



HAL
open science

De la graine à l'arbre : évolutions démographiques et génétiques durant la régénération

Christian Pichot

► **To cite this version:**

Christian Pichot. De la graine à l'arbre : évolutions démographiques et génétiques durant la régénération. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2004, hors-série 1, pp.89-96. hal-02670086

HAL Id: hal-02670086

<https://hal.inrae.fr/hal-02670086>

Submitted on 11 Jul 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

De la graine à l'arbre. Évolutions démographiques et génétiques durant la régénération



C. Bastien, Inra Orléans

Semis de pin sylvestre

Problématique

La régénération constitue une étape majeure du cycle des peuplements forestiers. Elle détermine la structure démographique et les caractéristiques génétiques initiales des populations d'arbres appelées à évoluer sur le long terme (Raja *et al.*, 1998). Succédant aux nombreuses pertes de pollen et d'ovules qui précèdent la fécondation et la production de graines, le passage de la graine au semis s'accompagne généralement de la disparition de très nombreux individus, soit dès la germination, soit lors des premières années de croissance (figure 1).

L'élimination des individus relève à la fois d'un processus aléatoire et d'effet de la sélection*. L'importance relative de ces deux facteurs est généralement très mal connue. Toutefois un certain nombre de travaux font état de différences significatives entre les caractéristiques génétiques des graines et celles des cohortes de semis d'âge variable (Gerber *et al.*, 2002). Il semble donc que l'évolution démographique s'accompagne d'une évolution génétique potentiellement importante (Reznick *et al.*, 2001 ; Austerlitz *et al.*, 2000). Dans ce contexte, un nouveau projet de recherche a été initié en 2003 afin de préciser les évolutions démographiques et génétiques intervenant

lors de la phase initiale de régénération naturelle et ce pour des situations de peuplements semenciers plus ou moins denses.

De la graine au recruté

La phase ici considérée est celle se situant entre la graine produite et le semis recruté. La notion de « semis recruté » varie en fonction des espèces ou des contextes forestiers ; toutefois nous définirons ici la phase d'étude comme celle antérieure au seuil de précomptage des jeunes plants dans les inventaires sylvicoles, ou aux premières interventions de dépressage. Faute d'informations,

r é s u m é

La phase de régénération (depuis la production de la graine jusqu'au recrutement du jeune arbre) correspond à une période de très forte variation démographique et vraisemblablement génétique (effets de sélection* et/ou dérive*). Toutefois cette phase est généralement traitée en « boîte noire » tant dans les modèles d'évolu-

tion génétique que démographique en raison de la difficulté à l'appréhender expérimentalement. Dans le cadre d'un nouveau projet (2003-2005, cofinancement BRG) nous proposons d'analyser les évolutions démographiques et génétiques qui interviennent lors de la régénération. Par une démarche commune sur six espèces (chênes, frêne, pin sylvestre, cèdre, hêtre et sapin pectiné) faisant appel à des expérimenta-

tions *in situ*, en conditions contrôlées et à la simulation, l'impact de la structure du peuplement reproducteur (variation dans l'espace et dans le temps) sur la qualité génétique et la valeur adaptative* de la régénération naturelle est évaluée. Les résultats obtenus alimenteront les modèles de dynamique démo-génétique* des peuplements forestiers.

* Voir glossaire p 117

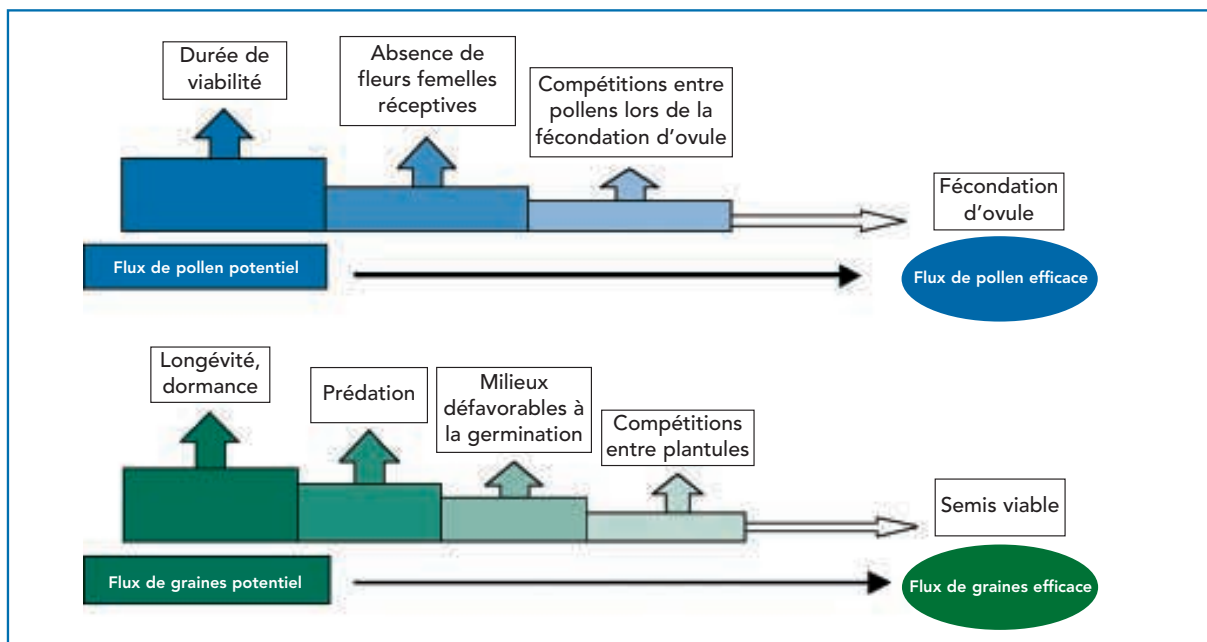


Fig. 1 : flux potentiels et efficaces de pollen et de graines. Pour le pollen comme pour les graines, de nombreux phénomènes agissent sur les effectifs initialement produits et réduisent sensiblement ces derniers

cette période est généralement traitée en « boîte noire » dans les modèles d'évolution des peuplements.

Paramètres démographiques et génétiques

L'évolution démographique d'une population est appréhendée à partir des effectifs d'individus présents dans les différentes classes d'âge et/ou de taille. Il s'agit donc de suivre la structure du peuplement et plus précisément ici celle de la régénération.

La caractérisation génétique des populations (graines et/ou semis) repose, quant à elle, essentiellement sur la notion de « qualité génétique »

qui résulte du régime de reproduction*, c'est à dire de la façon dont les grains de pollens et les ovules s'associent pour former les nouveaux embryons. Il s'agit d'une caractérisation qualitative portant, selon les modèles biologiques, sur :

- l'autofécondation* (ou plus généralement la consanguinité*),
- l'hétérozygotie*,
- ou bien encore l'hybridation* entre populations ou espèces apparentées (introgression*) et mesurée à l'aide de marqueurs moléculaires*.

L'analyse conjointe de la « qualité génétique » des individus et de leur comportement lors de la régénération (germination, survie, croissance)

montrera dans quelle mesure cette « qualité génétique » est liée à l'adaptation*.

Les modèles biologiques

Le projet (voir encadré) met en œuvre une méthodologie expérimentale commune développée sur 6 modèles biologiques, correspondant à deux types de colonisation par régénération naturelle :

- le premier type est celui de la succession écologique, depuis la fermeture de milieux ouverts jusqu'au passage aux espèces climaciques* (cèdre de l'Atlas, frêne commun, chênes sessile et pédonculé, sapin pectiné), par régénération progressive ;

abstract

Regeneration step (from seed production to young stem) is a period with very high level of demographic variation and probably genetic one too, due to selection and drift. However regeneration is generally analysed as a « black box » in genetic and demographic

models because it is difficult to experiment on it. Within the framework of a new research programme (2003-2005) partly financed by BRG, we propose to study these demographic and genetic evolutions. The impact of the structure of seed trees (variations in space and time) on genetic quality and fitness of natural regeneration is analysed for

6 species (sessile and pedunculate oak, ash, scots pine, cedar, beech and silver fir) with similar in situ and under control experiments and computer simulation too. Expected results will be included in demo-genetic dynamic models for forest stands.

Organisation du projet

Le protocole expérimental commun aux six modèles biologiques est mis en œuvre par les cinq unités de recherches participant au projet.

Équipes

Modèles biologiques

INRA, Unité de recherches forestières méditerranéennes Avignon	Cèdre – Hêtre – Sapin
UMR 1202 Biodiversité, gènes & écosystèmes Bordeaux (Pierroton)	Chênes sessile et pédonculé
INRA, Unité d'amélioration génétique et physiologie forestière Orléans	Pin sylvestre
ONF Conservatoire génétique des arbres forestiers Orléans	Pin sylvestre
UMR CNRS/ENGREF 8079, Écologie Systématique et Évolution Orsay	Frêne

Sur la période 2003-2005, le projet est principalement financé (hors salaires publics) par le bureau des ressources génétiques (Appel à proposition 2003-2004, titre du projet : « Évolutions démographiques et génétiques durant la phase initiale de régénération des peuplements forestiers : approches expérimentales et simulations, proposition d'indicateurs pour la gestion in situ des ressources génétiques ». Certains dispositifs expérimentaux mis en place pendant cette période ont vocation à être suivis à moyen et long terme.

Les axes de recherche (figure 2)

Au sein du projet, quatre questions sont posées.

Q1) Quel est l'impact de la structure spatiale du peuplement reproducteur et particulièrement de la densité de semenciers sur la « qualité génétique » des graines ? (figure 3)

Divers travaux ont montré que la densité moyenne d'un peuplement semencier ainsi que les variations locales de cette densité intra-peuplement pouvaient affecter sensiblement le régime de reproduction de l'espèce considérée (El-Kassaby, 2000 ; Sagnard, 2001), comme par exemple le taux d'autofécondation en peuplement clairsemé. Le premier axe de cette étude consiste donc à évaluer l'impact de la structure spatiale du peuplement reproducteur sur les caractéristiques génétiques des semences produites.

À cet effet, des récoltes de graines sont réalisées, pour chaque espèce modèle, sur quelques dizaines d'arbres individualisés (= descendances maternelles), échantillonnés selon un gradient ou un contraste de densité de semenciers. Les arbres échantillons font l'objet d'un repérage spatialisé sur les parcelles d'étude avec, dans certains cas, une estimation des tailles de voisinage dans

■ le second type est celui de la reconstitution post-tempête (hêtre, pin sylvestre), pour lequel des peuplements très peu denses apparaissent brutalement.

Dans les six modèles, la densité de tiges du peuplement semencier constitue un facteur de variation commun

susceptible d'affecter la « qualité génétique » des individus (graines, semis) produits et de leur comportement ; dans le cas particulier des chênes (sessile et pédonculé), le gradient de densité de semenciers est celui de la densité relative d'une espèce par rapport à l'autre.

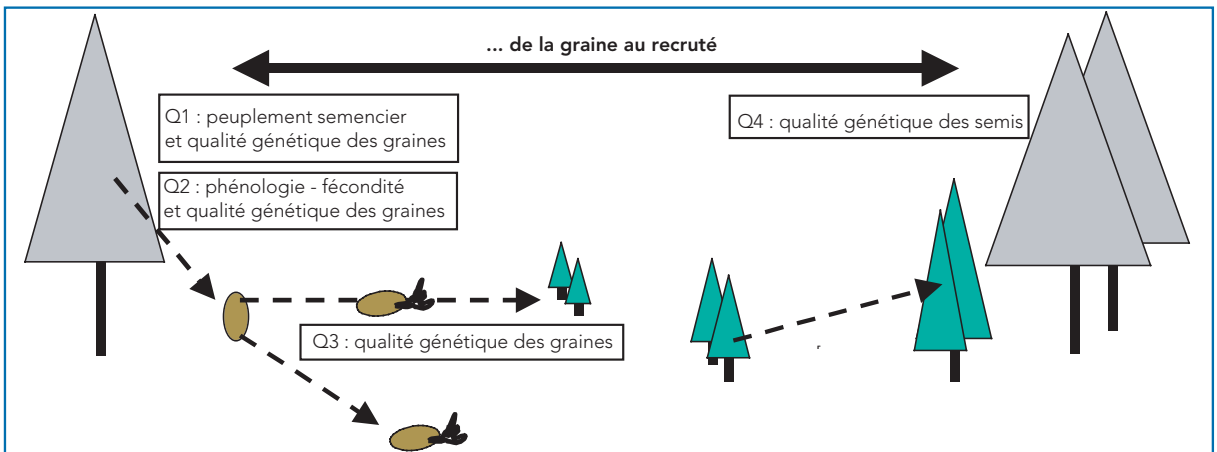


Fig. 2 : quatre axes de recherches

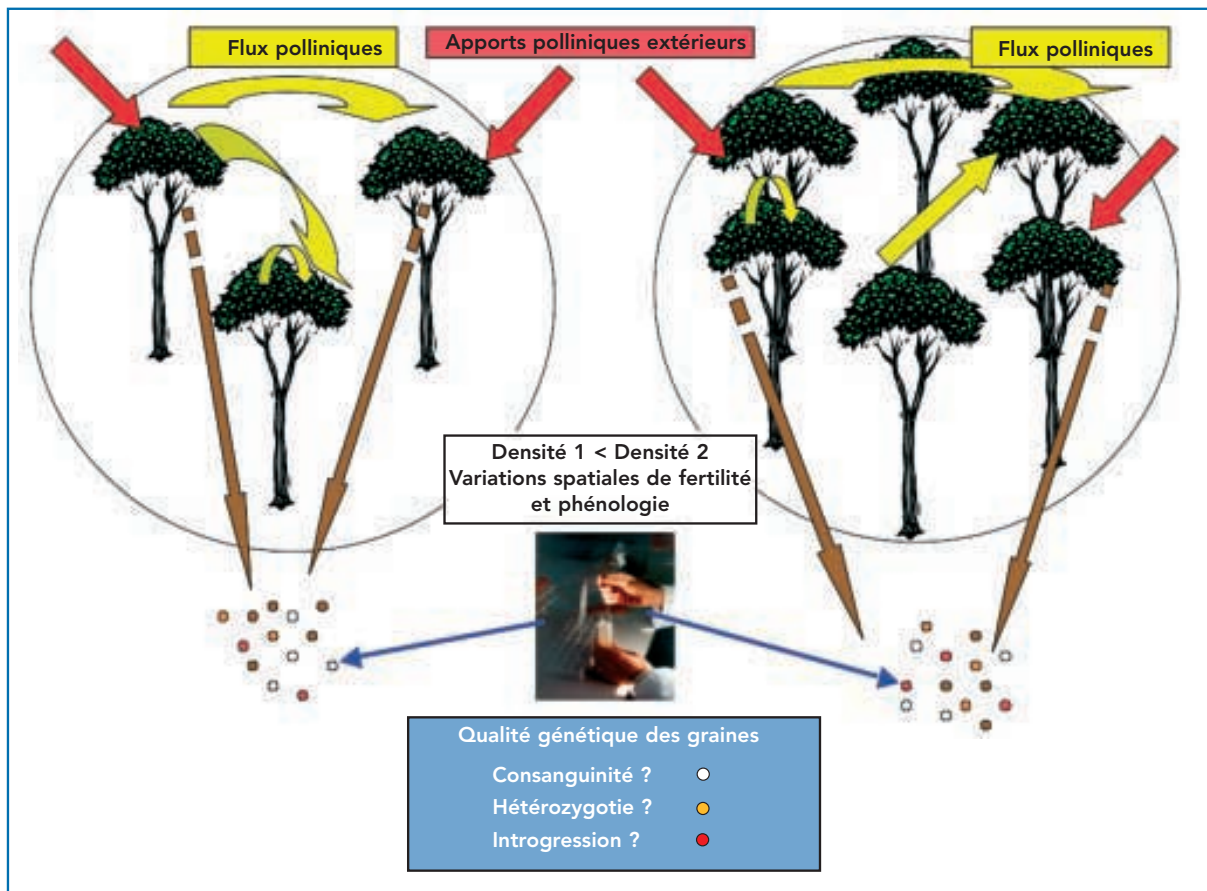


Fig. 3 : densité des semenciers et « qualité génétique » des graines

des rayons de 15 m, 30 m et 50 m (modèle pin sylvestre par exemple). Pour les résineux, des mesures morphologiques sur cônes ou des radiographies aux rayons X précèdent leur dissection et l'extraction des graines (pleines et vides).

En outre, des prélèvements d'aiguilles par tir au fusil servent à caractériser le génotype* de chaque arbre-mère. Ce génotypage est prévu à l'aide de marqueurs moléculaires*, type marqueurs microsatellites*, appliqués à l'ADN nucléaire* (frêne, pin sylvestre, chênes, hêtre) ou chloroplastique* (sapin pectiné, cèdre). La mise au point de tels marqueurs constitue un préalable pour certaines de ces espèces.

La qualité génétique des différents lots de graines récoltées sera appré-

ciée par les niveaux d'autofécondation, d'hétérozygotie et d'introgression de gènes* de populations apparentées – d'un point de vue technique, ces paramètres sont estimés grâce à des marqueurs moléculaires – et l'effet de la densité des semenciers sera testé sur ces paramètres. Des relations entre les caractéristiques génétiques des semenciers et celles des graines pourront également être établies.

Q2) Quels sont les effets de la variabilité de la phénologie entre individus et des variations interannuelles de la fécondité (mâle et femelle) sur la « qualité génétique » des graines ? (figure 4)

On constate généralement chez les arbres forestiers une forte variabilité des fertilités mâle (production de

pollen) et femelle (production d'ovules) d'un individu à l'autre pour une même année mais aussi d'une année à l'autre pour un même individu (Dodd *et al.*, 2000 ; Kang *et al.*, 2001 ; Krouchi *et al.*, 2002) : l'irrégularité des récoltes en peuplements sélectionnés en témoigne (voir Bilger *et al.* page 51). Cette diversité de comportement affecte la « qualité génétique » des graines produites ; c'est pourquoi des observations répétées de la précocité et de l'abondance des floraisons mâle et femelle ainsi que des fructifications sont prévues pour chaque espèce modèle.

L'analyse de lots de graines récoltées lors de différents niveaux de floraison/fructification combinée à une approche par simulation devrait permettre d'évaluer l'impact de ces

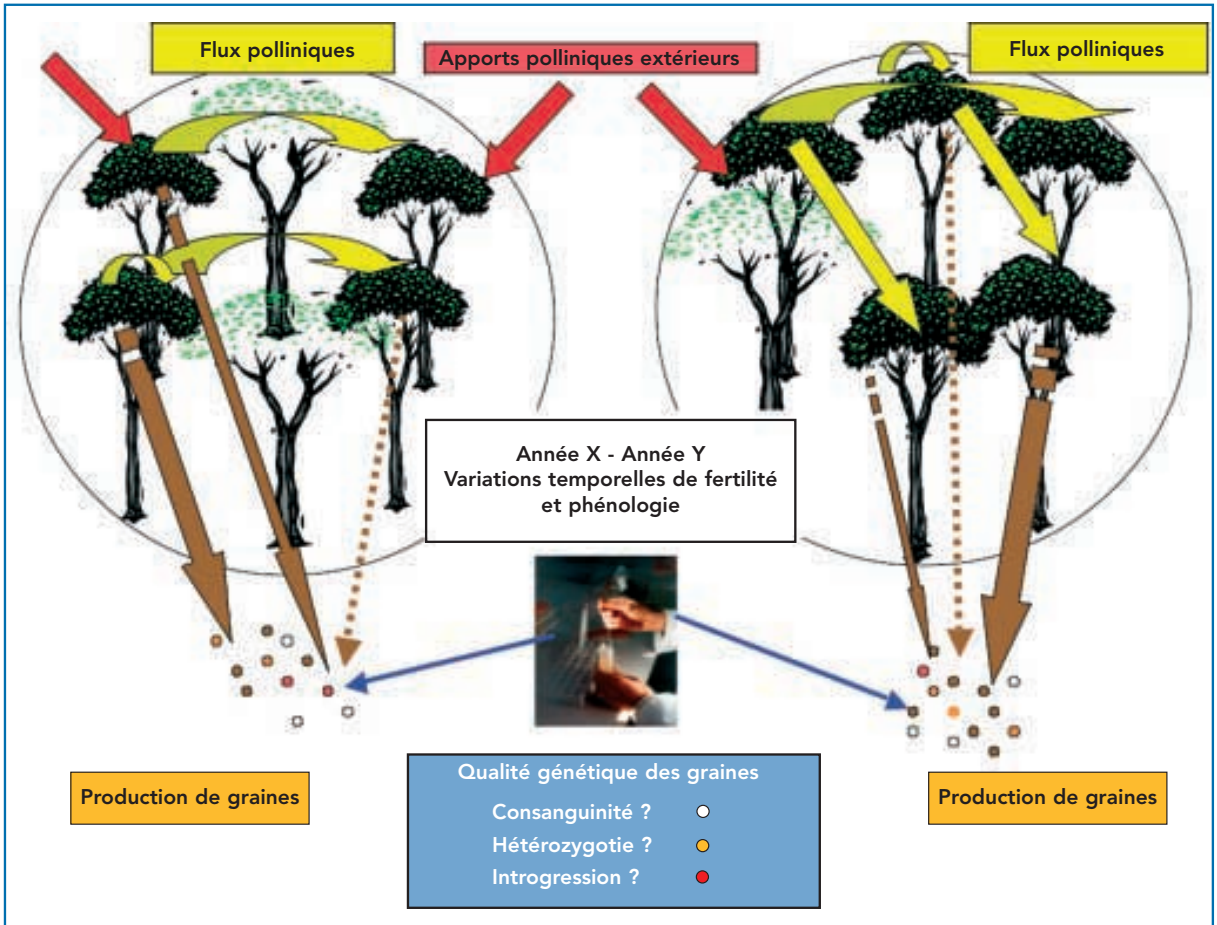


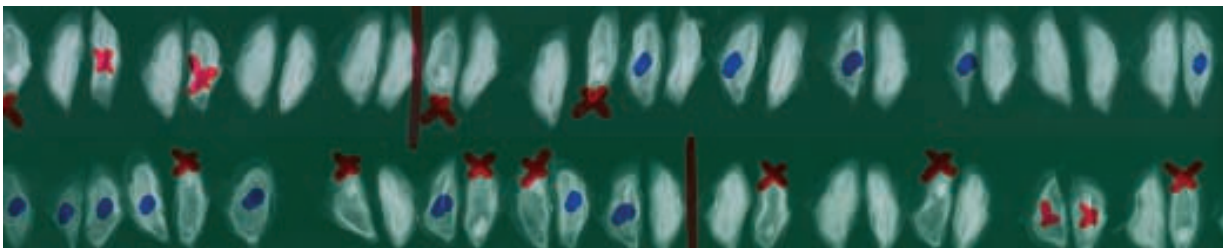
Fig. 4 : variations temporelles de fertilité et de phénologie des semenciers et « qualité génétique » des graines

fluctuations temporelles et donc d'estimer la « qualité génétique » des graines en fonction de ces facteurs de variation.

Q3) Quel est l'effet de la « qualité génétique » des graines sur leur valeur adaptative* ? (figure 5)

La réussite d'une régénération dépend entre autres du nombre de semis obtenus après dissémination et germination

des graines. Parmi les causes possibles de faibles taux de germination, figure par exemple le niveau d'autofécondation. Il est donc important de déterminer dans quelle mesure la « qualité génétique » des graines semées influe sur leur germination.



Analyse de viabilité de semence par radiographie aux rayons X. On distingue les graines vides (point bleu), les graines parasitées (croix rouge) et les graines pleines.

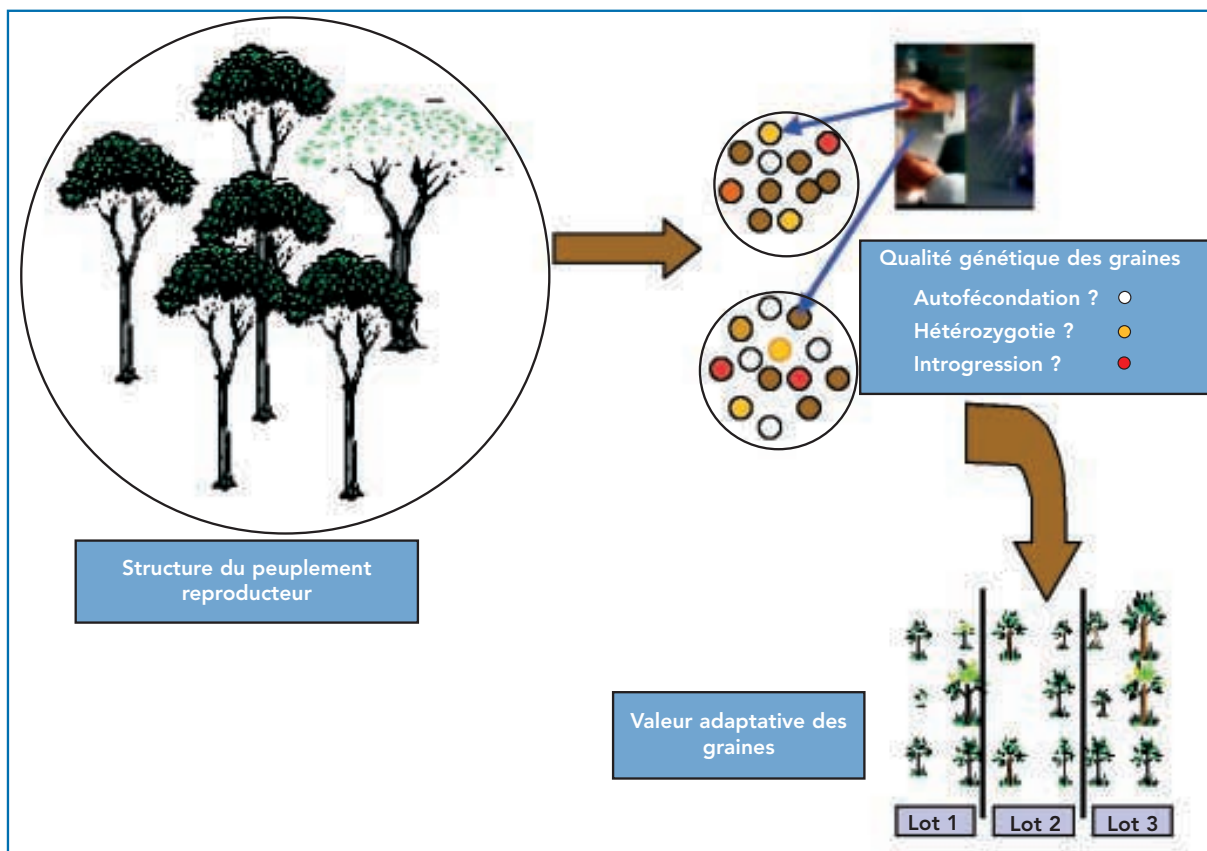


Fig. 5 : qualité génétique et valeur adaptative des semences

On se place pour cela en conditions contrôlées de laboratoire (test de germination sur boîtes de Pétri) ou de pépinière (relevés réguliers de germination après semis en dispositif expérimental) et non en forêt. En effet s'il était réalisé en forêt, le suivi d'un semis naturel de lots récoltés dans le cadre de ce projet ne permettrait pas de distinguer l'effet de la qualité génétique des graines testées – qui est ici l'objectif recherché – des effets de prédation et de parasitisme fréquents en conditions naturelles ; de plus la distinction entre plantules issues de graines testées d'une part et de graines déjà présentes dans le sol d'autre part serait très délicate voire impossible. Les tests en conditions contrôlées ont été mis en place en 2004 pour le cèdre, le pin sylvestre, les chênes et le sapin ; ils seront complétés en 2005 pour le frêne et le hêtre.

La caractérisation génétique des graines non germées (ou génotypage*) devrait permettre de vérifier l'importance de l'autofécondation et de l'introgression par exemple.

Q4) Quel est l'effet de la « qualité génétique » des semis sur leur valeur adaptative ? (figure 6)

À l'issue de la germination des graines, tous les semis obtenus ne sont pas viables et le taux de mortalité est souvent très élevé : les semis « recrutés » (voir plus haut) ne constituent donc qu'une faible part des semis initiaux. Prédation, parasitisme, compétition entre plantules de la même espèce ou d'espèces différentes contribuent à cette évolution démographique importante. Comme indiqué plus haut, l'analyse conjointe de la « qualité génétique » des individus et de leur comportement lors de la régénération (survie,

croissance) montrera dans quelle mesure cette « qualité génétique » est liée à l'adaptation.

Cette phase du projet passe par l'installation de placettes de suivi démographique (mortalité et croissance) et génétique de semis naturels en forêt (figures 7 et 8). Plusieurs placettes de suivis de régénération naturelle sont d'ores et déjà en place dans le Lubéron (cèdre), à Haguenau (pin sylvestre), à Dourdan (frêne) et au Ventoux (sapin).

La localisation et le dénombrement de chaque semis, le suivi dans le temps de la mortalité, de la croissance et de l'apparition de nouveaux semis éventuels permettront de préciser l'évolution démographique de ces populations tests ; les analyses génétiques prévues en 2005 sur des tissus prélevés sur tout ou partie des semis permettront de relier évolution

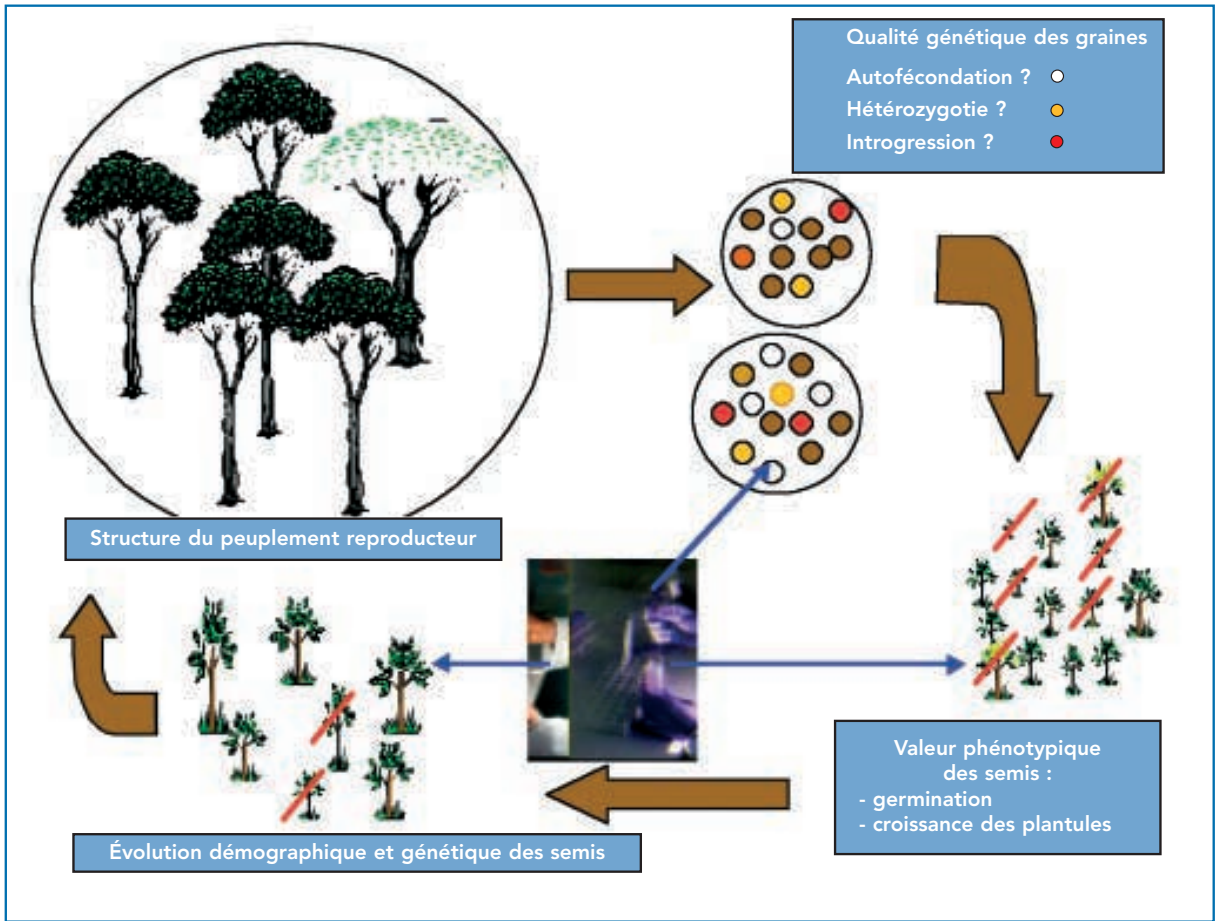


Fig. 6 : qualité génétique et valeur adaptative des semis

démographique, valeur adaptative (survie, croissance) et « qualité génétique » (semis issu d'autofécondation, taux d'hétérozygotie, présence d'hybrides).

À l'issue de ces différentes étapes combinant approches spatiales, démographiques et génétiques, tant au niveau des peuplements semenciers que des graines produites et des semis, il devrait être possible pour les six espèces modèles choisies, d'élucider une partie des mystères de la « boîte noire » que constitue, en régénération naturelle, la phase qui mène de la graine produite au semis recruté. En effet, devrait être mieux cerné le rôle du nombre et de la répartition dans l'espace des arbres-mères – paramètres sur lequel le gestionnaire peut influencer



Fig. 7 : mise en place de placettes de suivis d'une régénération naturelle de pin sylvestre

C. Bastien, Inra - Orléans



Fig. 8 : description et géoréférencement de semis dans une régénération naturelle de sapin, en vue de leur suivi

très fortement – dans le succès quantitatif et qualitatif des graines et semis produits ; ces résultats pourront ensuite être intégrés dans les guides de sylviculture. La relation entre caractéristiques du peuplement initial et qualité de la régénération obtenue – diversité génétique*, valeur adaptative* – sera vraisemblablement précisée, mettant alors en lumière la responsabilité majeure des gestionnaires dans le succès à long terme des opérations de renouvellement par régénération naturelle des peuplements mûrs.

Christian PICHOT

Inra, unité de recherches forestières méditerranéennes
Avignon
pichot@avignon.inra.fr

Bibliographie

AUSTERLITZ F., MARIETTE S., MACHON N., GOUYON P.H., GODELLE B., 2000. Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics*, vol. 154, n° 3, pp. 1309-1321

CHARLESWORTH B., 2001. The effect of life-history and mode of inheritance on neutral genetic variability. *Genetical Research*, vol. 77, n° 2, pp. 153-166

DODD M.E., SILVERTOWN J., 2000. Size-specific fecundity and the influence of lifetime size variation upon effective population size in *Abies balsamea*. *Heredity*, vol. 85, n° 6, pp. 604-609

EL-KASSABY Y.A., 2000. Impacts of industrial forestry on genetic diversity of temperate forest trees. In : Matyas C. ed., *Forest Genetics and Sustainability*. Dordrecht : Kluwer, pp. 155-169

GERBER S., LATOUCHE-HALLÉ C., LOURMAS M., MORAND-PRIEUR M.E., ODDOU-MURATORIO S., SCHIBLER L., BANDOU E., CARON H., DEGEN B., FRASCARIA-LACOSTE N., KREMER A., LEFÈVRE F., MUSCH B., 2002. Mesure directe des flux de gènes en forêt. Bureau des Ressources Génétiques, 4^{ème} colloque national, 14-16 octobre, La Châtre.

KANG K.S., BILA A.D., LINDGREN D., CHOI W.Y., 2001. Predicted drop in gene diversity over generations in the population where the fertility varies among individuals. *Silvae Genetica*, vol. 50, n° 5-6, pp. 200-205

KROUCHI F., DERRIDJ A., LEFÈVRE F., 2002. Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural stand. International Dygen Conference: Dynamics and Conservation of Genetic Diversity in Forest Ecosystems, Strasbourg, France, 2-5 Décembre 2002.

RAJA R.G., TAUER C.G., WITTEW R.F., HUANG Y., 1998. Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.). *Forest Genetics*, vol. 5, n° 3, pp. 171-178.

REZNICK D.N., GHALAMBOR C.K., 2001. The population ecology of contemporary adaptations : what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, vol. 112-113, n° 1-3, pp.183-198

SAGNARD F., 2001. Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie-sapinière : étude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique des populations de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux. Thèse de doctorat de l'Université d'Aix-Marseille III.