ADAPTATIONS « NATURELLES » DU PASSÉ ET « INDUCTIONS EXPÉRIMENTALES » DU PRÉSENT FACE AUX MODIFICATIONS RÉCENTES DES MILIEUX CHEZ LES ARBRES FORESTIERS TROPICAUX DE VALEUR : CAS DES DIPTÉROCARPACÉES ASIATIQUES

G. MAURY-LECHON
URA 243 CNRS : Biométrie, génétique et biologie des populations, université Claude Bernard, Lyon I, 43 bld. du 11 Novembre 1918, F-69622 Villeurbanne. Tél. (33) 72.44.80.00 (p. 41.16), fax (33) 78.89.27.19.

Résumé : Distribution géographique, structures et fonctionnements actuels des plantes tropicales sont les résultats d'adaptations du passé face aux contraintes du milieu. Provoquées au cours des temps géologiques elles ont été influencées par les variations climatiques anciennes. Ces dernières décennies l'intensification de la pression anthropique sur les arbres de valeur est devenue l'agent prépondérant de la transformation des forêts tropicales. L'excès d'ouvertures de la voûte entraîne une hausse des températures ambiantes et un assèchement. Face aux conditions nouvelles, les adaptations du passé peuvent ne plus convenir.

Pour enrayer les processus destructeurs il est parfois possible de modifier les comportements actuels des plantes. Cela implique que soient définis puis utilisés, leur plasticité biologique et les facteurs qui la contrôlent.

Les adaptations naturelles du passé ont conduit aux formes variées de la diversité biologique actuelle. Les inductions expérimentales du présent concernent des transformations des espèces existantes. Elles peuvent aussi consister en une utilisation rationnelle d'espèces particulièrement plastiques hors de leur milieu d'origine. Utilisation des forêts, modifications des comportements biologiques et transplantations d'espèces résistantes vers des milieux fragilisés inclinent la phytogéographie tropicale vers l'analyse et la construction de « paysages anthropisés ».

Des exemples sont pris dans la famille des Diptérocarpacées, au niveau des organes reproducteurs pour illustrer les tendances qui ont conduit à la diversité biologique actuelle, les états actuels de la plasticité biologique, ses limites, ses modifications éventuelles, et son rôle dans le « paysage » phytogéographique tropical. Sont ainsi examinées les résistances du matériel régénératif (graines et jeunes plantules) à la température et à la dessiccation, la programmation naturelle du comportement des graines, les essais de modifications par induction expérimentale.

Mots-clés : Adaptations, inductions, forêts tropicales, *Dipterocarpaceae,* plasticité biologique, résistance, température, dessiccation, graines, plantules.

Abstract: Geographical distribution, structures and present functioning of tropical plants are the result of past adaptations to environmental constraints. Produced during geological times they have been influenced by ancien climatic changes. During the last decades the intensification of man presure on valuable timbers became the preponderant factor for tropical forest transformations.

Excessive crown openings drill the increase of ambient temperatures and desiccation. In front of new conditions past adaptations may not suit anymore.

To stop destructive processes it is sometimes possible to modify the present plant behavioural patterns. This implies the definition, and then the use, of their biological plasticity and the factors which control them.

Past natural adaptations have conducted to the varied forms of the present biological diversity. The present experimental inductions concern transformations of existing species. They may also consist of a rational use of particularly plastic species outside their native milieu. Forest utilization, modifications of biological behaviours and transplantations of resistant species within fragilized milieux, incline tropical phytogeography towards the analysis and the construction of "anthropic landscapes".

Examples are taken in *Dipterocarpaceae* family, at the level of reproductive organs, to illustrate the tendencies which conducted to the present biological diversity, the present biological plasticity, its limits, its eventual modifications, and its role within the tropical phytogeographical « landscape ». In this context, the resistence of regenerative material (seeds and young seedlings) to temperature and desiccation, the natural programmation of seeds and the trials of modifications by experimental induction, have been examined.

Keywords: Adaptations, inductions, tropical forests, *Dipterocarpaceae,* biological plasticity, resistance, temperature, desiccation, seeds, seedlings.

Introduction

Distribution géographique, ainsi que structures et fonctionnements actuels des arbres forestiers tropicaux, sont les résultats d'adaptations du passé provoquées par les contraintes majeures des milieux. Au cours du Tertiaire et du Quaternaire et jusqu'aux temps présents, les variations climatiques d'origine « naturelle » semblent prédominer. Par contre, ces dernières décennies l'intensification de la pression anthropique sur les espèces de valeur est devenue l'agent prépondérant de la transformation des forêts tropicales. Excès d'ouvertures de la voûte et compactage des sols ont déstabilisé les fonctionnements antérieurs. Lorsque les adaptations du passé ne suffisent plus, la forêt se dégrade.

Pour enrayer les processus destructeurs il est parfois possible de modifier la répartition géographique, ou même le comportement actuel des plantes. Cela implique que soient définis, puis utilisés, les caractéristiques phytogéographiques, la plasticité biologique actuelle des espèces et les facteurs qui la contrôlent.

Les adaptations naturelles du passé ont conduit aux formes variées de la diversité biologique actuelle. Les inductions expérimentales du présent concernent de véritables transformations biotechnologiques des espèces existantes, mais peuvent également consister en une utilisation rationnelle d'espèces particulièrement plastiques hors de leur milieu d'origine.

Utilisation des forêts, modifications des comportements biologiques et transplantations d'espèces résistantes vers des milieux fragilisés inclinent ainsi la phytogéographie tropicale vers l'analyse et la construction de « paysages anthropisés ».

Fluctuations climatiques et microclimatiques

Temps géologiques et longues alternances climatiques

A l'échelle des temps géologiques, sur de longues durées, l'alternance de périodes « chaudes et humides et non saisonnières » et de périodes « plus fraîches, plus sèches et saisonnières » aurait provoqué l'oscillation des extensions et régressions de la surface forestière tropicale.

D'après les fossiles acceptés (MAURY, 1978) et les analyses polliniques, (VAN CAMPO, 1986 ; CARATINI *et al.*, 1991) l'aire occupée par les Diptérocarpacées asiatiques depuis le Miocène jusqu'à nos jours (Ouest, Himalaya, Inde du Sud, Assam, Birmanie, Java, Bornéo) se serait contractée au niveau de l'Inde et déplacée vers l'Est (Sumatra et Philippines) au cours du Quaternaire (Tardiglaciaire et Postglaciaire). Elle a recouvert ensuite à nouveau l'ensemble de ces régions et atteint l'extension actuelle. Au sud de l'Inde les formations à Diptérocarpacées progressent de nos jours sur les zones plus ouvertes (PUYRAVAUD *et al.*, sous presse) en zones protégées. D'après WHITMORE (1991) « tropical rain forests have extended and contracted...Today, their natural extent is beleived to be at or near the maximum achieved during the Quaternary ».

Temps présents et alternances courtes et intenses

A l'échelle des temps présents et du fait de l'intervention humaine, des alternances similaires se retrouvent, sur de très courtes durées, avec une forte intensité.

A Sabah (Bornéo, Est-Malaisie), les 57 dernières années auraient connu 6 périodes d'extrême sècheresse (WOODS, 1987) comparables à celle qui a sévi à Kalimantan Est (Bornéo, Indonésie) en 1982. Avec 32 % de la pluviosité habituelle (LENNERTZ et PANZER, 1983) et la présence humaine, des feux ont brûlé pendant 18 mois (1982-1983) ravageant 3 500 000 ha. Pourtant en 1985, une végétation secondaire existait. Certains grands arbres supposés morts produisaient feuilles et fruits, attestant d'une plasticité biologique potentielle très supérieure à celle habituellement exprimée. Grands cataclysmes et expérimentation provoquent l'expression totale de la plasticité biologique potentielle, qui est la somme de la plasticité « exprimée » et de la plasticité « inductible ».

Alternances des trouées et cicatrisations

A l'échelle de la structure forestière, trouées et cicatrisations se succèdent. Elles créent une alternance comparable mais sur des durées encore plus courtes. Or dans des forêts considérées comme primaires, une moyenne de 1 % des arbres meurt chaque année (Asie : WHITMORE, 1975,1991 ; Costa Rica : LIEBERMANN *et al.*, 1985 ; SWAINE *et al.* 1987). Dans la forêt de Pasoh (Malaisie), la température de l'air à 45 m dans la voûte (zone d'émission des pollens) est beaucoup plus élevée que celle de l'air au-dessus et au-dessous de celle-ci (AOKI *et al.*, 1975). Près du sol dans la zone des germinations et plantules les différences entre sol et air augmentent fortement dans les chablis et les coupes (SCHULZ, 1960). La température au niveau du sol dans les feutrages racinaires et les fragments calcinés peut dépasser 50 °C (UHL *et al.*, 1981). Dans les troncs d'arbres la température pourrait mesurer jusqu'à plus de 13 °C que dans l'air ambiant (CORTI *et al.*, 1964). Il en serait de même dans les feuilles en milieu découvert mais pas en sous-bois : sur des plantes surchauffées elle atteindrait 15 °C de plus que dans l'air extérieur (BAZZAZ, 1991).

Plasticité biologique

La plasticité biologique des pollens, graines et plantules, et surtout leur résistance à la température et à la dessiccation, conditionnent donc la permanence de la forêt. Par rapport aux rejets, leur contribution à la repousse est proportionnelle à l'importance de la perturbation (BAZZAZ, 1984). Ce qui est capable de germer (pollen et graine) et de survivre (fleur et plantule) déterminera la composition floristique de la forêt sur des décennies au moins.

Types intermédiaires de transition

Sous les contraintes répétitives, au cours des temps géologiques comme de nos jours, les adaptations progressives se sont effectuées le long des « lignes évolutives de moindre résistance » (STEBBINS, 1974). Certaines espèces présentent des structures et des fonctionnements de type « intermédiaire » qui permettent de comprendre comment se sont différenciées les lignées phylétiques des Diptérocarpacées. Ainsi dans cette famille l'exine pollinique de *Shorea leprosula* possède des columelles en Y intermédiaires entre les formes en V et U des taxons à calice valvaire (fig.1). Les mouvements de l'exine varient en fonction des formes qui sont adaptées à des conditions climatiques différentes (MAURY *et al.*, 1975).

Conditions limites de l'aire et Diptérocarpacées résistantes

La famille s'étend surtout dans les régions équatoriales chaudes et humides (moyennes annuelles : P > 2 000 mm, T° > 22-24 °C, HR > 80 %, pas ou moins de 4 mois secs). De nombreuses espèces disparaissent dès que la température moyenne du mois le plus froid descend en dessous de 18 °C, et 15 °C constitue la limite extrême pour les espèces les plus résistantes. Quelques espèces subtropicales supportent une sècheresse relative (P : 1 000-1 500 mm, 4-6 mois secs). Dans la zone Laos-Viêt-nam-Kampuchea-Thaïlande, c'est surtout le cas de *Dipterocarpus intricatus, D. alatus, Shorea obtusa, Pentacme suavis* et à moindre degré *Hopea odorata*. Seul *Shorea robusta* (N et N-E Inde, Nepal, Bangladesh) résiste à 6-8 mois secs avec P > 2 000 mm et HR 55-75 %, ou P 1 000-1 500 mm et HR 70-80 %, ou même P 1 000-1 500 mm et HR 45-60 % localement.

L'accumulation des contraintes climatiques locales et de l'utilisation intensive de ces espèces, jointe à la difficulté de maintenir la viabilité des graines et la survie des plantules, font que ces formations se réduisent souvent à de minuscules bouquets d'arbres clairsemés et isolés dans des zones totalement dégradées (Thaïlande : *Dipterocarpus alatus, D. intricatus ;* N-NE Inde et Bangladesh : *Shorea robusta*). Dans ces régions ainsi qu'au sud de la Chine et du Viêt-nam, d'immenses surfaces totalement dépourvues de couvert forestier sont envahies par les herbacées qui empêchent toute régénération. Une situation analogue se retrouve sur les grandes surfaces exploitées de Bornéo (Kalimantan Est) ou de Malaisie (Péninsule, Sabah) où les lianes aggravent l'action étouffante des herbacées.

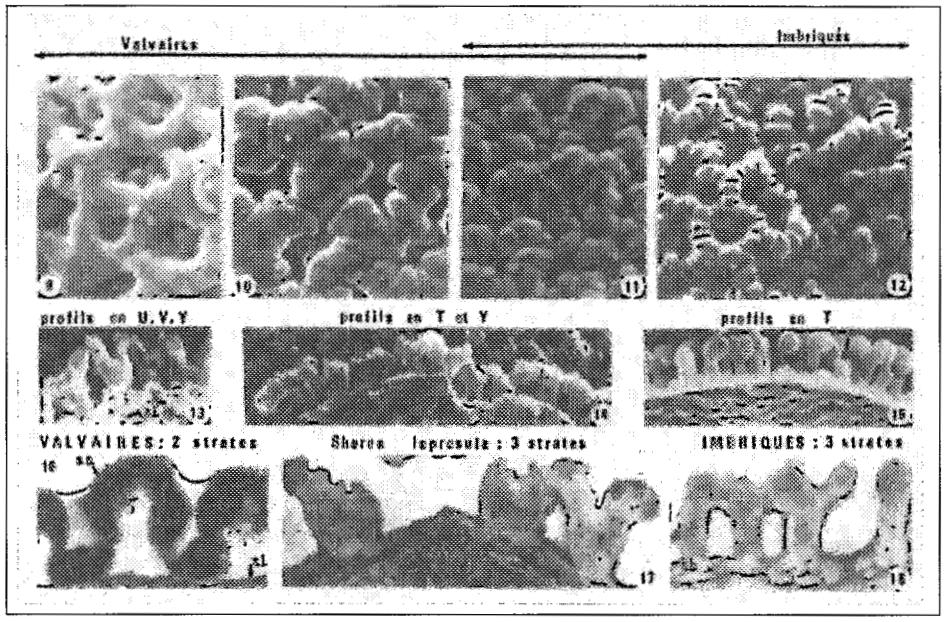

Figure 1

Exine pollinique chez les Diptérocarpacées (9-12 : surfaces, 13-18 : structures). Relations phylétiques entre la lignée des taxons à calice valvaire (9 : *Vatica papuana*, 10 : *Dipterocarpus grandiflorus*, 11 : *Dryobalanops rappa*, 16 : *Vatica wallichii*) et la lignée des taxons à calice imbriqué (15 : *Shorea albida*, 12,14,17,18 : *Shorea leprosula*) à partir d'un type exinique de forme intermédiaire (14, 17 : *Shorea leprosula*). (MAURY-LECHON, 1979).

Actions basées sur les Diptérocarpacées résistantes

L'action de domestication n'a que peu porté sur les Diptérocarpacées de la zone la plus humide. La pratique de l'exploitation sélective des forêts était supposée assurer une production soutenue. Pourtant, exploitation intense et défrichage pour plantations d'hévéas et de palmiers à huile ont aggravé l'état de la forêt et celui du climat (floraisons-fructifications réduites en péninsule malaise). C'est pourquoi, de grands programmes de recherche, doublés de programmes de plantations plus vastes encore, sont en cours de lancement dans ces régions. Ils concernent les Diptérocarpacées et tiennent compte des résultats scientifiques récents, puisqu'en Malaisie péninsulaire par exemple *Hopea odorata,* espèce introduite, figure parmi les quelques espèces prioritaires nationales. L'expérience réussie du Viêt-nam a stimulé.

Dès 1860, J.B.L. PIERRE créait un arboretum aux portes de Saïgon et plantait des essences forestières de valeur le long des rues de la ville. La guerre a fortement endommagé l'arboretum. Par contre, les *Dipterocarpus alatus* et *Hopea odorata* de la ville, non touchés, produisent chaque année respectivement environ 3 et 10 tonnes de fruits (T.V. TRUNG, com. pers.). Ces graines ont permis la mise en place de vastes expériences d'agroforesterie dont les résultats ont abouti à la définition d'un modèle de réhabilitation pour les terres forestières chimiquement dégradées et savanisées du Sud Viêt-nam (modèle de Mada de T.V. TRUNG et N.T. PHONG). Ce modèle est basé sur l'utilisation conjointe d'un fruitier à croissance rapide (production dès la 2e année) et de l'une ou des deux Diptérocarpacées citadines, espèces résistantes en plein découvert et à croissance assez rapide (jusqu'à 1 et 2 mètres par an respectivement dans ces essais). Souvent les trois premières années des cultures vivrières occupent le sol autour des jeunes arbres.

Contribution scientifique

L'étude de la résistance des graines et des plantules à la température et à la dessiccation contribue à l'effort de compréhension scientifique de la plasticité biologique des Diptérocarpacées. Ces travaux se déroulent en coopération dans un réseau de laboratoires européens et asiatiques qui fait

intervenir des conventions d'Échange du CNRS France avec la DFG Allemagne, et le CNRS Viêt-nam d'une part, et d'autre part un programme Sciences et Technologie au service du développement (CEE : TS2*-0298) qui comprend la France, le Royaume-Uni et la Malaisie et s'intitule « Domestication des Diptérocarpes en Malaisie : facteurs contrôlant l'établissement des espèces de valeur ; reconstitution des forêts à Diptérocarpacées » (1990-1994). Son but est de développer une approche nouvelle pour améliorer la domestication des Diptérocarpes, pour des plantations et pour la régénération des forêts naturelles, à l'aide de quatre études reliées entre elles :

1) ontogénie, plasticité et conservation des graines et plantules ;
2) infection mycorhizienne, croissance et alimentation minérale des plantules ;
3) plantations et expériences de survie en forêt exploitée ;
4) pathologie fongique des graines et plantules dans la nature et en expérimentation.

Résistance des graines et plantules à la dessiccation

Teneur en eau des graines

La teneur en eau des graines à maturité résume globalement leur comportement éco-physiologique de germination et de résistance à la température et à la dessiccation. Les graines de type hydraté (MAURY-LECHON *et al.*, 1980 ; BRAS et MAURY-LECHON, 1986) sont aussi appelées « récalcitrantes » ou « sensibles à la dessiccation » (ROBERTS & KING, 1980). L'évolution de la teneur en eau après la chute des graines explique leur viabilité (fig. 2). Dans les cas les plus fréquents chez les Diptérocarpacées, les valeurs maximales de la teneur en eau et de la germination coïncident (fig. 2a). Certaines espèces peuvent présenter une post-maturation après récolte. Le pic de germination est alors décalé par rapport au maximum de leur teneur en eau à leur chute (fig. 2b, 2c).

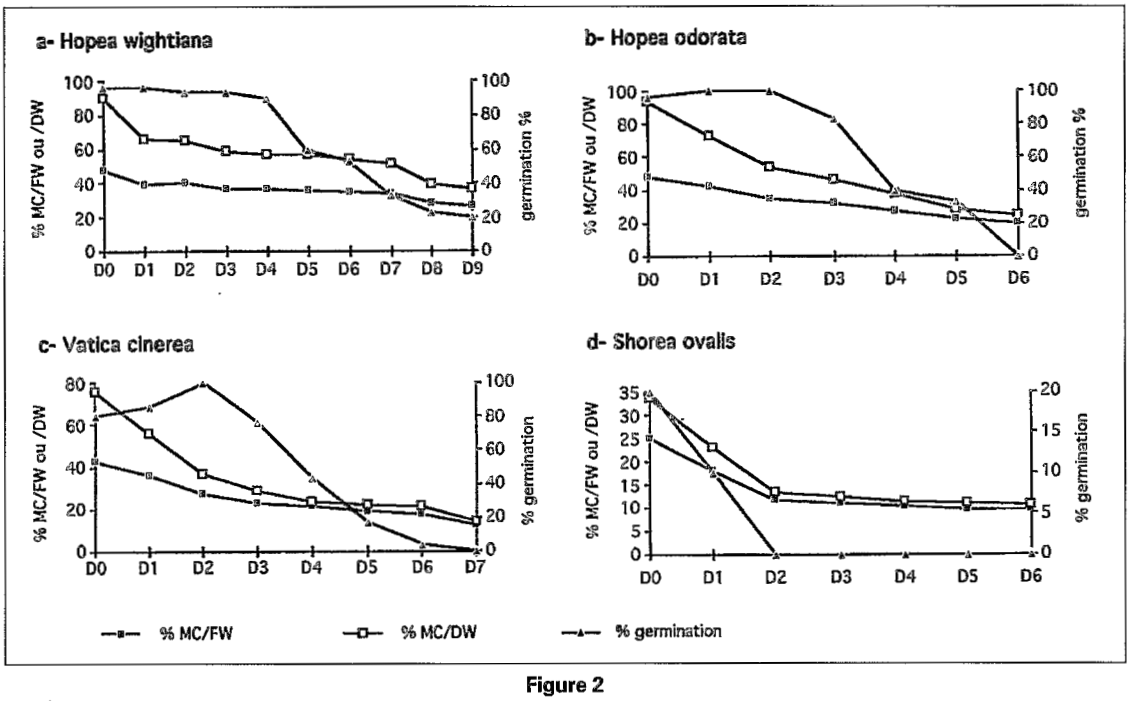

Figure 2

Évolution de la germination et de la teneur en eau des graines soumises à la dessiccation (25 °C constant) pour 4 espèces de Diptérocarpacées. Teneur en eau (MC) par rapport au poids frais (MC/FW) et au poids sec (MC/DW), pourcentage de germination 21 jours après semis. (MAURY-LECHON *et al.* en prép.).

En conditions de température ambiante, l'habilité à germer de la majorité des graines de Diptérocarpacées décroît fortement dès qu'elles ont perdu la moitié de leur teneur en eau à la

récolte. Elles meurent rapidement au-delà du tiers de cette teneur. Ce comportement caractérise aussi bien des espèces d'arbres tempérés que tropicaux (fruitiers et forestiers). Pour de nombreuses Diptérocarpacées ce processus se déroule en 4-5 jours d'où les grandes difficultés de la régénération naturelle des forêts trop dégradées, et de la gestion des graines. En période de grande sècheresse où lorsque les graines ne sont pas récoltées dès leur chute, elles peuvent avoir déjà perdu leur viabilité (fig. 2d).

Survie et croissance des plantules en laboratoire

La survie des graines soumises à une déshydration à température constante (25 °C) est globalement proportionnelle à la durée pour *Hopea odorata* et *Vatica cinerea.* Il en est de même pour la survie des plantules produites par ces graines-là et cultivées en laboratoire, jusqu'à épuisement des réserves cotylédonaires (Fig. 3a : *V. cinerea* 18 semaines, Fig. 3b : *Hopea odorata* 14 semaines). L'analyse de la croissance de ces plantules (racine, hypocotyle, épicotyle) montre que la mesure la plus représentative des traitements est la hauteur de l'épicotyle.

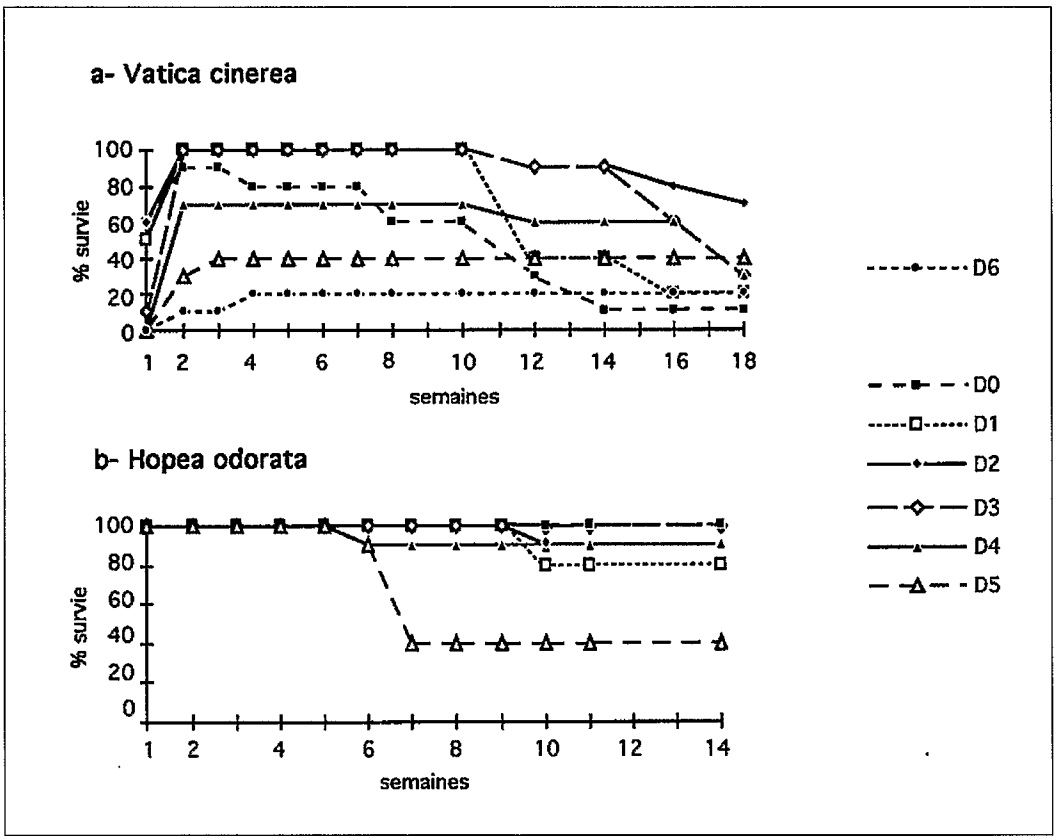

Figure 3

Résistance des plantules de deux espèces de Diptérocarpacées de Malaisie, issues de graines soumises à la dessiccation et cultivées en laboratoire 18 semaines pour *Vatica cinerea* (3a) et 14 semaines pour *Hopea odorata* (3b). Nombre de jours dessiccation : D0, D1, D2, etc. (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.).

Survie des plantules plantées en pépinière

Un mois après plantation en pépinière, la survie des plantules provenant de graines soumises aux mêmes traitements de dessiccation et transplantées à l'âge de 8 semaines, est aussi globalement fonction de la durée du traitement (fig. 4). Les plantules survivantes proviennent des graines les moins déshydratées. Pour *Shorea siamensis* (fig. 4a), la survie la plus élevée (100 %) provient des graines semées les trois premiers jours (fig. 4a : D1-3) et elle se maintient (sauf exceptions) vers 90 % jusqu'au 13e jour au moins. Pour *Vatica cinerea,* les plantules issues des semis des premiers

jours survivent le mieux (fig. 4b : D0-2) mais la plus forte survie (70 %) correspond aux graines déshydratées deux jours (fig. 2c : D2) donc au pic de germination de cette espèce (100 %) et à une teneur en eau proche de la moitié de sa valeur à la récolte (fig. 2c). Ce dernier comportement est moins fréquent.

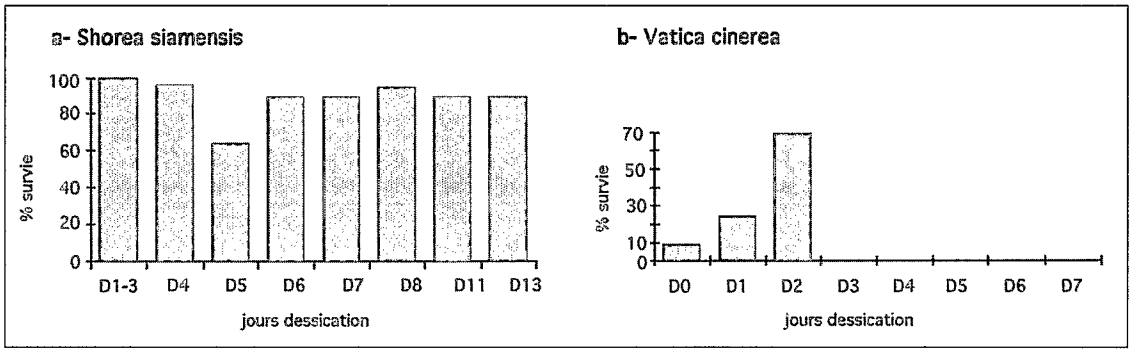

Figure 4

Résistance des plantules de *Shorea siamensis* (Thaïlande) et de *Vatica cinerea* (Malaisie) germées en laboratoire et issues de graines soumises à la dessiccation (nombre de jours : D0, D1, etc.), un mois après plantation en pépinière. (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.)

Résistance des graines et plantules à la température

Germination des graines

Pour déterminer les conditions optimales et extrêmes de germination et de développement initial, des graines sont soumises à une gamme thermique choisie en fonction des caractéristiques écologiques des espèces étudiées (10 °, 15 °, 20 °, 25 °, 30 °C et température ambiante soit avec alternance jour-nuit, soit à l'obscurité).

Les réponses des espèces ont été plus spécifiques que dans les tests de dessiccation. *Hopea wightiana* et *Hopea odorata* germent à toutes les températures, à des vitesses qui croissent avec les températures. Par contre, *Vatica cinerea* n'a pas germé à 15 °C et à 20 °C sa germination s'est étalée sur trois semaines.

Survie et croissance des plantules en laboratoire

Les plantules issues des graines de la gamme thermique ont survécu à 100 % sur 5 semaines pour les deux espèces de *Hopea* (fig. 5a-b) et pour toutes les températures. Au-delà de cette durée les réponses ont été spécifiques. *Hopea odorata* a maintenu le meilleur taux de survie : 100 % durant 14 semaines à toutes les températures sauf en laboratoire à l'obscurité (90 % après 5 semaines). Malgré un taux de germination de 100 %, le traitement à 30 °C a été préjudiciable pour les plantules de *Vatica cinerea* puisque leur taux de survie de 90 % maintenu de la 3e à la 7e semaines chute brutalement à 30 % à 10 semaines (fig. 5c).

La croissance des plantules de la gamme thermique a confirmé la plus grande signification de la longueur de l'épicotyle.

Survie des plantules en pépinière

Un mois après plantation en pépinière, les meilleurs taux de survie correspondent aux graines maintenues en conditions de laboratoire avec alternance jour-nuit de la lumière et de la température, et température ambiante (moyenne 27 °C). La plasticité particulièrement élevée de *Shorea siamensis* (Thaïlande) quant aux températures et à la dessiccation (fig. 6a) incite à proposer cette espèce pour de nouvelles expériences en zones très dégradées. Pour l'instant, *Hopea odorata* (fig. 6b) reste la seule espèce plastique pour laquelle des applications sont venues confirmer les résistances conjuguées à la dessiccation, à la température et à la plantation en pleine lumière sur sols dégradés chimiquement (Viêt-nam) et sur sols compactés par les engins mécaniques (expériences en Malaisie).

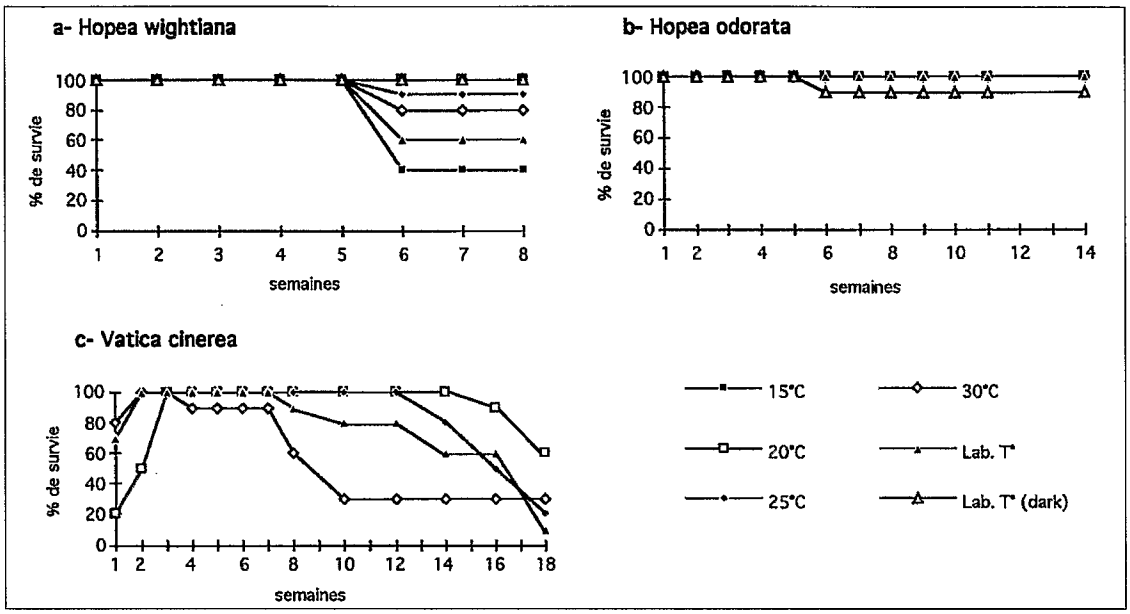

Figure 5

Résistance de jeunes plantules de trois espèces de Malaisie (*Hopea wightiana* : 8 semaines, *H. odorata* : 14 semaines et *Vatica cinerea* : 18 semaines) cultivées en laboratoire sous l'action de traitements thermiques à température constante (10 °C à 30 °C) dans le noir et à température ambiante du laboratoire avec variations jour-nuit pour la température et la lumière (Lab.T°) ou dans le noir (Lab.T°dark). (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.).

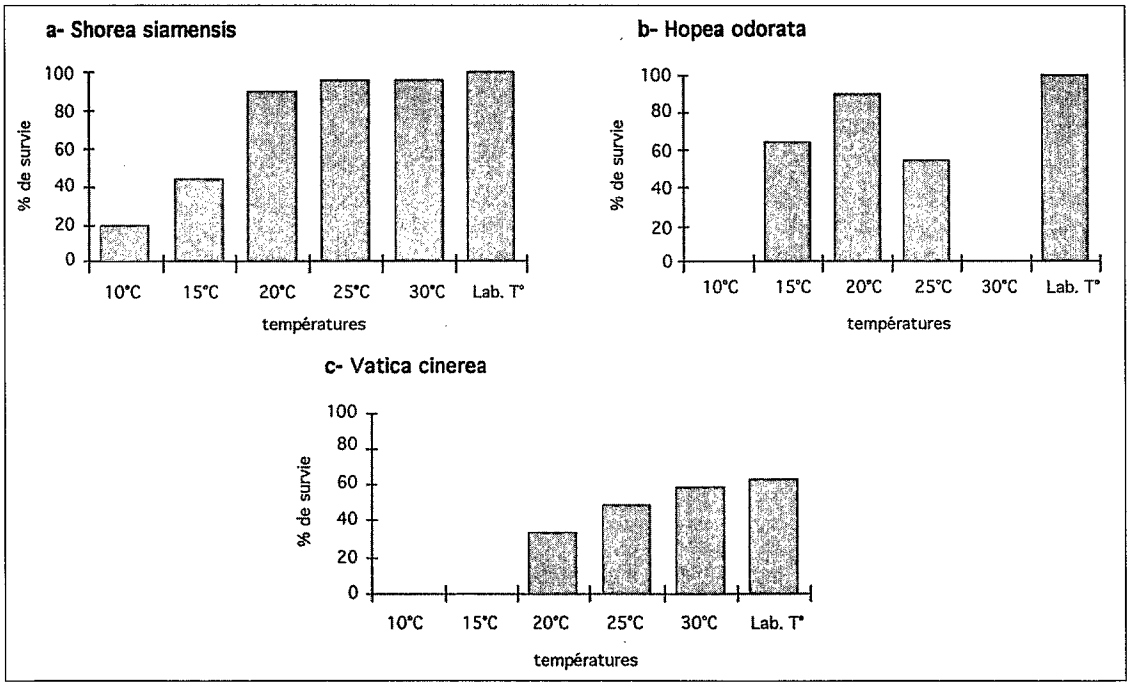

Figure 6

Résistance des plantules de *Shorea siamensis* (Thaïlande), *Hopea odorata* et *Vatica cinerea* (Malaisie) un mois après plantation en pépinière. Plantules produites par des graines soumises en milieu humide et dans le noir à des températures constantes et cultivées dans ces mêmes conditions (10 °C à 30 °C) et en laboratoire à température ambiante (Lab. T°) avec variations jour-nuit de température et de lumière. (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.)

Programmation naturelle et artificielle du comportement des graines

Il a été récemment démontré sur le tournesol (LEPAGE-DEGIVRY *et al.*, 1990, 1991, 1992) que le comportement de la graine était programmé au cours du développement, bien avant la maturité, et coïncidait avec une forte et soudaine production d'acide abscissique (ABA). Ce codage peut être modifié par des apports d'ABA exogène, s'ils interviennent durant la période de programmation naturelle. En dehors de cette période, la programmation initiale de la graine ne peut être transformée. C'est pourquoi, les traitements appliqués sur des graines mûres ne produisent que des modifications temporaires et peu accentuées. Ils ralentissent ou retardent (MAURY-LECHON *et al.*, 1992a, b) momentanément les comportements naturels mais ne les transforment pas en profondeur. Des essais sur ces aspects sont en cours pour les Diptérocarpacées. De façon tout à fait inattendue, un *Dipterocarpus alatus* de 18 mois a fleuri en serre.

Les biotechnologies de ce type pourraient faciliter la gestion des graines et la production en masse de plants pour reforester des zones qui seraient dédiées à une production intense et soutenue. Cela pourrait épargner les forêts « naturelles ».

Conclusions

Malgré la grande extension actuelle de la forêt tropicale et sa dynamique expansive dans certaines zones exploitées mises sous protection, lorsque l'ouverture du couvert devient trop grande les conditions de température, de dessiccation et de luminosité du milieu limitent l'établissement de nombreuses espèces de valeur.

Changements climatiques lents du passé ou changements anthropiques accélérés du présent créent un besoin d'adaptation chez les arbres forestiers tropicaux. L'adaptation est conditionnée par la plasticité biologique des espèces. Lorsqu'elle est insuffisante pour permettre la survie dans le milieu transformé, les espèces disparaissent. L'intervention humaine peut essayer d'enrayer ce processus d'extinction en introduisant des espèces plus résistantes dans les zones fragilisées où les espèces locales disparaissent. Il s'agit là d'une utilisation de la diversité biologique qui résulte des adaptations du passé. Dans certains cas, l'induction de comportements nouveaux par les biotechnologies du présent apporte des solutions nouvelles aux problèmes de gestion et de production de matériel régénératif.

Reconstitutions naturelles et assistées requièrent des graines viables et des plantules résistantes. Viabilité et résistance sont fonction de la plasticité biologique potentielle. Une plus ample expression de la plasticité est obtenue lorsque l'action se situe dans l'axe des lignes évolutives de moindre résistance de l'espèce.

Répartitions spatiales des espèces dans le passé et dans le présent sont en relation avec la programmation naturelle ou induite du comportement des graines et des jeunes plantules, en particulier avec leur résistance à la dessiccation et aux températures.

Des tentatives de modélisation sont en cours pour essayer de prédire, et si possible contribuer à réorienter, les fonctionnements déficients.

La définition scientifique de la plasticité biologique des graines et plantules étaye le remodelage accéléré de la couverture forestière tropicale contemporaine par l'homme.

Remerciements : L'auteur remercie les organismes qui ont contribué au financement des recherches mentionnées dans cet article : CNRS France, DFG, CNRS Viêt-nam, CEE et la Malaysian Airlines System.

BIBLIOGRAPHIE

AOKI M., YABUKI K. & KOYAMA H. - 1975 - Micrometeorology and assessment of primary production of a tropical rain forest in West Malaysia. *Journal of Agricultural Meteorology* (Tokyo) 31: 115-124.

BAZZAZ F.A. - 1984 - Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. *In* MEDINA E., MOONEY H.A. & VAZQUEZ-YANES C. (eds.) *Physiological Ecology of plants of the wet tropics,* 233-243.

BAZZAZ F.A. - 1991 - Regeneration of tropical forests: physiological responses of pionneer and secondary species. *In* Gomez-POMPA A., WHITMORE T.C. & HADLEY M (eds.), *Rain Forest Regeneration and Management.* MAB series 6: 91-118. UNESCO, Paris.

BRAS P. et MAURY-LECHON G. - 1986 - Graines forestières de type fortement hydraté : la conservation et ses effets, exemple du *Symphonia globulifera* L.f. de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* 212 : 35-46.

CARATINI C., FONTUGNE M., PASCAL J.P., TISSOT C. & BENTALEB I. - 1991 - A major change at ca. 3500 years BP in the vegetation of the Western Ghats in North Kanara, Karnataka. *Current Science* 61 (9-10): 669-672.

CHIN H.F. - 1988 - Recalcitrant seeds. A status report . International Board for Plant Genetic Resources, Rome 28p.

CORTI E.F., MACCHIA F. & MESSERI A. - 1964 - Primi dati sull'andamento stagionale delle temperature del tronco di olivo. *Giornale Botanico Italiano* 71 : 280-290.

LENNERTZ R. & PANZER K.F. - 1983 - Preliminary assesment of the drought and forest fire damage in Kalimantan Timur (DFS German Forest Inventory Service Ltd.: Samarinda).

LEPAGE-DEGIVRY M.T., BARTHE P. & GARELLO G. - 1990 - Involvement of endogenous abscisic acid in onset and release of *Helianthus annuus* embryo dormancy. *Plant Physiol.* 92: 1164-1168.

LEPAGE-DEGIVRY M.T. & GARELLO G. - 1991 - Onset of water tolerance in developing *Helianthus annuus* embryos. *Seed Science Research* 1: 221 -227.

LEPAGE-DEGIVRY M.T. & GARELLO G. - 1992 - *In situ* abscisic acid synthesis. A requirement for induction of embryo dormancy in *Helianthus annuus. Plant Phsyiol.* 98: 1386-1390.

LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., PERALTA R. & HARTSHORN G.S. - 1985 - Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73: 915- 924.

MACCHIA F. & VITA F. - 1989 - Relation entre climat et cycle phénologique de quelques espèces du genre *Quercus* dans le territoire des pouilles. Publications de l'Association Internationale de Climatologie, 2: 255 -261.

MAURY G. - 1978 - Diptérocarpacées : du fruit à la plantule. Thèse de Doctorat d'État Sc. Toulouse, I: 432 p., II: 344 p.

MAURY-LECHON G. - 1979 - Interprétation phylogénique des caractères des pollens, fruits- germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées. *In* Diptérocarpacées :Taxonomie, Phylogénie, Ecologie. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Nouvelle Série,* Série B, tome XXVI, Paris, éditions du Muséum.

MAURY G., MULLER J. & LUGARDON B. - 1975 - Notes on the morphology of fine structure of the exine of some pollen types in *Dipterocarpaceae. Rev. Paleobot. Palynol.* 19: 241-289.

MAURY-LECHON G., CORBINEAU F. & COME D. - 1980 - Données préliminaires sur la germination des graines et le développement des plantules de *Symphonia globulifera* L.f. *Bois et Forêts des Tropiques* 193: 35-41.

MAURY-LECHON G., DÖRFFLING K., TRUNG T.V. & PHONG N.T. - 1992 - Effect of abscisic acid on seed germination and seedling development of Dipterocarpus alatus, timber tree from Vietnam. *In* Reproductive Biology and Plant Breeding, 1 p., XIIIth EUCARPIA Congress (CEC- BRIDGE), Angers 6-10/07/92, France.

MAURY-LECHON G., DÖRFFLING K., TRUNG T.V. & PHONG N.T. - 1992 - Trials to delay germination in *Hopea odorata,* Vietnamese Dipterocarpaceae. *In Basic and Applied Aspects of Seed Biology,* 6 p. IVth International Workshop on Seeds, Angers 20 - 24/07/1992, France.

PUYRAVAUD J.P., PASCAL J.P. & DUFOUR C. - (sous presse) - Ecotone structure as an indicator of changing forest-savana boundaries (Linganamaki region, South India). Forest-savana boundaries in India. *Journal of Biogeography.*

ROBERTS E.H. & KING M.W. - 1980 - The characteristics of recalcitrant seeds. *In* CHIN E.H.& KING M.W. (eds.) *Recalcitrant crop seeds*: 1-5 Tropical Press, Kuala Lumpur, Malaysia.

SCHULZ J.P. - 1960 - Ecological studies on rain forest in northern Surinam. Amstedam,Holland.

STEBBINS G.L. - 1974 - Flowering plants. Evolution above the species level. The Belknap Press Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 399 p.

SWAINE M.D., LIEBERMAN D. & PUTZ F.E. - 1987 - The dynamics of tree populations in tropical forests, a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.

UHL C. , CLARK K., CLARK H. & MURPHY P. - 1981 - Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69: 631-649.

VAN CAMPO E. 1986 - Monsoon fluctuations in two 20,000 yr. B.P. Oxygen isotope records off Southwest India. *Quaternary Res.* 26: 376 -388.

WHITMORE T.C. - 1975 - Tropical Rain Forests of the Far East. (Clarenton: Oxford).

WHITMORE T.C. - 1991 - Tropical rain forest dynamics and its implications for mangement. *In* GOMEZ-POMPA A., WHITMORE T.C. & HADLEY M. (eds.). *In* Rain Forest Regeneration and Management,. MAB series 6: 67 -89. UNESCO, Paris.

WOODS P. - 1987 - Drought and fires in tropical forests in Sabah - an analysis of rainfall patterns and some effects. *In* KOSTERMANS (ed.) *Proc.* Third Round Table Confer. on Diptero. Saùmarinda, 16-20 April 1985, pp. 367-87. (UNESCO : Jakarta).