

VARIABILITE INFRASPECIFIQUE DES CONIFERES

J.F. LACAZE

Station d'Amélioration des Plantes Forestières
Centre National de Recherches Forestières, 54-NANCY

Communication faite le 2 juillet 1968 au 87^e Congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences à Nancy.

— * —

Contrairement aux agriculteurs, les sylviculteurs utilisent toujours des espèces encore très voisines de l'état sauvage ; ces espèces se développent naturellement ou artificiellement sur d'importantes surfaces, où les conditions écologiques sont loin d'être uniformes. Divers facteurs, et plus particulièrement la sélection naturelle qui s'exerce sur des populations très variables au niveau individuel, ont donc modelé, à l'intérieur des espèces, des populations de caractéristiques génétiques différentes.

Nous essaierons d'exposer rapidement les deux thèmes suivants :

- Causes théoriques de la variabilité infraspécifique
- Application pratique - choix des sources de graines par les sylviculteurs - en nous bornant aux conifères

CAUSES THEORIQUES DE LA VARIABILITE INFRASPECIFIQUE

La plupart des espèces d'arbres forestiers, et plus particulièrement les conifères, sont caractérisées par une **variabilité génétique individuelle** importante. Celle-ci est maintenue à un niveau élevé, par le jeu des mutations et surtout par le système de croisement de ces espèces qui normalement sont allogames.

Le jeu normal de la fécondation croisée entretient, en effet, un taux élevé d'hétérozygotie. Par ailleurs, la plupart des caractères qui nous intéressent sont vraisemblablement commandés par de nombreux gènes, souvent à effets additifs, avec les déviations classiques dues à la dominance ou l'épistasie. Il en résulte donc une très grande diversité des génotypes individuels dans la plupart des populations de conifères.

Les divers essais d'autofécondation artificielle

aboutissent généralement à une réduction de cette variabilité et de la vigueur (conséquence de l'homozygotie).

Les populations naturelles ou artificielles (plantations) de conifères composées, nous l'avons vu, de génotypes individuels différents, couvrent des surfaces généralement très importantes. Prenons un exemple : *Picea abies*, notre épicéa commun, couvre en Europe plusieurs dizaines de millions d'hectares. A l'état naturel, il va des Vosges au sud des Alpes, au nord de la Scandinavie et au milieu de l'U.R.S.S. En plantation, il a été introduit dans une infinité de stations européennes ou d'Amérique du Nord.

Il est bien évident que toutes ces populations d'épicéa ne seront pas identiques entre elles, ni identiques à la population primitive qui est apparue au moment où l'espèce s'est individualisée.

Parmi les facteurs qui ont modelé cette **variabilité infraspécifique**, nous envisagerons d'abord celui qui joue vraisemblablement le rôle le plus important, à savoir la sélection naturelle.

I - La sélection naturelle

Le mécanisme de cette sélection est connu. Divers facteurs du milieu (climat ou sol) exercent une action sélective globale sur la population en cause, en triant les génotypes les mieux adaptés qui seront seuls aptes à se reproduire. Il en résulte un changement après chaque génération des fréquences des gènes dans l'ensemble de la population.

Il convient de rappeler que cette action évolutive n'est possible qu'en présence d'un certain taux de variabilité individuelle, sinon toute sélection serait impossible.

Nous illustrerons ce qui vient d'être dit par des

exemples, classiques, pris chez notre épicéa. Cette espèce, dans le Jura, existe à l'état naturel depuis le rebord du 2^e plateau (800 m) jusqu'aux hautes chaînes (1250 m). Une observation attentive révèle qu'aux plus basses altitudes les forêts comportent une proportion élevée d'arbres à cime large, les branches portant des rameaux secondaires longs et pendants (forme en peigne). Vers 900 m à 1000 m, apparaissent en proportion de plus en plus grande des arbres dont les rameaux secondaires sont plus courts et répartis autour de la branche principale (forme en brosse) ; vers 1100 à 1200 m, on observe une majorité de sujets en brosse avec un certain nombre de sujets à branches très courtes et plus ou moins accolées au tronc (forme colonnaire).

L'explication serait la suivante : les arbres à cime en peigne, à croissance rapide, ont dominé les autres formes à basse altitude. Certes, des colonnaires existent à 800 m d'altitude. Ils sont exceptionnels car ce phénotype à croissance lente a peu de chances de résister à la concurrence de ses voisins. Les sujets en brosse ont les meilleures chances de survie vers 1000 et 1100 m. A ce niveau, les arbres en peigne risquent d'être cassés par l'action conjuguée de la neige et du givre, donc de ne pas se reproduire. A haute altitude, ce sont les colonnaires qui ont les meilleures chances de survie jusqu'au stade reproduction.

La sélection naturelle s'exerce dans l'aire naturelle des espèces depuis très longtemps. On peut néanmoins penser que le stade d'équilibre concernant tous les caractères est rarement atteint ; le nombre des générations depuis l'origine, c'est-à-dire l'installation de l'espèce, est toujours faible compte tenu de l'intervalle de temps important entre chaque génération.

La sélection naturelle s'exerce également sur les peuplements introduits. On peut supposer que son action y sera d'autant plus forte que l'introduction est réalisée sur une station très éloignée des conditions écologiques régnant dans la zone de récolte des graines.

2 . Caractères d'adaptation

La sélection naturelle s'exerce essentiellement sur des caractères dits adaptatifs. Nous citerons rapidement quelques-uns de ceux qui intéressent le plus les forestiers.

Résistance aux basses températures hivernales

Ce facteur peut s'exercer de façon tellement drastique que l'évolution définitive est obtenue après un petit nombre de générations. Ainsi, des pins mari-

times introduits dans le Massif Central se révèlent beaucoup plus résistants au froid que le matériel d'origine (landais) après une seule génération en condition froide.

Résistance à la sécheresse

Les épicéas des Basses-Alpes (St-Etienne-en-Dévoluy) se révèlent plus résistants que ceux des Vosges et du Jura (confirmé par l'aptitude à germer sur solution concentrée).

Rythme de croissance

La tardiveté du débourrement végétatif retient fortement l'attention des reboiseurs qui cherchent à éviter l'action nocive des gelées tardives de printemps. Les populations du sud de l'aire baltique de l'épicéa (Nord-est de la Pologne) débourrent très tard. On peut émettre l'hypothèse suivante : il s'agit de peuplements naturels de basse altitude subissant un climat relativement infidèle au printemps. A des périodes de température élevée succèdent de courtes périodes de gelée. Les sujets précoces, subissant des dégâts au printemps, y ont été systématiquement défavorisés par rapport aux sujets tardifs.

La date d'arrêt de la croissance en hauteur revêt aussi une grosse importance. Celle-ci est imposée par l'apparition des premières gelées d'automne. Une station à courte saison de végétation sélectionne donc un matériel végétal à courte période de croissance (élongation et grosseur). Pour illustrer ce phénomène, nous citerons l'exemple suivant : *Picea sitchensis* (l'épicéa de Sitka) occupe une aire se présentant sous la forme d'une bande nord-sud, depuis le centre de la Californie (40° de latitude Nord) jusqu'en Alaska (plus de 60° de latitude Nord). A Nancy, (48° de latitude Nord), les épicéas de Sitka originaires de l'Alaska, interrompent leur croissance en hauteur vers le 15 juillet. Ceux de Californie, au début du mois d'octobre. Sur ces derniers, les premières gelées d'automne provoquent toujours de graves dégâts aux pousses de l'année (tissus non aoûtés).

3 - Variation clinale ou discontinue

Les études entreprises révèlent un certain parallélisme entre le gradient de la variabilité écologique et celui de la variabilité génétique. Lorsque l'un est continu, l'autre est clinal. C'est le cas du pin sylvestre en Suède qui varie progressivement du nord au sud pour divers caractères (résistance au froid, teneur en matière sèche).

Lorsque les conditions de milieu varient de façon

brutale, ou en présence de discontinuité dans l'aire de l'espèce, la variance génétique est elle-même d'allure discontinue (douglas dans l'ouest des U.S.A.).

La pression de sélection naturelle, dont nous venons de présenter quelques aspects, n'est pas le seul facteur en cause ; d'autres causes de création de variabilité infraspécifique méritent d'être retenues.

4 - Migration

Le phénomène de migration est l'un de ceux qui retiennent l'attention. L'échange de gènes entre populations éloignées est assuré soit par des transports de pollen (nuages observables dans les Landes), de graines ou de plants. Cette migration de gènes contribue souvent à contrecarrer l'action de la sélection naturelle. On remarque, par exemple, que certains petits peuplements de basse altitude de sapin pectiné dans l'Aude ne diffèrent pas des forêts d'altitudes plus élevées, mais géographiquement très proches. A chaque génération, les gènes éliminés à basse altitude par sélection, seraient ré-introduits par le pollen descendant des forêts d'amont.

Voici un autre exemple : les forêts naturelles d'épicéa du 2^e plateau du Jura, à chaque niveau d'altitude, constituent indiscutablement des populations assez bien adaptées au milieu. L'introduction intempestive, par plantations, d'épicéas d'origines diverses, fait peser une menace réelle pour la pérennité de ce matériel génétique. Ces interventions malheureuses de l'homme font disparaître l'effet bénéfique de plusieurs siècles de sélection naturelle.

5 - Interventions culturelles

L'action de l'homme n'est pas toujours défavorable. Les pratiques sylvicoles classiques appliquées dans certains pays depuis plusieurs centaines d'années ont largement contribué à modeler des populations génétiquement supérieures. Les opérations d'éclaircies, suivies de régénération naturelle à partir des plus beaux arbres (forme, croissance, adaptation), constituent une véritable sélection massale, beaucoup plus intense que celle des facteurs naturels. Ainsi peut-on expliquer l'excellent comportement des pins sylvestres issus des peuplements de la région d'Olsztyn (Pologne, ex-Prusse orientale) qui ont été l'objet d'une sylviculture intensive depuis très longtemps.

6 - Dérivé génétique

Dans certains cas, assez exceptionnels dans l'état actuel de nos connaissances, la variabilité infraspécifique peut avoir pour origine le phénomène appelée "dérive génétique". Certaines espèces, comme le mélèze du Japon (*Larix leptolepis*), *Abies concolor*, se présentent, dans leur aire naturelle, sous la forme de nombreux petits peuplements isolés. Dans chacun d'eux, le faible nombre de géniteurs, donc de croisements possibles, peut conduire à des pertes de gènes, indépendantes de celles dues à la pression de sélection. Il est alors difficile de lier les aptitudes génétiques des populations au gradient des conditions de milieu. Pour le mélèze du Japon par exemple, on n'observe aucune liaison entre l'aptitude à une croissance rapide, et l'altitude du peuplement de récolte des graines.

7 - Ecart à la panmixie

Nous aborderons enfin une dernière cause possible de variabilité infraspécifique due à la nature du végétal forestier. Des recherches récentes ont montré que dans une forêt naturelle, soumise à des conditions écologiques uniformes, se développant sur un terrain peu pentu, on voit apparaître des voisinages d'arbres présentant une certaine ressemblance. Dans la population que représente cette forêt, la loi de panmixie ne s'appliquerait pas parfaitement. Par définition, un arbre ne se déplace pas. Un sujet donné ne recevrait pas un pollen moyen de la population en cause, mais serait pollinisé de façon préférentielle par ses voisins. Il en résulterait que deux arbres voisins auraient de fortes chances d'avoir des ancêtres communs. A la limite, une forêt de ce type se décomposerait en un certain nombre de "cercles de consanguinité" de dimensions variables (celles-ci dépendant de la loi de dispersion du pollen, du mode de régénération de l'espèce, etc...).

Jusqu'à présent, nous avons rapidement décrit un certain nombre de phénomènes susceptibles d'expliquer l'existence d'une variabilité infraspécifique chez les conifères. Nous en avons tiré la conclusion qu'à l'intérieur des grandes espèces de conifères, s'individualisaient des populations présentant des caractéristiques génétiques moyennes différentes. Nous verrons dans la deuxième partie de cet exposé l'importance pratique de ces conclusions.

APPLICATION PRATIQUE : CHOIX DES SOURCES DE GRAINES PAR LES SYLVICULTEURS

Depuis quelques années, les reboiseurs commencent à se rendre compte qu'ils ne peuvent pas utiliser

n'importe quelle source de graines, une fois choisie l'essence à employer.

1 - Quelques exemples d'échecs

Nous donnerons quelques exemples classiques de choix malheureux qui ont abouti à des pertes considérables sur le plan économique.

De 1880 à 1945, on a installé en France plus de 400 000 ha de reboisements en pin sylvestre en s'adressant à des graines récoltées sur des forêts génétiquement inférieures. Il en résulte des peuplements de forme exécrable et à faible croissance. Le pin sylvestre est maintenant décrié. Il en serait autrement si l'on avait utilisé des graines du nord-est de la Pologne.

Le même raisonnement s'applique au mélèze d'Europe répandu en France à partir de graines récoltées dans le Briançonnais. Ce mélèze, transféré hors de son aire, dépérit très vite. Les mélèzes d'Europe de la plaine polonaise ou des Sudètes, assurent au contraire un rendement satisfaisant.

2 - Expérimentation sur la variabilité infraspécifique

Pour éviter de telles erreurs, il s'est avéré indispensable de mettre en oeuvre une expérimentation susceptible de guider les reboiseurs. Nous passerons rapidement en revue les principales phases de celle-ci.

- 1) Etude biosystématique de l'aire naturelle et artificielle de l'espèce.
- 2) Choix d'un certain nombre de zones de récoltes (provenances).
- 3) Comparaison du comportement de ces différentes provenances dans plusieurs stations représentatives des zones d'utilisation de l'espèce.

Ces expériences débouchent sur deux types de résultats :

a) des résultats théoriques :

- connaissances de la loi de variabilité infraspécifique pour divers caractères ou groupes de caractères
- liaison entre le gradient génétique et celui des conditions écologiques.
- liaison entre les caractéristiques juvéniles et celles de l'état adulte des populations

La connaissance de ces lois de régression permettrait de faire des économies considérables sur les expérimentations futures. Celles du premier type permettraient de déduire, a priori, le comportement d'une provenance à partir de la connaissance des conditions du milieu. Celles du deuxième type ouvrent la possibilité de tirer des conclusions sur des expérimentations à très court terme.

- interaction génotype/station ; celle-ci existe lorsque les classements entre provenances changent avec la station. Les provenances intéressantes sont celles qui se classent favorablement partout, donc qui échappent à la loi d'interaction. Ce sont les provenances plastiques.

b) des résultats pratiques :

Ces expériences indiquent au reboiseur les sources de graines qui lui assurent le meilleur rendement économique, c'est-à-dire celles qui présentent les avantages suivants :

- bonne adaptation (survie)
- croissance forte
- produits de bonne qualité

Elles devraient parfois lui fournir la possibilité de reconnaître les différentes provenances par des caractères morphologiques (tests variétaux).

On doit insister sur le fait qu'une provenance locale n'est pas toujours la source de graines la plus intéressante. La pression de sélection naturelle, nous l'avons vu, s'exerce surtout en faveur de caractères adaptatifs, mais pas toujours au profit de caractères intéressants pour l'économie tels que la densité du bois, la longueur des fibres, etc... Actuellement, les Suédois remplacent systématiquement leur épicéa naturel (dans le sud du pays) au profit d'épicéa du nord-est polonais dont la croissance est nettement supérieure.

3 - Quelques exemples de gains obtenus par sélection de provenances

Nous fournirons enfin quelques exemples de gain génétique obtenu par un choix judicieux de sources de graines.

Espèce	Age	Caractère	Meilleure provenance	Plus mauvaise provenance	Moyenne des provenances	Gain par rapport à la moyenne
Abies grandis	3	Hauteur	40,6 cm	19,1 cm	29,2 cm	40 %
Douglas	13	Volume de l'arbre moyen	28,0 dm ³	2,1 dm ³	14,6 dm ³	92 %
Mélèze d'Europe	6	Hauteur	139 cm	56 cm	103 cm	35 %
Pin sylvestre	19	Densité du bois	0,395	0,340	0,358	10 %
		Longueur des fibres	2,95 mm	1,44 mm	2,51 mm	18 %
Pin sylvestre	32	Volume à l'ha	266 m ³	152,7 m ³	206 m ³	29 %
Epicéa	28	Volume à l'ha	302 m ³	118 m ³	222 m ³	36 %
	25	Volume à l'ha	277 m ³	55 m ³	165 m ³	54 %

Il apparaît donc que le choix de la provenance importe au moins autant que celui de l'espèce chez les principaux conifères.

CONCLUSION

L'existence d'une importante variabilité infraspécifique chez les conifères est connue depuis le 19^e siècle, mais l'étude systématique du phénomène est

engagée dans de nombreux pays depuis quelques dizaines d'années seulement.

Cette variabilité est généralement d'une amplitude telle que tout programme d'amélioration d'une espèce de conifère doit impérativement commencer par l'étudier avant que puissent être engagées les étapes ultérieures. Il serait en effet peu logique de procéder par exemple à une sélection d'individus dans une population quelconque, sans connaître au préalable le comportement moyen dans la plupart des populations existantes.

On peut penser que d'énormes progrès seront réalisés au cours des dix prochaines années, si l'on considère le nombre de chercheurs et techniciens qui se préoccupent du problème dans le monde entier.