3,76            | 6    | 0,708 |
| <i>Pgi2</i> | 4         | 11,51           | 9    | 0,242 |
| <i>Pgi3</i> | 3         | 4,99            | 6    | 0,544 |
| <i>6Pg1</i> | 3         | 16,47           | 6    | 0,011 |
| <i>6Pg2</i> | 4         | 12,02           | 9    | 0,212 |
| Total       |           | 136,94          | 105  | 0,020 |

Tableau VIII. (suite)

B) entre les populations, par unité de paysage.

| Locus       | Unité terrestre     |                |      |       | Unité insulaire     |                |      |       |
|-------------|---------------------|----------------|------|-------|---------------------|----------------|------|-------|
|             | Nombre<br>d'allèles | X <sup>2</sup> | d.l. | p     | Nombre<br>d'allèles | X <sup>2</sup> | d.l. | p     |
| <i>Aco1</i> | 3                   | 5,40           | 2    | 0,067 | 3                   | 2,86           | 2    | 0,239 |
| <i>Aco2</i> | 3                   | 5,60           | 2    | 0,061 | 3                   | 0,20           | 2    | 0,906 |
| <i>Ak2</i>  | 3                   | 7,02           | 2    | 0,030 | 3                   | 4,58           | 2    | 0,101 |
| <i>G6p1</i> | 3                   | 0,34           | 2    | 0,843 | 3                   | 2,49           | 2    | 0,287 |
| <i>G6p2</i> | 3                   | 2,79           | 2    | 0,248 | 3                   | 2,12           | 2    | 0,346 |
| <i>Got1</i> | 1                   | —              | —    | —     | 2                   | 0,03           | 1    | 0,865 |
| <i>Got3</i> | 3                   | 2,21           | 2    | 0,331 | 3                   | 2,15           | 2    | 0,341 |
| <i>Idh1</i> | 2                   | 0,23           | 1    | 0,630 | 2                   | 2,61           | 1    | 0,106 |
| <i>Mdh2</i> | 2                   | 0,45           | 1    | 0,504 | 3                   | 3,22           | 2    | 0,200 |
| <i>Me1</i>  | 2                   | 2,67           | 1    | 0,102 | 2                   | 1,84           | 1    | 0,175 |
| <i>Me2</i>  | 3                   | 4,05           | 2    | 0,132 | 3                   | 1,04           | 2    | 0,594 |
| <i>Pgm1</i> | 2                   | 0,87           | 1    | 0,350 | 2                   | 0,79           | 1    | 0,373 |
| <i>Pgm2</i> | 3                   | 2,23           | 2    | 0,328 | 3                   | 3,21           | 2    | 0,201 |
| <i>Pgi1</i> | 2                   | 0,09           | 1    | 0,768 | 3                   | 1,35           | 2    | 0,509 |
| <i>Pgi2</i> | 3                   | 3,90           | 2    | 0,142 | 4                   | 1,70           | 3    | 0,636 |
| <i>Pgi3</i> | 3                   | 1,73           | 2    | 0,421 | 3                   | 0,03           | 2    | 0,986 |
| <i>6Pg1</i> | 2                   | 2,83           | 1    | 0,093 | 3                   | 5,31           | 2    | 0,070 |
| <i>6Pg2</i> | 4                   | 8,39           | 3    | 0,039 | 4                   | 0,99           | 3    | 0,803 |
| Total       |                     | 50,81          | 29   | 0,007 |                     | 36,53          | 34   | 0,352 |

Tableau VIII. (suite)

## C) entre les unités de paysage

| Locus       | d'allèles | Nombre<br>$\chi^2$ | d.l. | p     |
|-------------|-----------|--------------------|------|-------|
| <i>Aco1</i> | 3         | 0,68               | 2    | 0,711 |
| <i>Aco2</i> | 3         | 1,36               | 2    | 0,507 |
| <i>Ak2</i>  | 3         | 0,67               | 2    | 0,714 |
| <i>G6p1</i> | 3         | 0,26               | 2    | 0,876 |
| <i>G6p2</i> | 3         | 0,73               | 2    | 0,693 |
| <i>Got1</i> | 2         | 1,91               | 1    | 0,166 |
| <i>Got3</i> | 3         | 2,80               | 2    | 0,247 |
| <i>Idh1</i> | 2         | 6,07               | 1    | 0,014 |
| <i>Mdh2</i> | 3         | 2,00               | 2    | 0,367 |
| <i>Me1</i>  | 2         | 0,13               | 1    | 0,719 |
| <i>Me2</i>  | 3         | 0,27               | 2    | 0,875 |
| <i>Pgm1</i> | 3         | 2,00               | 2    | 0,367 |
| <i>Pgm2</i> | 3         | 3,27               | 2    | 0,195 |
| <i>Pgi1</i> | 3         | 1,12               | 2    | 0,571 |
| <i>Pgi2</i> | 4         | 3,62               | 3    | 0,306 |
| <i>Pgi3</i> | 3         | 3,11               | 2    | 0,211 |
| <i>6Pg1</i> | 3         | 5,75               | 2    | 0,056 |
| <i>6Pg2</i> | 4         | 4,84               | 3    | 0,183 |
| Total       |           | 40,60              | 35   | 0,237 |

Tableau IX. Distances géographiques en kilomètres (au-dessus de la diagonale) et distances génétiques non-biaisées de Nei (1978; sous la diagonale) entre les quatre populations.

| Population | 2     | 11    | 6     | 19    |
|------------|-------|-------|-------|-------|
| 2          | ***** | 2,9   | 12,8  | 9,3   |
| 11         | 0,002 | ***** | 13,6  | 10,5  |
| 6          | 0,000 | 0,000 | ***** | 4,8   |
| 19         | 0,001 | 0,003 | 0,001 | ***** |

### 3.5.2. A l'intérieur des unités de paysage

Des calculs de  $F$  ont été effectués pour chacune des unités de paysage (tableau VII B). La valeur de  $F_{it}$  moyenne pour les 18 loci est de -0,101 pour l'écosystème terrestre comparativement à -0,073 pour l'unité insulaire. On observe donc un excès un peu moins important d'hétérozygotes pour la population globale du lac par rapport à la terre ferme. La même tendance s'observe pour les valeurs de  $F_{is}$ . On rencontre en moyenne 3,1% moins d'hétérozygotes dans la population de l'unité insulaire que dans celle de la terre ferme. Les valeurs de  $F_{st}$  calculées par unité de paysage varient de 0,001 à 0,035 et de 0,000 à 0,031 pour la terre ferme et pour le lac, respectivement (tableau VII B). Les loci qui ont les plus fortes valeurs diffèrent selon l'unité de paysage. Les deux loci qui sont responsables de l'hétérogénéité globale des quatre populations ont de fortes valeurs de  $F_{st}$  dans l'unité de paysage insulaire tandis que seul le locus *6Pg2* a une valeur élevée dans l'unité terrestre. La différence entre les deux sous-populations terrestres est de 1,4% tandis qu'elle est de 1,1% pour les sous-populations insulaires. Les tests de khi-carré révèlent qu'il n'y a pas de différence significative entre les 2 sous-populations insulaires pour aucun locus (tableau VIII B). Par contre, les fréquences alléliques des deux sous-populations terrestres diffèrent significativement. Les loci *Ak2* et *6Pg2* sont principalement responsables de ces différences (tableau VIII B).

### 3.5.3. Entre les unités de paysage

Les valeurs des statistiques de  $F$  ont été calculées en considérant que les 2 populations de chaque unité de paysage constituaient une seule sous-population. Les valeurs estimées de  $F_{st}$  pour chaque locus sont faibles, variant entre 0,000 et 0,026 (tableau VII C). Le  $F_{st}$  moyen est de 0,005, indiquant une différence de seulement 0,5% entre les populations des deux unités de paysage. Les tests de khi-carré testant l'hétérogénéité entre les fréquences alléliques des deux unités de paysage révèlent que seul le locus *Idh1* diffère significativement d'une unité de paysage à l'autre tandis que le locus *6Pg1* est au seuil de signification (tableau VIII C). Il n'y

a toutefois pas de différence significative globale entre les populations des deux unités de paysage.

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Ségrégation

De façon générale, les rapports de ségrégation ne diffèrent pas des rapports mendéliens. Cependant, des distorsions dans ces rapports ont été observées pour certains hétérozygotes à certains loci: *G6p1-ab*, *G6p1-ad*, *G6p2-ab*, *Idh1-ab*, *Pgi3-ab* et *6Pg1-ab*. Toutefois, quand les tests de khi-carré sont repris avec seulement les individus analysés sur plus de 10 mégagamétophytes, seuls les hétérozygotes *ab* au locus *G6p2* et *ad* au locus *G6p1* ont un excès significatif de l'allèle *a*. Une hétérogénéité significative est observée au locus *Pgi2* entre les individus hétérozygotes *ae*, bien que pour les données groupées, il n'y ait pas de différence significative avec le rapport 1:1. Cheliak et al. (1984) rapportent des distorsions pour le système G6P chez le pin gris et de tels écarts aux résultats attendus semblent être relativement communs chez les espèces forestières (Rudin 1975; O'Malley et al. 1979; Adams et Joly 1980; Eckert et al. 1981; Cheliak et al. 1984; Snyder et al. 1985; Plessas et Strauss 1986; Strauss et Conkle 1986). Ces loci ont été inclus dans les analyses.

### 4.2. Caractéristiques génétiques générales

Les différents paramètres de variabilité génétique estimés sont relativement semblables à ceux déjà rapportés pour le pin gris. Le nombre moyen d'allèles par locus (*A*), le nombre effectif moyen d'allèles par locus (*AE*) et les taux d'hétérozygotie observée (*Ho*) correspondent à ceux rapportés par d'autres chercheurs (présente étude: *A* = 2,3; *AE* = 1,19; *Ho* = 0,171; les moyennes des autres études, pondérées pour le nombre de loci étudiés: *A* = 2,2; *AE* = 1,33 et *Ho* = 0,192 ; Dancik et Yeh 1983; Danzmann et Buchert 1983; Cheliak et al. 1985; Knowles 1985; Ross et Hawkins 1986; Govindaraju et Dancik 1986; Hawley et al. 1988; Misenti et DeHayes 1988). Nos résultats en ce qui concerne le pourcentage de polymorphisme sont légèrement supérieurs à ceux rapportés dans la littérature pour le pin gris (présente étude *P* = 60,0; *P* = 49,0 en moyenne pour les autres études; Snyder in Hamrick et al. 1981; Danzmann et Buchert 1983; Dancik et Yeh 1983; Cheliak et al. 1985; Govindaraju et Dancik 1986; Ross et Hawkins 1986; Misenti et DeHayes 1988; Hawley et al. 1988). Certains auteurs (Cheliak et al.

1985; Ross et Hawkins 1986) ont suggéré que le pin gris est une espèce génétiquement appauvrie comparativement à la majorité des conifères. Les divers paramètres de variabilité génétique obtenus ici sont toutefois semblables aux moyennes obtenues avec une soixantaine de conifères ( $P = 57,7$ ;  $A = 1,93$  et  $He = 0,160$ ; Hamrick et Godt 1989). Les moyennes calculées pour différents paramètres, en combinant la présente étude à celles déjà effectuées sur le pin gris se rapprochent de celles calculées par Hamrick et al. (1981) pour 6 espèces de pins sérotineux (moyenne pondérée en fonction du nombre de loci étudiés, Pin gris:  $P = 50,3$ ,  $A = 2,20$  et  $He = 0,142$ ; Pins sérotineux  $P = 54,7$ ,  $A = 1,76$  et  $He = 0,132$ ; Hamrick et al. 1981; Snyder in Hamrick et al. 1981; Danzmann et Buchert 1983; Dancik et Yeh 1983; Knowles 1985; Cheliak et al. 1985; Ross et Hawkins 1986; Govindaraju et Dancik 1986, 1987; Misenti et DeHayes 1988; Hawley et al. 1988). Il a été suggéré que les espèces sérotineuses ont une moins grande variabilité que les autres espèces de conifères (Hamrick et al. 1981; Ross et Hawkins 1986), particulièrement parce que la formation d'une population équiennne suite à un incendie, dans des conditions environnementales similaires, diminuerait la variabilité génétique maintenue dans la population. Toutefois, la compilation récente des paramètres de variabilité génétique pour un nombre plus élevé de conifères montre que les différences entre les espèces sérotineuses et les autres sont faibles (Hamrick et Godt 1989).

La valeur négative de  $F_{is}$  moyen calculée indique un excès d'hétérozygotes d'environ 10 % dans les populations. La valeur moyenne de  $F_{it}$  estimée révèle un excès d'hétérozygotes d'un peu plus de 8 %. De tels excès en hétérozygotes sont rapportés dans la littérature, tant chez le pin gris que chez d'autres espèces de conifères (Hamrick et al. 1981; Linhart et al. 1981; Mitton 1983; Cheliak et al. 1985; Ross et Hawkins 1986). Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette situation. Le processus sélectif peut favoriser les hétérozygotes. Misenti et DeHayes (1988) supposent que la sélection engendre l'élimination relativement rapide des individus autofécondés, même dans une population marginale et isolée de pin gris, soit à cause d'un avantage des hétérozygotes ou à cause de la dépression consanguine, assez forte chez le pin gris (Rudolph 1976, 1981). Plusieurs études proposent également que les hétérozygotes sont favorisés durant le processus naturel d'éclaircissement (*self-thinning process*; Mitton et Grant 1984). A cet égard, Hawley et al. (1988) ont trouvé une relation significative entre le taux d'hétérozygotie observée chez le pin gris et le temps écoulé depuis l'établissement de la population. De telles tendances ont également été rapportées pour plusieurs espèces de pins (Tigerstedt 1983; Ledig et al. 1983; Farris et Mitton 1984; Plessas et Strauss 1986). Dans le cas présent, ce processus d'éclaircissement a peut-être moins d'impact puisque les quatre populations sont situées sur des sites xériques, où la densité est limitée par les conditions xériques des sites. Dans nos populations plus âgées, on note par ailleurs une réduction considérable de la densité, ce qui peut suggérer que ce processus a eu cours, bien que l'on n'observe pas de lien entre les taux d'hétérozygotie et l'âge des populations. Mitton et Grant (1984) proposent que des conditions de stress peuvent également contribuer à une sélection en faveur des hétérozygotes. D'autres facteurs peuvent aussi affecter le taux d'hétérozygotie. Le pin gris est une espèce à fécondation croisée anémophile; ce mode de reproduction favorise la production d'individus hétérozygotes. Il est également possible que la pollinisation croisée soit favorisée si, par exemple, la période de réceptivité femelle d'un individu n'est pas synchrone à sa période de pollinisation. Ces écarts phénologiques semblent assez communs chez les arbres (Sarvas 1962). Des différences dans le pool génique mâle et femelle peuvent également engendrer un excès d'hétérozygotes (Workman 1969). Ce type de variations entre les

deux pools géniques a été observé chez le pin gris et des preuves indirectes le suggèrent chez d'autres conifères (Koski 1970; Bhumibhamon 1978; Cheliak et al. 1985).

#### 4.3. Structure génétique et différenciation des populations

La valeur moyenne de  $F_{st}$  calculée (0,018) indique une faible différenciation, d'environ 2%, entre les populations. Les faibles valeurs de  $F_{st}$  et de distances génétiques estimées ici, pour des populations distantes de quelques kilomètres correspondent aux valeurs rapportées dans la littérature pour des populations de pin gris, distantes de dizaines ou de centaines de kilomètres (présente étude:  $F_{st} = 0,018$   $D = 0,001$ ; Dancik et Yeh 1983  $F_{st} = 0,024$   $D = 0,005$ ; Danzmann et Buchert 1983  $F_{st} = 0,054$ ; Ross et Hawkins 1986  $F_{st} = 0,021$ ; Misenti et DeHayes 1988  $F_{st} = 0,060$   $D = 0,028$ ). Les valeurs rapportées pour 80 conifères ( $F_{st} = 0,068$ ) et pour 44 espèces anémophiles allogames ( $G_{st} = 0,068$ ) sont légèrement supérieures à celle de notre étude (Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). Il n'y a pas de lien entre les distances génétiques et les distances géographiques des paires de populations, une situation déjà rapportée dans d'autres études portant sur le pin gris ainsi que sur d'autres *Pinaceae* (Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986; Desponts et Simon 1987; Tremblay et Simon 1989).

De plus, la valeur de  $F_{st}$  calculée entre les deux unités de paysage indique leur très faible degré de différenciation (0,5%). Comme les distances génétiques observées entre des populations distantes de quelques kilomètres sont du même ordre que celles observées pour des populations distantes de centaines de kilomètres, l'isolation par la distance ne semble pas être le facteur principal responsable de la distribution de la variation génétique entre les populations de pin gris (Dancik et Yeh 1983; Ross et Hawkins 1986). Le flux génique efficace, particulièrement grâce à la migration du pollen sur de longues distances est un des facteurs qui peut expliquer l'homogénéité élevée dans les fréquences alléliques observées entre les populations de pin gris. Le manque de discontinuité dans les grandes populations et la longévité des conifères semblent être également des facteurs importants pour expliquer le peu de différenciation entre leurs populations (Hamrick et al. 1979, 1981; Loveless et Hamrick 1984; Hamrick et Godt 1989). La différenciation des populations de conifères

est donc un processus relativement lent. Les populations étudiées ici sont, d'un point de vue évolutif, relativement jeunes, puisqu'elles ont colonisé le territoire étudié vers 8000 ans AA (Davis 1983). De plus, elles ont la même histoire biogéographique. Tous ces facteurs sont importants dans l'explication de la faible différenciation entre ces populations. Par contre, une hétérogénéité significative entre les fréquences alléliques des populations est observée, bien que celle-ci soit faible.

On se serait attendu à ce que les populations insulaires soient plus distinctes entre elles que les populations terrestres, à cause de leurs effectifs plus faibles, de leur isolation relative, de la dynamique des populations particulière et des pressions sélectives engendrées par le régime des feux. Ces facteurs auraient pu favoriser la différenciation entre les populations de cette unité de paysage. La valeur de  $F_{st}$  moyenne de l'unité de paysage insulaire (0,011) est légèrement inférieure à celle de l'unité terrestre (0,014). Par ailleurs, les fréquences alléliques des populations terrestres à deux loci sont significativement différentes tandis qu'elles sont homogènes à tous les loci entre les populations insulaires. De plus, il n'existe aucune différence significative dans les paramètres de variabilité génétique bien que, de façon générale, ceux des populations insulaires soient légèrement plus faibles que ceux de la terre ferme. Ces résultats nous amènent à conclure que l'insularité et le régime des feux, à une échelle régionale, ont un très faible effet sur la structure génétique des populations de pin gris analysée au moyen de marqueurs isoenzymatiques.

Les distances entre les populations étudiées apparaissent être trop faibles pour restreindre le flux génique de manière significative. De plus, parce qu'il y a moins d'obstacles dans le paysage insulaire que dans un territoire forestier, le flux génique tant par les graines que par le pollen entre les populations insulaires et/ou terrestres, est peut-être facilité. Cette migration efficace tendrait à homogénéiser les fréquences alléliques entre les populations. Les îles du lac Duparquet font face à un régime des feux complexe où l'occurrence de feux est plus élevée que sur la terre ferme et où l'intensité des feux est variable dans le temps (Bergeron et Brisson

1990; Bergeron 1991). Dans cette unité de paysage, on retrouve donc une structure d'âge globale plus complexe que sur la terre ferme (Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Les structures d'âge complexes de ces populations qui ont subi plusieurs feux, peuvent favoriser le maintien d'une certaine variabilité, puisque les individus s'établissent alors dans une gamme de conditions environnementales, variables dans le temps. Ces facteurs (flux génique et dynamique de populations) peuvent permettre le maintien dans ces petites populations de la plus grande partie de la variabilité génétique observée dans les populations plus grandes. Les populations de l'unité terrestre ont des fréquences alléliques significativement hétérogènes, particulièrement à 2 loci. Ces deux populations sont issues d'épisodes de feux différents où le pool pollinique ayant contribué à la formation des graines de même que les pressions sélectives, particulièrement au moment de l'établissement des individus peuvent avoir été différents, engendrant ces faibles différences. La faible hétérogénéité génétique de ces populations, observée sur de petites distances, pourrait également être due à la dispersion limitée des graines dans l'espace, i.e. près des progéniteurs tués par les feux. Ross et Hawkins (1986) suggèrent que les individus sérotineux ont moins de chance de disperser leurs graines loin d'eux parce que la dispersion est concentrée dans le temps (i.e. lorsque les cônes s'ouvrent suite à un feu).

## 5. CONCLUSION

L'homogénéité isoenzymatique des quatre populations de pin gris étudiées apparaît être la résultante de l'histoire biogéographique récente et commune des populations ainsi que du flux génique important et efficace entre elles. La faible différenciation observée entre les populations pourrait être le reflet d'une sélection différentielle entre les populations ou encore de phénomènes stochastiques. Les résultats indiquent que les effets de l'insularité et des régimes des feux, tant sélectifs que stochastiques, sont trop faibles pour contrebalancer l'importance du flux génique entre les populations, du moins au niveau de marqueurs isoenzymatiques.

## 6. BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS, W.T., et R.J. JOLY. 1980. Linkage relationships among twelve allozyme loci in loblolly pine. J. Hered. 71:199-202.
- ARCHAMBAULT, S. 1990. Les cèdres blancs (*Thuja occidentalis*) à grande longévité du lac Duparquet, Abitibi: une étude dendroclimatique et écologique. Mémoire de maîtrise en biologie. Université du Québec à Montréal.
- BERGERON, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. Ecology 72: 1980-1992.
- BERGERON, Y., et J. BRISSON. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species' range. Ecology 71:1352-1364.
- BHUMIBHAMON, S. 1978. Studies on scots pine seed orchards in Finland with special emphasis on the genetic composition of the seed. Comm. Inst. For. Fenn. 94:1-118.
- BRADSHAW, A.D. 1972. Some evolutionary consequences of being a plant. Evol. Biol. 5:25-47.
- CHELIAK, W.M., K. MORGAN, B.P. DANCİK, C. STROBECK et F.C.H. YEH. 1984. Segregation of allozymes in megagametophytes of viable seeds from a natural population of jack pine, *Pinus banksiana* Lamb. Theor. Appl. Genet. 69:145-151.
- CHELIAK, W.M., et J.A. PITEL. 1984. Genetic control of allozyme variants in mature tissues of white spruce trees. J. Hered. 75:34-40.
- CHELIAK, W.M., B.P. DANCİK, K. MORGAN, F.C.H. YEH et C. STROBECK. 1985. Temporal variation of the mating system in a natural population of jack pine. Genetics 109:569-584.
- DANCİK, B.P., et F.C.H. YEH. 1983. Allozymes variability and evolution of lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) and jack pine (*P. banksiana*) in Alberta. Can. J. Genet. Cytol.

25:57-64.

- DANSEREAU, P. 1991. Historique des feux d'un secteur de la forêt boréale abitibienne. Mémoire de M. Sc., Université du Québec à Montréal.
- DANZMANN, R.G., et G.P. BUCHERT. 1983. Isozyme variability in central Ontario jack pine populations. In: Proceedings of the twenty-eighth Northeastern Forest Tree Improvement Conference. University of New Hampshire, Durham, pp. 232-248.
- DAVIS, M.B. 1983. Quaternary history of deciduous forests of Eastern North America and Europe. Ann. Missouri Bot. Gard. 70:550-563.
- DESPONTS, M., et J.-P. SIMON. 1987. Structure et variabilité génétique de populations d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.P.S.) dans la zone hémiarctique du Nouveau-Québec. Can. J. For. Res. 9:1006-1012.
- ECKERT, R.T., R.J. JOLY et D.B. NEALE. 1981. Genetic of isozyme variants and linkage relationship among allozyme loci in 35 eastern white pine clones. Can. J. For. Res. 11:573-579.
- EL-KASSABY, Y.A., M.D. MEAGHER, J. PARKINSON et F.T. PORTLOCK. 1987. Allozyme inheritance, heterozygosity and outcrossing rate among *Pinus monticola* near Ladysmith, British Columbia. Heredity 58:173-181.
- ENDLER, J.A. 1977. Geographic variation, speciation and clines. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- FARRIS, M.A., et J.B. MITTON. 1984. Population density, outcrossing rate, and heterozygote superiority in ponderosa pine. *Evolution* 38:1151-1154.
- FERET, P.P. 1971. Isoenzyme variation in *Picea glauca* (Moench) Voss. seedlings. *Silvae Genet.* 20:46-49.
- FUTUYMA, D.J. 1986. *Evolutionary biology*. 2e édition, Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 600 p.
- GAGNON, J. 1990. Structures d'âges et succession dans des peuplements de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) soumis à des régimes de feux différents au sud de la forêt boréale en Abitibi. Mémoire de M. Sc., Université du Québec à Montréal, 150 p.
- GOVINDARAJU, D.R. 1988. A note on the relationship between outcrossing rate and gene flow in plants. *Heredity* 61:401-404.
- GOVINDARAJU, D.R., et B.P. DANKIK. 1986. Relationship between allozyme heterozygosity and biomass production in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) under different environmental conditions. *Heredity* 57:145-148.
- GOVINDARAJU, D.R., et B.P. DANKIK. 1987. Allozyme heterozygosity and homeostasis in germinating seeds of jack pine. *Heredity* 59:270-283.
- GURIES, R.P., et F.T. LEDIG. 1978. Inheritance of some polymorphic isoenzymes in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). *Heredity* 40:27-32.

- HAMRICK, J.L., et M.J.W. GODT. 1989. Allozymes diversity in plant species. In: Brown, A.D.H., M.T. Clegg, A.L. Kahler et B.S. Weir (éds). Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 43-63.
- HAMRICK, J.L., J.B. LINHART et J.B. MITTON. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10:173-200.
- HAMRICK, J.L., J.B. MITTON et Y.B. LINHART. 1981. Levels of genetic variation in forest trees: Influence of life history characteristics. In: Conkle, M.T. (éd.), Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects, USDA General Technical Report PSW-48, pp. 35-41.
- HAWLEY, G.J., D.H. DeHAYES et S.F. GAGE. 1988. The relationship between genetic diversity and stand viability : a case study with jack pine. In: Demeritt, M.E. Jr., (éd.), Proceedings of the Thirty-first Northeastern Tree Improvement Conference and the Sixth North Central Tree Improvement Association, University Park, Pennsylvanie, pp. 80-91.
- HEBERT, P., et M. BEATON. 1989. A practical handbook of cellulose acetate gel electrophoresis. Helena Laboratories, Beaumont, Texas.
- HUSBAND, B.C., et S.C.H. BARRETT. 1991. Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. Heredity 66:287-296.
- INOUE, K., et T. KAWAHARA. 1990. Allozyme differentiation and genetic structure in island and mainland Japanese populations of *Campanula punctata* (Campanulaceae). Am. J. Bot. 77:1440-1448.
- JAIN, S.K., et A.D. BRADSHAW. 1966. Evolutionary divergence among adjacent populations. 1. The evidence and its theoretical analysis. Heredity 20:407-441.

- JELINSKI, D.E., et I. HUTCHISON. 1988. Disturbance: Effects on genetic variation in natural populations. *Can. Geogr.* 32:79-80.
- KEELEY, J.E. 1981. Reproductive cycles and fire regime. *In*: Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan et W.A. Reiners (éds.). *Fire regimes and ecosystem properties*. USDA General Technical Report WO-26, pp.231-277.
- KNOWLES, P. 1984. Genetic variability among and within closely spaced populations of lodgepole pine. *Can. J. Genet. Cytol.* 26:177-184.
- KNOWLES, P. 1985. Comparison of isozyme variation among natural stands and plantations: jack pine and black spruce. *Can. J. For. Res.* 15:902-908.
- KOSKI, V. 1970. A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. *Comm. Inst. For. Fenn.* 70:1-78.
- LEDIG, T.F., R.P. GURIES et B.A. BONEFELD. 1983. The relationship of growth to heterozygosity in pitch pine. *Evolution* 37:1227-1238.
- LEVENE, H. 1949. On a matching problem arising in genetics. *Am. Math. Stat.* 20:91-94.
- LEVIN, D.A., et KERSTER. 1974. Gene flow in seed plants. *Evol. biol.* 7:139-220.

- LINHART, Y.B., J.B. MITTON, K.B. STURGEON et M.L. DAVIS. 1981. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Heredity* 46:407-426.
- LOVELESS, M.D., et J.L. HAMRICK. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:65-95.
- MISENTI, T.L., et D.H. DeHAYES. 1988. Genetic diversity of marginal vs central populations of pitch pine and jack pine. In: Demerritt, M.E. Jr., (éd.), *Proceedings of the Thirty-first Northeastern Forest Tree Improvement Conference and the Sixth North Central Tree Improvement Association*, University Park, Pennsylvanie, pp. 63-72.
- MITTON, J. B. 1983. Conifers. In: Steven D., S. Tankley, S. Thomas et J. Orton (éds.). *Isozymes in plant genetics and breeding*. Vol. 2 (Part B). Elsevier Science Publ. Press, New York, pp. 443-472.
- MITTON, J.B., et M.C. GRANT. 1984. Association among proteins heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:479-499.
- NEI, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Human Genet.* 41:225-233.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- NIE, N.H.L., C.H. HULL, J.G. JENKINS, K. STEINBRENNER et D.H. BENT. 1975. SPSS. Statistical package for the social sciences. McGraw-Hill Book Company, Toronto, 675 p.

- O'MALLEY, A.M., F.W. ALLENDORF et G.M. BLAKE. 1979. Inheritance of isozyme variation and heterozygosity in *Pinus ponderosa*. Biochem. Genet. 17:233-250.
- PERRY, D.J., et P. KNOWLES. 1989. Inheritance and linkage relationships of allozymes of eastern white cedar (*Thuja occidentalis*) in northwestern Ontario. Genome 32:245-250.
- PERRY, D.J., et P. KNOWLES. 1991. Spatial genetic structure within three sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands. Heredity 66:137-142.
- PLESSAS, M.E., et S.H. STRAUSS. 1986. Allozyme differentiation among populations, stands, and cohorts in Monterey pine. Can. J. For. Res. 16:1155-1164.
- ROSS, H.A., et J.L. HAWKINS. 1986. Genetic variation among local populations of jack pine (*Pinus banksiana*). Can. J. Genet. Cytol. 28:453-458.
- RUDIN, D. 1975. Inheritance of glutamate oxaloacetate-transaminases (GOT) from needles and endosperms of *Pinus sylvestris*. Hereditas 80:296-300.
- RUDOLPH, T.D. 1976. Cone set, seed yield, seed quality, and early seedling development of S<sub>2</sub> generation jack pine. In: Proceedings of the Tenth Central States Forest Tree Improvement Conference, West Lafayette, Indiana, pp. 42-60.
- RUDOLPH, T.D. 1981. Variation in early flowering of inbred jack pine families. In: Proceedings of the Second North Central Tree Improvement Conference, Lincoln, Nebraska, pp. 119-129.
- SARVAS, R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. Comm. Inst. For. Fenn. 53:1-198.

- SCHAAL, B.A., et W.G. SMITH. 1980. The apportionment of genetic variation within and among populations of *Desmodium nudiflorum*. *Evolution* 34:214-221.
- SNYDER, T.P., D.A. STEWART et A.F. STRICKLER. 1985. Temporal analysis of breeding structure in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). *Can. J. For. Res.* 15:1159-1166.
- SLATKIN, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16:393-430.
- SOKAL, R.R., et F.J. ROHLF. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, California, 859 p.
- STRAUSS, S.H., et M.T. CONKLE. 1986. Segregation, linkage, and diversity of allozymes in *Pinus attenuata*. *Theor. Appl. Genet.* 72:483-493.
- SWOFFORD, D.L., et R.B. SELANDER. 1981. BIOSYS-1: a fortran program for a comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* 72:281-283.
- TIGERSTEDT, P.M.A. 1983. Genetic mechanisms for adaptation: the mating system of scots pine. In: *Genetics: New frontiers. Proceedings of the XV International Congress of Genetics*. Oxford and IBH Publ., New Delhi-Bombay-Calcutta, pp. 317-322.
- TOBOLSKI, J.J. 1979. Inheritance of polymorphic isozymes in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). In: *Proceedings of the First North Central Tree Improvement Conference*, pp. 147-154.
- TREMBLAY, M., et J.-P. SIMON. 1989. Genetic structure of marginal populations of white spruce (*Picea glauca*) at its northern limit of distribution in Nouveau-Québec. *Can. J. For. Res.* 19:1371-1379.

- WORKMAN, P.L. 1969. The analysis of simple genetic polymorphism. Hum. Biol. 41:97-114.
- WORKMAN, P.L., et J.D. NISWANDER. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. Am. J. Human Genet. 22:24-49.
- WRIGHT, S. 1932. The role of mutation, inbreeding, cross-breeding and selection in evolution. Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics 1:356-366.
- WRIGHT, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution 19:395-420.
- WRIGHT, S. 1978a. Evolution and the genetics of populations. Vol. II. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 511 p.
- WRIGHT, S. 1978b. Evolution and the genetics of populations. Vol. IV. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 580 p.
- XIE, C.Y., et P. KNOWLES. 1991. Spatial genetic substructure within natural populations of jack pine (*Pinus banksiana*). Can. J. Bot. 69:547-551.

## CHAPITRE II

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

## 1. INTRODUCTION

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

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

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

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

## **2. MATERIEL ET METHODE**

### **2.1. Echantillonnage**

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

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

### 2.1.2. Evaluation du degré de sérotoninisme des individus en laboratoire

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

## 2.2. Analyse des données

### 2.2.1. Taille ou âge requis pour développer le sérotoninisme

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

Pour déterminer la taille ou l'âge requis pour développer le caractère, deux ensembles de données ont été utilisés: 1) les individus qui

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

### 2.2.2. Taille ou âge requis pour le développement complet du sérotoninisme

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

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

Dans un premier temps, nous avons voulu établir si la proportion de cônes fermés d'un individu (PCF) pour ses cônes matures depuis plus d'un an était significativement différente de celle observée pour ses cônes de 1 an, dont l'ouverture a été déterminée en laboratoire. Pour chacun des individus, les PCF ont été calculées par année de maturité.

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

Pour établir l'effet de la hauteur des branches sur l'ouverture des cônes, toutes les branches de chaque individu ont été divisées en deux classes selon la présence ou l'absence de cônes ouverts, en excluant les cônes de 1 an. Les branches ont été classifiées ainsi en vue de déterminer le point de coupure où la différence entre la présence et l'absence de cônes ouverts était la plus grande, puisque la chaleur dégagée près du sol est susceptible de faire ouvrir les cônes sérotonineux. La procédure de partition décrite précédemment a été utilisée pour diviser les hauteurs estimées des branches en deux classes avec les classes de présence-absence de cônes ouverts comme variable de référence (Legendre et Legendre 1983). La valeur seuil de partition est de 2,6 m avec un coefficient d'incertitude de 0,045. Cette partition indiquait qu'en général, il y a plus de cônes ouverts

sur les branches inférieures à 2,6 m.

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

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

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

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

### 3. RESULTATS

#### 3.1. Taille ou âge requis pour développer le sérotoninisme

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

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

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

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

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

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

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

A) Individus coupés

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

B) Tous les individus

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

<sup>1</sup> Valeurs des composantes du khi-carré de Pearson (X<sup>2</sup>p).

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

### **3.2. Taille ou âge requis pour le développement complet du sérotoninisme**

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

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

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

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

A) Résultats de la procédure de partition.

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

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

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

<sup>1</sup> Coefficient d'incertitude asymétrique.

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

<sup>3</sup> Composantes du khi-carré de Pearson (X<sup>2</sup>p). Seuil de probabilité globale: \*\* 0,01 ≥ p > 0,001; \*\*\* p ≤ 0,001.

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

| Année                                                | Rang moyen <sup>1</sup> |
|------------------------------------------------------|-------------------------|
| <b>A) Tous les individus (n = 109<sup>2</sup>)</b>   |                         |
| 1 an                                                 | 2,44 a                  |
| 2 ans                                                | 2,94 a                  |
| 3 ans                                                | 2,85 a                  |
| 4 ans et plus                                        | 1,77 b                  |
| $X^2 = 54,38$                                        | d.l. = 3    p = 0,000   |
| <b>B) Individus de 0 à 7 cm de DHP (n = 8)</b>       |                         |
| 1 an                                                 | 2,57 a                  |
| 2 ans                                                | 3,07 a                  |
| 3 ans                                                | 2,86 a                  |
| 4 ans et plus                                        | 1,50 a                  |
| $X^2 = 6,13$                                         | d.l. = 3    p = 0,106   |
| <b>C) Individus de 7 à 10 cm de DHP (n = 19)</b>     |                         |
| 1 an                                                 | 2,62 ab                 |
| 2 ans                                                | 3,03 a                  |
| 3 ans                                                | 2,62 ab                 |
| 4 ans et plus                                        | 1,74 b                  |
| $X^2 = 9,11$                                         | d.l. = 3    p = 0,028   |
| <b>D) Individus de 10 cm et plus de DHP (n = 82)</b> |                         |
| 1 an                                                 | 2,39 b                  |
| 2 ans                                                | 2,92 a                  |
| 3 ans                                                | 2,88 ab                 |
| 4 ans et plus                                        | 1,81 c                  |
| $X^2 = 39,69$                                        | d.l. = 3    p = 0,000   |

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

|                                      | Test  | d.l.   | p     | Rang moyen | Différence<br>moyenne PCF (%) <sup>1</sup> |                  |     |        |
|--------------------------------------|-------|--------|-------|------------|--------------------------------------------|------------------|-----|--------|
| A) Tous les individus                |       |        |       |            |                                            |                  |     |        |
| Hauteur de branche (n = 90)          | (Z)   | 2,809  | 1     | 0,005      | Haute<br>Basse                             | 42,42a<br>29,86a | H-B | 10,82  |
| Année de maturité (n = 109)          | (X²)  | 58,808 | 3     | 0,000      | 1 an                                       | 2,78a            | 1-2 | 0,57   |
|                                      |       |        |       |            | 2 ans                                      | 2,76a            | 1-3 | 2,02   |
|                                      |       |        |       |            | 3 ans                                      | 2,78a            | 1-4 | 10,06  |
|                                      |       |        |       |            | 4 ans                                      | 1,68b            | 2-3 | 1,44   |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 2-4 | 10,03  |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 3-4 | 8,58   |
| Interaction (n = 30)                 | (X²)  | 2,470  | 3     | 0,481      |                                            |                  |     |        |
| B) Individus de 0 à 7 cm de DHP      |       |        |       |            |                                            |                  |     |        |
| Hauteur de branche (n = 8)           | (Z)   | 0,944  | 1     | 0,345      | Haute<br>Basse                             | 3,75a<br>3,00a   | H-B | 6,50   |
| Année de maturité (n = 8)            | (X²)  | 5,437  | 3     | 0,142      | 1 an                                       | 2,63a            | 1-2 | -3,00  |
|                                      |       |        |       |            | 2 ans                                      | 2,69a            | 1-3 | -12,50 |
|                                      |       |        |       |            | 3 ans                                      | 3,06a            | 1-4 | 7,47   |
|                                      |       |        |       |            | 4 ans                                      | 1,63a            | 2-3 | -9,50  |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 2-4 | 10,47  |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 3-4 | 19,97  |
| Interaction (--)                     | ----- | -      | ----- |            |                                            |                  |     |        |
| C) Individus de 7 à 10 cm de DHP     |       |        |       |            |                                            |                  |     |        |
| Hauteur de branche (n = 20)          | (Z)   | 1,193  | 1     | 0,233      | Haute<br>Basse                             | 9,00a<br>6,50a   | H-B | 12,09  |
| Année de maturité (n = 19)           | (X²)  | 7,358  | 3     | 0,061      | 1 an                                       | 2,89a            | 1-2 | 2,11   |
|                                      |       |        |       |            | 2 ans                                      | 2,74a            | 1-3 | 3,71   |
|                                      |       |        |       |            | 3 ans                                      | 2,53a            | 1-4 | 10,06  |
|                                      |       |        |       |            | 4 ans                                      | 1,84a            | 2-3 | 1,59   |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 2-4 | 7,94   |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 3-4 | 6,34   |
| Interaction (n = 5)                  | (X²)  | 0,720  | 3     | 0,869      |                                            |                  |     |        |
| D) Individus de 10 cm et plus de DHP |       |        |       |            |                                            |                  |     |        |
| Hauteur de branche (n = 62)          | (Z)   | 2,319  | 1     | 0,020      | Haute<br>Basse                             | 30,55a<br>21,60b | H-B | 10,98  |
| Année de maturité (n = 82)           | (X²)  | 47,886 | 3     | 0,000      | 1 an                                       | 2,76a            | 1-2 | 0,57   |
|                                      |       |        |       |            | 2 ans                                      | 2,77a            | 1-3 | 3,04   |
|                                      |       |        |       |            | 3 ans                                      | 2,82a            | 1-4 | 11,03  |
|                                      |       |        |       |            | 4 ans                                      | 1,65b            | 2-3 | 2,48   |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 2-4 | 10,46  |
|                                      |       |        |       |            |                                            |                  | 3-4 | 7,99   |
| Interaction (n = 24)                 | (X²)  | 2,613  | 3     | 0,455      |                                            |                  |     |        |

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

#### 4. DISCUSSION

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

La proportion moyenne de cônes fermés de la première année de maturité, indicatrice de la variabilité génétique dans le degré de sérotoninisme des individus, ne diffère pas significativement de celles des cônes produits dans les deux années de maturité précédentes. Cependant, la PCF des cônes matures depuis 4 ans ou plus est légèrement mais significativement inférieure (d'environ 10%) à celles des cônes plus jeunes. Des cônes relativement vieux ont été échantillonnés dans la classe de maturité de 4 ans et plus, probablement jusqu'à une

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

La PCF plus faible de l'ordre de 10%, sur les branches inférieures à 2,6 m pourrait s'expliquer par la chaleur reflétée près du sol. Les cônes sur les branches basses sont effectivement susceptibles de subir des températures supérieures à 50° C pendant des périodes de plusieurs heures. Eyre et LeBarron (1944) ont montré que la dispersion des graines de cônes sérotineux pouvait être considérable lorsque les cônes étaient situés à moins de 30 cm du sol. Toutefois, cette dispersion devenait à peu près nulle entre 30 cm et 150 cm. L'absence d'une interaction significative entre la hauteur des cônes et l'année de maturité de même que les comparaisons appariées entre les 2 hauteurs de branche pour les cônes de 1 an, indiquent que les mêmes tendances sont observées tant chez les cônes de 1 an, soumis à une température contrôlée, que chez

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

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

facteur responsable de l'ouverture des cônes fermés de pin gris, tant chez les individus de taille faible que chez ceux de forte taille.

## 5. CONCLUSION

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

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

## 6. BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, R., et A.B. WARDROP. 1964. The opening and shedding mechanism of the female cones of *Pinus radiata*. Aust. J. Bot. 12:125-134.
- BEAUFAIT, W.B. 1960. Some effects of high temperatures on the cones and seeds of jack pine. For. Sci. 6:194-199.
- BISHOP, Y.M.M., S.E. FIENBERG et P.W. HOLLAND. 1975. Discrete multivariate analysis: theory and practice. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 557 p.
- BORCHERT, M. 1985. Serotiny and cone-habit variation in populations of *Pinus coulteri* (Pinaceae) in the southern coast ranges of California. Madroño 32:29-48.
- BRADLEY, J. V. 1968. Distribution-free statistical tests. Prentice-Hall, Englewood Cliff, New Jersey.
- CAMERON, H. 1953. Melting point of bounding material in lodgepole and jack pine cone. Silvicultural leaflets 86, 3 p.
- CAYFORD, J.H. 1957. Jack pine regeneration - A review of literature. Canada, Dept. North. Aff. and Nat. Res., Forestry Branch, Forest Research Div., S&M Report 57-9, Ottawa, 53 p.
- CHRISTENSEN, N.L. 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. In: Pickett, S.T.A., et P.S. White (éds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics, Academic Press, New York, pp. 86-100.
- CRITCHFIELD, W.D. 1980. Genetics of lodgepole pine. USDA, Forest Service Research Paper WO-37.
- CRITCHFIELD, W.B. 1985. The late Quaternary history of lodgepole and jack pines. Can. J. For. Res. 15:749-772.
- CROSSLEY, D.I. 1956. Effect of crown cover and slash density on the release of seed from slash-borne pine cones. Can. Dept. North Aff. and Nat. Resources, For. Res. Div. Technical Note 41, 51 p.

- EYRE, F. H., et R. K. LeBARRON. 1944. Management of jack pine stands in the Lake States. USDA, Technical Report No. 863, 66 p.
- GAGNON, J. 1990. Structures d'âges et succession dans des peuplements de pins gris (*Pinus banksiana* Lamb. ) soumis à des régimes de feux différents au sud de la forêt boréale, en Abitibi. Mémoire de M. Sc., Université du Québec à Montréal, 150 p.
- GIVNISH, T.J. 1981. Serotiny, geography, and fire in the Pine Barrens of New Jersey. *Evolution* 35:101-123.
- HARPER, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York, 892 p.
- HENDRICKSON, W.H. 1972. Perspective on fire and ecosystems in the United States. In: Fire in the environment symposium proceedings. USDA, Forest Service, pp. 29-33.
- HOLLANDER, M., et D.A. WOLFE. 1973. Nonparametric statistical Methods. Wiley Series Probability and Mathematical Statistics, New York.
- LAMONT, B.B., D.C. LeMAITRE, R.M. COWLING et N.J. ENRIGHT. 1991. ~~Campy~~ seed storage in woody plants. *Bot. Rev.* 57:277-317.
- LEGENDRE, L., and P. LEGENDRE. 1983. Partitioning ordered variables into discrete states for discriminant analysis of ecological classifications. *Can. J. Zool.* 61:1002-1010.

- LEGENDRE, L., et P. LEGENDRE. 1984. Ecologie numérique. I. Le traitement des données écologiques. 2e édition, Presses de l'Université du Québec, Québec, 260 p.
- LOTAN, J.E. 1964. Regeneration of lodgepole pine: a study of slash disposal and cone opening. U.S. Forest Serv. Res. note INT-16, 4 p.
- LOTAN, J.E. 1975. The role of cone serotiny in lodgepole pine forests. In: D.M. Baumgartner (éd.). Management of lodgepole pine ecosystems: Symposium Proceedings. Washington State University, pp. 516-535.
- MASON, D.T. 1915. The life history of lodgepole pine in the Rocky Mountains. USDA Bulletin 154.
- McMASTER, G.S., et P.H. ZEDLER. 1981. Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana* (Torrey Pine). Oecologia 51:62-66.
- MUIR, P.S., et J.E. LOTAN. 1985. Disturbance history and serotiny of *Pinus contorta* in western Montana. Ecology 66:1658-1668.
- NEUMANN, F.P., T. SCHANTZ-HANSEN et L.W. REES. 1964. Cone scale movements of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). Minnesota Forestry Notes 142, 2 p.
- NIE, N.H.L., C.H. HULL, J.G. JENKINS, K. STEINBRENNER et D.H. BENT. 1975. SPSS. Statistical package for the social sciences. McGraw-Hill Book Company, Toronto, 675 p.
- ROE, E. I. 1963. Seed stored in cones of some jack pine stands, northern Minnesota. Lake States Forest Experimental Station, U.S. Forest Service, Res. Paper LS-1, pp. 1-14.

- RUDOLPH, T.D., R.E. SCHOENIKE et T. SCHANTZ-HANSEN. 1959. Results of one parent progeny tests relating to the inheritance of open and closed cones in jack pine. Minnesota Forestry Notes 78, 2 p.
- SCHOENIKE, R.E. 1976. Geographical variations in jack pine (*Pinus banksiana*). Agricultural Experiment Station, University of Minnesota, Bull. No. 304, 47 p.
- SITTMAN, K., et H. TYSON. 1971. Estimates of inbreeding in *Pinus banksiana*. Can. J. Bot. 49:1241-1245.
- TEICH, A.H. 1970. Cone serotiny and inbreeding in natural populations of *Pinus banksiana* and *Pinus contorta*. Can. J. Bot. 48:1805-1809.
- WARDROP, A.B. 1983. The opening mechanism of follicles of some species of *Banksia*. Aust. J. Bot. 31:485-500.
- WERNER, P.A., et H. CASWELL. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution for teasel (*Dispacus sylvestris* Huds.). Ecology 58:1103-1111.
- ZAMMIT, C., et M. WESTOBY. 1988. Pre-dispersal seed losses, and the survival of seeds and seedlings of two serotinous *Banksia* shrubs in burnt and unburnt heath. J. Ecol. 76:200-214.

### CHAPITRE III

EFFETS DE DEUX REGIMES DES FEUX DISTINCTS  
SUR LE SEROTINISME DU  
PIN GRIS  
(*Pinus banksiana* Lamb.)

## 1. INTRODUCTION

Le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) est une espèce importante de la forêt boréale qui occupe une vaste aire de répartition. Les feux sont considérés comme des perturbations indispensables à son cycle vital (Cayford et McRae 1983). Les études ont montré que le feu est le principal facteur qui contrôle la distribution de cette espèce dans le temps et dans l'espace, de même que la dynamique de ses populations (Eyre et LeBarron 1944; Cayford et McRae 1983; Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Sa capacité de rétention des graines dans des cônes sérotineux, comme chez plusieurs autres espèces de pins, est considérée comme l'une des adaptations majeures à la récurrence des incendies (Hendrickson 1972; Cayford et McRae 1983; Lamont *et al.* 1991b). Une température de 50° C est requise pour faire fondre la sérotine, une cire qui recouvre les cônes sérotineux, permettant alors leur ouverture (Cameron 1953; Beaufait 1960). Comme chez le pin tordu, *Pinus contorta* var. *latifolia*, et le pin rigide, *P. rigida*, on observe chez le pin gris des individus sérotineux et non sérotineux (Rudolph *et al.* 1959; Schoenike 1976; Muir et Lotan 1985a). Toutefois, les individus mixtes (i.e. porteurs des deux types de cônes) sont fréquents, contrairement aux deux espèces précédentes (Rudolph *et al.* 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971). Bien que l'on ne connaisse pas exactement le mécanisme de transmission du caractère sérotineux, il apparaît être sous un contrôle monogénique à 2 allèles codominants (Teich 1970; Sittman et Tyson 1971). Des facteurs environnementaux et de développement peuvent toutefois affecter le degré de sérotinisme exprimé par les individus de cette espèce. Ainsi, comme chez le pin tordu et le pin rigide, les pins gris de faible taille ne portent généralement pas de cône fermé (Cayford 1957; Schoenike 1976; Critchfield 1985). Les résultats du chapitre précédent ont montré que les pins gris n'ayant pas atteint une taille de 7 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) n'ont généralement aucun cône fermé, vraisemblablement à cause de leur juvénilité. De plus, il a été démontré que les individus n'ayant pas atteint 10 cm de DHP montrent une tendance à la croissance dans leur proportion de cônes fermés, d'année en année. Sur le même individu, les cônes portés sur les branches inférieures à 2,6 m ou ceux âgés de 4 années ou plus ont aussi tendance à s'ouvrir comparativement aux cônes plus jeunes ou portés sur

des branches plus élevées, bien que les différences soient relativement faibles (proportion de 10% inférieure environ).

La récurrence des feux est généralement considérée comme le principal facteur ayant exercé une pression sélective sur le sérotoninisme interspécifique, tant chez des espèces de la famille des *Pinaceae* de la forêt boréale ou de la côte ouest américaine, que chez des espèces de climats méditerranéens, telles les *Banksia* australiens (Hendrickson 1972; Vogl 1973; Schoenike 1976; McMaster et Zedler 1981; Cowling et Lamont 1985; Muir et Lotan 1985a; Zammit et Westoby 1987a, 1987b). Au niveau infra-spécifique, des variations graduelles dans le degré de sérotoninisme des populations sont expliquées par des variations clinales pour certains paramètres du régime des feux (Schoenike 1976; Borchert 1985; Cowling et Lamont 1985). Ainsi, puisque les graines emmagasinées dans les cônes sérotineux sont viables pour plusieurs années et qu'elles constituent une banque de graines sur la plante, les individus sérotineux sont en mesure d'assurer la régénération lors de feux (Vogl 1973; Zedler 1977; Perry et Lotan 1979; McMaster et Zedler 1981; Cayford et McRae 1983; Muir et Lotan 1985a; Zammit et Westoby 1988). Toutefois, ces individus sont moins susceptibles de profiter d'autres types de perturbations que le feu, telles les chablis, les avalanches ou les chutes d'arbre, comparativement à des individus porteurs de cônes non sérotineux (Muir et Lotan 1985a). On estime également que les individus sérotineux sont favorisés lorsque les feux sont fréquents et/ou que leur intensité est létale (Vogl 1973; Zedler 1977; Perry et Lotan 1979; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a). A une échelle régionale, les populations de plusieurs espèces montrent des variations dans leur sérotoninisme. Ces variations sont attribuées au type, à l'intensité, à la fréquence et à l'histoire récente des perturbations dont elles sont issues (Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a; Borchert 1985). L'occurrence, l'intensité et le patron spatial des feux sont des composantes

importantes du régime des perturbations qui risquent d'influencer les stratégies reproductives d'une espèce et donc, leur degré de sérotoninisme (Keeley 1981).

A notre connaissance, aucune étude n'a visé à déterminer si des régimes des feux distincts, à une échelle régionale, constituaient une pression sélective sur le sérotoninisme des individus de populations d'une espèce. La région du lac Duparquet, Abitibi, Québec, nous offre la possibilité de tester cette hypothèse, puisque plusieurs des paramètres du régime des feux qui y a cours diffèrent substantiellement de ceux qui sont typiques du régime de la forêt boréale. En effet, les îles de ce lac sont affectées d'un régime des feux complexe, caractérisé par une occurrence élevée de feux d'intensité variable, et qui incendient des surfaces relativement faibles (Bergeron 1991). Par contre, l'unité de paysage terrestre adjacente est affectée du régime des feux typique de la forêt boréale où les feux sont intenses et de grandes surfaces tandis que leur occurrence est faible (Heinselman 1981; Van Wagner 1983; Bergeron 1991; Dansereau et Bergeron 1992). Le régime des feux affectant chacune des unités de paysage change donc de manière relativement abrupte entre la berge et les îles du lac (Bergeron 1991).

Des populations dont la dynamique est étroitement liée aux incendies de forêt, telles celles de pins gris (*Pinus banksiana* Lamb.), devraient être particulièrement sensibles à ces régimes des feux différents. L'objectif principal de l'étude est donc de démontrer que des régimes des feux distincts, à une échelle régionale, exercent des pressions sélectives différentielles suffisamment élevées sur les individus, affectant leur degré de sérotoninisme, pour différencier à ce niveau, les populations de pins gris qui en sont affectées. Dans cette optique, nous supposons que, même à un niveau régional, les pressions engendrées par le régime des feux du lac, et ce, en dépit du flux génique important démontré au chapitre I, sont suffisantes pour avantager les individus non sérotonineux et mixtes tandis que celles engendrées par le régime de la terre ferme favoriseraient les individus sérotonineux. Dans un premier temps, l'effet du type d'établissement (i.e. après un feu ou en absence de feu) des individus sur leur sérotoninisme a été analysé. Nous avons également tenté de distinguer

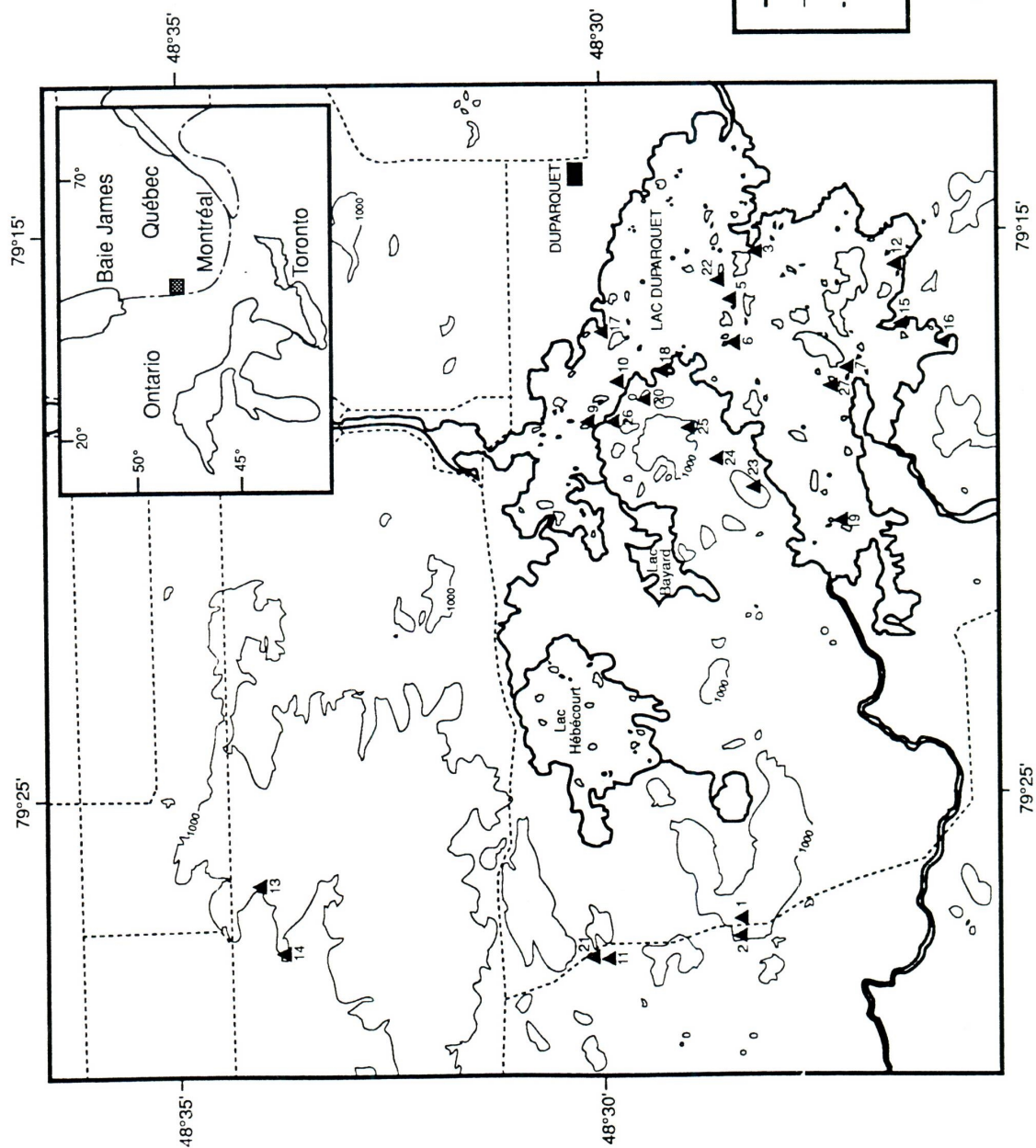
l'influence de l'histoire récente des feux (type de perturbation et temps sans perturbation) de l'effet à plus long terme des deux régimes des feux sur le sérotoninisme des populations.

## 2. REGIME DES FEUX DES DEUX UNITES DE PAYSAGE

Deux unités de paysage distinctes ont été sélectionnées au sud du lac Abitibi (figure 1). L'unité de paysage insulaire est constituée des îles et des péninsules du lac Duparquet. Ce lac occupe une superficie approximative de 50 km<sup>2</sup> et comporte environ 170 îles dont la taille varie de quelques mètres carrés à plus d'un kilomètre carré. Le territoire adjacent à l'ouest du lac Duparquet constitue l'unité de paysage terrestre. Les collines du secteur terrestre ont des dépôts morainiques remaniés ou érodés, tandis que les sites mésiques sont couverts de l'argile déposée par les lacs proglaciaires (Bergeron *et al.* 1982). La topographie de ce territoire est relativement plane dans la section ouest tandis qu'elle est plus accidentée dans le secteur bordé par les lacs Hébécourt, Bayard et Duparquet (figure 1).

En forêt boréale, on reconnaît que l'intervalle de temps entre deux feux est relativement long, ceux-ci étant déclenchés au moment de périodes de sécheresse assez sévère (Heinselman 1981; Van Wagner 1983). La superficie et l'intensité de ces feux sont généralement grandes. Ces incendies, à cause de leur surface et de leur intensité, ont tendance à affecter de façon égale les différents types de végétation de même que les différentes formes topographiques. Toutefois, dans ce biome, des lacs avec de nombreuses îles peuvent être affectés d'un régime des feux complexe, particulièrement à cause de la présence de nombreux coupe-feu. Ainsi, des études antérieures menées au lac Duparquet ont permis de vérifier que dans cette unité de paysage, il existe effectivement un régime des feux particulier, où l'on observe à la fois l'occurrence de feux qui sont létaux à la majorité des arbres, et de feux non létaux, d'intensité variable, qui laissent des survivants (Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991). Ce régime particulier du lac Duparquet apparaît être le facteur responsable du maintien des populations d'espèces telles que *Pinus resinosa*, *Juniperus communis* et *Thuja occidentalis*, qui sont absentes ou moins abondantes dans le territoire terrestre adjacent au lac (Bergeron et Bouchard 1984; Bergeron et Gagnon 1987; Diotte et Bergeron 1989; Bergeron et Dubuc 1989).

Figure 1. Carte de localisation du territoire et des vingt-cinq populations de pin gris étudiées.



Dansereau (1991) a reconstitué l'historique des feux dans un territoire de 11 715 ha constituant l'unité de paysage terrestre. Parmi les 7 feux répertoriés (1760, 1797, 1823, 1870, 1909, 1919 et 1923), ceux de 1760 et de 1923 ont couvert des superficies respectives d'au moins 7264 et 3282 ha. Ces feux ont dévasté tous les types de dépôts, incendiant même des territoires inondés. Quatre autres feux ont affecté de plus petites surfaces, dans le territoire bordé par les lacs Duparquet et Bayard (figure 1). Sur tout le territoire, un seul feu non létal de 4,5 ha sur une crête rocheuse, en 1909, a été inventorié.

Pour le secteur compris entre les lacs Duparquet et Bayard, Dansereau (1991) a calculé un cycle de feu de 135 années. L'auteur considère que le cycle de feu pour la portion ouest de ce territoire pourrait être du même ordre de grandeur, même si le faible nombre de feux ne permet pas son calcul.

Dans une étude plus spécifique au lac Duparquet, Bergeron (1991) a comparé le régime des feux des berges et des îles du lac. L'occurrence des feux est plus élevée sur les îles que sur les berges. Huit des 37 feux répertoriés sur les berges ont brûlé plus de 75% du territoire, tandis que les feux sur les îles ont couvert des surfaces variables mais relativement faibles. De plus, l'occurrence d'un feu sur une île est indépendante de celle d'autres îles ou berges, indiquant l'allumage *in situ*. Alors que les feux des berges sont généralement d'intensité létale aux arbres, environ la moitié des îles ont subi des feux non létaux, certaines îles en ayant subi plus de 5. Le cycle calculé pour la période d'avant 1870 pour les îles est significativement plus long que celui calculé pour les berges (74 ans et 63 ans respectivement) tandis que pour la période la plus récente, le cycle de feu des îles ne diffère pas de celui des berges, même s'il est légèrement plus long (112 ans comparativement à 99 ans). Les changements dans les cycles des feux observés depuis 1870 apparaissent être liés au réchauffement du climat suite à la fin du petit âge glaciaire (ca 1850).

Le tableau I résume les différences entre le régime des feux des deux unités de paysage. Ainsi, alors que l'intensité des feux dans l'unité terrestre est létale, l'intensité des feux sur les îles est variable. La surface des feux sur les îles du lac est relativement

faible résultant d'un allumage *in situ*. Sur l'unité terrestre, les feux ont de grandes surfaces et l'occurrence d'un feu dans un site n'est pas indépendante de celle à un autre site. De plus, l'occurrence de feu est plus élevée sur le lac que sur la terre ferme. Le cycle de feu est légèrement plus long sur le lac que sur la terre ferme, tout au moins pour la période précédant 1870.

Tableau I. Synthèse des différences entre les régimes des feux des deux unités de paysage.<sup>1</sup>

|                       | Unité de paysage<br>terrestre                                                 | Unité de paysage<br>insulaire                              |
|-----------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|
| Distribution spatiale | - Allumage <i>in situ</i><br>et <i>ex situ</i><br>- Dépendance entre<br>sites | - Allumage <i>in situ</i><br>- Indépendance entre<br>sites |
| Occurrence            | - Faible                                                                      | - Elevée                                                   |
| Cycle                 | - Relativement plus<br>court                                                  | - Relativement<br>long                                     |
| Surface               | - Grande                                                                      | - Faible                                                   |
| Intensité             | - Létal                                                                       | -Variable:de létal à<br>non létal                          |

<sup>1</sup> Données synthétisées des travaux de Bergeron (1991) et de Dansereau (1991).

### 3. MATERIEL ET METHODES

#### 3.1. Echantillonnage

Vingt-cinq stations ont été sélectionnées en fonction de leur accessibilité, de la présence de données sur l'histoire de feux et parce qu'elles comportaient un minimum de 40 individus. Elles ont également été choisies afin de représenter le maximum de variabilité dans l'historique des feux, pour chacune des deux unités de paysage. Afin de rendre les deux unités de paysage comparables, les populations sont localisées uniquement sur site xérique, puisque la majorité des populations insulaires de pins gris se rencontraient dans ce type d'habitat. L'échantillonnage a eu lieu au cours des étés 1987 et 1988. Vingt quadrants centrés sur le point ont été utilisés pour déterminer la densité et la composition arborescente de chacune des stations (Cottam et Curtis 1956). Les deux pins gris les plus proches de chacun des points, dans des quadrants différents, pour un total de 40, ont été mesurés pour leur diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et échantillonnés avec une sonde de Presler pour en déterminer l'âge<sup>5</sup>. A l'aide des structures d'âge et de l'historique des feux des populations, déterminés dans la présente étude ou dans d'autres études portant sur ce territoire (Bergeron et Gagnon 1987; Archambault 1990; Gagnon 1990; Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991; Dansereau 1991; Dansereau et Bergeron 1992; tableau II), chacune des populations a été subdivisée en groupes d'individus provenant d'un type d'établissement particulier: les individus établis après feu et ceux établis en absence de feu. Le type d'établissement après feu est constitué des individus établis dans les 10 années suivant un feu. Cet intervalle de temps

---

<sup>5</sup> Certaines îles ont été échantillonnées exhaustivement pour tous les pins gris, lorsque moins de 50 individus y étaient présents. De plus, la station 27 a été échantillonnée pour tous les pins gris présents sur l'île (N=245) dans le cadre d'une autre étude (Bergeron et Brisson 1990). Le sérotoninisme de ces arbres a été évalué à la lunette d'approche et aucun n'a été coupé. De tous ces individus, 113 avaient un DHP supérieur à 10 cm. Parmi ces derniers, 24 individus ont été sélectionnés de façon aléatoire pour être inclus dans les analyses d'hétérogénéité et dans les modèles log-linéaires.

Tableau II. Description des populations échantillonnées et de leurs histoires de feux.

| Population | Nombre d'individus |                       | Unité de paysage      | Histoire de feux <sup>1</sup>                          |
|------------|--------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------------------------------------|
|            | Total              | DHP > 10 cm           |                       |                                                        |
| 1          | 42                 | 19                    | terrestre             | F 1923                                                 |
| 2          | 40                 | 20                    | terrestre             | F 1923                                                 |
| 11         | 40                 | 16                    | terrestre             | F 1760                                                 |
| 13         | 40                 | 0                     | terrestre             | F 1975                                                 |
| 14         | 40                 | 10                    | terrestre             | F 1941                                                 |
| 15         | 40                 | 30                    | terrestre (berge)     | F 1887                                                 |
| 16         | 40                 | 10                    | terrestre (berge)     | F 1944                                                 |
| 18         | 40                 | 9                     | terrestre (berge)     | F 1870                                                 |
| 20         | 40                 | 30                    | terrestre             | F 1870                                                 |
| 21         | 40                 | 13                    | terrestre             | F 1760                                                 |
| 23         | 40                 | 27                    | terrestre             | F 1797                                                 |
| 24         | 40                 | 31                    | terrestre             | F 1870, f 1909                                         |
| 25         | 40                 | 14                    | terrestre             | F 1919                                                 |
| 26         | 40                 | 27                    | terrestre             | F 1870                                                 |
| 3          | 40                 | 20                    | insulaire (île)       | F 1833, f 1928                                         |
| 5          | 45                 | 20                    | insulaire (île)       | F 1854, f 1880, f 1891                                 |
| 6          | 40                 | 19                    | insulaire (île)       | f 1847, F 1875                                         |
| 7          | 47                 | 14                    | insulaire (île)       | f 1819, F 1935                                         |
| 9          | 40                 | 9                     | insulaire (île)       | f 1845, F 1868, f 1892                                 |
| 10         | 40                 | 22                    | insulaire (île)       | f 1881, F 1900, f 1943                                 |
| 12         | 40                 | 12                    | insulaire (île)       | f 1745, f 1794, f 1882, F 1944                         |
| 19         | 48                 | 22                    | insulaire (île)       | f 1795, f 1825, f 1829, f 1862, F 1905, f 1930, f 1949 |
| 22         | 40                 | 20                    | insulaire (île)       | f 1766, F 1840, f 1905, f 1911                         |
| 27         | 245                | 113 <sup>2</sup> (24) | insulaire (île)       | F 1799, f 1849, f 1881, f 1901, f 1914                 |
| 17         | 40                 | 12                    | insulaire (péninsule) | F 1870                                                 |

<sup>1</sup> F: feu létal; f: feu non létal;

<sup>2</sup> Pour les analyses log-linéaires et les tests d'hétérogénéité, 24 individus de cette station ont été sélectionnés aléatoirement.

a été sélectionné pour tenir compte de l'imprécision sur la datation de la naissance des individus due à l'utilisation de la sonde de Presler, de même que de la possibilité de régénération pendant les quelques années suivant un feu (Thomas et Wein 1985). Cette subdivision des populations en divers types d'établissement a été réalisée afin de pouvoir vérifier si le fait de s'établir après un feu favorise effectivement les individus à haut degré de sérotoninisme, puisqu'ils devraient être majoritairement issus de tels parents. Par contre, lors d'établissement en absence de feu, les individus non sérotonineux ou mixtes devraient être plus abondants, puisque dans ces circonstances, la régénération devrait être assurée principalement par des progéniteurs porteurs de cônes ouverts (non sérotonineux ou mixtes). Dans les populations terrestres, à l'exception de la population 24 qui a subi un feu non létal (tableau II), il n'y a donc que deux groupes d'individus possibles. Pour les stations insulaires toutefois, plusieurs groupes sont possibles. Par exemple, dans la population 3 où l'on a observé deux feux (en 1833 et en 1928; tableau II), les individus qui se sont installés après le feu de 1833, soit entre 1833 et 1843, sont considérés comme établis après un feu létal, ceux nés entre 1844 et 1927, de même qu'après 1938 sont considérés comme établis en absence de feu et finalement, ceux qui se sont installés entre 1928 et 1938, se sont établis après un feu non létal.

Dans chacun des types d'établissement, un nombre d'individus proportionnel au nombre total d'individus de chacun de ces groupes a été sélectionné aléatoirement, de façon à obtenir un total de dix individus. Ceux-ci ont été coupés ou émondés et échantillonnés sur les 50 derniers centimètres de chaque branche. Les nombres de cônes fermés et ouverts ont été déterminés par branche et par classe de maturité de cônes (en 4 classes: 1) cônes de 1 an, i.e. matures à la fin de l'été d'échantillonnage, 2) 2 ans, 3) 3 ans ou 4) 4 ans et plus; c.f. chapitre II). L'année de maturité des cônes a été définie en observant les cicatrices annuelles laissées par le bourgeon terminal. Pour les 30 autres individus de chacune des populations, les cônes fermés et ouverts par branche ont été dénombrés à l'aide de lunettes d'approche.

Puisque l'ouverture des cônes non sérotonineux de l'année n'a lieu qu'à l'automne, ils ont été dénombrés séparément des cônes plus vieux, leur couleur brun-vert permettant de les distinguer (Neumann et al. 1964).

### 3.2. Analyses statistiques

Cinq classes de sérotoninisme ont été définies: 1) non sérotonineux (NS), 0% de cônes fermés; 2) quasi non sérotonineux (QNS), 0,1 à 30%; 3) mixte (M), 30,1 à 70%; 4) quasi sérotonineux (QS), 70,1 à 99% et 5) sérotonineux (S), 100%. Cette classification tient compte de la possibilité d'erreur sur le pourcentage due à la variation inter individuelle du nombre de cônes total tout en conservant la variabilité observée pour ce caractère. De plus, cette subdivision des individus en classes permet d'atténuer l'effet significatif de la hauteur des branches sur l'ouverture des cônes (chapitre précédent)<sup>6</sup>. Compte tenu des résultats du chapitre précédent, les individus qui n'avaient pas la taille de 10 cm de DHP au moment de l'échantillonnage ont été exclus des analyses, ces individus étant susceptibles de ne pas avoir développé complètement leur degré de sérotoninisme. La station 13 a donc été exclue des analyses, aucun de ses individus n'ayant une taille supérieure à 10 cm (tableau II).

#### 3.2.1. Analyses préliminaires

Afin de minimiser l'effet de facteurs non contrôlés et de s'assurer que les différences observées pour le sérotoninisme des individus reflétaient bien des différences dans les régimes des feux, des analyses préliminaires ont été effectuées. Puisque les individus les plus petits sont susceptibles d'être peu sérotonineux, une analyse de variance (ANOVA) à deux critères de classification, soit l'unité de paysage et la classe de sérotoninisme, a été effectuée pour vérifier que la distribution des individus selon leur DHP était comparable entre les deux unités de paysage et entre les cinq classes de sérotoninisme. De plus, les répartitions des individus dans les différentes classes de sérotoninisme obtenues pour les deux ensembles de données ('arbres coupés' et ensemble complet) ont été comparées par un test de khi-carré. Pour les individus de l'ensemble des arbres coupés, les

---

<sup>6</sup> De fait, la hauteur des branches n'ayant été déterminée que pour les individus coupés ou émondés, nous ne pouvions éliminer ce facteur sur au moins 75% des arbres échantillonnés.

proportions de cônes fermés chez ceux âgés de 3 années ou moins ne sont pas différentes de celles des cônes de 1 an, dont le sérotoninisme a été déterminé en laboratoire (c.f. chapitre II, tableau VII). La proportion de cônes fermés de ces 3 années de maturité de cônes devrait correspondre au degré d'expression génétique du sérotoninisme de l'individu. La classe de sérotoninisme, pour cet ensemble de données ('arbre coupé') a donc été calculée en n'incluant que les cônes âgés de 3 années ou moins. Pour l'ensemble complet de données, la classe de sérotoninisme a été calculée avec tous les cônes sauf ceux qui sont devenus matures à la fin de la saison d'échantillonnage puisque ceux-ci, s'ils étaient non sérotonineux étaient susceptibles de ne pas être ouverts au moment de l'échantillonnage. De plus, afin de vérifier que la taille des individus n'avait pas de lien avec leur degré de sérotoninisme une fois les arbres de moins de 10 cm de DHP exclus des données, des corrélations non paramétriques de Spearman entre la proportion de cônes fermés (PCF) et le DHP, de même qu'entre la classe de sérotoninisme et le DHP, ont été calculées.

### 3.2.2. Comparaison de la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme selon le type d'établissement

Quatre types d'établissement ont été comparés: 1) les individus établis après un feu létal ( $\leq 10$  ans après un feu létal), 2) les individus établis en absence de feu mais après l'occurrence d'un feu létal ( $> 10$  ans après un feu létal), 3) les individus établis après un feu non létal ( $\leq 10$  ans après un feu non létal) et 4) les individus établis en absence de feu mais suite à un feu non létal ( $> 10$  ans après un feu non létal). Un test de khi-carré de Wilks ( $G^2$ ; *likelihood ratio chi-square*) a été utilisé pour comparer les répartitions des individus dans les différentes classes de sérotoninisme selon le type d'établissement. La composante du khi-carré de Pearson a été choisie comme une mesure d'écart entre les fréquences observées et les valeurs attendues pour chacune des cellules des tableaux de contingence (Legendre et Legendre 1984). Cette statistique est distribuée comme un khi-carré; sa signification peut donc être testée (Legendre et Legendre 1984).

### 3.2.3. Hétérogénéité entre les stations

Les analyses suivantes avaient pour but de déterminer si la complexité plus grande du régime des feux du lac engendrait une hétérogénéité plus élevée entre les stations, dans leur répartition des individus dans les différentes classes de sérotoninisme, qu'entre celles de la terre ferme. L'hétérogénéité dans les fréquences d'individus dans les classes de sérotoninisme entre les stations a été testée avec des tests de khi-carré de Wilks ( $G^2$ ). Ce type de khi-carré, complètement additif, a permis de vérifier si l'hétérogénéité entre les stations se situait entre les stations à l'intérieur de la même unité de paysage ou encore entre les deux unités de paysage. Dans ce cas particulier, trois khi-carrés sont calculés. Le khi-carré global est calculé à partir des fréquences de toutes les stations. Le tableau à deux dimensions comporte les cinq classes de sérotoninisme et les 24 stations. Ce même khi-carré est décomposé par unité de paysage. Le khi-carré testant l'hétérogénéité entre les unités de paysage utilise les fréquences globales de chacune des unités de paysage, en faisant abstraction de la station (Sokal et Rohlf 1981). Les composantes du khi-carré de Pearson ont été utilisées comme une mesure d'écart entre les fréquences observées et les valeurs attendues pour chacune des cellules des tableaux de contingence (Legendre et Legendre 1984).

Le type d'établissement est susceptible d'affecter le sérotoninisme des individus puisque, par exemple, en absence de feu, la régénération devrait être assurée principalement à partir de parents non sérotonineux (Perry et Lotan 1979; Muir et Lotan 1985a). Le temps écoulé depuis le feu ayant initié la population de pin gris (*stand-initiating fire*) est donc susceptible d'affecter la répartition des individus dans les types d'établissement puisque, plus cet intervalle aura été long, plus les chances d'établissement en absence de feu seront grandes. En tenant compte de l'historique des feux des 24 stations (station 13 exclue), trois grandes périodes d'initiation des populations ont été déterminées selon l'année d'occurrence du feu ayant initié la population (*stand-initiating fire*): deux périodes d'environ 100 années chacune, soit de 1887 à 1944, de 1797 à 1888 et finalement, la période de 1760. Les mêmes tests ont été utilisés pour chacune des unités de paysage, afin de déterminer si la période d'initiation et/ou l'occurrence de feux non létaux engendraient de l'hétérogénéité entre les stations. Finalement, pour les modèles log-linéaires subséquents, lorsqu'un groupe de stations était jugé homogène, leurs individus étaient groupés sans tenir compte de leur station d'origine, de sorte qu'en ayant suffisamment d'individus dans les différentes cases du tableau, l'estimation des différents paramètres des modèles était plus précise.

#### 3.2.4. Modèles log-linéaires

Les modèles log-linéaires constituent la contre-partie pour les descripteurs discrets, des modèles linéaires tels la régression et l'analyse de variance pour des variables continues (Bishop et al. 1975; Sokal et Rohlf 1981). Puisque la principale variable d'intérêt, la classe de sérotoninisme des individus de même que les variables potentiellement explicatives comme la période d'initiation, le type d'établissement et l'unité de paysage étaient des variables semi-quantitatives ou discrètes, ces modèles sont appropriés à l'analyse de nos données. De plus, ce type d'analyse, qui utilise les fréquences d'individus, permet de vérifier si la sélection directe qui affecte le degré de sérotoninisme des individus, se répercute à des échelles supérieures telles les unités de paysage. Ces analyses ont été utilisées sans faire la distinction entre variables dépendantes et variables indépendantes.

##### 3.2.4.1. Rappel théorique

Pour un tableau de contingence à deux variables, soit le

sérotoninisme, A, avec  $i$  modalités et l'unité de paysage, B avec  $j$  modalités, par analogie aux analyses de variance, le modèle peut s'écrire de la façon suivante:

$$\ln F_{ij} = \mu + \pi_i + \pi_j + \pi_{ij}$$

où  $F_{ij}$  est la fréquence attendue dans les modalités  $i$  et  $j$  du sérotoninisme et de l'unité de paysage respectivement,  $\mu$  est la moyenne des logarithmes des fréquences observées,  $\pi_i$  et  $\pi_j$  sont les effets simples des catégories  $i$  et  $j$  des variables A, sérotoninisme et B, unité de paysage, respectivement. Le terme qui exprime la dépendance entre la classe  $i$  du facteur sérotoninisme et la modalité  $j$  du facteur unité de paysage est  $\pi_{ij}$  (Bishop et al. 1975; Legendre et Legendre 1984). De fait, dans un tableau de contingence à deux variables, le test de khi-carré vise à montrer que le terme  $\pi_{ij}$  est nul. On peut aisément calculer les paramètres  $\pi_i$ ,  $\pi_j$  et  $\pi_{ij}$ . Par exemple, le paramètre  $\pi_i$  pour la modalité QNS de la variable sérotoninisme sera l'écart entre la moyenne générale des logarithmes des fréquences,  $\mu$ , et la moyenne des logarithmes des fréquences observées pour cette classe de sérotoninisme dans toutes les modalités de la variable unité de paysage. Il en va de même pour tous les paramètres des effets simples de toutes les variables. Le paramètre  $\pi_{ij}$  indique la différence entre la somme des effets simples des variables, sérotoninisme et unité de paysage, et leurs effets combinés. Il s'agit donc de la différence entre le logarithme de la fréquence observée dans une cellule particulière et celle prévue en utilisant les paramètres calculés pour la colonne et la ligne de la cellule. Les différents paramètres ( $\pi$ ) calculés peuvent être standardisés en faisant le ratio entre le paramètre et son écart-type (Bishop et al. 1975). Ce ratio a une distribution normale avec une moyenne de 0 et un écart-type de 1, et il peut être comparé à la valeur théorique  $z$  de 1,96 à un seuil de probabilité de 0,05, en valeur absolue. Ce ratio permet de définir si le paramètre diffère de façon significative de la valeur 0 (Norusis 1985). Toutefois, le problème des comparaisons multiples est rencontré puisque les paramètres ne sont pas indépendants les uns des autres.

On peut également définir des modèles à plus de deux variables. Par exemple, un modèle à trois dimensions se définit donc comme suit:

$$\ln F_{ijk} = \mu + \pi_i + \pi_j + \pi_k + \pi_{ij} + \pi_{ik} + \pi_{jk} + \pi_{ijk}$$

Pour ces modèles à plus de deux variables, les interactions sont analysées par une hiérarchie de modèles. A l'exception de l'interaction la plus complexe, (i.e. de plus haut degré: interaction triple dans un modèle à 3 critères), il faut habituellement construire deux modèles pour tester l'effet d'un terme particulier: un modèle qui contient le terme d'intérêt et un qui l'exclut. La différence entre les khi-carrés des deux modèles indique l'effet du terme éliminé (Bishop *et al.* 1975). La première étape, dans un modèle à trois critères est de tester l'interaction triple. Si cette interaction est significative, il n'est pas nécessaire de construire des modèles plus simples puisque ce modèle indiquerait que l'interaction entre deux facteurs dépend de la catégorie du troisième. On construira alors des tableaux à deux dimensions pour chacune des catégories du troisième facteur. Si, par contre, cette interaction s'avère nulle, il serait alors de mise de tester s'il existe une dépendance significative entre chacune des paires de facteurs, en excluant tour à tour un des termes d'interaction double. Finalement, le degré de concordance entre le modèle et les données est indiqué par un khi-carré; plus sa probabilité est élevée, plus le modèle s'ajuste adéquatement aux données (Bishop *et al.* 1975; Norusis 1985).

#### 3.2.4.2. Utilisation des modèles

Des modèles log-linéaires à trois variables ont été utilisés pour déterminer les effets simples et combinés de la période d'initiation et du type d'établissement sur la classe de sérotoninisme, par unité de paysage. De plus, ces modèles ont permis de tester les effets simples et combinés de la période d'initiation, du type d'établissement et de l'unité de paysage sur la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme. Puisqu'une hiérarchie de modèles log-linéaires à 4 dimensions représente une possibilité de 113 modèles différents, nous avons adopté l'approche suggérée par Bishop *et al.* (1975) pour sélectionner le modèle le plus parcimonieux, qui s'ajuste adéquatement aux données. Il s'agit d'éliminer tour à tour toutes les interactions du même ordre et de vérifier si le modèle s'ajuste toujours aux données. Le modèle à sélectionner par la suite se situe entre deux niveaux, soit entre le niveau où le modèle s'ajuste et le niveau où le

modèle est inadéquat. Les différents paramètres et leurs écarts-types, sous le meilleur modèle, ont été calculés. Les paramètres standardisés ont été comparés à la valeur  $z$ . Les analyses log-linéaires et les tests de khi-carré ont été réalisés avec le logiciel SAS (SAS Institute 1985) tandis que les composantes du khi-carré de Pearson et la standardisation des paramètres ont été calculées à la main.

## 4. RESULTATS

### 4.1. Analyses préliminaires

#### 4.1.1. Comparaison de la distribution des DHP des individus selon la classe de sérotoninisme et l'unité de paysage

L'analyse de variance révèle d'abord qu'il n'y a pas d'interaction significative entre l'unité de paysage et le degré de sérotoninisme sur le DHP moyen des individus (tableau III). De plus, la taille des arbres ne diffère pas selon l'unité de paysage. L'effet hautement significatif de la classe de sérotoninisme sur le DHP moyen est dû à des différences entre la classe de sérotoninisme QS et les classes S et NS (tableau III). Il est possible qu'une partie des individus dans la classe NS soient des individus ayant des DHP supérieurs à 10 cm mais qui n'ont pas encore développé le caractère sérotonineux parce qu'ils sont jeunes. Cependant, les résultats du chapitre II nous permettent de penser qu'en éliminant les individus de moins de 10 cm de nos analyses, nous avons éliminé ce facteur. De plus, il n'y a pas de différence significative entre les classes S et NS dans leur DHP et les résultats indiquent que les tendances sont les mêmes entre les deux unités de paysage. Nous pourrions donc considérer que les différences trouvées ultérieurement ne reflètent pas simplement des différences dans la répartition des tailles. Finalement, les corrélations de Spearman indiquent qu'après avoir éliminé les individus de 10 cm de DHP ou moins, il n'y a pas de lien entre la taille des individus et leur degré de sérotoninisme (DHP-PCF  $r_s = 0,0467$   $p = 0,279$ ; DHP-classe de sérotoninisme  $r_s = 0,0379$ ,  $p = 0,380$ ).

Tableau III. Analyse de variance à 2 critères (classe de sérotoninisme et unité de paysage) sur le DHP des individus.

| Effet            | d.l. | SC <sup>1</sup> | F    | p     |
|------------------|------|-----------------|------|-------|
| Sérotoninisme    | 4    | 732,09          | 5,87 | 0,001 |
| Unité de paysage | 1    | 94,87           | 3,04 | 0,082 |
| Interaction      | 4    | 292,23          | 2,34 | 0,054 |
| Erreur           | 537  | 18283,52        |      |       |

**Comparaison de moyennes (DHP en cm)**

| Classe de sérotoninisme | <u>Unité de paysage</u> |           | Moyenne |
|-------------------------|-------------------------|-----------|---------|
|                         | Terrestre               | Insulaire |         |
| NS                      | 15,0                    | 14,1      | 14,4 a  |
| QNS                     | 16,7                    | 16,0      | 16,2 ab |
| M                       | 15,1                    | 17,9      | 16,8 ab |
| QS                      | 16,7                    | 20,4      | 18,6 bc |
| S                       | 15,7                    | 16,8      | 16,1 a  |
| Moyenne                 | 16,1 a                  | 18,3 a    | 17,3    |

<sup>1</sup> SC: somme des carrés.

<sup>2</sup> Seules les différences entre les moyennes des facteurs simples ont été testées. Les moyennes qui diffèrent à  $p \leq 0,05$  selon un test de Bonferroni sont suivies de lettres différentes.

#### 4.1.2. Comparaison des deux ensembles de données

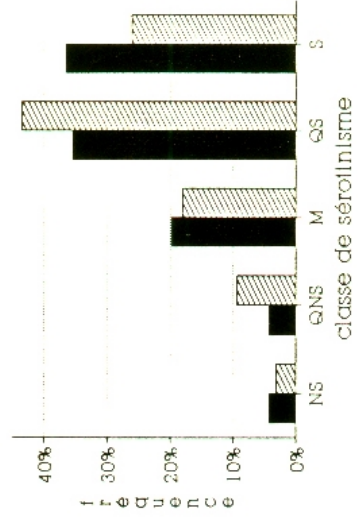
Afin de vérifier que l'estimation du sérotinisme à l'aide de lunettes d'approche n'induisait pas un biais dans les données, nous avons comparé les distributions de fréquences dans les classes de sérotinisme des deux ensembles de données (soit le sous-ensemble d'arbres coupés et l'ensemble de tous les arbres) par unité de paysage. La figure 2 présente les distributions des deux ensembles de données selon les cinq classes de sérotinisme, par unité de paysage et globalement. Les deux ensembles de données ne diffèrent pas significativement et ce, pour les deux unités de paysage de même que lorsque les unités sont confondues (tableau IV). Ces résultats nous autorisent donc à utiliser l'ensemble complet des données dans les analyses subséquentes, augmentant ainsi les effectifs. De plus, puisqu'il n'y a pas de différence entre la proportion de cônes sérotineux chez ceux de 1 an, soumis à des températures contrôlées, et la proportion globale chez les cônes plus vieux (chapitre II: tableau V), nous pouvons considérer que la classe de sérotinisme estimée reflète assez fidèlement le degré de sérotinisme génétique des individus.

#### 4.2. Effet du type d'établissement sur la répartition des individus dans les classes de sérotinisme

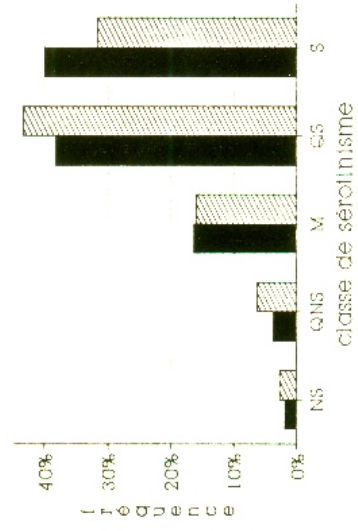
Le tableau V montre la répartition du nombre d'individus dans les différents types d'établissement par station avec leur DHP et leur pourcentage de cônes fermés (PCF) moyens. Fait à remarquer, les DHP moyens diffèrent peu d'un type d'établissement à l'autre. Puisqu'une seule station terrestre (#24) possède des représentants dans les types d'établissement qui suivent un feu non létal, le nombre d'individus échantillonnés dans chacun des types d'établissement diffère considérablement entre les deux unités de paysage.

Figure 2. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme entre les deux ensembles de données, globalement et par unité de paysage.

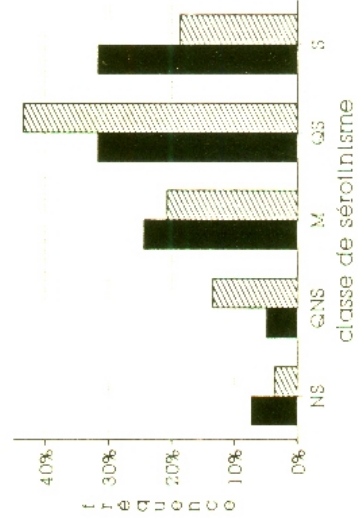
### Globalement



### Unité terrestre



### Unité insulaire



#### Légende

- Arbres coupés
- ▨ Tous les arbres

Tableau IV. Comparaison des fréquences d'individus dans les classes de sérotoninisme des deux ensembles de données (arbres coupés et ensemble complet), globalement et par unité de paysage.

|           | G <sup>2</sup> d.l. |   | p     |
|-----------|---------------------|---|-------|
| Global    | 7,48                | 4 | 0,113 |
| Terrestre | 1,97                | 4 | 0,742 |
| Insulaire | 7,39                | 4 | 0,113 |

Tableau V. Effectifs (N), diamètre à hauteur de poitrine (DHP) moyen et pourcentage de cônes fermés (PCF) moyen dans les 4 types d'établissement, par station, par période d'initiation et par unité de paysage.

| Station          | FEU LETAL  |             |           |   |                |            |             |           | FEU NON LETAL |             |           |     |                |             |           |   |
|------------------|------------|-------------|-----------|---|----------------|------------|-------------|-----------|---------------|-------------|-----------|-----|----------------|-------------|-----------|---|
|                  | Après feu  |             |           |   | Absence de feu |            |             |           | Après feu     |             |           |     | Absence de feu |             |           |   |
|                  | N          | DHP         | PCF       | N | DHP            | PCF        | N           | DHP       | PCF           | N           | DHP       | PCF | N              | DHP         | PCF       | N |
| <b>TERRESTRE</b> |            |             |           |   |                |            |             |           |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 1760             |            |             |           |   |                |            |             |           |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 11               | 6          | 21.2        | 69        |   |                | 10         | 17.3        | 62        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 21               | 1          | 19.0        | 29        |   |                | 12         | 16.8        | 57        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 1797-1887        |            |             |           |   |                |            |             |           |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 15               | 24         | 18.7        | 84        |   |                | 6          | 16.2        | 86        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 18               | 6          | 14.6        | 73        |   |                | 3          | 17.4        | 95        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 20               | 10         | 16.3        | 79        |   |                | 20         | 13.7        | 88        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 23               | 8          | 21.0        | 83        |   |                | 19         | 15.7        | 82        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 24               | 6          | 16.7        | 78        |   |                | 1          | 11.0        | 100       | 18            | 15.5        | 79        |     | 6              | 19.2        | 67        |   |
| 26               | 13         | 16.8        | 87        |   |                | 14         | 15.1        | 84        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 1888-1944        |            |             |           |   |                |            |             |           |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 1                | 16         | 13.2        | 89        |   |                | 3          | 10.7        | 47        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 2                | 17         | 15.6        | 94        |   |                | 3          | 13.1        | 64        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 14               | 9          | 14.5        | 87        |   |                | 1          | 14.2        | 94        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 16               | 5          | 16.6        | 70        |   |                | 5          | 14.0        | 87        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 25               | 7          | 17.1        | 81        |   |                | 7          | 16.3        | 63        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| <b>Moyenne</b>   | <b>128</b> | <b>16.8</b> | <b>83</b> |   |                | <b>104</b> | <b>15.2</b> | <b>77</b> | <b>18</b>     | <b>15.5</b> | <b>79</b> |     | <b>6</b>       | <b>19.2</b> | <b>67</b> |   |
| <b>INSULAIRE</b> |            |             |           |   |                |            |             |           |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 1797-1887        |            |             |           |   |                |            |             |           |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 3                | 10         | 20.8        | 75        |   |                | 5          | 19.5        | 84        | 1             | 13.1        | 30        |     | 4              | 21.7        | 78        |   |
| 5                | 1          | 29.5        | 19        |   |                | 2          | 28.4        | 72        | 3             | 14.9        | 47        |     | 13             | 15.2        | 49        |   |
| 9                | 1          | 12.7        | 100       |   |                |            |             |           | 3             | 19.2        | 66        |     | 5              | 15.6        | 53        |   |
| 22               |            |             |           |   |                |            |             |           | 3             | 13.9        | 71        |     | 17             | 24.3        | 80        |   |
| 27               |            |             |           |   |                |            |             |           | 9             | 20.8        | 58        |     | 15             | 17.0        | 62        |   |
| 6                | 13         | 21.5        | 82        |   |                | 6          | 19.2        | 81        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 17               | 3          | 22.7        | 69        |   |                | 9          | 15.8        | 53        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 1888-1944        |            |             |           |   |                |            |             |           |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 10               | 9          | 15.1        | 83        |   |                | 11         | 15.3        | 50        | 1             | 23.8        | 83        |     | 1              | 19.4        | 100       |   |
| 19               | 5          | 17.0        | 90        |   |                | 8          | 15.3        | 54        | 8             | 13.9        | 79        |     | 1              | 38.0        | 4         |   |
| 7                | 5          | 12.4        | 89        |   |                | 9          | 21.4        | 89        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| 12               | 10         | 14.4        | 93        |   |                | 2          | 10.5        | 26        |               |             |           |     |                |             |           |   |
| <b>Moyenne</b>   | <b>57</b>  | <b>17.9</b> | <b>83</b> |   |                | <b>52</b>  | <b>17.6</b> | <b>64</b> | <b>28</b>     | <b>17.1</b> | <b>66</b> |     | <b>56</b>      | <b>19.4</b> | <b>64</b> |   |

La répartition des individus dans les classes de sérotoninisme diffère de manière très hautement significative entre les 4 types d'établissement (tableau VI A). Les composantes du khi-carré de Pearson montrent que parmi les individus établis après un feu létal, des déficiences dans les classes NS, QNS et M sont observées et compensées par un excès d'individus QS (tableau VI B; figure 3). Dans le type d'établissement en absence de feu mais après l'occurrence d'un feu létal, des excès dans les classes NS et S sont rencontrés, au détriment des individus M et QS. Les individus qui se sont établis après un feu non létal sont en excès dans la classe QNS. Finalement, parmi les individus établis en absence de feu mais après un feu non létal, des déficiences sont observées dans les classes QS et S, en faveur d'excès dans les classes QNS et M.

#### **4.3. Variabilité dans le sérotoninisme entre les stations**

##### **4.3.1. Globalement**

Les résultats testant l'homogénéité de la répartition des individus dans les cinq classes de sérotoninisme entre les 24 stations montrent que celles-ci sont hétérogènes, de façon très hautement significative (tableau VII A). Trois tests planifiés ont permis de déterminer à quel niveau cette hétérogénéité était répartie: entre les stations à l'intérieur de chacune des unités de paysage ou encore entre les unités de paysage. Les tests révèlent qu'il y a des différences entre les stations d'une même unité de paysage: l'hétérogénéité est significative dans l'unité terrestre tandis qu'elle est hautement significative dans l'unité insulaire (tableau VII A). Une différence hautement significative est de plus observée entre les unités de paysage. Cette différence est principalement due à un excès significatif d'individus QNS et à une déficience significative d'individus S dans l'unité insulaire comparativement à la terre ferme (figure 4; tableau VII B), résultats qui vont dans le sens de nos hypothèses de départ.

Tableau VI. Hétérogénéité entre les différents types d'établissement dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme: A) Khi-carré de Wilks ( $G^2$ ); B) Composantes du khi-carré de Pearson entre les classes de sérotoninisme et les 4 types d'établissement.

A)

| Effet                       | $G^2$ | d.l. | p     |
|-----------------------------|-------|------|-------|
| Inter types d'établissement | 46,58 | 12   | 0,000 |

B)

|                 | Feu létal    |             | Feu non létal |               |
|-----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|
|                 | Après feu    | Absence feu | Après feu     | Absence feu   |
| NS <sup>1</sup> | -2,402       | 2,278       | -0,363        | 0,048         |
| QNS             | -1,756       | 0,368       | 1,300         | <u>1,329</u>  |
| M               | -1,103       | -1,158      | 0,938         | <b>2,935</b>  |
| QS              | <b>1,970</b> | -1,063      | -0,666        | -1,142        |
| S               | 0,258        | 1,153       | -0,574        | <b>-1,780</b> |

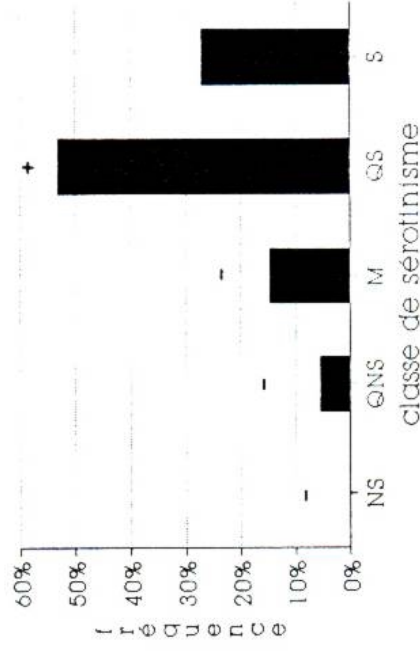
<sup>1</sup> Les valeurs en italique indiquent une probabilité inférieure 0,05, celles soulignées, une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractère gras, une probabilité inférieure à 0,001.

Figure 3. Comparaison des fréquences relatives d'individus par classe de sérotoninisme entre les quatre types d'établissement.

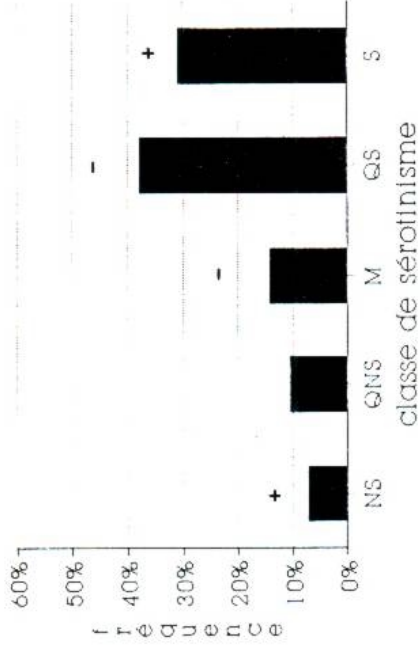
Légende:    **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;  
              **-** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau VI B).

## FEU LETAL

Après feu  
(n = 185)

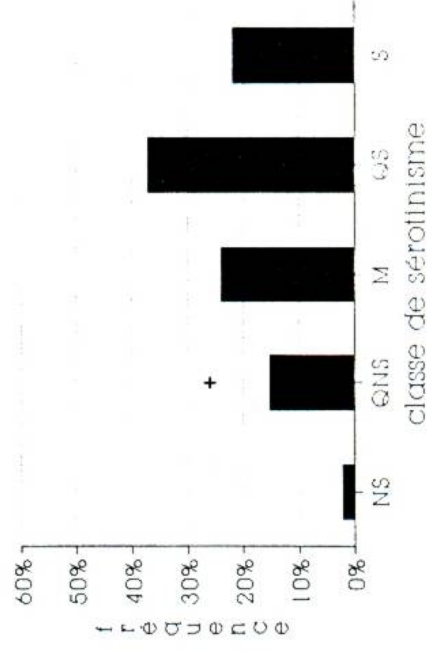


Absence de feu  
(n = 156)



## FEU NON LETAL

Après feu  
(n = 46)



Absence de feu  
(n = 62)

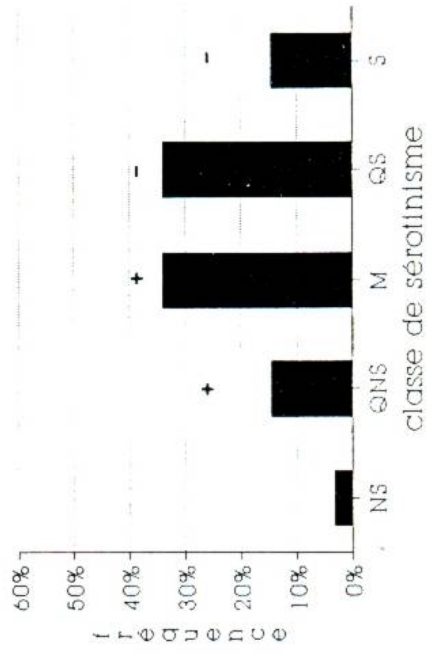


Tableau VII. Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme, par unité de paysage et entre les unités de paysage: A) Décomposition des khi-carrés de Wilks ( $G^2$ ); B) Composantes du khi-carré de Pearson entre les classes de sérotinisme et les deux unités de paysage.

A)

| Effet                   | $G^2$  | d.l. | p     |
|-------------------------|--------|------|-------|
| Global                  | 156,22 | 92   | 0,000 |
| Intra unité de paysage  |        |      |       |
| Terrestre               | 72,04  | 48   | 0,014 |
| Insulaire               | 69,12  | 40   | 0,003 |
| Inter unités de paysage | 15,06  | 4    | 0,005 |

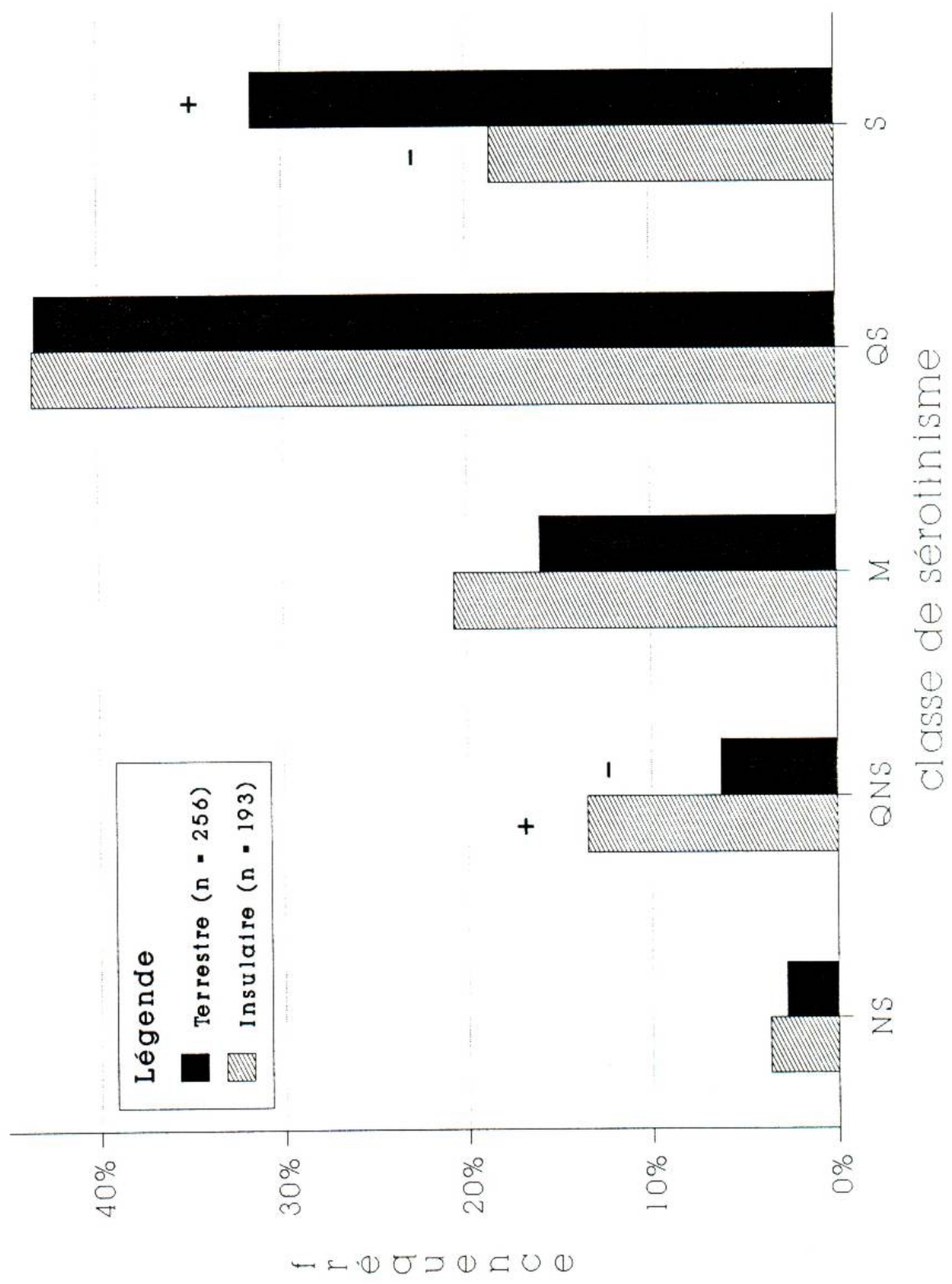
B)

|                 | Terrestre     | Insulaire     |
|-----------------|---------------|---------------|
| NS <sup>1</sup> | -0,348        | 0,400         |
| QNS             | <b>-1,624</b> | <b>1,870</b>  |
| M               | -0,765        | 0,878         |
| QS              | -0,001        | 0,000         |
| S               | <b>1,750</b>  | <b>-2,015</b> |

<sup>1</sup> Les valeurs en caractère gras indiquent une probabilité inférieure à 0,001.

Figure 4. Comparaison des fréquences relatives d'individus par classe de sérotoninisme entre les deux unités de paysages.

Légende:    **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;  
              **-** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau VII B).



#### 4.3.2. Unité de paysage terrestre

Les stations, à l'intérieur d'une même période d'initiation peuvent être considérées homogènes (tableau VIII A). L'hétérogénéité significative entre les stations de l'unité terrestre est attribuable aux différences entre les trois périodes d'initiation des stations. Les individus de la période de 1760 affichent des excès significatifs dans les classes NS et QNS (tableau VIII B; figure 5). La période d'initiation de 1797-1887 affiche un excès significatif d'individus M de même qu'une déficience d'individus NS tandis que la période récente montre une déficience significative d'individus M et un excès significatif d'individus QS (tableau VIII B; figure 5). Ces résultats indiquent donc une tendance vers l'augmentation du nombre d'individus faiblement sérotonineux avec l'âge des forêts (figure 5; tableau VIII B).

#### 4.3.3. Unité de paysage insulaire

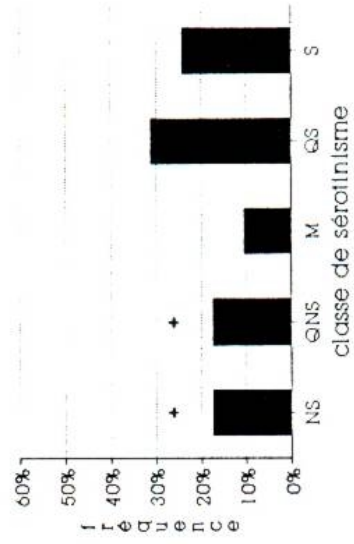
Deux facteurs historiques principaux peuvent avoir engendré l'hétérogénéité significative entre les stations dans la distribution des individus dans les classes de sérotoninisme: la période d'initiation de la forêt et l'occurrence ou non de feux non létaux depuis l'initiation de la station. En ce qui concerne l'effet de la période d'initiation, les stations sont hétérogènes seulement pour la période de 1797-1887 (tableau IX A). De plus, il n'y a pas de différence entre les deux périodes d'initiation (tableau IX A; figure 6 A).

Les stations ayant subi un feu létaux pour dernier feu sont tout juste hétérogènes tandis que celles affectées d'un ou de plusieurs feux non létaux depuis leur initiation sont homogènes (tableau IX A). Par contre, il y a une hétérogénéité hautement significative entre les stations selon l'occurrence ou non de feux non létaux après le feu initiateur de la population (tableau IX A). Il ressort que l'occurrence d'un feu non létaux après l'initiation de la population affecte la répartition des individus dans les

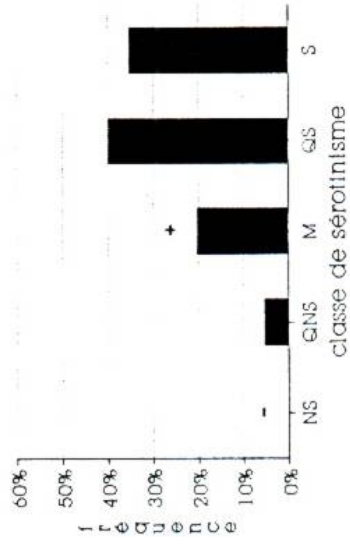
Figure 5. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme entre les trois périodes d'initiation pour l'unité de paysage terrestre.

Légende:    **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;  
              **-** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau VIII B).

1760  
(n = 29)



1797-1887  
(n = 154)



1888-1944  
(n = 73)

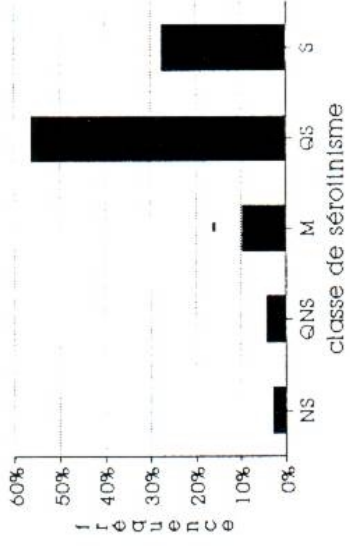


Tableau VIII. Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme, par période d'initiation et entre les périodes d'initiation pour l'unité de paysage terrestre: A) Décomposition des khi-carrés de Wilks ( $G^2$ ); B) Composantes du khi-carré de Pearson entre les classes de sérotoninisme et les trois périodes d'initiation.

A)

| Effet                       | $G^2$ | d.l.            | p     |
|-----------------------------|-------|-----------------|-------|
| Global                      | 72,04 | 48              | 0,014 |
| Intra période d'initiation  |       |                 |       |
| 1760                        | 7,96  | 4               | 0,093 |
| 1797-1887                   | 17,44 | 15 <sup>1</sup> | 0,293 |
| 1888-1944                   | 13,47 | 16              | 0,638 |
| Inter périodes d'initiation | 33,18 | 8               | 0,000 |

<sup>1</sup> Aucune des stations n'avait d'individus dans la classe NS.

B)

|                 | 1760         | 1797-<br>1887 | 1888-<br>1944 |
|-----------------|--------------|---------------|---------------|
| NS <sup>2</sup> | <b>4,724</b> | <b>-2,052</b> | -0,003        |
| QNS             | <b>2,368</b> | -0,524        | -0,732        |
| M               | -0,763       | <u>1,277</u>  | <b>-1,372</b> |
| QS              | -1,008       | -0,706        | <b>1,662</b>  |
| S               | -0,718       | -0,756        | -0,644        |

<sup>2</sup> Les valeurs soulignées indiquent une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractères gras, inférieure à 0,001.

Tableau IX. Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme, pour l'unité de paysage insulaire: A) Décomposition des khi-carrés de Wilks ( $G^2$ ), par période d'initiation et par type de dernier feu; B) Composantes du khi-carré de Pearson pour le tableau comparant les types de dernier feu et C) Hétérogénéité entre les stations par période d'initiation-type de dernier feu.

| Effet                       | $G^2$ | d.l. | p     |
|-----------------------------|-------|------|-------|
| A)                          |       |      |       |
| Global                      | 69,12 | 40   | 0,003 |
| Intra période d'initiation  |       |      |       |
| 1797-1887                   | 47,98 | 24   | 0,003 |
| 1888-1944                   | 16,98 | 12   | 0,150 |
| Inter périodes d'initiation | 4,16  | 4    | 0,385 |
| Intra type de feu           |       |      |       |
| Sans feu non létal          | 21,13 | 12   | 0,049 |
| Avec feu non létal          | 34,51 | 24   | 0,076 |
| Inter types de feu          | 13,48 | 4    | 0,009 |

B)

|                 | Sans feu non létal | Avec feux non létaux |
|-----------------|--------------------|----------------------|
| NS <sup>1</sup> | -0,742             | 0,481                |
| QNS             | -0,245             | 0,159                |
| M               | <b>-2,273</b>      | <b>1,472</b>         |
| QS              | <u>1,243</u>       | -0,805               |
| S               | 1,033              | -0,669               |

<sup>1</sup> Les valeurs soulignées indiquent une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractères gras, inférieure à 0,001.

C)

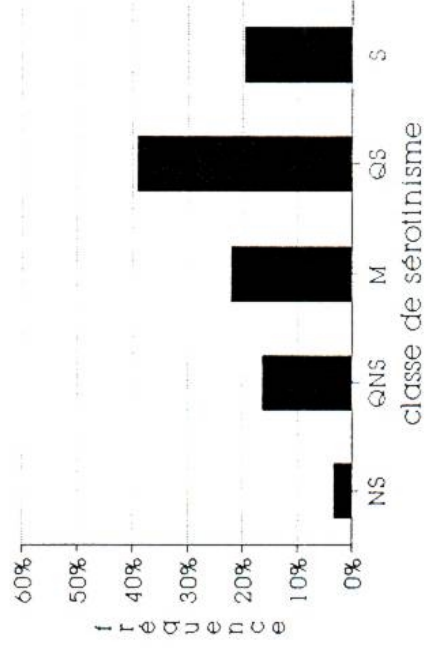
|                      | $G^2$ | d.l. | p     |
|----------------------|-------|------|-------|
| 1797-1887            |       |      |       |
| Sans feu non létal   | 6,33  | 4    | 0,176 |
| Avec feux non létaux | 27,35 | 16   | 0,038 |
| 1888-1944            |       |      |       |
| Sans feu non létal   | 2,39  | 3    | 0,496 |
| Avec feux non létaux | 4,98  | 4    | 0,290 |

Figure 6. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme pour l'unité de paysage insulaire: A) entre les deux périodes d'initiation; B) selon l'occurrence ou non de feux non létaux depuis l'initiation.

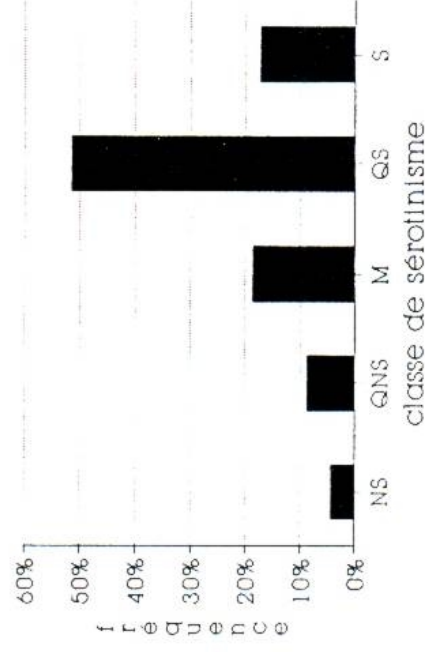
Légende:    **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;  
              **-** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau IX B).

A)

1797-1887  
(n = 123)

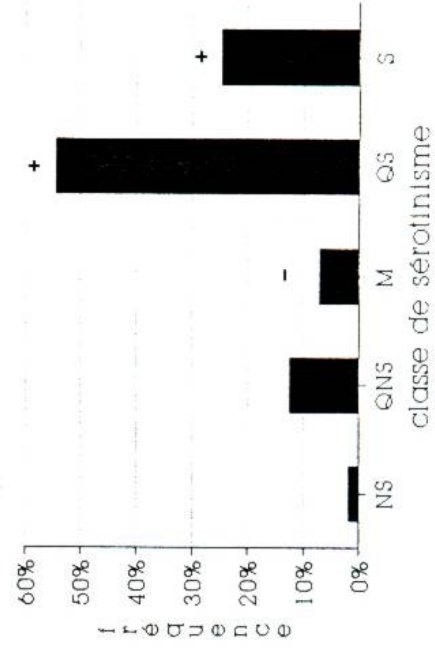


1888-1944  
(n = 70)

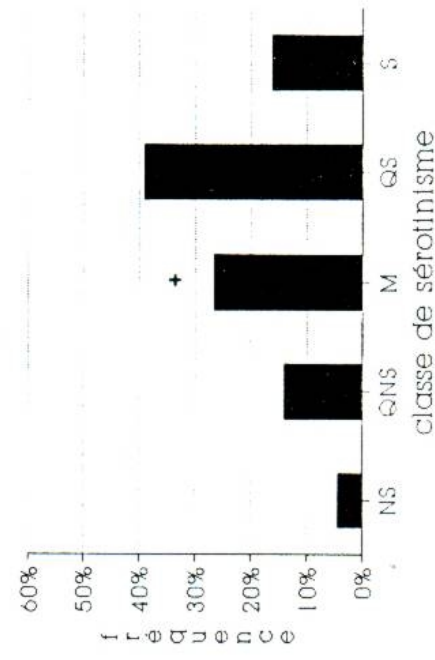


B)

Sans feu  
(n = 57)



Avec feu  
(n = 136)



classes de sérotoninisme, particulièrement en favorisant les individus mixtes (tableau IX B; figure 6 B).

Ces résultats suggèrent une interaction entre la période d'initiation et l'occurrence d'un feu non léthal depuis l'initiation sur la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme. Puisque 3 des 4 groupes de stations (période d'initiation-occurrence de feux non létaux) peuvent être considérés homogènes et que le quatrième groupe est tout juste hétérogène (tableau IX C), une hiérarchie de modèles log-linéaires a été établie avec ces deux facteurs, soit la période d'initiation et l'occurrence de feux après l'initiation de la population. Le premier modèle ne s'ajuste pas aux données, indiquant effectivement une interaction entre la période d'initiation et l'occurrence de feux après l'initiation sur la classe de sérotoninisme (tableau X A). Nous avons décomposé en deux tableaux de contingence à deux dimensions pour chacun des facteurs afin de déterminer où se situait l'interaction. On trouve des différences dans la répartition des individus selon leur classe de sérotoninisme entre ceux provenant de stations sans feu non léthal et ceux provenant de celles en ayant subi, et ce, pour les deux périodes d'initiation (tableau X B). La différence est hautement significative pour la période d'initiation de 1797-1887. Cette différence est due à un excès d'individus S et à une déficience d'individus M parmi ceux issus de stations sans feu non léthal depuis leur initiation (tableau X D; figure 7). Pour la période plus récente, la différence entre le groupe ayant subi des feux non létaux après l'initiation et celui n'en ayant pas subi est significative (tableau VIII B). La différence est liée à un excès significatif d'individus QS de même qu'à une déficience d'individus NS parmi ceux qui n'ont pas subi de feu non léthal depuis leur initiation (tableau X D; figure 6).

Tableau X. Modèles log-linéaires pour l'unité insulaire entre les classes de sérotoninisme, les périodes d'initiation et l'occurrence ou non d'un feu non létal depuis l'initiation: A) Interaction triple; B) Décomposition du khi-carré de Wilks testant l'indépendance entre la classe de sérotoninisme et l'occurrence de feux depuis l'initiation, par période d'initiation; C) Décomposition du khi-carré de Wilks testant l'indépendance entre la classe de sérotoninisme et la période d'initiation, par occurrence de feux depuis l'initiation; D) Composantes du khi-carré de Pearson pour les deux tests d'indépendance entre la classe de sérotoninisme et l'occurrence de feux depuis l'initiation; E) Composantes du khi-carré de Pearson pour le test d'indépendance entre la classe de sérotoninisme et la période d'initiation, pour les individus provenant de stations sans feu depuis l'initiation.

|     |                      | G <sup>2</sup>       | d.l.               | p                    |
|-----|----------------------|----------------------|--------------------|----------------------|
| A)  | [SIF] <sup>1</sup>   | 10,91                | 4                  | 0,028                |
| B)  |                      |                      |                    |                      |
|     | 1797-1887            | 14,31                | 4                  | 0,006                |
|     | 1888-1944            | 9,62                 | 4                  | 0,047                |
| C)  |                      |                      |                    |                      |
|     | Sans feu non létal   | 12,41                | 4                  | 0,015                |
|     | Avec feux non létaux | 2,19                 | 4                  | 0,701                |
| D)  |                      |                      |                    |                      |
|     | 1797-1887            |                      | 1888-1944          |                      |
|     | Sans feu non létal   | Avec feux non létaux | Sans feu non létal | Avec feux non létaux |
| NS  | -0,007 <sup>2</sup>  | 0,004                | -1,056             | 0,811                |
| QNS | 0,427                | -0,248               | -0,823             | 0,633                |
| M   | <b>-2,225</b>        | <u>1,292</u>         | -0,832             | 0,640                |
| QS  | -0,283               | 0,017                | <b>1,539</b>       | <u>-1,183</u>        |
| S   | <b>2,013</b>         | <u>-1,168</u>        | -0,690             | 0,531                |

Tableau X. (suite)

E)

Sans feu non létal

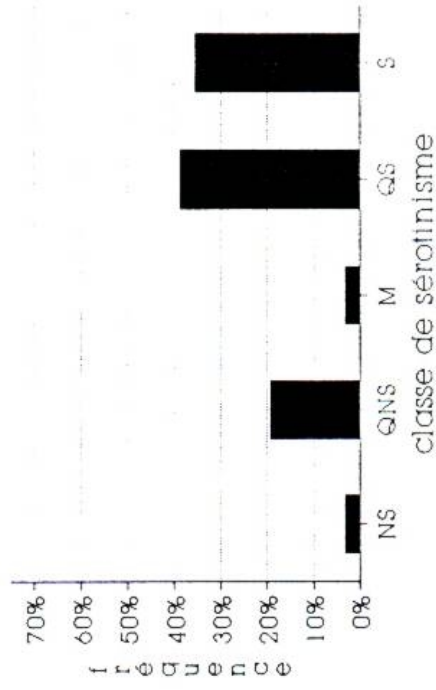
|     | 1797-<br>1887 | 1888-<br>1944 |
|-----|---------------|---------------|
| NS  | 0,618         | -0,675        |
| QNS | 1,124         | <u>-1,227</u> |
| M   | -0,797        | 0,870         |
| QS  | <u>-1,184</u> | <u>1,292</u>  |
| S   | <u>1,227</u>  | <u>-1,340</u> |

<sup>1</sup> [SIF]: Interaction nulle; S: classe de sérotoninisme; I: période d'initiation; F: occurrence de feux non létaux depuis l'initiation.

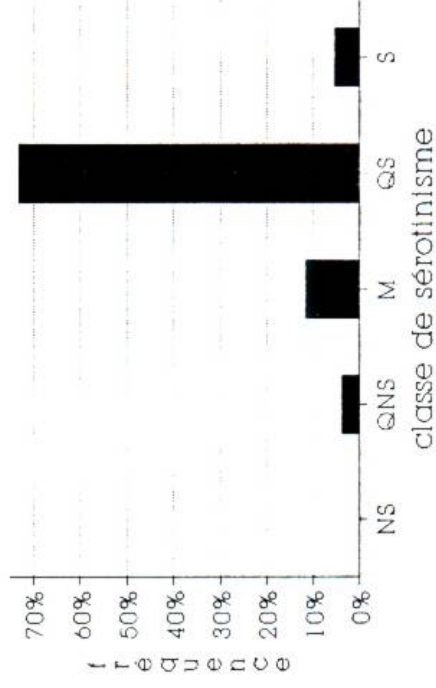
<sup>2</sup> Les valeurs soulignées indiquent une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractères gras, inférieure à 0,001.

Figure 7. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme pour l'unité de paysage insulaire par période d'initiation selon l'occurrence de feux non létaux.

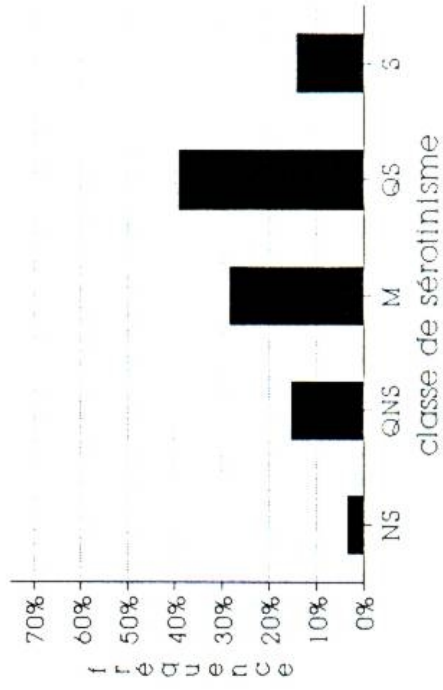
**1797-1887, Sans feu**  
(n = 31)



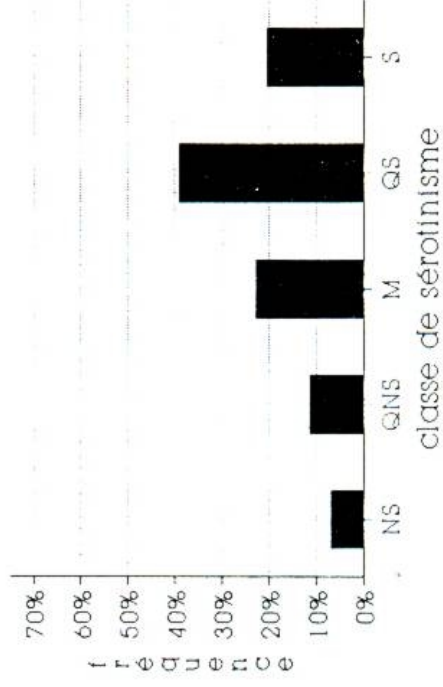
**1888-1944, Sans feu**  
(n = 26)



**1797-1887, Avec feu**  
(n = 92)



**1888-1944, Avec feu**  
(n = 44)



Quand on compare les périodes d'initiation pour les individus provenant de stations n'ayant pas subi de feu non létal depuis leur initiation, on trouve une répartition significativement différente entre les deux périodes d'initiation (tableau X C). Cette différence réside principalement dans des déficiences significatives d'individus QNS et S de même qu'un excès d'individus QS parmi ceux provenant de stations plus jeunes (tableau X E; figure 7). Les individus qui proviennent de stations ayant subi des feux non létaux sont répartis de façon homogène dans les deux périodes d'initiation (tableau X C; figure 7).

Les résultats montrent, d'une part que l'interaction est principalement attribuable au fait que la différence entre les deux périodes d'initiation s'observe seulement pour les individus qui proviennent de stations sans feu depuis le feu initiateur. D'autre part, ils montrent également qu'il y a une différence dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme selon qu'ils proviennent de stations avec ou sans feu depuis l'initiation de la population, bien que la différence soit plus marquée pour la période d'initiation de 1797-1887.

#### **4.4. Effet de la période d'initiation sur le degré de sérotoninisme des individus selon leur type d'établissement par unité de paysage**

Le type d'établissement des individus affecte la répartition dans les classes de sérotoninisme puisque lors d'établissement après feu létal, les individus à fort degré de sérotoninisme sont favorisés tandis qu'après un feu non létal, les individus à faible sérotoninisme sont plus abondants. De plus, lors d'établissement en absence de feu, les individus NS, QNS et M sont favorisés, au détriment de ceux dans les classes de sérotoninisme plus élevé (tableau VI; figure 3). Comme plus le temps depuis l'initiation est long, plus la régénération en absence de feu devrait être importante, il est possible que l'effet de la période d'initiation observée précédemment soit dû simplement à des répartitions différentes dans les types d'établissement entre les différentes périodes d'initiation. La présente section vise à déterminer cet effet. Afin de rendre les analyses comparables pour les deux unités de paysage, les individus ont été regroupés en 2 types d'établissement seulement, soit l'établissement après

feu, qu'il s'agisse d'un feu létal ou non, et celui en absence de feu.

#### 4.4.1. Unité de paysage terrestre

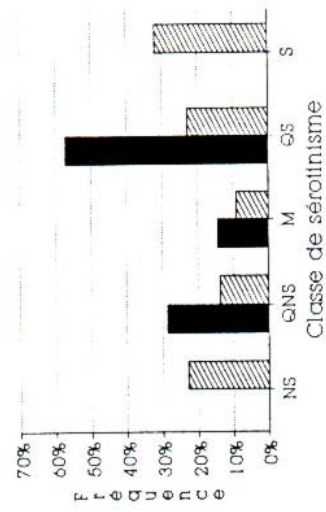
La répartition des individus dans les classes de sérotoninisme selon la période d'initiation et le type d'établissement, pour l'unité terrestre est présentée à la figure 8. La hiérarchie de modèles log-linéaires entre ces 3 variables indique d'abord l'indépendance simultanée des 3 descripteurs (tableau XI, modèle 1). Les modèles 2, 3 et 4 montrent qu'aucune des interactions doubles ne peut être retirée du modèle sans que celui-ci ne perde son ajustement aux données. Le modèle 2 indique une dépendance hautement significative entre le type d'établissement et la période d'initiation, compte tenu de la classe de sérotoninisme. La différence entre les modèles 1 et 3 indique une dépendance significative entre le type d'établissement et la classe de sérotoninisme, compte tenu de la période d'initiation (tableau XI, modèle 3). Le modèle 4 (tableau XI) indique un effet hautement significatif de la période d'initiation, sur la classe de sérotoninisme, compte tenu du type d'établissement des individus.

Les résultats montrent un effet du type d'établissement, particulièrement dû à une présence relativement plus grande d'individus établis en absence de feu dans les classes à faible sérotoninisme (figure 8). La différence dans la répartition des individus due à la période d'initiation, est maintenue, même en tenant compte de leur répartition selon le type d'établissement. Nos résultats suggèrent que la période d'initiation des forêts a un effet direct sur le sérotoninisme des individus, particulièrement à cause de la période d'initiation de 1760, où l'on observe davantage d'individus dans les classes NS et QNS (figure 8).

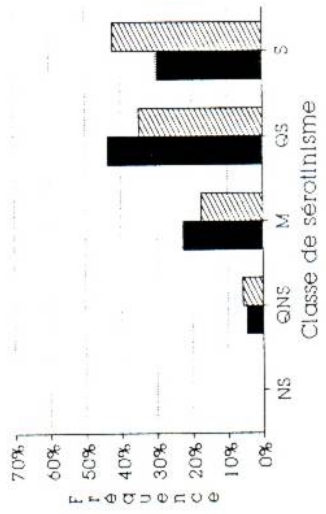
Figure 8. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme par type d'établissement et par période d'initiation selon l'unité de paysage: A) unité de paysage terrestre; B) unité de paysage insulaire sans feu non léthal depuis l'initiation; C) avec feux non létaux depuis l'initiation.

A)

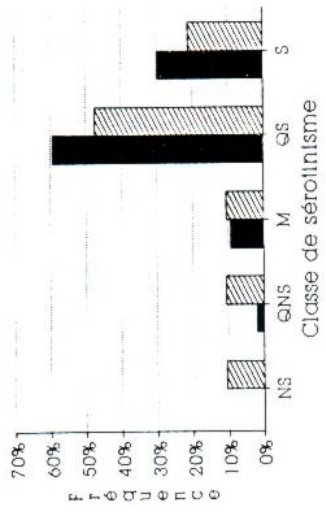
1760



1797-1887

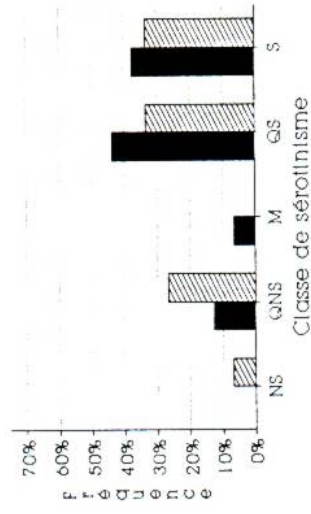


1888-1944

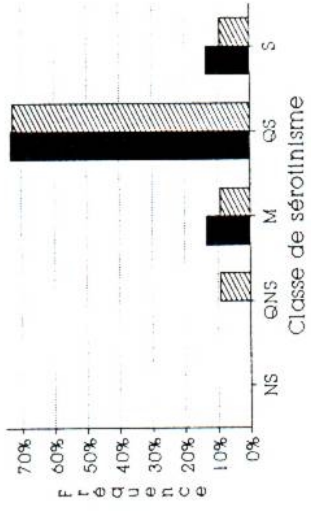


B)

1797-1887

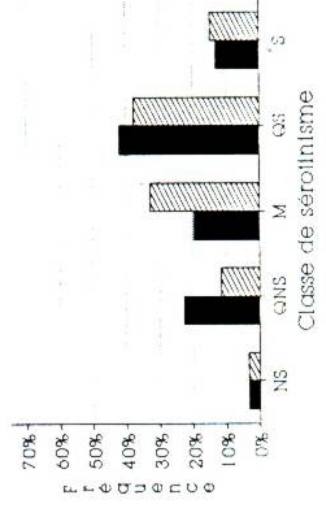


1888-1944



C)

1797-1887



1888-1944

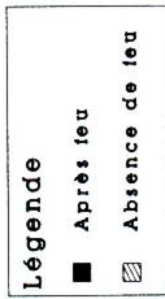
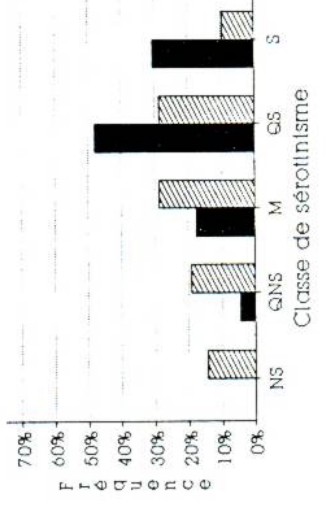


Tableau XI. Modèles log-linéaires entre la classe de sérotinisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour l'unité terrestre.

| Ho :effets nuls <sup>1</sup> | G <sup>2</sup> | d.l. | p      |
|------------------------------|----------------|------|--------|
| 1. [SAI]                     | 7,94           | 8    | 0,440  |
| 2. [SAI], [AI]               | 24,62          | 10   | 0,006  |
| Différence entre 1 et 2      | 16,28          | 2    | <0,001 |
| 3. [SAI], [SA]               | 20,50          | 12   | 0,058  |
| Différence entre 1 et 3      | 12,56          | 4    | <0,025 |
| 4. [SAI], [SI]               | 35,57          | 16   | 0,003  |
| Différence entre 1 et 4      | 27,63          | 8    | <0,001 |

<sup>1</sup> S: classe de sérotinisme; A: type d'établissement; I: période d'initiation.

#### 4.4.2. Unité de paysage insulaire

##### 4.4.2.1. Individus provenant de stations sans feu non létales après l'initiation

La figure 8 montre la répartition des individus dans les deux périodes d'initiation par type d'établissement. Le modèle 1 indique l'indépendance simultanée des 3 descripteurs (tableau XII A). De plus, le modèle 2, où l'interaction entre la période d'initiation et le type d'établissement est exclue, s'ajuste adéquatement aux données (tableau XII A), indiquant que cette interaction peut être retirée du modèle. Le modèle 3 démontre également l'indépendance entre la classe de sérotoninisme et le type d'établissement, compte tenu de la période d'initiation. Par contre, le modèle 4 ne s'ajuste pas adéquatement aux données indiquant la dépendance entre la période d'initiation et la classe de sérotoninisme, compte tenu du type d'établissement (tableau XII A). Ces résultats nous permettent de conclure que l'effet de la période d'initiation sur le sérotoninisme est indépendant du type d'établissement des individus. En d'autres termes, nous pouvons quantifier cet effet sans tenir compte du type d'établissement (Bishop *et al.* 1975). Ces résultats correspondent à ceux présentés au tableau X E et à la figure 7, indiquant un effet direct de la période d'initiation sur le degré de sérotoninisme des individus.

##### 4.4.2.2. Individus provenant de stations avec feux non létaux après l'initiation

Le modèle 1 suggère qu'il y a une interaction entre les 3 descripteurs par son faible ajustement aux données (tableau XIII). Les modèles subséquents montrent toutefois que la dépendance entre les 3 descripteurs est surtout due à celle, conditionnelle à la classe de sérotoninisme, entre le type d'établissement et la période d'initiation (tableau XIII, modèle 2). Ils indiquent également l'indépendance conditionnelle entre les deux descripteurs et le sérotoninisme (tableau XIII, modèles 3 et 4). D'ailleurs, des quatre modèles testés, seul le modèle 4 s'ajuste adéquatement aux données.

Tableau XIII. Modèles log-linéaires entre la classe de sérotinisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour le groupe d'individus insulaires issus de stations sans feu non létal depuis l'initiation.

| $H_0$ :effets nuls <sup>1</sup> | $G^2$ | d.l. | p      |
|---------------------------------|-------|------|--------|
| 1. [SAI]                        | 1,53  | 4    | 0,821  |
| 2. [SAI], [AI]                  | 1,56  | 5    | 0,906  |
| Différence entre 1 et 2         | 0,03  | 1    | 1,000  |
| 3. [SAI], [SA]                  | 5,77  | 8    | 0,673  |
| Différence entre 1 et 3         | 4,24  | 4    | <0,500 |
| 4. [SAI], [SI]                  | 13,76 | 8    | 0,088  |
| Différence entre 1 et 4         | 12,23 | 4    | <0,025 |

<sup>1</sup> S: classe de sérotinisme; A: type d'établissement; I: période d'initiation.

Tableau XIII. Modèles log-linéaires entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour le groupe d'individus insulaires issus de stations avec feux non létaux depuis l'initiation.

| $H_0$ :effets nuls <sup>1</sup> | G <sup>2</sup> | d.l. | p      |
|---------------------------------|----------------|------|--------|
| 1. [SAI]                        | 8,46           | 4    | 0,076  |
| 2. [SAI], [AI]                  | 12,78          | 5    | 0,026  |
| Différence entre 1 et 2         | 4,32           | 1    | <0,050 |
| 3. [SAI], [SA]                  | 13,95          | 8    | 0,083  |
| Différence entre 1 et 3         | 5,49           | 4    | <0,100 |
| 4. [SAI], [SI]                  | 10,72          | 8    | 0,218  |
| Différence entre 1 et 4         | 2,26           | 4    | <0,750 |

<sup>1</sup> S: classe de sérotoninisme; A: type d'établissement; I: période d'initiation.

Il n'y a donc pas de différence dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme selon leur type d'établissement ou la période d'initiation des stations dont ils proviennent (figure 7).

#### **4.5. Comparaisons de la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme entre les unités de paysage**

Puisque les deux vieilles stations de la terre ferme (stations 11 et 21, tableau II), constituées d'un faible nombre d'individus, causaient l'hétérogénéité des stations terrestres et que, sur le lac aucune des stations échantillonnées n'avait été exempte de feu pendant une période de temps aussi longue, i.e. presque 230 ans, elles ne seront pas considérées dans les analyses subséquentes. Les individus des autres stations terrestres ont été groupés, sans tenir compte de la station, par période d'initiation puisque l'homogénéité des stations d'une période d'initiation nous permet de considérer que les individus proviennent de la même population statistique. Sur le lac, les individus ont été séparés en deux groupes selon l'occurrence ou non d'un feu non léthal dans la station d'où ils proviennent, et par période d'initiation puisque l'hétérogénéité observée était attribuable à ces deux facteurs.

Les modèles log-linéaires permettent de contrôler pour les différences d'échantillonnage entre les deux unités de paysage, pour les différentes modalités des périodes d'initiation et des types d'établissement. L'utilisation de ces statistiques pourra nous permettre de vérifier s'il existe une différence entre les deux unités de paysage, due à un effet sélectif des régimes des feux à plus long terme, particulièrement en contrôlant pour les différences dans la fréquence d'individus dans les différents types d'établissement, de même qu'entre les périodes d'initiation. Une hiérarchie de modèles log-linéaires à 4 dimensions, sans tenir compte des stations, a été construite soit avec: 1) les classes de sérotoninisme (S, 5 modalités), 2) les types d'établissement (A, 2 modalités), 3) les périodes d'initiation (I, 2 modalités) et 4) les groupes d'individus (E, 3 modalités, i.e.: 1) individus de stations terrestres, 2) individus de stations insulaires sans feu non léthal ou 3) individus de stations insulaires avec feux non létaux depuis l'initiation). La figure 8 montre la répartition des individus dans les trois groupes, selon les classes de

sérotoninisme, les périodes d'initiation et les types d'établissement.

Le tableau XIV résume la sélection du meilleur modèle. Le modèle 1 qui exclut l'interaction quadruple, s'ajuste adéquatement aux données. Il en va de même pour le modèle 2, qui exclut également toutes les interactions triples en plus de l'interaction quadruple. Toutefois, le modèle excluant toutes les interactions doubles ne s'ajuste pas bien aux données. Le meilleur modèle devra donc inclure au moins certaines interactions doubles. Lorsqu'en plus d'exclure toutes les interactions triples, on exclut l'interaction entre la période d'initiation et le groupe d'individus, le modèle s'ajuste toujours adéquatement aux données (tableau XIV, modèle 4). Toutefois, on ne peut exclure aucune autre interaction double sans que le modèle ne perde son ajustement adéquat aux données (tableau XIV). Ainsi, les modèles 5, 6, 8 et 9 indiquent respectivement des interactions significatives entre le type d'établissement et la période d'initiation, entre le type d'établissement et le groupe d'individus, entre la classe de sérotoninisme et la période d'initiation ainsi qu'entre la classe de sérotoninisme et le groupe d'individus (tableau XIV). Le modèle 7 s'ajuste tout juste aux données et l'effet du type d'établissement sur la classe de sérotoninisme est au seuil de signification. Cependant, ce modèle s'ajuste moins bien aux données que le modèle 4. Par conséquent, cette interaction a été incluse dans le modèle le plus parcimonieux et s'ajustant adéquatement aux données (tableau XIV, modèle 4). Il peut s'écrire comme suit:

$$\ln F_{siae} = \mu + \pi_s + \pi_i + \pi_a + \pi_e + \pi_{ai} + \pi_{ae} + \pi_{sa} + \pi_{si} + \pi_{se} + \varepsilon,$$

où  $\mu$  est la moyenne des logarithmes des fréquences,  $\pi$  représente les différents paramètres d'interaction et d'effets simples des diverses modalités des variables et  $\varepsilon$  constitue l'erreur sur l'estimation des logarithmes des fréquences du modèle.

Tableau XIV. Hiérarchie de modèles log-linéaires à 4 dimensions entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation, le type d'établissement et le groupe d'individus.

| H <sub>0</sub> :effets nuls <sup>1</sup>                             | G <sup>2</sup> | d.l.    | p               |
|----------------------------------------------------------------------|----------------|---------|-----------------|
| 1) Interaction quadruple                                             | 0,89           | 8       | 0,999           |
| 2) Interaction quadruple et triple                                   | 38,69          | 30      | 0,133           |
| 3) Interaction quadruple, triple et double                           | 124,71         | 51      | 0,001           |
| 4) Interaction quadruple et triple + [EI]<br>Différence entre 2 et 4 | 42,29<br>3,60  | 32<br>2 | 0,106<br><0,100 |
| 5) Interaction quadruple et triple + [AI]<br>Différence entre 2 et 5 | 49,40<br>10,71 | 31<br>1 | 0,019<br><0,005 |
| 6) Interaction quadruple et triple + [AE]<br>Différence entre 2 et 6 | 51,02<br>12,33 | 32<br>2 | 0,018<br><0,005 |
| 7) Interaction quadruple et triple + [SA]<br>Différence entre 2 et 7 | 47,92<br>9,23  | 34<br>4 | 0,057<br><0,075 |
| 8) Interaction quadruple et triple + [SI]<br>Différence entre 2 et 8 | 49,09<br>10,49 | 34<br>4 | 0,045<br><0,050 |
| 9) Interaction quadruple et triple + [SE]<br>Différence entre 2 et 8 | 69,02<br>30,33 | 38<br>8 | 0,002<br><0,001 |

<sup>1</sup> S: classe de sérotoninisme; I: période d'initiation; A: type d'établissement; E: groupe d'individus.

Les différents paramètres ( $\pi$ ) calculés sous le modèle 4 pour les cinq classes de sérotoninisme montrent que la répartition des individus dans les différentes classes est inéquitable: il y a déficience d'individus NS et QNS ainsi que des excès d'individus QS, S, et M (tableau XV). Toutefois, seuls les paramètres calculés pour les classes NS, QS et S s'écartent significativement de la valeur 0. Les différences dans les paramètres des autres effets simples sont influencées par l'échantillonnage et leur inclusion dans le modèle permet d'obtenir une meilleure estimation des paramètres d'interaction. Les paramètres d'interaction double entre la période d'initiation et le type d'établissement, qui sont tous différents de 0, traduisent simplement le fait que plus le temps écoulé depuis l'initiation de la station est long, plus il y a d'individus qui se sont établis en absence de feu (tableau XV). Pour ce qui est de ceux calculés pour l'interaction entre le type d'établissement et le groupe d'individus, ils montrent qu'il y a plus d'individus établis après feu qu'en absence de feu sur la terre ferme. Les individus insulaires provenant de stations sans feu depuis leur initiation ont une répartition équitable entre les deux types d'établissement tandis qu'il y a davantage d'individus établis en absence de feu dans le troisième groupe (tableau XV).

L'inclusion des paramètres précédents dans le modèle permet de mieux quantifier les interactions doubles qui nous intéressent plus particulièrement (Bishop et al. 1975), soit celles entre les classes de sérotoninisme et les autres facteurs. Les paramètres calculés pour l'interaction entre la classe de sérotoninisme et le type d'établissement, au seuil de la signification, diffèrent significativement de 0 pour les classes NS et QS. Ils montrent que la majorité des individus NS se sont établis en absence de feu, particulièrement au détriment des individus de la classe QS. Pour les trois autres classes de sérotoninisme, les différences entre les deux types d'établissement sont moindres et sont positives dans la classe d'établissement après feu. Ces paramètres indiquent donc que l'effet du type d'établissement est particulièrement important dans les classes de sérotoninisme NS et QS, bien que l'effet global soit faible et au seuil de la signification (tableaux XIV et XV).

Tableau XV. Paramètres calculés et écart-types sous le modèle 4 pour les différents effets simples et les différentes interactions.

### EFFETS SIMPLES

Moyenne ( $\mu$ )

$\mu$ : 0,065

Classes de sérotoninisme ( $\pi_s$ )

|              |                     |               |        |           |       |              |       |           |       |
|--------------|---------------------|---------------|--------|-----------|-------|--------------|-------|-----------|-------|
| $\pi_{ns}$ : | -2,126 <sup>1</sup> | $\pi_{qns}$ : | -0,247 | $\pi_m$ : | 0,208 | $\pi_{qs}$ : | 1,450 | $\pi_s$ : | 0,714 |
|              | 0,476               |               | 0,207  |           | 0,202 |              | 0,149 |           | 0,167 |

Type d'établissement ( $\pi_A$ )

|                 |        |                   |       |
|-----------------|--------|-------------------|-------|
| $\pi_{après}$ : | -0,149 | $\pi_{absence}$ : | 0,149 |
|                 | 0,122  |                   | 0,122 |

Période d'initiation ( $\pi_I$ )

|                     |       |                     |        |
|---------------------|-------|---------------------|--------|
| $\pi_{1797-1887}$ : | 0,305 | $\pi_{1888-1944}$ : | -0,305 |
|                     | 0,086 |                     | 0,086  |

Groupe d'individus ( $\pi_E$ )

|              |       |                 |        |               |       |
|--------------|-------|-----------------|--------|---------------|-------|
| $\pi_{tf}$ : | 0,460 | $\pi_{Isf}^2$ : | -0,799 | $\pi_{Iaf}$ : | 0,339 |
|              | 0,140 |                 | 0,176  |               | 0,125 |

### INTERACTIONS

Période d'initiation \* type d'établissement ( $\pi_{AI}$ )

initiation

|               |           |           |
|---------------|-----------|-----------|
| Etablissement | 1797-1888 | 1888-1944 |
|---------------|-----------|-----------|

|           |        |       |
|-----------|--------|-------|
| Après feu | -0,172 | 0,172 |
|           | 0,055  | 0,055 |

|                |       |        |
|----------------|-------|--------|
| Absence de feu | 0,172 | -0,172 |
|                | 0,055 | 0,055  |

Tableau XV. (suite).

**Groupe d'individus \* type d'établissement ( $\pi_{\text{EA}}$ )**

| Etablissement  | Groupe d'individus     |                       |                         |
|----------------|------------------------|-----------------------|-------------------------|
|                | Terrestre              | <u>Insulaire</u>      |                         |
|                |                        | sans feu<br>non létal | avec feux<br>non létaux |
| Après feu      | <b>0,179</b><br>0,072  | 0,035<br>0,098        | <b>-0,214</b><br>0,079  |
| Absence de feu | <b>-0,179</b><br>0,072 | -0,035<br>0,098       | <b>0,214</b><br>0,079   |

**Classe de sérotoninisme \* type d'établissement ( $\pi_{\text{SA}}$ )**

| Etablissement  | Sérotoninisme          |                 |                 |                        |                 |
|----------------|------------------------|-----------------|-----------------|------------------------|-----------------|
|                | NS                     | QNS             | M               | QS                     | S               |
| Après feu      | <b>-0,855</b><br>0,434 | 0,088<br>0,179  | 0,190<br>0,150  | <b>0,343</b><br>0,132  | 0,235<br>0,142  |
| Absence de feu | <b>0,855</b><br>0,434  | -0,088<br>0,179 | -0,190<br>0,150 | <b>-0,343</b><br>0,132 | -0,235<br>0,142 |

Tableau XV. (suite).

**Classe de sérotoninisme \* période d'initiation ( $\pi_{SI}$ )**

| Initiation | Sérotoninisme |        |        |        |        |
|------------|---------------|--------|--------|--------|--------|
|            | NS            | QNS    | M      | QS     | S      |
| 1797-      | <b>-0,553</b> | 0,244  | 0,233  | -0,093 | 0,168  |
| 1887       | 0,278         | 0,173  | 0,133  | 0,105  | 0,120  |
| 1888-      | <b>0,553</b>  | -0,244 | -0,233 | 0,093  | -0,168 |
| 1944       | 0,278         | 0,173  | 0,133  | 0,105  | 0,120  |

**Classe de sérotoninisme \* groupe d'individus ( $\pi_{SE}$ )**

| Groupe d'individus | Sérotoninisme   |                        |                |                |                       |
|--------------------|-----------------|------------------------|----------------|----------------|-----------------------|
|                    | NS              | QNS                    | M              | QS             | S                     |
| Terrestre          | -0,464<br>0,483 | <b>-0,469</b><br>0,240 | 0,313<br>0,213 | 0,125<br>0,162 | <b>0,495</b><br>0,177 |
| Insulaire          |                 |                        |                |                |                       |
| sans feu           | 0,002           | 0,333                  | <b>-0,670</b>  | 0,230          | 0,105                 |
| non létal          | 0,589           | 0,280                  | 0,318          | 0,206          | 0,233                 |
| avec feux          | 0,462           | 0,136                  | 0,357          | <b>-0,355</b>  | <b>-0,600</b>         |
| non létaux         | 0,404           | 0,214                  | 0,204          | 0,154          | 0,183                 |

<sup>1</sup> Les écart-types apparaissent sous les valeurs des paramètres. Les paramètres en caractères gras sont différents de 0 à un seuil de probabilité global de 0,05.

<sup>2</sup> Isf= Insulaire sans feu non létal après l'initiation; Iaf= Insulaires avec feux non létaux depuis l'initiation.

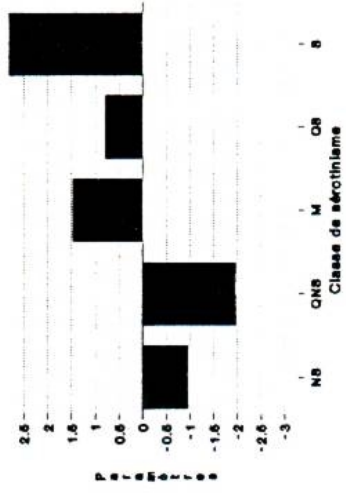
Les paramètres calculés pour l'interaction significative entre la période d'initiation et la classe de sérotoninisme montrent qu'il y a plus d'individus dans la classe NS dans la période récente tandis que les classes QNS, M et S sont plus abondantes dans la période de 1797-1887. Seuls les paramètres de la classe NS s'écartent significativement de la valeur 0 (tableau XV).

L'interaction entre les trois groupes d'individus et la classe de sérotoninisme est très hautement significative et les paramètres calculés montrent principalement des tendances inverses entre le groupe d'individus provenant de la terre ferme et celui provenant de stations insulaires ayant subi des feux non létaux depuis leur initiation (tableau XV). Les paramètres sont relativement élevés sur la terre ferme montrant deux valeurs différentes de 0, soit une déficience dans la classe QNS et un excès dans la classe S (figure 9). Pour le groupe d'individus provenant de stations insulaires avec feux depuis leur initiation, les paramètres sont positifs dans les classes NS, QNS et M, tandis qu'ils sont négatifs et différents de 0 dans les classes QS et S. Les paramètres estimés pour le groupe d'individus provenant de stations sans feu non létaux depuis leur initiation sont intermédiaires aux deux groupes décrits précédemment. La valeur négative la plus forte se situe dans la classe d'individus M et elle est différente de 0. Toutefois, dans les classes NS et QNS, on observe des valeurs positives comme pour l'autre groupe d'individus insulaires, tandis que dans les classes QS et S, les valeurs, également positives, se rapprochent davantage des valeurs estimées pour la terre ferme (tableau XV; figure 9).

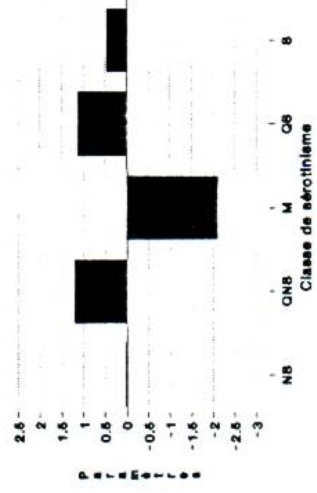
Figure 9. Paramètres standardisés estimés par modèle log-linéaire montrant les excès ou les déficiences d'individus dans les cinq classes de sérotoninisme entre les deux unités de paysage<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Les paramètres standardisés qui ont une valeur supérieure à 1,96 ont un seuil de probabilité inférieur à 0,05.

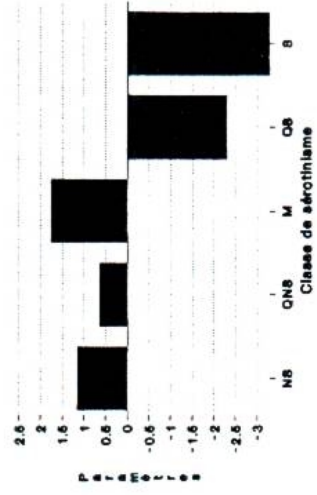
# TERRESTRE



# INSULAIRE Sans feu non létal



# INSULAIRE Avec feu non létal



## 5. DISCUSSION

La majorité des pins gris dans les populations que nous avons étudiées sont sérotineux (i.e, plus de 70% de cônes fermés) comme la littérature nous permettait de le supposer (Schoenike 1976). Cependant, environ 10% des individus de taille supérieure à 10 cm de DHP échantillonnés sont non sérotineux (i.e. moins de 30% de cônes sérotineux). De plus, nos résultats montrent que les individus mixtes sont relativement fréquents dans ces populations de *P. banksiana*, soit environ 17%, contrairement à des espèces telles que *P. contorta* et *P. rigida* où de tels individus sont rares (Lotan 1975; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a). Ces résultats confirment les observations rapportées dans la littérature pour cette espèce (Rudolph et al. 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971).

Les résultats montrent qu'il y a des différences entre les deux unités de paysage dans la répartition des individus dans les classes de sérotonisme. Ces différences apparaissent être liées, à divers degrés, à plusieurs facteurs: le type d'établissement des individus, l'âge de la forêt d'où proviennent les individus, le type de feu, et finalement, l'effet à long terme du régime des feux. L'effet de chacun de ces facteurs sera discuté de façon indépendante dans les sections suivantes.

### 5.1. Effet du type d'établissement sur le sérotonisme des individus

Le type d'établissement s'est révélé avoir un effet sélectif significatif sur le degré de sérotonisme des individus. Ainsi, chez le pin gris, des feux létaux favorisent les individus fortement sérotineux, tandis que d'autres types de perturbation que le feu avantagent les individus mixtes ou faiblement sérotineux, résultats déjà observés pour d'autres espèces du genre *Pinus* (Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a). Ces résultats permettent de suggérer que les arbres faiblement sérotineux sont favorisés lorsqu'ils s'établissent en absence de feu et ce, particulièrement parce que les progéniteurs non sérotineux sont en mesure de disperser leurs graines en tout temps, pour ainsi profiter d'autres types de perturbations que les feux, comme une trouée laissée par la chute d'un arbre. Toutefois, ils seraient défavorisés après un feu léta, parce que les graines préalablement dispersées des parents non sérotineux, ne

pourraient survivre à la perturbation. Bien que l'effet soit moins marqué, l'occurrence d'un feu non léthal résulte en un établissement plus important d'individus faiblement sérolineux que celle d'un feu léthal. Ainsi, il apparaît possible qu'au moins une partie des feux non létaux n'atteignent pas une intensité suffisante pour faire ouvrir les cônes sérolineux. De plus, la faible intensité de ces feux pourrait permettre la survie de graines déjà dispersées, provenant de parents non sérolineux ou mixtes, résultant en une sélection moins intense en faveur des individus sérolineux. En d'autres termes, nos résultats indiquent que l'occurrence d'un feu léthal exerce une pression sélective en faveur des individus fortement sérolineux et que cette pression est progressivement levée, lors d'autres types de perturbation, qu'il s'agisse de feux non létaux ou d'absence de feu.

L'effet du type d'établissement sur le degré de séroline des individus a également été analysé par unité de paysage. Toutefois, il faut se rappeler que les types d'établissement dans ces analyses ont été regroupés, simplement en établissement après feu, qu'il ait été léthal ou non, ou en établissement en absence de feu. Pour l'unité terrestre, lorsque nos résultats incluent les individus provenant des deux stations les plus vieilles, on observe un effet significatif du type d'établissement sur la classe de séroline. Ainsi, lors d'établissement après feu, les individus les plus fortement sérolineux sont favorisés, tandis qu'en absence de feu, les individus à faible séroline sont avantagés, particulièrement pour la période d'initiation de 1760. Nos résultats suggèrent, comme certains auteurs l'ont proposé (Perry et Lotan 1979; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a) qu'un intervalle relativement long entre deux feux pourrait favoriser sur un site, les individus porteurs de cônes ouverts lors de la régénération en absence de feu. La différence entre les deux types d'établissement apparaît être plus marquée sur l'unité terrestre que sur le lac. L'effet plus faible du type d'établissement observé sur le lac pourrait être dû au fait qu'aucune des populations n'a été exempte de feu pendant une période suffisamment longue. Finalement, sur le lac, l'occurrence de feux d'intensité plus faible apparaît également favoriser les individus faiblement sérolineux, réduisant d'autant la différence entre les types d'établissement.

Lorsque les données globales excluent les deux vieilles stations

terrestres, l'effet du type d'établissement sur la classe de sérotoninisme est au seuil de signification, mais il doit être inclus dans le modèle pour que celui-ci s'ajuste aux données de façon adéquate. Les résultats indiquent tout de même que les individus non sérotonineux sont plus abondants parmi ceux qui se sont établis en absence de feu, au détriment des individus quasi sérotonineux. L'effet du type d'établissement sur le sérotoninisme des individus, compte tenu des différences dans les répartitions individuelles dans les périodes d'initiation et dans les unités de paysage, s'est toutefois révélé être relativement faible. Puisque la majorité des individus n'ont pas développé le sérotoninisme avant d'avoir atteint la taille de 7 cm de DHP, tout en étant au stade reproductif, il est probable qu'une partie de la régénération en absence de feu incombe à ces individus, qu'ils soient génétiquement sérotonineux ou non sérotonineux (Muir et Lotan 1985a). De plus, les pressions de sélection ne sont vraisemblablement pas différentes entre les phénotypes pendant toute la période de temps requise pour atteindre cette taille. Muir et Lotan (1985a) ont observé, chez *P. contorta*, des différences considérables entre des populations affectées de perturbation par le feu et celles issues de coupe ou d'avalanche. Dans les cas de perturbations autres que celles du feu, les individus non sérotonineux étaient avantagés. Par contre, aucune des populations étudiées ici n'est issue en entier d'un type de perturbation autre que celle du feu, expliquant également le faible effet du type d'établissement sur le sérotoninisme des individus, lorsque les répartitions selon les périodes d'initiation et les unités de paysage sont prises en compte.

## 5.2. Effet de la période d'initiation sur le sérotinisme des individus

Nos résultats montrent, comme on s'y attendait, que plus le temps écoulé après le feu ayant initié une population est long, plus la régénération en absence de feu est élevée (tableau XV). De plus, les résultats précédents indiquent que les individus non sérotineux sont plus abondants parmi ceux qui se sont établis en absence de feu qu'après un feu. On se serait attendu à ce que la période d'initiation ait un effet indirect sur le sérotinisme des individus, par l'intermédiaire de la répartition différente dans les deux types d'établissement en fonction du temps. Nos résultats indiquent par contre, un effet significatif de la période d'initiation sur la classe de sérotinisme des individus, même quand l'effet des répartitions différentes des types d'établissement en fonction du temps est stabilisé. Deux tendances ressortent de nos résultats.

La différence observée entre les périodes d'initiation 1797-1887 et 1888-1944 pourrait être due à des facteurs non mesurés, tel qu'un changement dans l'intensité des feux. Bergeron (1991) a montré un changement dans le cycle des feux qui s'est allongé à partir de la fin du siècle passé (vers 1850). En fait, cet allongement du cycle serait plus lié à une diminution de la superficie affectée par les feux qu'à une diminution de leur occurrence (Bergeron et Archambault, données non publiées). Les feux de faibles surfaces sont également moins intenses (Van Wagner 1983). L'intensité plus faible des feux pourrait être responsable de l'abondance plus élevée d'individus faiblement sérotineux observée dans la période la plus récente. Par contre, dans l'unité terrestre, les individus non sérotineux sont plus abondants dans les deux vieilles stations issues du feu de 1760. Cette tendance s'observe non seulement parmi les individus établis en absence de feu, mais également parmi les arbres établis après le feu létal de 1760, où davantage d'arbres à faible sérotinisme sont présents (tableau XI). Les résultats du chapitre précédent suggèrent qu'une proportion des cônes chez les vieux individus sérotineux se sont ouverts avec le temps. Plusieurs travaux sur des espèces sérotineuses du genre *Banksia* ont montré que les vieux cônes et/ou les cônes sur des branches mortes ont tendance à s'ouvrir (Zammit et Westoby 1988; Bradstock et O'Connell 1988; Bradstock 1990; Lamont et al. 1991a). Si tel est le cas chez le

pin gris, il est possible qu'une partie des vieux individus, établis après le feu de 1760 aient été classés dans une classe de sérotoninisme inférieure, parce qu'une proportion de leurs cônes étaient ouverts. Toutefois, cet effet nous apparaît peu probable, puisque seule une proportion relativement faible de cônes apparaissent s'ouvrir avec le temps. Par ailleurs, tel que suggéré par Muir et Lotan (1985b), la longévité des individus pourrait être liée à leur degré de sérotoninisme, de telle sorte que les individus peu sérotonineux aient une survie plus longue que les autres.

### **5.3. Effet de l'occurrence de feux non létaux sur le sérotoninisme des individus des populations des deux unités de paysage**

Nos résultats concordent avec l'hypothèse voulant que des feux létaux favorisent les individus sérotonineux tandis que des feux non létaux favorisent les individus non sérotonineux ou mixtes. Dans l'unité terrestre, les individus fortement sérotonineux sont favorisés au détriment des individus faiblement sérotonineux. De même, l'occurrence de feux non létaux sur les îles défavoriserait les individus sérotonineux en faveur des individus non sérotonineux et mixtes. L'intensité des feux apparaît effectivement être un des facteurs qui exercent une pression sélective sur les individus, affectant leur degré de sérotoninisme. Muir et Lotan (1985a) ainsi que Lotan (1976) ont montré que des feux de faible intensité favorisaient effectivement les individus non sérotonineux chez *P. contorta*.

Chez *P. coulteri* D. Don, l'espèce montre un certain degré de sérotoninisme dans les sites affectés de feux intenses alors que le sérotoninisme est inexistant dans les sites où l'intensité des feux est faible (Borchert 1985). Pour le genre australien *Banksia*, en climat méditerranéen, des résultats similaires ont été observés entre différentes populations au sein de la même espèce ainsi qu'entre diverses espèces (Cowling et Lamont 1985; Enright et Lamont 1989). La pression sélective engendrée par l'intensité des feux semble donc être généralisable à plusieurs espèces provenant d'habitats et de climats variables.

Muir et Lotan (1985a) suggèrent que la sélection pour ce caractère chez *P. contorta*, semble être divergente (*disruptive*) puisque des feux non létaux ou d'autres types de perturbation favoriseraient les individus non sérotonineux tandis que des feux létaux avantageraient les individus

sérotineux. Ces auteurs suggèrent également que le type de feu ou de perturbation peut changer de façon radicale le degré de sérotoninisme des individus d'un site, particulièrement si le régime des feux est variable dans le temps. En d'autres termes, leurs résultats indiquent que l'histoire récente du site pourrait avoir plus d'impact sur le degré de sérotoninisme des individus de ces populations que l'histoire à plus long terme des populations. Certaines des stations que nous avons étudiées n'ont pas subi de feux non létaux depuis leur initiation, ce qui a un effet sur la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme. Le groupe d'individus provenant de ces stations, exemptes de feu non létaux, montre des tendances, bien que non significatives, à afficher des excès d'individus fortement sérotineux (QS et S), moins élevés toutefois, que sur la terre ferme. Ces résultats permettent de suggérer que l'occurrence d'un feu létaux dans des sites ayant subi auparavant des feux non létaux peut changer la distribution des individus selon leur degré de sérotoninisme. Toutefois, dans ce groupe d'individus, on observe également beaucoup d'arbres à faible sérotoninisme. Le changement dans le sérotoninisme dû à un feu létaux ne semble donc pas être aussi brusque dans un contexte où les sites étudiés font face à un régime des feux constant dans le temps et comportant des feux non létaux, tel que celui observé sur les îles du lac Duparquet. Ces résultats indiquent que l'intensité des feux n'expliquent pas toute la variabilité observée dans le sérotoninisme des individus des populations et que, par conséquent, le régime des feux a un effet à plus long terme.

#### 5.4. Effet des régimes des feux

L'effet du régime des feux sur la classe de sérotoninisme des individus est important et ce, même à un niveau régional. En effet, le fait de s'établir après un feu favorise les individus fortement sérotineux tandis qu'en absence de feu, les individus plus faiblement sérotineux sont favorisés. Toutefois, quand les données sont analysées en tenant compte des répartitions différentes des individus dans ces types d'établissement et dans les périodes d'initiation entre les unités de paysage, il demeure une différence très hautement significative entre les unités de paysage. Ces résultats suggèrent que le régime des feux du lac Duparquet a exercé des pressions sélectives à plus long terme, sur le caractère adaptatif que constitue le sérotoninisme des individus. De fait, les types de feux qui ont affecté les populations n'expliquent pas toute la différence observée entre les deux unités de paysage. Ainsi, les individus insulaires provenant de stations exemptes de feu non létal après le feu initial montrent des tendances intermédiaires entre le groupe d'individus de la terre ferme d'une part, et celui provenant de stations insulaires ayant subi des feux non létaux, d'autre part. C'est effectivement le seul groupe d'individus qui affiche une déficience importante d'arbres mixtes. De plus, une fréquence relativement élevée d'individus à faible sérotoninisme et une fréquence plus faible d'individus sérotineux dans ce groupe sont observées comparativement à celles de la terre ferme. Ce résultat pourrait s'expliquer de la façon suivante. Au moins trois des quatre stations d'où proviennent ces individus (stations 6, 7, 12 et 17) ont été affectées de feux non létaux précédemment au feu initiateur de la population (tableau II; stations 6, 7 et 12). On peut assumer que ces populations étaient composées d'un certain nombre d'arbres non sérotineux ou mixtes avant le feu ayant initié ces stations, puisque tel est le cas dans les stations ayant subi des feux non létaux. Dans une telle situation, une partie au moins de la population aurait été constituée d'individus non sérotineux ou mixtes. Les graines contenues dans les cônes des individus sérotineux, auraient alors été susceptibles d'être issues, en partie au moins, de pollinisation à partir de progéniteurs mâles non sérotineux ou mixtes, donnant ainsi une progéniture comportant également une proportion d'individus non sérotineux ou mixtes. De plus, comme sur les îles du lac l'occurrence

des feux est plus élevée que sur la terre ferme et que les feux sont indépendants d'une île à l'autre (Bergeron 1991), il y a toujours plus de sites, à un temps donné, qui ont subi un ou des feux non létaux dans les années précédentes. Cette situation fait qu'on y trouve, à tout moment, davantage d'individus non sérotineux ou mixtes, sur un site à proximité, que sur la terre ferme. Ce fait peut favoriser la régénération provenant de progéniteurs *ex situ*.

Les résultats montrent donc une différence dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme entre les deux unités de paysage, différence qui est maintenue même quand les effets et les différences de répartition du type d'établissement et de la période d'initiation sont stabilisés. Ils indiquent donc que les pressions sélectives des régimes des feux différents sont suffisamment fortes pour contrebalancer en partie, l'effet homogénéisateur du flux génique, en maintenant des différences significatives entre les populations terrestres et les populations insulaires.

#### **5.5. Conséquences des différences de sérotinisme entre les unités de paysage sur la dynamique des populations**

Les résultats indiquent que moins d'individus s'établissent en absence de feu qu'après feu sur la terre ferme tandis que cette tendance est renversée pour le groupe d'individus provenant de stations insulaires ayant subi des feux non létaux depuis l'initiation (tableau XV). La régénération en absence de feu apparaît donc être plus faible sur la terre ferme que sur le lac, du moins dans les stations du lac qui ont subi un ou des feux non létaux après le feu initial. Ces résultats indiquent une différence entre les unités de paysage, vraisemblablement engendrée par leurs différences dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme. De fait, l'abondance relative d'individus mixtes ou non sérotineux sur les îles du lac semble être un facteur important permettant une régénération plus efficace en absence de feu que sur la terre ferme. Zammit et Westoby (1988) ont montré une plus forte régénération par graines en absence de feu chez *Banksia oblongifolia* Cav. que chez *B. ericifolia* L.f., apparemment parce que la première espèce possède plus de follicules non sérotineux que la seconde. Il est également possible que l'intensité

des feux ait un impact sur la vitesse d'ouverture des cônes. Ainsi, les feux de faible intensité permettraient une dispersion des graines sur une période de temps plus longue chez diverses espèces de *Banksia*, puisque l'ouverture des cônes s'échelonne alors sur un intervalle de temps également plus long (Enright et Lamont 1989). Finalement, il semble probable que, puisque l'occurrence de feux est relativement grande sur le lac, une partie de la régénération plus grande soit assurée par les individus jeunes et de faible taille, n'ayant pas développé le sérotinisme, qui sont susceptibles d'être plus abondants dans les populations insulaires que sur la terre ferme.

## 6. CONCLUSION

En forêt boréale, il est reconnu que l'intervalle de temps entre deux feux à un endroit donné est relativement long et que les feux sont généralement d'une intensité suffisante pour tuer tous les arbres (Heinselman 1981; Bergeron 1991). Dans un tel contexte, il n'est pas étonnant de retrouver une aussi grande proportion d'individus à fort pourcentage de cônes sérotineux et ce, même sur l'unité de paysage affectée d'un régime des feux plus complexe. De plus, l'unité de paysage insulaire comporte également un cycle de feux létaux aux arbres. Suite à de tels feux, les individus les plus sérotineux sont favorisés. L'histoire post-glaciaire des populations étudiées ici, est relativement récente: l'espèce serait revenue en forêt boréale, dans le secteur à l'étude, il y a environ 8000 ans (Davis 1983; Critchfield 1985). Présument un régime des feux distinct entre les deux unités de paysage, pendant ce laps de temps, la pression de sélection aurait affecté de 50 à 100 générations de pin gris seulement, temps relativement court à une échelle évolutive.

Nos résultats montrent qu'il existe une différence dans la distribution des individus selon leur degré de sérotinisme entre les deux unités de paysage. Ils indiquent qu'un régime des feux particulier et complexe comme celui du paysage insulaire étudié ici, agit comme une pression sélective à plus long terme favorisant les arbres non sérotineux et mixtes et ce, à une échelle régionale, en dépit du flux génique important. L'unité de paysage insulaire étudiée ici, constitue donc une sorte d'"îlot" avec un régime des feux particulier, favorisant les individus non sérotineux, dans une grande région où le régime global comporte surtout des feux létaux, de grandes superficies, avantageant pour sa part, les individus sérotineux. Pour *P. contorta*, Perry et Lotan (1979) ont émis l'hypothèse qu'à une échelle régionale, un régime des feux variable dans l'espace mais constant dans le temps peut permettre le maintien du polymorphisme dans le caractère sérotineux. Nos résultats appuient cette hypothèse. Les résultats du chapitre I montrent une homogénéité génétique très élevée entre des populations distantes de dizaines de kilomètres. Il est donc plus que probable que le pollen aide à maintenir dans le bagage génétique des populations terrestres, les allèles codant pour les individus non sérotineux et mixtes, même dans un paysage où ils apparaissent être

défavorisés. Si les paysages de la forêt boréale qui possèdent un grand nombre de coupe-feu sont également affectés par des régimes comportant des feux non létaux, ils peuvent constituer un bassin important permettant le maintien, dans ce biome, du polymorphisme de ce caractère. Nos résultats permettent de conclure qu'à une échelle régionale, en dépit d'un flux génique relativement important entre les populations, des régimes des feux distincts constituent une pression sélective suffisante pour engendrer des différences significatives sur un caractère adaptatif tel que le sérotoninisme des individus.

## 7. BIBLIOGRAPHIE

- ARCHAMBAULT, S. 1990. Les cèdres blancs (*Thuja occidentalis* L.) à grande longévité du lac Duparquet, Abitibi: Une étude dendroclimatique et écologique. Mémoire de M. Sc., Université du Québec à Montréal.
- BEAUFAIT, W. B. 1960. Some effects of high temperatures on the cones and seeds of jack pine. *For. Sci.* 6:194-199.
- BERGERON, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72:1980-1992.
- BERGERON, Y., et A. BOUCHARD. 1984. Use of ecological group in analysis and classification of plant communities in a section of western Québec. *Vegetatio* 56:45-63.
- BERGERON, Y., et J. BRISSON. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species' range. *Ecology* 71:1352-1364.
- BERGERON Y., C. CAMIRE, A. BOUCHARD et P. GANGLOFF. 1982. Analyse et classification des sols pour une étude écologique intégrée d'un secteur de l'Abitibi, Québec. *Géogr. Phys. Quat.* 36:291-305.
- BERGERON, Y., et M. DUBUC. 1988. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79:51-63.
- BERGERON, Y., et D. GAGNON. 1987. Age structure of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) at its northern limit in Québec. *Can. J. For. Res.* 17:129-137.
- BISHOP, Y.M.M., S.E. FIENBERG et P.W. HOLLAND. 1975. Discrete multivariate analysis: Theory and practice. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 557 p.
- BORCHERT, M. 1985. Serotiny and cone-habit variation in populations of *Pinus coulteri* (*Pinaceae*) in the southern coast ranges of California. *Madroño* 32:29-48.

- BRADSTOCK, R.A. 1990. Demography of woody plants in relation to fire: *Banksia serrata* Lf. and *Isopogon anemonifolius* (Salisb.) Knight. Aust. J. Ecol. 15:117-132.
- BRADSTOCK, R.A., et M.A. O'CONNELL. 1988. Demography of woody plants in relation to fire: *Banksia ericifolia* L.f. and *Petrophile pulchella* (Schrad) R.Br. Aust. J. Ecol. 13:505-518.
- CAMERON, H. 1953. Melting point of bounding material in lodgepole and jack pine cones. Silvicultural leaflets 86, 3 p.
- CAYFORD, J.H. 1957. Jack pine regeneration - A review of literature. Canadian Dept. North. Aff. and Nat. Res., Forestry Branch, Forest Research Div., S&M Report 57-9, Ottawa, 53 p.
- CAYFORD, J.H., et D.J. McRAE. 1983. The role of fire in jack pine forests. In: Wein, R.S., et D.A. McLean (éds.). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. John Wiley & Sons, New York, pp.183-199.
- COTTAM, G., et J. T. CURTIS. 1956. Use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology 37:850-460.
- COWLING, R.M., et B.B. LAMONT. 1985. Variation in serotiny of three *Banksia* species along a climatic gradient. Aust. J. Ecol. 10:345-350.
- CRITCHFIELD, W.B. 1985. The late Quaternary history of lodgepole and jack pines. Can. J. For. Res. 15:749-772.

- DANSEREAU, P. 1991. La reconstitution historique des feux dans un secteur forestier au sud du lac Abitibi. Mémoire de M. Sc., Université du Québec à Montréal.
- DANSEREAU, P., et Y. BERGERON. 1992. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Québec. Can. J. For. Res. (sous presse).
- DAVIS, M.B. 1983. Quaternary history of deciduous forests of Eastern North America and Europe. Ann. Missouri. Bot. Gard. 70:550-563.
- DIOTTE, M., et Y. BERGERON. 1989. Fire and the distribution of *Juniperus communis* L. in the boreal forest of Québec, Canada. J. Biogeogr. 16:91-96.
- ENRIGHT, N.J., et B. B. LAMONT. 1989. Seed bank, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. J. Ecol. 77:1111-1122.
- EYRE, F. H., et R. K. LeBARRON. 1944. Management of jack pine stands in the Lake States. USDA, Technical Report No. 863, 66 p.
- GAGNON, J. 1990. Structures d'âges et succession dans des peuplements de pins gris (*Pinus banksiana* Lamb.) soumis à des régimes de feux différents au sud de la forêt boréale, en Abitibi. Mémoire de M.Sc., Université du Québec à Montréal, 150 p.
- GIVNISH, T.J. 1981. Serotiny, geography, and fire in the Pine Barrens of New Jersey. Evolution 35:101-123.
- HEINSELMAN, M.L. 1981. Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. In: Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan et W.A. Reiners (éds.). Fire regimes and ecosystem properties. USDA General Technical Report WO-26, pp. 7-57.
- HENDRICKSON, W.H. 1972. Perspective on fire and ecosystems in the United States. In: Fire in the environment symposium proceedings. USDA,

- Forest Service, pp. 29-33.
- KEELEY, J. E. 1981. Reproductive cycles and fire regime. *In*: Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan et W.A. Reiners (éds.). Fire regimes and ecosystem properties. USDA General Technical Report WO-26, pp. 231-277.
- LAMONT, B.B., S.W. CONNELL et S.M. BERGL. 1991a. Seed bank and population dynamics of *Banksia cuneata*: the role of time, fire and moisture. *Bot. Gaz.* 152:114-122.
- LAMONT, B.B., D.C. LeMAITRE, R.M. COWLING et N.J. ENRIGHT. 1991b. Canopy seed storage in woody plants. *Bot. Rev.* 57:277-317.
- LEGENDRE, L., et P. LEGENDRE. 1984. *Ecologie numérique. I. Le traitement des données écologiques.* 2e édition, Presses de l'Université du Québec, Québec, 260 p.
- LOTAN, J. E. 1975. The role of cone serotiny in lodgepole pine forests. *In*: Baum-Gartner, D.M. (éd.) *Management of lodgepole pine ecosystems: Symposium Proceedings*, Washington State University, pp. 516-535.
- LOTAN, J.E. 1976. Cone serotiny-fire relationships in lodgepole pine. *In*: *Proceedings Montana Tall Timbers Fire Ecology Conference and Fire and Land Management Symposium 14. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Floride*, pp. 267-278.
- McMASTER, G.S., et P.H. ZEDLER. 1981. Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana* (Torrey Pine). *Oecologia* 51:62-66.
- MUIR, P.S., et J.E. LOTAN. 1985a. Disturbance history and serotiny of *Pinus contorta* in western Montana. *Ecology* 66:1658-1668.
- MUIR, P.S., et J.E. LOTAN. 1985b. Serotiny and life history of *Pinus contorta* var *latifolia*. *Can. J. Bot.* 63:938-945.
- NEUMANN, F.P., T. SCHANTZ-HANSEN et L.W. REES. 1964. Cone scale movements of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). *Minnesota Forestry Notes* 142, 2 p.

- NORUSIS, M.J. 1985. SPSS-X advanced statistics guide. McGraw-Hill Book Company, Toronto.
- PERRY, D.A., ET J.E. LOTAN. 1979. A model of fire selection for serotiny in lodgepole pine. *Evolution* 33:958-968.
- RUDOLPH, T.D., R.E. SCHOENIKE et T. SCHANTZ-HANSEN. 1959. Results of one parent progeny tests relating to the inheritance of open and closed cones in jack pine. *Minnesota Forestry Notes* 78, 2 p.
- SAS INSTITUTE. 1985. SAS user's guide: statistics, version 5 edition. Cary, North Carolina, 956 p.
- SCHOENIKE, R.E. 1976. Geographical variations in jack pine (*Pinus banksiana*). Agricultural Experiment Station, University of Minnesota, Bull. No. 304, 47 p.
- SITTMAN, K., et H. TYSON. 1971. Estimates of inbreeding in *Pinus banksiana*. *Can. J. Bot.* 49:1241-1245.
- SOKAL, R.R., et F.J. ROHLF. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company, San Francisco, Californie, 859 p.
- TEICH, A.H. 1970. Cone serotiny and inbreeding in natural populations of *Pinus banksiana* and *Pinus contorta*. *Can. J. Bot.* 48:1805-1809.

- THOMAS, P. A., et R. W. WEIN. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 15:727-729.
- VAN WAGNER, C.E. 1983. Fire behavior in northern conifer forest and shrubland. In: Wein, R.W., et D.A. McLean (éds). *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley & Sons, New York, pp. 65-80.
- VOGL, R.J. 1973. Ecology of knobcone pine in the Santa Ana Mountains, California. *Ecol. Monogr.* 43:125-143.
- ZAMMIT, C., et M. WESTOBY. 1987a. Population structure and reproductive status of two *Banksia* shrubs at various time after fire. *Vegetatio* 70:11-20.
- ZAMMIT, C., et M. WESTOBY. 1987b. Seedling recruitment strategies in obligate-seeding and resprouting *Banksia* shrubs. *Ecology* 68:1984-1992.
- ZAMMIT, C., et M. WESTOBY. 1988. Pre-dispersal seed losses, and the survival of seeds and seedlings of two serotinous *Banksia* shrubs in burnt and unburnt heath. *J. Ecol.* 76:200-214.
- ZEDLER, P.H. 1977. Life-history attributes of plants and the fire cycle: A case study in chaparral dominated by *Cupressus forbessii*. In: Mooney, H.A. et C.E. Conrad (éds.). *Environmental consequences of fire fuel in Mediterranean Ecosystems: Proceedings of a Symposium*. Palo Alto, Californie, pp. 451-458.

## CONCLUSION GENERALE

Nos résultats ont mis en évidence l'homogénéité particulièrement élevée entre les fréquences alloenzymatiques des populations terrestres et insulaires, en dépit des régimes de perturbations distincts entre ces deux unités de paysage. De plus, contrairement à nos attentes, les deux populations insulaires sont plus semblables entre elles, en terme de fréquences alléliques, que les deux populations terrestres. Les îles du lac, qui ont des effectifs plus faibles que les populations terrestres, n'apparaissent pas être affectées d'une perte de variabilité génétique associée à la dérive génétique. Le flux génique efficace entre les populations et leur histoire biogéographique commune apparaissent être à l'origine de la faible différenciation alloenzymatique entre les populations. Ces facteurs pourraient également expliquer le maintien d'une variabilité génétique au sein des petites populations insulaires similaire à celle des populations terrestres. De plus, même si le nombre d'individus fondateurs des populations insulaires avait été faible, le sérotinisme est susceptible d'avoir joué un rôle dans le maintien de cette variabilité. Les graines étant viables plus de 25 ans, les individus sérotineux conservent sur l'arbre, une banque de graines qui peut représenter plusieurs années de pollinisation (Roe 1963). Suite à un feu, même si un individu n'est pas ou n'est plus présent sur le site, ses gènes peuvent être stockés dans le pool génique de la banque de graines (Gibson et Hamrick 1991). A cet égard, Loveless et Hamrick (1984) suggèrent que le sérotinisme peut accroître la taille effective de la population (*effective population size*) et ainsi permettre le maintien de la diversité génétique au sein d'une petite population.

L'insularité et les régimes de perturbations apparaissent donc avoir de faibles effets sur la structure génétique des populations étudiées avec les marqueurs isoenzymatiques. Les isoenzymes étudiés ici semblent être relativement neutres en termes sélectifs (Kimura 1968, 1983), du moins face aux pressions sélectives du régime des feux. La faible différence, en terme isoenzymatique, observée entre les populations résulte probablement d'un flux génique suffisant pour prévenir la différenciation pour des allèles neutres (Lewontin 1974). Toutefois, un tel flux génique peut être insuffisant pour contrer la différenciation à des loci faisant face à de fortes pressions sélectives (Muona 1989). Le sérotinisme, sous un contrôle génétique

assez simple (Teich 1970; Sittman et Tyson 1971), apparaît faire face à des pressions sélectives relativement élevées. Ainsi, il appert que le régime des feux exerce des pressions sélectives suffisamment fortes sur ce caractère pour engendrer une différenciation significative entre les deux unités de paysage et ce, en dépit du flux génique important. Nos résultats indiquent également que l'hétérogénéité pour ce caractère est plus élevée entre les populations de l'unité de paysage insulaire qu'entre les populations de l'unité de paysage terrestre. La complexité plus grande du régime des feux du paysage insulaire pourrait être responsable de cette hétérogénéité, le faible effet des facteurs stochastiques liés à la dérive génétique ayant été démontré.

Le manque de congruence, observé ici, entre les résultats obtenus avec les marqueurs isoenzymatiques et le sérotypisme est rapporté dans plusieurs études chez d'autres espèces de conifères (Wheeler et Guries 1982; Mikola 1982; Muona et Szmidt 1985; Campbell 1986; Merkle et al. 1988; Furnier et al. 1991). De façon générale chez ce groupe d'espèces, les caractères quantitatifs montrent une plus forte différenciation entre les populations que les alloenzymes, ce qui implique que les forces évolutives affectent différemment ces deux types de marqueurs. Le premier type de caractère semble être plus fortement affecté par les pressions sélectives de l'environnement que le second, ce que nos résultats suggèrent également. Toutefois, l'excès d'hétérozygotes observé pour presque tous les loci dans chacune des populations peut indiquer que la sélection agit sur leurs fréquences génotypiques, soit en éliminant les arbres résultant de croisements consanguins, ou parce que les individus hétérozygotes aux loci analysés ou à ceux qui leur sont associés sont avantagés (Mitton et Grant 1984; Bush et al. 1987). Par contre, il apparaît évident que les pressions sélectives du régime des feux sur ces marqueurs sont faibles.

Le régime des feux complexe du lac apparaît être important dans le maintien du polymorphisme observé dans le sérotinisme des pins gris des populations étudiées. Perry et Lotan (1979) ont proposé que le polymorphisme de ce caractère serait maintenu dans une région où deux régimes des feux distincts dans l'espace mais relativement constants dans le temps auraient cours. Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse. Il semble probable que des paysages de la forêt boréale possédant plusieurs coupe-feu naturels, à cause d'une topographie accidentée ou de la présence d'un grand nombre de lacs, soient affectés de régimes des feux semblables à celui du lac Duparquet. Ces régimes particuliers, en favorisant les individus non sérotineux et mixtes permettraient, par un flux génique important par le pollen, leur présence dans une région où ils apparaissent être particulièrement défavorisés. Dans le contexte actuel, où le cycle des feux s'allonge (Bergeron 1991), le maintien de ce polymorphisme pourrait être particulièrement important, pour permettre à l'espèce de demeurer présente dans la région étudiée. En effet, depuis les années 1870, la surface des feux et, par conséquent, leur intensité ont diminué tant sur le lac que dans le territoire terrestre (Van Wagner 1983; Bergeron et Archambault, données non publiées), ce qui, tel que nos résultats l'indiquent, favoriserait les individus non sérotineux. En absence de ce polymorphisme, le pin gris pourrait être fortement défavorisé en faveur, par exemple, d'autres espèces pionnières capables de se régénérer végétativement suite à un feu. L'allongement du cycle des feux pourrait également affecter la récurrence des feux à un site particulier, la rendant plus faible. Si le temps entre 2 perturbations à un site donné est trop long, l'espèce pourrait être amenée à disparaître de la région, particulièrement si la régénération est impossible entre feux parce que les individus sont sérotineux. Toutefois, suite à cette étude, plusieurs mécanismes de maintien des populations peuvent être suggérés. Nos résultats montrent que la régénération est possible, tout au moins sur les sites xériques terrestres, quand les sites sont exempts de feu pour de longues périodes, i.e. plus de 200 ans. Cette régénération apparaît être la résultante de trois facteurs principaux: 1) la dispersion des graines dans les premières années de maturité reproductive des individus qui n'ont pas développé le sérotinisme, 2) la dispersion de graines des

individus non sérotineux ou mixtes, favorisés lors d'établissement en absence de feu et 3) de l'ouverture d'une partie des cônes d'individus sérotineux. Ces trois facteurs sont vraisemblablement impliqués dans le maintien de populations de pin gris pendant plus de 220 ans, dans des sites xériques, naturellement ouverts tandis qu'en condition mésique, l'espèce a été remplacée par des espèces plus tolérantes à l'ombre (Eyre et LeBarron 1944; Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Si toutefois, dans l'unité de paysage terrestre, le changement dans le cycle des feux ne réduit pas la surface des feux de façon suffisante pour permettre la dispersion des graines à partir des sites préservés, l'espèce pourrait alors en disparaître et être contrainte à des paysages insulaires tels que les îles du lac Duparquet, où les feux létaux et non létaux lui permettent d'avoir des populations inéquiennes.

Dans le territoire étudié, la différence dans les deux régimes des perturbations est, en définitive, engendrée par la configuration différente du paysage entre ces deux unités (Bergeron 1991). Plusieurs études ont pu mettre en évidence l'importance de régimes complexes comportant des feux non létaux, dans le maintien et la dynamique de populations d'espèces telles *Pinus resinosa*, *Thuja occidentalis* et *Juniperus communis*, espèces qui sont absentes ou peu abondantes dans la forêt boréale où les feux sont particulièrement destructeurs (Van Wagner 1971; Bergeron et Gagnon 1987; Bergeron et Dubuc 1988; Diotte et Bergeron 1989; Bergeron et Brisson 1990). En ce qui concerne le pin gris, abondant dans les deux unités de paysage, les résultats indiquent que ces régimes distincts ont un impact sur la dynamique des populations. Ainsi, non seulement les populations insulaires ont elles des structures d'âge inéquiennes, à cause des feux non létaux, mais elles montrent également davantage de régénération en absence de feu que les populations terrestres. De plus, le régime des feux complexe du lac favorise les individus non sérotineux ou mixtes. La régénération plus abondante en absence de feu dans ce paysage est probablement due à la présence de ces individus porteurs d'une grande proportion de cônes ouverts, capables de disperser leurs graines continuellement, pour ainsi profiter d'ouvertures faites par d'autres types de perturbation que les feux. Nos résultats indiquent que les régimes des perturbations exercent des pressions sélectives suffisantes pour engendrer des

différences entre des populations de pin gris, pour un caractère adaptatif tel que le sérotoninisme. Les régimes des feux, à une échelle régionale, sont affectés par la configuration et la structuration du paysage. Il appert que le caractère permanent des différences entre les paysages exerce un effet sélectif à long terme, non seulement sur la dynamique et l'abondance d'espèces avantagées par un régime particulier, mais également au sein des populations d'une même espèce.

**BIBLIOGRAPHIE**  
**(INTRODUCTION ET CONCLUSION GENERALES)**

- AYALA, F.J. 1982. The genetic structure of species. In: Milkman, R. (éd.). Perspectives in evolution. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 60-81.
- BEAUFAIT, W.B. 1960. Some effects of high temperatures on the cones and seeds of jack pine. For. Sci. 6:194-199.
- BEGON, M., J.L. HARPER et C.R. TOWNSEND. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. 2e édition. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Massachusetts, 945 p.
- BERGERON, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. Ecology 72: 1980-1992.
- BERGERON, Y., et A. BOUCHARD. 1984. Use of ecological group in analysis and classification of plant communities in a section of western Québec. Vegetatio 56:45-63.
- BERGERON, Y., et J. BRISSON. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species' range. Ecology 71:1352-1364.
- BERGERON Y., C. CAMIRE, A. BOUCHARD et P. GANGLOFF. 1982. Analyse et classification des sols pour une étude écologique intégrée d'un secteur de l'Abitibi, Québec. Géogr. Phys. Quat. 36:291-305.
- BERGERON, Y., et M. DUBUC. 1988. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. Vegetatio 79:51-63.
- BERGERON, Y., et D. GAGNON. 1987. Age structure of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) at its northern limit in Québec. Can. J. For. Res. 17:129-137.

- BORCHERT, M. 1985. Serotiny and cone-habit variation in populations of *Pinus coulteri* (Pinaceae) in the southern coast ranges of California. *Madroño* 32:29-48.
- BOYLE, T.J.B., et F.C.H. YEH. 1987. Within population genetic variation -- Implications for selection and breeding. *In: Proceedings of the twenty-first Meeting of the Canadian Tree Improvement Association, Truro, Nouvelle-Ecosse*, pp.20-42.
- BUSH, R.M., P.E. SMOUSE et F.T. LEDIG. 1987. The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity: The relationship between heterozygosity and growth rate in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). *Evolution* 41:787-798.
- CAMPBELL, R.K. 1986. Mapped genetic variation of Douglas-fir to guide seed transfer in southwest Oregon. *Silvae Genet.* 35:85-96.
- CAMERON, H. 1953. Melting point of bounding material in lodgepole and jack pine cones. *Silvicultural leaflets* 86, 3 p.
- CANAVERA, D.S. 1975. Variation among the offsprings of selected lower Michigan jack pines. *Silvae Genet.* 24:12-15.
- CAYFORD, J.H. 1957. Jack pine regeneration - A review of literature. Canadian Dept. North. Aff. and Nat. Res., Forestry Branch, Forest Research Div., S&M Report 57-9, Ottawa, 53 p.
- CAYFORD, J.H., et D.J. McRAE. 1983. The role of fire in jack pine forests. *In: Wein, R.S., et D.A. McLean (éds.). The role of fire in northern circumpolar ecosystems.* John Wiley & Sons, New York, pp. 183-199.

- CHELIAK, W.M., B.P. DANCİK, K. MORGAN, F.C.H. YEH et C. STROBECK. 1985. Temporal variation of the mating system in a natural population of jack pine. *Genetics* 109:569-584.
- CHRISTENSEN, N.L. 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. In: Pickett, S.T.A. et P.S. White (éds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, pp. 86-100.
- CLAYDEN, S., et A. BOUCHARD. 1983. Structure and dynamics of conifer-lichen stands on rock outcrops south of Lake Abitibi, Québec. *Can. J. Bot.* 61:850-871.
- COWLING, R.M., et B.B. LAMONT. 1985. Variation in serotiny of three *Banksia* species along a climatic gradient. *Aust. J. Ecol.* 10:345-350.
- CRITCHFIELD, W.B. 1985. The late Quaternary history of lodgepole and jack pines. *Can. J. For. Res.* 15:749-772.
- DANCİK, B.P., et F.C.H. YEH. 1983. Allozymes variability and evolution of lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) and jack pine (*P. banksiana*) in Alberta. *Can. J. Genet. Cytol.* 25:57-64.
- DANSEREAU, P. 1991. La reconstitution historique des feux dans un secteur forestier au sud du lac Abitibi. Mémoire de M. Sc., Université du Québec à Montréal.
- DIOTTE, M., et Y. BERGERON. 1989. Fire and the distribution of *Juniperus communis* L. in the boreal forest of Québec, Canada. *J. Biogeo.* 16:91-96.
- DOBZHANSKY, Th. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- DOBZHANSKY, Th., et O. PAVLOVSKY. 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* 11:311-319.

- DUFFIELD, J.W. 1952. Relationships and species hybridization in the genus *Pinus*. *Silvae Genet.* 1:93-100.
- ENDLER, J.A. 1986. Natural selection in the wild. Monographs in population biology 21, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 336 p.
- EYRE, F. H., et R. K. LeBARRON. 1944. Management of jack pine stands in the Lake States. USDA, Technical Report No. 863, 66 p.
- FOSTER, D.R.C. 1983. The history and pattern of fire in the forest of south-eastern Labrador. *Can. J. Bot.* 61:2459-2471.
- FOSTER, D.R.C. 1988. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire, U.S.A. *J. Ecol.* 76:105-134.
- FOWLER, D.R. 1965. Effects of inbreeding in red pine *Pinus resinosa*. IV. Comparisons with other northern *Pinus* species. *Silvae Genet.* 14:76-81.
- FRISSELL, S.S. Jr. 1973. The importance of fire as natural ecological factor in Ithasca State Park, Minnesota. *Quat. Res.* 3:397-407.
- FURNIER, G.R., M. STINE, C.A. MOHN et M.A. CLYDE. 1991. Geographic patterns of variation in allozymes and height growth in white spruce. *Can. J. For. Res.* 21:707-712.
- FUTUYMA, D.J. 1986. *Evolutionary biology*. 2e édition, Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 600 p.

- GAGNON, J. 1990. Structures d'âges et succession dans des peuplements de pins gris (*Pinus banksiana* Lamb.) soumis à des régimes de feux différents au sud de la forêt boréale, en Abitibi. Mémoire de M.Sc., Université du Québec à Montréal, 150 p.
- GIBSON, J.P. et J.L. HAMRICK. 1991. Genetic diversity and structure in *Pinus pungens* (Table Mountain pine) populations. Can. J. For. Res. 21:635-642.
- GILL, A.M. 1981. Fire adaptative traits of vascular plants. In: Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan et W.A. Reiners (éds.). Fire regimes and ecosystem properties. USDA General Technical Report WO-26, pp. 208-230.
- GIVNISH, T.J. 1981. Serotiny, geography, and fire in the Pine Barrens of New Jersey. Evolution 35:101-123.
- GOTTLIEB, L.D. 1971. Gel electrophoresis: New approach to the study of evolution. BioScience 21:939-944.
- GOTTLIEB, L.D. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. Prog. Phytochem. 7:1-45.
- GOVINDARAJU, D.R. 1988a. A note on the relationship between outcrossing rate and gene flow in plants. Heredity 61:401-404.
- GOVINDARAJU, D.R. 1988b. Relationship between dispersal ability and levels of gene flow in plants. Oikos 52:31-35.
- GRANDTNER, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Presses de l'Université Laval, Québec, 216 p.

- GRIMM, E.C. 1984. Fire and other factors controlling the Big Woods vegetation of Minnesota in the mid nine-tenth century. *Ecol. Monogr.* 54:291-311.
- HAMRICK, J.L. 1979. Genetic variation and longevity. *In*: Solbrig, O., S. Jain, G. Johnson et R. Raven (éds.). *Topics in plant population biology*. Columbia University Press, New York, pp. 84-113.
- HAMRICK, J.L. 1987. Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations. *In*: Urbanska, K. (éd.) *Differentiation patterns in higher plants*. Academic Press, New York, pp. 53-67.
- HAMRICK, J.L., et M.J.W. GODT. 1989. Allozymes diversity in plant species. *In*: Brown, A.D.H., M.T. Clegg, A.L. Kahler et B.S. Weir (éds). *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 43-63.
- HAMRICK, J.L., J.B. LINHART et J.B. MITTON. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:173-200.
- HAMRICK, J.L., J.B. MITTON et Y.B. LINHART. 1981. Levels of genetic variation in forest trees: Influence of life history characteristics. *In*: Conkle, M.T. (éd.), *Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects*, USDA General Technical Report PSW-48, pp. 35-41.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York, 892 p.
- HARRIS, H. 1966. Enzyme polymorphism in man. *Proc. Roy. Soc. Ser. B. Biol. Sci.* 164:298-310.

- HAWLEY, G.J., D.H. DeHAYES et S.F. GAGE. 1988. The relationship between genetic diversity and stand viability : a case study with jack pine. *In*: Demerritt, M.E. Jr., (éd.). Proceedings of the Thirty-first Northeastern Tree Improvement Conference and the Sixth North Central Tree Improvement Association, University Park, Pennsylvanie, pp. 80-91.
- HEINSELMAN, M.L. 1973. Fire in the virgin forest of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quat. Res.* 3:329-382.
- HEINSELMAN, M.L. 1981a. Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. *In*: Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan et W.A. Reiners (éds.). Fire regimes and ecosystem properties. USDA General Technical Report WO-26, pp. 7-57.
- HEINSELMAN, M.L. 1981b. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *In*: West, D.H., H.H. Shugart et D.B. Botkin (éds.). Forest succession: concepts and applications. Springer-Verlag, New York, pp. 375-405.
- HENDRICKSON, W.H. 1972. Perspective on fire and ecosystems in the United States. *In*: Fire in the environment symposium proceedings. USDA, Forest Service, pp. 29-33.
- HUBBY, J.L., et R.C. LEWONTIN. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54:577-594.
- HUXLEY, J. 1942. Evolution, the modern synthesis. Allan and Unwin, London.
- HYUN, J.O. 1977. Geographic variation of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). *In*: USDA, Forest Service Technical Report, NC-50, pp. 107-116.

- JELINSKI, D.E., et I. HUTCHISON. 1988. Disturbance: Effects on genetic variation in natural populations. *Can. Geogr.* 32:79-80.
- JOHNSON, G.B. 1974. Enzyme polymorphism and metabolism. Polymorphism among enzyme loci is related to metabolic function. *Science* 184:28-37.
- JOHNSON, E.A. et C.E. VAN WAGNER. 1985. The theory and use of two fire history models. *Can. J. For. Res.* 15:214-220.
- KEELEY, J.E. 1981. Reproductive cycles and fire regime. In: Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, N.L. Christensen, J.E. Lotan et W.A. Reiners (éds.). *Fire regimes and ecosystem properties*. USDA General Technical Report WO-26, pp. 231-277.
- KIMURA, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217:624-626.
- KIMURA, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- KOSKI, V. 1970. A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. *Comm. Inst. For. Fenn.* 70:1-78.
- LANNER, R.M. 1966. Needed: a new approach to the study of pollen dispersion. *Silvae Genet.* 15:50-52.
- LAMONT, B.B., D.C. LeMAITRE, R.M. COWLING et N.J. ENRIGHT. 1991. ~~Canopy~~ seed storage in woody plants. *Bot. Rev.* 57:277-317.
- LEVIN, D.A. 1988. The paternity pool of plants. *Am. Nat.* 132:309-317.
- LEWONTIN, R.C. 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press, New York, 346 p.
- LEWONTIN, R.C. 1985. Population genetics. *Ann. Rev. Genet.* 19:81-102.

- LEWONTIN, R.C., et J.L. HUBBY. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural population. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 54:595-609.
- LITTLE, E.L., et W.B. CRITCHFIELD. 1969. Subdivision of the genus *Pinus* (Pines). USDA, Forest Service Misc. Publ. 1144, 51 p.
- LOVELESS, M.D., et J.L. HAMRICK. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:65-95.
- MAYR, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- MAYR, E. et W.B. PROVINE. 1980. The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 487 p.
- McMASTER, G.S., et P.H. ZEDLER. 1981. Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana* (Torrey Pine). Oecologia 51:62-66.
- MERKLE, S.A., W.T. ADAMS et R.K. CAMPBELL. 1988. Multivariate analysis of allozyme variation patterns in coastal Douglas-fir from southwest Oregon. Can. J. For. Res. 18:181-187.
- MIKOLA, J. 1982. Bud-set phenology as an indicator of climatic adaptation of scots pine in Finland. Silva Fenn. 16:178-184.

- MISENTI, T.L., et D.H. DeHAYES. 1988. Genetic diversity of marginal vs central populations of pitch pine and jack pine. *In*: Demeritt, M.E. Jr., (éd.). Proceedings of the Thirty-first Northeastern Forest Tree Improvement Conference and the Sixth North Central Tree Improvement Association, University Park, Pennsylvanie, pp. 63-72.
- MITTON, J.B. 1983. Conifers. *In*: Steven D., S. Tankley, S. Thomas et J. Orton (éds.). Isozymes in plant genetics and breeding. Vol. 2 (Part B). Elsevier Science Publ. Press, New York. pp. 443-472.
- MITTON, J.B., et M.C. GRANT. 1984. Association among proteins heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:479-499.
- MUIR, P.S., et J.E. LOTAN. 1985. Disturbance history and serotiny of *Pinus contorta* in western Montana. *Ecology* 66:1658-1668.
- MUONA, O. 1989. Populations genetics in forest tree improvement. *In*: Brown, A.H.D., M.T. Clegg, A.L. Kahler et B.S. Weir (éds.). Plant population genetics, breeding, and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 282-298.
- MUONA, O., et A.E. SZMIDT. 1985. A multilocus study of natural populations of *Pinus sylvestris*. *In*: H.R. Gregorius (éd). Population genetics in forestry. Lecture Notes Biomathematics 60:226-240.
- NEVO, E., A. BEILESM et R. BEN-SHLOMI. 1984. The evolutionary significance of genetic diversity: Ecological, demographic and life-history correlates. *In*: G.S. Mani (éd). Evolutionary Dynamics of genetic diversity. Lecture Notes in Biomathematics 53:13-213.
- PAYETTE, S., C. MORNEAU, L. SIROIS et M. DESPONTS. 1989. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology* 70:656-673.
- PERRY, D.A., et J.E. LOTAN. 1979. A model of fire selection for serotiny in lodgepole pine. *Evolution* 33:958-968.

- PICKETT, S.T.A., et P.S. WHITE. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, 472 p.
- POLLACK, J.C., et B.P. DANKIK. 1985. Monoterpene and morphological variation and hybridization of *Pinus contorta* and *Pinus banksiana* in Alberta. Can. J. Bot. 63:201-210.
- PRAKASH, S. 1973. Patterns of gene variation in central and marginal populations of *Drosophila robusta*. Genetics 75:347-369.
- ROE, E. I. 1963. Seed stored in cones of some jack pine stands, northern Minnesota. Lake States Forest Experimental Station, U.S. Forest Service, Res. Paper LS-1, pp. 1-14.
- ROSS, H.A., et J.L. HAWKINS. 1986. Genetic variation among local populations of jack pine (*Pinus banksiana*). Can. J. Genet. Cytol. 28:453-458.
- ROWE, J.E. 1961. Critique of vegetational concepts as applied to forest of north-western Alberta. Can. J. Bot. 39:1007-1117.
- ROWE, J.E., et G.W. SCOTTER. 1973. Fire in the boreal forest. Quat. Res. 3:444-464.
- ROWE, J.S. 1972. Forest regions of Canada. Environnement Canada, Ottawa.

- RUDOLF, P.O. 1958. Silvical characteristics of jack pine (*Pinus banksiana*). USDA, Forest Service Paper 61, Lake States Forest Experimental Station, 31 p.
- RUDOLPH, T.D. 1976. Cone set, seed yield, seed quality, and early seedling development of S<sub>2</sub> generation jack pine. In: Proceedings of the Tenth Central States Forest Tree Improvement Conference, West Lafayette, Indiana, pp. 42-60.
- RUDOLPH, T.D. 1981. Variation in early flowering of inbred jack pine families. In: Proceedings of the Second North Central Tree Improvement Conference, Lincoln, Nebraska, pp. 119-129.
- RUDOLPH, T.D., et C.W. YEATMAN. 1982. Genetics of jack pine *Pinus banksiana*. USDA, Forest Service, Research Paper WO38, 60 p.
- RUDOLPH, T.D., R.E. SCHOENIKE et T. SCHANTZ-HANSEN. 1959. Results of one parent progeny tests relating to the inheritance of open and closed cones in jack pine. Minnesota Forestry Notes 78, 2 p.
- SAX, K., et H.J. SAX. 1933. Chromosome number and morphology in the conifers. J. Arnold Arbor. 14:356-375.
- SCHOENIKE, R.E. 1976. Geographical variations in jack pine (*Pinus banksiana*). Agricultural Experiment Station, University of Minnesota, Bull. No. 304, 47 p.
- SCHOENIKE, R.E., T.D. RUDOLPH et T. SCHANTZ-HANSEN. 1959. Cone characteristics in a jack pine seed source plantation. Minnesota Forestry Notes 76, 2p.
- SCHOENIKE, R.E., et B.A. BROWN. 1963. Variation in bark thickness of jack pine seed sources. Minnesota Forestry Notes 130, 2 p.

- SELANDER, R.K. 1976. Genic variation in natural population. In: Ayala, F.J. (éd.). Molecular evolution. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 21-45.
- SIMPSON, G.G. 1944. Tempo and mode of evolution. Columbia University Press, New York.
- SITTMAN, K., et H. TYSON. 1971. Estimates of inbreeding in *Pinus banksiana*. Can. J. Bot. 49:1241-1245.
- SLATKIN, M. 1985. Gene flow in natural populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16:393-430.
- SNYDER, T.P., D.A. STEWART et A.F. STRICKLER. 1985. Temporal analysis of breeding structure in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). Can. J. For. Res. 15:1159-1166.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:353-391.
- SPIESS, E.B. 1977. Genes in populations. John Wiley & Sons, New York, 780 p.
- SPURR, S.H., et B.V. BARNES. 1980. Forest Ecology. 3e édition, John Wiley & Sons, New York, 687 p.
- STEBBINS, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York.
- TEICH, A.H. 1970. Cone serotiny and inbreeding in natural populations of *Pinus banksiana* and *Pinus contorta*. Can. J. Bot. 48:1805-1809.
- THOMAS, P.A., et R.W. WEIN. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. Can. J. For. Res. 15:727-729.
- TODHUNTER, M.N., et R.B. POLK. 1981. Seed and cone production in a clonal orchard of jack pine (*Pinus banksiana*). Can. J. For. Res. 11:1011-1018.

11:512-516.

- VAN WAGNER, C.E. 1971. Fire and red pine. Proceedings of the 10th annual Tall Timbers Fire Ecology Conference, pp. 221-224.
- VAN WAGNER, C. E. 1983. Fire behavior in northern conifer forest and shrubland. In: Wein, R.W., et D.A. McLean (éds). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. John Wiley & Sons, New York, pp. 65-80.
- VINCENT, J.S., et L. HARDY. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. Geogr. Phys. Quat. 31:357-372.
- VOGL, R.J. 1973. Ecology of knobcone pine in the Santa Ana Mountains, California. Ecol. Monogr. 43:125-143.
- WEIN, R.S., et D.A. McLEAN. 1983. The role of fire in Northern Circumpolar Ecosystems. John Wiley & Sons, New York.
- WEST, D.C.C., H.H. SHUGART et D.B. BOTKIN. 1981. Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag, New York.
- WHEELER, N.C., et R.P. GURIES. 1982. Population structure, genic diversity, and morphological variation in *Pinus contorta* Dougl. Can. J. For. Res. 12:595-606.
- WHEELER, N.C., et R.P. GURIES. 1987. A quantitative measure of introgression between lodgepole and jack pines. Can. J. Bot. 65:1876-1885.
- WHEELER, N.C., R.P. GURIES et D.M. O'MALLEY. 1983. Biosystematics of the genus *Pinus*, subsection *Contortae*. Biochem. Syst. Ecol. 11:333-340.
- WHITE, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev. 45:229-299.

- WRIGHT, S. 1978a. Evolution and the genetics of populations. Vol. II. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 511 p.
- WRIGHT, S. 1978b. Evolution and the genetics of populations. Vol. IV. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago, 580 p.
- YEATMAN, C.W., et A.H. TEICH. 1969. Genetics and breeding of jack and lodgepole pines in Canada. For. Chron. 45: 428-433.
- ZAMMIT, C., et M. WESTOBY. 1987a. Population structure and reproductive status of two *Banksia* shrubs at various time after fire. Vegetatio 70:11-20.
- ZAMMIT, C., et M. WESTOBY. 1987b. Seedling recruitment strategies in obligate-seeding and resprouting *Banksia* shrubs. Ecology 68:1984-1992.
- ZAMMIT, C., et M. WESTOBY. 1988. Pre-dispersal seed losses, and the survival of seeds and seedlings of two serotinous *Banksia* shrubs in burnt and unburnt heath. J. Ecol. 76:200-214.
- ZEDLER, P.H. 1977. Life-history attributes of plants and the fire cycle: A case study in chaparral dominated by *Cupressus forbesii*. In: Mooney, H.A., et C.E. Conrad (éd.). Environmental consequences of fire fuel in Mediterranean Ecosystems: Proceedings of a Symposium. Palo Alto, Californie pp. 451-458.