



HAL
open science

Variabilité génétique et systèmes de reproduction

Philippe Baradat

► **To cite this version:**

Philippe Baradat. Variabilité génétique et systèmes de reproduction. Revue forestière française, 1986, 38, pp.26-37. hal-02720922

HAL Id: hal-02720922

<https://hal.inrae.fr/hal-02720922>

Submitted on 1 Jun 2020

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.

VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE ET SYSTÈMES DE REPRODUCTION

Comme chez tous les êtres vivants, la variabilité observée chez les arbres forestiers dépend de deux groupes de facteurs étroitement imbriqués :

- facteurs génétiques,
- facteurs environnementaux.

Cette décomposition des sources de variabilité est en fait assez abstraite car il est impossible de définir l'effet des gènes sans référence aux conditions de milieu dans lesquelles l'arbre s'est développé et a atteint un équilibre plus ou moins stable.

Il faut donc plutôt parler d'interactions multiples entre un arbre ou une population d'arbres et un écosystème.

Ce n'est que lorsque certaines de ces interactions seront modifiées de façon décelable à l'échelle d'une expérimentation (comparaison d'espèces, de provenances — ou populations locales — de familles ou de clones) que l'on parlera de « variabilité génétique ».

Expérimentalement, ce type de variation sera défini comme une variabilité phénotypique à environnement constant. Tout l'objet des protocoles expérimentaux utilisés en amélioration des arbres forestiers sera donc de contrôler de façon aussi fine que possible les conditions de milieu qui servent de base à la comparaison des unités génétiques.

LE CONCEPT DE GÉNOTYPE

Le génotype peut être défini comme la collection de combinaisons géniques propres à un individu (diploïde, très généralement, dans le cas des arbres forestiers).

Les gènes élémentaires sont des séquences d'acides désoxyribonucléiques ou A.D.N. codant pour la synthèse d'une chaîne polypeptidique (séquence d'acides aminés, constituants élémentaires des protéines). Ils sont pour la plupart supportés par les chromosomes (et, dans ce cas, associés par paires dans les cellules somatiques), mais ils existent également au niveau des mitochondries et des chloroplastes, donc dans le compartiment cytoplasmique.

Le génotype est donc constitué de la collection de trois génomes : nucléaire, mitochondrial et cytoplasmique. Du point de vue de l'expérimentateur, celui que nous adopterons par la suite, le terme « génotype » sera employé dans un sens plus restreint, faisant référence à un sous-ensemble du génome, en général le génome nucléaire, représenté par un à quelques centaines de gènes (ceux qui expliquent la variabilité rencontrée pour certains caractères).

LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

La variabilité génétique, envisagée au niveau infraspécifique, est principalement due à l'existence de variantes plus ou moins nombreuses des gènes en divers emplacements du génome, chromosomique ou non chromosomique (loci). Nous reviendrons, dans le paragraphe « Réparti-

tion de la variabilité génétique » page 31 et suivantes, sur les mécanismes qui peuvent expliquer la création et le maintien de cette diversité.

La variabilité génétique peut être due également à des remaniements chromosomiques (délétions, duplications, inversions de fragments de chromosome) ou bien à des phénomènes de polyploïdie affectant l'ensemble du stock chromosomique. Ces derniers mécanismes sont toutefois peu courants chez les arbres forestiers, bien qu'il existe des Trembles triploïdes et des Mèlèzes tétraploïdes, et nous ne les aborderons pas.

Mise en évidence et mesure du contrôle génétique

La méthodologie mise en œuvre sera très différente suivant que l'on pourra identifier des gènes individuellement (gènes dits « majeurs » occupant une position stratégique essentielle dans une étape de biosynthèse) ou que l'on devra se contenter d'étudier l'effet cumulé et indissociable d'un grand nombre de gènes sur un caractère. La deuxième situation recouvre ce que l'on appelle la « génétique quantitative » et les caractères étudiés seront en général très composites du point de vue physiologique (par exemple, la hauteur d'un arbre). Nous parlerons de systèmes polygéniques.

• Cas des gènes majeurs

Chez les arbres forestiers ont été particulièrement étudiés (à partir des années 1970) les gènes contrôlant la synthèse des isozymes, variantes aux propriétés biologiques analogues que l'on trouve dans de nombreux systèmes enzymatiques (amylases, glutamate-oxalate-transamylases, leucine, amino-peptidases pour ne citer que les plus courants). Ont été également étudiés un peu plus anciennement (fin des années 1960), les gènes contrôlant, chez les espèces résineuses, la synthèse de certains hydrocarbures présents dans l'oléorésine.

Ces hydrocarbures qui appartiennent au groupe des monoterpènes (10 atomes de carbone) ou à celui des sesquiterpènes (15 atomes de carbone), peuvent exister sous forme d'isomères aux propriétés chimiques différentes.

Du point de vue expérimental, la génétique des isozymes utilise l'électrophorèse sur gel d'amidon ou de polyacrylamide couplée à un « révélateur » traduisant l'activité enzymatique (transformation du substrat) par une coloration spécifique : les différentes variantes sont alors séparées en fonction de la charge électrique de la molécule (et accessoirement de sa taille). La caractérisation des terpènes fait intervenir la chromatographie en phase gazeuse qui sépare les différents composés volatilisés dans une colonne en fonction de leur temps de rétention, caractéristique de leur formule chimique.

• Cas des systèmes polygéniques

Un exposé exhaustif et rigoureux des méthodes de la génétique quantitative sort des limites de ce chapitre et nous renvoyons pour leur étude détaillée aux ouvrages spécialisés (par exemple : Falconer, 1960 ; Baradat, 1982).

Toute la génétique quantitative consiste schématiquement à identifier deux modèles :

- un modèle génétique,
- un modèle statistique.

Les deux modèles seront plus ou moins valides et se correspondront plus ou moins bien selon les types d'expérimentation.

Le modèle génétique fait intervenir les principes suivants :

$$(a) P = G + E$$

Ce qui signifie que la valeur phénotypique d'un individu est la somme de sa valeur génotypique et de l'effet de l'environnement.

L'hypothèse implicite est que les différents génotypes à comparer sont répartis au hasard sur les diverses modalités environnementales (c'est ce qui rend très difficiles des études sérieuses sur l'hérédité de « l'intelligence » chez l'homme).

$$(b) G = A + D$$

Ce qui veut dire que la valeur génotypique globale peut se décomposer en deux termes :

— une partie additive A, due aux « effets principaux » des allèles occupant chaque locus mis en jeu dans le contrôle du caractère ;

— un terme d'interaction D, la dominance, due aux effets de synergie ou d'antagonisme entre les deux allèles occupant les loci homologues.

L'hypothèse implicite est qu'il n'existe pas d'effets d'interaction entre loci différents (effets d'épistasie). On ne pourrait d'ailleurs prendre en compte les effets d'épistasie que si l'on identifiait tous les loci en cause.

La signification concrète des paramètres A et D se situe au niveau de la transmission des caractères par reproduction sexuée, des parents à leurs descendants :

— À la valeur génétique additive A de l'individu i, correspond son aptitude générale à la combinaison : $AGC_i = 1/2A_i$.

L'AGC représente ce qu'un individu transmet en moyenne à ses descendants, pour un caractère donné (écart favorable ou défavorable) lors de croisements non dirigés, en régime de panmixie par exemple.

En d'autres termes, l'AGC est la valeur génétique moyenne d'un gamète (stade haploïde), alors que la valeur génétique additive fait référence au stade diploïde.

— Si l'on considère deux individus i et j et la performance moyenne des descendants de leur croisement, C_{ij} , on peut définir l'aptitude spécifique à la combinaison S_{ij} , du couple ij sous la forme :

$$S_{ij} = C_{ij} - AGC_i - AGC_j$$

L'aptitude spécifique à la combinaison du couple ij exprime donc la synergie (interaction favorable) ou l'antagonisme (interaction défavorable) entre les deux parents pour un caractère donné. On voit l'analogie entre cette définition et celle de la dominance d'un allèle sur l'autre. Dans la pratique donc, la décomposition $G = A + D$ ne pourra être faite que si l'on dispose d'informations sur les descendants du couple ij (familles de plein-frères).

Le principe (a) n'a, comme on l'a vu, strictement aucun sens si on le prend dans l'absolu, puisque G ne peut exister indépendamment de E. Il n'a qu'une validité limitée à l'étude de la variabilité existant dans un milieu-type donné, compatible avec le fonctionnement des génotypes.

Le principe (b) est totalement absurde sur le plan purement biologique étant donné les interactions nombreuses existant entre les loci. Par ailleurs, au niveau des estimations, il implique l'indépendance de la ségrégation des gènes contrôlant le même caractère, donc, ou l'absence de chromosomes ou des chromosomes infiniment nombreux par rapport au nombre de gènes ! Sa seule justification est d'ordre prévisionnel : l'expérience montre que cette décomposition permet une prévision correcte, en particulier en matière de gain génétique, dans la plupart des situations rencontrées en amélioration des arbres forestiers.

Sa relative efficacité est sans doute due au fait que les unités réelles sur lesquelles porte l'action de l'améliorateur sont des groupes de gènes intégrés du point de vue biologique et étroitement liés du point de vue cytologique, les linkats (cf. Demarly, 1977). De la sorte, on conçoit qu'il existe une relative indépendance (du point de vue physiologique et du point de vue de la ségrégation) entre groupes de gènes contrôlant un même caractère quantitatif.

Compte tenu des principes (a) et (b), on dérive les composantes de la variance phénotypique :

$$VP = VG + VE = VA + VD + VE$$

On peut montrer que, si l'on considère deux caractères polygéniques différents, X_1 et X_2 , cette décomposition est également valable pour la covariance phénotypique.

Estimation des composantes de la variance et de la covariance phénotypique

Les méthodes statistiques utilisées sont l'analyse de la variance (univariable ou multivariable) et, plus rarement, la régression linéaire.

On procède toujours par identification d'un terme de variance ou de covariance obtenu par l'une de ces méthodes à son espérance en fonction de VA, VD ou VE ou, bien entendu, des covariances correspondantes entre deux caractères différents. Chez les arbres forestiers, trois grands groupes de méthodes d'estimation sont utilisables :

— Méthodes utilisant des clones non apparentés

Le dispositif statistique utilisé est construit à partir de clones représenté chacun par plusieurs « ramets » (clones greffés, bouturés ou obtenus par les techniques *in vitro*).

Ce type de matériel ne permet d'estimer que VG ou COVG (X_1X_2) et VE ou COVE (X_1X_2).

Le premier de ces termes est alors obtenu directement à partir de la composante « inter-clones » de l'analyse de variance et le second à partir de la composante « intra-clone ».

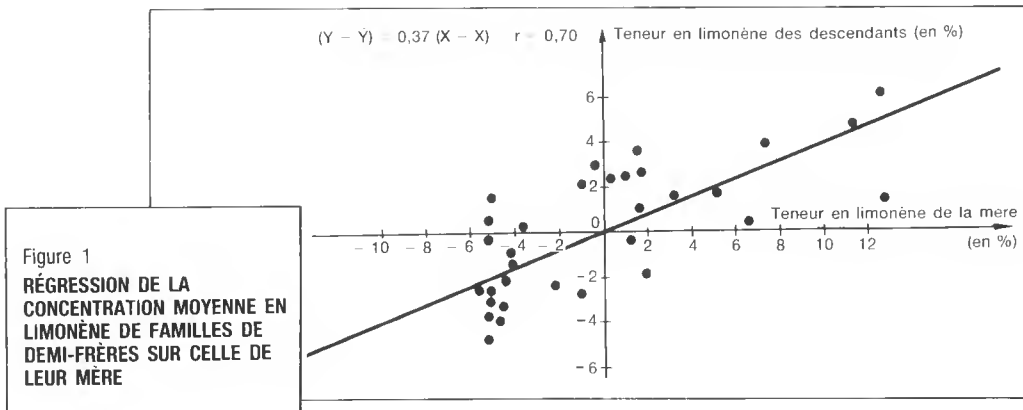
— Méthodes utilisant des groupes d'apparentés contemporains

Il s'agit le plus souvent de familles de demi-frères de mère commune, par exemple « descendance maternelles » issues de graines récoltées en forêt ou de familles de plein-frères obtenus par divers plans de croisements.

— Méthodes utilisant la covariance entre parents et descendants

L'analyse de la régression descendants sur parents ou descendants sur moyenne des deux parents constitue la méthode la plus intuitive pour mettre en évidence la transmission héréditaire d'un caractère quantitatif. Dans ce type d'analyse, les parents peuvent être représentés par leur valeur phénotypique individuelle, mais, plus généralement, ils sont caractérisés par leurs performances moyennes sous forme de clones.

Les descendances sont également le plus souvent représentées par la performance moyenne de familles de demi-frères.



On peut montrer que la covariance entre parents et descendants estime $1/2 VA$ (même caractère observé chez les parents et leurs descendants) ou $1/2 COVA (X_1, X_2)$ si les deux caractères observés sur les deux générations sont différents.

Paramètres génétiques dérivés

Les principaux paramètres génétiques que l'on peut dériver à partir des composantes de la variance et de la covariance phénotypique sont au nombre de deux :

— L'héritabilité

Le paramètre est défini pour un caractère comme le rapport de la variance génétique totale ou de la variance génétique additive sur la variance phénotypique.

Dans le premier cas, on parle d'héritabilité au sens large :

$$h_{ss}^2 = \frac{VG}{VP}$$

Dans le deuxième, on définit l'héritabilité au sens strict :

$$h_{ss}^2 = \frac{VA}{VP}$$

La signification génétique de l'héritabilité est beaucoup plus évidente si, au lieu de la définir *a priori* comme un rapport de variances, on la considère comme le coefficient de régression de la valeur génétique totale ou additive d'individu pour un caractère sur sa valeur phénotypique pour le même caractère : ce paramètre mesure la réponse à la sélection massale en permettant de prédire le gain génétique réalisé.

Des extensions à la notion d'héritabilité ont été proposées. Tout d'abord, on peut l'envisager au niveau d'unités génétiques supérieures à l'individu (héritabilité d'une moyenne de famille ou d'une moyenne de clone) ou, plus généralement, d'un critère de sélection plus ou moins élaboré : cf. notion de coefficient de détermination génétique de Vincourt et Gallais (1983). On peut également, en restant dans le cadre de la sélection massale, considérer le cas général de la régression de la valeur génétique d'un caractère X_1 sur la valeur phénotypique d'un caractère X_2 qui restitue l'héritabilité classique si $X_1 = X_2$: notion de coefficient de prédiction génétique (Baradat, 1976).

— Le coefficient de corrélation génétique

Ce paramètre peut, comme l'héritabilité, être défini par rapport aux valeurs génétiques totales ou additives : c'est le coefficient de corrélation entre valeurs génétiques pour deux caractères différents.

La signification génétique de ce paramètre est évidente : il indique le degré de dépendance dans le contrôle génétique de deux caractères : une forte corrélation génétique (positive ou négative) s'applique par des effets de pleiotropie importants (chevauchement entre les blocs de gènes qui contrôlent les deux caractères). Elle peut aussi s'expliquer par un « déséquilibre de linkage » entre les allèles en ségrégation dans la population qui définissent la valeur moyenne de certaines formules génotypiques entraînant la formation de gamètes où les combinaisons alléliques ne se font pas au hasard (loi de Robbins) (cf. Ollivier, 1981 et Baradat, 1982).

Quoiqu'il en soit, l'intensité des corrélations génétiques est fondamentale pour l'améliorateur et conditionnera sa façon de sélectionner (par exemple : sélection en niveaux indépendants ou sélection utilisant des index multicaractères).

Héritabilités et corrélations génétiques sont des caractéristiques d'une population : leur valeur est fonction des fréquences, alléliques dans cette population, et de leurs associations au niveau des génotypes. Celles-ci dépendent de l'histoire de la différenciation de la population et de ses lois de reproduction. Ces deux aspects vont être abordés successivement.

Répartition de la variabilité génétique au niveau de l'aire naturelle d'une espèce forestière

L'étude de la variabilité géographique d'une espèce forestière (variabilité entre « provenances ») constitue la première phase obligatoire de tout programme d'amélioration génétique.

Une espèce dont l'aire de répartition est importante subit inévitablement des pressions de sélection différentes en fonction des caractéristiques climatiques et édaphiques qui règnent dans chaque type d'environnement.

Par ailleurs, l'histoire de la différenciation de l'espèce à la suite de phénomène de migration et d'isolation est importante pour prévoir et expliquer les caractéristiques des diverses provenances.

D'une façon générale, deux grands types de variabilité géographique existent :

— une variabilité continue (ou clinale) suivant un gradient de latitude ou d'altitude, ou éventuellement d'un autre type ;

— une variabilité « en mosaïque » avec des caractéristiques très tranchées aboutissant à la création de véritables races géographiques ou écotypes.

Parmi les essences résineuses et en schématisant à l'extrême, on peut dire qu'une espèce comme l'Épicéa de Sitka suit le premier type de variabilité (fort gradient latitudinal le long de la côte Ouest des États-Unis et du Canada). Par contre, des espèces comme le Pin noir ou le Pin maritime, qui ont une aire de répartition très morcelée autour du bassin méditerranéen, ont un schéma de variabilité du deuxième type.

En fait, pour chaque espèce forestière, on peut trouver les deux types de variabilité avec une importance inconstante.

Par exemple, dans des zones limitées de l'aire naturelle du Pin maritime, on peut trouver une variabilité clinale pour certains caractères.

C'est ainsi qu'en Corse, où l'espèce peut se rencontrer de 0 à 1 100 m, il existe un gradient altitudinal pour la résistance au froid, les provenances d'altitude étant les plus résistantes (Teissier, 1986). Enfin, une variabilité « en mosaïque » n'obéissant à aucune loi générale peut se rencontrer à l'échelle du peuplement ou du groupe de peuplements, sur des surfaces très limitées. Des exemples nombreux de ce type de variabilité anarchique, lié à l'isolement des populations locales (chaînes de montagne, décalages phénologiques, etc...) peuvent être cités chez le Douglas et le Pin maritime : ce ne sont pas des exceptions et cette situation se rencontre chez à peu près toutes les essences faisant l'objet d'un programme d'amélioration : des milliers de références pourraient être citées.

• Causes de la variabilité géographique

Comme les causes de la variabilité géographique ne sont pas propres aux espèces forestières, on peut trouver des exposés complets et accessibles dans les ouvrages de base traitant de génétique des populations (par exemple, Petit et Zuckerhandl, 1976 ou Hartl, 1980). Nous nous limiterons donc ici à l'examen des causes qui semblent les plus importantes chez les arbres forestiers.

— Les mutations

Ce sont les éléments de base permettant de créer la variabilité génétique. Elles se produisent à un taux en général faible, compris entre 10^{-4} et 10^{-6} et ont la plupart du temps pour résultat de transformer un allèle fonctionnel en allèle déficient ne jouant plus son rôle dans l'étape métabolique où le locus correspondant est impliqué. On aboutit donc en général chez les individus porteurs (à l'état hétérozygote ou homozygote) à une valeur sélective ou reproductrice moindre et, à la limite, à une léthalité plus ou moins précoce. Chez les résineux, on connaît par

exemple beaucoup de mutations donnant des déficients chlorophylliens à l'état homozygote et pouvant survenir à un grand nombre de loci différents. Ces déficients chlorophylliens dépassent rarement le stade de la première saison de végétation. Toutefois, certaines mutations peuvent s'avérer bénéfiques et être à l'origine d'une adaptation meilleure aux conditions de milieu. Les génotypes homozygotes ou hétérozygotes seront alors favorisés par la sélection naturelle. En fait, les mécanismes définissant la valeur adaptative (ou reproductrice) d'un individu sont très complexes puisqu'ils peuvent faire intervenir non seulement la dominance mais également toutes les relations d'épistasie avec les autres loci : la valeur d'un allèle muté, à l'état homozygote ou hétérozygote, dépendra alors du « contexte génotypique » pour un grand nombre d'autres loci.

Les idées modernes (voir Danchin et Slonimski, 1984) sur la redondance des séquences d'ADN permettent de comprendre que l'apparition des mutations défavorables n'ait pas en général de conséquences catastrophiques sur l'individu qui les porte. Elles permettent également d'expliquer que des génotypes très adaptés puissent être produits après de multiples « tentatives infructueuses » qui se seront traduites par une relative neutralité vis-à-vis de la sélection naturelle : ces multiples tentatives pourront également jouer au niveau des effets d'épistasie puisque portant potentiellement sur un très grand nombre de loci.

— La variabilité des conditions de milieu

Ce facteur a été évoqué à plusieurs reprises. Il est évident que les pressions de sélection consécutives à la diversité des milieux prospectés par une espèce forestière ne varieront pas de la même façon pour les différents caractères : l'altitude jouera essentiellement sur les gènes contrôlant des mécanismes de résistances au froid (phénologie du démarrage et de l'arrêt de la croissance, pression osmotique des compartiments vacuolaire et cytoplasmique de la cellule) ou la forme de la cime pour résister à l'accumulation de neige sur les branches (port colonnaire des Épicéas d'altitude). La latitude influencera beaucoup les mécanismes de régulation photopériodique de la croissance comme cela a été constaté chez de nombreuses espèces. On pourrait multiplier les exemples en évoquant par exemple l'adaptation aux facteurs du sol (plus ou moins grande tolérance au calcaire, etc...). Cette variabilité des conditions de milieu reste sans effet, ou pratiquement sans effet, sur certains loci occupés par des gènes neutres (vis-à-vis de la sélection naturelle).

De tels gènes sont cependant très importants pour décrire la variabilité géographique au sein d'une espèce et peuvent également exercer un contrôle important sur des caractères économiquement intéressants (par exemple, certaines caractéristiques de qualité du bois).

— La migration et l'isolement géographique

Ces deux facteurs sont difficiles à dissocier chez les arbres forestiers pour lesquels, au cours des ères géologiques, les phénomènes tectoniques (dérive des continents), orographiques (formation des chaînes de montagnes) et climatiques (en particulier, phases glaciaires, interglaciaires et post-glaciaires) ont joué un rôle déterminant. Les migrations ont pu s'accompagner de phases au cours desquelles les effectifs locaux des populations ont été limités, avec des effets bien connus de dérive génétique (perte de gènes et fixation de certains allèles à l'état homozygote). Certains généticiens des populations tels que Kimura (école « neutraliste ») voient dans les effets de dérive génétique la cause quasi unique du polymorphisme génétique et de la spéciation. Toutefois, de nombreux faits expérimentaux montrent le rôle essentiel de la sélection naturelle, par exemple, les expériences de Kojima sur *Drosophila*, qui ont montré pour 22 loci contrôlant des isozymes différents, que le taux d'hétérozygotie augmentait avec la diversité des milieux d'élevage (Petit et Zuckerhandl, 1976). Dans le règne végétal, on pourrait citer également les résultats de Marshall et Allard (1970) sur *Avena fatua* et *Avena barbata* : chez ces deux espèces, un fort taux d'hétérozygotie est maintenu pour trois systèmes enzymatiques différents (phosphatase, leucine-amino-peptidase, estérase), malgré une reproduction en autogamie quasi totale (95 à 98 % d'autofécondation).

— Le régime de reproduction

Chez les espèces allogames que sont les arbres forestiers, on peut avoir au niveau des diverses populations locales ou provenances, des régimes de reproduction plus ou moins éloignés de la panmixie (ou croisements au hasard) qui demeure la référence théorique la plus commode à utiliser (bien que jamais strictement vérifiée si l'on dispose d'outils d'analyse suffisamment puissants pour la mettre en défaut). Parmi ces écarts à la panmixie, le taux d'autofécondation peut entraîner une modification importante de la composition génotypique de la population en influant sur le taux d'hétérozygotie. Un fort taux d'autofécondation peut aboutir en quelques générations à une situation similaire à ce que donneraient des populations d'effectif limité avec des croisements entre apparentés plus ou moins proches.

— L'hybridation

L'hybridation de populations maintenues séparées et ayant évolué chacune dans une direction propre est évidemment un facteur important qui permet la création de combinaisons génotypiques nouvelles. Ces nouvelles combinaisons sont alors remaniées par la sélection naturelle et les autres facteurs de diversification. De telles hybridations sont fréquentes dans les zones de contacts entre sous-espèces ou races géographiques. L'action de l'homme peut être déterminante dans ce domaine et l'étude de la variabilité géographique des terpènes chez le Pin maritime donne à penser que les Pins portugais de type Leiria se seraient différenciés à partir d'hybrides entre des Pins maritimes landais et la race locale à la suite de l'importation de graines landaises au XIV^{ème} siècle pour établir la pineraie de Leiria.

• Exemples de variabilité géographique concernant des gènes marqueurs

La figure 2 donne un exemple de variabilité clinale concernant la fréquence des arbres riches en un monoterpène, le β -pinène chez *Pinus elliotii* depuis le Nord (Monts Appalaches) jusqu'au Sud de son aire naturelle (Sud de la Floride) (Gansel et Squillace, 1976). On constate une diminution régulière de la fréquence des arbres riches en β -pinène lorsque l'on va du nord au sud de la Floride ; à l'extrême sud de la péninsule, on a une fixation du gène de pauvreté (seulement des homozygotes B / B existent).

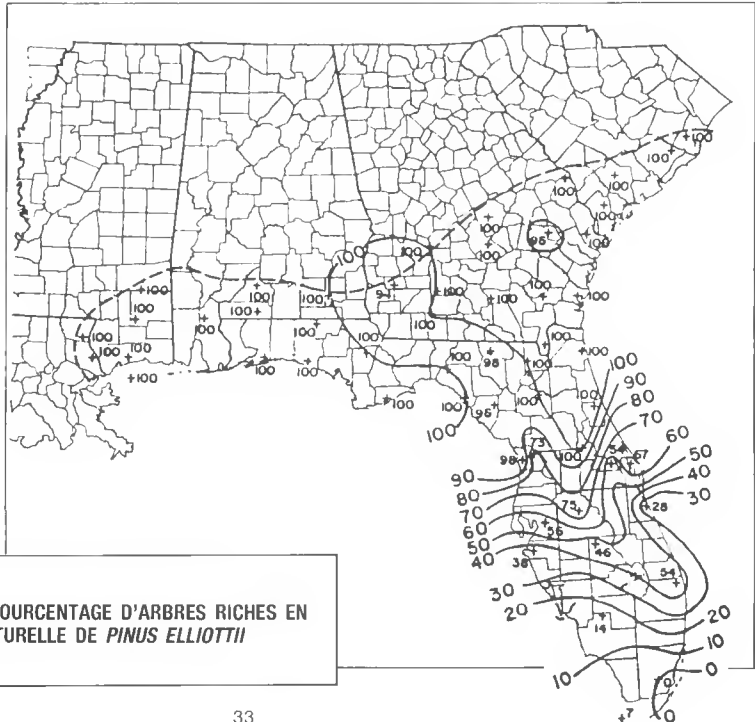
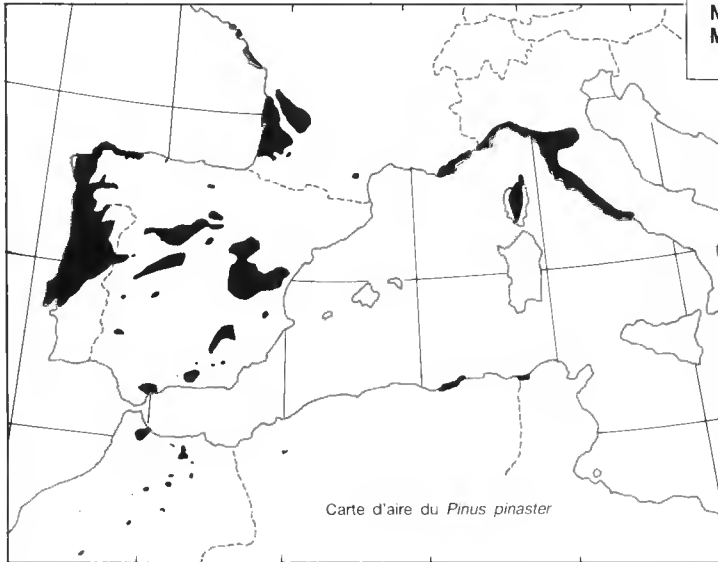


Figure 2 ÉVOLUTION DU POURCENTAGE D'ARBRES RICHES EN β -PINÈNE DANS L'AIRE NATURELLE DE *PINUS ELLIOTTII*

Figure 3 DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DU PIN MARITIME ET FRÉQUENCE DES GÈNES DE RICHESSE POUR 6 TERPÈNES (4 MONOTERPÈNES ET 2 SESQUITERPÈNES)

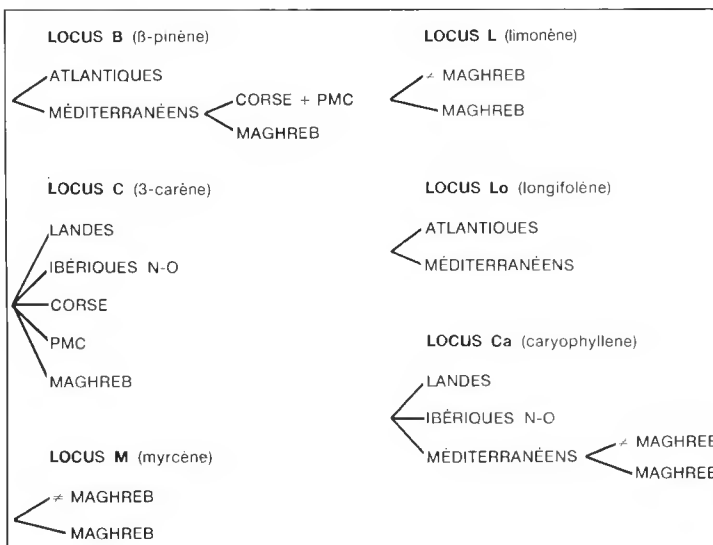


	B +	C +	M +	L +	Lo +	Ca +
Landes	0,70	0,40	0,40	0,20	0,17	0,98
Ibériques N-O	0,65	0,16	0,47	0,26	0,17	0,67
Corse	0,31	0,24	0,42	0,18	0,26	0,41
Perimédit. continentaux	0,42	0,06	0,50	0,25	0,25	0,58
Maghreb	0	0	0,02	0,07	0,28	0,21

Ce phénomène de fixation d'un allèle en limite d'aire naturelle est très fréquent chez les arbres forestiers.

La figure 3 donne la distribution géographique du Pin maritime et en regard, les fréquences des gènes de richesse pour 4 monoterpènes et 2 sesquiterpènes. On constate que la loi de variabilité est très différente pour les cinq grandes races géographiques identifiées, selon le locus considéré. On ne trouve en tout cas pas de gradients de fréquences géniques. Par contre, le phénomène de fixation d'un certain nombre d'allèles (allèles de pauvreté) au sud de l'aire naturelle (Maghreb) se retrouve comme dans le cas de *Pinus elliottii*.

Les gènes contrôlant la synthèse des terpènes sont des gènes neutres, du moins en première approximation ; il est donc difficile d'invoquer l'effet direct d'un facteur lié à la latitude sur la variabilité clinale de *Pinus elliottii*. Par contre, dans la mesure où l'espèce n'avait pas atteint un équilibre de linkage parfait, on peut invoquer une association préférentielle de l'allèle de richesse en β -pinène avec un ou des allèles concernant divers loci qui eux seraient impliqués dans le contrôle de caractères adaptatifs liés à la latitude. On peut également mettre en cause l'existence d'un « flux génique » lié à la diffusion du pollen, ce qui est une forme de phénomène de migration.



ÉTUDE DES SYSTÈMES DE REPRODUCTION

Les arbres forestiers sont dans leur très grande majorité monoïques (présence d'inflorescences mâles et femelles) et diclines (séparation physique des inflorescences mâles et femelles au niveau des rameaux et, en général, de la zone de la cime qu'elles occupent) : c'est le cas de tous les résineux qui présentent tous une tendance marquée à l'autofécondation, aucun système strict d'auto-incompatibilité n'étant connu chez eux. La plupart des résultats obtenus en France et à l'étranger concernent les conifères, qui ont été beaucoup plus étudiés que les feuillus à ce point de vue. L'intérêt de l'étude des systèmes de reproduction chez les arbres forestiers est double.

Au niveau des populations naturelles, elle permet de mieux comprendre les causes de la variabilité entre provenances et, par exemple, de réviser le jugement sur une provenance qui aurait été mal classée en plantation comparative par suite d'un fort taux de consanguinité : certains arbres de cette provenance pourraient apporter des gènes intéressant l'améliorateur.

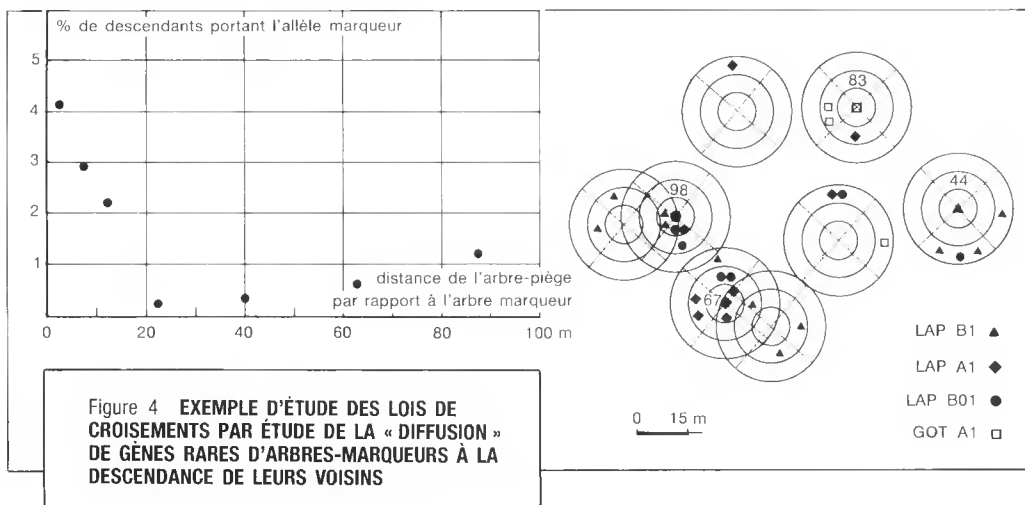
Au niveau des peuplements sources de graines pour les reboisements et, tout particulièrement, des vergers à graines de clones ou de semis, de telles études peuvent permettre de chiffrer les écarts à la panmixie (en incluant la pollinisation « parasite » provenant d'autres peuplements). Les recherches n'ont pris un réel essor que dans les années 1970, grâce aux gènes marqueurs disponibles (isozymes et terpènes essentiellement).

On trouvera un inventaire des méthodes utilisées pour étudier les lois de croisements chez les arbres forestiers dans Letrilliart (1984). Mais nous nous bornerons ici à signaler qu'il existe deux grands types de méthodologie :

(a) Une méthodologie utilisant des gènes rares (rencontrés dans le contrôle des isozymes). Le principe consiste alors à marquer dans un peuplement quelques « émetteurs de pollen » et à étudier la diffusion du pollen marqué en analysant la descendance maternelle d'arbres plus ou moins éloignés ainsi que celle des « émetteurs » (estimation du taux d'autofécondation).

(b) Une méthodologie utilisant des allèles relativement fréquents dans le peuplement. Il n'est plus question alors de marquer sélectivement quelques émetteurs, mais on peut mettre en relation la fréquence de catégories de descendants d'arbres de génotype connu avec la fréquence d'un allèle donné chez des groupes de voisins plus ou moins proches. Cette deuxième méthode qui est évidemment moins précise que la première est utilisable en choisissant comme gènes marqueurs ceux qui contrôlent la synthèse des terpènes. Elle exige des moyens de traitement informatique relativement élaborés et présente l'avantage de faire intervenir à la fois comme « émetteurs » et comme « récepteurs » de pollen un grand nombre de génotypes : donc les résultats obtenus seront plus facilement extrapolables que ceux fondés sur l'utilisation de gènes rares. Baradat et al. (1984) ont pu ainsi estimer le taux d'autofécondation moyen chez le Pin maritime à 8 ans (13 %) et la taille des groupes d'arbres entre lesquels existe une interpollinisation préférentielle. Un modèle simplifié utilisant uniquement une estimation globale des fréquences géniques au niveau du peuplement (sans distinction de sous-groupes) a été élaboré (Baradat et al., 1986). Ce modèle permet en utilisant simultanément la descendance de 2 groupes d'« arbres-pièges », d'estimer simultanément la fréquence d'un allèle particulier du gène marqueur utilisé et le taux moyen d'autofécondation. Naturellement, un tel modèle n'est utilisable qu'avec des gènes marqueurs à expression précoce, comme celui de 3-carène chez le Pin maritime, puisqu'il s'agit de déterminer aussi rapidement que possible le génotype des descendants des « arbres-pièges » échantillonnés.

La figure 4 illustre la méthode (a) (Yazdani et al., 1984) utilisant comme marqueurs des gènes contrôlant deux isozymes, leucine-amino-peptidase (LAP) et glutamate-oxalate-transaminase (GOT) du Pin sylvestre.



Les positions des 4 arbres-marqueurs (44, 67, 83 et 98) dans le peuplement sont indiquées. Les cercles et les quadrants montrent la répartition des arbres voisins sur lesquels ont été récoltées des descendance maternelles. Les symboles indiquent le type d'allèle marqueur dont on a déterminé la fréquence chez les descendants des arbres-pièges.

Le tableau I donne un exemple de la méthode (b) mise en œuvre sur Pin maritime (Baradat et al., 1984) : il s'agit d'une tranche de verger à graines de semis (verger de Sore, Landes), où les plants appartiennent pour la plupart à des familles de plein-frères (estimation de la fréquence de l'allèle C au locus C (3-carène) dans les grains de pollen émis par les descendants à partir du génotype de leurs parents au locus C).

Les 9 fonctions F_1, \dots, F_9 donnent les fréquences gamétiques en fonction des fréquences génotypiques des descendants figurant dans les cases du tableau : dans l'ordre, fréquences des génotypes C^+/C^+ , C^+/C et C/C .

Un programme informatique permet de calculer la fréquence de l'allèle C en tout point du verger et de relier cette fréquence du taux de génotypes C/C dans la descendance d'arbres-pièges de génotype C/C ou C^+/C repérés par leurs coordonnées. Il est alors possible de suivre, en particulier, la perte d'efficacité de groupes de pollinisateurs en fonction de l'accroissement de leur distance aux arbres-pièges.

Tableau I
Mode d'estimation de la fréquence attendue de l'allèle C (3-carène) dans un grain de pollen émis par un descendant, en fonction du génotype de ses parents

P désigne le mélange de pollen utilisé pour le « polycross ».

- $F_1 = 0.$
- $F_2 = 0,5 \times 0,5 = 0,25.$
- $F_3 = 1 \times 0,5 = 0,5.$
- $F_4 = 0,6 \times 0,5 = 0,3.$
- $F_5 = 0,5 \times 0,5 + 0,25 \times 1 = 0,5.$
- $F_6 = 0,5 \times 0,5 + 0,5 \times 1 = 0,75.$
- $F_7 = 0,5 \times 0,5 + 0,3 \times 1 = 0,55.$
- $F_8 = 1 \times 1 = 1.$
- $F_9 = 0,4 \times 0,5 + 0,6 \times 1 = 0,8.$

♀	♂			
	C^+/C^+	C^+/C	C/C	P
C^+/C^+	1 (1) 0 0	0,5 (2) 0,5 0	(3) 1 0	0,4 (4) 0,6 0
C^+/C	0,5 (2) 0,5 0	0,25 (5) 0,5 0,25	0 (6) 0,5 0,5	0,2 (7) 0,5 0,3
C/C	0 (3) 1 0	0 (6) 0,5 0,5	0 (8) 0 1	0 (9) 0,4 0,6

Un des inconvénients de la méthode (a) appliquée à des populations naturelles est qu'il n'est jamais possible d'être absolument sûr de la rareté d'un allèle, sauf si l'on réalise un très grand nombre d'analyses.

CONCLUSIONS

L'étude de la variabilité génétique des arbres forestiers est évidemment fondamentale pour utiliser en connaissance de cause les méthodes de sélection et de création des variétés synthétiques et hybrides mises en œuvre dans les programmes d'amélioration.

Elle est également importante, sur le plan pratique, pour évaluer les conséquences de l'appauvrissement du patrimoine génétique des espèces forestières lorsque l'on substitue, dans les reboisements, du matériel amélioré, relativement uniforme, au matériel « tout venant » qui présente une diversité beaucoup plus grande. À ce titre, elle fournit des renseignements sur les mesures à prendre pour la sauvegarde des ressources génétiques.

Elle permet enfin de mettre au point des tests variétaux fiables, car fondés sur des caractères au contrôle génétique très strict et très discriminants au niveau de races géographiques ou d'individus. C'est ainsi que la génétique des terpènes a permis d'engager sur le Pin maritime, à l'issue des grands froids de janvier 1985, un contrôle variétal très efficace sur jeunes plantules. Ce contrôle permettra d'éviter la réintroduction massive dans la forêt aquitaine, de graines d'origine portugaise récoltées sur les nombreux peuplements exploités en coupe rase anticipée.

Ph. BARADAT

Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers
CENTRE DE RECHERCHES FORESTIÈRES (I.N.R.A.)
PIERROTON
33160 CESTAS

BIBLIOGRAPHIE

- BARADAT (Ph.). — Juvenile-mature relationships in individual selection including information from relatives. — Advanced generation breeding. Proceedings I.U.F.R.O. joint meeting, Bordeaux, 1976, pp. 121-138.
- BARADAT (Ph.). — Génétique quantitative. Modèles statistiques et génétiques de base. Fascicule 1. — Bordeaux : I.N.R.A. - Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers, 1982.
- BARADAT (Ph.), MARPEAU (A.), BERNARD-DAGAN (C.). — Les terpènes du Pin maritime. Aspects biologiques et génétiques. VI Estimation du taux moyen d'autofécondation et mise en évidence d'écarts à la panmixie dans un verger à graines de semis. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 41, n° 2, 1984, pp. 107-134.
- BARADAT (Ph.), MARPEAU (A.), BILLAND (A.), LETRILLIART (M.). — Evaluation of average selfing rate and inbreeding level of young stands of maritime pine from coastal dune in medoc. — *Theoretical and applied genetics*, 1986 (sous presse).
- DANCHIN (A.), SLONIMSKI (P.P.). — Les gènes en morceaux. — *La Recherche*, n° 15, 1984, pp. 616-626.
- DEMARLY (Y.). — Génétique et amélioration des plantes. — Paris : Masson, 1977.
- FALCONER (D.S.). — Introduction to quantitative genetics. — New-York : J. Wiley, 1960.
- GANSEL (Ch.R.), SQUILLACE (A.E.). — Geographic variation of monoterpene in cortical oleoresin of slash pine. — *Silvae genetica*, vol. 25, n° 5-6, 1976, pp. 150-154.
- HARTL (D.). — Principle of populations genetics. — Sinauer, 1980.

- LETRILLIART (M.). — Etude des lois de croisements chez le Pin maritime. Estimation de trois facteurs d'écart à la panmixie dans un test de descendance de 14 ans. Mémoire D.E.A. « Amélioration des Plantes ». Université de Bordeaux II, Laboratoire des Arbres forestiers de Bordeaux, 1984.
- MARSHALL (D.R.), ALLARD (R.W.). — Isozyme polymorphism in natural population of *Avena fatua* et *Avena barbata*. — *Heredity*, vol. 25, n° 3, 1970, pp. 373-382.
- OLLIVIER (L.). — Éléments de génétique quantitative. — Paris : Masson, 1981.
- PETIT (C.), ZUCKERHANDL (E.). — Génétique des populations. Évolution moléculaire. — Paris : Masson, 1976.
- PREVOST (G.). — Génétique. — Hermann, 1976.
- RUDIN (D.), RASMUSON (B.). — Genetic variation in esterases from needles of *Pinus silvestris*. — *Hereditas*, 73, 1973, pp. 83-98.
- TEISSIER (O.). — Dégâts de gel sur les principales essences forestières dans le massif landais. Mirecourt : Lycée agricole ; Pierroton : Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers (Mémoire de stage de BTS option Forêt).
- VINCOURT (P.), GALLAIS (A.). — Sur la recherche de critères de sélection : la régression géno-phénotypique. — *Agronomie*, 3, 1983, pp. 827-830.
- YAZDANI (R.), LINDGREN (D.), RUDIN (D.). — Gene dispersion and selfing frequency in a seed tree stand of *Pinus silvestris*. — Proceedings of the meeting I.U.F.R.O. working party « Ecological and population genetics », Gottingen, 21-24 août 1984.