

2004

t

hors-série n°1

RenD ez-Vous e c h n i q u e s

patrimoine
ylviculture
progrès
onnaissances
économie
rêts et société
environnement
odiversité
estion durable



**Diversité génétique
des arbres forestiers :
un enjeu
de gestion ordinaire**

Hors-série

Rendez-Vous techniques

Directeur de la publication

Bernard Rey

Rédactrice en chef

Dominique de Villebonne

Comité éditorial

Yves Birot, Claude Barbier, Peter Breman, Jean-Marc Brézard, François Chièze, Jean-Luc Dunoyer, Claude Jaillet, Patrice Mengin-Lecreulx, Rémy Metz, Pierre-Jean Morel, Frédéric Mortier, Thierry Sardin, Jérôme Piat, François-Xavier Rémy, Bernard Rey, Dominique de Villebonne

Maquette, impression et routage

Imprimerie ONF - Fontainebleau

Conception graphique

NAP (Nature Art Planète)

Crédit photographique

page de couverture

un jeune semis de pin sylvestre - Catherine Bastien, INRA Orléans

Périodicité

4 numéros par an, et un hors série

Rendez-vous techniques est disponible au numéro ou par abonnement auprès de la cellule de

documentation technique,

boulevard de Constance - 77300 Fontainebleau

Mél : dtrd.documentation@onf.fr

ou par fax 01 64 22 49 73

prix au numéro : 10 euros

abonnement : 45 euros (tarif 2005) durée 1 an (4 numéros et un hors série)

Dépôt légal : février 2005

Toutes les contributions proposées à la rédaction sont soumises à l'examen d'un comité de lecture choisi chaque fois en fonction du thème abordé.

Citation recommandée

■ du hors-série dans son entier : Office national des forêts. Direction technique, 2004. Diversité génétique des arbres forestiers : un enjeu de gestion ordinaire. *Rendez-vous techniques de l'ONF*, hors-série n° 1. 130 p.

■ d'une contribution du hors-série : MUSCH B., VALADON A., 2004. À propos de génétique des populations... *Rendez-vous techniques de l'ONF*, hors-série n° 1 « Diversité génétique des arbres forestiers », pp. 6-15

sommaire

Hors-série n°1

- 3 — **P**ratiques forestières et diversité génétique – par Sylvie Oddou-Muratorio, Brigitte Musch, Alain Valadon
- 7 — **À** propos de génétique des populations – par Brigitte Musch, Alain Valadon

Modes de régénération et diversité génétique

- 16 — **F**lux de gènes par pollen et par graines – par Sophie Gerber, Céline Latouche-Hallé, Mathieu Lourmas, Marie-Élise Morand-Prieur, Sylvie Oddou-Muratorio, Lorène Schibler, Eric Bandou, Henri Caron, Bernd Degen, Nathalie Frascaria-Lacoste, Antoine Kremer, François Lefèvre, Brigitte Musch
- 24 — **E**xotiques et hybridation – par Bruno Fady et François Lefèvre
- 33 — **R**égions de provenances et peuplements sélectionnés – par Alexis Ducouso, Jean-Marc Louvet, Marc Faucher, Pierre Legroux, Pascal Jarret, Antoine Kremer
- 43 — **L**es variétés issues de vergers à graines – par Luc E. Pâques

Outils de suivi

- 51 — **P**euplements porte-graines sélectionnés – par Isabelle Bilger, Stéphanie Mariette, Bernard Héois
- 64 — **R**égénération artificielle des forêts – par Bernard Héois, Isabelle Bilger, Joël Conche, Myriam Legay
- 71 — **O**utils de traçabilité : la filière merrain – par Rémy J. Petit, Sabine Dumas, François Feuillat
- 80 — **G**estion des ressources génétiques – par Myriam Legay

Perspectives de recherche

- 89 — **D**e la graine à l'arbre – par Christian Pichot
- 97 — **É**volution de la diversité et itinéraires sylvicoles – par Philippe Dreyfus, Sylvie Oddou-Muratorio
- 105 — **G**énétique des caractères phénotypiques – par Antoine Kremer
- 112 — **Q**uestions à la recherche – par Patrice Mengin-Lecreulx, Alain Valadon, Brigitte Musch
- 114 — **L**e gestion et le chercheur : quelles responsabilités ? par Pierre-Henri Gouyon, Brigitte Musch, Alain Valadon
- 117 — **G**lossaire

Avant-propos

La parution de ce numéro hors-série marque le premier anniversaire des Rendez-vous techniques de l'ONF. Que de nombreux chercheurs et gestionnaires aient accepté, par leur participation, de célébrer cet événement témoigne de l'intérêt porté à cette nouvelle revue de l'établissement : je les en remercie chaleureusement et ne peux que souhaiter voir perdurer cette collaboration au bénéfice réciproque de tous.

Le choix du sujet abordé, la diversité génétique des arbres forestiers et l'impact des pratiques forestières, vise à combler un manque d'information sur l'une des dimensions les plus méconnues de la biodiversité le plus souvent abordée sous l'angle de la diversité interspécifique ou écosystémique. Dans le cadre des engagements internationaux de la France et de la stratégie nationale sur la biodiversité, l'ONF a la volonté affirmée de mettre en pratique la conservation de la diversité génétique des êtres vivants en forêt : le souci constant de gestion forestière durable, la démarche de certification en cours en témoignent. La participation active de l'Office aux réseaux de conservation in situ de plusieurs espèces forestières (chênes, hêtre, sapin, épicéa, merisier, alisier) et l'activité du Conservatoire génétique des arbres forestiers contribuent également à traduire en actes les engagements évoqués.

Dans ce contexte, et face aux enjeux de préservation de la véritable et unique source d'adaptation sur le long terme que constitue la diversité génétique, le gestionnaire doit veiller à ce que ses actions quotidiennes contribuent à maintenir pour le futur la variabilité du patrimoine génétique des arbres forestiers et des espèces et milieux associés. L'ampleur et la complexité de cette mission nous ont conduit à proposer dans un premier temps, de faire le point sur les connaissances actuelles sur les interactions entre gestion forestière et diversité génétique des principales essences forestières, sur les transferts possibles à court et moyen terme des acquis de la recherche vers l'établissement ainsi que sur les besoins de coopération entre chercheurs et praticiens de terrain.

Nul doute que la diversité et la richesse des interventions rassemblées dans ce numéro hors-série viennent à point éclairer un pan discret mais absolument indispensable de notre patrimoine forestier, et souligner la nécessité de développer nos connaissances encore fragmentaires dans ce domaine. De nouvelles avancées et l'élargissement aux espèces forestières non ligneuses constituent des pistes d'avenir que les Rendez-vous techniques ne manqueront pas d'aborder.

Le directeur technique



Bernard Rey

Comment les pratiques forestières influent-elles sur la diversité génétique des arbres forestiers ?



J. Taillardat, ONF

Coupe de régénération en forêt domaniale de Tronçais

La France a souscrit de nombreux engagements de gestion durable de ses forêts, afin que ces dernières « *préservent leur diversité biologique, leur productivité, leurs capacités de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes au niveau local, national et mondial, et qu'elles ne soient pas dommageables à d'autres écosystèmes* ». Cette déclaration de la Conférence ministérielle pour la protection des forêts en Europe tenue à Helsinki en 1993, a été intégrée dans l'article L1 de la Loi d'orientation forestière de mai 2001. Ces engagements se sont notamment traduits par l'orientation des programmes de recherche et de conservation vers l'étude de l'impact des pratiques forestières sur la biodiversité* des écosystèmes forestiers (citons notamment les derniers appels d'offres du GIP ÉCOFOR).

Ce hors-série vise à rassembler les principales avancées de la recherche concernant les conséquences de la gestion forestière sur la diversité présente au sein des espèces d'arbres forestiers de notre territoire. Cette diversité dite intra-spécifique inclut la diversité génétique*, mais plus largement, la diversité des formes

observées au sein de chaque espèce. Cet ouvrage est avant tout destiné aux sylviculteurs, aux propriétaires, aux associations et à tous les acteurs de la gestion des milieux naturels forestiers.

Mais les auteurs ont également souhaité qu'il soit à la base d'un dialogue entre chercheurs et gestionnaires, dont une initiative est présentée sous forme de deux articles en vis-à-vis de P. Mengin-Lecreux *et al.* (page 112) et P.-H. Gouyon *et al.* (page 114). Nous espérons en effet que l'effort consacré ici par les chercheurs à expliciter leur lecture de l'effet des pratiques forestières sur la diversité permettra en retour aux gestionnaires de s'exprimer sur les questions qu'ils souhaiteraient voir aborder par les chercheurs dans les prochaines décennies. Soulignons enfin qu'animer ce dialogue entre chercheurs et gestionnaires est l'une des missions du Conservatoire génétique des arbres forestiers de l'ONF.

Les effets de l'activité humaine sur les milieux forestiers sont anciens et multiples

Des premiers défrichements à la fragmentation généralisée des massifs forestiers

Historiquement, l'expansion rapide de

l'Homme sur notre planète s'est traduite par une réduction et une fragmentation massive des milieux forestiers. Entre le 1^{er} siècle de notre ère et l'époque actuelle, l'étendue des surfaces forestières a subi des oscillations marquées au gré des défrichements, déboisements ou reboisements. La tendance générale a été une forte régression : la couverture forestière est passée de plus de 60 % du territoire français (- 6 500 avant J.C.) à 10-12 % au 19^e siècle (Gadant, 1998) pour atteindre aujourd'hui 28 %. Ces grandes fluctuations à l'échelle millénaire ou séculaire se traduisent d'abord par une fragmentation de la forêt et, de plus en plus, par la réduction et l'artificialisation des corridors. Cette situation entrave la circulation de la faune et les contacts entre unités forestières. Les effets de ces phénomènes sur les ressources génétiques* sont cependant difficiles à évaluer.

Vers une réglementation de la gestion forestière

Toujours sur un plan historique, la réglementation de la gestion forestière est relativement récente à l'échelle de la vie humaine, et encore plus à l'échelle de la vie d'un arbre. En France, on prend généralement comme référence

* Voir glossaire p 117

historique les ordonnances de Philippe de Valois en 1346, qui visaient à organiser les récoltes pour garantir sur le long terme « *le bon état des forêts* ». Mais la généralisation de la sylviculture à l'ensemble des surfaces forestières est beaucoup plus récente, en particulier la planification à court et moyen terme de la gestion sylvicole (l'aménagement forestier). En outre, les modes de traitement sylvicoles ont beaucoup évolué au cours des deux derniers siècles, avec une conversion massive des taillis et taillis-sous-futaie en futaie régulière. À côté de la codification des pratiques sylvicoles, une autre tendance majeure dans les pratiques forestières depuis un siècle est la généralisation des échanges de matériels forestiers entre régions, entre pays et même entre continents.

Un patrimoine forestier complexe...

Aujourd'hui, notre patrimoine forestier peut être divisé en trois grands ensembles :

- l'ensemble des boisements de production intensive, semblables à l'agriculture, avec une différenciation marquée entre pool génétique* sauvage et cultivé (exemple : peupleraies, pinèdes des Landes) ;
- l'ensemble des forêts dites multifonctionnelles, où la production est

basée sur l'exploitation de populations* naturelles ;

- les forêts non exploitées (volontairement, comme les réserves ou involontairement).

Parce que les gènes* « voyagent » entre ces différents ensembles, les effets de l'homme sur les ressources génétiques forestières doivent être considérés globalement (et pas seulement dans les seules limites des forêts soumises au régime forestier), en incluant les effets directs de l'amélioration, de la sélection*, des transferts de graines et de la sylviculture, mais aussi les effets indirects de toute autre activité humaine affectant les conditions environnementales (Lefèvre, 2004).

...dans lequel l'homme intervient au quotidien

Ce hors-série aborde la question des effets de la **gestion forestière quotidienne** sur la diversité génétique. Ainsi, tout en tenant compte de la longue histoire et de la complexité actuelle de notre patrimoine forestier, nous nous plaçons à des échelles spatiale et temporelle beaucoup plus fines : celles du massif forestier et des actes courants de gestion forestière. De ce point de vue, on peut distinguer deux étapes principales dans l'évolution d'un peuplement forestier :

- la constitution initiale du pool génétique (l'ensemble des gènes représentés dans le peuplement) au moment de la phase de régénération ;
- l'évolution au cours du temps de ce pool génétique, au fil des opérations de dépressage, d'éclaircies et de récolte.

La phase de régénération : étape clé de la constitution du pool génétique

Les choix opérés par le sylviculteur (régénération naturelle ou artificielle, choix du matériel de reproduction ou des semenciers) déterminent la composition du patrimoine forestier et conditionnent son évolution.

La **première partie** de cet ouvrage présente une synthèse des résultats de la recherche qui permettent de mesurer qualitativement et quantitativement les conséquences du mode de régénération choisi. Ainsi, une régénération naturelle conduite à l'échelle d'une parcelle forestière aboutit à constituer un pool génétique largement issu des parcelles voisines (voir Gerber *et al.*, page 16). Un risque génétique majeur lors d'une régénération naturelle est donc l'incorporation de gènes non désirés dans le pool génétique du peuplement, comme le montre l'article de Fady et Lefèvre (page 24). Dans le cas des régénérations artificielles ou assistées, l'intérêt d'utiliser le matériel provenant de peuplements sélectionnés pour la récolte de graines sera illustré par des résultats récents issus de tests de provenances* sur le chêne sessile, qui valident la supériorité des provenances locales (voir Ducouso *et al.*, page 33). Enfin, l'intérêt de la régénération à partir de matériel forestier amélioré sera discuté, en particulier dans le cas des forêts publiques (voir Pâques, page 43).

Les enjeux importants liés à cette phase de régénération ont conduit au développement de divers outils réglementaires visant à maîtriser les risques génétiques liés au mode de régénération choisi (diminution de diversité et de qualité du pool génétique constitué).



P. Breman, ONF

Semis de chênes : une phase clé de la constitution du pool génétique

Dans la **deuxième partie** de cet ouvrage, nous ferons le point sur la définition actuelle des peuplements sélectionnés* et des régions de provenance* (voir Bilger *et al.*, page 51), et nous analyserons le rôle de l'ONF dans la gestion du matériel forestier de reproduction (voir Héois *et al.*, page 64). La nouvelle réglementation européenne sur le matériel forestier de reproduction ayant récemment fait l'objet d'un article dans *Rendez-vous techniques*, nous nous contentons ici d'y renvoyer (Girard *et al.*, 2003). L'application de la réglementation peut désormais être contrôlée grâce à des outils de traçabilité, de type marqueurs moléculaires* (voir Petit *et al.*, page 71). Enfin, l'intégration de ces divers outils réglementaires et de traçabilité dans les modes de gestion utilisés couramment par le forestier sera discutée (voir Legay page 80).

Éclaircies et récolte : quels effets sur l'évolution de la diversité génétique des peuplements ?

Si les résultats de la recherche, déjà en partie intégrés dans les mesures réglementaires et outils de gestion permettent de guider le forestier lors de l'étape de régénération du peuplement, de nombreuses questions restent ouvertes :

■ quels sont les effets des opérations d'éclaircies et de récolte sur l'évolution du pool génétique au cours de la vie du peuplement ?

■ Quelle est la corrélation entre la croissance juvénile, qui est souvent le premier critère de sélection du forestier, et les autres caractères d'intérêt sylvicole ou écologique ?

L'idée générale est que les forestiers tendent à « imiter la nature », en d'autres termes qu'ils s'opposent rarement à l'évolution naturelle en supprimant des individus d'avenir. D'ailleurs, la mortalité naturelle participe largement à l'évolution des peuplements forestiers issus de régénération naturelle, en particulier dans les stades les plus jeunes.

La **troisième partie** de ce hors-série rassemble divers projets de recherche en



P. Berman, ONF

Coupe secondaire et semis de chênes

cours qui permettront peut-être de répondre à ces questions ouvertes, même s'ils sont encore très loin du stade des propositions pratiques.

La longue durée de vie des arbres rend délicate l'approche expérimentale qui consiste à suivre l'évolution de la diversité génétique au cours du temps sous les effets de la mortalité naturelle et des interventions sylvicoles. Néanmoins, il est possible de mettre en œuvre cette approche expérimentale sur une période plus courte que la vie entière d'un peuplement. Ainsi, dans un projet de recherches initié en 2003, différentes équipes de recherche s'intéressent à l'évolution de la diversité génétique dans les premières années de la vie de l'arbre (voir Pichot page 89). Une autre approche consiste à utiliser l'outil informatique pour simuler l'évolution des peuplements forestiers et de leur diversité. L'article de Dreyfus et Oddou (page 97) illustrera l'intérêt et les limites de cette approche dans deux cas concrets.

Un autre obstacle à la compréhension des effets des pratiques sylvicoles sur la diversité génétique des peuplements forestiers est que nous savons encore peu de choses sur les gènes qui déterminent les caractères d'intérêt

sylvicole (croissance, architecture de l'arbre et qualité de son bois), mais aussi les caractères d'intérêt écologique (adaptation des espèces aux contraintes abiotiques et biotiques). Comment ces gènes sont-ils transmis d'une génération à l'autre ? Comment s'expriment-ils dans un individu donné ? Tels sont les enjeux des recherches en cours, qui s'appuient à la fois sur les programmes de sélection et sur la génomique*, discipline en pleine extension (voir Kremer page 105).

De la conservation à la gestion raisonnée de toutes les ressources génétiques forestières

Il faut enfin replacer ce hors-série dans le contexte riche de publications consacrées aux ressources génétiques forestières (CRGF 1999 ; Bulletin technique 2000 ; Revue forestière française, 2001). Cet ouvrage s'inscrit en particulier dans la lignée de l'initiative de la Commission des ressources génétiques forestières, qui a publié en 1999 une plaquette dédiée à la conservation des ressources génétiques en France. Les différentes mesures conservatoires *in situ* ou *ex situ* largement

présentées dans cet ouvrage sont un volet majeur de la politique de gestion durable des ressources génétiques forestières adoptée par la France. Elles s'appliquent à une part certes prestigieuse et représentative, mais néanmoins réduite de notre patrimoine forestier : actuellement moins de 0,07 % de la surface forestière française si l'on ne considère que les réseaux conservatoires* *in situ* du hêtre, du sapin pectiné et du chêne sessile (source : Éric Teissier du Cros INRA Avignon). Il est donc impératif que ces mesures de conservation s'accompagnent de mesures de gestion raisonnée au quotidien sur une part la plus grande possible de notre territoire forestier.

De la diversité au sein des arbres forestiers à la diversité de l'écosystème

Ce hors-série traite essentiellement de la variabilité présente au sein des espèces. Nous ne négligeons pas pour autant les autres composantes de la biodiversité, qui recouvre dans son ensemble le nombre et la distribution des génotypes*, des espèces, des types fonctionnels et des unités de paysages présents dans un écosystème donné. Mais nous avons voulu mettre l'accent sur l'importance de cette diversité intra-spécifique car elle détermine en grande partie le potentiel d'adaptation à long terme des populations. En effet, la capacité d'une population donnée de répondre aux perturbations de son environnement dépend en premier lieu de la variabilité présente chez tous les individus de la population : à la fois de la variabilité qu'ils transmettront à leurs descendants (la diversité génétique) et aussi de la variabilité non héritable, liée aux effets de l'environnement. Bien sûr, les processus écologiques à l'échelle de l'écosystème (succession végétale) affectent également l'adaptabilité* des espèces.

En outre, ce hors-série traite uniquement des arbres forestiers car ils représentent l'essentiel en biomasse des écosystèmes forestiers et ils offrent un support au développement de nombreux autres organismes ani-

maux et végétaux. Du fait aussi de l'importance économique des arbres forestiers, on dispose de certaines connaissances de base indispensables pour une gestion raisonnée des ressources génétiques (distribution géographique, taille des populations, niveaux de menaces réelles ou potentielles, interactions entre espèces), alors que ces données sont généralement très fragmentaires voire inexistantes pour les espèces autres que les arbres inféodées à la forêt. En effet, l'état d'avancement des recherches sur ces « autres espèces » est très variable selon leur valeur patrimoniale ou réglementaire, selon leur importance supposée pour le fonctionnement général de l'écosystème (notion d'espèce support) ou enfin selon leur pertinence supposée en tant que « bio-indicateur » (notion d'espèce modèle). Dans ce contexte, il est encore difficile de dégager des tendances communes sur les effets des pratiques forestières sur la diversité au niveau intra-spécifique. Au niveau interspécifique, le lecteur pourra se reporter à la toute récente synthèse bibliographique issue du projet « Biodiversité et gestion forestière » du GIP ÉCOFOR (Gosselin et Laroussinie, 2004), qui analyse les résultats connus du rôle de la gestion forestière sur la diversité inter-spécifique de l'entomofaune, de l'avifaune et de la flore.

Sylvie ODDOU-MURATORIO

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

Ancienne adresse : ONF, conservatoire génétique des arbres forestiers Orléans

Brigitte MUSCH

ONF, conservatoire génétique des arbres forestiers
Orléans
brigitte.musch@onf.fr

Alain VALADON

ONF, conservatoire génétique des arbres forestiers
Orléans
alain.valadon@onf.fr

Bibliographie

DEMESURE B., ODDOU S., LE GUERROUÉ B., LÉVÊQUE L., LAMANT T., VALANCE M., 2000. L'alisier torminal : une essence tropicale qui s'ignore ? Bulletin technique de l'ONF, n° 39, pp. 51 - 63.

GADANT J., 1998. Atlas des forêts de France. Paris : de Monza. 240 p.

GIRARD S., HÉOIS B., BOUILLON P., LAVARDE F., 2003. Qualités de plants forestiers commercialisés : une nouvelle réglementation. Rendez-vous techniques de l'ONF, n° 1, pp. 12-16

GOSELIN M., LAROUSSINIE O., 2004. Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique et premières recommandations. Coll. Études du Cemagref, série Gestion des territoires n° 20. Antony : Cemagref. 416 p.

LEFÈVRE, F. 2000. Conservation *in situ* des ressources génétiques forestières : réseaux de conservation et espaces protégés. Cahiers Agricultures, vol. 9, n° 3, pp. 211-222

LEFÈVRE F., 2004. Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. Forest Ecology and Management, vol. 197, n° 1-3, pp. 257-271

RFF, 2001. Gestion de la biodiversité : réalisations concrètes. Numéro spécial. 375 p.

TEISSIER DU CROS E. (coord.), 1999. Conserver les ressources génétiques forestières en France. Paris : Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, CGRF, INRA. 60 p.

À propos de génétique des populations...



Inra-URFM Avignon

Régénération de sapin pectiné colonisant une futaie de pin sylvestre

Quelles diversités !

Chez les êtres vivants, la notion de diversité ne peut être clairement définie que si on lui associe un niveau d'organisation, correspondant souvent à un niveau d'échelle spatiale donné (Gosselin et Laroussinie, 2004). On distingue ainsi généralement la diversité génétique*, la diversité taxinomique (ou interspécifique) et la diversité écosystémique (figure 1).

Nous limiterons volontairement notre propos à la seule diversité génétique et aux forces qui l'affectent.

À l'échelle d'un individu, la présence d'allèles* différents ou non à un locus* donné sur une paire de chromosomes homologues* constitue une forme de diversité génétique : on distingue ainsi des individus homozygotes* et des individus hétérozygotes* pour un gène donné. C'est bien ici la variabilité du gène* lui-même qui permet de caractériser la diversité génétique.

Si on considère maintenant un ensemble d'individus appartenant à la même

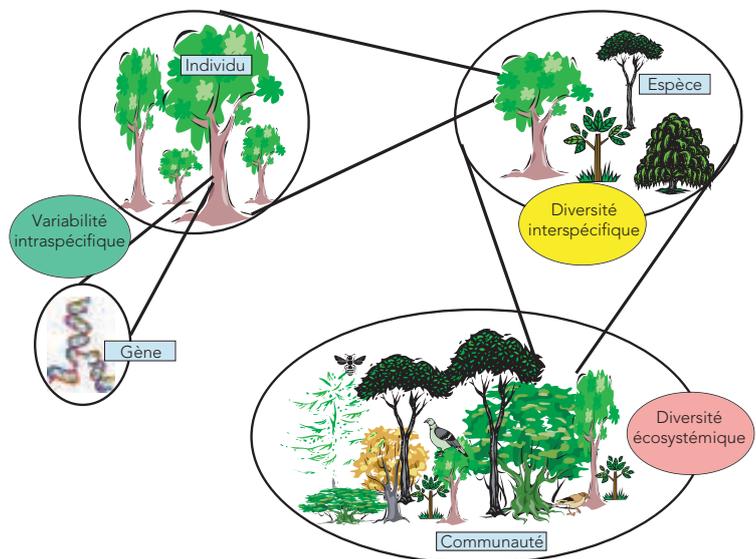


Fig. 1 : les différents niveaux de la diversité biologique, des gènes aux communautés

r é s u m é

La diversité génétique constitue l'un des niveaux de diversité du vivant. Cet article, conçu comme une présentation des notions de base en

génétique des populations, décrit succinctement les quatre grandes forces évolutives qui peuvent affecter cette diversité – la dérive, la migration, la mutation et la sélection – leurs mécanismes et leurs consé-

quences en génétique des populations. L'influence de la gestion forestière – et ses limites – sur chacune de ces forces est abordée de manière générale.

* Voir glossaire p 117

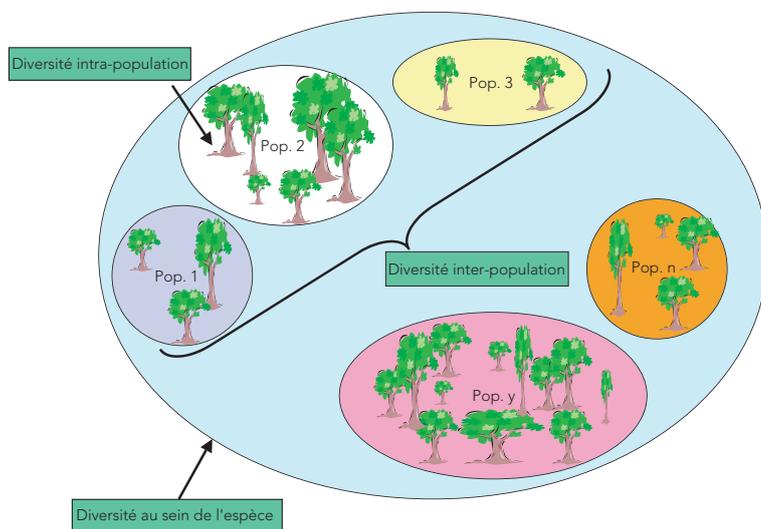


Fig. 2 : les différents niveaux de diversité observables pour une même espèce

espèce, la diversité génétique au sein de celle-ci, également appelée variation ou diversité intraspécifique, est le résultat des différences existant entre les génomes* (ensembles des gènes) des individus. Le terme de diversité intraspécifique traduit ainsi le fait que tous les individus d'une même espèce ne sont pas identiques ; cette diversité peut souvent être constatée à l'œil nu en observant les caractères phénotypiques* exprimés. Ces différences entre individus peuvent cependant être plus subtiles et non discernables directement : variabilité de portions non codantes de l'ADN* ou de gènes non exprimés. Enfin, cette diversité peut être structurée ou non géographiquement à l'intérieur de l'aire de distribution de l'espèce considérée.

À une autre échelle, celle de la population*, les différences entre individus d'une même espèce au sein d'une même population correspondent à la diversité intra-population. La variation observée entre populations au sein de

leur aire de répartition correspond quant à elle à la diversité inter-populations (figure 2).

La génétique des populations*

À chacun des niveaux évoqués ci-dessus, la diversité génétique peut être mise en évidence grâce à des outils tels que divers types de marqueurs* et mesurée à l'aide de différents paramètres standardisés (tableau 1 – voir également Ducouso et al. page 33, Kremer page 105).

Outre la mesure de la variabilité génétique (ou diversité génétique) par la fréquence des différents allèles d'un même gène, il est aussi important de comprendre non seulement comment la variabilité génétique se transmet d'une génération à l'autre mais également comment et pourquoi cette variabilité génétique évolue au fil des générations. Tels sont les buts de la génétique des populations.

Pour appréhender les différents facteurs qui influencent la diversité génétique intraspécifique, les généticiens ont recours à des modèles. Le modèle est une simplification intentionnelle d'une situation complexe dans le but d'éliminer les détails et de se concentrer sur l'essentiel (voir Dreyfus et Oddou-Muratorio page 97). En génétique des populations, le modèle le plus couramment utilisé est celui de Hardy-Weinberg car il est simple et décrit relativement bien les populations alors même que toutes ses hypothèses sont rarement vérifiées simultanément (voir encadré ci-contre).

En effet, les populations naturelles ne sont pas toujours de grande taille (sauf peut-être pour les arbres forestiers) et cette dernière est rarement constante dans le temps. De plus, dans la nature, les croisements se font rarement au hasard : de nombreuses études ont ainsi identifié des croisements préférentiels entre voisins chez les arbres forestiers (voir Gerber et al., page 16). Chez ces derniers, la multiplication végétative (drageons, rejets de souche) est possible chez certaines espèces et les générations peuvent se chevaucher dans les peuplements à structure irrégulière par exemple. Si en outre, l'effectif de la population est limité – par exemple un nombre inégal de fleurs mâles et femelles ou des décalages de floraison avec, dans ce cas, l'impossibilité pour tous les arbres de se croiser au hasard – et si les couples de parents n'ont pas le même nombre de descendants, alors la constitution génétique de cette population ne sera pas constante d'une génération à la suivante. *In fine*, l'analyse de la conformité ou non d'une population au modèle de Hardy-Weinberg permet de mettre en évidence les forces capables de modifier les fréquences alléliques (ou forces évolutives), forces composées de la dérive, la migration, la mutation et la sélection.

abstract

Genetic diversity is one of the different levels of diversity in nature. This

paper presents the main basic concepts in population genetics and summarizes the mechanisms and the consequences of the four evolutionary forces acting on this diversity (drift,

mutation, migration and selection) in population genetics. The impact and the limits of forest management on each force is briefly discussed.

Niveau d'organisation	1 niveau : individu	2 niveaux : individu, population	3 niveaux : individu, population, ensemble de populations
Patrimoine génétique	1 génome	1 pool génétique (= ensemble de génomes)	Des pools génétiques
Paramètres de mesure	Homozygote /Hétérozygote pour un gène donné	Nombre de loci polymorphes Nombre moyen d'allèles par locus	Nombre de loci polymorphes Nombre moyen d'allèles par locus
	Nombre de loci polymorphes	Fréquences alléliques*	Fréquences alléliques
		Taux d'hétérozygotie*	Taux d'hétérozygotie
		Taux de consanguinité*	Taux de consanguinité
		Héritabilité*	Héritabilité
			Taux de migration
			Coefficients de différenciation génétique*

Tab. 1 : les différents niveaux de diversité génétique intraspécifique

Nous allons maintenant définir chacune de ces forces évolutives, examiner leur impact sur la diversité génétique avec une illustration sous forme d'un exemple.



J.-C. Bastien, Inra Orléans

Variabilité de la forme du houpier : le cas des arbres colonnaires. Sapin en forêt domaniale du Risoux

Dérive génétique

Définition et conséquences

Dans un peuplement donné, d'effectif donné, les gènes portés par les

ovules et les grains de pollen n'échantillonnent qu'une très faible partie de l'ensemble des gènes de la population parente, tous les arbres n'étant pas des géniteurs et tous les

Le modèle de Hardy-Weinberg

Ce modèle repose sur les hypothèses suivantes :

- l'organisme est diploïde* ($2n$ chromosomes*),
- la reproduction est sexuée (pas de multiplication végétative),
- les générations ne se chevauchent pas (un semencier ne se croise pas avec un de ses descendants),
- les croisements entre individus se font au hasard (et non préférentiellement entre voisins proches par exemple),
- la taille de la population est infinie (ou suffisamment grande pour être considérée comme telle),
- la migration* des individus d'une population à l'autre est négligeable,
- la mutation* est négligeable,
- la sélection* n'affecte pas les allèles.

Un des principaux résultats de ce modèle est que **les fréquences des allèles initialement présents dans une population ne sont pas modifiées d'une génération à l'autre**. Dans ce modèle, les forces évolutives qui s'appliquent sur les populations naturelles que sont la dérive génétique*, la mutation, la migration et la sélection sont supposées ne pas agir sur les fréquences alléliques*. Tout écart des fréquences alléliques observé dans une population naturelle par rapport à celles attendues par le modèle va donc obliger à remettre en cause au moins un des postulats du modèle.

générateurs ne produisant pas de fleurs mâles et femelles. Si on considère en outre qu'une forte proportion de ces ovules et grains de pollen ne produira aucune graine viable, les gènes réellement disponibles à la génération suivante (dans les semis viables) ne représentent qu'un échantillon très réduit du pool initial de gènes des parents. Ce phénomène est accentué dans le cas de populations à faible effectif, qui plus est s'il se produit à chaque génération. On va alors s'écartier de plus en plus des fréquences alléliques de la population initiale. Sur un grand nombre de générations, les effets cumulés de ces écarts peuvent devenir très importants.

La notion de dérive génétique correspond à ces fluctuations aléatoires dans la fréquence des allèles d'une génération à l'autre. Les effets de la dérive sont plus rapidement et plus fortement visibles dans de petites populations issues soit de la fragmentation d'une population initialement plus vaste, soit de la réduction dras-

tique de la taille de la population initiale, soit de la fondation de celle-ci par un nombre réduit d'individus.

Quand la dérive génétique se poursuit pendant un grand nombre de générations, la plupart des populations deviennent alors fixées pour l'un ou l'autre des allèles présents à un emplacement (locus) donné d'un chromosome, et donc avec la perte de l'autre allèle (figure 3). Ce phénomène de fixation se produit aussi dans de grandes populations mais il faut alors plus de temps pour les affecter notablement. On est généralement incapable de prévoir précisément les modifications des fréquences alléliques dans une population donnée, sous l'effet de la dérive. On peut toutefois apprécier la moyenne des changements attendus. Ainsi, la probabilité de perte ou de fixation d'un allèle dépend de sa fréquence dans la population de départ.

Dérive et consanguinité

Au processus de dérive affectant les petites populations peut s'ajouter la

consanguinité*, régime de reproduction où les croisements se font entre individus apparentés et qui est favorisé par de faibles effectifs. La consanguinité entraîne une réduction de la variabilité à l'intérieur des populations de faible taille et une augmentation des fréquences des homozygotes. Cette réduction de la variabilité n'entraîne pas forcément l'extinction de l'espèce pour cause de consanguinité ; toutefois elle peut se traduire par une mauvaise adaptation* à des environnements changeants.

Mutation

La mutation est la cause fondamentale de la variabilité génétique (figure 4). En effet, c'est la seule source créatrice d'allèles nouveaux. De nombreux variants* génétique sont ainsi produits par modification du matériel génétique et ces modifications sont héréditaires.

Le taux de mutation spontané est faible, de l'ordre de 10^{-4} à 10^{-6} mutations

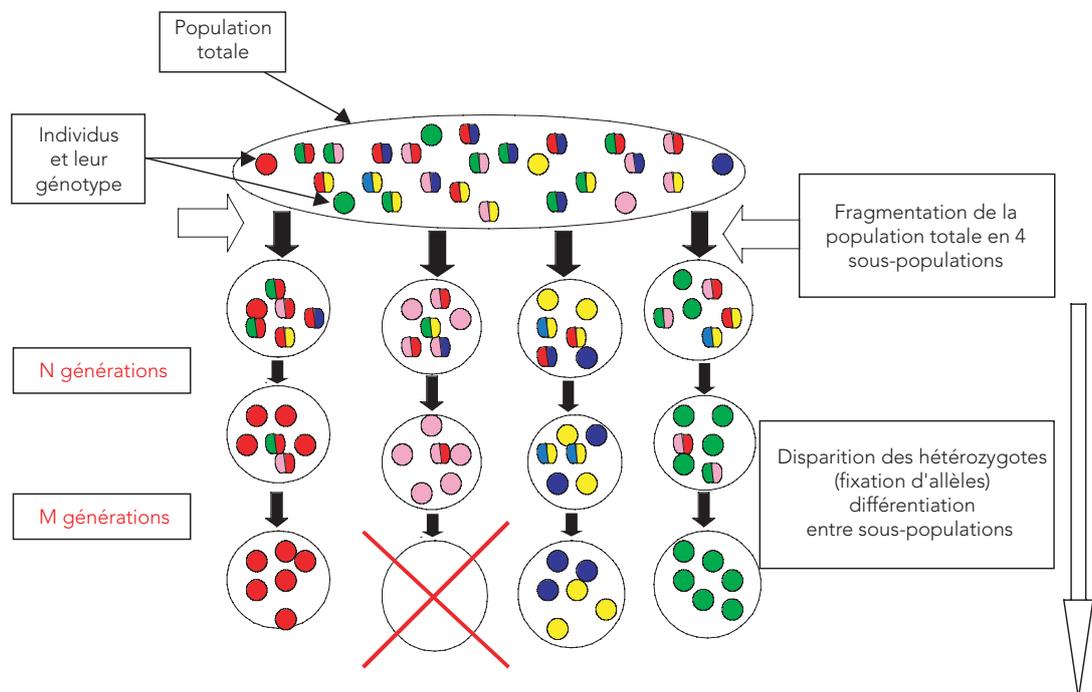


Fig. 3 : conséquences de la dérive génétique après fragmentation d'une population en petites unités isolées. Chaque couleur correspond à un allèle. Les individus hétérozygotes sont représentés par des cercles bicolores, les homozygotes par des cercles d'une seule couleur

Cas de dérive génétique

Une étude portant sur les populations d'éléphants en Afrique du Sud (Whitehouse *et al.*, 2001) montre clairement la réduction de la diversité génétique dans des populations en raison de la dérive génétique.

Actuellement, il n'existe plus que deux populations d'éléphants dans ce pays (Addo et Kruger) :

- l'une au Nord (Kruger), qui après avoir été isolée du reste des populations d'éléphants d'Afrique de l'Est, a subi des introductions d'éléphants du Mozambique voisin. On peut donc considérer cette population comme la population originelle d'Afrique du Sud ;

- l'autre (Addo) est complètement isolée depuis le 19^e siècle et a subi la plus forte réduction d'effectifs pour atteindre 11 individus seulement en 1930. À partir de cette date, le nombre d'animaux n'a cessé de croître pour atteindre 325 actuellement, le braconnage ayant diminué.

Les chercheurs ont entrepris de comparer ces deux populations entre elles et avec celle des éléphants d'Afrique de l'Est. Ils ont ainsi pu démontrer que la population d'Addo avait subi la plus forte diminution du nombre d'allèles par locus A et du taux d'hétérozygotes H (Addo : $A=1,89 - H=0,18$; Kruger : $A=3,89 - H=0,44$). De plus, grâce à quelques spécimens morts d'éléphants originaires d'Addo conservés dans des musées, ils ont pu mettre en évidence la perte de plusieurs allèles par rapport à ces témoins passés⁽¹⁾, conséquence elle aussi de la dérive génétique.

Cette population risque à court terme de subir les effets de la consanguinité et de l'accumulation de gènes létaux, malgré l'augmentation de ses effectifs depuis 1930. Son faible niveau de diversité génétique limite ses possibilités d'adaptation à des changements de milieu et d'évolution dans le futur. Les auteurs proposent donc d'introduire de nouveaux génotypes au sein de la population en créant artificiellement des flux de gènes entre populations via l'introduction d'éléphants d'Afrique de l'Est.

par gène et par génération. Les modifications des fréquences alléliques par mutations successives sont très faibles sur quelques générations mais peuvent devenir significatives sur de nombreuses générations. Toutes les mutations ne vont pas pro-

duire d'effets directement, soit qu'elles apparaissent dans des zones non exprimées du génome soit qu'il s'agisse de mutations sans effet sur la fonction du gène modifié : on parle alors de mutation sélectivement neutre.

Il existe cependant aussi des mutations sélectivement non neutres, mais avec un taux extrêmement faible et des conséquences pratiquement négligeables à l'échelle d'un peuplement forestier et surtout à l'échelle temporelle de la gestion humaine !

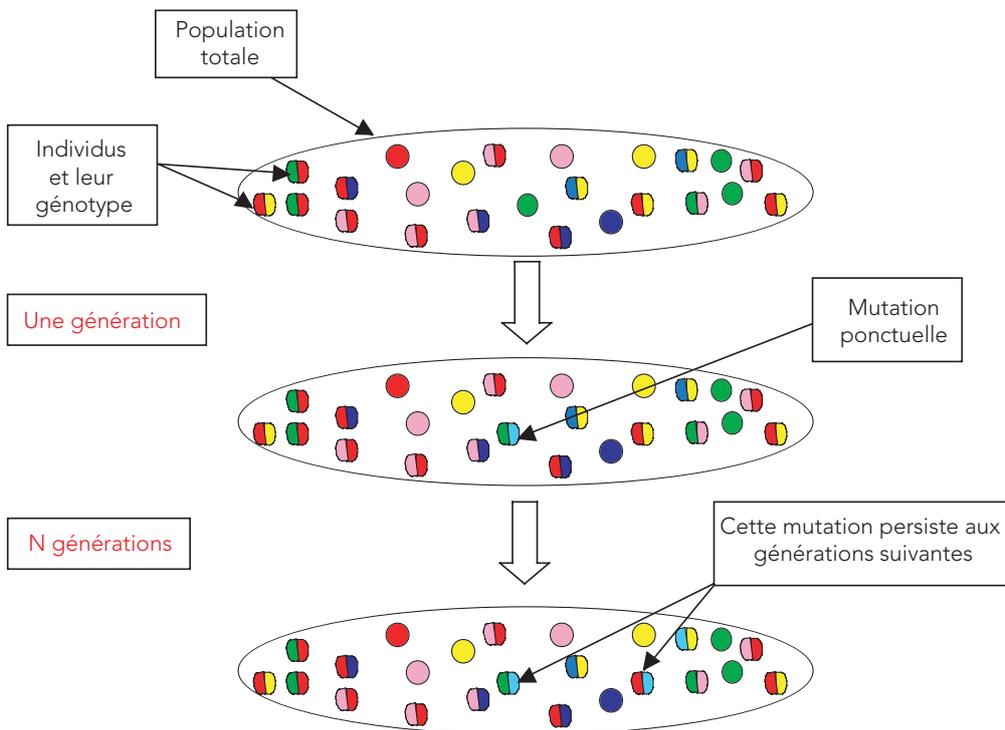


Fig. 4 : conséquences de la mutation au sein d'une population. Chaque couleur correspond à un allèle. Les individus hétérozygotes sont représentés par des cercles bicolores, les homozygotes par des cercles d'une seule couleur

(1) On notera ici l'intérêt des échantillons type animaux empaillés ou planches d'herbiers pour des approches génétiques



T. Lamant, ONF-CGAF

Les Faux de Verzy, exemple de mutation chez le hêtre

Migration

La migration correspond, chez les végétaux, au passage de gènes d'une popu-

lation dans une autre par voie de pollen, de graines, de propagules ou de morceaux de plantes. Cette force évolutive est à l'origine de flux génétiques* importants entre populations. Au niveau intra-population, la migration augmente le niveau de diversité génétique en apportant de nouveaux allèles (figure 5) qui peuvent contribuer à augmenter le taux d'hétérozygotes dès la génération suivante. Au niveau inter-populations en revanche, elle limite la divergence génétique entre populations et s'oppose à l'adaptation locale et à la dérive génétique par l'apport d'allèles nouveaux (figure 5). Des migrations, même faibles, suffisent en effet à empêcher l'apparition de divergence génétique marquée entre populations par ailleurs soumises à la dérive génétique ; de même, des migrations fréquentes entre populations conduisent à une homogénéisation de la composition en allèles des différentes populations, limitant leur différenciation. On voit bien là l'importance du niveau d'échelle spatiale (intra ou inter-populations) auquel on se place pour évaluer l'effet d'une force évolutive.

La migration peut se traduire par la fondation d'une nouvelle population quand, par exemple, une graine ou une bouture donnent naissance à un individu viable après transfert sur un site où l'espèce n'était pas présente auparavant. On peut aussi observer, sous l'effet de la migration, des ruptures d'isolement de populations existantes.

Il faut également noter que le résultat de la migration est indépendant de la taille de la population : un migrant par génération compte autant dans une population de 10 individus que dans une population de un million d'individus. En effet, s'il est clair qu'un seul migrant dans une population d'un million d'individus « pèse » très peu, l'augmentation de la consanguinité dans cet effectif fini y est aussi très faible, de sorte que les deux phénomènes se compensent. Dans une petite population en revanche, l'effet de la consanguinité est très sensible mais il est là aussi contrecarré par le « poids » élevé de l'apport d'un seul individu nouveau dans un effectif initialement très faible.

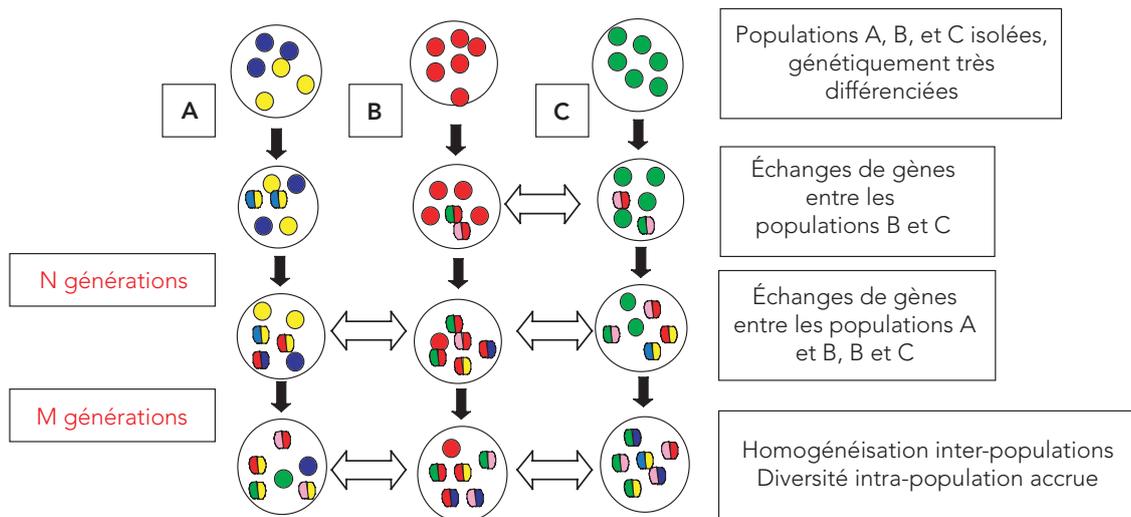


Fig. 5 : effets de la migration entre des populations initialement isolées. On observe une homogénéisation de la composition allélique des populations et une augmentation de la diversité génétique au sein de chaque population. Chaque couleur correspond à un allèle. Les individus hétérozygotes sont représentés par des cercles bicolores, les homozygotes par des cercles d'une seule couleur

La notion de migration traduit la difficulté de définir ce qu'est une population. En effet, dans la plupart des cas, il est impossible de réaliser une partition satisfaisante d'une espèce en populations distinctes. C'est notamment le cas pour l'espèce humaine mais également pour beaucoup d'animaux et de végétaux. En fait, chaque individu a plus de chance de se reproduire avec un partenaire originaire d'un lieu proche qu'avec un partenaire éloigné. C'est ce que montrent notamment les études réalisées sur les arbres forestiers ces dernières années (Streiff et al. 1998, Dutech et al. 2002) : le partenaire privilégié est très fréquemment l'arbre le plus proche. Néanmoins, comme cela a notamment été démontré sur l'alisier (Oddou-Muratorio, 2002), les croisements entre individus géographiquement éloignés, parfois de plusieurs kilomètres, sont loin d'être négligeables.

À l'échelle de l'aire de distribution d'une espèce, les fréquences des allèles diffèrent d'un site à l'autre de manière progressive et varient de manière continue dans le temps. Deux populations voisines ont des fréquences proches et ce n'est qu'en choisissant délibérément des populations éloignées que l'on peut avoir l'impression qu'une discontinuité existe. Les études sur les arbres ont bien montré qu'il y avait plus de différence génétique entre des chênes d'Espagne et de Slovaquie qu'entre des chênes tous choisis en forêt de Bercé.

La sélection

Chaque individu d'une population ne laisse pas nécessairement le même nombre de descendants pour la génération suivante. Cette capacité, appelée valeur sélective*, dépend à la fois de la

viabilité de l'individu – ou probabilité d'atteindre l'âge de reproduction – mais également de sa fertilité. Si on peut affecter à chaque génotype une valeur sélective donnée, il est également possible, en génétique des populations, d'attribuer une valeur sélective moyenne à une population prise dans son ensemble et donc d'étudier l'évolution d'une population soumise aux effets de cette force évolutive.

La sélection naturelle agit sur les phénotypes* et non sur les génotypes*. Les premiers sont déterminés à la fois par un grand nombre de gènes mais aussi par l'environnement (voir Kremer page 105). La sélection tend à optimiser l'adaptation des populations à leur environnement, en modifiant la valeur moyenne d'une population pour le(s) caractère(s) soumis à cette sélection. **C'est la force directrice de l'évolution.** Les populations d'une espèce comme le hêtre par exemple sont contraintes de vivre dans des environnements parfois différents en raison de l'étendue importante – et donc de l'hétérogénéité – de son aire de répartition. Si les environnements sont très différents, la sélection naturelle va favoriser la divergence génétique entre populations au sein d'une même espèce, en augmentant l'adaptation de chaque population à son environnement propre. Si, par contre, les environnements sont très similaires d'une population à l'autre, la sélection naturelle va empêcher les populations de diverger génétiquement puisque le « filtre » que constitue l'adaptation sera identique dans toutes les populations.

En résumé, la variation génétique au sein des populations et entre populations est le résultat de l'interaction des diverses forces évolutives décrites ci-dessus (tableau ci-après). La diversité génétique observée à un instant t chez une espèce

constitue donc l'illustration de l'équilibre ou des déséquilibres entre ces forces.

Quand la sélection favorise un seul des phénotypes extrêmes, elle est dite **directionnelle**. Si elle favorise des phénotypes intermédiaires, elle est dite **stabilisatrice** ou conservatrice ; enfin si tous les phénotypes extrêmes sont avantagés alors que les intermédiaires ne le sont pas, on la dit **divergente** ou disruptive. C'est sur cette force qu'agissent les sélectionneurs en créant des variétés plus plastiques aux différentes conditions environnementales.

Et le forestier dans tout ça ?

Aucune maîtrise des mutations !

S'il ne contrôle pas l'apparition de mutations chez les arbres forestiers, le gestionnaire intervient également peu, par son action, sur les conséquences de ces mutations. En effet, si la mutation intervenue est neutre, et n'affecte donc pas visiblement les arbres, le forestier n'agira pas spécifiquement en faveur ou au détriment des tiges concernées ; s'il s'agit de mutations produisant des gènes létaux, il est vraisemblable que la sélection naturelle conduira très tôt à l'élimination des arbres affectés, avant même que le gestionnaire n'intervienne ; seuls les cas de mutations qui produisent des individus aux meilleures performances de croissance juvénile – donc ceux qui intéressent généralement le forestier – peuvent être favorisés par l'action sylvicole du gestionnaire.

Attention : dérive...

Par contre, le forestier peut accentuer la dérive génétique, en ne maintenant pas

EFFETS DES DIFFÉRENTES FORCES ÉVOLUTIVES SUR LA DIVERSITÉ DES POPULATIONS

	Dérive	Mutation	Migration	Sélection
Différenciation entre populations	↗	↗	↘	↗
Variabilité génétique intra population	↘	↗	↗	↘
Hétérozygotie	↘	↗	↗	↘ ou ↗
Type de force	aléatoire	aléatoire	aléatoire	directionnelle



P. Lacroix, ONF

Coupe secondaire et semis naturel de chêne sessile en forêt domaniale de Chateauroux

en place une population d'effectif suffisamment grand (diminution de manière drastique du nombre de généiteurs, les espèces disséminées y étant particulièrement sensibles) et surtout en supprimant les flux de gènes entre populations par suite d'une fragmentation du milieu (voir Bilger *et al.* page 51, Fady et Lefèvre page 24). Mais aussi en introduisant, par plantation, des individus provenant de récoltes faites sur très peu de semenciers et en les régénérant naturellement à la génération suivante (cas potentiellement des exotiques). On notera cependant que des modifications de milieu non directement liées à des actes de gestion forestière (création d'infrastructures nécessitant d'importants défrichements et provoquant une fragmentation de massifs par exemple) sont susceptibles d'affecter directement, par dérive génétique, les populations d'espèces gérées en forêt. Les effets de la dérive et de la migration sont ici étroitement imbriqués : fragmentation = isolement (donc peu à pas de migration) + taille réduite (donc risque de dérive).

Migrations or not migrations ?

Le gestionnaire peut aussi intervenir très largement en terme de migration. Tout d'abord lors de régénération artificielle, les récoltes de graines faites sur les peuplements sélectionnés peuvent

être utilisées dans toute la région de provenance qui peut être très vaste. Il y a donc potentiellement une homogénéisation au sein même de la région de provenance. D'autre part pour certaines espèces, comme le chêne par exemple, des pénuries récurrentes de semences existent pour certaines régions de provenance, obligeant à s'approvisionner en dehors de la zone de provenance correspondant au lieu de plantation. Cette pratique favorise ainsi une homogénéisation de la composition génétique à l'échelle de plusieurs régions de provenance (pour le chêne cela peut aller jusqu'à la moitié de la France). Cette homogénéisation possible peut-elle à terme gommer les différences existantes entre populations, rendant difficile voire impossible toute démarche de traçabilité (pour plus de détails, voir Petit *et al.* page 71, Bilger *et al.* page 51, Ducouso *et al.* page 33) ? Elle risque aussi et surtout de supprimer les adaptations locales (débouremments tardifs en zone Nord par exemple).

Le gestionnaire va aussi agir sur la migration lors de la régénération naturelle, mais de façon plus indirecte. En ouvrant le milieu pour la coupe d'ensemencement, il va favoriser l'apparition d'espèces pionnières qui peuvent ne pas être déjà présentes sur la parcelle

(cas des feuillus précieux disséminés comme l'alisier) ; à l'inverse, la récolte d'arbres adultes risque d'isoler des sous-populations ou des individus en privant les pollinisateurs d'arbres relais. Enfin, comme le montre l'article de Gerber *et al.* (page 16), des flux de pollen et de graines vont parvenir depuis les parcelles environnantes. Si ces dernières contiennent des individus d'origine allochtone, on aura introduction d'allèles différents (voir Fady et Lefèvre page 24). En outre, le gestionnaire ne peut s'opposer à l'introduction, via les flux de pollen et de graines, d'espèces ornementales ou cultivées dans des zones limitrophes de la forêt, qui peuvent modifier le pool allélique du peuplement forestier.

Délit de phénotype ?

Le gestionnaire agit également de manière sensible sur la sélection tout au long du processus de gestion du peuplement, depuis les éclaircies à différents stades, y compris dès les dépressages, (pour plus de détails, voir Pichot page 89) jusqu'à la mise en floraison/fructification, avec le choix des semenciers – ou des provenances s'il s'agit de plantations. En effet, à chacune de ces étapes, il sélectionne sur leur phénotype un certain nombre d'individus qui vont, à leur tour, faire l'objet d'un nouveau tri à l'étape suivante de maturation du peuplement, pour terminer le cycle sylvicole avec quelques individus seulement. Tous ces choix techniques, dont le gestionnaire assume la responsabilité, reposent sur les préférences accordées à un nombre limité de critères jugés d'intérêt sylvicole : choix de l'espèce objectif puis critères de vigueur, de forme, de résistance à des pathogènes, de qualité du bois. L'influence de ces choix s'exerce :

- soit directement dans une parcelle donnée (sélection de l'essence dominante, dépressage ou premières éclaircies par exemple),
- soit depuis des parcelles voisines, les sélections de tiges dans une parcelle pouvant influencer sur la reproduction ou la régénération dans une parcelle limitrophe via les flux de pollen ou de graines (voir Gerber *et al.* page 16).

L'action du marteleur en forêt est donc loin d'être neutre, comme le montrent les études effectuées sur différentes provenances de chênes (pour plus de détails, voir Ducouso et al. page 33) : on mesure ainsi des différences de forme et de hauteur à 10 ans entre des grands crus comme Tronçais et des forêts avoisinantes comme Gros Bois qui constituent des populations de chêne pourtant proches géographiquement et écologiquement. L'environnement est donc théoriquement neutre, l'origine des chênaies est la même et la seule différence qui a pu être mise en évidence à ce jour provient du rôle du sylviculteur agissant comme force de sélection.

On voit donc que la compréhension de l'influence de ces quatre grandes forces de l'évolution est nécessaire pour que le forestier agisse en toute connaissance de cause dans les différentes étapes de la vie d'un peuplement. Il est le principal responsable de l'équilibre ou non de ces forces. Néanmoins, il ne faut jamais perdre de vue que les forêts ne sont pas situées sous une « cloche de verre » les isolant d'un cadre spatial plus vaste mais qu'elles subissent au contraire l'influence et la pression des zones non boisées avoisinantes.

Brigitte MUSCH

ONF, conservatoire génétique des arbres forestiers
Orléans
brigitte.musch@onf.fr

Alain VALADON

ONF, conservatoire génétique des arbres forestiers
Orléans
alain.valadon@onf.fr

Sylvie ODDOU-MURATORIO

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



J. Tallardat, ONF

Éclaircie en forêt domaniale de Tronçais

Bibliographie

DUTECH C., SEITER J., PETRONELLI P., JOLY H., JARNE P., 2002. Evidence of low gene flow in a neotropical clustered tree species in two rainforest stands of French Guiana. *Molecular Ecology*, vol. 11, n° 4, pp. 725-738

GOSELIN M., LAROUSSINIE O., 2004. Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique et premières recommandations. Coll. Études du Cemagref, série Gestion des territoires n° 20. Antony : Cemagref. 416 p.

ODDOU-MURATORIO S., 2002. Impact des processus démographiques et spatiaux sur la diversité génétique des arbres forestiers : le cas d'une espèce disséminée, l'Alisier Torminal (*Sorbus torminalis* L. Crantz). Thèse ONF-ENGREF. 97 p. + annexes

STREIFF R., DUCOUSSO A., KREMER A., 1998. Organisation spatiale de la diversité génétique et flux polliniques dans une chênaie mixte. *Genetics Selection Evolution*, vol. 30, suppl. 1, pp. S137-S152

WHITEHOUSE A.M., HARLEY E.H., 2001. Post-bottleneck genetic diversity of elephant populations in South Africa, revealed using microsatellite analysis. *Molecular Ecology*, vol. 10, n° 9, pp. 2139-2149

Pour en savoir plus...

GONICK L., WHEELIS M., 1986. Guide illustré de la génétique. Paris : Belin. 215 p.

HARTL D.L., 1994. Génétique des populations. Coll. « Médecine-Sciences ». Paris : Flammarion. 305 p.

HENRY J.P., GOUYON P.-H., 1998. Précis de génétique des populations. Paris : Masson. 186 p.

En ligne

<http://ead.univ-angers.fr/~jalouzot/genetique/accueil.htm>

<http://www.univ-tours.fr/genet>

Flux de gènes par pollen et par graines chez quelques espèces forestières : exemples des chênes, de l'alisier, du cèdre et du frêne



ONF-CGAF

Fleurs d'alisier torminal et pollinisateurs

Pourquoi s'intéresser au déplacement du pollen et des graines ?

Les plantes, comme tous les organismes vivants, possèdent des gènes* qui constituent une information transmise et réarrangée de génération en génération grâce à la reproduction sexuée principalement. Les gènes sont sujets à des flux* : ils se déplacent entre générations. Chez les plantes, et chez les arbres forestiers en particulier, le premier flux concerne le génome* paternel. Un grain de pollen, émis par les fleurs mâles, est un gamète* porteur de la moitié des gènes de l'arbre père. Il est transporté par différents vecteurs selon les espèces (vent, animaux...) jusqu'à une fleur femelle qu'il va féconder.

Ces mêmes gènes se déplaceront une seconde fois par la graine. La graine porte en effet la moitié de chacun des génomes paternels et maternels associés dans l'embryon, futur individu. Cette graine va transporter ces gènes en quittant l'arbre-mère par différents moyens selon les espèces (le vent, les animaux, la gravité...). Les phénomènes de dispersion des graines et du pollen sont ainsi à l'origine de la dynamique d'évolution de la diversité génétique* des populations* d'arbres et de la colonisation de nouveaux territoires.

Une dispersion de pollen et de graine est dite « efficace » lorsque le déplacement d'un grain de pollen a donné lieu à une fécondation réussie, et que la graine issue de cette fécondation est parvenue à s'installer pour donner un

nouvel individu. Comparés à la production de fleurs et de gamètes par les arbres, qui peut être massive, ces événements peuvent en effet être considérés comme assez rares : il y a beaucoup de pertes dues à divers phénomènes (figure 1) !

Nous avons souhaité ici étudier les dispersions de pollen et de graines et savoir à quelles distances pollen et graines se dispersent. Cette connaissance devrait en effet nous permettre de prédire l'évolution des populations d'arbres et de mesurer en particulier l'action que peut avoir l'homme par sa gestion sylvicole.

Pour étudier les dispersions de pollen et de graines – il s'agit là de la dimension spatiale du phénomène – et leur déplacement d'une génération à

r é s u m é

Cinq espèces d'arbres forestiers, de caractéristiques biologiques contrastées, ont été étudiées pour la dispersion de leur pollen et de leurs

graines, grâce à des techniques modernes de génétique. Celles-ci permettent, du fait de la grande variabilité des individus, de retrouver le père et la mère de jeunes plants. Les dispersions observées sont assez

différentes selon les espèces ; elles reflètent les processus biologiques à l'œuvre dans la reproduction et le fonctionnement des populations.

* Voir glossaire p 117

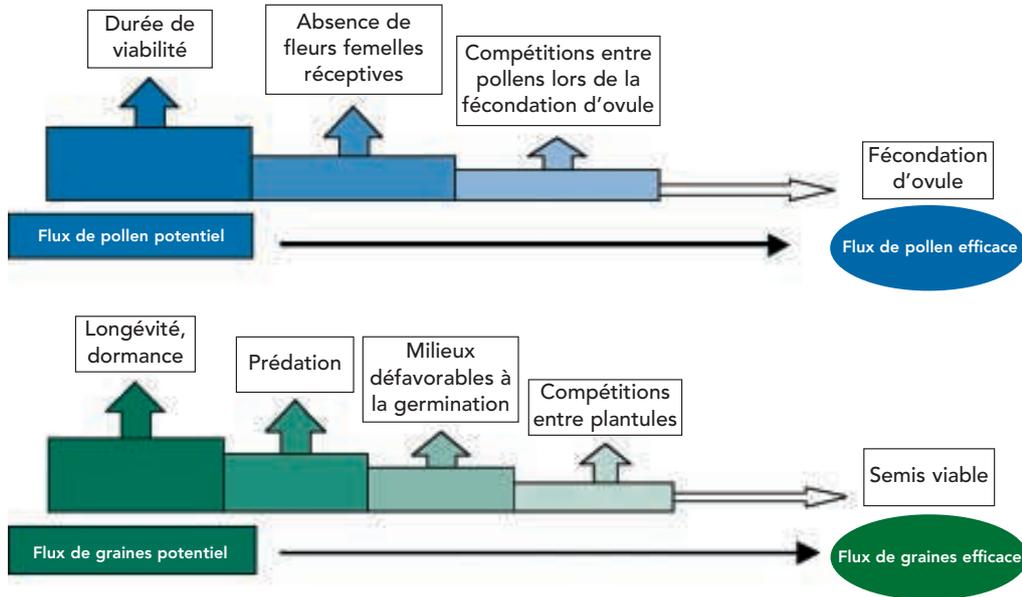
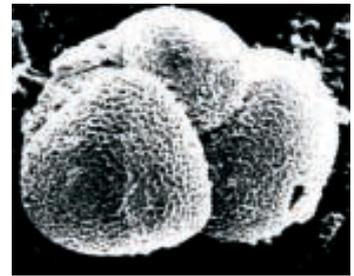
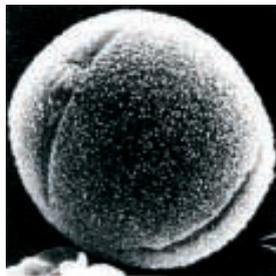


Fig. 1 : flux de gènes potentiels et efficaces. Pour le pollen comme pour les graines, de nombreux phénomènes peuvent modifier les effectifs initialement produits et donc réduire sensiblement ces derniers

l'autre – c'est ici la dimension temporelle qui est prise en compte – l'information fournie par les marqueurs moléculaires* est précieuse. En effet, il est actuellement possible d'attribuer à chaque individu d'une population une carte d'identité unique grâce à des marqueurs de l'ADN*, en caractérisant des régions du génome si variables que les individus diffèrent quasiment tous les uns des autres. La mesure de

l'apparement entre les individus se fait également avec cet outil, en évaluant la ressemblance des cartes d'identités des individus et en déduisant leur relation, parent-enfant par exemple (figure 2). Grâce à cette approche, il est alors possible de retrouver le père de graines récoltées sur des arbres-mères connus (recherche de paternité pour l'étude des flux de pollen) ou de retrouver

simultanément le père et la mère de semis établis (recherche de parenté pour l'étude des flux de graines et de pollen). Rappelons que les résultats obtenus avec ces marqueurs intègrent à la fois les caractéristiques biologiques des espèces (sociale/disséminée, autogame*/allogame*, monoïque*/dioïque*, forme des pollens/graines), les facteurs de dispersion (vent, insectes, gravité...), les facteurs climatiques (hétérogénéités



De gauche à droite, photographies de grains de pollen de chêne, de hêtre et de pin sylvestre prises au microscope électronique à balayage (adapté de <http://www.ac-nantes.fr/peda/disc/svt/pollen>)

abstract

Pollen and seed dispersal have been studied with modern molecular tools for five forest species, different for

biological characteristics. Due to the high degree of variability at individual level, these technics give the possibility to identify the father and the mother of young seedlings.

Dispersal pattern vary according to species characteristics and reflect the biological processes acting for reproduction and functioning of populations.

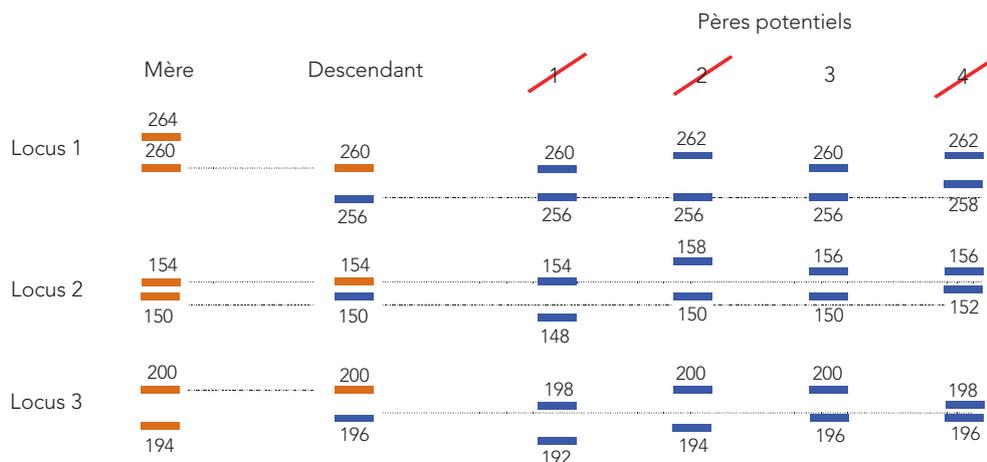


Fig. 2 : exemple de détermination de paternité à l'aide de marqueurs moléculaires. Les pères 1 et 2 sont exclus car ils ne disposent pas des bons allèles au locus* 3 ; de même pour le père 4 et le locus 2. Le père 3 est en revanche compatible aux 3 loci avec le profil du descendant

temporelles de floraison et de fructification) et environnementaux.

Cette approche directe par reconstitution de filiation permet donc de mesurer les flux de gènes par pollen et par graine entre deux générations, soit à une échelle de temps compatible avec les processus écologiques et la gestion sylvicole.

Dans le projet dont nous présentons les résultats ici (Gerber *et al.*, 2002), nous avons appliqué les méthodes de reconstitution de filiation à l'étude de la dispersion des gènes chez différentes espèces d'arbres aux caractéristiques biologiques contrastées : espèces sociales (chêne sessile et chêne pédonculé) ou espèce disséminée (alisier torminal et frêne commun),

espèce introduite (cèdre de l'Atlas), espèces hermaphrodites*, monoïques* ou dioïques*.

Pour chacune de ces espèces, des dispositifs expérimentaux ont été mis en place (de surface variable selon les espèces) permettant de mener des recherches de paternité et de parenté (repérage exhaustif de tous les individus florifères – donc potentiellement pères et mères – et éventuellement des mères potentielles – les tiges susceptibles de donner des fruits). Cette étude est donc la première à comparer les capacités de flux de gènes contemporains par voie de graine pour plusieurs espèces d'arbres. Entre le moment de la dispersion proprement dite et l'âge où l'individu se reproduit à son tour, de

nombreux processus interviennent, comme la germination, la survie du jeune plant, la croissance et la compétition. En croisant les résultats des recherches de parenté avec les coordonnées spatiales des adultes et des jeunes plants, les capacités de dispersion contemporaines des gènes par pollen et par graine ont pu être estimées chez la plupart des espèces de l'étude.

Comment étudier les flux de pollen et de graines chez des arbres ?

Les différents dispositifs expérimentaux de cette étude sont inclus dans des massifs forestiers de surfaces variables. Ils ne sont donc pas isolés, étant généralement entourés, au-delà

Description des espèces	<i>Quercus petraea / robur</i>	<i>Sorbus torminalis</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Cedrus atlantica</i>
Expression du sexe	monoïque	monoïque	polygame*	monoïque/polygame
Régime de reproduction	allogame	allogame	allogame	allogame
Pollinisation	anérophile*	entomophile*	anérophile	anérophile
Dispersion des graines	gravité, animaux	oiseaux, rongeurs	vent	vent, gravité
Répartition	continue	discontinue	diffuse	isolée
Site expérimental	Petite Charnie (Sarthe, 5 ha)	Rambouillet (Yvelines, 450 ha)	Dourdan (Essonne, 12 ha)	Lacoste (Vaucluse, 1,5 ha)

Tab. 1 : principales caractéristiques des espèces étudiées et des sites expérimentaux

du dispositif, d'arbres de la même espèce. Pour chaque espèce et dans les limites géographiques de chaque dispositif, la cohorte adulte (c'est-à-dire reproductrice) a été exhaustivement repérée, cartographiée et génotypée* (c'est-à-dire que la carte d'identité génétique de chaque individu a été établie). Le plus souvent, la détermination du statut de reproducteur s'est appuyée sur un suivi de la floraison. Une analyse de parenté a ensuite été faite pour toutes les espèces. Les caractéristiques des espèces sont données dans le tableau 1.

Chênes

La parcelle expérimentale est gérée en futaie régulière depuis le siècle dernier, convertie à partir d'un taillis sous futaie. Elle est incluse dans un massif de 700 ha composé majoritairement de chênes. Deux espèces de chênes sont présentes simultanément, le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) et le chêne sessile (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.). Toutes deux sont hermaphrodites (un arbre assure à la fois les fonctions mâle et femelle), généralement allogames anémophiles (pollinisation par le vent) et la dispersion des graines est essentiellement barychore* (sous l'effet du poids). Ces espèces se distinguent par des caractères morphologiques (feuilles et glands essentiellement), même si quelques rares arbres posent des problèmes d'identification. Des croisements contrôlés montrent que l'hybridation* est possible, avec un sens préférentiel, un pollen sessile fécondant plus efficacement une fleur pédonculée (Streiff *et al.*, 1999). Globalement pour ces deux espèces, 296 chênes adultes ont été repérés et 161 jeunes semis ont été échantillonnés selon une trame régulière sur la parcelle.

Alisier

L'alisier torminal (*Sorbus torminalis* L. Crantz) est une espèce disséminée (généralement moins de 10 individus à l'hectare), hermaphrodite, allogame, entomophile* (pollinisation par les insectes) et zoochore* (dispersion des graines par les oiseaux et petits mammifères). Ce taxon est décrit comme

présentant de fortes aptitudes au draageonnage. Le site d'étude couvre 22 parcelles forestières constituées majoritairement de peuplements feuillus (chêne dominant, charme et hêtre), récemment convertis en futaie régulière. Elles sont entourées de peuplements forestiers et de zones agricoles fragmentées. Un repérage exhaustif a permis de cartographier 185 arbres adultes (individus florifères). Par ailleurs 17 taches de juvéniles ont été localisées sur les parcelles centrales. À l'intérieur de chaque tache, les juvéniles ont été exhaustivement repérés et échantillonnés (454 juvéniles au total, 24 par tache en moyenne).

Cèdre

Cedrus atlantica (Endl.) Carr. est une espèce monoïque, avec une grande variabilité* individuelle de fertilité mâle et femelle. La pollinisation anémophile a lieu à l'automne, mais la fécondation n'intervient qu'au printemps suivant. Les cônes arrivent à maturité après 2 ans et les graines se disséminent sous l'effet du vent et de leur propre poids. Au sein de la cédraie du Petit Luberon, massif d'environ 300 ha, cette étude a porté sur une cédraie de 90 ha, dans un carré de 1200 m de côté, où aucune intervention sylvicole d'envergure n'a été réalisée depuis le reboisement initial jusqu'aux premières coupes en cours.

Après un recensement exhaustif sur l'ensemble du site, 384 arbres fondateurs (parents) ont été repérés et récoltés. Une photographie aérienne de 1939 suggère que la population survivant à cette date était plutôt d'environ 600 arbres. La première cohorte de régénérations (descendants) est constituée d'arbres âgés aujourd'hui d'environ 80 ans. Cent de ces arbres ont été échantillonnés dans une sous-parcelle de 250 m de côté située au centre du site.

Frêne

Le frêne commun, *Fraxinus excelsior* L., a été choisi pour les particularités suivantes : espèce colonisatrice, répartition spatiale souvent dispersée dans les peuplements forestiers matures, système de reproduction complexe avec l'existence d'un



Euroforgen

Alisier torminal

continuum depuis les individus mâles purs jusqu'aux individus femelles purs avec différents types d'individus hermaphrodites entre les deux. De plus, cette espèce présente une pollinisation anémophile et une dispersion anémochore* des fruits (les samares).

La population étudiée est un peuplement mélangé, d'origine autochtone*, issu d'un taillis-sous-futaie et actuellement géré par bouquets en peuplement irrégulier. La surface de la population est d'environ 12 ha et 597 individus adultes ont été échantillonnés. Les individus retenus montrent une répartition en différentes classes de diamètre, ce qui laisse supposer l'existence de différentes classes d'âge. Pour la recherche de parenté, 100 jeunes semis naturels, répartis dans 4 zones distinctes (25 semis par zone), ont été échantillonnés au hasard, espacés d'un mètre au moins.

Marqueurs moléculaires

Pour déterminer la carte d'identité génétique des individus de nos dispositifs, nous avons utilisé pour toutes les espèces, sauf le cèdre, des zones du génome appelée microsattellites*, spécifiques de chaque espèce. Ces zones intéressent le généticien car



Fructifications de frêne

S. Gerber, Inra Bordeaux

elles présentent de grandes variations d'un individu à l'autre. L'ADN des êtres vivants et des arbres en particulier, est constitué de séquences de quatre nucléotides* appelés A, C, G et T, dont l'ordre détermine le sens du message génétique. À certains endroits du brin d'ADN, on trouve un grand nombre de répétitions d'un motif, comme $(AG)_n$. À ces emplacements, deux individus se distingueront par exemple parce que l'un présente 7 répétitions du motif AG alors que l'autre n'en présente que 5.

Il suffit de lire l'identité des individus sur plusieurs de ces sites pour obtenir un profil quasiment exclusif de l'individu. Dans le cas du cèdre, des marqueurs moléculaires d'un autre type ont été utilisés car les microsatellites n'étaient pas disponibles.

Que nous apprennent les analyses de flux ?

Pour chacune des espèces étudiées, une recherche des pères et des mères

de chaque jeune plant a été conduite. Lorsque les parents étaient identifiés, les distances de dispersion du pollen et des graines pouvaient être calculées, puisque la position relative des arbres était connue (figure 3).

Différents cas de figure étaient alors observés. Pour une certaine proportion de descendants, deux parents uniques ont pu être retrouvés, pour une autre part seul un des parents a pu être retrouvé. Un dernier pourcentage d'entre eux se sont retrouvés sans aucun parent identifié. Lorsque deux parents sont retrouvés simultanément, nous avons fait l'hypothèse que le parent le plus proche pouvait être la mère. Les graines dispersent en effet généralement moins loin que le pollen et un rapport moyen entre dispersion du pollen et des graines peut être calculé par ce biais. Les résultats obtenus pour les différentes espèces sont récapitulés dans le tableau 2.

■ **Chez les chênes**, parmi les 9 couples parentaux retrouvés, 7 associent des chênes sessiles, 2 des pédonculés dont une autofécondation* (soit 0,6 % d'autofécondation). Pour les jeunes dont un seul parent a été identifié, la distance moyenne observée entre les descendants et leur unique parent est de 69,4 m pour les parents sessiles et de 72,5 m pour les parents pédonculés.

■ **Chez l'alisier torminal** un nombre important de couple de parents a pu être retrouvé, comparé aux autres espèces (figure 4). Une explication, outre la puissance de l'outil de marquage, est la taille du dispositif beaucoup plus importante que les autres. Les dispersions efficaces à des distances importantes, aussi bien par voie de pollen et de graines, sont observées. Toutefois les graines migrent moins loin (144 m) que le pollen comme le montre le rapport de dispersion (5,1 %). Un autre résultat non attendu de cette étude est donc la faible importance de la reproduction par voie végétative dans le système de reproduction de l'alisier torminal (<3 %).

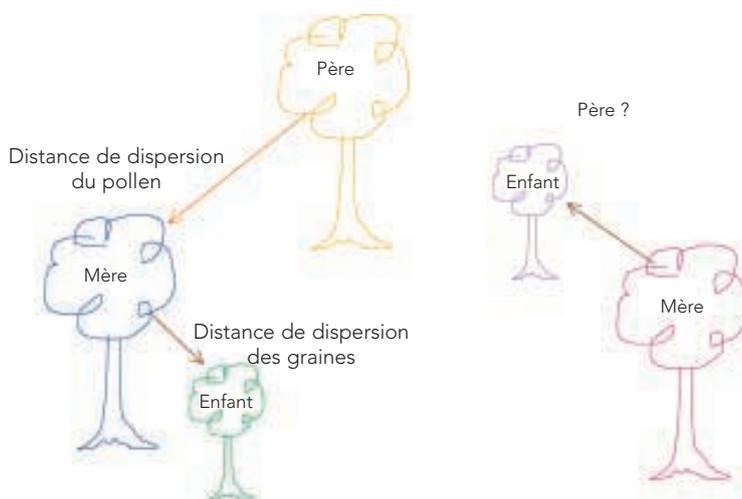


Fig. 3 : mesures de distances de dispersion entre géniteurs (distance de dispersion du pollen) et entre mère et descendants (distance de dispersion des graines)

Espèce	Chênes	Alisier	Cèdre	Frêne
Nombre total de descendants étudiés	161	454	100	100
Nombre (pourcentage) de descendants avec deux parents retrouvés	9 (5,6 %)	97 (21,4 %)	4 (4 %)	5 (5 %)
Nombre (pourcentage) de descendants avec un parent retrouvé	118 (73,3 %)	279 (61,5 %)	38 (38 %)	74 (74 %)
Nombre (pourcentage) de descendants avec aucun parent retrouvé	34 (21,1 %)	78 (17,2 %)	58 (58 %)	21 (21 %)
Pourcentage de gamètes* (pollen) en provenance de l'extérieur du dispositif	57,8 %	47,9 %	77 %	58 %
Distance moyenne parent-descendant (m)	69,4	374	246	182
Distance moyenne mère-descendant (m)	12,4	144	194	?
Rapport de dispersion pollen / graine	25,2	5,1	≈1	14

Tab. 2 : résultat des recherches de parentés et des calculs de distances de dispersion chez les cinq espèces

■ **Chez le cèdre de l'Atlas**, des dispersions efficaces à plus de 200 m par voie de graines ont été fréquemment observées dans le dispositif ; on peut se demander si les longues distances observées (plus de 500 m) sont des événements rares (transport par des animaux ou par l'homme).

■ **Chez le frêne**, aucun des 5 semis dont on retrouve un couple de parents n'est issu d'autofécondation. De façon globale, les directions de

dispersion des graines suivent préférentiellement les deux fonds de vallon. À partir des résultats de la recherche de parenté, on peut calculer le succès reproducteur des individus adultes, c'est-à-dire le nombre de descendants engendrés pour un adulte donné. Ainsi, 80,9 % des parents assignés n'ont engendré qu'un descendant parmi les 100 semis étudiés. Un seul parent assigné (1,5 %) a engendré 4 semis à lui seul. Ceci semble traduire une variabilité

dans les succès reproducteurs des frênes, variabilité qui reste à mieux décrire et expliquer.

Dans tous les cas où les mesures étaient possibles, les dispersions observées sont nettement inférieures à celles que l'on obtiendrait si l'on tirait au hasard les parents des juvéniles étudiés, et le ratio entre la distance de dispersion du pollen et celle des graines est également plus élevé que ce que l'on aurait observé si les parents étaient choisis au hasard (sauf chez le cèdre).

Comment les espèces diffèrent-elles les unes des autres ?

La même méthode de reconstitution de filiation, utilisée pour les cinq espèces de cette étude, a montré une efficacité variable. De façon générale, la proportion de descendants pour lesquels on retrouve effectivement un ou deux parents, et pour lesquels on peut donc inférer une distance de dispersion précise, est faible. Les valeurs sont du même ordre de grandeur chez le chêne et chez le frêne : 1 seul parent retrouvé pour environ 74 % des descendants et seulement 5 % quand les 2 parents ont été identifiés. Ces valeurs sont plus équilibrées chez l'alisier (1 parent : 61,5 % ; les



URFM - Inra Avignon



URFM - Inra Avignon

Régénérations naturelles de cèdre de l'Atlas

2 parents : 26,4 %) et plus faibles chez le cèdre (1 parent : 38 % ; les 2 parents : 4 %). Ces faibles proportions résultent d'une part des flux de gènes extérieurs importants dans ces populations non isolées, et d'autre part de la faiblesse du système de marquage moléculaire.

Néanmoins, cette approche comparée des flux de pollen et de graines par recherche de parenté nous a permis de confirmer et de caractériser divers traits importants du régime de reproduction et de dispersion. Ainsi, l'autofécondation apparaît effectivement assez limitée : en effet, chez ces cinq espèces, lorsque les deux parents d'un descendant étaient retrouvés, ces derniers correspondaient rarement au même arbre.

Pour comparer les capacités moyennes de dispersion entre espèces, il serait tentant de confronter les pourcentages de flux de pollen ou de graines provenant de l'extérieur du dispositif. Ces flux sont respectivement de 47,9 % pour l'alisier, de 57,8 % chez les chênes, de 58 % pour le frêne, de 77 % chez le cèdre. Les flux extérieurs sont cependant impossibles à comparer entre espèces, du fait de la grande variabilité des conditions expérimentales : l'échantillonnage des semis et la surface couverte par les dispositifs notamment. En revanche, on peut remarquer qu'en règle générale, la taille des dispositifs choisis était supérieure à celle de l'unité de gestion forestière (la parcelle). On peut ainsi conclure qu'une régénération naturelle conduite à l'échelle d'une parcelle forestière est en grande partie issue de géniteurs venant de l'extérieur de cette même parcelle. Ce résultat implique donc la prise en compte, par le gestionnaire, de la qualité des peuplements et des interventions sylvicoles des parcelles riveraines de celles en régénération. Dans tous les exemples d'espèces étudiées, la dispersion efficace peut s'établir à une distance de plusieurs centaines de mètres : soit au travers de l'importance des flux de gènes

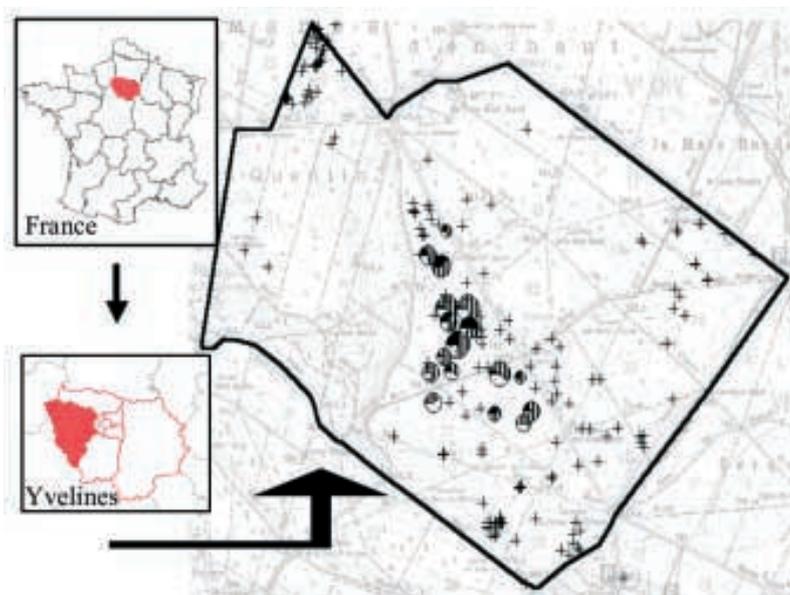


Fig. 4 : dispositif expérimental alisier torminal en forêt domaniale de Rambouillet et résultat des recherches de parenté. Chaque croix représente un alisier adulte, et chaque cercle un groupe de juvéniles (tache de 50 m² environ, 24 juvéniles/tache). Pour chaque groupe, sont données les proportions de juvéniles ne trouvant aucun parent à l'intérieur du dispositif (■), trouvant un seul parent (I), et trouvant un couple de parent (*). (adapté de S. Oddou)

extérieurs à la zone d'étude, soit au travers de la détection d'événements particuliers de transport à grande distance.

Dans tous les cas cependant, la dispersion des gènes par pollen ou par graine à l'intérieur des dispositifs se fait préférentiellement à courte distance, par comparaison à un modèle de dispersion au hasard dans lequel chaque arbre reproducteur a par exemple une chance identique de polliniser n'importe quel autre arbre quel que soit son éloignement. Pour le chêne, qui dispose d'un système de marquage performant, c'est le recensement exhaustif des parents qui limite l'échelle d'étude et l'on reste alors avec un taux important de flux de gènes extérieurs, dont la distance exacte reste inconnue mais est d'au moins 250 m. En revanche, pour l'alisier, espèce disséminée avec également un système de marquage performant, la faible densité des

reproducteurs a permis d'étudier une large aire et donc de mesurer des flux de gènes éloignés de plus de 2000 m, tout en montrant que des distances encore supérieures jouaient un rôle significatif. Pour des espèces en phase de colonisation, la situation est intermédiaire : chez le frêne, 58 % de flux de gènes venaient encore de l'extérieur de la parcelle, bien que la zone d'étude s'étende sur près de 1000 m de longueur ; chez le cèdre nous avons pu détecter des dispersions efficaces à plus de 500 m, mais le système de marquage ne permettait pas d'en retrouver beaucoup.

Par ailleurs, la comparaison des distances de dispersion des graines met en évidence des différences importantes entre espèces. Les chênes montrent la distance moyenne de dispersion la plus faible (12,3 m), comme attendu avec des grosses

graines qui se dispersent essentiellement sous l'effet de leur poids. Des distances moyennes de dispersion de 144 m pour l'alisier et de 182 m pour le frêne ont été calculées : résultats cohérents avec la dissémination des fruits d'alisier par les oiseaux et par les petits mammifères ou par le vent et la gravité pour le frêne. Finalement, les distances moyennes mesurées chez le cèdre (194 m) montrent l'efficacité de la dispersion par le vent dans un milieu relativement ouvert au moment de la fondation du peuplement. Le gradient observé selon l'agent disperser (la gravité, puis les animaux, puis le vent) correspond bien à notre connaissance de l'écologie des espèces.

Les rapports observés entre les dispersions des graines et du pollen prennent aussi des valeurs contrastées selon les espèces. Le pollen migre à une distance 25 fois plus importante que les graines chez les chênes, 14 fois plus chez le frêne et 5 fois plus chez l'alisier.

Conclusion

Les différences de biologie et d'histoire des espèces d'arbres étudiées ici se traduisent, tout d'abord au niveau de la variabilité observée et ensuite au niveau des flux de gènes extérieurs, de la capacité à reconstituer des filiations et des contrastes entre dispersions mâles et femelles selon les espèces.

La meilleure connaissance du moteur d'évolution que constituent la dispersion du pollen et des graines, première étape pour l'étude des flux pour ces espèces, nous a permis de mettre en place des modèles démo-génétiques réalistes autour d'une plate-forme informatique (voir Dreyfus et Oddou page 97). Nous espérons ainsi être capables d'évaluer l'impact de la gestion sur les ressources génétiques et leur évolution et donc proposer aux forestiers des mesures concrètes pour améliorer cette gestion.

Remerciements

Nous remercions le bureau des ressources génétiques (BRG), le ministère de l'Agriculture et de la pêche (direction générale de la forêt et des affaires rurales), l'Union européenne (projets OAKFLOW, n°QLK5-CT-2000-00960, RAP, n°QLK5-2001-00631) ainsi que l'Office national des forêts (ONF) pour les soutiens financiers accordés à ces recherches. Nous remercions Laurent Lévêque, Thierry Lamant, Denis Vauthier et Bruno Jouaud pour leur aide.

Sophie GERBER

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton
gerber@pierroton.inra.fr

Céline LATOUCHE-HALLÉ

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton

Mathieu LOURMAS

Inra, unité de recherches forestières méditerranéennes
Avignon

Marie-Élise MORAND-PRIEUR

Université de Paris XI Orsay, UMR - CNRS 8079 Laboratoire ESE

Sylvie ODDOU-MURATORIO

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

Lorène SCHIBLER

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton

Éric BANDOUD

Inra, station de recherches forestières
Kourou
bandou_e@kourou.cirad.fr

Henri CARON

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton
caron@pierroton.inra.fr

Bernd DEGEN

Institute for forest genetics and forest tree breeding
Grossshansdorf
Germany
degen@holz.univ-hamburg.de

Nathalie FRASCARIA-LACOSTE

Université de Paris XI Orsay, UMR - CNRS 8079 Laboratoire ESE
nathalie.frascaria@ese.u-psud.fr

Antoine KREMER

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton
antoine.kremer@pierroton.inra.fr

François LEFÈVRE

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

Brigitte MUSCH

ONF, conservatoire génétique des arbres forestiers
Orléans
brigitte.musch@onf.fr

Bibliographie

- GERBER S., LATOUCHE-HALLÉ C., LOURMAS M., MORAND-PRIEUR M.E., ODDOU-MURATORIO S., SCHIBLER L., BANDOUD E., CARON H., DEGEN B., FRASCARIA-LACOSTE N., KREMER A., LEFÈVRE F., MUSCH B. 2004. Mesure directe des flux de gènes en forêt. Actes du 4^{ème} Colloque National « Le patrimoine génétique : la diversité et la ressource », La Châtre, 14-16 octobre 2002, pp. 349-368
- STREIFF R., DUCOUSSO A., LEXER C., STEINKELLNER H., GLOESSL J., KREMER A. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed stand of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology*, vol. 8, n° 5, pp. 831-841

Éxotiques et hybridation : les risques liés à la pollution génétique

La vie d'un peuplement forestier s'articule autour de quelques étapes clefs. Un peuplement forestier naît sous forme de graines après la pollinisation* et la fécondation. Les graines se dispersent à plus ou moins grande distance. Leur germination conduit au développement de plantules qui deviendront de jeunes recrues, puis des arbres adultes reproducteurs. Les processus démographiques, de croissance, reproduction et mortalité qui façonnent la structure du peuplement sont influencés par les conditions de milieu et le génotype* des individus concernés. Le gestionnaire forestier peut intervenir à chacune de ces étapes de la vie du peuplement. Dans cet article, nous nous intéressons à la phase qui conduit à la production d'une graine, depuis la production des fleurs mâles et femelles jusqu'à la formation du descendant après fécondation. Et nous envisagerons cette phase de reproduction sous l'angle particulier de la « pollution génétique », de l'hybridation* et de leurs conséquences sur la pérennité du peuplement.

Quelques définitions parfois ambiguës

Espèce et barrière à la reproduction

Les êtres vivants sont classiquement décrits comme appartenant à des groupes différents, les espèces. Les espèces peuvent être définies comme des groupes d'individus qui se reproduisent entre eux, dont les descendants leur ressemblent, et qui ne peuvent pas se croiser avec des individus appartenant à une autre espèce. C'est



T. Lamant, ONF-CGAF



T. Lamant, ONF-CGAF

Fig. 1 : Rameaux de *Abies nebrodensis*, à gauche et de *Abies cilicica*, à droite

le concept biologique de l'espèce, dû à Mayr en 1942 (Le Guyader, 2002).

Le schéma classique pour produire deux espèces différentes à partir d'une seule, la spéciation*, fait intervenir l'isolement. Un isolement géographique suffisamment long par exemple, peut conduire à un isolement* reproducteur : les nouveaux groupes d'individus ne peuvent plus s'interféconder et ils appartiennent dorénavant à des espèces différentes entre lesquelles les flux de gènes* sont impossibles. C'est le cas par exemple des sapins américains et des sapins européens qui sont géographiquement séparés depuis l'aire tertiaire par

l'ouverture de l'océan atlantique. Les diverses tentatives de croisements entre sapins américains et européens se sont quasiment toutes soldées par des échecs. Cette définition de l'espèce repose sur une approche expérimentale, souvent difficile à mettre en œuvre chez les arbres.

À la base de toute la nomenclature binomiale (genre et espèce) couramment utilisée pour la description du monde vivant, le concept typologique dû à Carl Von Linné (1707-1778) définit l'espèce comme un groupe d'individus morphologiquement semblables entre eux, et différant des autres groupes par des caractères constants. Il arrive

r é s u m é

L'impact pluri-centenaire de l'homme sur les forêts rend possible, entre autres, des échanges de gènes qui

auraient été impossibles naturellement. Exotiques et variétés améliorées introduites en reboisement côtoient les peuplements naturels. En fonction de leur taille et de leur proximité taxonomique, les introduits vont

pouvoir s'hybrider, voire remplacer les autochtones. Faut-il considérer cette pollution génétique comme un risque ou comme une chance d'acquérir des gènes nouveaux ? C'est ce qu'illustre cet article.

* Voir glossaire p 117

Espèce (parent femelle)	Code	Répartition	S'hybride avec
<i>A. alba</i> Mill.	AAI	Europe continentale	ANo, ACe, ACi, ANu, APi (nommé <i>A. masjoanis</i>)
<i>A. borisii regis</i> Mattf.	ABori	Grèce du Nord	parfois considéré comme un hybride naturel entre ACe et ALb
<i>A. bornmuelleriana</i> Mattf.	ABorn	Turquie	parfois considéré comme un hybride naturel entre ACe et ANo
<i>A. cephalonica</i> Loud.	ACe	Grèce du Sud	AAI, ANo, ACi, APi, ANu
<i>A. cilicica</i> Carr.	ACi	Turquie, Syrie, Liban	AAI, ACe
<i>A. equitrojani</i> (Asch. et Sint.) Mattf.	AEq	Turquie	parfois considéré comme un hybride naturel entre ACe et ABorn
<i>A. marocana</i> Trab.	AMa	Maroc	non testé, parfois considéré comme identique à APi
<i>A. nebrodensis</i> Mattei	ANe	Sicile	AAI
<i>A. nordmanniana</i> (Stev.) Spach	ANo	Caucase	AAI, ACe, APi, ANu
<i>A. numidica</i> de Lannoy ex Carr.	ANu	Algérie	AAI, ANo, ACe
<i>A. pinsapo</i> Boiss.	APi	Espagne	AAI, ANo, ACe, ACi, ANu

Tab.1 : les sapins euro-méditerranéens sont-ils de véritables espèces ?
Liste des hybridations naturelles et expérimentales réussies (descendance viable et fertile)

souvent que deux groupes d'individus soient définis comme des espèces différentes, quand bien même la démonstration est faite que leur hybridation* est possible. C'est le cas par exemple des sapins euro-méditerranéens chez qui 10 espèces différentes sont reconnues parce qu'elles ont des aires de répartition disjointes et des morphologies foliaires et florales relativement différentes (voir tableau 1, figure 1), alors que quasiment toutes sont interfécondes (Fady et Pommery, 1998). Lorsque les aires de répartition ne sont pas disjointes, les divergences morphologiques entre peuplements deviennent clinales (c'est-à-dire continues dans l'espace) et tracer une limite claire entre espèces devient un exercice très subjectif. Ainsi par exemple, la discrimination entre le sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loud.) et le sapin du roi Boris (*Abies borisii regis* Mattf.), en Grèce, basée sur une fréquence de forme d'extrémité des



B. Fady, Inra Avignon

Fig. 2 : sapin pectiné « candélabre » du Mont Ventoux. Au 19^e siècle, seuls quelques sapins subsistaient entourés de pâturages. La forme de cet arbre indique un âge ancien et le fait qu'il devait servir de fourrage par étêtage.

Un témoin d'un peuplement ancien qui a maintenant régénéré sous les pinèdes RTM de pin à crochet

abstract

Centuries-old human impact on forests may create, among others, favorable conditions for gene flow to occur bet-

ween populations that would have been otherwise impossible naturally. Exotic species and improved varieties used for afforestation can be found in the vicinity of natural stands. Depending on their size and taxonomic relatedness, introdu-

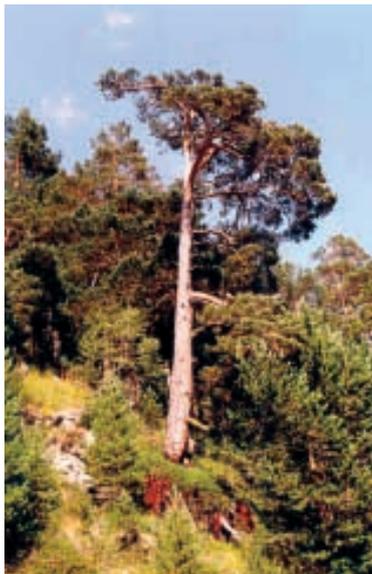
ced populations will be able to hybridize with autochthonous ones or even take their place. Should this genetic pollution be considered as a risk or a chance for adaptation and evolution ? This is the topic of this paper

aiguilles et de pilosité des rameaux végétatifs (Fady, 1993), peut-elle vraiment être considérée comme indicatrice de l'existence de deux espèces différentes comme le laisse supposer la nomenclature ? Ce genre d'ambiguïté est fréquent notamment chez les plantes, et l'on peut se questionner sur la place à accorder à la notion d'espèce en biologie (Le Guyader, 2002 ; Kupiec, 2003)

Décrire la diversité du monde vivant n'en reste pas moins essentiel. Dans les cas où la notion d'espèce devient difficile d'utilisation, le concept de complexe d'espèces pourra être utilement introduit (Pernès, 1984). Il s'agit d'un groupe d'espèces morphologiquement distinctes et pouvant occuper des aires de répartition différentes, mais au moins partiellement interfécondes. C'est par exemple ainsi que sont considérés les pins méditerranéens du groupe *halepensis*, *Pinus halepensis* Mill., *P. brutia* Ten., et *P. eldarica* Medw.

Allochtonie et autochtonie

L'opposition entre allochtonie* et autochtonie* repose sur le rôle de l'Homme et l'ancienneté du peuplement.



D. Cadars

Fig. 4 : zone d'introgression entre *Pinus sylvestris* L. et *Pinus uncinata* Ramond in D.C. dans les Pyrénées centrales - RN du Néouvielle



B. Fady, Inra Avignon

Fig. 3 : *Cedrus atlantica* (Endl.) Carr, un allochtone naturalisé depuis le 19^e siècle dans l'arrière pays méditerranéen où il colonise les taillis de chêne vert et les garrigues

ment. Du fait de notre histoire géologique quaternaire, aucun peuplement forestier ne peut avoir été présent en une même région depuis plus de 10 000 ans. En France, la réglementation considère qu'un peuplement autochtone est originaire de la région où on le trouve sans y avoir été introduit par l'Homme (MAAPAR, 2003). Dans d'autres pays européens, un peuplement autochtone aura tout de même pu être planté par l'Homme, si des semences locales ont été utilisées et si la régénération naturelle assure sa pérennité (Directive européenne 1999/105/EC). Ainsi, le peuplement autochtone sera présent localement depuis « suffisamment » longtemps, et sera bien adapté aux conditions écologiques locales. Derrière la notion d'autochtonie (figure 2), d'existence locale depuis longtemps, transparait donc la notion de garantie d'adaptation à long terme dans un environnement donné.

Par opposition, un peuplement allochtone n'a pas une origine locale. Il est nécessairement issu d'une dynamique incluant l'Homme. L'introduction peut avoir été volontaire (plantation par exemple) ou involontaire. Ce peuplement peut avoir comme origine des

populations différentes de celles représentées localement, par exemple suite à un programme d'amélioration génétique. Ainsi, des populations allochtones de mélèze d'Europe (Sudètes, centre Pologne) sont utilisées en reboisement en plaine alors que le mélèze est autochtone dans les montagnes françaises.

Exotique, naturalisation et invasion

Les individus qui constituent un peuplement allochtone peuvent aussi appartenir à une espèce non représentée localement et on parlera alors volontiers d'exotique* (MAAPAR, 2003), bien que les termes d'exotique et d'allochtone doivent être considérés comme synonymes d'un point de vue biologique (Pysek et al., 2004). Lorsque l'introduction est réussie et que les individus survivent et se reproduisent, on parlera de naturalisation. Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), introduit de la côte ouest américaine au début du 19^e siècle, et le cèdre (*Cedrus atlantica* (Endl.) Carr., figure 3), introduit d'Algérie depuis le milieu du 19^e siècle, sont deux exemples caractéristiques de forêts françaises naturalisées. Des individus ou peuplements naturalisés

deviennent invasifs* lorsqu'ils produisent de fortes modifications des habitats* voisins par colonisation rapide à longue distance. L'exemple le plus connu est celui du robinier (*Robinia pseudoacacia* L.), introduit en France au 17^e siècle depuis l'Amérique à des fins ornementales. Il colonise des habitats perturbés grâce à un système de reproduction extrêmement efficace, combinant graines et rejet de souche et drageonnage (Pradalié et Blot, 2003). Dans une moindre mesure, le cèdre commence lui aussi à être considéré comme invasif dans certains massifs provençaux comme le Luberon (Vaucluse).

Flux de gènes* et pollution génétique

Des peuplements voisins peuvent présenter des différences héréditaires* pour une ou plusieurs de leurs caractéristiques. C'est particulièrement le cas lorsque des ressources allochtones sont installées à proximité de peuplements autochtones.

Si ces peuplements sont inter fertiles, parce qu'ils appartiennent soit à la

même espèce* soit à un complexe d'espèces*, les flux de gènes* issus de leurs échanges de pollen et de graines conduiront à l'apparition d'une descendance hybride intra ou interspécifique (Arnold, 1997). L'hybridation* peut conduire, par des croisements répétés, au transfert de gènes nouveaux dans une population ou une espèce, phénomène qualifié d'introgression* (figure 4). Entre 50 et 70 % des angiospermes actuelles seraient issues d'hybridation d'espèces ancestrales (Arnold, 1997). L'hybridation est donc un des moteurs de la spéciation* et permet notamment l'adaptation à de nouvelles conditions écologiques. Si l'on considère, par contre, que le résultat de cette introgression – l'apparition de formes nouvelles, hybrides – est indésirable, ces flux de gènes* introgressifs seront qualifiés de pollution génétique.

Les situations écologiques où les échanges de gènes sont possibles, sont très fréquentes chez les arbres en France. Ainsi, en Aquitaine, le pin

maritime planté, issu des programmes d'amélioration génétique, peut en théorie échanger des gènes avec le pin maritime autochtone des dunes littorales (Raffin, 1999). Il en va potentiellement de même pour le pin noir d'Autriche et le pin laricio, plantés avec le pin de Salzman autochtone des Cévennes. On peut aussi citer les sapins méditerranéens plantés à proximité de forêts de sapin pectiné autochtone comme dans la montagne de Lure (Alpes-de-Haute-Provence), ou du peuplier cultivé planté dans les vallées alluviales où est présent le peuplier noir, autochtone (figure 5).

En quoi la pollution génétique peut-elle être néfaste ?

Allochtonie, autochtonie et adaptation locale

À l'échelle de l'aire biogéographique d'une espèce, les différentes populations présentent souvent une diversité de réponse aux conditions environnementales. Cette variabilité a une base

Compartiment ornemental

Populus nigra cv Italica

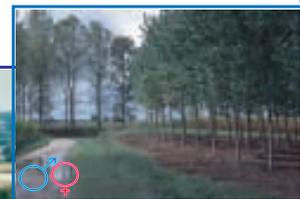


Compartiment cultivé

P. deltoides X P. nigra

P. deltoides

P. deltoides X P. trichocarpa



La ripisylve

Pollen

Pollen
Graines



Compartiment sauvage

Populus nigra

Fig. 5 : exemple d'interactions par flux de gènes entre compartiment cultivé et compartiment sauvage : le cas du peuplier noir



P. Bouvarel, Inra Orléans



JC Bastien, Inra Orléans

Fig. 6 : à gauche, dégât de gelée tardive sur jeunes pousses d'épicéa commun lié à une mauvaises adaptation à droite, variabilité de la précocité de débournement

génétique (on la détecte en semant dans un environnement commun des graines issues des différentes populations) et peut être mise en relation avec la variation des conditions environnementales locales. Par exemple, chez le chêne sessile, on observe à l'échelle européenne un cline latitudinal pour le débournement végétatif (Ducousso et al., 1996). Cela résulte d'un processus adaptatif.

Si elle existe depuis longtemps en un même lieu, une population autochtone présente-t-elle pour autant la meilleure adaptation* possible aux conditions locales ? Ce postulat n'est pas nécessairement vérifié, notamment en cas de changement brutal du milieu. Ainsi, le sapin pectiné autochtone des Monts métallifères en Europe centrale a déperri sous les effets de la pollution atmosphérique dans les années 1960-1970 (Euforgen 2002). Le pin maritime, autochtone dans les massifs varois des Maures et de l'Estérel, a été dévasté au début des années 1960 par la pullulation de la cochenille *Matsucoccus feytaudi* (Schvester, 1967), qui a par ailleurs été récemment décrite en Corse où une épidémie est à craindre (Jactel et al., 1996). Le postulat n'est pas non plus forcément vérifié sans changement rapide du milieu. Une étude très large chez *Pinus contorta* Dougl. en Amérique du Nord (plus de 140 provenances testées sur 60 sites à l'âge de 20 ans) montre que ce n'est pas tou-

jours la population autochtone qui est la mieux adaptée localement (Rehfeldt et al., 2001) : l'adaptation est un processus dynamique et les populations ne sont pas toujours « à l'optimum » dans leur environnement à un moment donné, par exemple du fait de flux de gènes naturels et réguliers avec d'autres populations qui contrebalancent l'effet de la sélection. Ainsi, autochtonie n'est pas systématiquement synonyme de garantie d'adaptation à long terme.

A contrario, allochtonie n'est pas systématiquement synonyme de risque pour l'adaptation à long terme. La forte diversité génétique individuelle présente chez les arbres forestiers permet des adaptations rapides à de nouveaux environnements. Ainsi, le cèdre de l'Atlas présente-t-il une adaptation remarquable aux conditions de moyenne montagne méditerranéenne, et ce moins de 150 ans et 3 générations après son introduction en France (Fallour, 1998). De même, les tests de provenances* de sapin pectiné installés en France dans divers milieux montrent que les origines calabraises et des Balkans ont toujours une croissance en hauteur bien supérieure à celle des provenances locales. Par contre, l'épicéa commun, qui a été massivement introduit dans le Massif central où il n'est pas autochtone, présente une forte sensibilité au xylophage *Dendroctonus micans* (Grégoire, 1999). De même, le cyprès vert, pourtant naturalisé au moins

depuis l'époque romaine en Provence, présente-t-il un fort dépérissement dû à la maladie du chancre à *Seiridium cardinale* (Fady, 2000). Les tests de provenances restent un outil fort appréciable pour déterminer la structuration des caractères adaptatifs* (vigueur, résistance au froid, à la sécheresse, aux maladies et prédateurs) d'une espèce (figure 6) et pour éviter des



B. Fady, Inra Avignon

Fig. 7 : jeune semis de sapin concolor (*Abies concolor* (Gord.) Hoops) colonisant un sous-bois de pin sylvestre et chêne pubescent, versant sud de la montagne de Lure (04). Ici, pas d'hybridation possible avec la ressource locale (*Abies alba* Mill.), mais une occupation d'une niche écologique au détriment de la flore locale

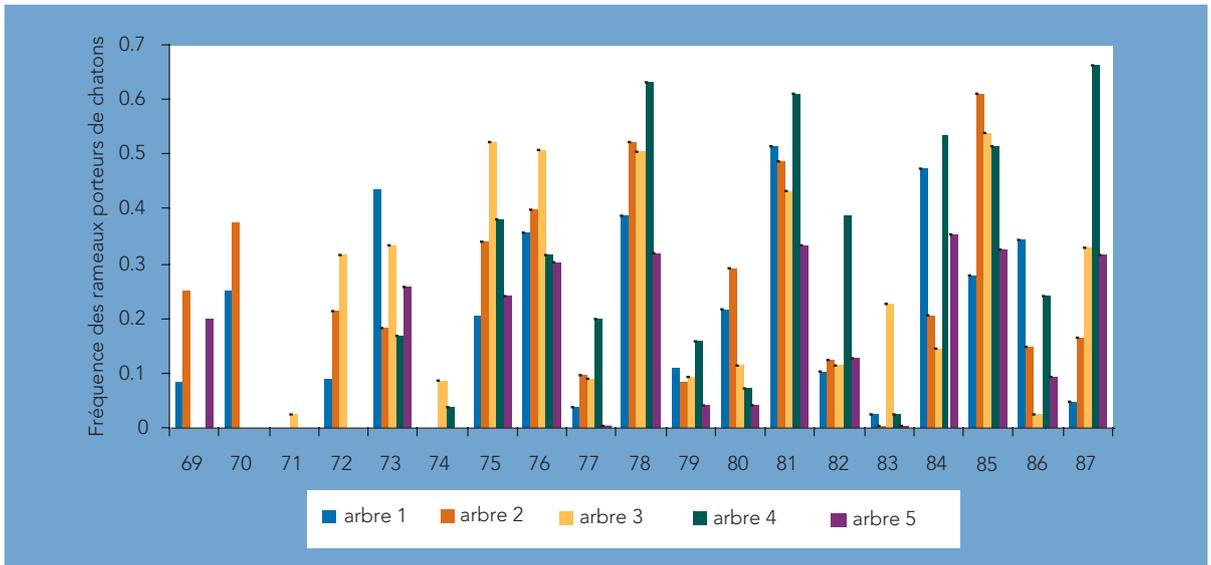


Fig. 8 : la production de pollen est très variable entre individus et d'une année sur l'autre. Un exemple pris chez le sapin pectiné à Châteauroux (Hautes-Alpes) entre 1969 et 1987 (adapté de Szabadi, 2003)

introductions catastrophiques (voir par exemple les dégâts de gel de 1985 sur les pins maritimes portugais semés en place en forêt landaise). Lorsque la variabilité adaptative d'une espèce est mal connue, les conseils pour le reboisements favorisent toujours les provenances autochtones (MAAPAR, 2003).

Les allochtones : une menace pour les autochtones ?

L'allochtonie peut compromettre la survie à long terme des peuplements autochtones. Le premier risque est le remplacement de l'autochtone par l'allochtone. Si le pollen de l'allochtone est très abondant, il peut constituer une barrière physique à la fécondation, en empêchant le pollen de l'autochtone d'arriver ou de germer sur ses propres stigmates, voire en provoquant un avortement spontané des fleurs femelles (comme cela a été montré chez le noyer). La régénération de l'allochtone peut ainsi être très abondante et occuper une niche écologique restée vacante (figure 7).

Le second risque est l'hybridation. L'introgression* de gènes ne devient efficace que si la pollinisation est suivie par la reproduction et l'obtention d'une descendance hybride, viable,

elle-même capable de se reproduire. Cette descendance hybride va pouvoir remplacer l'espèce parente autochtone dans son milieu d'origine dans plusieurs cas de figure :

- premièrement, si elle est plus vigoureuse (voir par exemple le cas des sapins hybrides, Fady et Pommery, 1998) et si elle a une meilleure aptitude à la compétition que les descendants issus de croisements non-hybrides ;
- deuxièmement, si la régénération de l'autochtone est défailante et que la densité de semis est trop faible ;
- et enfin, si la proportion de semis hybrides est trop importante et ne donne plus de chance aux juvéniles autochtones de survivre.

Toutefois, les descendants hybrides peuvent ne présenter qu'un avantage sélectif de faible durée ou lié à un milieu perturbé (Arnold, 1997).

Plus la production de pollen et de graines du peuplement allochtone sera forte, et plus les risques indirects (barrière) et directs (hybridation) de pollution génétique seront grands. Ce risque est accentué par le fait que la floraison des arbres forestiers est très irrégulière (figure 8).

Ainsi, l'impact de l'allochtone dépend de trois facteurs :

- la taille de la population reproductrice locale,
- la taille de la population reproductrice allochtone,
- le niveau de « mal adaptation » de l'allochtone (Lefèvre, 2004). Telle est sans doute la situation de peuplements de pin de Salzmann autochtones dans les Cévennes et les Pyrénées françaises : les reboisements de grande ampleur en pin noir depuis le 19^e siècle concurrencent le pin de Salzmann dans sa niche écologique, peuvent perturber sa reproduction et favoriser l'hybridation intra-spécifique. L'ampleur de cet impact reste encore à évaluer mais pourrait poser des problèmes réglementaires pour la récolte de graines (MAAPAR, 2003).

Conséquences pour les écosystèmes

Il existe une relation entre la diversité génétique des espèces majeures (ou clef de voûte) que sont les arbres forestiers et les communautés qui leur sont associées. L'hybridation conduisant à un changement important dans la diversité génétique, il est raisonnable de penser qu'elle

aura un impact important sur la biodiversité* de l'écosystème en général, dont il sera difficile d'évaluer simplement les effets dans ses différents compartiments (sol, avifaune, entomofaune, flore, etc.). Par exemple, le peuplier noir autochtone (*Populus nigra* L.) a co-évolué avec sa rouille foliaire (*Melampsora larici-populina*) par un mécanisme de résistance partielle qui ne favorise pas l'émergence de nouvelles races du parasite. En revanche, la création de variétés hybrides interspécifiques à résistance totale a favorisé l'émergence de nouveaux pathotypes de cette rouille (Lefèvre et al., 1998) et la diffusion à grande échelle de ces variétés a permis une colonisation extrêmement rapide de toute la peupleraie cultivée européenne par ces nouveaux isolats (Pinon et Frey, 1997).

Toujours pour le pin de Salzmann, les risques d'introgession de gènes de pin noir peuvent poser des problèmes pour la conservation de l'habitat* de ce pin noir endémique dans le cadre de la réglementation européenne (directive Habitats 92/43/CEE). On peut soulever le même genre de problème pour les pinèdes naturelles de pin sylvestre et de pin à crochets dans les Pyrénées, et pour lesquelles une introgession semble possible (figure 9).

Comment détecte-t-on peuplement allochtone et pollution génétique ?

Comment être sûr qu'une population est autochtone ? Il arrive souvent qu'une espèce présente depuis longtemps dans son habitat ne soit pas autochtone bien qu'elle soit considérée comme telle (ainsi, l'indigénat du pin pignon en France est discutable) ou que les activités humaines soient responsables de la dynamique de colonisation d'espèces qui seraient sans elles restées cantonnées sur des surfaces bien plus modestes (déprise agricole et incendies favorisent le pin d'Alep autour de la Méditerranée). En l'absence d'archives, cette tâche est souvent très difficile. Les données des sécheresses (Bartoli et

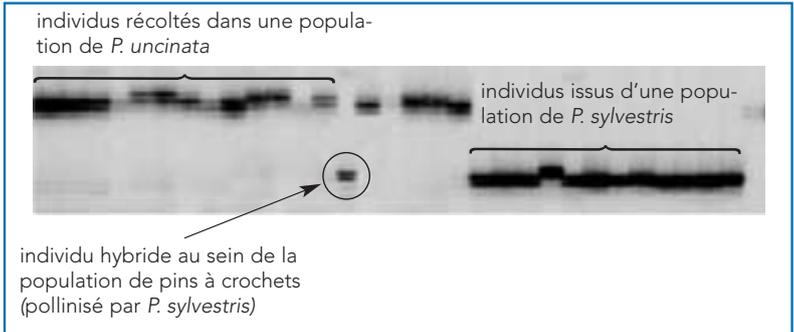


Fig. 9 : utilisation des marqueurs moléculaires pour détecter l'hybridation. Un exemple pris chez *Pinus uncinata* Ramond in D. C. et *Pinus sylvestris* L. dans une tourbière des Pyrénées, utilisant un marqueur microsatellite* chloroplastique discriminant (adapté de Bodin, 2002)

Dèmesure-Musch, 2003) nous indiquent par ailleurs que l'allochtonie, et donc les risques de pollution génétique et d'introgession, sont très fréquents chez les conifères, au moins depuis les grands travaux de restauration des terrains de montagne du 19^e siècle, mais probablement depuis plus longtemps encore. En l'absence de documents historiques, répondre à ces questions est souvent une tâche très difficile. Plusieurs outils sont disponibles.

Morphologie

La morphologie, très pertinente entre genres, est souvent peu discriminante pour différencier les espèces d'un même genre. Les sapins, par exemple, présentent une morphologie foliaire qui dépend de la luminosité et du niveau dans l'arbre : ainsi, un sapin pectiné de pleine lumière aura un apex ressemblant à un sapin de Céphalonie. Les morphologies des cèdres du Liban et de l'Atlas sont très proches dans un milieu où les conditions locales sont variables. Au sein des espèces, la tâche est encore plus ardue pour identifier des individus appartenant à un peuplement allochtone ou issus d'hybridation entre sous-espèces ou espèces d'un même complexe. Les modèles architecturaux construits actuellement ne fonctionnent souvent que pour des individus élevés dans des conditions de milieu très homogènes (Sabatier et al., 2003). Quelques cas de marqueurs morphologiques* discriminants au niveau intra spécifique existent cependant, comme le nombre de cotylédons diffé-

rent chez les pins laricio de Corse et de Calabre (Baldet, comm. pers.), ou la forme colonnaire des épicéas de montagne autochtones dans les Vosges et le Jura (Bouvarel et Jacamon, 1959). Si la signification adaptative du nombre de cotylédons reste à découvrir, la forme colonnaire des épicéas de montagne semble être liée à une adaptation à la neige permettant d'éviter le bris de branche.

Complexité écologique

Utiliser la complexité écologique peut être envisagé pour identifier des peuplements autochtones d'installation ancienne. *A priori*, plus un peuplement est anciennement installé, plus les communautés qui lui sont associées seront complexes. Cependant, la difficulté de trouver des groupes biologiques, fonctionnels ou utilisant une même ressource, pertinents au regard de l'autochtonie, ne doit pas être ignorée. À noter aussi que les forêts pionnières sont, par définition, exclues de ce type d'investigation.

Marqueurs génétiques*

Les méthodes utilisant les marqueurs génétiques s'avèrent les plus fiables pour la taxonomie infra spécifique et/ou la détection des pollutions génétiques (figure 9). Ces méthodes s'apparentent aux « tests ADN » tels qu'ils sont utilisés entre autres en criminologie. Dans le genre *Cedrus* par exemple, les marqueurs génétiques ont permis de montrer que *C. libani* A. Rich. et *C. atlantica* (Endl.) Carr. étaient facilement

identifiables. Dans les peuplements où ils sont en sympatrie*, les marqueurs génétiques ont aussi montré qu'il y avait introgression entre les deux taxons et obtention d'hybrides, le taux de pollution génétique pouvant atteindre 30 % (Fady et al., 2003). L'intérêt des marqueurs génétiques pour détecter les flux de gènes et l'hybridation a été montré chez de nombreuses espèces (par exemple chez les chênes européens, Kremer et Petit, 2001). Chez le peuplier (figure 5), contrairement à ce qu'on imaginait, les marqueurs ADN ont révélé que les clones hybrides cultivés euraméricains (*Populus nigra* L. x *P. deltoides* (Bartr.) Marsh.) ne parviennent quasiment pas à polliniser les peupliers noirs sauvages (Benetka et al., 1999). Les barrières à la reproduction mises en jeu dans ce cas sont encore inconnues, d'autant que l'introgression reste possible par d'autres voies comme le croisement entre hybrides et la pollinisation par des hybrides interaméricains (*P. deltoides* (Bartr.) Marsh. x *P. trichocarpa* Torr & Gray ex Hook.).

En conclusion et en guise de recommandation

La pollution génétique est la face indésirable d'un phénomène inéluctable et indispensable à l'adaptation et à l'évolution des communautés d'êtres vivants : les flux de gènes. Hors des zones d'autochtonie, l'utilisation de matériel allochtone, exotique*, ne pose pas de problème génétique particulier, si ce n'est de vérifier son adaptation à long terme (son caractère naturalisable) et qu'il ne devienne pas envahissant. Dans les zones d'autochtonie, où l'objectif de gestion est a priori axé sur le maintien des peuplements naturels, les flux de gènes d'origine allochtone constituent un risque potentiel. Ce risque est accentué lorsque la régénération naturelle locale est limitée, ou lorsque la ressource allochtone prend une importance significative par rapport à la ressource locale. La pollution génétique* doit alors être aussi réduite que possible. C'est le message qui est véhiculé par la réglementation en matière de matériels forestiers de reboisement (MAAPAR, 2003) qui incite à limiter les transferts de matériels d'une région de provenance à une autre. C'est aussi le

message de la Commission nationale des ressources génétiques forestières (CRGF) en France et du réseau européen des ressources génétiques forestières (EUFORGEN) en Europe qui incite à constituer des peuplements conservatoires (Lefèvre, 1999) dans les zones d'autochtonie.

La pollution génétique peut aussi permettre de créer rapidement de nouvelles adaptations. L'introgression joue un rôle fondamental dans l'évolution des espèces forestières, leur donnant à la fois une capacité d'évolution adaptative rapide et une possibilité de maintenir une forte diversité intra-peuplement, réservoir génétique pour de futures adaptations. Isoler complètement les populations d'arbres forestiers serait sans doute impossible, et assurément néfaste pour l'avenir. Une attention particulière, sous forme d'un suivi des jeunes générations, devrait être portée sur certains peuplements forestiers où les pratiques sylvicoles passées d'introductions peuvent favoriser des flux de gènes conduisant à une évolution rapide. Par exemple, les sapins méditerranéens plantés à proximité de peuplements de sapin pectiné pourraient conférer une meilleure adaptation à la sécheresse aux descendants issus des flux de gènes entre autochtones et allochtones, ce qui n'est a priori pas sans intérêt dans le cadre du réchauffement climatique global. Enfin, pour mémoire, rappelons que l'hybridation a pu être utilisée à des fins de génie écologique pour la conservation d'espèces rares et menacées. Ainsi, chez la panthère de Floride, une « pollution génétique » est volontairement pratiquée pour éviter la consanguinité due à un effectif trop limité, engrenage inexorable vers l'extinction.

Bruno FADY

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

François LEFÈVRE

Inra, unité de recherches forestières méditerranéennes
Avignon
lefevre@avi-forets.avignon.inra.fr

Bibliographie

ARNOLD M.L., 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford University Press, New York, USA.

BARTOLI M., DEMESURE-MUSCH B., 2003. Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux des gènes des pins à crochets et sapins français. Revue Forestière Française, vol. 55, n°6, pp. 543-556

BENETKA V., MOTTL J., VACKOVA K., POSPISKOVA M., DUBSKY M., 1999. Estimation of the introgression level in *Populus nigra* L. populations by means of isozyme gene markers. Silvae Genetica, vol. 48, n° 5, pp.218-223

BODIN J., 2002. Les pins de la tourbière du Pinet : des hybrides datant de la dernière glaciation ou des pins à crochets plantés par l'homme au siècle dernier ? Rapport de stage de MST « Chimie et biologie végétales ». Lyon : Université Claude Bernard. 34 p. et annexes

BOUVAREL P., JACAMON M., 1959. Les épicéas remarquables du Kertoff. Bulletin de la Société Botanique de France, vol. 106, pp. 128-130

DUCOUSSO A., GUYON J.P., KREMER A., 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Annales des Sciences Forestières, vol. 53, n° 2-3, pp. 775-782

EUFORGEN, 2002. Compte rendu de la réunion du réseau conifères à Kostrzyca, Pologne, octobre 2002. <en ligne : http://www.ipgri.cgiar.org/networks/euforgen/euf_home.asp>

FADY B., 1993. Caractéristiques écologiques et sylvicoles des sapins de Grèce dans leur aire naturelle et en plantation dans le sud de la France : perspectives pour le reboisement en région méditerranéenne. Revue Forestière Française, vol. 45, n° 2, pp. 119-133

FADY B., 2000. Place du cyprès dans la région méditerranéenne. Allergie et Immunologie, vol. 31, n° 3, pp. 144-149

FADY B., POMMERY J., 1998. Adaptation et diversité génétique des sapins méditerranéens : bilan des tests de provenances dans le sud de la France et perspectives en matière d'hybridation. Forêt Méditerranéenne, vol. 19, n° 2, pp. 117-123

FADY B., LEFÈVRE F., REYNAUD M., VENDRAMIN G.G., BOU DAGHER-KHARRAT M., ANZIDEI M., PASTORELLI R., SAVOURÉ A., BARITEAU M., 2003. Gene flow among different taxonomic units: evidence from nuclear and cytoplasmic markers in *Cedrus* plantation forests. Theoretical Applied Genetics, vol. 107, n° 6, pp. 1132-1138

FALLOUR D., 1998. Evolution et structuration spatiale de la diversité du cèdre de l'Atlas sur le Petit Luberon : approches écologique, dendroécologique et génétique. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille III. 152 p.

GRÉGOIRE J.C., 1999. *Rhizophagus grandis* contre *Dendroctonus micans* dans les pessières françaises. Dossier de l'Environnement de l'Inra, n° 19, pp. 119-126

JACTEL H., MÉNASSIEU P., BURBAN C., 1996. Découverte en Corse de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera : Margarodidae), cochenille du pin maritime. Annales des Sciences Forestières, vol. 53, n° 1, pp. 145-152

KREMER A., PETIT R.J., 2001. L'épopée des chênes européens. La Recherche, n° 342, pp. 40-43.

KUPIEC J.J., 2003. Les espèces existent-elles ? Sciences et Avenir, n° 134, pp. 34-38

LEFÈVRE F., 1999. Gestion des réseaux de conservation dynamique. In : É. Teissier du Cros coord., Conserver les ressources génétiques en France. Paris : Ministère de l'Agriculture et de la pêche, Paris : Bureau des ressources génétiques. Commission des ressources génétiques forestières, Paris : Inra, pp. 23-27

LEFÈVRE F., 2004. Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. Forest Ecology and Management, vol. 197, n° 1-3, pp. 257-271

LEFÈVRE F., GOUÉ-MOURIER M.C., FAIVRE-RAMPANT P., VILLAR M., 1998. A single gene cluster controls incompatibility and partial resistance to various *Melampsora larici-populina* races in hybrid poplars. Phytopathology, vol. 88, n° 2, pp. 156-163

LE GUYADER H., 2002. Doit-on abandonner le concept d'espèce ? Le Courrier de l'environnement de l'Inra, n° 46, pp. 51-64

MAAPAR. Direction générale de la forêt et des affaires rurales, Cemagref, 2003. Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : régions de provenance, variétés améliorées. 174 p.

PERNÈS J., 1984. Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome 2 : méthodologie. Paris : Lavoisier.

PINON J., Frey P., 1997. Structure of *Melampsora larici-populina* populations on wild and cultivated poplar. European Journal of Plant Pathology, vol. 103, n° 2, pp. 159-173

PYSEK P., RICHARDSON D.M., REJMANEK M., WEBSTER G.L., WILLIAMSON M., KIRSCHNER J., 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. Taxon, vol. 53, n° 1, pp. 31-143

PRADALIE L., BLOT E., 2003. Plantes envahissantes de la région méditerranéenne. Montpellier : Agence Méditerranéenne de l'Environnement - Languedoc-Roussillon, Aix-en-Provence : Agence Régionale Pour l'Environnement - Provence-Alpes-Côte d'Azur. 51 p. <en ligne : <http://www.ame-lr.org/plantesenvahissantes/index.html>>

RAFFIN A., 1999. Pin maritime. In : E. Teissier du Cros coord., Conserver les ressources génétiques en France. Paris : Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris : Bureau des Ressources Génétiques. Commission des Ressources Génétiques Forestières, Paris : Inra, pp. 50-51.

REHFELDT G.E., WYKOFF W.R., YING C.C., 2001. Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. Climatic Change, vol. 50, n° 3, pp. 355-376

SABATIER S., BARADAT P., BARTHÉLÉMY D., 2003. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A Rich (Pinaceae). Annals of Forest Science, vol. 60, n° 1, pp. 19-29

SCHVESTER D., 1967. Observations générales sur le dépérissement du pin maritime dans les Maures. Revue Forestière Française, vol. 19, n° 6, pp. 374-384

SZABADI I., 2003. Quels sont les facteurs écologiques responsables de la variabilité phénologique de la floraison mâle et femelle ? Analyse d'une série chronologique de 18 années chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Rapport de stage du DEA Biosciences de l'environnement et santé, option milieux continentaux, Université Aix-Marseille III. 39 p.

Révision des régions de provenance et peuplements sélectionnés : le cas des chênes pédonculé et sessile



F. Chièze, ONF

Chênaie adulte en forêt domaniale de Montargis (45)

La surface de la chênaie française est estimée à 4 800 000 ha (40 % de la superficie forestière) dont 1 600 000 ha pour le chêne sessile (13 %) et 2 100 000 ha (17,5 %) pour le chêne pédonculé. Les chênes fournissent 60 % des sciages feuillus et procurent 40 % des revenus de la filière graines et plants. Leurs bois sont très recherchés pour l'ébénisterie, la tonnellerie et la menuiserie. Entre tous les types de forêts tempérées, c'est la chênaie qui recèle la plus forte diversité* animale et végétale : en Grande-Bretagne par exemple, le nombre d'espèces d'insectes inféodés au chêne pédonculé est de 284 contre 64 pour le hêtre, 28 pour le charme

ou 16 pour le sapin (Speight et Wainhouse, 1989). Cette particularité confère aux chênaies de nombreux autres usages grâce à leurs potentialités cynégétiques, l'abondance et la qualité des champignons, leurs paysages. Les chênaies sont donc l'éco-

système majeur forestier en France tant sur le plan économique que celui de la biodiversité.

Actuellement, la régénération naturelle est devenue une priorité car :



Fig. 1 : carte de répartition du chêne pédonculé à droite et du chêne sessile à gauche

r é s u m é

Les recherches conduites sur les chênes blancs européens se sont axées sur la description et l'origine de la diversité génétique. Différents outils sont mis en œuvre pour ce travail avec des marqueurs moléculaires et des marqueurs quantita-

tifs étudiés en forêt. L'organisation de cette diversité résulte de différentes forces évolutives neutres et adaptatives. Les résultats confortent les pratiques sages de gestion des chênaies à savoir (i) choisir une essence adaptée à la station (chêne sessile versus chêne pédonculé), (ii) priorité à la régénération naturelle si les semenciers sont de l'espèce objectif,

nombreux et de bonne qualité et (iii) en cas de plantation il faut prendre des ressources génétiques issus de peuplements sélectionnés les plus proches possibles géographiquement et écologiquement. Le développement de contrats de culture est souhaitable. Il faut remarquer que les grands crus de chênes montrent une supériorité génétique dès le jeune âge.

* Voir glossaire p 117

- elle minimise les risques d'introduire un matériel végétal inadapté,
- les techniques employées sont plus respectueuses de l'écosystème,
- le paysage mieux accepté socialement,
- elle est plus résistante aux dégâts du gibier que les plantations,
- elle est dans certains cas moins onéreuse.

Mais la chênaie est encore régénérée artificiellement pour une large part. Dans le cas de plantations, les semences sont récoltées dans des populations naturelles. Cette récolte est soumise aux dispositions du code forestier et donc circonscrite aux peuplements sélectionnés pour leur phénotype*, leur homogénéité et leur pureté spécifique. Ces peuplements sont regroupés en régions de provenances (voir Bilger *et al.* page 51). La fructification est très variable entre individus, entre populations et selon les années, ce qui entraîne des pénuries récurrentes en semences.

Les travaux en matière de génétique des chênes ont débuté au cours de la dernière décennie suite à une initiative commune de l'Inra et de l'ONF. Contrairement aux autres espèces, l'objectif poursuivi dans le cas des chênes indigènes n'est pas la création de variétés issues de vergers à graines mais vise à introduire un raisonnement génétique dans les opérations de régénération naturelle ou artificielle de manière à mieux valoriser les ressources génétiques existantes. Le choix de la meilleure source de graines pour la plantation et la définition d'une méthode de régénération naturelle garantissant une diversité génétique* maximale constituent deux préoccupations

Autécologie des espèces

Le chêne pédonculé couvre une majeure partie de l'Europe car son aire naturelle s'étend de l'Irlande à l'Oural, du Nord-Ouest de la péninsule Ibérique au Sud de la Scandinavie (figure 1). C'est une espèce post-pionnière nomade. Il a une très large amplitude écologique : on le rencontre depuis les sols très acides à calcaires, humides à mésophiles mais son optimum écologique se situe sur les sols acides riches et bien alimentés en eau. Il supporte mal la concurrence. Les plus belles chênaies se rencontrent dans les forêts ripicoles (vallée du Rhin, vallée de la Loire, vallée de la Saône, vallée de l'Adour...) mais du fait de son caractère nomade, on trouve ce taxon dans toutes les forêts de l'étage collinéen, les friches, les haies et les accrus. Les traitements en taillis et en taillis-sous-futaie lui sont très favorables. Des phénomènes de dépérissements sont régulièrement observés dans les peuplements hors vallée, dits hors station : ils sont dus au processus sylvigénétique*. Pendant longtemps les forestiers ont mené une sylviculture traditionnelle en futaie dense, indifférenciée de celle du chêne sessile, favorisant l'apparition de dépérissements et de nombreux défauts. Cette conduite des peuplements est aujourd'hui abandonnée au profit d'une sylviculture beaucoup plus dynamique.



Fleurs de chêne pédonculé

A. Ducousso, Inra Bordeaux

L'aire naturelle du **chêne sessile** (figure 1) est, quant à elle, incluse dans celle du chêne pédonculé mais s'arrête vers l'Est à la frontière ukrainienne. Il a une très large amplitude écologique et climatique : on le rencontre depuis le niveau de la mer jusqu'à 2 400 mètres et sur des sols très acides à basiques, humides à très secs. C'est une espèce post-pionnière sociale et qui forme des peuplements purs mais le plus souvent des mélanges avec le chêne pédonculé, le charme ou le hêtre. La sylviculture traditionnelle du chêne sessile en futaie dense a généré des peuplements remarquables mais les forestiers s'orientent vers une sylviculture plus dynamique.



Feuilles et glands de chêne sessile

A. Ducousso, Inra Bordeaux

majeures de ce programme. Ces questions se sont traduites par des recherches axées sur la description

et l'origine de la diversité génétique au sein du complexe des deux chênes, sessile et pédonculé.

abstract

Researches on European white oaks focused on description and origin of genetic diversity. Different molecular and quantitative markers have been used to analyse forest stands. The diversity patterns result from different

neutral and adaptive evolutionary forces. Results obtained confirm wise oak stands management practices such as i) selection of adapted species (sessile oak versus pedunculate one), ii) priority given to natural regeneration if there are enough seed trees with high quality level and if they belong to the selected species and iii)

if plantation is necessary, selection of genetic sources coming from registered seed collection stands closely related on geographical and ecological point of view. Development of nursery contracts is needed. The most famous oak stands show higher genetic performances in field tests even during the first years of growth.

Les forces évolutives en action chez les chênes

L'organisation spatiale des ressources génétiques résulte, quelle que soit l'espèce considérée, de deux forces évolutives, l'une qualifiée de neutre (histoire des populations, flux de gènes*...) et l'autre étant la sélection* (naturelle et anthropique). Différents outils ou marqueurs* sont mis en œuvre pour révéler et caractériser l'impact de ces forces (tableau 1).

Les processus évolutifs neutres

Le climat a subi de nombreuses modifications au cours du Quaternaire avec une alternance de longues périodes glaciaires et de périodes plus clémentes. Lorsque le climat était froid, les espèces se sont repliées dans des refuges méridionaux. Lors de la dernière glaciation, l'aire de répartition des chênes blancs européens (représentés en France par quatre espèces : chêne sessile, chêne pédonculé, chêne pubescent, chêne tauzin) se limitait à la péninsule ibérique, au Sud de l'Italie, aux Balkans et peut-être au Caucase (Brewer et al., 2002). La recolonisation de l'Europe a commencé vers 13 000 ans BP (Before Present = année 1950 par définition) et s'est achevée vers 8 000 ans BP (Kremer et Petit, 2001). Cette recolonisation a laissé son empreinte génétique* et elle a pu être reconstituée avec les marqueurs moléculaires, en particulier en étudiant l'ADN* contenu dans les chloroplastes* des feuilles de chênes (Petit et al., 1997).



A. Ducouso, Inra Bordeaux

Régénération naturelle dans un grand cru de chênes en forêt domaniale de Bercé

Aux conséquences de ces phénomènes naturels anciens s'ajoutent celles des flux de pollen et de glands. Les études sur le régime de la reproduction* des chênes ont ainsi montré que le pollen des chênes se disperse sur de grandes distances : dans une parcelle de 5 ha de la forêt de la Petite Charnie (72), plus de 60 % des pères venaient de l'extérieur de la parcelle (Streiff et al., 1998). Les flux de gènes* via le pollen sont très intenses car ils ont effacé, pour les marqueurs à hérédité biparentale, la structuration initiale post-glaciaire (Zanetto et al., 1996). L'ampleur de la dispersion des glands est beaucoup moins connue.

Les processus sélectifs

La phénologie, la vigueur, l'architecture, la qualité du bois constituent des marqueurs quantitatifs qui sont soumis à la sélection naturelle et qui montrent une forte différenciation* entre les populations (Ducouso et al., 2004). Ces caractères conditionnent la réussite technique d'une régénération de chênes. De gros efforts ont donc été consentis pour les étudier et se sont concrétisés par la mise en place d'un réseau de comparaison de provenances* de chêne sessile grâce aux efforts conjugués de plusieurs organismes (Inra, ONF, Cemagref, pépinière expérimentale de Guéméné Penfao) (Ducouso et al., 1997). Dans cet article, nous

Types de marqueurs	Processus neutres		Processus sélectifs
	Histoire post-glaciaire	Flux de gènes	
Moléculaires*	Marqueurs moléculaires à hérédité maternelle : ADNcp*	Marqueurs moléculaires à hérédité bi-parentale : isoenzymes*, microsatellites*	
Phénotypiques* ou quantitatifs			Marqueurs quantitatifs : phénologie, vigueur, architecture, qualité du bois...

Tab. 1 : types d'information fournis par les différents marqueurs génétiques* cités dans cet article



A. Ducouso, Inra Bordeaux

Chêne de juin. Variabilité d'un caractère clef de l'adaptation : le débourrement. Voici un exemple de chêne très tardif en forêt domaniale de Vierzon

analyserons essentiellement cet aspect car le succès d'une régénération dépend de ces caractères.

L'organisation de l'adaptation chez le chêne sessile

Le réseau expérimental

Il est constitué de 4 plantations sœurs réparties selon un gradient Ouest-Est. Trois sont situées sur de bonnes stations à chêne sessile et une (FD Vierzon) est en situation extrême sur podzol hydromorphe (tableau 2). Dans cette expérimentation, sont testées 124 populations* de chênes provenant de toute l'Europe, de l'Irlande au Caucase et de la Turquie au Danemark. Elles se répartissent de la manière suivante : 107 de chêne sessile et 17 de chêne pédonculé, 73 françaises et 51 étrangères.

Description de la diversité génétique

La différenciation entre les populations suivant les caractères

La différenciation génétique* entre populations pour des caractères (ou marqueurs) phénotypiques se mesu-

Nom de la forêt	Région	Type de sol	Climat
FD de la Petite Charnie	Pays de Loire	brun (limon et argile)	atlantique
FD de Vierzon	Centre	podzol (sable)	atlantique sec
FD de Vincence	Bourgogne	brun (limon et argile)	atlantique montagnard
FD Sillegny	Lorraine	brun (limon et argile)	semi-continentale

Tab. 2 : localisation et principales caractéristiques des quatre tests de provenances

re à l'aide de l'indice Q_{st}^* (Kremer et al., 1997). Lorsque sa valeur est proche de zéro, la différenciation entre les populations est très faible ; par contre lorsqu'il tend vers un, elle est très forte. Dans le tableau 3, figurent les valeurs de Q_{st} , pour trois types de caractères sous contrôle génétique* plus ou moins fort.

Les marqueurs quantitatifs que constituent ces caractères de phénologie, de croissance et d'architecture montrent un Q_{st} élevé sauf pour la fourchaison, et ce quel que soit le niveau de contrôle génétique sur ces caractères. La confrontation des valeurs de Q_{st} et de G_{st}^* – le G_{st} est équivalent au Q_{st} mais

il est adapté aux marqueurs moléculaires qui sont neutres, c'est à dire non soumis à la sélection naturelle – permet de détecter indirectement les effets de la sélection. Pour les marqueurs nucléaires, transmis par le père et la mère, le G_{st} est faible et varie de 0,03 à 0,05 : cela signifie que les populations analysées sont fortement différenciées pour la phénologie, la vigueur et pour certains caractères architecturaux seulement et que cette différenciation résulte de processus de sélection naturelle forts.

Organisation spatiale de la variabilité génétique

Ces différences constatées entre populations sont-elles réparties

Caractères	Q_{st} moyen	$Q_{st}_{max} - Q_{st}_{min}$
PHÉNOLOGIE <i>Sous contrôle génétique fort</i>		
Débourrement	0,55	0,71 – 0,45
Marcescence	0,54	0,71 – 0,44
Rugosité de l'écorce	0,36	0,51 – 0,26
CROISSANCE <i>Sous contrôle génétique moyen à faible</i>		
Hauteur totale à 4 ans	0,61	0,76 – 0,44
Hauteur totale à 10 ans	0,70	0,82 – 0,54
ARCHITECTURE <i>Sous contrôle génétique moyen à très faible</i>		
Hauteur de la 1ère branche	0,24	0,76 – 0,14
Nombre de branches	0,36	0,85 – 0,22
Nombre de fourches	0,10	0,54 – 0,06
Flexuosité	0,68	0,96 – 0,52
Forme	0,71	0,96 – 0,55

Tab. 3 : valeurs de Q_{st} estimés pour différents caractères chez le chêne sessile

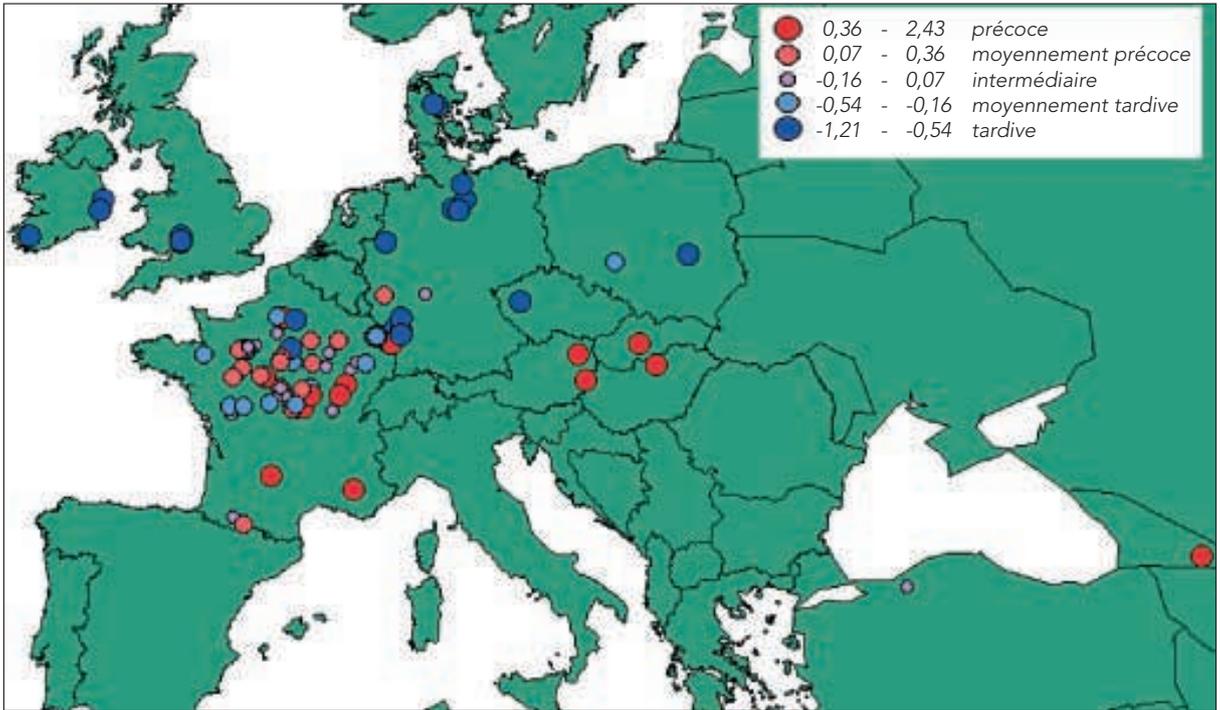


Fig. 2 : répartition des populations selon leur précocité de débournement

géographiquement de manière aléatoire ou au contraire observe-t-on une structuration spatiale des caractères adaptatifs mesurés ? Dans la figure 2, la phénologie du débournement des populations est cartographiée : les populations les plus précoces (cercle large rouge) sont toutes situées dans le Sud et le Sud-Est de l'Europe alors qu'au contraire les populations tardives sont localisées dans le Nord de l'Europe. Nous observons donc un gradient Nord-Sud pour ce caractère. Une analyse détaillée de la figure 2 nous montre, en plus du cline Nord-Sud, une répartition en agrégats des populations : le secteur Ligérien est par exemple plus précoce que les régions voisines. Ces hétérogénéités spatiales peuvent être analysées par des méthodes graphiques comme les distogrammes* (figure 3). En abscisse, nous avons la distance en kilomètres entre couples de populations et en ordonnées la distance génétique* entre ces populations. Le distogramme comprend trois courbes : deux (vert foncé et bleu foncé) donnent l'intervalle de confiance sur les

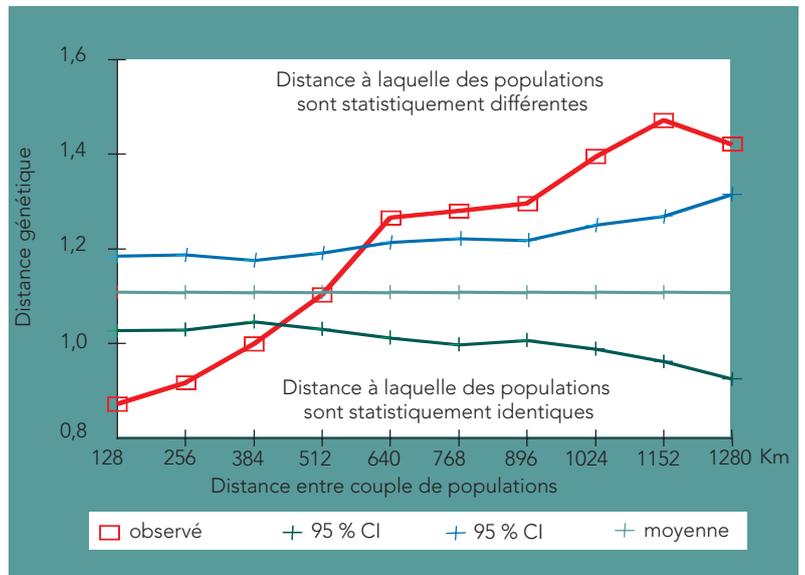


Fig. 3 : distogramme pour un ensemble de 10 caractères (débournement, marcescence, hauteur totale à 4 et 10 ans, accroissement en hauteur entre 4 et 10 ans, flexuosité, densité fourche, densité branche, et forme) mesurés sur 79 populations. La courbe vert clair est la distance génétique moyenne

distances génétiques (CI) et la troisième (bleu ciel) représente l'évolution de la distance génétique entre populations en fonction de leurs distances géographiques. Au-dessous de la courbe de l'intervalle de confiance en vert foncé, les couples de populations ne se différencient pas, au contraire au-dessus de la courbe bleu foncé elles sont statistiquement différentes.

On observe sur ce distogramme que la taille des agrégats est en moyenne de 400-500 km pour l'ensemble des 10 caractères mesurés. Elle varie de 150 km pour la hauteur à 10 ans à 450 km pour le débourrement (données non présentées sur ce distogramme). Nous ne disposons pas actuellement de suffisamment de données climatiques, pédologiques, écologiques et historiques sur les populations testées pour interpréter ces résultats.

D'où vient cette structuration géographique ?

Cette distribution géographique particulière de la variabilité génétique peut avoir plusieurs origines : l'histoire des populations, la sélection naturelle et l'action de l'homme. Chacun de ces facteurs a été étudié séparément.

L'histoire des populations

Sept couples de populations de chêne sessile, originaires d'une région allant de la Bourgogne au Nord de l'Allemagne ont été comparés pour la phénologie et la croissance en hauteur mesurées dans les tests de provenances. Chaque paire comprenait une population issue du refuge glaciaire ibérique et l'autre du refuge italien ou balkanique. L'origine post-glaciaire n'a pas laissé d'empreinte génétique sur les caractères quantitatifs. Les échanges de gènes* entre populations (pollen, graines) et les effets de la sélection naturelle ont effacé, pour les caractères quantitatifs, toute trace de différenciation provenant des zones refuges et de la recolonisation post-glaciaire alors que les marqueurs



A. Ducouso, Inra Bordeaux

Régénération naturelle dans un grand cru de chêne (forêt domaniale de Tronçais). Le forestier, par son travail soigneux, a créé dans ces forêts des ressources génétiques de grande valeur. Ces populations montrent leur supériorité pour la vigueur dès l'âge de 4 ans et pour la forme dès 10 ans

moléculaires permettaient de mettre en évidence la persistance des conséquences génétiques de l'histoire post-glaciaire des chênes blancs.

Les sélections naturelles

Le facteur mortalité a pu être étudié sur deux sites (Vierzon, Vincence) pour 38 populations de chêne sessile. En FD

de Vierzon (Cher), la mortalité est due à la nature du sol tandis qu'en FD de Vincence (Nièvre) elle trouve son origine dans la compétition avec les bouleaux, saules et trembles. Une analyse des relations entre le taux de mortalité et différents paramètres géographiques et climatiques montre :

■ qu'en milieu fertile (Vincence), la mortalité augmente avec la distance

de transfert entre l'origine du lot de plants et le lieu de plantation ;

■ qu'en site extrême (podzol de Vierzon), la mortalité est liée aux conditions climatiques du milieu d'origine de la population (pluviométrie durant la saison de végétation, évapo-transpiration potentielle [ETP]). Les plants issus de zones à forte pluviométrie et ETP élevée ont mieux survécu.

On voit sur cet exemple la diversité des composantes de la sélection naturelle.

L'action de l'homme

Certaines forêts résultant d'une longue tradition sylvicole sont remarquables pour la qualité de leurs arbres. Par homologie avec l'œnologie, elles sont souvent dénommées « grands crus ». Elles se rencontrent essentiellement en Allemagne dans le Spessart et en France depuis le secteur Ligérien jusqu'aux Vosges. Tous les forestiers français connaissent les noms de ces grands crus tels que Bellême, Bercé, Les Bertranges, Réno Valdieu, Tronçais, etc. La figure

4 montre la supériorité des performances de ces grands crus à l'âge de 10 ans.

Il apparaît que les grands crus sont plus performants pour la forme et surtout pour la vigueur dès l'âge de 10 ans, indépendamment de leur région d'origine. Par leur travail soigneux, les forestiers ont créé des ressources génétiques de grande valeur chez le chêne sessile.

La gestion des ressources génétiques : des règles de sagesse

Les évaluations des tests de provenances donnent des informations précieuses sur le choix des matériels forestiers de reproduction (MFR). Le tableau 3 donne comme exemple les moyennes pour la hauteur moyenne à 4 et 10 ans de grandes régions géographiques ainsi que la moyenne de la population la moins et la plus vigoureuse. Ce tableau concerne le test de provenances de la Petite Charnie qui montre que les popula-

tions locales expriment très rapidement leur supériorité et ce dès le jeune âge. À première vue, les différences observées peuvent sembler négligeables. Elles ont pourtant des conséquences financières importantes. En effet, une plantation doit être soigneusement entretenue jusqu'à une hauteur de 3 m ; or la durée pour qu'elle atteigne cet objectif variera de 7 ans à près de 11 ans selon les MFR retenus, ce qui augmentera d'autant les dépenses d'entretien pour les provenances à croissance juvénile faible. Ce critère ne doit toutefois pas être le seul pris en compte dans le choix d'une provenance. Ainsi, certaines populations lointaines présentent des performances remarquables dans ce tableau mais nous ne pouvons cependant pas les recommander car certaines d'entre elles ont déjà posé de gros problèmes. Par exemple, la population galloise « Blakeney » qui est actuellement en tête de classement était très chétive en pépinière et nous avons dû retarder l'installation du test d'une année pour que

Regroupement des populations testées des RP ou pays suivants		Hauteur à 4 ans (cm)			Hauteur à 10 ans (cm)			Nombre populations
		Moyenne	Min	Max	Moyenne	Min	Max	
RP locale	QPE 106	129, 8	122, 5	137, 2	334, 5	317, 8	350, 1	5
RP périphériques	QPE 103, 104, 105, 107 et 311	122, 1	104, 2	133, 5	321, 7	275, 4	343, 0	17
Nord et Nord-Est	QPE 102, 203, 204 et 212	125, 6	94, 2	144, 2	317, 8	275, 3	360, 5	19
Centre et Bourgogne	QPE 205, 411 et 422	124, 0	116, 3	136, 2	319, 2	283, 0	346, 2	13
Sud France	QPE 362, 403 et 500	122, 5	117, 1	130, 0	307, 0	303, 0	399, 2	3
Îles Britanniques	Royaume Uni et Irlande	133, 3	121, 2	144, 6	331, 7	300, 0	364, 1	6
Nord-Est de l'Europe	Allemagne, Danemark et Pologne	125, 3	115, 4	138, 2	311, 2	286, 2	330, 6	11
Centre et sud-est de l'Europe	Autriche, Turquie et Arménie	112, 5	107, 4	122, 2	294, 0	258, 7	322, 0	4

Tab. 3 : hauteur à 4 ans et 10 ans du test de provenances de la Petite Charnie - Tranches 1, 2 et 4) RP Secteur Ligérien (QPE 106). Les populations de grandes régions géographiques ont été regroupées. Les moyennes les plus élevées sont repérées en rouge et les plus faibles en bleu. (RP = région de provenance)

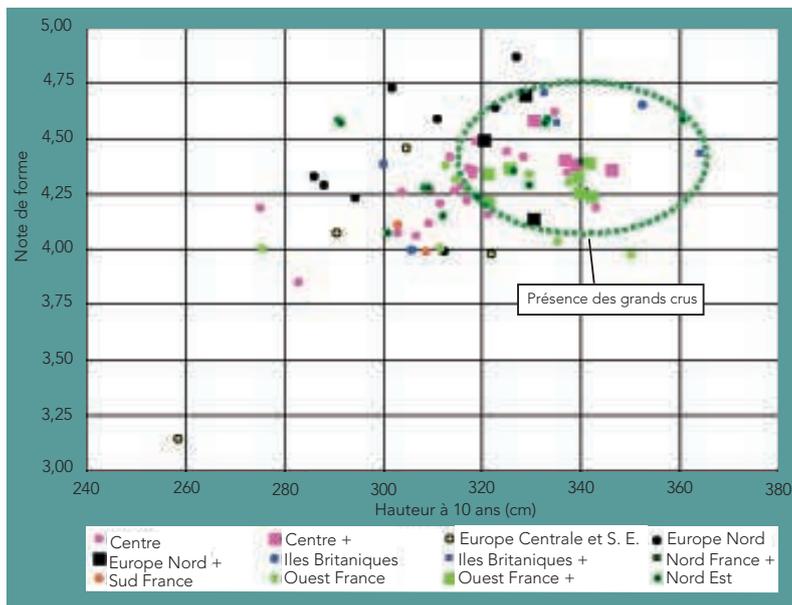


Fig. 4 : relation entre la vigueur et la forme des différentes populations de chêne sessile (test en forêt domaniale de la Petite Charnie, tranche 4-10 ans). Chaque couleur correspond à une région, les ronds correspondent à des populations normales et les carrés à des grands crus

les plants de cette provenance atteignent une hauteur de 15 cm. Les ouvriers forestiers avaient même refusé de planter un matériel si malingre ! Obstacle que nous avons réussi à lever par de longues explications sur les contraintes expérimentales.

Le forestier aura donc tout intérêt à utiliser le matériel le plus proche géographiquement et écologiquement de sa plantation. Il minimisera alors les risques de mortalité, de vigueur trop faible et de défaut de forme majeur. De plus, ces MFR seront globalement les plus performants sur de nombreux caractères. Le choix d'un grand peuplement proche permet ainsi d'accéder à des ressources génétiques de grande qualité pour la vigueur et la forme (figure 4).

Les nouvelles régions de provenances

L'entrée en vigueur de la nouvelle directive européenne (n° 1999/105/CE) concernant la commercialisation des matériels forestiers de reproduction

a conduit à redéfinir les régions de provenances des espèces soumises au Code forestier, telles que les chênes sessile et pédonculé.

Les nouvelles connaissances acquises en génétique et en écologie au moment des discussions sur le redécoupage ont guidé cette réorganisation. De nombreux arguments scientifiques militent pour disposer d'un grand nombre de régions de provenances : structuration de la diversité et de la variabilité génétique, performances du matériel local, réduction des introductions de génotypes exotiques...

Mais de nombreuses contraintes limitent la possibilité :

■ **contraintes techniques** : difficultés pour les marchands grainiers et les pépiniéristes de gérer un grand nombre de lots de semences et de plants ;

■ **contraintes biologiques** : du fait de l'hétérogénéité spatio-temporelle des glandées, une augmentation du nombre de régions de provenances entraînerait une difficulté croissante

d'approvisionnement du marché et une augmentation des échanges entre régions de provenance ;

■ **critères de sélection des peuplements sélectionnés (pureté spécifique, qualités phénotypiques et sanitaires)** : le nombre de peuplements retenus est très inférieur à celui des candidats et une augmentation du nombre de régions de provenances obligerait à une réduction de ces contraintes afin de disposer de plusieurs peuplements sélectionnés dans chacune d'entre elles (voir article Bilger et al. p. 51). Certaines nouvelles régions de provenances du chêne sessile ne comportent d'ailleurs pas encore de peuplements sélectionnés (QPE100, QPE201, QPE403, QPE500 et QPE601 (MAAPAR, 2003)).

Les contraintes technico-commerciales ont donc conduit à adopter des stratégies différentes pour le



A. Durcouso, Inra Bordeaux

Exemple d'arbre issu d'un grand peuplement français (forêt domaniale de Réno Valdieu). À l'âge de 7 ans, il montre une forme et une vigueur exceptionnelles. La forme a été notée 9 sur une échelle de 1 à 10 ; seuls les grands crus européens produisent des arbres pouvant atteindre les notes 9 et 10

chêne sessile et pour le chêne pédonculé :

■ **réduction du nombre de régions de provenances pour le chêne pédonculé :**

c'est une espèce de vallées. Les besoins pour ce type de milieu sont marginaux car les ripisylves sont rares. La majorité des 6 000 000 plants commercialisés sont plantés hors station. Nous pouvons nous attendre à une forte réduction future de ces reboisements résultant d'une meilleure prise en compte des exigences écologiques de cette espèce et de la protection des ripisylves. Très peu de données sur la diversité génétique sont disponibles pour le chêne pédonculé. Le redécoupage fut organisé dans ce cas sur des bases écologiques. Comme le chêne pédonculé est une espèce de vallée, les régions de provenances ont été définies selon une logique de bassins versants. Du fait des différentes contraintes évoquées plus haut, le nombre de régions de provenances a du être réduit à sept : QRO202 pour la vallée du Rhin, QRO203 pour celle de la Saône, QRO100 pour les vallées de la Loire et de la Seine,

QRO361 pour le bassin de l'Adour, QRO301 pour le bassin Nord de la Garonne, QRO201 pour ceux de la Meuse et de la Moselle et QRO421 pour le Massif central.

Dans le cadre de la réhabilitation des ripisylves, un raisonnement génétique plus poussé est nécessaire et adapté à chaque cas. Le reboisement s'effectuera alors en dérogation.

■ **légère augmentation du nombre de régions de provenances pour le chêne sessile :**

cette essence des plaines et collines devrait rester une essence majeure de reboisement car c'est une espèce potentiellement intéressante dans le cadre de la reconstitution des peuplements après les tempêtes de décembre 1999 et également pour remplacer les 1 800 000 ha de chêne pédonculé situés hors station optimale. Les populations de chêne sessile se différencient fortement pour les caractères quantitatifs (phénologie, croissance, forme...). Cette structuration résulte de pressions de sélection qui ont donné des adaptations* locales. La sagesse requiert donc de limiter les transferts de populations ; pour cela le nombre

de régions de provenances a été augmenté et le nombre de régions d'utilisation par région de provenance a été réduit.

Le nouveau découpage des régions de provenance donné dans la figure 5 résulte ainsi d'un difficile compromis entre les contraintes administratives, socio-économiques et les connaissances scientifiques.

Les conseils de sagesse

Les résultats de la recherche confortent et renforcent les bonnes pratiques sylvicoles. Considérée comme prioritaire par l'ONF (voir Oddou et al. page 3), la régénération naturelle n'est cependant conseillée que si l'espèce objectif est dominante (chêne sessile vs. pédonculé) et si les semenciers sont de bonne qualité phénotypique. Si ces conditions ne sont pas remplies, le gestionnaire doit se tourner vers la plantation et reboiser au minimum avec du matériel issu de peuplements sélectionnés de sa région de provenance afin de réduire les transferts de populations. Nous conseillons fortement d'utiliser le peuplement sélectionné le plus proche

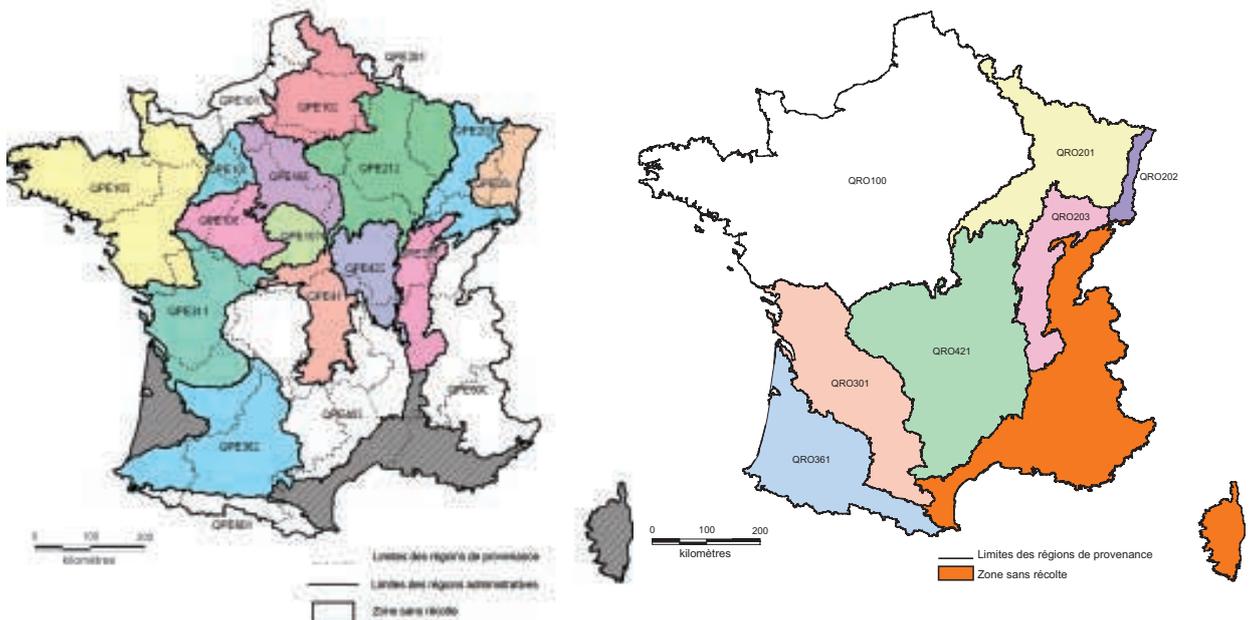


Fig. 5 : cartes des nouvelles régions de provenance des chênes sessile et pédonculé (MAAPAR, 2003)

(géographiquement ou écologiquement) dans sa région de provenance surtout s'il s'agit d'un « grand cru ». Une telle évolution nécessite la généralisation des contrats de culture. Les diverses techniques disponibles actuellement aux niveaux de la récolte et de la conservation des semences, et de la production des plants devraient rendre les pénuries relativement rares. En outre, les informations suivantes doivent être consignées dans le sommier de la forêt :

■ en cas de régénération naturelle : la densité et la qualité des semenciers, le nombre, l'abondance et la répartition des glandées,

■ en cas de régénération artificielle : l'origine du matériel planté.

Ce message s'affinera dans un avenir proche grâce aux résultats des travaux de génétique en cours et évoluera probablement sur le long terme pour faire face aux changements climatiques globaux, en s'infléchissant vers l'injection, dans les populations autochtones, de gènes d'adaptation aux nouvelles conditions de croissance que rencontreront les plantes. Cela demande bien entendu de meilleures connaissances sur les conditions climatiques du futur, sur les mécanismes adaptatifs et aussi de mettre au point de nouvelles techniques de gestion des ressources génétiques.

Les recherches s'orientent de plus en plus sur les bases génétiques de l'adaptation en identifiant les gènes impliqués dans la résistance à la sécheresse, à l'hydromorphie, dans la date du débourrement puis en recherchant des variants* à l'intérieur de ceux-ci. Les tests de provenances devront être évalués régulièrement car ils fourniront de précieuses informations sur les composantes génétiques des différentes performances sylvicoles.

Alexis DUCOUSSO

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton
ducoussou@pierroton.inra.fr

Jean-Marc LOUVET

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton
jean-marc.louvet@pierroton.inra.fr

Marc FAUCHER

Inra, unité expérimentale
Orléans
marc.faucher@orleans.inra.fr

Pierre LEGROUX

Inra, unité expérimentale
Nancy
legroux@nancy.inra.fr

Pascal JARRET

ONF, DT Centre-Ouest
Service techniques et recherche,
Boigny sur Bionne
pascal.jarret@onf.fr

Antoine KREMER

Inra, UMR Biodiversité gènes et écosystèmes
Pierroton
antoine.kremer@pierroton.inra.fr

Remerciements

Plus de 60 personnes ont participé à la mise en place et à l'évaluation du réseau de tests de provenances* de chêne sessile. Cet article est le fruit de leurs collaborations et de leurs investissements dans ce projet sur la génétique des chênes. Les auteurs remercient les équipes de terrain de l'ONF en FD de la petite Charnie, de Vierzon, de Vincennes et de Sillegny, les équipes de recherche et développement des territoires Centre-Ouest, Bourgogne et Lorraine et les unités expérimentales de l'Inra d'Orléans et de Nancy. Depuis le début, ce programme a été soutenu très fortement par la direction technique, département recherche de l'ONF.

Bibliographie

BREWER S, CHEDDADI R., de BEAULIEU JL, REILLE M, 2002. The spread of deciduous throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, pp. 27-48

MAAPAR. Direction générale de la forêt et des affaires rurales, Cemagref, 2003. *Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : régions de provenance, variétés améliorées*. 174 p.

DUCOUSSO A., BACILIERI R., DEMESURE B., DUMOLIN-LAPEGUE S., KREMER A., PETIT R., ZANETTO A., 1997. Structuration géographique de la diversité génétique chez les chênes à feuilles caduques européens. *Bulletin Technique de l'ONF*, n° 33, pp. 7-19

DUCOUSSO A., LOUVET J.M., JARRET P., KREMER A., 2004. Geographic variations of sessile oak in French provenance tests. *Tsukuba, Japon*, sous presse.

KREMER A., ZANETTO A., DUCOUSSO A., 1997. Multilocus and multitrait measures of differentiation for gene markers and phenotypic traits. *Genetics*, vol. 145, n° 4, pp. 1229-1241

KREMER A., PETIT R., 2001. L'épopée des chênes européens. *La Recherche*, n° 342, pp. 40-43

PETIT R.J., PINEAU E., DEMESURE B., BACILIERI R., DUCOUSSO A., KREMER A., 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, vol. 94, n° 18, pp. 9996-10001

SPEIGHT M.R., WAINHOUSE D., 1989. *Ecology and management of forest insects*. Oxford : Clarendon press. 373 p.

STREIFF R., DUCOUSSO A., KREMER A., 1998. Organisation spatiale de la diversité génétique et flux polliniques dans une chênaie mixte. *Genetics Selection Evolution*, vol. 30, suppl. 1, pp. S137-S152

ZANETTO A., KREMER A., 1996. Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (Matt) Liebl. 1. Monolocus patterns of variation. *Heredity*, vol. 76, n° 4, pp. 421-423

Les variétés issues de vergers à graines



G. Philippe, Cemagref Nogent-sur-Vernisson

Verger à graines d'épicéa commun

Le recours en forêt aux variétés améliorées* se fait le plus souvent dans le cadre de boisement ou de reboisement et plus rarement d'enrichissement d'une forêt existante. Dans ce contexte, les objectifs de production sont clairement affichés. De manière à valoriser au mieux le potentiel des variétés améliorées et à rentabiliser le surcoût éventuel⁽¹⁾ lié à l'achat de ces variétés, le recours à des traitements sylvicoles plus intensifs sera nécessaire. C'est clairement dans ce contexte qu'ont été développés les principaux programmes d'amélioration génétique tant en France que dans le reste du monde, d'abord pour les essences résineuses et plus récemment, pour certains feuillus.

Parmi les méthodes de diffusion du progrès génétique, la production en masse des variétés forestières se fait le plus couramment par voie sexuée en

vergers à graines. Les autres voies de multiplication en masse (essentiellement par bouturage) ne concernent actuellement que quelques essences comme le peuplier et dans une moindre mesure le merisier.

De très gros efforts ont été consentis en France par l'État pour l'installation de tels vergers avec le concours de l'Inra, du Cemagref et de l'ONF (tableau 1 en fin d'article). La plupart d'entre eux sont maintenant gérés par un groupement d'intérêt économique (GIE) associant les établissements Vilmorin et l'ONF.

Comme on le voit dans ce tableau, ces vergers concernent deux types de variétés :

- les unes issues de sélection* de matériel autochtone* (pin maritime des Landes, pin sylvestre de l'Est de la

Définition

Les vergers à graines sont en fait des plantations d'arbres sélectionnés, installées et conduites (traitements florifères) sur plusieurs dizaines d'années de manière à produire régulièrement et abondamment sous forme de graines des variétés identifiées, stables dans leur composition génétique et reflétant le niveau d'amélioration atteint dans le programme d'amélioration au moment de leur installation.

France (Hanau, Haguenau), épicéa commun (Haut-Jura, Champois), pin laricio de Corse, merisier et frêne) : elles seront utilisées de préférence dans l'aire naturelle de l'espèce,

- les autres représentées par des populations non autochtones : elles seront utilisées en reboisement en

résumé

La forme la plus courante de diffusion du progrès génétique se fait à partir de variétés issues de vergers à graines. Outre des gains biologiques et écono-

miques déjà perceptibles pour un ou plusieurs caractères au niveau d'une parcelle mais démultipliés à l'échelle d'un massif, cette forme de variété apporte aux reboisements d'autres garanties et avantages. En particulier,

grâce à leur mode de sélection et à leur base génétique souvent large et stabilisée dans le temps, des niveaux de performances eux-mêmes stables dans l'espace et dans le temps sont assurés.

(1) Ce prix d'achat peut être très semblable (cas de la Belgique)

* Voir glossaire p 117

dehors de leur aire naturelle *sensu stricto*. Elles concernent bien sûr les essences exotiques* comme le douglas, le sapin de Bornmüller et le pin de Calabre, mais aussi de nombreuses espèces indigènes comme l'épicéa commun (Beskides, Baltique), les mélèzes d'Europe (Sudètes, Centre Pologne) et hybride, le pin laricio (Corse) et le pin sylvestre (populations polonaises). Dans ce contexte de reboisement hors aire naturelle, les tests de comparaison de provenances* nationaux et internationaux ont souvent montré que ces populations non autochtones étaient le plus souvent plus plastiques, mieux adaptées et plus performantes que les populations françaises souvent montagnardes (Bastien C., 1994 ; Pâques L.E., 1996 ; Van de Sype H., 1994, 2003).

Choix des génotypes et bases génétiques des vergers

Hormis pour le pin maritime, les variétés synthétiques* actuellement commercialisées en France sont issues de vergers de première génération, créés avec un souci premier d'autonomie d'approvisionnement. Comme telles, elles ne sont donc pas le fruit d'un processus d'amélioration *sensu stricto* (impliquant recombinaison*, évaluation et sélection). Les progrès attendus de ces variétés correspondent donc clairement à la combinaison de deux niveaux distincts de sélection dans les populations* « sauvages » au sein de l'aire naturelle :

- le premier au **niveau « population »**, par identification des meilleures populations au travers de réseaux expérimentaux nationaux et le plus souvent internationaux (tests de comparaison de provenances). Dans ces tests multisites, sont comparées et évaluées des populations autochtones couvrant l'aire naturelle de l'espèce, pour des



Vergers à graines de pin maritime de première génération

G. Philippe, Cemagref Nogent-sur-Vernisson

caractères d'adaptation* (survie, résistance aux agents biotiques et abiotiques) et des caractères d'intérêt économique (croissance, architecture, qualité du bois, etc.).

- Le second au **niveau « individuel »** par sélection phénotypique* d'individus (« arbres-plus* ») au sein de la (des) meilleure(s) population(s) identifiée(s). Celle-ci se fait sur la base de critères morphologiques (état sanitaire, vigueur, architecture, etc.) généralement par comparaison directe aux arbres voisins. Son efficacité dépend de multiples facteurs dont la pertinence des critères d'observations utilisés, la pression de sélection* exercée et le niveau de contrôle génétique* de ces caractères (souvent non connu à ce stade).

- Une troisième étape peut considérablement améliorer la valeur moyenne de ces vergers. Sur la base des résultats de tests multisites (tests de descendance) permettant d'évaluer la valeur génétique de chaque composant de

ces vergers, une éclaircie « génétique » peut être programmée. Les meilleurs génotypes* seront favorisés soit par une récolte sélective, soit par élimination des génotypes les moins performants. À ce jour, seuls les vergers de pin laricio de Corse et de pin maritime de 1^{ère} génération ont été éclaircis sur une base génétique. Mais comme de tels tests ont été mis en place pour presque toutes les essences, une éclaircie génétique des autres vergers est également prévue à plus ou moins court terme.

Pour le pin maritime, des **vergers de deuxième génération** (et bientôt de troisième génération) ont été (ou seront prochainement) installés. Contrairement aux vergers de 1^{ère} génération installés à partir de clones* sélectionnés sur valeur phénotypique*, ces vergers sont installés directement à partir de clones sélectionnés sur valeur génétique et apportent des gains génétiques nettement supérieurs.

abstract

Genetic improvement of forest trees is traditionally spread out using varieties mass-produced in seed orchards. They bring both biological and economic

gains for one or several criteria, that are already visible at a local scale but mostly amplified at regional levels. In addition, this kind of variety offers some other guarantees and advantages to plantations. One can particularly men-

tion regular performance levels both over space and time, due to a broad and stable over time genetic base but also to selection schemes.

(2) Quelquefois à partir des tests de provenances



A. Raifin, Inra Bordeaux

Hybride Landes x Corse de pin maritime, sélectionné pour la vigueur et la forme

Le nombre de génotypes (clones ou familles*) installés dans ces vergers est souvent élevé à l'installation (tableau 2) de manière à assurer une base génétique large même après la réalisation d'une éclaircie génétique. La diversité génétique* est également assurée par un choix de génotypes issus soit d'origines très diverses, soit de plusieurs peuplements intra-origine.

Installation et gestion florifère des vergers

De manière à assurer une production abondante, régulière et représentative de la variété sélectionnée, diverses précautions sont prises visant à :

- choisir des sites non gélifs et si possible florifères,
- isoler géographiquement le verger de manière à éviter des pollutions

génétiques* par du pollen de peuplements ou d'arbres extérieurs au verger, ■ répartir spatialement les ramets des mêmes clones ou les individus des mêmes familles ; cette mesure vise à limiter la pollinisation* des arbres-mères par du pollen d'individus apparentés et ainsi à éviter les risques d'une dépression de consanguinité*, et donc au contraire à favoriser au maximum le brassage génétique au sein du verger, ■ en complément du point précédent, favoriser la panmixie* en conduisant une gestion florifère intensive du verger : par différents traitements mécaniques (annélation, taille, cernage racinaire, etc.) ou chimiques (application d'hormones, fertilisation) ou une combinaison des deux, l'objectif étant d'induire et stimuler la floraison du maximum d'arbres-mères dans le verger. Dans certains vergers, un apport artificiel de pollen (supplémentation pollinique) est également nécessaire

Espèce	Verger		Nombre de génotypes	
			Installés	efficaces ⁽¹⁾
Douglas	PME-VG-001	Darrington	70 C	58 C
	PME-VG-002	La Luzette	343 C	214 C
Épicéa commun	PAB-VG-001	Rachovo	50 C	49 C
Mélèze d'Europe	LDE-VG-001	Le Theil	177 C	166 C
	LDE-VG-002	Cadouin	121 C	112 C
Mélèze hybride	LEU-VG-001	Lavercantière	1 C + 1 famille de pleins-frères	2.7 C
Pin laricio Calabre	PLA-VG-002	Les Barres-Sivens	98 C	89 C
Pin laricio Corse	PLO-VG-001	Sologne-Vayrières	92 familles 1/2 frères	29 familles ⁽²⁾ -> 116 C
	PLO-VG-002	Corse-Hte Serre	52 familles 1/2 frères	20 familles ⁽²⁾ -> 80 C
Pin maritime	PPA-VG-005	Hourtin/Berdillan	34 familles 1/2 frères	34 familles -> 136 C
	PPA-VG-006	Mimizan	34 familles 1/2 frères	34 familles -> 136 C
	PPA-VG-007	St-Augustin	34 familles 1/2 frères	34 familles -> 136 C
Pin sylvestre	PSY-VG-002	Taborz - Hte Serre	155 C	114 C
Sapin Bornmüller		Lot : Bouriane & Ségala VG1 : 67 C VG2 : 48 C	VG1 : parcelle 700	VG2 : parcelle 710
				- ⁽³⁾
Sapin Nordmann		Bout	45 C	- ⁽³⁾
Frêne commun	FEX-VG-001	Les Ecoulouettes	32 C	27 C
Merisier		Absie	62 familles de 1/2 frères	- ⁽³⁾
		Cabreret	20 C	- ⁽³⁾

C : clone VG : verger à graines

(1) ce paramètre permet de mettre en évidence les déséquilibres d'effectifs entre génotypes qui participeront à la production de la variété

(2) verger ayant subi une éclaircie génétique

(3) non communiqué car le verger ne produit pas encore de graines

Tab. 2 : base génétique des vergers commercialisés

Espèce	Variété	Caractères	Gain espéré ou réalisé (% du témoin)	Âge (ans)	Référence
Épicéa commun	PAB-VG-001	Hauteur totale	+20	11	Van de Sype, 2003
	Rachovo-VG	Tardiveté du débournement	0	6	
Douglas	PME-VG-002 La Luzette-VG	Accroissement hauteur	+12	6	Héois, comm.pers.
		Tardiveté débournement	0		
		Nbre moyen de fourches/arbre	-17		
		Densité branchaison	-15		
Mélèze hybride	LEU-VG-001 FH201	Chancre Volume	= Mélèze Japon >+60	> 35	Philippe et al. 2002 ; Pâques, 1996
	Lavercantière-PF	Rectitude tige	idem ou > M. Japon et M. Europe		
Pin laricio Corse	PLO-VG-001 Sologne-Vayrières-VG	Hauteur totale Fourchaison	+11 à +24 0	7	Guibert, 1997
Pin maritime	VG F1	Volume Rectitude basale Qualité branchaison Nombre d'arbres d'avenir	+ 15 +15 +10 x 2	15	Alazard et Raffin, 2002
	VG F2	Volume Rectitude tige	+30 +30	>13	Alazard et Raffin, 2002

Tab. 3 : gains génétiques attendus (ou réalisés) pour quelques variétés issues des programmes d'amélioration génétique français

par exemple de manière à augmenter la proportion de graines hybrides dans les vergers d'hybridation* de mélèze.

Ces opérations qui visent à favoriser tant quantitativement que qualitativement la production de graines des variétés améliorées ont forcément un coût qui se répercutera sur le prix moyen des plants en pépinière.

Qualité des variétés produites

Dès cette étape d'installation des vergers de 1ère génération – donc avant même tout processus d'amélioration – des gains très importants ont été obtenus : d'une part en valeur relative par rapport au matériel « non amélioré »

mais plus encore en valeur absolue par effet multiplicatif sur l'ensemble des reboisements effectués avec ces variétés (Lesgourgues, 2002). Si l'efficacité de la sélection individuelle est parfois faible (Tamm, 2000) – malgré des résultats variables entre espèces (Kowalczyk, 2002 ; Zobel et Talbert, 1984 ; Wright, 1982) – le choix et le regroupement en vergers des meilleures populations et individus est une source de gain indéniable. Différents exemples sont donnés (voir figure 1 et tableau 3) et exprimés par rapport à des témoins du commerce, le plus souvent des peuplements sélectionnés. La plupart des résultats sont obtenus à partir de tests de descendance à un âge juvénile. Certains correspondent à des gains théoriques, dits « espérés », obtenus par calcul à partir des paramètres génétiques, d'autres sont des gains observés, dits « réalisés », c'est-à-dire directement mesurés sur la variété par rapport aux témoins.

Mêmes juvéniles, la plupart de ces résultats peuvent d'une part être considérés dès à présent comme fiables pour certains caractères comme le débournement végétatif, la densité du bois, ou la résistance aux maladies, qui



G. Philippe, Cemagref Nogent-sur-Vernisson

Injection d'hormones (gibbérellines) en verger à graines d'épicéa commun. Il s'agit là d'une technique d'induction florale visant à stimuler et homogénéiser la floraison entre tiges du verger à graines

ont montré une bonne stabilité dans le temps, ou d'autre part, être valorisés dès les premiers stades de la plantation : en effet, un gain juvénile en hauteur se traduit souvent par une sortie plus rapide de l'emprise de la végétation concurrente et du gibier, et donc par un gain financier sur les dégagements et les protections contre le gibier. Enfin, cette croissance juvénile rapide se traduit souvent par la possibilité de réduire la révolution de la plantation en atteignant plus rapidement le diamètre-cible et donc d'augmenter la rentabilité de son investissement tout en réduisant les risques liés aux agents abiotiques par exemple.

Si les gains apportés par ces variétés sont déjà appréciables à l'échelle de la parcelle de plantation, c'est surtout par l'effet multiplicatif des reboisements à l'échelle du massif que la démonstration de leur intérêt s'illustre le mieux. Le meilleur exemple récent est donné par Lesgourgues (2002) sur pin maritime. À ce jour, les plantations réalisées entre 1980 et 2000 (80 000 ha) avec du matériel amélioré de 1^{ère} génération devraient apporter un supplément de volume en bois estimé entre 1,8 à 2,7 millions de m³. Pour les reboisements des 20 prochaines années, on peut raisonnablement estimer le surplus de production entre 10,7 et 17 millions de m³ (3).

Un calcul économique très détaillé montre de la même manière au Québec que le bénéfice économique lié à l'utilisation de variétés améliorées d'épicéa commun atteindrait entre 17 % et 27 % suivant la qualité du site (Côté et al., 1999).

Outre les bénéfices directs sur les caractères économiques mais aussi pour certaines espèces sur les caractères adaptatifs*, le recours aux variétés issues de vergers à graines apporte un certain nombre de garanties supplémentaires que n'apporte pas forcément la régénération naturelle :

- une base génétique « large » : ces vergers ont été constitués très souvent (tableau 2) à partir d'un assez grand nombre de géniteurs (clones ou

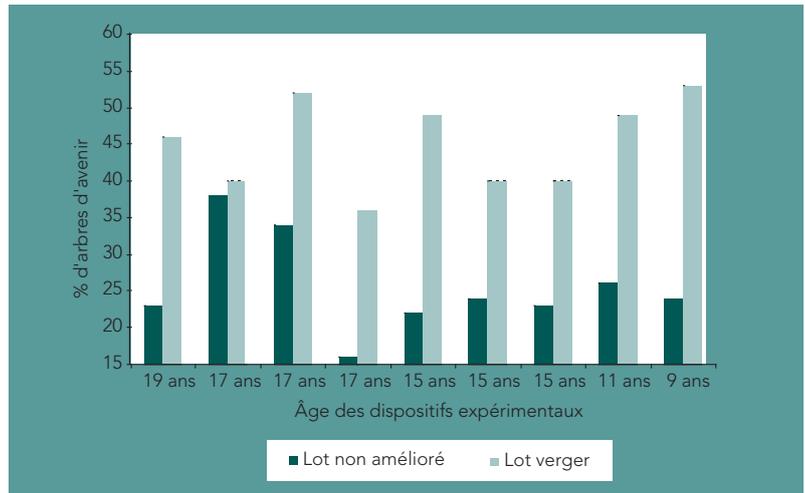


Fig. 1 : fréquence comparée d'arbres d'avenir pour les lots issus de vergers F1 de pin maritime (en bleu) et de témoins non améliorés (en vert). Voir aussi tableau 3 (Communiqué par A. Raffin)

familles) de pedigrees connus et non apparentés, assemblés à partir de peuplements distincts et représentant intrinsèquement une variabilité forte ;

- une base génétique « stable » : figée dès le départ par le choix des géniteurs, la base génétique de ces variétés est aussi plus stable d'une récolte à l'autre. Cette stabilité est garantie par une optimisation du brassage pollinique qui fait intervenir le plus grand nombre possible de géni-

teurs grâce d'une part à une disposition optimisée des géniteurs dans les vergers et d'autre part éventuellement, une stimulation florale ;

- avec en corollaire, des performances « stables dans le temps » : sélectionnées pour des propriétés particulières, ces variétés seront reproduites essentiellement « à l'identique » d'une année de récolte à une autre ;

- et des performances « stables dans l'espace » : hormis quelques variétés



Pépinière de Guéméné Pentfao

Vergers à graines expérimental de merisier

(3) selon que 50 ou 80 % des régénérations soient réalisées avec du matériel amélioré (vergers de 2^{ème} génération)

sélectionnées pour des milieux particuliers (ex. Hautes-Chânes du Jura en épicéa), la plupart des variétés ont été choisies à partir de dispositifs multisites pour leur faible interaction avec le milieu (variétés « plastiques »).

En comparaison, lors d'une régénération naturelle, le nombre d'arbres semenciers par unité de surface est généralement faible à l'échelle d'une parcelle et de pedigrees inconnus (notamment avec des risques d'apparement possible) ; le brassage pollinique est probablement moins efficace et évolutif au cours de la régénération (les géniteurs changent). Intuitivement, il ne semble donc pas du tout évident que la variabilité génétique* observée à l'intérieur d'une régénération naturelle soit plus forte à l'échelle d'une parcelle que celle d'une régénération artificielle réalisée à partir d'une variété issue de vergers à graines⁽⁴⁾. Néanmoins, cela reste encore largement à prouver : des travaux sur ce thème sont engagés entre autres par l'Inra et l'ONF sur merisier et pin sylvestre.

Comme on l'a vu précédemment, les variétés issues des vergers à graines ont généralement été sélectionnées pour plusieurs critères d'importance économique, parfois en assurant un compromis entre caractères liés défavorablement (ex. vigueur-densité du bois chez l'épicéa, vigueur-fourchaison chez le pin laricio). De plus pour des raisons d'économie, les améliorateurs ont recherché de préférence des variétés plastiques, présentant une faible interaction avec le milieu. Elles ont donc un large spectre d'utilisation à travers la France, bien entendu dans les milieux convenant à l'essence. Comme indiqué plus haut, les variétés issues de matériel non autochtones ne seront pas *a priori* recommandées pour les reboisements dans l'aire naturelle de l'espèce pour des raisons de protection de la ressource génétique locale ; on préférera alors les variétés améliorées ou les variétés de peuplements semenciers classés, issues de matériel indigène.

Enfin, à ce jour nous n'avons pas connaissance de cas où l'adaptation* de variétés améliorées serait moins bonne que celle d'origines locales.

Luc E. PÂQUES

Inra, unité amélioration génétique et physiologie forestière
Orléans
paques@orleans.inra.fr

Bibliographie

ALAZARD P., RAFFIN A., 2002. L'amélioration génétique du pin maritime en Aquitaine : des gains génétiques toujours plus importants. Forêt entreprise, n° 148, pp. 26-30

BASTIEN C. 1994. Pin sylvestre. in L'amélioration génétique des essences forestières. Forêt entreprise, n° 96, pp. 49-51

CÔTÉ J.F., DAOUST G., MASSE S., PRÉGENT G., 1999. Economic impact of genetic improvement of Norway spruce. Sainte-Foy : Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre. Research note, n° 8. 4 p.

EL-KASSABY Y.A. 2000. Impacts of industrial forestry on genetic diversity of temperate forest trees. Matyas C.Ed. Forest genetics and sustainability, vol. 63, pp. 155 - 169

GUIBERT M., 1997. Les variétés améliorées de pin laricio de Corse issues des vergers à graines de familles. Revue Forestière Française, vol. 49, n° 6, pp. 545-556

KOWALCZYCK J., 2002. Analysis of accuracy of phenotypic selections based on European larch half-sib progeny test results. In : Pâques L.E. ed., Symposium LARIX 2002, Gap, 16-21 septembre 2002, Orléans : Inra.

LESGOURGUES Y., 2002. L'amélioration génétique du pin maritime en Aquitaine : un impact économique significatif. Forêt-entreprise 148, pp. 41-43

PÂQUES L.E., 1996. Variabilité naturelle du mélèze : 1. Mélèze d'Europe : bilan de 34 ans de test comparatif de provenances. Annales des Sciences Forestières, vol. 53, n° 1, pp. 51-67

PHILIPPE G., CURNEL Y., JACQUES D., LEE S., MATZ S., 2002. Performances of hybrid larch (*Larix x eurolepis* Henry) varieties across Europe : early results for survival, stem form and growth rate. In : Pâques L.E. ed., Symposium LARIX 2002, Gap, 16-21 septembre 2002, Orléans : Inra.

TAMM U., 2000. Of the application of selection principles in forestry. Akadeemilise Metsaseltsi Toimetised, n° 11, pp. 133-144

VAN DE SYPE H., 1994. Épicéa commun. In : L'amélioration génétique des essences forestières. Forêt entreprise, n° 96, pp. 52-55

VAN DE SYPE H., 2003. Épicéa commun : variété dite « Verger à graines Rachovo ». Rapport final projet GIS VFA.

WRIGHT J.W., 1976. Introduction to Forest Genetics. New York : Academic Press. 463 p.

ZOBEL B.J., TALBERT J.T., 1984. Applied Forest Tree Improvement. New York : Wiley. 505 p.

(4) Bien que des résultats préliminaires confirment cette hypothèse (El-Kassaby, 2000)

Espèce	Code du verger ¹	Nom du verger	Site du verger	Origine	Critères de sélection ²	Date d'installation	Surface (ha)	Production (kg graines)
Conifères								
Cyprès vert		Palayson	Roquebrune/Argens (83)	Languedoc-Roussillon + Italie	R	1988 - 1992	1	0
Épicéa commun	PAB-VG-001	Rachovo-VG	Calviac (46)	Rachovo (Ukraine)	C,P,A,QB	1977 - 1985	14	59
		Chapois-Luzette	Lot-Ségala (46)	Chapois	P, C	1976 - 1981	24	0
		Jura-altitude	Calviac (46)	Htes chaînes du Jura	A	1981 - 1987	9	0
		Beskidés	Lot-Ségala (46)	Beskidés	C, P	1979 - 1980	12	0
		Baltique	Lot-Ségala (46)	Baltique	C, P	1982 - 1983	11	0
		Autres vergers	Moidons, Epinal	Jura, Gérardmer				
Douglas	PME-VG-001	Darrington-VG	Lavercantière (46)	Darrington	P,A,QB	1978 - 1990	13,8	753
	PME-VG-002	La Luzette-VG	Souceyrac (46)	américaine	C,P,A	1980 - 1981	34	2457
		Vergers régionalisés (3)	Theil, Sivens et Vayrières	américaine	C,A	1988 - 1990	21	0
		Cendrieux	Sivens (81)	Washington	C,P,A	1982 - 1983	8	0
		1.717	Sivens (81)	Washington	C,P	1983 - 1984	8	0
		Californien	St-Denis-Catus (46)	Californie	C,P	1985 - 1986	6	0
		Autres vergers	Bout, Eu, Ingrannes...	France			17	nc
Mélèze d'Europe	LDE-VG-001	Sudètes -Le Theil-VG	Calviac (46)	Sudètes	C,A,R	1984 - 1987	13,4	63
	LDE-VG-002	Sudètes - Cadouin-VG	Buisson de Cadouin (24)	Sudètes	C,A,R	1978	8,4 -> 5	0
Mélèze hybride	LEU-VG-001	FH 201	Lavercantière (46)	Tyrol / Japon	C,A,R	1978 - 82	5	26
		Lavercantière Barres-VG	Nogent/Vernisson (45)	Tyrol / Japon	C,A,R	1976	0,8	11
		Barres-VG F2	Nogent/Vernisson (45)	frères hybrides	A,C	1993	1	0
		Carnoët-VG F2	Quimperlé (29)	Hybrides	C,A	1995	1	0
Pin laricio Calabre	PLA-VG-002	Les Barres-Sivens-VG	Lisle-sur-Tarn (81)	Aire naturelle (Italie)	C,A	1984	11	225
		Barres-Bout-VG	Gipcy (03)	France	C	1963	2,9	36 clones
		Autres vergers	Nogent/Vernisson (45)				0,58	0
Pin laricio Corse	PLO-VG-001	Sologne-Vayrières-VG	Lavercantière (46)	Région Centre et Bassin parisien	C,A,QB	1976 - 1981	42	3746
		Corse-Hte Serre-VG	St-Denis-Catus (46)	Corse	C,A,QB	1982	14,2	50
		Autres vergers	Nogent/Vernisson (45)				0,30	0

Remarques :

(1) le code des vergers homologués est composé de 3 lettres rappelant le nom latin de l'espèce (ex. PAB = Picea abies) puis du numéro en séquence du verger (ex. VG-001).

(2) les critères de sélection retenus intègrent entre autre la croissance (C), l'architecture (rectitude, branchaison, ...) (A), la phénologie (débourrement) (P), la résistance aux pathogènes (R), certaines propriétés de la qualité du bois (QB).

En italique, variétés non commercialisées à ce jour, soit faute de demandes (épicéa), soit parce que obsolètes (vergers F1 de pin maritime), soit parce que vergers trop jeunes (merisier, pin sylvestre, douglas), ou détruits par la tempête de 1999 (pin maritime) ou la canicule de 2003 (mélèze Centre Pologne)

Tab. 1 : brève description des vergers à graines de l'État, de l'Inra et de l'Afocel (Situation en 2004)

(tableau constitué à partir de diverses sources :

rapport GIS Variétés du futur, 2001 ; CR Cemagref visite VG du Lot, 2001 ; RFF 1986,

Forêt-Entreprise, 1994 et 2002 ; document DGFAR, 2003 ; communication personnelle : I.Bilger et B.Heois, Cemagref)

nc : non communiqué

Espèce	Code du verger ¹	Nom du verger	Site du verger	Origine	Critères de sélection ²	Date d'installation	Surface (ha)	Production (kg graines)
Pin maritime	PPA-VG-005	Hourtin-VF2	Hourtin (33)	Landes	C,A	1988/90	9	nc
	PPA-VG-006	Mimizan-VF2	Mimizan (40)	Landes	C,A	1988/89	58,8	nc
	PPA-VG-007	St-Augustin-La Coubre-VF2	St-Augustin La Tremblade (17)	Landes	C,A	1987/91	74,6	nc
		Berdillan/ Hourtin	Carcans (33)	Landes	C,A	1987/91	57	nc
		Moulis-VF2	Moulis (33)	Landes	C,A	1989-1995		nc
		Beychac-VF2	Beychac (33)	Landes	C,A	1989-1995		nc
		Le Porge-VF2	Le Porge (3)	Landes	C,A	1989-1995		nc
		St-Pée	St-Pée (64)	Landes	C,A		4	0
		St-Sardos-VG	St-Sardos (467)	Landes	C,A	1962-1967	6	3 700
		Sore-VG	Sore (40)	Landes	C,A	1967-1978	100	3 000
		Cabanac-VG	Cabanac (33)	Landes	C,A	1967-1978	60	6 500
		Lavercantière-VG	Lavercantière (46)	Landes	C,A	1967-1978	80	5 600
	Pin sylvestre	PSY-VG-002	Taborz	St-Denis-Catus (46)	Olstyn-Taborz (N.Pologne)	C,A,R	1985/87	10,5
Hte Serre-VG								
Cadouin			Cadouin (24)	Taborz (N.Pologne)	C,A,R	1983	2,4	nc
Haguenau-Hte Serre			St-Denis-Catus (46)	Haguenau	C,A	1989/90	4,5	nc
Haguenau-Vayrières			Lavercantière (46)	Haguenau	C,A	1989/90	4,5	nc
	Autres vergers	Bout (03)	Bitche	C,A	?	?	6	
Pin taeda			Beychac et Cailleau (33)			1993		
Sapin Bormmüller		VG1 : parcelle 700 VG2 : parcelle 710	Lot-Bouriane & Ségala (46)	Turquie	C, P	1986-93	9,96	prévu pour 2005
Sapin Céphalonie		St Lambert	St Lambert (84)	Grèce	C, P	1970-71	6	prévu pour 2010
Sapin géant		Les Barres	Nogent/Vernisson (45)	France	?	?	?	nc
Sapin Nordmann		Les Barres	Nogent/Vernisson (45)	France				
		Bout	Bout (03)	France	?	1965-67	2,4	nc
Feuillus								
Frêne commun	FEX-VG-001	Les Ecolouettes-VG	Forges (61)	Normandie	A,QB	1992	1	155
Merisier		Absie	Absie (79)	Poitou-Charente	R,C	1987	0,54	nc
		Cabreret	Cabreret (46)	France	C,A,R	1997	0,8	0
Noyer hybride		Divers 'vergers' nigra x regia et major x regia			A,R	1987-1996		0
Tulipier de Virginie	LTU-SG-001	Mixe (Pays Basque)	Mixe (64)	USA	C,A	1982	0,5	0
	LTU-SG-002	Sauveterre (Béarn)	Sauveterre (64)	USA	C,A	1981	1,5	0
	LTU-SG-003	Poyanne (Chalosse)	Poyanne (40)	USA	C,A	1984	1,9	0
	LTU-VG-004	Bourran	Bourran (47)	USA	C,A	2006	1	En cours de multiplication
	(Lot et Garonne)							

Remarques :

(1) le code des vergers homologués est composé de 3 lettres rappelant le nom latin de l'espèce (ex. PAB = Picea abies) puis du numéro en séquence du verger (ex. VG-001).

(2) les critères de sélection retenus intègrent entre autre la croissance (C), l'architecture (rectitude, branchaison, ...) (A), la phénologie (débourrement) (P), la résistance aux pathogènes (R), certaines propriétés de la qualité du bois (QB).

En italique, variétés non commercialisées à ce jour, soit faute de demandes (épicea), soit parce que obsolètes (vergers F1 de pin maritime), soit parce que vergers trop jeunes (merisier, pin sylvestre, douglas), ou détruits par la tempête de 1999 (pin maritime) ou la canicule de 2003 (mélèze Centre Pologne)

nc : non communiqué

Tab. 1 suite : brève description des vergers à graines de l'État, de l'Inra et de l'Afocel (Situation en 2004)

Peuplements porte-graines sélectionnés : des réservoirs de graines à la disposition des reboiseurs ; une offre intéressante, insuffisamment valorisée



I. Porquet, DRAF Hte. Normandie

Peuplement sélectionné de hêtre en forêt indivise d'Eu

Plus de 1 700 peuplements porte-graines « sélectionnés » (anciennement appelés peuplements classés), portant sur 20 espèces, sont répartis sur l'ensemble du territoire national (tableau 1 et figure 1). Avec une superficie d'environ 60 000 ha, dont 90 % en forêts publiques, ils constituent, encore à ce jour, la principale source d'approvisionnement en graines pour la production nationale de plants forestiers qui avoisine 50 millions de plants (encadré 1). Mais les récoltes effectuées dans ces peuplements ont fortement diminué au cours de la dernière décennie (figure 2), du fait de la réduction progressive des surfaces de plantations. En effet, pour certains propriétaires, le recours à la plan-

tation est perçu comme une option trop coûteuse, notamment dans un contexte de restriction des aides publiques aux reboisements. Par ailleurs, compte tenu des engagements pris à tous les niveaux en matière de gestion durable, la solution de la régénération artificielle est envisagée avec de plus en plus de réticences par les gestionnaires forestiers. Le principal argument mis en avant est qu'une régénération faisant appel à des processus artificiels pourrait, à long terme, altérer la résilience et la pérennité des écosystèmes forestiers (voir Fady et Lefèvre page 24). Les détracteurs de la plantation redoutent, avant tout, l'introduction d'un nombre limité d'essences ou de provenances qui ne

soient pas locales et qui pourraient s'avérer mal adaptées à long terme, le caractère local étant parfois apprécié à une très petite échelle. En outre, ils craignent que les travaux de préparation du sol ne détruisent les semis naturels d'essences diverses et d'origine locale *a priori* mieux adaptés.

Cependant, il subsiste un certain nombre de cas où la plantation reste la seule solution, si l'on souhaite établir un peuplement en ayant le souci de répondre à des objectifs de production de bois et de rentabilité. Selon une évaluation réalisée à partir des données de l'Inventaire forestier national, sur les 6 millions d'hectares de peuplements traités en futaie régulière, hors

r é s u m é

Malgré le contexte actuel de réduction des surfaces plantées, les peuplements porte-graines sélectionnés sont toujours nécessaires pour pouvoir fournir aux reboiseurs des plants bien adaptés ayant d'assez bonnes

qualités génétiques. Mais on peut se demander si l'utilisation de plants issus des peuplements porte-graines sélectionnés n'a pas un impact sur la diversité génétique des espèces concernées. La démarche de sélection des peuplements porte-graines vise pourtant à échantillonner le plus largement possible la variabilité

génétique existante. L'examen des données sur les récoltes de graines, ainsi que l'analyse succincte de différentes étapes de traitements des semences et de production des plants, font craindre des risques de réduction de la diversité génétique à plus ou moins long terme.

* Voir glossaire p 117

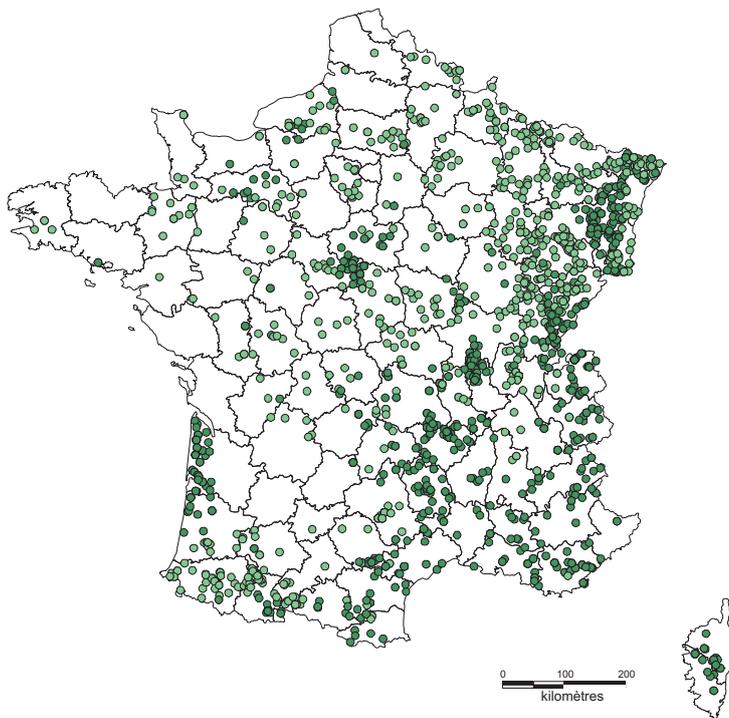


Fig. 1 : localisation des peuplements porte-graines sélectionnés

peupleraies, au moins 51 % des peuplements en âge d'être régénérés le seraient par voie artificielle, soit 18 900 ha par an (Ministère de l'agriculture et de la pêche, 2000).

L'objet de cet article est d'analyser les avantages et les inconvénients des plants issus de récoltes en peuplements porte-graines sélectionnés, du point de vue de leur adaptation et de leur diversité génétique*, par rapport à ceux qui seraient issus de récoltes en peuplements ordinaires⁽¹⁾. Nous procéderons d'abord à un examen critique des règles appliquées pour cette étape de sélection des peuplements porte-graines et nous soulignerons quelques-unes des difficultés rencontrées. Puis nous donnerons un aperçu de l'impact possible des pratiques de récolte, de traitement des graines et d'élevage des plants sur la diversité génétique des lots de plants, tout en évoquant les contraintes liées au contexte actuel du marché des plants.

Quels objectifs pour la sélection des peuplements porte-graines ?

Le travail de sélection des peuplements porte-graines, dont le Cemagref a la charge, a démarré dans les années 1960, soit un peu plus de dix ans après la mise en place du Fonds forestier national. La motivation initiale était d'empêcher que ne soient utilisées, pour les plantations forestières, des provenances françaises ou étrangères dont l'unique intérêt était d'être bon marché et facilement disponibles (bons rendements en pépinière, récoltes de graines faciles). En effet, il est à craindre que des matériels récoltés sur des arbres isolés (risque d'autofécondation*) ou sur des peuplements comportant des arbres mal conformés (risque d'héritabilité* du

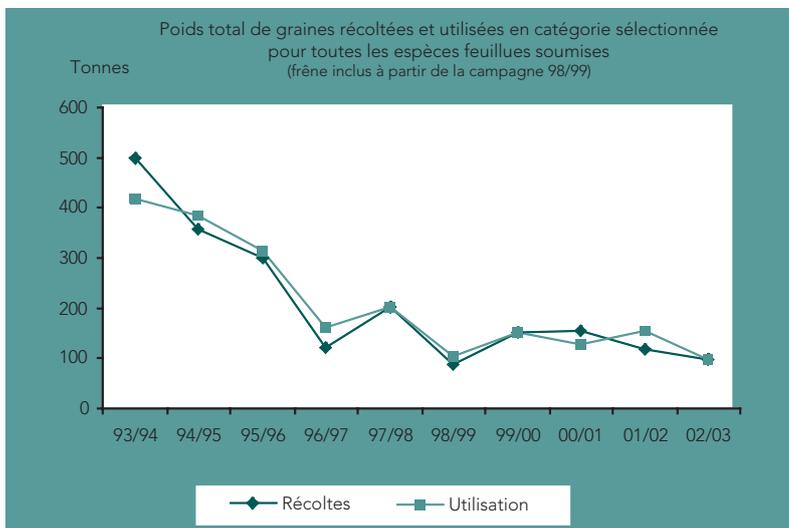


Fig. 2 : évolution des récoltes dans les peuplements sélectionnés au cours des dix dernières années

abstract

In spite of the actual decrease of plantation areas, selected seed stands appear to be still necessary to produce planting stock with correct

genetic characteristics and adapted for afforestation. But one can wonder if such kind of forest reproductive material can produce some impact on the genetic diversity of involved species. Selection strategy for selected seed stands intends to sample

existing genetic variability as widely as possible but analysis of data on seed harvests, seed treatments and nursery technics suggest that some decrease of genetic diversity may occur at short and long term.

(1) Les récoltes de semences forestières hors peuplements sélectionnés ne sont autorisées (en catégorie identifiée) que pour certaines espèces : arrêté du 24 octobre 2003 relatif à la commercialisation des matériels forestiers de reproduction.

Espèce	Catégorie sélectionnée			
	Nombre total de régions de provenances	Nombre de RP avec peuplements sélectionnés	Nombre de peuplements sélectionnés	Surface des peuplements (ha)
Chêne pédonculé	7	7	123	3063
Chêne rouge	3	3	147	520
Chêne sessile	19	16	120	9680
Érable sycomore	6	4	29	313
Frêne commun	9	8	66	880
Hêtre	16	12	164	7197
Merisier	1	1	96	501
Cèdre de l'Atlas	1	1	42	574
Douglas	2	2	180	532
Épicéa commun	14	12	113	7431
Épicéa de Sitka	1	1	2	15
Mélèze d'Europe	5	4	70	900
Pin d'Alep	1	1	31	269
Pin de Salzmann	1	0	0	0
Pin laricio de Corse	3	3	80	6774
Pin maritime	5	4	73	2112
Pin noir d'Autriche	2	2	23	700
Pin pignon	2	1	36	243
Pin sylvestre	14	14	182	9548
Sapin pectiné	14	12	126	8149
Total	126	108	1703	59401

Tab. 1 : régions de provenance (RP) et peuplements sélectionnés par espèce (nov. 2003)

caractère de forme) mais fructifères donnent des résultats très décevants en plantation. Il en est de même des plants originaires de zones très éloignées et écologiquement différentes des zones d'utilisation, qui n'auraient pas prouvé leur adaptation à notre climat : on peut citer le cas des dégâts importants occasionnés par les gels de l'hiver 1985 sur les peuplements de pins maritimes d'origine portugaise.

Cette mission de sélection se poursuit aujourd'hui, dans le cadre de la nou-

velle réglementation nationale sur le commerce des matériels forestiers de reproduction (encadré 1 et Girard *et al.*, 2003), avec comme objectif de satisfaire la demande des reboiseurs, en suivant les évolutions intervenues sur le plan du choix des essences et des qualités génétiques recherchées pour chacune d'elles (productivité, disposition et finesse des branches, absence de fourches...). Les peuplements sélectionnés doivent être bien adaptés aux conditions environne-

mentales ordinaires et être jugés phénotypiquement* supérieurs à la moyenne des peuplements pour les caractères intéressant les sylviculteurs. L'hypothèse implicite que l'on fait ici est que les matériels issus des peuplements sélectionnés auront des caractéristiques phénotypiques meilleures que celles des matériels provenant des peuplements ordinaires de la même région de provenance.

Cependant, l'efficacité de cette sélection de populations, réalisée en forêt, n'est pas forcément acquise car elle dépend à la fois des caractéristiques génétiques propres de ces populations mais aussi des facteurs environnementaux (milieu, climat, flux de gènes* extérieurs...) et du traitement sylvicole qui leur est appliqué. Outre cette préoccupation de fournir des plants bien adaptés et performants, notre souci croissant en tant que sélectionneur de peuplements porte-graines est que les boisements issus de ces plantations possèdent une capacité d'adaptation sur le long terme et n'aient pas un impact négatif sur le patrimoine génétique des populations autochtones* avoisinantes, par le biais de flux de gènes non contrôlables.

Une sélection basée sur différents critères intéressant les forestiers et préservant la diversité génétique

L'intérêt des peuplements porte-graines sélectionnés réside dans le fait que leur localisation est connue avec une grande précision et qu'ils ont fait l'objet d'une sélection conduite au plan national et de manière homogène. L'appréciation relative des peuplements est faite, de façon pragmatique, en tenant compte de trois types de critères (Fernandez, 1993) :

- les critères considérés comme d'ordre génétique : origine, pureté spécifique, variabilité génétique* et conditions de pollinisation ;
- ceux liés à l'appréciation phénotypique globale du peuplement : forme, croissance, qualité du bois (gélivures, etc.) et aspect sanitaire ;

Encadré 1 : place des peuplements sélectionnés dans la réglementation nationale sur la commercialisation des matériels forestiers de reproduction

La production et la commercialisation des plants destinés aux plantations forestières fait l'objet d'une directive européenne, retranscrite dans la réglementation nationale. Récemment modifiée, celle-ci porte actuellement sur 51 essences. Pour toutes les essences de reboisement, hormis le peuplier et dans une moindre mesure le merisier, les plants commercialisés conformément à cette réglementation sont produits à partir de graines. Celles-ci sont récoltées soit à partir de sources de graines identifiées pour les espèces mineures, soit dans des peuplements porte-graines sélectionnés ou des vergers à graines pour les espèces majeures. Pour les principales essences indigènes (chênes sessile et pédonculé, hêtre, sapin pectiné, frêne commun, provenances de montagne de pin sylvestre, mélèze et épicéa commun), les récoltes de graines en peuplements sélectionnés constituent encore la principale, voire la seule, source d'approvisionnement en graines représentatives de provenances françaises. En revanche, pour les essences résineuses, utilisées principalement pour les reboisements de plaines et moyennes montagnes (douglas, épicéa commun, pin sylvestre, mélèze d'Europe, pin laricio de Corse et Calabre et pin maritime), des vergers à graines ont été installés dans les années 1970/80, dans le cadre de programmes d'amélioration génétique. Ils prennent peu à peu le relais des peuplements sélectionnés.

■ enfin les facteurs d'ordre pratique relatifs aux conditions de fructification, de récoltes ainsi que de leur contrôle. L'importance des différents critères varie suivant les espèces, les régions de provenance, les conditions de stations et dans une certaine mesure selon le traitement sylvicole appliqué : par exemple, un traitement en futaie irrégulière ou claire ou en taillis-sous-futaie induit un phénotype moins favorable qu'un traitement en futaie régulière dense sur le plan de la branchaison et de l'aptitude à l'élagage naturel. De plus, comme cette sélection s'appuie sur un échantillon de peuplements forestiers dont l'objectif principal est la production de bois, et non pas la production de graines de bonne qualité génétique, cette tâche n'est pas aisée. Le rôle du sélectionneur est donc d'identifier les peuplements correspondant à un compromis acceptable pour les différents critères, avec une pondération propre à chaque espèce. Seuls les critères dits « génétiques » seront détaillés ici et nous analyserons comment ceux-ci sont pris en compte dans la pratique.

Origine et adaptation générale au milieu

Les peuplements porte-graines sont regroupés au sein de régions de provenance qui constituent en France l'unité de référence pour le commerce des plants (encadré 2). Dans les régions où

l'espèce est indigène*, les peuplements d'origine naturelle sont privilégiés car ils sont supposés

- être bien adaptés à la station sur laquelle ils se développent et
- donner des descendants également bien adaptés, comme cela a été démontré par des tests de descendance dans le cas du chêne sessile (Ducousso et Jarret, 2001).

Les peuplements issus de régénération artificielle sont généralement exclus car, pour toutes les plantations faites avant les années 1970, l'origine des plants est rarement mentionnée précisément dans les archives et il n'est donc pas possible de savoir s'ils proviennent d'une zone géographique suffisamment proche.

Pureté spécifique

La caractérisation des espèces, en tant que type botanique, a été fondée initialement sur des critères morphologiques, mais aussi sur le concept de l'isolement reproducteur. Or, si l'on sait qu'il est possible de distinguer le chêne sessile du chêne pédonculé sur des critères morphologiques, on sait également que ces deux espèces peuvent s'hybrider et que cette hybridation* est un des moteurs où



Production de plants feuillus en racines nues

J. Borthelle, DRAF - SFRFB Aquitaine

dynamique d'évolution de la diversité à l'intérieur de chacune d'elles (voir Fady et Lefèvre page 24).

Cette faculté d'hybridation naturelle entre des espèces considérées comme botaniquement différentes ne justifie pas pour autant que l'on cesse de rechercher des peuplements qui soient le plus purs possible pour la récolte commerciale des lots de semences. En effet, parmi les caractères qui différencient les espèces ou les variétés géographiques, les différences de comportement observées entre le chêne pédonculé et le chêne sessile commencent à être bien connues, tant pour ce qui concerne leurs exigences stationnelles (alimentation en eau et richesse du sol) que leur dynamique de croissance en pépinière et en peuplement dense à longue révolution. De même, on sait maintenant que le frêne commun se différencie du frêne oxyphylle par un débourrement plus tardif, une meilleure rectitude du fût et une branchaison plus favorable. C'est pourquoi les pépiniéristes et les reboiseurs doivent pouvoir connaître, de façon fiable, l'identité et le niveau de pureté « spécifique » des graines et plants qu'ils achètent. L'absence d'arbres appartenant à une autre espèce susceptible de s'hybrider ou d'être confondue, au sein ou à proximité du peuplement sélectionné, est donc considérée comme un critère primordial pour les espèces où ce problème se pose (chênes, frênes...).

La réglementation nationale fixe également des contraintes concernant le niveau de pureté spécifique des lots de graines⁽²⁾. Pour les espèces capables de s'hybrider naturellement, elle prévoit que le taux de pureté spécifique des lots puisse être inférieur à 99 %, à condition que cette valeur soit indiquée lors de leur commercialisation. Mais cette disposition est difficilement applicable car, même dans les cas de peuplements mélangés où la proportion respective des deux espèces est connue précisément, il n'est pas possible d'en déduire le taux de pureté spécifique des semences qui en sont issues. En effet, tout dépend des

Encadré 2 : les régions de provenances, une structuration créée pour faciliter le commerce et limiter les pertes de diversité

Les peuplements porte-graines sont associés au sein de régions de provenance qui correspondent à des zones géographiques soumises à des conditions écologiques suffisamment homogènes et dans lesquelles des peuplements présentent des caractéristiques phénotypiques ou génétiques similaires. Elles constituent en France l'unité de référence pour le commerce des plants. Cette solution permet de limiter les contraintes commerciales en réduisant le nombre de produits mis en ventes et stockés. Elle a comme autre intérêt d'éviter que les reboiseurs ne demandent toujours les mêmes origines (par exemple des « crus » réputés) ou se focalisent sur les peuplements les plus proches mais de taille réduite, ce qui peut entraîner une perte de diversité génétique.

Le découpage de ces régions, défini pour chaque espèce, représente donc un compromis entre d'une part la recherche d'une structuration la plus fine possible, tenant compte des variations à faible échelle du milieu ou de certains caractères génétiques et d'autre part du souci de limiter leur nombre. Ce découpage correspond potentiellement à une différenciation adaptative des différentes populations ; il est révisable si besoin est en fonction de l'avancement des connaissances.

conditions de fructification respectives des deux espèces en présence et du mode de sélection des arbres-mères récoltés. Aussi, dans le cas des chênes blancs européens, nous nous efforçons de choisir comme peuplement porte-graines des parcelles, ou éventuellement des parties de parcelles, où les risques de mélanges sont faibles. Cet objectif n'est cependant pas toujours facile à atteindre, surtout dans les

régions du Nord-Est où les peuplements mélangés prédominent. Signalons enfin que les peuplements sélectionnés peuvent comporter un certain pourcentage d'autres espèces que l'espèce cible dans la mesure où celles-ci ne s'hybrident pas et où leurs semences ne peuvent pas être confondues lors des récoltes.

Effectif des populations et conditions de pollinisation

Pour les besoins des sylviculteurs à court terme, c'est à dire à l'échelle de la première génération, on peut penser qu'il suffit de sélectionner des peuplements bien adaptés et jugés de bonne qualité phénotypique. Toutefois, à plus long terme, pour que les générations suivantes constituées des descendants de cette plantation soient elles aussi capables de s'adapter aux aléas environnementaux futurs, il importe qu'un peuplement porte-graines recèle une part suffisamment représentative de la diversité génétique présente dans la région de provenance de cette espèce.

On considère traditionnellement que le respect de cette dernière condition impose d'exiger un effectif et une densité minimum de semenciers de façon à ce que ces derniers soient en nombre suffisant et assez proches pour pouvoir s'interféconder. Il conviendrait



I. Porquet, DRAF Hte. - Normandie

Peuplement sélectionné de hêtre en forêt domaniale de Lyons

(2) arrêté du 29 novembre 2003 relatif à certaines normes applicables à la production sur le territoire national de matériels forestiers de reproduction

également de s'assurer que les conditions réelles de pollinisation et de fructification permettent bien le maintien de cette variabilité au sein de la génération suivante ; ce qui sous-entend que des croisements puissent se produire entre la plupart des arbres sexuellement matures. Cependant, le calcul exact de la taille de population efficace – c'est à dire l'ensemble des arbres participant effectivement à la production de pollen et d'ovules – n'est pas toujours aisé (encadré 3). D'autre part, les données scientifiques récentes (Streiff *et al.*, 1998 ; Oddou-Muratorio, 2002) révèlent que les flux de pollen se produisent sur des distances bien supérieures à ce qu'on imaginait il y a une dizaine d'années. Il est donc certain qu'une partie des arbres pollinisateurs est située en dehors des limites officielles du peuplement porte-graines, ce qui conduit à un élargissement de la taille effective de la population qui participe à la reproduction.

En pratique, des seuils relatifs au nombre minimal d'arbres fructifères et à leur densité minimale (en fait une surface minimale) ont été définis pour la plupart des essences, en prenant en compte la distribution et le caractère social ou non de chacune des espèces, soit de 40 à 200 arbres fructifères répartis sur 1 à 10 ha (tableau 2).

Encadré 3 : appréciation de la taille efficace* de la population

Les comptages donnant le nombre de tiges par classe de diamètre permettent d'avoir un aperçu de l'effectif de la population. Mais on observe souvent, une année donnée, un écart important entre le nombre d'arbres présents et le nombre d'arbres participant effectivement à la reproduction (c'est à dire la taille efficace) ; de plus certains arbres sont de meilleurs pollinisateurs ou producteurs de semences que d'autres, tous ne fructifient pas simultanément la même année et la production de pollen ou d'ovules varie d'une année à l'autre pour un même reproducteur (voir Fady et Lefèvre page 24).

D'autre part, chez les espèces ayant tendance à drageonner comme le merisier, ce n'est pas le nombre total de tiges adultes qui doit être pris en compte mais le nombre de bouquets correspondant effectivement à des génotypes différents. Et dans le cas du frêne qui a un système de reproduction de type polygame*, ce sont les arbres porteurs de fleurs femelles ou hermaphrodites* et produisant des samares qui devraient être décomptés.

Pour les grandes essences sociales indigènes (chêne sessile, hêtre, sapin pectiné et même frêne commun), les tailles de peuplements sont généralement largement supérieures à ces seuils sauf pour certaines régions de provenance où l'espèce peut devenir marginale. En revanche, pour les espèces disséminées, telles que le frêne ou l'érable sycomore, la règle actuelle est d'au moins une quarantaine d'arbres de plus de 20 cm de diamètre et une densité minimale de 5 tiges/ha. Des comptages spécifiques sont parfois demandés pour vérifier que cette règle est bien respectée. Et même si tous les arbres ne sont pas récoltés, car certains ont des houppiers trop réduits pour rentabiliser une récolte par grimpage, il faut

escompter qu'ils peuvent au moins jouer le rôle de pollinisateurs.

Toujours dans un souci de garantir une bonne diversité génétique des lots de graines récoltées, les peuplements de forme linéaire sont généralement exclus, surtout s'ils sont isolés. En effet, même s'il ne s'agit pas d'alignements artificiels, il est probable que, dans ce type de population, les croisements se fassent préférentiellement entre arbres voisins, ce qui ne permet pas un brassage optimal entre les individus.

Une difficulté supplémentaire : des contradictions entre les différents critères

L'expérience prouve que certaines conditions favorables aux critères phénotypiques sont plutôt défavorables aux critères de récolte ou de diversité génétique. Ainsi pour les essences sociales, les peuplements denses auraient tendance à être privilégiés car ils présentent généralement des caractères favorables (branchaison, élagage) alors qu'ils ont un intérêt limité pour les récoltes (réduction de la taille du houppier et donc de la production de semences). En outre, la prise de conscience de l'importance de la notion de diversité génétique nous incite à accroître la superficie unitaire des peuplements porte-graines mais plus la surface retenue est grande, plus il est difficile de disposer d'un ensemble d'arbres homogènes sur le plan de la qualité. Or ce critère d'homogénéité est justifié par le fait qu'un

Espèce	Surface minimale ha	Nombre minimal d'arbres fructifères
Chêne sessile, Hêtre	10	200
Chêne pédonculé, Chêne rouge, Frêne commun, Merisier	2	50
Châtaignier, Érable sycomore	1	40 arbres ou cépées
Épicéa commun, Sapin pectiné, Mélèze d'Europe, Pin sylvestre, Pin laricio de Corse, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin maritime	2	100
Cèdre de l'Atlas, Douglas, Épicéa de Sitka, Pin de Salzmann, Pin Pignon	1	50

Tab. 2 : surface et effectif minimum par espèce

peuplement dont tous les arbres sont relativement bien conformés est préférable à une juxtaposition d'arbres très beaux et de « loups » de forme médiocre. De même, les distances de flux polliniques efficaces peuvent dépasser plusieurs centaines de mètres, ce qui rend difficilement applicables les consignes d'isolement génétique. En effet, il n'est pas toujours facile de sélectionner des peuplements qui soient hors de portée du pollen émis par des populations voisines considérées comme médiocres ou appartenant à une variété fruitière interféconde (merisier ou châtaignier), voire à une autre espèce susceptible de s'hybrider (cas des peuplements de chêne sessile et chêne pédonculé).

Dans ce contexte, on pourrait être enclin à ne sélectionner des peuplements porte-graines que dans des grands massifs faisant l'objet d'une gestion homogène par grandes unités de surface. Mais de tels contextes n'existent pas pour toutes les espèces ni dans toutes les régions de provenance. Aussi notre souci de disposer de peuplements porte-graines représentatifs de la diversité génétique nous conduit à admettre certains peuplements ne répondant pas à tous les critères évoqués de qualité phénotypique et d'isolement génétique. Dans ce cas, la décision finale de retenir ou non un peuplement résulte généralement d'un compromis dans lequel les critères phénotypiques, même s'ils sont pris en compte, n'ont pas un poids prépondérant, surtout pour les essences disséminées ou secondaires longtemps négligées dans les traitements sylvicoles antérieurs.

Quelle utilisation effective des peuplements porte-graines ?

En moyenne, chaque année, plus de 135 tonnes de graines feuillues et résineuses sont récoltées dans les peuplements sélectionnés (voir tableau 3).

Certaines régions de provenances ne sont jamais récoltées

Actuellement, les récoltes effectuées chaque année portent sur environ 130 à 250 peuplements différents (sur 1 700 au total), en fonction des conditions de



Récolte de cônes de sapin pectiné

URFM-Inra Avignon

fructification, du niveau des stocks et de la demande en graines. Environ un quart des régions de provenance n'ont fait l'objet d'aucune récolte de 1994 à 2001, soit 40 des 157 régions de provenance existant jusqu'en 2002, toutes essences confondues. Pour la moitié d'entre elles, cette absence de récolte peut s'expliquer par une superficie totale des peuplements sélectionnés trop réduite (inférieure à 30 ha). C'est notamment le cas pour une région définie pour le chêne pédonculé et deux régions propres au hêtre. Mais plusieurs régions concernant l'épicéa commun, le sapin pectiné, le pin sylvestre ou bien encore le mélèze d'Europe n'ont fait l'objet d'aucune récolte depuis 1994 alors que la superficie totale des peuplements sélectionnés dépasse 90 ha : il s'agit le plus souvent de régions de provenance où les demandes sont inexistantes car le renouvellement des peuplements se fait exclusivement par régénération naturelle. Dans les autres cas, les demandes sont jugées trop faibles pour justifier le déplacement d'une équipe de grimpeurs, surtout si les conditions de récoltes ne sont pas très

favorables (pentes fortes, arbres très élancés avec houppiers réduits). Pour 26 régions de provenances, toutes essences confondues, il n'existe actuellement pas de stock de graines chez les marchands grainiers. Sur les onze peuplements porte-graines de mélèze du Japon qui ont été sélectionnés, aucun n'a jamais été récolté, faute de fructifications jugées suffisantes par les entreprises récoltantes ; c'est d'ailleurs pour cette raison qu'aucune nouvelle région de provenance n'a été créée en 2002 pour cette espèce.

Parmi les régions de provenances récoltées, certaines sont déficitaires

On constate qu'une récolte plus ou moins importante dans une région de provenance a lieu en moyenne tous les 1 à 3 ans pour les essences feuillues et, hormis le pin maritime, tous les 6 ans pour les essences résineuses dont les graines se conservent généralement plus longtemps. Mais pour une même espèce, la fréquence des récoltes varie selon les régions de provenance : ainsi dans le cas du hêtre, l'ancienne région Nord-Est calcaire a fait l'objet de récoltes presque tous les ans alors que

Espèce	Poids net en Kg		
	Moyenne annuelle	Maximum	Minimum
ESPÈCES FEUILLUES			
Chêne pédonculé	21 700	38 300	9 300
Chêne rouge	20 129	47 500	10 100
Chêne sessile	78 986	136 700	51 600
Frêne commun	600	1 000	300
Hêtre commun	10 757	32 700	0
Merisier	629	1 900	30
Total essences feuillues	134 819	201 520	90 800
ESPÈCES RÉSINEUSES			
Douglas	116	227	3
Épicéa commun	114	712	0
Mélèze d'Europe	40	114	0
Pin d'Alep	22	74	0
Pin laricio de Corse	101	275	0
Pin pignon	29	206	0
Pin sylvestre	85	284	0
Sapin pectiné	303	767	0
Total des principales essences résineuses hors Pin maritime	812	1 691	0

Tab. 3 : quantité annuelle (poids net en kg) de graines récoltées dans les peuplements sélectionnés (moyenne sur 6 ans de 1997 à 2003)

plusieurs régions de la moitié Sud (pourtour du Massif central, Pyrénées et Préalpes) n'ont été récoltées qu'une à deux fois en 8 ans car les conditions sont moins favorables aux récoltes (superficie des peuplements trop faibles pour certaines régions, difficulté d'accès, pente et sous-étage abondant pour d'autres) et les besoins plus sporadiques. De plus, des récoltes régulières ne garantissent pas nécessairement un approvisionnement suffisant : certaines régions qui font l'objet de récoltes fréquentes peuvent être considérées comme déficitaires si les quantités récoltées tous les deux à trois ans ne permettent pas de constituer des stocks suffisants. C'est notamment le cas pour les régions de provenances Nord-Est du chêne sessile et pour le merisier. Pour ce dernier, des récoltes ont lieu pratiquement tous les ans dans 1 à 10 peuplements

sélectionnés mais le volume récolté varie beaucoup suivant les années (de 30 à 900 kg) et ne parvient à couvrir les besoins des pépinières françaises qu'une année sur trois seulement.

Lorsque des demandes de plants existent pour certaines de ces régions de provenances déficitaires, elles doivent être comblées par les autres régions de provenance avoisinantes disponibles sur le marché, en tenant compte des recommandations établies par les organismes de recherche (MAAPAR, 2003). Cette solution, consistant à recourir à d'autres régions de provenances en cas de pénurie, ne doit malgré tout pas se généraliser, notamment pour les espèces indigènes. Il est donc indispensable que les demandes émergentes de plants concernant des régions jamais ou très rarement récol-

tées soient exprimées le plus tôt possible afin que les possibilités et les conditions de récoltes puissent être négociées avec les différents acteurs de la filière, dans le cadre de contrats de culture notamment.

Une minorité de peuplements assure l'essentiel de l'approvisionnement en graines

Le nombre moyen de peuplements récoltés par an et par région de provenance, toutes essences confondues, est de 2,5. Le plus souvent, un seul peuplement est récolté par région de provenance mais, certaines années, plus de 5 peuvent l'être pour le chêne pédonculé et le merisier et même plus de 10 pour le chêne sessile ou le hêtre. Pour le chêne rouge, le nombre de peuplements récoltés est beaucoup plus élevé car les peuplements récoltables correspondent à des parcelles forestières privées de petite surface mais généralement contiguës.

Sur 8 ans (de 1994 à 2001), 868 peuplements sur 1940 ont été récoltés au moins une fois (soit environ 45 %). Parmi ceux-ci, 535 ont été récoltés une seule fois, 228 de 2 à 3 fois et 105 de 4 à 8 fois. Ces 105 peuplements, récoltés au moins une année sur deux, ne représentent que 5 % du nombre total de peuplements inscrits au registre mais



Récolte de cônes par grimpage en forêt de La Joux

J.-C. Bastien, Inra

contribuent pour plus de 50 % au volume de l'ensemble de l'approvisionnement en graines, toutes essences confondues. Comme pour une même espèce, les quantités effectivement récoltées varient beaucoup selon les peuplements, il est intéressant de calculer le « nombre efficace » de peuplements récoltés. Ce paramètre est calculé en effectuant une pondération tenant compte de la quantité récoltée dans chaque peuplement par rapport au volume total récolté une année ou sur une période donnée (encadré 4). Sur la période considérée (de 1994 à 2001), le nombre efficace de peuplements était de 27 pour le chêne sessile, de 11 pour le chêne pédonculé et le hêtre, et de 6 pour le merisier. Mais le nombre efficace de peuplements récoltés une année donnée est beaucoup plus faible ; il se situe autour de 11 pour le chêne sessile, de 4 pour le chêne pédonculé et fluctue de 0 à 17 pour le hêtre et de 1 à 8 pour le merisier.

De même, on constate qu'au sein des peuplements récoltés, ce sont souvent les mêmes parcelles et les mêmes zones qui sont prospectées lors des récoltes, avec malgré tout une légère rotation du fait des variations interannuelles de fructification. En pratique, le nombre d'arbres-mères récoltés par peuplement varie de 10 à 50 pour les espèces récoltées par grimpage (merisier, frêne, sapin pectiné, douglas...) et de 40 à 1000 ou plus pour les essences dont les semences sont récoltées au sol (hêtre, chêne sessile, châtaignier). Même pour les peuplements très étendus (plus de 100 ha), la récolte ne porte chaque année que sur une fraction de la surface ; elle est concentrée sous les arbres les plus fructifères, les zones bien dégagées ou de lisière, sur les layons. Dans le cas des récoltes d'érable sycomore ou de frêne qui étaient effectuées auparavant en coupant le houppier de quelques arbres juste avant leur exploitation, seuls 4 à 5 sujets très fructifères étaient récoltés ; heureusement cette pratique a quasiment disparu depuis que la réglementation impose que les récoltes aient lieu dans des peuplements sélectionnés.

Encadré 4 : nombre de peuplements récoltés et nombre efficace de peuplements selon les espèces

Le paramètre « nombre efficace de peuplements récoltés » **Ne** permet de mettre en évidence que certains peuplements contribuent davantage que d'autres à l'approvisionnement en graines :

$$Ne = 1/\text{Somme}(pi)^2$$

avec pi = poids de graines récolté dans le peuplement i / poids total récolté au cours de l'année n ou pendant une période donnée.

Plus **Ne** est proche du nombre de peuplements récoltés plus la contribution des peuplements récoltés est équilibrée.

■ Exemple de calcul du nombre efficace dans le cas de 3 peuplements de hêtre ayant produit en 2001 respectivement 250 kg (1), 1 tonne (2) et 2 tonnes (3), soit un total de 3 250 kg :

pi = poids de graines récolté dans le peuplement i / poids total récolté au cours de l'année 2001

$$p_1 = 250/3250 ; p_2 = 1000/3250 ; p_3 = 2000/3250$$

$$Ne = 1/((p_1)^2 + (p_2)^2 + (p_3)^2) = 2,09 \text{ peuplements}$$

■ Données pour 3 espèces feuillues : chêne sessile, hêtre et merisier

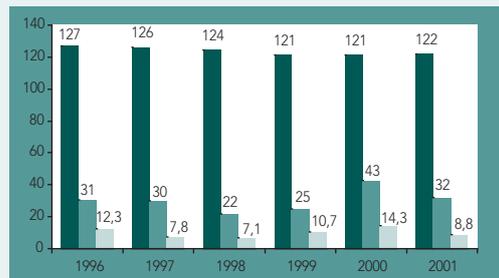


Fig. 3a : récoltes dans les peuplements sélectionnés de chêne sessile de 1996 à 2001

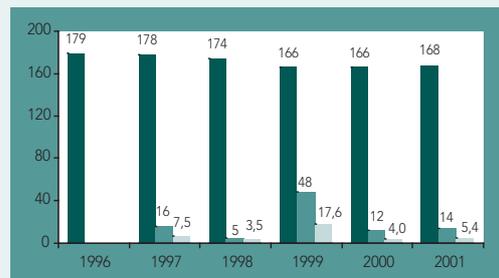


Fig. 3b : récoltes dans les peuplements sélectionnés de hêtre de 1996 à 2001

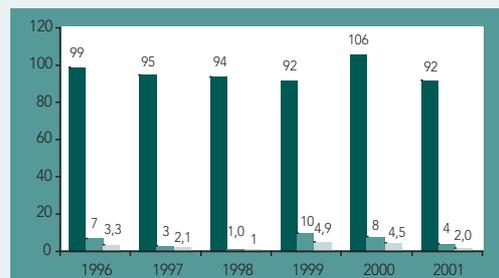
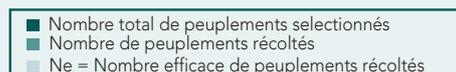


Fig. 3c : récoltes dans les peuplements sélectionnés de merisier de 1996 à 2001



Plusieurs facteurs interviennent pour expliquer le fait que les récoltes se déroulent sur les mêmes peuplements et dans les mêmes parties de peuplements. On peut citer en premier lieu certaines caractéristiques des peuplements plutôt favorables aux récoltes, telles que l'étendue des peuplements pour les essences sociales, le nombre d'arbres adultes pour les essences disséminées, l'abondance, la fréquence et la qualité des fructifications qui résultent à la fois de conditions climatiques locales favorables, d'une structure de peuplement propice au développement des houppiers et d'un bon état sanitaire, et enfin un accès aisé aux zones de récoltes.

Mais le facteur humain est tout aussi important : des récoltes n'ont lieu régulièrement qu'à la condition de pouvoir compter, au sein des entreprises récoltantes et localement chez le gestionnaire, sur des personnels qualifiés facilement mobilisables pour la prévision des fructifications, l'appréciation des conditions de récoltes, l'organisation et le contrôle des chantiers de récoltes. La possibilité de disposer sur place d'une main d'œuvre pour les récoltes de glands ou de facilités pour pouvoir nettoyer le sol avant la pose des bâches ou pour procéder à un premier tri des semences, à leur stockage provisoire ou au dépulpage des merises, explique également que certains peuplements soient plus régulièrement récoltés que d'autres.

Par ailleurs, un facteur économique existe indéniablement : le fait que le prix de vente des graines ait progressé moins vite que le coût de la main d'œuvre rémunérée explique que les récolteurs visent un rendement de récolte le plus élevé possible. Cela les incite à concentrer leurs efforts sur les arbres les plus fructifères et les plus facilement récoltables (arbres produisant de grosses semences dans les zones dégagées, à proximité des routes ou des layons), au sein des peuplements les plus propices. De ce fait, on a mal-



M. Verger, Inra Orléans

Traitement de semences à la sécherie de La Joux

heureusement l'impression que le coût des récoltes devient le principal critère intervenant dans le choix des peuplements à récolter.

Comment favoriser une diversification des récoltes ?

Pour maintenir un niveau satisfaisant de diversité génétique au sein des peuplements issus de plantation, il faudrait s'efforcer de diversifier davantage les peuplements semenciers récoltés au cours des années. Dans un contexte économique difficile, où le secteur des plantations forestières n'est pas considéré comme prioritaire, de telles recommandations ne sont pas forcément suffisantes pour convaincre les professionnels de modifier leurs habitudes. Aussi, dans le cadre de la révision des peuplements, nous arrive-t-il parfois de radier du registre des parcelles trop récoltées pendant une longue période (cas récent de la suppression d'une parcelle de hêtre en forêt de Trait-Maulévrier). Ce type d'intervention pourrait être généralisé mais il faut avoir conscience que le fait de supprimer des parcelles fructifères, faciles à récolter, peut avoir une incidence sur l'approvisionnement de la filière. Il serait également envisageable d'instaurer un règlement à la production, de manière à n'autoriser la récolte de petits peuplements qu'à la condi-

tion de mélanger les lots avec ceux récoltés sur d'autres peuplements de la même région de provenance. De même, en Allemagne et en Autriche, la réglementation impose que la récolte soit faite sur au moins vingt arbres. Cependant l'adoption de telles dispositions réglementaires n'a de sens que si les conditions imposées peuvent être vérifiées dans le cadre du contrôle assuré par l'État, ce qui nécessiterait d'affecter des moyens supplémentaires à cette mission.

Si le renforcement du volet réglementaire ne paraît pas actuellement la meilleure solution à ce jour, il faut compter sur des initiatives venant des reboiseurs ou des professionnels. On peut notamment signaler que, ces dernières années, certains services ONF attachant de l'importance au fait d'utiliser des provenances locales, ont pris en charge, dans le cadre de contrats de culture, le surcoût des récoltes dans les peuplements sélectionnés moins fructifères. De telles pratiques indiquent que certains reboiseurs sont déjà demandeurs de matériel local suffisamment diversifié – c'est à dire récolté sur des peuplements sélectionnés de la même région de provenance qui ne soient pas toujours les mêmes – et seraient prêts à consentir des efforts pour cela. Les préconisations de gestion durable devraient logiquement

amplifier cette tendance et permettre de trouver des solutions pour financer les surcoûts à court terme et lever certains blocages d'ordre administratif. Mais il faudrait également favoriser les rapprochements entre les professionnels et les reboiseurs, par exemple dans le cadre de chartes mutuelles, les reboiseurs s'engageant à exprimer plus précisément leurs demandes afin que les pépiniéristes puissent proposer des solutions.

Des tris sélectifs en sécherie et en pépinière peuvent réduire la diversité génétique à la plantation

La sélection des peuplements porte-graines ne constitue que la première étape d'un processus aboutissant à terme à l'établissement d'une plantation forestière. Entre l'inscription des peuplements sélectionnés au registre officiel des matériels de base et la réception des plants pour un reboisement, se déroule une série d'opérations faisant intervenir différents acteurs de la filière graines et plants et se traduisant par une succession de tris. De même que les peuplements porte-graines ne représentent qu'un échantillon du pool génétique d'une espèce, les plants utilisés pour les plantations ne constituent qu'un échantillon des descendants issus de ces

mêmes peuplements. Les tris successifs effectués lors des récoltes, au cours de la préparation et du stockage des graines en sécherie et durant l'élevage des plants en pépinière et leur conditionnement pour la vente, visent généralement à limiter les coûts de production tout en garantissant une qualité satisfaisante et homogène aux lots de graines et de plants commercialisés. Ces tris, orientés en fonction de critères techniques ou économiques, varient selon les pratiques. Ils engendrent une sélection qui a probablement un impact sur la qualité génétique des lots de plants commercialisés (figure 4 et encadré 5).

Sécheries

Après les récoltes, les graines sont nettoyées, triées et éventuellement traitées et séchées avant d'être utilisées immédiatement ou stockées. Dans l'analyse des causes susceptibles de biaiser l'échantillonnage entre le lot de semences récoltées et le lot de plants vendus, il faut distinguer les tris liés à des facteurs environnementaux naturels, tels que ceux induits par des taux de germination variables suivant les arbres-mères ou les peuplements, de ceux induits par les différents traitements appliqués. Pour ces derniers, seuls les tris réellement justifiés, visant

à éliminer les graines mortes, contaminées ou parasitées qui sont inaptes à donner un plant normal, devraient être maintenus. Des traitements de levée de dormance mal conduits ou de mauvaises conditions de stockage des graines peuvent induire un tri sélectif involontaire. De même, un tri des semences basé sur le calibre aura pour effet d'éliminer les graines viables mais de petite tailles produites systématiquement par certains arbres.

De plus, dans le cas des essences feuillues dont les semences brutes sont volumineuses (glands, châtaignes, samares, merises), toutes les graines récoltées dans un même peuplement ne sont pas systématiquement mélangées ultérieurement. Certains mélanges peuvent se produire pendant les opérations de manutention intervenant lors du stockage provisoire et du transport. Puis, au cours des différentes phases de traitement, les semences sont conditionnées par sous-lots dont le volume est lié à la capacité des équipements de sécherie (cuve de flottaison, tamis...). Ces sous-lots resteront, dans la plupart des cas, séparés durant leur conservation et la préparation des commandes de graines, sans que l'on sache réellement le nombre de semenciers représentés dans chacun d'eux. Par la suite, les plants ne

Encadré 5 : quelques résultats récents sur l'influence des pratiques de pépinière sur la diversité génétique des plants

Des travaux récents de chercheurs allemands (Konnert et Ruetz, 2003) montrent que l'impact, sur la diversité génétique, de diverses pratiques d'élevage en pépinière et de tris des plants sur la hauteur varie selon les espèces concernées.

Dans le cas du hêtre par exemple :

- les pratiques d'élevage (semis en extérieur, serre, semis en conteneur) ne paraissent pas affecter la diversité génétique du matériel végétal testé (lots commerciaux provenant de 5 peuplements allemands classés), évaluée à l'aide de marqueurs isoenzymatiques* : pour chaque provenance, les semis de 1 an analysés et les lots de faines correspondant présentent des différences non significatives de leur diversité génétique ;

- en revanche, le tri des semis sur la hauteur – en 3 classes : grands, moyens, petits – se traduit par de faibles différences de diversité génétique, quelle que soit la provenance, avec une tendance à la réduction de celle-ci dans les lots de grands plants. Le niveau d'hétérozygotie* ne semble, quant à lui, pas affecté. Les outils utilisés sont les mêmes marqueurs isoenzymatiques.

Les auteurs font également état de résultats pour l'épicéa commun et le sapin pectiné, espèces pour lesquelles les tris en pépinière sur la hauteur se traduisent par une réduction générale de la diversité génétique, plus marquée dans les lots de grands plants. Des recherches complémentaires apparaissent toutefois nécessaires dans ce domaine.

Ils insistent en outre sur l'importance du soin à accorder à la phase de récolte en forêt, le nombre de semenciers récoltés pouvant affecter très sensiblement le niveau de diversité génétique des lots de semences utilisés ensuite pour le reboisement.

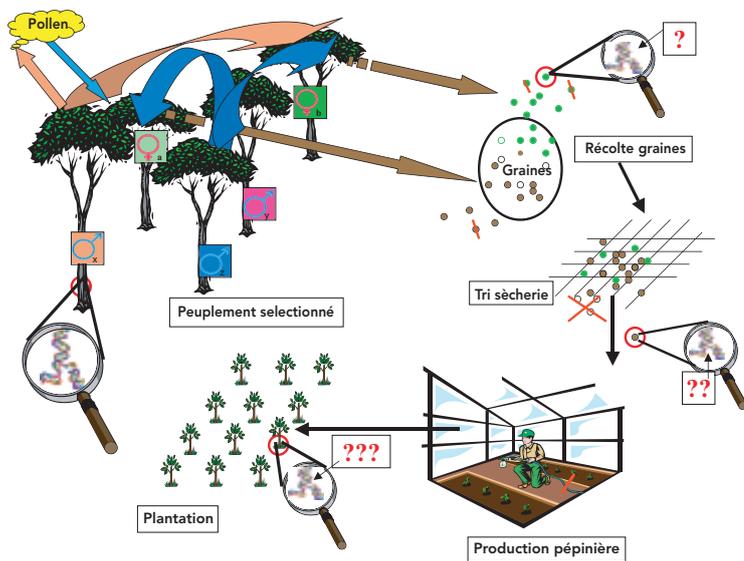


Fig. 4 : existe-t-il une perte de diversité génétique des matériels depuis la récolte jusqu'à la plantation ?

seront pas davantage mélangés lors du semis et de l'élevage en pépinière, si bien que certaines livraisons pourraient être issues d'un nombre très limité d'arbres-mères. Une telle situation se produit également dans le cas de petites commandes de semences brutes de forêts qui sont livrées directement en pépinière au fur et à mesure de leur récolte. Des efforts devraient être faits par les marchands grainiers pour trouver des solutions permettant de mélanger l'ensemble des graines récoltées une année donnée dans chaque peuplement, de façon à ce que les différents sous-lots commercialisés ou stockés soient bien représentatifs du lot entier.

Pépinières

Des tris sont également effectués en pépinières, notamment lors de la préparation des commandes : leur premier objectif est de commercialiser des lots de plants qui soient conformes aux normes de qualités extérieures imposées par la réglementation ou à celles exigées dans le cadre spécifique des chantiers financés. Les plants endommagés ou présentant des défauts de formes et

ceux dont les dimensions ne sont pas satisfaisantes (trop fins ou trop petits) pour un âge donné, sont éliminés. Les professionnels ont également l'habitude de procéder, au sein des plants admis à la vente, à un tri par classe de hauteur. Ce dernier tri, qui n'est pas imposé par la réglementation, a pour finalité de standar-

diser la taille des plants mis en vente afin de proposer aux reboiseurs des lots homogènes, sachant que les plants de grandes dimensions, vendus plus chers, sont surtout recommandés en situation de forte compétition. Des études anciennes ont révélé que ce tri a un réel impact sélectif sur la vigueur (Delion et al., 1984). Une telle pratique n'est donc plus recommandée et il est conseillé aux reboiseurs d'acheter la totalité des plants présents dans une planche de pépinière et qui respectent les normes de qualités extérieures. Le procédé consistant à prélever, directement dans les planches, les plants les plus hauts pour les vendre précocement est également à éviter.

Améliorer les pratiques de production et poursuivre l'effort de sélection des peuplements pour limiter les risques de perte de diversité

Comme nous l'avons vu au cours de cet article, on peut considérer que, pour la majorité des régions de provenance, le nombre de peuplements sélectionnés est suffisant pour que la diversité du matériel potentiellement



Production de plants résineux en hors-sol

J. Borthelle, DRAF-SRFB Aquitaine

récoltable soit un bon échantillonnage de la diversité présente dans les populations. Des efforts sont cependant nécessaires pour sélectionner de nouveaux peuplements dans les régions déficitaires et une enquête de prospection est en cours. En revanche, il apparaît que les pratiques de récolte et de tri des graines et des plants conduisent probablement à une certaine réduction de la diversité effectivement mobilisée. Des études devraient être menées sur différentes essences pour quantifier l'impact de ces pratiques sur la mobilisation effective des matériels forestiers de reproduction issus des peuplements sélectionnés, et donc sur la diversité génétique résultante. Cependant, il nous semble que l'on peut d'ores et déjà recommander d'utiliser plus largement l'ensemble des ressources susceptibles d'être mobilisées dans ce réseau de peuplements porte-graines et donc de diversifier les récoltes à la fois au niveau de chaque peuplement mais aussi au niveau des différentes régions de provenance. Cette recommandation s'adresse à l'ensemble des acteurs de la filière, depuis les gestionnaires de peuplements sélectionnés qui contribuent à faire remonter toutes les informations susceptibles de faciliter les récoltes jusqu'aux reboiseurs qui doivent avoir conscience qu'il est fondamental de bien programmer à l'avance leurs besoins en plants pour être assurés de disposer de la provenance appropriée.

Ce message n'est pas toujours bien perçu à ce jour par tous car il n'est pas facile d'apprécier la diversité géné-

tique à l'œil nu ! Mais de nouvelles études apportant des informations tangibles devraient aider à mieux raisonner et justifier ces recommandations dans un proche avenir.

Isabelle BILGER

Cemagref, Écosystèmes forestiers
Nogent-sur-Vernisson
isabelle.bilger@cemagref.fr

Stéphanie MARIETTE

Cemagref, Écosystèmes forestiers
Nogent-sur-Vernisson
stephanie.mariette@cemagref.fr

Bernard HÉOIS

Cemagref, Écosystèmes forestiers
Nogent-sur-Vernisson
bernard.heois@cemagref.fr

Bibliographie

DELION D., MONNEYRON J.M., STEINMETZ G., 1984. Les normes de qualité des plants forestiers : validité et insuffisance. *Revue Forestière Française*, vol. 36, n°3, pp. 211-220

DUCOUSSO A., JARRET P., 2001. Diversité génétique des chênes et gestion forestière. *Revue Forestière Française*, vol. 53, n° spécial « Gestion de la biodiversité : réalisations concrètes », pp. 133-140

FERNANDEZ R., 1993. Les matériels forestiers de reproductions sélectionnés : analyse critique et bilan.

Bulletin technique de l'ONF, n°25, pp. 23-34

GIRARD S., HÉOIS B., BOUILLON P., LAVARDE F., 2003. Qualités de plants forestiers commercialisés : une nouvelle réglementation. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, n° 1, pp. 12-16

KONNERT M., RUETZ W., 2003. Influence of nursery practices on the genetic structure of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling populations. *Forest Ecology and Management*, vol. 184, n° 1-3, pp. 193-200

MAAPAR. Direction générale de la forêt et des affaires rurales, Cemagref, 2003. *Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : régions de provenance, variétés améliorées*. 174 p.

Ministère de l'Agriculture et de la pêche. Direction de l'espace rural et de la forêt, 2000. *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*. Paris : ministère de l'Agriculture et de la pêche. 129 p.

ODDOU-MURATORIO, 2002. Impact des processus démographiques et spatiaux sur la diversité génétique des arbres forestiers : le cas d'une espèce disséminée, l'alisier torminal (*Sorbus torminalis* L. Crantz). Thèse ONF-ENGREF. 97 p. + annexes

STREIFF R., DUCOUSSO A., KREMER A., 1998. Organisation spatiale de la diversité génétique et flux polliniques dans une chênaie mixte. *Genetics Selection Evolution*, vol. 30, suppl. 1, pp. S137-S152

Régénération artificielle des forêts. Un quintuple rôle pour l'Office national des forêts dans la gestion des ressources génétiques forestières



A. Ducousso, Inra Bordeaux

Fruits de chêne sessile

La sylviculture contribue à façonner la structure génétique des peuplements forestiers, mais la phase de renouvellement des peuplements est une des opérations sylvicoles qui a sans doute le plus d'impact sur les ressources génétiques forestières (voir les articles précédents). Régénérations naturelle et artificielle sont des techniques complémentaires de renouvellement des peuplements forestiers. La plantation ou le semis direct sont nécessaires lorsque l'ensemencement naturel n'est pas suffisamment abondant, mais surtout lorsque la qualité des semenciers est jugée médiocre (défauts héritables*) ou lorsqu'ils sont trop peu nombreux (base

génétique réduite). Par conséquent, le gestionnaire a plus ou moins régulièrement besoin de s'approvisionner en graines ou plants, autrement dit en matériels forestiers de reproduction (MFR). Il est alors confronté à une filière (marchands grainiers et pépiniéristes forestiers) qui a une certaine culture forestière, mais aussi une logique économique. Les activités de cette filière sont encadrées par un certain nombre de textes réglementaires destinés à protéger et informer le reboiseur, ainsi qu'à garantir la qualité des MFR commercialisés (MAAPAR, 2003).

L'ONF est à la fois acteur et client de cette filière. Très à l'amont, il contribue

à la production de connaissances sur la diversité génétique* des arbres forestiers et l'impact de l'homme sur ces ressources, via le conservatoire génétique des arbres forestiers (CGAF). L'ONF participe en outre à l'animation et à la gestion de réseaux de conservation des ressources génétiques en place ou en cours de constitution. Il assure également la gestion d'une grande partie des peuplements porte-graines et des vergers à graines de l'État. Son service graines et plants (SGP) récolte, commercialise et vend des graines. L'ONF contrôle et certifie les récoltes de graines en forêt publique et enfin achète des graines ou des plants pour les régénérations artificielles.

r é s u m é

Cet article décrit les multiples rôles des agents de l'ONF dans la gestion des ressources génétiques forestières. L'accent est mis sur le renouvellement des peuplements, une des opérations

sylvicoles qui a sans doute le plus d'impact sur les ressources génétiques forestières. Centré sur la régénération artificielle, notre propos démontre que le forestier de l'ONF agit non seulement sur la forêt publique, mais aussi sur l'ensemble du patrimoine génétique forestier français et européen. Il

assume concrètement cette responsabilité par la récolte des lots de graines qui seront commercialisés dans l'ensemble de l'Union européenne. À ce titre, les opérations de contrôle et de certification des récoltes garantissent une bonne traçabilité dans l'ensemble du système.

* Voir glossaire p 117

L'article ci-dessous apporte quelques éclairages sur plusieurs de ces différentes contributions de l'ONF à la gestion des ressources génétiques forestières. Nous nous limiterons dans cet article aux aspects liés à la régénération artificielle. L'influence de la sylviculture sur les ressources génétiques est abordée dans les articles de Pichot (page 89) et Dreyfus et Oddou (page 97).

L'ONF gère la majeure partie des peuplements porte-graines admis en catégorie sélectionnée

Sur les 61 570 peuplements porte-graines sélectionnés admis au registre national en 2003, 61 % étaient situés dans des forêts domaniales ou communales gérées par l'ONF. Mais les peuplements porte-graines situés en forêts publiques étant généralement les plus étendus, ils représentent plus de 91 % de la superficie totale admise pour la production de semences de catégorie sélectionnée.

Les différents services forestiers sont régulièrement sollicités pour faire remonter des propositions de nouveaux peuplements remarquables afin de compléter les régions de provenance déficitaires ou pour assurer le renouvellement d'anciens peuplements porte-graines exploités. Même si le taux de réponse varie selon les régions et les services, la majorité des propositions de peuplements émanent des services gestionnaires de l'ONF.

Les services de l'ONF qui gèrent des peuplements porte-graines admis contribuent à l'évaluation des fructifications et le cas échéant à l'organisation des récoltes effectuées pour le compte du service graines et plants de La Joux.



L. Lévêque, ONF-CGAF

Samares de frêne commun. Pour ce type de semences, la possibilité de croisements entre frêne commun et frêne oxyphylle pose le problème de garantie de la pureté spécifique de la récolte en peuplement porte-graines : un tri des graines lors de la récolte n'est en effet pas possible, les samares des deux espèces et des hybrides étant très semblables

Or il faut noter que les récoltes de graines se font majoritairement dans les peuplements porte-graines situés en forêts publiques et donc gérés par l'ONF. Ainsi sur les 231 peuplements récoltés au moins deux fois et ayant produit au moins 250 kg de graines, 74 % sont gérés par l'ONF.

Les services gestionnaires doivent en outre communiquer toutes les modifications relatives à la structure du peuplement proprement dit (coupe, chablis, dépérissement...) ou aux données d'ordre administratif (parcellaire, surface). Ce travail d'actualisation de ces informations est indispensable pour procéder à la mise à jour du registre officiel des matériels de base tenu par le Cemagref. Des plans sont annexés aux fiches descriptives de peuplements.

L'ONF gère les vergers à graines de l'État

Même s'il gère aussi deux vergers à graines de pin maritime (Mimizan et St Augustin) de création récente, l'ONF gère essentiellement les vergers à graines de l'État qui constituent un ensemble unique de plus de 300 ha dont l'installation a commencé au début des années 1970. Ils sont situés dans les départements du Lot et du Tarn et sont les fruits d'un long travail d'amélioration génétique conduit par l'Inra et le Cemagref (RFF n° spécial 1986 ; Forêt-Entreprise n° spécial 1994 ; Pâques page 43). Ils ont été constitués à partir des meilleures origines de l'aire naturelle et des peuplements français les plus performants. Un certain nombre de ces vergers sont

abstract

This paper describes the various functions played by the National Forestry Board in the management of forest genetic resources. We insist on regeneration of forest stands, which

is probably one of the most important silvicultural action impacting on genetic resources. Focusing on artificial regeneration, we show that National Forestry Board is acting not only on public forests but also on the whole french forest genetic pool and the European one too. Actually,

National Forestry Board takes on this responsibility harvesting seed lots which will be then commercialised all over the UE. Therefore, control and certification of harvests are key steps to guarantee an efficient tracability within this network.



B. Héois, Cemagref

Verger à graines de douglas Darrington

entrés en production depuis les années 1980 et sont exploités par le groupe-ment d'intérêt économique (GIE) « semences forestières améliorées ». Ils fournissent aujourd'hui la majeure partie de l'approvisionnement en graines pour un certain nombre d'espèces : douglas (La Luzette et Darrington), pins laricio de Corse et de Calabre. Ces matériels forestiers de reproduction (MFR) sont commercialisés (Girard *et al.*, 2003) dans les catégories qualifiée (étiquette rose) et tes-

tée (étiquette bleue). Leurs performances sont évaluées au sein de plusieurs réseaux expérimentaux coordonnés par le Cemagref et auxquels participe l'ONF (article Héois-Angelier à paraître sur le premier bilan de ce réseau dans un prochain numéro des Rendez-Vous Techniques).

L'ONF a été impliqué très tôt dans le programme des vergers à graines de l'État. Associé au Cemagref, à l'Inra et à l'État par une convention quadriparti-

te, il en a assuré la maîtrise d'œuvre lors de la phase d'installation. L'entrée progressive des vergers en production a conduit en 1998 à confier à l'ONF le rôle de gestionnaire (voir tableau ci-dessous) (convention signée en 1998). L'ONF est donc ici au cœur du dispositif puisqu'il intervient en liaison d'une part avec le GIE « semences forestières améliorées » et d'autre part avec l'État. Un comité technique de coordination (CTC) rassemble les partenaires impliqués (ONF, GIE, DGFAR, Cemagref, Inra) et aide au pilotage des travaux menés chaque année dans ces vergers.

Les MFR issus des vergers à graines de l'État sont conseillés dans la plupart des zones de reboisement de l'espèce considérée (MAAPAR, 2003).

L'ONF contrôle et certifie les récoltes de graines en forêt publique et dans les vergers de l'État

Rien ne distingue visuellement un lot de plants de hêtre de Normandie d'un lot venant d'Alsace, sinon l'information figurant sur l'étiquette ou le document du fournisseur qui les accompagne. Par conséquent, la traçabilité des graines et des plants repose bien sur la qualité

Espèces	Nom du verger	Référence	Catégorie	Commune
Mélèze d'Europe	Sudètes-le-Theil-VG	LDE-VG-001	Qualifiée	Le Theil (46)
Mélèze hybride FH201	FH201-Lavercantière-PF	LEU-VG-001	Qualifiée	Lavercantière (46)
Épicéa commun	Rachovo-VG	PAB-VG-001	Qualifiée	Calviac (46)
Douglas	Darrington-VG	PME-VG-001	Qualifiée	Lavercantière (46)
Douglas	La-Luzette-VG	PME-VG-002	Qualifiée	Souceyrac (46)
Pin laricio de Calabre	Les-Barres-Sivens-VG	PLA-VG-002	Qualifiée	L'Isle-sur-Tarn (81)
Pin laricio de Corse	Sologne-Vayrières-VG	PLO-VG-001	Testée	Lavercantière (46)
Pin laricio de Corse	Corse-Haute-Serre-VG	PLO-VG-002	Qualifiée	Saint Denis Catus (46)
Pin sylvestre	Taborz-Haute-Serre-VG	PSY-VG-002	Qualifiée	Saint Denis Catus (46)

Liste des vergers à graines de l'État en production et gérés par l'ONF



Pépinière Guéméné Penfao

Documents administratifs d'accompagnement d'un lot de graines de douglas

de la mise en œuvre de la certification des récoltes. Sur l'ensemble du territoire national, dès lors qu'un professionnel souhaite récolter des semences de l'une des espèces réglementées (MAAPAR, 2003 ; Girard *et al.*, 2003), il doit en avertir les services de la DRAF locale au moins quinze jours à l'avance. Si la récolte a lieu en forêt publique, le contrôleur de pépinière en informera les services locaux de l'ONF qui seront alors chargés de contrôler et de certifier la récolte. Un certificat-maître sera alors délivré par l'agent de l'ONF : tous les lots de plants issus de ces graines devront faire référence (étiquette et document d'accompagnement) à ce certificat-maître. Il permet donc une certaine traçabilité des MFR.

Pour ce qui concerne les peuplements sélectionnés (voir Bilger *et al.* page 51) et les vergers à graines, le contrôle et la certification doivent être faits de façon exhaustive sur le terrain : l'agent certificateur valide donc le strict respect des règles de récolte. Pour les MFR issus de sources de graines de catégorie identifiée, le certificat-maître est établi sur la base des déclarations du récolteur ; le contrôle de terrain n'est prévu que par sondage. Le rôle de contrôle et de certification de l'ONF est d'autant plus important que ces

graines sont destinées non seulement à la forêt publique, mais aussi à la forêt privée et à l'exportation sur l'ensemble de l'Union européenne.

Un récent rapport d'audit de l'inspection générale a mis en avant le double intérêt de la présence de l'ONF sur le marché de la graine forestière : un intérêt marchand à court terme lié à la vente de semences, et un investissement sur le long terme par l'approvi-

sionnement de la filière en matériel forestier de reproduction de bonne qualité génétique.

Par son service graines et plants (SGP) de La Joux, l'ONF participe à l'approvisionnement de la filière, en complémentarité avec Vilmorin, le principal marchand grainier privé français. Pour exploiter et valoriser les vergers à graines de l'État, ces deux opérateurs se sont associés au sein du GIE « semences forestières améliorées ».

Prise en compte du gain génétique*

Le gain génétique escompté sur les plantations en forêt publique représente un enjeu économique et écologique sans commune mesure avec la valeur du produit de base (semence). Il s'exprime sous les formes suivantes :

- accroissement de la production, rarement inférieur à 10 % (source RFF n° spécial 1986 ; Pâques page 43) et estimé en moyenne à 20 % (toutes essences confondues) par la région wallonne lors de l'étude d'avant-projet de création d'un comptoir de semences ;
- économie de travaux au niveau des dégagements (Ducouso *et al.* page 33) ;
- amélioration de la conformation des tiges et de la qualité du bois ;
- mise à disposition d'origines adaptées



Pépinière Guéméné Penfao

Élevage de plants en conteneurs – Pépinière St Modeste, Québec

aux stations, ce qui limite les risques en cas d'incidents pathologiques ou climatiques : rappelons que 21,3 millions d'euros ont été engagés pour la reconstitution des forêts détruites par le gel en 1985 en raison de l'utilisation d'origines non adaptées de pin maritime ;

■ participation à l'amélioration de la biodiversité* par la mise à disposition sur le marché d'origines diversifiées et d'écotypes particuliers (alisier torminal par ex.) ou menacés.

Conscient de ces enjeux, l'État avait fait de l'amélioration génétique le thème prioritaire de la recherche forestière au milieu des années quatre-vingt (40 millions de francs investis pour la seule année 1985). Par ailleurs, toutes les aides de l'État en matière de plantations sont soumises à la contrainte de respect des origines préconisées au niveau régional et listées par arrêté préfectoral.

Traçabilité

Au-delà du contrôle à la récolte, il n'est plus possible de garantir la traçabilité des lots de semences à moins de sceller chaque conteneur après toute étape de traitement ou d'expédition, ce qui s'avère irréaliste. La possibilité de contrôle par marqueurs biochimiques* est complexe (voir Petit et al. page 71). Elle se heurte aux problèmes liés à la variabilité génétique* élevée des arbres forestiers et ne fournit que des informations ciblées : distinction des origines françaises ou ibériques du pin maritime par exemple.

La confiance repose donc sur le fournisseur de semences qui doit concilier ses intérêts commerciaux avec les intérêts à long terme de la forêt.

La traçabilité des lots de semences en sécherie (et si possible en pépinière sous forme de contrat de culture) ne doit souffrir d'aucun manquement et pourrait être exigée par les clients de l'ONF (communes forestières).

Contractualisation de la demande

Même en imaginant un respect scrupuleux de la réglementation, il subsiste le risque que les opérateurs semenciers se désintéressent de certaines origines trop marginales et créent ainsi une

Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction

La DGFAR a édité un guide « Conseils d'utilisation des MFR » qui se présente sous la forme d'un classeur. Il a été publié suite à la transposition en droit français de la directive européenne 99/105/CE (décret du 10 octobre 2003 et arrêtés ministériels associés) relative à la commercialisation des matériels forestiers de reproduction. Il présente sous un aspect novateur un ensemble d'informations rassemblées et préparées par le Cemagref. Ce document a été élaboré après de nombreux débats au sein de la section « arbres forestiers » du CTPS (comité technique permanents de la sélection des plantes cultivées). Pour 48 essences forestières plantées en France, sont exposées les dernières connaissances scientifiques en matière de ressources disponibles, régions de provenances et matériels améliorés, ainsi que l'adaptation des MFR aux différentes zones bioclimatiques françaises. Cet ouvrage vise à favoriser l'utilisation des MFR les mieux adaptés et à valoriser davantage les ressources génétiques forestières françaises. Chacune des 51 essences réglementées fait l'objet d'une fiche qui décrit les provenances disponibles, les variétés améliorées lorsqu'elles existent et les conseils d'utilisation. Plus de 500 exemplaires de ce classeur ont été diffusés à l'ONF début 2004.

pénurie contraignant les utilisateurs à choisir une provenance de remplacement. Le nombre de peuplements récoltés par provenance peut aussi être réduit, ce qui appauvrit là encore la diversité*. Par ailleurs, en cas de récolte sur coupe, la sélection peut être conduite à rebours si la récolte n'intervient que sur des arbres fructifères mal conformés (éclaircie par le bas ou sanitaire). Aussi, lorsque l'exigence de l'utilisateur final s'exprime au-delà de la réglementation ou lorsque ses besoins peuvent être aisément planifiés, identifiés et quantifiés, la formule du contrat de culture apparaît la plus appropriée.

L'expression de ces besoins par les services gestionnaires de l'établissement guide la politique de récolte et de stockage du SGP, en limitant les risques de rupture de stocks, préjudiciables à la bonne organisation des chantiers et à l'octroi des aides.

L'ONF reboiseur

La première condition de réussite d'une plantation est l'adéquation des espèces aux potentialités et facteurs limitants de la station. Puis vient le choix de la provenance qui doit à la fois être adaptée aux conditions du site, et avoir un impact positif ou à défaut minimal sur les ressources génétiques locales. De nombreux tests expérimentaux et plantations en grandeur réelle montrent des différences significatives entre provenances : choisir la bonne provenance ou le bon verger à graines conditionne

donc la vitalité du nouveau peuplement forestier (MAAPAR, 2003).

Les personnels de l'ONF chargés de la programmation des travaux de reboisement doivent être exigeants sur les provenances à planter, et en bons gestionnaires, doivent anticiper la récolte des MFR dont ils auront besoin 2 ou 3 années plus tard de façon à ne pas subir une pénurie et être réduits à planter par défaut une origine qui ne donnera que partiellement satisfaction. En effet, les pépiniéristes ou les marchands grainiers ne peuvent pas disposer en permanence de tout l'éventail des provenances et des variétés existantes pour l'ensemble des 48 espèces réglementées. Un bon outil pour organiser et améliorer cet approvisionnement est le contrat de culture. À l'inverse, les appels d'offres ont tendance à déstructurer la filière graines et plants et à diminuer, voire fragiliser, ce maillon important de la gestion de ressources génétiques forestières : homogénéisation de l'offre avec les mêmes provenances généralistes acceptées dans la plupart des régions, au détriment d'une certaine spécificité et donc d'une diversité des provenances récoltées.

Au moment de la plantation, le gestionnaire doit vérifier que les provenances livrées correspondent bien à ce qui a été commandé, et pour ce faire exiger le document du fournisseur qui récapitule l'ensemble des caractéristiques du lot de MFR reçu.

Le réseau graines et plants

Le réseau graines et plants est composé de 17 membres, soit un ou deux correspondants par direction territoriale et un représentant de la direction technique. C'est un lieu d'échange d'informations qui contribue à améliorer le partenariat dans la filière (producteurs, utilisateurs, recherche) et permet d'anticiper les besoins en matériel forestier de reproduction (MFR).

Ses interventions, non exhaustives, sont les suivantes :

Gestion du parc de peuplements admis en catégorie sélectionnée

Dans une démarche prospective et anticipative, les correspondants s'informent de l'évolution des peuplements (coupes, chablis) et suggèrent au Cemagref des propositions de modification et de radiation. En fonction des objectifs d'extension affichés, variables selon les essences et les régions de provenance, ils émettent des propositions pour de nouveaux peuplements à admettre en catégorie sélectionnée.

Gestion des récoltes

Personnes ressources pour l'application des directives en matière de contrôle et de certification, les correspondants diffusent les informations et assurent la formation des agents patrimoniaux chargés du contrôle des récoltes. Ils contribuent à l'estimation des fructifications, centralisent les demandes des récolteurs, répartissent les lots entre les sociétés, suivent l'évolution des chantiers de ramassage et en dressent le bilan.

Échanges d'informations

Le réseau est un lieu d'échange :

- pour tous les sujets techniques relatifs aux graines et plants (techniques de semis, comportement des semences, qualité des plants...),
- pour la circulation d'informations relatives aux fournitures de plants (passation de marchés, contrats de culture, informations sur les disponibilités...).

En externe, les différents partenaires de la filière graines et plants (syndicat des pépiniéristes, DGFAR, Cemagref...) peuvent diffuser de l'information par le biais du réseau.

Anticipation des besoins

Les membres du réseau informent le SGP de toute évolution interne en matière d'utilisation des MFR. Ces informations ont pour but de guider la stratégie en matière de récolte et de stockage de semences.

Appui au développement des prestations ONF

Le réseau permet de valoriser le maillage territorial de l'ONF. À ce titre, l'aide des correspondants est sollicitée pour les domaines suivants :

- entretenir des rapports étroits avec les différents services départementaux ou régionaux en charge des dossiers sur les MFR ;
- informer le SGP de tout projet local d'ampleur susceptible de valoriser l'activité semences de l'ONF (végétalisation d'infrastructures routières ou ferroviaires, haies bocagères, semis de couverts à gibier, programmes de conservations de ressources génétiques locales par voie de semences, boisements de terres agricoles...).

D'une façon générale, le réseau, par le biais de la recherche et de la diffusion d'informations, devrait permettre d'accroître, d'adapter et d'améliorer les services susceptibles d'être proposés par l'établissement au niveau des semences de ligneux.

Conclusion

L'ONF joue un rôle central dans la gestion des ressources génétiques forestières françaises. La quasi-totalité des unités de conservation des ressources génétiques sont situées en forêt

publique, de même qu'une grande majorité des peuplements porte-graines sélectionnés et des vergers à graines. L'État lui délègue une grande partie du contrôle et de la certification des récoltes de graines ; le service graines et plants de La Joux assure environ la

moitié du flux commercial de graines en France. Par comparaison, dans la forêt privée, les rôles sont éclatés entre de nombreux opérateurs. L'ONF peut donc avoir un rôle central dans la forêt française pour améliorer cette gestion des ressources génétiques forestières : le réseau graines et plants peut devenir le moteur de cette évolution.

Bernard HÉOIS

Cemagref, Écosystèmes Forestiers,
Nogent-sur-Vernisson
bernard.heois@cemagref.fr

Isabelle BILGER

Cemagref, Écosystèmes Forestiers,
Nogent-sur-Vernisson
isabelle.bilger@cemagref.fr

Joël CONCHE

ONF, service graines et plants,
La Joux
sgp@onf.fr

Myriam LEGAY

ONF, département recherche
Fontainebleau
myriam.legay@onf.fr

Bibliographie

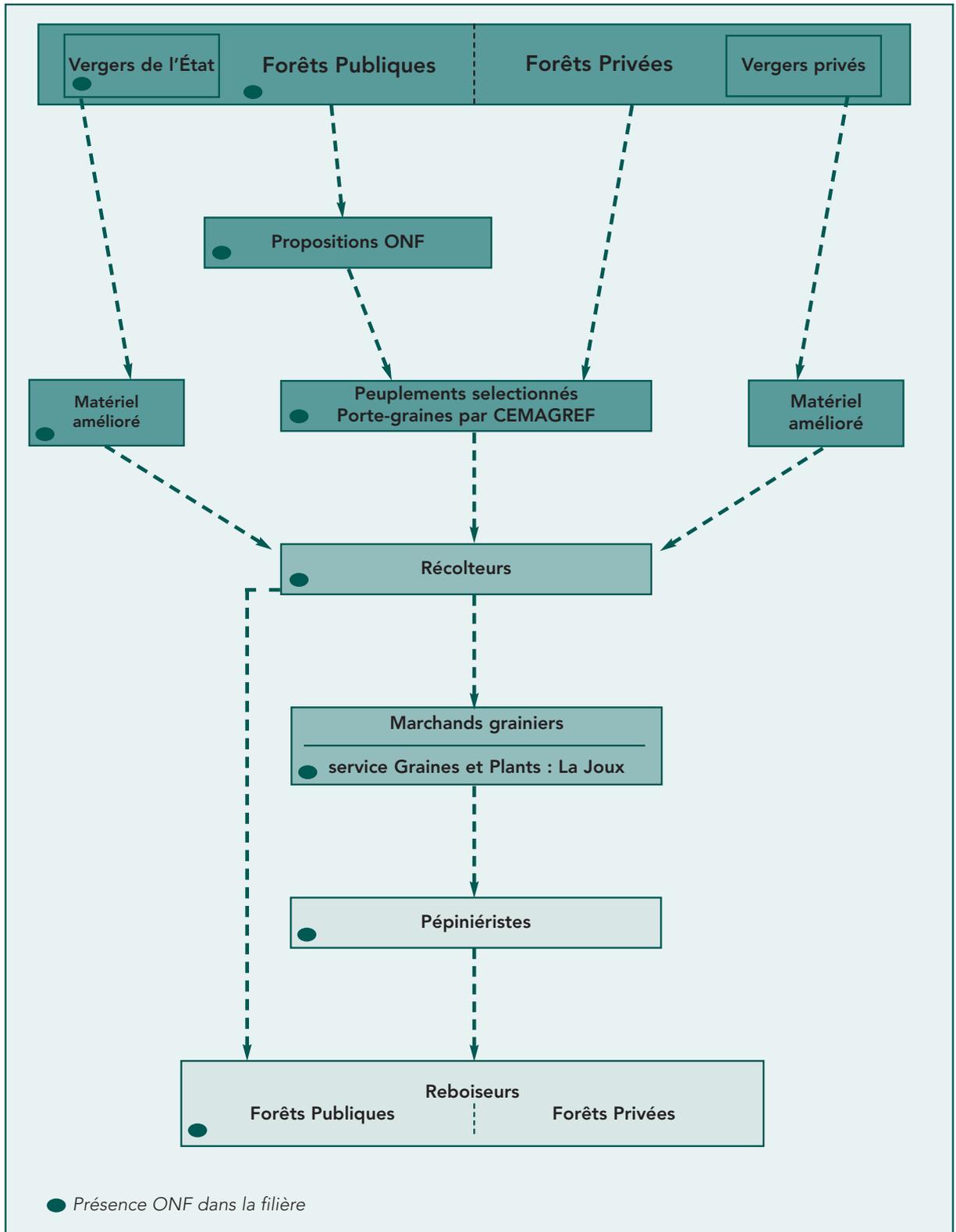
Forêt entreprise, 1994. Dossier spécial recherche : l'amélioration génétique des essences forestières. pp 9-96

GIRARD S., HÉOIS B., BOUILLON P., LAVARDE F., 2003. Qualités de plants forestiers commercialisés : une nouvelle réglementation. Rendez-Vous Techniques de l'ONF, n° 1, pp. 12-16

MAAPAR. Direction générale de la forêt et des affaires rurales, Cemagref, 2003. Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : régions de provenance, variétés améliorées. 174 p.

MAAPAR. Direction générale de la forêt et des affaires rurales, 2004. Circulaire relative à la certification et au contrôle des Matériels Forestiers de Reproduction. À paraître.

Revue Forestière Française, 1986. Numéro spécial : amélioration génétique des arbres forestiers. 288 p.



Filière matériels forestiers de reproduction (M.F.R.)

Une application typique des outils de traçabilité : la filière merrain



Tonnellerie François Frères Saint-Romain

Chauffe des tonneaux pour le cintrage et l'acquisition des arômes de cuisson...

Le contexte

Depuis 20 ans, la demande en merrain connaît une augmentation constante : c'est la conséquence du renouveau, tant en France qu'à l'étranger, de la pratique de l'élevage des vins en fûts neufs. Le chêne français est le plus réputé en tonnellerie, et singulièrement lorsqu'il est issu de certains « crus », tels que Tronçais dans l'Allier, mais encore Bertranges (Nièvre), Cîteaux (Côte de d'Or), Darney (Vosges), Jupilles (Sarthe)...

Sous la pression de la demande, on assiste à une diversification des approvisionnements en bois : chêne d'Europe centrale et orientale, chêne américain, chêne de forêts privées françaises. Dès lors, il peut devenir tentant pour des intermédiaires peu scrupu-

leux, de vendre pour du chêne français, voire même pour du « Tronçais », du chêne acheté en Europe de l'Est... On entend aussi parler de chêne de « type Tronçais », c'est-à-dire de chêne à « grain fin » (faibles accroissements annuels) mais dont l'origine géographique n'est pas précisée.

Face à cette confusion, des recherches ont été conduites en vue d'étudier l'impact de l'origine géographique et botanique du chêne sur les caractéristiques organoleptiques (odeur, goût, couleur, aspect) des vins élevés en fûts neufs. Les résultats de ces expérimentations ont montré des différences tout à fait perceptibles, confortant ainsi la demande de certains utilisateurs, qui souhaitent avoir une garantie de l'origine du bois utilisé en tonnellerie

(Chatonnet, 1995 ; Feuillat, 1996 ; Doussot, 2000 ; Naudin et Pauget, 2002 ; Richard, 2003). La principale demande de produits bien identifiés concerne l'origine géographique (chêne français, massifs forestiers), mais une différenciation des espèces (chêne sessile ou chêne pédonculé) est parfois envisagée et semble tout à fait justifiée, car le bois des deux chênes diffère sensiblement au niveau de leurs propriétés physiques et chimiques qui se manifestent au travers des caractéristiques sensorielles des vins élevés en fûts neufs (Feuillat, 1996 ; Doussot, 2000 ; Naudin et Pauget, 2002). Une valorisation pourrait être effectuée au travers de certifications type indication géographique protégée (IGP) ou de labels. On peut déjà citer la marque « fût de tradition française » certifiée

r é s u m é

Dans la filière forêt-bois, une application très concrète des outils moléculaires et des travaux de description de la diversité génétique des arbres est la contribution à une traçabilité du bois de chêne de ton-

nellerie, sous forme de tests ADN. Les travaux les plus avancés concernent la mise en place d'un test de conformité d'un lot de bois de merrain avec une origine géographique (origine française, voire conformité avec un massif forestier donné), grâce à l'utilisation de l'ADN résiduel présent dans le bois. Il est également envisageable de suivre des arbres individuellement ou d'identifier les essences botaniques. Toutes ces techniques devraient à terme, associées à un suivi « papier » plus classique de l'origine des lots de bois, permettre une meilleure valorisation du travail du forestier pour le bénéfice de la filière viti-vinicole.

geable de suivre des arbres individuellement ou d'identifier les essences botaniques. Toutes ces techniques devraient à terme, associées à un suivi « papier » plus classique de l'origine des lots de bois, permettre une meilleure valorisation du travail du forestier pour le bénéfice de la filière viti-vinicole.

* Voir glossaire p 117



F. Feuillat, ONF

Chêne sessile de qualité tranchage et merrain en forêt domaniale de Tronçais

par le Centre Technique du Bois et de l'Ameublement (CTBA) qui stipule notamment que les chênes utilisés doivent être d'origine française.

Dans ce contexte (risques de fraudes sur l'origine, choix du bois au travers de l'espèce et de l'origine géographique...), un besoin d'outils de traçabilité du bois est apparu, destiné non à se substituer à la traçabilité « documentaire » habituelle (identification par code et suivi papier des lots de bois de la forêt au tonneau) mais à la compléter (contrôle de traçabilité). Les chercheurs se sont particulièrement attachés à développer des tests génétiques, qui se sont progressivement imposés comme outils de traçabilité et d'identification. Parmi les trois questions susceptibles d'intéresser la filière : différenciation des grandes

zones géographiques à l'échelle de l'Europe, des massifs forestiers en France et des deux principales espèces de chênes européens, les efforts ont porté surtout jusqu'ici sur la conformité avec une origine française (encadré), à la demande notamment de la Fédération française de la tonnellerie qui a soutenu ces travaux. Mais des perspectives existent pour répondre aux autres demandes telles que l'identification de l'espèce ou la conformité avec la forêt d'origine. L'Office national des forêts et l'Inra de Bordeaux-Cestas ont cherché à mieux caractériser certains de ces grands massifs forestiers domaniaux et à améliorer la précision des tests existants. La présente contribution fait le point sur ces acquis et les limites des tests génétiques en vue de répondre à ces différentes questions.

Les tests génétiques sur bois de chêne

L'analyse de la diversité génétique* de l'ADN* des arbres a permis d'identifier les régions du génome* (noyau de la cellule ou chloroplaste*) les plus utiles pour ces travaux. Chez les chênes, le chloroplaste est caractérisé par une hérédité* maternelle (transmission par l'ovule et non par le pollen) et n'est donc disséminé d'une génération à l'autre que par les glands. Cette particularité se traduit par une différenciation génétique* très importante entre populations* et entre régions. Au contraire, l'ADN nucléaire provient des deux parents dont les caractères sont recombinés ; il est souvent très variable et se prête donc à l'identification d'individus. Toutefois, des combinaisons de plusieurs marqueurs nucléaires* mettent en évidence des structurations géographiques ou spéci-

ifiques parfois fortes de cette diversité génétique (Bodénès et al., 1996).

Une difficulté propre à ce type d'analyse à partir de merrain tient à la dégradation de l'ADN dans le bois. En effet, seul le duramen ou bois de cœur exclusivement constitué de tissus morts est utilisé lors de la fabrication des merrains. Dans le bois mort, il ne persiste que des fragments d'ADN dégradés, de petite taille. Cet ADN peut être isolé puis purifié et enfin multiplié afin de distinguer les différents variants*. La possibilité d'exploiter ces fragments d'ADN à partir de bois mort est une première mondiale du laboratoire de génétique de l'INRA Bordeaux Cestas (Dumolin-Lapègue et al., 1999 ; Deguilloux et al., 2003).

Possibilités d'application des tests ADN dans la filière « merrain »

Nous allons maintenant présenter les acquis et les limites actuelles des recherches sur le polymorphisme* génétique chez les chênes en vue de leurs applications à l'identification de l'origine géographique et botanique (ou au contrôle de traçabilité) des bois de merrain.

L'Inra a entrepris depuis plusieurs années une vaste campagne d'étude de la diversité génétique des chênes européens (Petit et al., 2002a). Chez ces espèces, l'analyse du polymorphisme de l'ADN a permis de révéler plusieurs régions génomiques pertinentes selon la question posée : identification d'espèces, conformité avec une origine géographique ou encore discrimination d'individus (arbres).

abstract

A concrete application of molecular tools and of population studies on genetic diversity in forest trees is the traceability of the oak wood used by the barrel industry, using newly deve-

loped DNA tests. The most advanced studies deal with the conformity of the geographic origin (conformity with a French origin or with a particular stand), using residual chloroplast DNA present in the wood. Identifying individual trees and species is also

conceivable. In the future, all these techniques, combined with traditional administrative monitoring of the origin of wood staves, should better valorise forest resources and their sustainable management for the benefit of wine production network.

* Voir glossaire

Principe du test de conformité

Le principe de ce test consiste à comparer l’empreinte génétique* d’un échantillon d’origine suspecte à celle d’autres échantillons de référence correspondant à l’origine annoncée, issus d’une base de données représentative de la variabilité des espèces. La pertinence du résultat du test est en grande partie dépendante de la représentativité de cette base de référence. Il est important de noter le caractère asymétrique de ces tests dits de « conformité ». L’hypothèse testée est : « *L’échantillon est-il conforme à l’origine annoncée ?* ». Il ne s’agit donc pas de répondre à la question : « *D’où vient cet échantillon ?* », bien qu’il soit parfois possible de circonscrire plus ou moins (par exemple à l’échelle du continent : Europe occidentale, centrale, orientale) l’origine géographique d’un lot. Si la conformité avec une origine donnée est rejetée, **alors la fraude est avérée**, et c’est bien cela qui est important (on peut chiffrer le risque pris en déclarant le lot non conforme).

A *contrario*, si l’hypothèse de conformité n’est pas rejetée, **aucune conclusion n’est possible** : on ne peut pas prouver que le lot vient bien de tel endroit. Évidemment, si le nombre d’origines est restreint, on peut aboutir à une attribution par « élimination » de toutes les alternatives. Une difficulté de ces tests est que l’on ne peut le plus souvent considérer qu’un lot de bois testé a été récolté de manière **représentative** dans un peuplement ou dans une région donnée. Cela signifie qu’on ne peut assimiler ce lot à un échantillon tiré de l’« urne France » dans laquelle on aurait auparavant bien mélangé tous les variants possibles. Nous verrons que la connaissance précise de la composition génétique des massifs forestiers permet d’augmenter sensiblement le pouvoir d’exclusion de ce test.

Conformité de l’origine géographique des chênes à merrain à l’échelle des grandes régions d’Europe : Europe de l’Ouest (chêne français) / Europe de l’Est.

L’étude de la variabilité de l’ADN chloroplastique* des chênes blancs, représentés en France par quatre espèces (chêne sessile, chêne pédonculé, chêne pubescent, chêne tauzin) et en Europe par huit espèces, a été conduite à l’échelle de l’aire de distribution européenne par un consortium de 16 laboratoires. Au total, 2 613 peuplements, dont 878 pour la France, ont été échantillonnés, permettant d’établir une carte génétique* de l’Europe avec un maillage d’au moins 50 x 50 km (Petit *et al.*, 2002a). Cette carte continue régulièrement à s’enrichir. Les résultats ont conduit à identifier 32 variants chloroplastiques ou « haplotypes* » indépendants de l’espèce et dont la répartition, ainsi que le montre la figure 1, obéit à une forte structuration géographique.

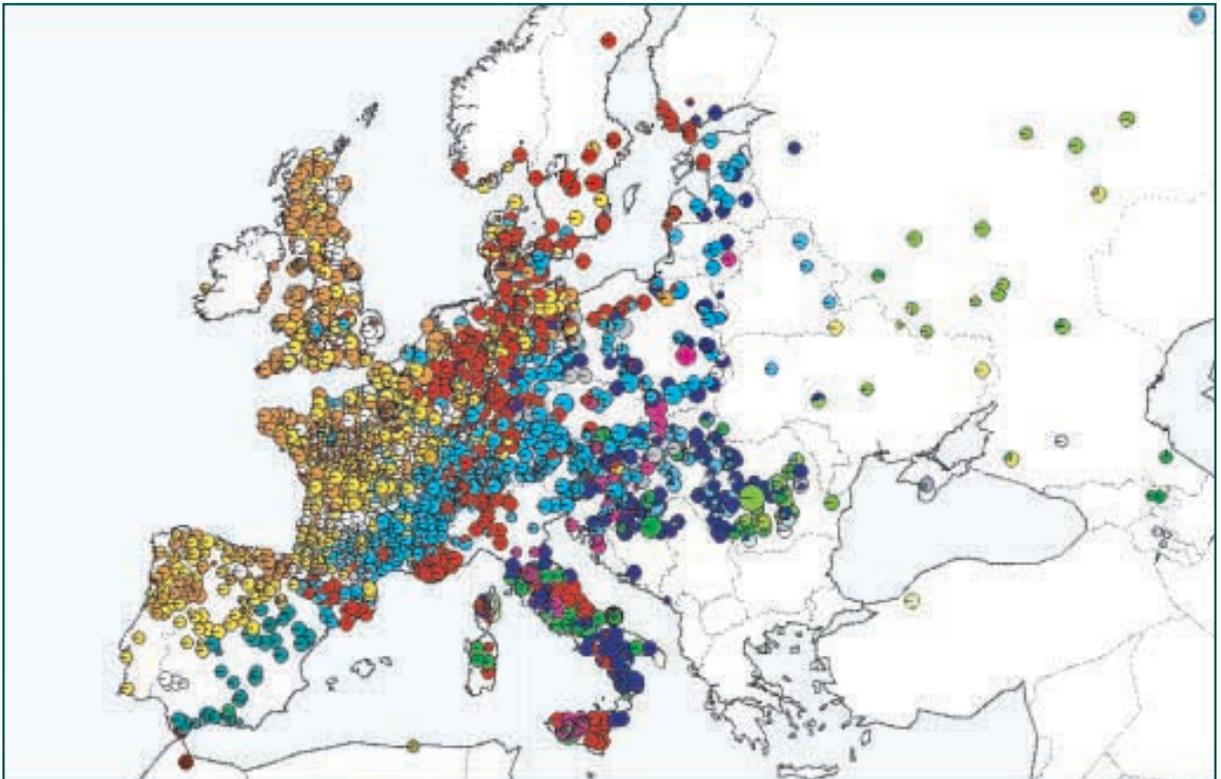


Fig. 1 : répartition des 32 variants chloroplastiques révélés en Europe chez les chênes blancs (d’après Petit *et al.*, 2002a)

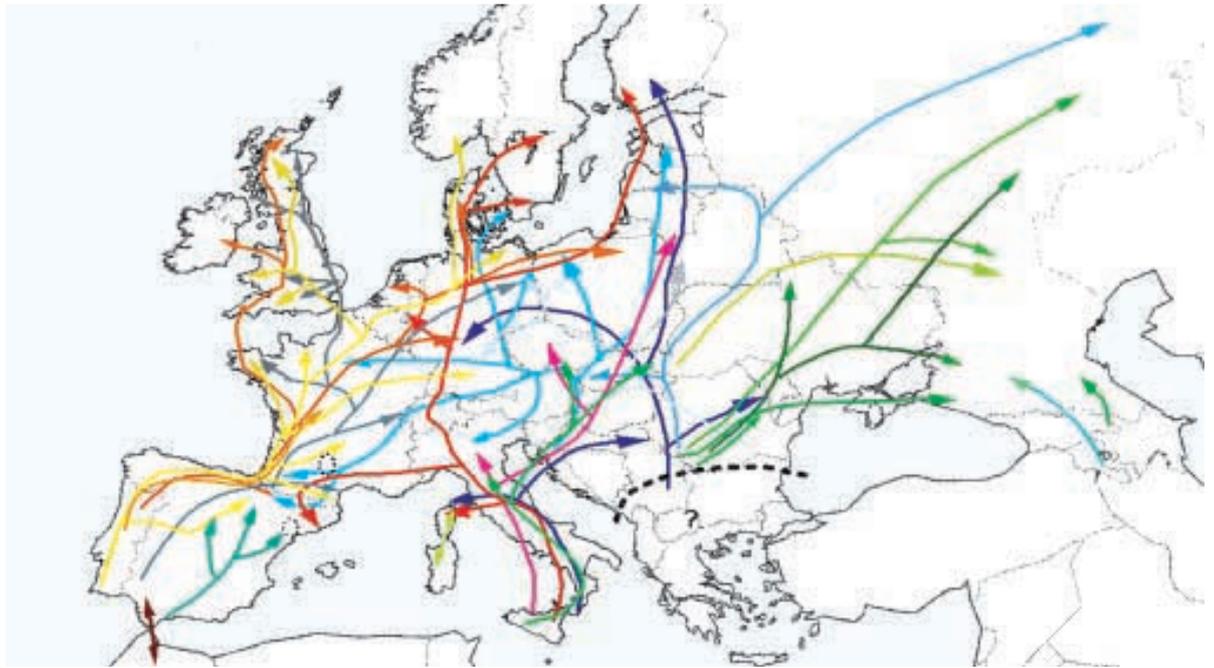


Fig. 2 : principales voies de recolonisation postglaciaire déduites des résultats de la carte 1 et des données concernant les pollens fossiles (d'après Petit et al., 2002b). Les ovales en pointillés sur la carte (en Catalogne, Midi-Pyrénées et Géorgie) indiquent des variants plus localisés

La répartition des haplotypes rend compte des voies suivies par les chênes lors de la recolonisation de l'Europe du Nord après les dernières glaciations (figure 2). Par exemple, les variants gris, jaune et orange sont originaires de la péninsule ibérique mais ont désormais une distribution Atlantique jusqu'en Scandinavie et en Écosse. Les mouvements de populations de chênes, notamment suite à la dernière glaciation, mais aussi plus anciens, lors de précédents réchauffements durant le Quaternaire, sont principalement orientés sud-nord, puisqu'ils sont liés à un réchauffement général de la planète, mais il existe aussi des cas de migration orientés est-ouest (variant rouge ou bleu clair) ou ouest-est (variants verts). L'intérêt pour la traçabilité est que les importations en France de merrains issus d'Ukraine ou de Russie notamment devraient être facilement identifiables, vu cette différenciation le long d'un gradient de longitude.

Un test a donc été mis au point dans ce but. Il permet de distinguer neuf variants (dont 5 sont présents en

France) en ciblant trois à cinq très petites parties de l'ADN chloroplastique (l'ADN étant dégradé dans le bois, il n'est pas possible d'étudier des portions plus longues d'ADN). Certains de ces neuf variants correspondent donc à plusieurs des 32 variants montrés sur la figure 1. Sur un lot de bois à tester, huit merrains verts (bois séché moins d'un an dans la tonnellerie) sont prélevés sur des piles différentes pour être le plus représentatif du lot et éviter notamment de prélever plusieurs merrains issus d'une même grume. Les analyses moléculaires sont ensuite effectuées en laboratoire. Une fois le typage effectué et le variant chloroplastique déterminé pour chacun des huit merrains, les informations sont saisies informatiquement. Un logiciel très simple, dans lequel ont été entrées les fréquences des neuf variants chloroplastiques en France, permet de calculer le risque pris en déclarant le lot étudié non-conforme avec une origine française. Si ce risque est suffisamment faible (en pratique, cela signifie qu'on a identifié au moins un, voire deux variants quasiment totalement absents

de France dans la base de données), on pourra être amené à émettre des soupçons sur l'origine française du lot concerné. Il est alors fortement conseillé de prélever un nouvel échantillon de huit merrains pour confirmer



Des crus de chêne pour des crus de vin...

F. Feuillat, ONF

ces soupçons. Les tonneliers intéressés pourraient se servir de ce test lors de l'achat d'un lot de bois, dans le cadre d'une procédure de traçabilité rigoureuse (ou de contrôle d'une chaîne de traçabilité).

Conformité de l'origine géographique des chênes à merrain à l'échelle des grands massifs forestiers domaniaux.

Les viticulteurs ne se satisfont toutefois pas toujours d'une simple confirmation de l'origine française. Étant par nature particulièrement attachés à la notion de terroir et de cru, certains souhaitent en effet connaître avec précision la forêt d'origine du bois utilisé pour confectionner les barriques dans lesquelles ils vont élever leur vin. À titre d'exemple, le prestigieux domaine de la Romanée Conti en Bourgogne demande exclusivement du chêne provenant de deux massifs : Tronçais et les Bertranges.

Dans son principe, le test expliqué ci-dessus est directement applicable à ce genre de question. Seul l'échantillon de référence change. Aux données de variation génétique de l'ADN chloroplastique correspondant à la France, il convient alors de substituer les données correspondant à la forêt ou à la région française concernée. L'échantillonnage utilisé est différent de celui utilisé pour tester une origine française : il doit comprendre un échantillonnage beaucoup plus ciblé et complet des principaux massifs

forestiers qui fournissent du bois à merrain.

Caractérisation de massifs domaniaux réputés

L'ONF a réalisé avec l'Inra Bordeaux-Cestas une étude sur six grandes forêts domaniales : Tronçais (Allier), Bertranges (Nièvre), Cîteaux (Côte d'Or), Saint-Palais (Cher), Darney (Vosges), Jupilles (Sarthe), pour préciser les variants chloroplastiques présents dans chaque massif, leur fréquence respective et par suite les possibilités de discriminer leur origine par rapport aux autres provenances françaises et européennes. Afin de discriminer les forêts qui présentent le même variant, il serait souhaitable d'améliorer la résolution en identifiant de nouveaux marqueurs permettant de subdiviser les variants chloroplastiques actuels en « sous-variants ». Cette possibilité a été testée sur des individus ayant le variant 10 (jaune), qui est le plus fréquent dans cet échantillon de six forêts (55 % des arbres) mais également en France (près de 40 % des individus de la base de donnée). Nous avons ainsi réussi à subdiviser ce variant en deux sous-variants 10-1 et 10-2. Les forêts de Tronçais et des Bertranges qui ne se distinguaient pas précédemment peuvent être désormais discriminées : tous les individus de Tronçais sont de sous-haplotype 10-2, alors que ceux des Bertranges sont (à l'exception d'un arbre) de sous-haplotype 10-1. En ce qui concerne

Saint Palais et Bercé, les individus d'haplotype 10 présentent (à l'exception d'un arbre à Saint Palais) le même sous-type 10-2 que Tronçais (tableau 1).

La révélation des haplotypes pour les six forêts fait apparaître les résultats suivants :

- un variant exclusif ou presque à Tronçais (10-2), à Bertranges (10-1) et à Cîteaux (7) ;
- un variant largement dominant à Darney (11) et à Saint Palais (10-2) ;
- un mélange de plusieurs variants à Jupilles (11, 10-2 et 12).

Nous avons vu que l'authentification d'origine fonctionne par exclusion d'hypothèse. Du bois est déclaré comme provenant d'une forêt donnée ; le test va permettre d'établir s'il y a cohérence ou non entre cette déclaration et le variant révélé. La puissance de l'outil dépend directement du nombre de variants présents dans la forêt et de leur répartition ailleurs en France et en Europe. Les résultats des tests d'exclusion sont présentés dans le tableau 2.

Dans les cas de non-conformité, la réponse du test est précise : « selon les bases de données établies, le bois ne peut provenir de l'origine déclarée ». La limite de la justesse du test est la précision de la caractérisation des forêts étudiées, la caractérisation génétique ayant été effectuée sur un échantillon supposé représentatif de la forêt mais bien entendu non exhaustif (une centaine d'arbres par massif).

Fréquence de chaque variant

Forêt (département)	Surface (hectares)	Nb. échantillons analysés	10-1 Jaune foncé	10-2 jaune	11 blanc	12 orange	7 bleu
Tronçais (03)	10500	100	-	100 %	-	-	-
Bertranges (58)	7650	101	99 %	1 %	-	-	-
Cîteaux (21)	3500	57	-	-	-	-	100 %
Darney (88)	8000	120	-	-	94 %	2 %	4 %
Saint Palais (18)	1950	58	2 %	93 %	-	5 %	-
Jupilles (72)	5400	98	0 %	34 %	58 %	8 %	-
Total	37 000	534	19 %	35 %	32 %	2 %	12 %

Tab. 1 : distribution des variants par forêt

Origine Déclarée	Résultats du typage					
	10-1	10-2	11	12	7	autres
Tronçais	non conforme	conforme	non conforme	non conforme	non conforme	non conforme
Bertranges	conforme	peu probable	non conforme	non conforme	non conforme	non conforme
Cîteaux	non conforme	non conforme	non conforme	non conforme	conforme	non conforme
Darney	peu probable	conforme	non conforme	peu probable	non conforme	non conforme
Saint Palais	non conforme	non conforme	conforme	peu probable	conforme	non conforme
Jupilles	non conforme	conforme	conforme	conforme	non conforme	non conforme

Tab. 2 : conclusion des tests d'exclusion effectués sur du bois d'origine déclarée

Dans les cas de conformité, le test ne prouve pas strictement que le bois provient bien de l'origine déclarée et les situations peuvent varier fortement d'une forêt à l'autre (tableau 3). Dans l'exemple de Tronçais, du bois déclaré comme provenant de cette forêt est testé. Si un variant autre que le variant 10 est révélé, le résultat est « non-conforme » et le bois ne provient très probablement pas de Tronçais. Si au contraire, le bois testé est caractérisé par le variant 10 (jaune), le résultat est conforme à la déclaration sans toutefois que l'on puisse prouver que le bois provient avec certitude de Tronçais (voir encadré). Un chêne sessile ou pédonculé français « tiré au hasard » a en effet 40 % de chances d'avoir le variant 10 et 60 % d'avoir un autre variant (tableau 3 ; ces résultats correspondent aux probabilités avant amélioration de l'outil de caractérisation). La subdivision du type jaune en deux « sous variants » devrait augmenter fortement le pouvoir d'exclusion du test. Il reste à étudier la répartition complète des deux sous-variants en France et en Europe. Dans l'hypothèse où 50 % des variants 10 (jaune) seraient de type 10-1 et 50 % seraient de type 10-2, il n'y aurait plus que 20 % de chances de tirer au hasard en France un chêne du type 10-2 conforme à Tronçais. La probabilité de tirer non pas un individu mais tout un lot ayant le type conforme à celui de

Tronçais est encore plus faible, surtout si ce lot provient de plusieurs forêts. Dans le cas de Jupilles, la puissance du test diminue nettement car cette forêt renferme les variants 10, 11 et 12 qui sont tous largement répandus en France. Un chêne français « tiré au hasard » a presque 3 chances sur 4 de présenter un variant présent à Jupilles. Quant à Darney et Saint-Palais, ces forêts présentent des situations intermédiaires car elles renferment un variant largement majoritaire.

La connaissance précise de la composition génétique (variants chloroplastiques) des principaux massifs forestiers fournissant des bois de merrain est donc un bon moyen d'augmenter le pouvoir d'exclusion des tests ADN. L'examen de la répartition des variants en France montre que quatre variants dominants sont présents dans la plupart des régions et qu'un lot de bois assemblé au hasard comportera plu-

sieurs de ces variants alors qu'un lot de bois de Tronçais, Bertranges ou Cîteaux devra être homogène. Seul Jupilles pose un réel problème du fait de son manque d'homogénéité.

Empreintes génétiques individuelles

La technique des empreintes génétiques individuelles a des applications humaines bien connues en criminologie et en recherche de paternité. Par ailleurs, le développement d'outils de contrôle de traçabilité dans la filière viande bovine, basés sur la technique des empreintes individuelles, est d'actualité. Le parallèle entre filière bovine et filière merrain mérite d'être approfondi. La vache à l'étable, comme l'arbre en forêt, est facile à identifier et à étiqueter. Les ruptures de traçabilité surviennent quand on découpe la vache ou quand on passe de la grume au merrain. L'empreinte génétique individuelle a le mérite de rester constante dans tous les morceaux ou fragments issus du même individu.

Qu'il s'agisse de l'homme, de l'animal ou de l'arbre, le principe d'identification de l'individu est le même et repose sur la révélation simultanée de plusieurs marqueurs hypervariables. Deux individus peuvent être par hasard identiques pour un marqueur donné. Si on multiplie les marqueurs révélés, la probabilité d'identité décroît très

Origine testée	Probabilité de conformité d'un chêne « tiré au hasard »
Tronçais	40 %
Bertranges	40 %
Cîteaux	25 %
Saint Palais	59 %
Darney	59 %
Jupilles	73 %

Tab. 3 : précision des situations de conformité pour la France

rapidement avec leur nombre et avoisine très vite zéro. Il est à noter que pour chaque marqueur microsatellite*, on révèle les deux allèles* présents (un ayant été transmis par le père, l'autre par la mère) et que chaque marqueur fournit déjà une double information par individu.

■ Validation du concept d'empreinte génétique individuelle

L'étude ONF/Inra a porté sur près de 100 individus échantillonnés dans cinq forêts (Tronçais, Bertranges, Jupilles, Cîteaux, Saint-Palais) sur des arbres proches (voisins de parcelle) ou apparentés (individus collectés dans une brosse de semis provenant d'un même arbre « mère »). Tous ces individus ont été étudiés à partir d'ADN extrait de feuilles pour six marqueurs microsatellites. Deux de ces marqueurs permettent de distinguer la majorité des individus et quatre sont nécessaires pour les distinguer en totalité.

■ Applications des marqueurs microsatellites au contrôle de traçabilité des bois de merrain

Les empreintes individuelles sont donc accessibles chez le chêne avec un nombre réduit de microsatellites (généralement 4). À partir de cet outil (sous réserve d'être capable de transférer la technique d'analyse à partir du bois et non de tissus frais), deux types d'applications pourraient être envisagées dans une optique de contrôle de traçabilité des bois de merrain :

- Typage individuel systématique

Dans le principe, il s'agit de typer individuellement tous les arbres à merrain constituant un lot d'une même origine (parcelle, ou regroupement de parcelles d'une même forêt). Sur un plan pratique, le matériel à analyser pourrait être des bourgeons (prélevés au moment de l'abattage), ou des fragments d'écorce contenant du cambium (prélevés à l'aide d'un emporte pièce). Les prélèvements seraient effectués par l'ONF après acquisition du lot par un acheteur (merrandier ou exploitant

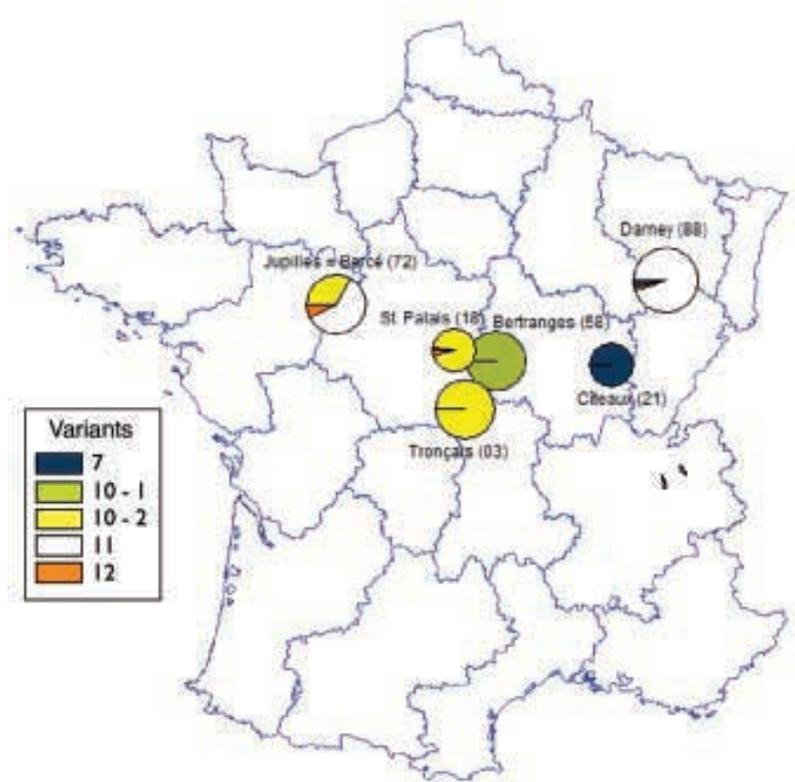


Fig. 3 : composition génétique de quelques forêts domaniales célèbres. Le diamètre des cercles est proportionnel au nombre d'échantillons analysés et les couleurs aux variants

forestier). Lors de l'achat des fûts par le viticulteur, le test consisterait alors à vérifier à partir d'un échantillon de quelques douelles (rabotage), que les « arbres » correspondants se trouvent bien dans le fichier d'empreintes individuelles établi en amont pour l'ensemble du lot. Cette procédure « lourde » pourrait être envisagée pour répondre à la demande de certains viticulteurs souhaitant acquérir des lots de grande valeur provenant de forêts prestigieuses (Tronçais, Jupilles...). Les surcoûts liés aux prélèvements d'échantillons et aux analyses devraient être pris en charge par le viticulteur.

- Typage d'individus traceurs

On peut également envisager le principe d'un ou de quelques individus traceurs, à mettre en œuvre au niveau de lots constitués d'une parcelle ou d'un ensemble de parcelles.

Ces individus repérés aux différents stades de la transformation du bois (grume, billon, merrain, douelle) pourraient servir à valider un système de traçabilité déjà en place.

Identification de l'origine botanique des chênes à merrain européens : chêne sessile / chêne pédonculé

Deux espèces de chênes autochtones sont utilisées pour le merrain en France : le chêne sessile et le chêne pédonculé. Du bois de chêne blanc américain (*Quercus alba*) est aussi importé pour la confection de fûts dans les tonnellerie françaises ; ces derniers sont alors surtout destinés à l'exportation. Comme le procédé de confection des fûts à partir de bois de chêne blanc américain est différent (les merrains sont sciés et non fendus), il y a peu de risque de confondre des fûts en chêne



F. Feuillat, ONF

Fente d'un billon en vue de la fabrication du merrain

européen et américain. De plus, le chêne américain confère aux vins une empreinte boisée très caractéristique (« coco », voire « résinique »), qui permet difficilement de le faire passer pour du chêne européen qui apporte des notes plus subtiles.

Par contre, différencier les deux espèces de chênes européens pourrait avoir un intérêt réel. Plusieurs travaux ont montré un effet notable de l'espèce sur les caractéristiques sensorielles du bois (Sauvageot *et al.*, 2002) et des vins élevés en fûts neufs (Chatonnet, 1995 ; Feuillat, 1996 ; Doussot, 2000). Plusieurs approches ont été tentées pour discriminer les deux espèces de chênes à partir de l'analyse du bois. La mesure de caractères anatomiques (proportions de gros vaisseaux et de fibres) par analyse d'image a permis, sur un échantillon d'une cinquantaine d'arbres issus de peuplements mélangés, d'identifier l'espèce avec un taux de réussite de 75 % (Feuillat *et al.*, 1997). Des travaux basés sur des variations de teneurs en extractibles (ellagitannins et whisky-lactone) ont montré, sur un échantillon de 288 chênes français, que le taux de discrimination était supérieur à 90 % (Leauté *et al.*,

en préparation). L'inconvénient de cette approche est que la composition chimique du bois n'est pas stable dans le temps, notamment entre le bois frais et le bois sec, voire après chauffage de la barrique.

Une troisième voie qui apparaît prometteuse concerne la distinction des espèces à l'aide de marqueurs situés dans certaines régions discriminantes du génome nucléaire (peu nombreuses au demeurant). Des travaux récents ont en effet permis de différencier le chêne sessile et le chêne pédonculé au niveau individuel par une combinaison de plusieurs marqueurs microsatellites (Muir *et al.*, 2000) alors que ces marqueurs n'avaient pas été particulièrement choisis pour leur pouvoir discriminant entre les deux espèces. Cependant, ces travaux n'ont porté à ce jour que sur des tissus frais : il reste donc à réaliser un important travail de transfert des techniques à de l'ADN extrait de bois.

Conclusions - Perspectives

Le test de caractérisation moléculaire basé sur les marqueurs chloroplastiques a montré ses intérêts et ses

limites. Il s'agit d'un test d'exclusion : un bois déclaré d'une origine donnée et dont le variant ne correspond pas à cette origine provient très probablement d'ailleurs.

Cet outil discrimine bien les grandes régions d'Europe, particulièrement les provenances atlantiques (chêne français) par rapport aux provenances orientales (chêne russe notamment), qui ne présentent pas les mêmes haplotypes. En ce qui concerne l'identification au niveau des grands massifs forestiers français, les résultats sont apparus contrastés. Certaines forêts présentaient un seul variant (Tronçais, Bertranges, Cîteaux), ou un variant largement majoritaire (Darney et Saint Palais) alors que d'autres (Jupilles) comportaient trois variants. La technique peut être améliorée par la subdivision de chaque variant en sous-variants. Ainsi, le variant 10 (jaune) fixé à Tronçais et Bertranges (et fréquent ailleurs en France) a été scindé en deux sous-types (10-1 à Tronçais et 10-2 à Bertranges) dont la répartition précise sur la France entière reste à établir. Il deviendra ainsi plus facile de repérer des lots d'origine quelconque vendus pour du « Tronçais ».

Un deuxième outil concerne les marqueurs microsatellites nucléaires, hypervariables, qui permettent de révéler des empreintes génétiques individuelles. La combinaison de quatre microsatellites suffit pour distinguer chaque individu avec un risque d'erreur faible. Cet outil permet d'envisager deux applications pour le contrôle de traçabilité :

- le typage systématique de lots d'arbres de haute qualité provenant de forêts prestigieuses telles que Tronçais ;
- l'utilisation d'individus traceurs intégrés dans les lots de bois.

En ce qui concerne la distinction des chênes sessile et pédonculé, les tests d'assignation d'un individu à une espèce sur la base d'une combinaison

de marqueurs microsatellites constituent une piste prometteuse. Ce concept de test d'assignation sur profil microsatellite pourrait être appliqué à l'identification de massifs forestiers mais nécessitera, pour être développé, la recherche des marqueurs les plus adaptés et la constitution de base de données de référence par forêt. Il n'en reste pas moins vrai que pour tous ces marqueurs nucléaires, le transfert au bois où l'ADN est fortement dégradé constitue encore un obstacle à franchir. À ce jour les applications semblent limitées à du bois prélevé sur les grumes ou sur merrain vert (avant maturation prolongée dans les parcs à bois des tonnelliers).

Les marqueurs chloroplastiques et microsatellites offrent finalement une palette d'outils potentiellement utilisables pour répondre aux besoins de la filière en matière de contrôle de traçabilité d'origine géographique et botanique des bois de merrain. Cependant, la mise en place de cette traçabilité ne peut se justifier que si elle conduit à valoriser les produits tracés, au travers de démarches collectives (type AOC ou labels) ou individuelles (certification d'entreprises).

Rémy J. PETIT

Inra, UMR Biodiversité,
Gènes et Écosystèmes
Pierroton
petit@pierroton.Inra.fr

Sabine DUMAS

Inra, UMR Biodiversité,
Gènes et Écosystèmes
Pierroton
dumas@pierroton.Inra.fr

François FEUILLAT

ONF, chargé de la mission
« merrain »,
Chalon-sur-Saône
francois.feullat@onf.fr

Bibliographie

BODÉNÈS C., JOANDET S., LAIGRET F., KREMER A., 1997. Detection of genomic regions differentiating two closely related oak species *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. *Heredity*, vol. 78, n° 4, pp. 433-444

CHATONNET P., 1995. Influence des procédés de tonnellerie et des conditions d'élevage sur la composition et la qualité des vins élevés en fûts de chêne. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux II.

DEGUILLOUX M.F., PEMONGE M.H., PETIT R.J., 2002. Novel perspectives in wood certification and forensics : dry wood as a source of chloroplast, mitochondrial and nuclear DNA. *Proceedings of the Royal Society of London : Biological Sciences*, vol. 269, n° 1495, pp. 1039-1046

DOUSSOT F., 2000. Variabilité des teneurs en extractibles des chênes sessile (*Quercus petraea* Liebl.) et pédonculé (*Quercus robur* L.). Influence sur l'élevage des vins. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I.

DUMOLIN-LAPÈGUE S., PEMONGE M.H., GIELLY L., TABERLET P., PETIT R.J., 1999. Amplification of DNA from ancient and modern oak wood. *Molecular Ecology*, vol. 8, n° 12, pp. 2137-2140.

FEUILLAT F., 1996. Contribution à l'étude des phénomènes d'échanges bois/vin/atmosphère à l'aide d'un « fût » modèle : relations avec l'anatomie du bois de chêne (*Quercus petraea* Liebl., *Quercus robur* L.). Thèse de doctorat de l'ENGREF Nancy.

FEUILLAT F., DUPOUEY J.L., SCIAMA D., KELLER R., 1997. A new attempt at discrimination between *Quercus petraea* and *Quercus robur* based on wood anatomy. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, n° 3, pp. 343-351

MUIR G., FLEMING C.C., SCHLÖTTERER C., 2000. Species status of hybridizing

oaks. *Nature*, vol. 405, n° 6790, p. 1016

NAUDIN R., PAUGET C., 2002. Élevage des vins en fûts de chêne. Influence de la qualité du bois sur la qualité du vin. Rapport de synthèse, ITV-Beaune.

PETIT R.J., CSAIKL U., BORDÁCS S., BURG K., COART E., COTTRELL J., VAN DAM B., DEANS J.D., GLAZ I., DUMOLIN-LAPÈGUE S., FINESCHI S., FINKELDEY R., GILLIES A., GOICOECHEA P.G., JENSEN J.S., KÖNIG A., LOWE A.J., MADSEN S.F., MÁTYÁS G., MUNRO R.C., OLALDE M., PEMONGE M.H., POPESCU F., SLADE D., TABBENER H., TAURCHINI D., ZIEGENHAGEN B., KREMER A., 2002a. Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, pp. 5-26

PETIT R.J., BREWER S., BORDÁCS S., BURG K., CHEDDADI R., COART E., COTTRELL J., CSAIKL U.M., VAN DAM B., DEANS J.D., ESPINEL S., FINESCHI S., FINKELDEY R., GLAZ I., GOICOECHEA P.G., JENSEN J.S., KÖNIG A.O., LOWE A.J., MADSEN S.F., MÁTYÁS G., MUNRO R.C., POPESCU F., SLADE D., TABBENER H., DE VRIES S.G.M., ZIEGENHAGEN B., DE BEAULIEU J.L., KREMER A., 2002b. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, pp. 49-74

RICHARD H., 2003. Chêne, Bourgogne et nez du vin. *L'amateur de Bordeaux*, pp. 42-46

SAUVAGEOT F., TESSIER C., FEUILLAT F., 2002. Variabilité (espèce, forêt, arbre, largeur de cernes et âge) de l'odeur du Chêne français de tonnellerie (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* Liebl.) étudié par flairage de copeaux. *Annals of Forest Science*, vol. 59, n° 2, pp. 171-184

Intégrer le souci d'une bonne gestion des ressources génétiques dans la pratique quotidienne : le point de vue du forestier

Qu'est-ce qu'une « bonne » ressource génétique forestière ?

Performance

Les **performances d'un arbre** (généralement, la vigueur et la qualité), appréciées sur son phénotype* (c'est à dire sur sa vigueur et sa qualité telle qu'elles se manifestent et telles que l'on peut les mesurer) ne sont pas sans lien avec leur génotype* (c'est à dire le code génétique qui a gouverné leur développement). C'est le fondement même de la sélection phénotypique, qui est mise en œuvre à chaque étape des programmes classiques d'amélioration. Ce lien n'est toutefois ni simple, ni direct. Ainsi, deux ramets* d'un même clone* (génotypes identiques) pourront présenter des vigueurs et des qualités fort différentes selon les conditions de leur croissance : sol, sylviculture, accidents de croissance divers, etc. La part héritable* de ces caractères de vigueur et de forme n'est pas toujours connue, et par ailleurs les performances de qualité (en particulier de forme) et de vigueur sont parfois antagonistes, l'amélioration recherchant généralement des compromis, qui peuvent varier suivant la destination du matériel, et se traduire en différentes sorties variétales (Pastuszka et al., 2002).

Lorsque l'on passe à l'échelle du **peuplement**, ces relations se compliquent encore plus. La sélection phénotypique à l'échelle du peuplement, mise en œuvre dans le choix des peuplements sélectionnés (voir Bilger et al. page 51), consiste à choisir des peuplements dont les individus, pris collectivement, présentent une vigueur et une qualité supérieures à la moyenne. L'héritabilité de cette qualité à la génération suivante est encore plus difficile à pronostiquer : la variabilité des arbres dans ce peuplement se complique des hasards de la reproduction, avec un flux de gènes provenant de l'extérieur de la parcelle dont la proportion élevée semble être la règle, comme le montrent Gerber et al. à travers cinq exemples contrastés (page 16).

Cette notion de qualité génétique s'est bien intégrée à la pratique forestière : presque comme une évidence, dans les systèmes de production utilisant des matériels sélectionnés (le pin maritime, le peuplier), de façon plus fragile dans les sylvicultures travaillant le matériel « sauvage », comme celles du chêne ou du hêtre. Ainsi recommande-t-on classiquement d'éliminer précocement les arbres présentant certains défauts présumés héréditaires, comme la fibre torse ou les fourches réitérées chez le chêne (Lanier, 1986).

Le souci des performances du matériel génétique découle directement de la fonction de production de la forêt.

Adaptation

Le souci de l'adaptation du matériel génétique aux conditions de croissance s'alimente du souvenir de nombreux échecs. Ainsi, les reboisements massifs effectués dans les Landes après les grands incendies de 1949-1950, dans un contexte de pénurie de graines, ont eu recours à des graines importées du Portugal. Tout s'est bien passé... jusqu'à un épisode de gel sévère en janvier 1985, qui a révélé l'inadaptation de ces arbres (Pastuszka et al., 2002). C'est donc non seulement la production qui est ici en jeu, mais aussi la protection même de la forêt.

Notons que ces deux premiers critères de performance et d'adaptation peuvent entrer en conflit : la ressource génétique la plus performante de l'aire de répartition d'une espèce a peu de chance d'être adaptée à l'ensemble de l'aire de l'espèce. Ainsi, le chêne de l'Adour, exceptionnellement productif et de haute qualité dans son milieu, présente un phénotype pitoyable dans les tests de comparaison de provenance situés loin de sa vallée natale ! Soulignons un autre piège de ce

r é s u m é

La qualité d'une ressource génétique peut être appréciée selon différents critères, que l'on peut regrouper en quatre axes : performance, adaptation, diversité et autochtonie. La

définition et l'appréciation de ces quatre grands critères sont délicates, et leurs interactions complexes, mais faire l'effort d'évaluer un projet sylvicole selon cette grille permet d'apprécier sommairement son impact génétique, et de mettre en évidence

les risques prévisibles. Les dispositifs techniques et réglementaires existants – de l'aménagement à la réglementation concernant les matériels forestiers de reproduction – permettent de parer à la plupart des risques prévisibles...

* Voir glossaire p 117

critère : l'inadaptation d'une ressource peut se révéler avec retard, à l'occasion d'un épisode exceptionnel (comme dans l'exemple du gel de 1985 funeste aux pins d'origine ibérique introduits dans les Landes), alors que la croissance avant cet épisode était tout à fait satisfaisante, voire élevée.

Diversité

Un troisième critère de plus en plus souvent invoqué est la diversité intraspécifique*. Plutôt que diversité, c'est parfois le terme de « base génétique » (qui doit être suffisamment large), qui est invoqué. Cette diversité, particulièrement élevée chez les arbres forestiers, permet leur adaptation aux conditions, parfois changeantes, du milieu. Elle est donc capitale pour le maintien à long terme des populations.

Les généticiens des populations mesurent la diversité génétique d'un peuplement par la variabilité des parties non codantes du génome* (celles-là même qui permettent de reconnaître un individu par l'analyse de son ADN)*. Il n'y a donc aucun lien quantitatif entre cette diversité et l'aptitude d'un peuplement à faire face à une modification de ses conditions de croissance, sinon le raisonnement général évoqué ci-dessus : plus il y a de diversité, plus le peuplement a des possibilités *a priori* de s'adapter. La règle pratique adoptée est donc de maintenir la diversité héritée du passé dans les peuplements naturels, et de maintenir un niveau considéré comme théoriquement suffisant dans les populations d'amélioration (Kremer, 2001).

Notons au passage que cette diversité est réduite à zéro dans le cas d'une plantation clonale, l'utilisation



A. Ducouso, Inra Bordeaux

Test de provenance de chêne sessile en forêt domaniale de la Petite Charnie : à gauche, provenance tardive du Nord de l'Europe, à droite provenance précoce du Sud-Est de l'Europe

de variétés monoclonales nécessitant alors d'autres stratégies pour faire face aux risques, comme l'illustre le cas du peuplier, aux prises avec la rouille foliaire : diversification des clones dans l'espace, renouvellement rapide, recherche de variétés tolérantes plutôt que totalement résistantes, les risques de contournement de résistance étant élevés.

Par ailleurs, les généticiens parlent également de structuration de la diversité génétique à l'échelle de l'aire d'une espèce : l'étude du génome chloroplastique* chez les feuillus, où il est hérité de la mère, permet de mettre en évidence des lignées, ou haplotypes*, dont l'extension peut être cartographiée à l'échelle de l'aire de répartition,

révélant des structures dont l'histoire des colonisations post-glaciaires rend parfaitement compte (voir Ducouso et al. page 33 ; Petit et al. page 71). Une nouvelle exigence se fait jour, qui est de respecter ces structures (que l'on ne peut relier *a priori* à aucun trait adaptatif). Cette exigence nouvelle s'est traduite par la prise en considération des cartes ainsi élaborées dans la révision des contours des nouvelles régions de provenance*, comme dans le cas du chêne sessile, pour lequel la nouvelle carte des régions de provenance tient compte de la carte des haplotypes (MAAPAR, 2003 – p 149).

Autochtonie

Cette exigence de respect de la structuration de la diversité génétique

abstract

Quality of genetic resources can be analysed following different criteria that can be clustered in four main categories : performance, adaptation, diversity and autochthony.

Definition and evaluation of these four main criteria are difficult and their interactions are complex but it becomes possible to appreciate roughly the genetic impact of a silvicultural project striving towards its evaluation according to these criteria

and to underline foreseeable risks. Existing technical guidelines and regulations – such as management plans or regulation about forest reproductive materials – can be very useful to prevent most of the foreseeable risks...

à l'échelle de l'espèce rejoint un dernier critère : l'autochtonie*. La recherche de ressources génétiques autochtones se justifie dans un premier temps par le souci d'adaptation : les ressources autochtones ont été façonnées par les conditions locales, elles y sont donc supposées adaptées, du moins tant que ces conditions locales ne subissent pas de modifications brutales. Une analyse détaillée et nuancée des relations entre autochtonie et adaptation locale est proposée par Fady et Lefèvre (page 24). Ducouso et al. (page 33) en donnent une illustration dans le cas du chêne, pour lequel les résultats des tests de comparaison de provenance montrent une supériorité du cru local dans les tests.

Plus profondément, cette recherche de l'autochtonie est parfois présentée comme une exigence *a priori*, de nature déontologique, relevant finalement du principe de précaution. Dans le mouvement général de prise de conscience écologique qui est une tendance lourde de la foresterie en Europe depuis une quinzaine d'années, le respect de l'originalité et de l'authenticité des milieux se justifie en soi. Ce mouvement pourrait entraîner dans son sillage la tentation d'une recherche de l'autochtonie (qui était présente d'une certaine façon dans le principe même des régions de provenance) de plus en plus au niveau local, voire au niveau très étroit du massif, sans réel fondement scientifique en règle générale, voire à l'encontre des acquis de la recherche sur l'importance des flux de gènes à longue distance.

Soulignons que diversité à l'échelle du peuplement et autochtonie sont des critères dépendants : l'introduction de ressources exogènes dans une forêt accroît mécaniquement la diversité du peuplement, mais altère son autochtonie.

Ces considérations laissent entrevoir que tout raisonnement fondé uniquement sur l'un de ces critères serait réducteur et dangereux, et qu'une

hiérarchisation *a priori* de ces critères est impossible. Aussi faut-il les garder constamment à l'esprit, et raisonner plutôt en terme d'analyse de risques.

Quels sont les principaux risques d'altération d'une ressource génétique lors d'une intervention sylvicole ?

L'impact de la sylviculture sur les ressources génétiques forestières n'est certes pas neutre, comme le montrent plusieurs articles de ce numéro hors-série (Oddou et al. page 3, Fady et Lefèvre page 24, Ducouso et al. page 33, Pichot page 89). Cet impact y est analysé en distinguant la phase de régénération et la phase de compétition entre tiges, accompagnée des opérations sylvicoles d'éclaircie, puis de récolte. Nous adopterons le même découpage pour analyser les

risques génétiques potentiels liés aux opérations sylvicoles, et pour recenser les moyens permettant de parer à ces risques.

Au stade de la régénération

Peut-on entamer le potentiel de performance du peuplement ?

En régénération naturelle, le risque est de reproduire à l'identique un peuplement de médiocre qualité. C'est un risque banal dans les sylvicultures recourant à la régénération naturelle, banal au point d'être rarement analysé comme tel. Ce peut être un choix assumé, par souci d'autochtonie, mais encore faut-il en être conscient, et toujours s'interroger avant d'entreprendre la régénération naturelle d'un peuplement de médiocre qualité, surtout lorsque le propriétaire fixe clairement à la forêt un objectif de production.



V. Bertin, ONF

La sélection par le marteleur influence les ressources génétiques

Plus pernicieux est le risque de contre-sélectionner les performances d'un peuplement par la pratique de l'écrémage, c'est à dire de la récolte sélective des meilleurs arbres. Ce risque, bien connu dans les formes primitives d'exploitation de la forêt, pourrait-il réapparaître dans la gestion irrégulière des peuplements issus de taillis sous futaie ?

En régénération artificielle, le risque est de s'approvisionner en matériel de médiocre qualité, par économie à courte vue. Une mauvaise définition du cahier des charges et une analyse sommaire des offres dans un appel d'offres de fourniture de plants peut malheureusement y conduire. Soulignons que le choix d'un matériel de reproduction se raisonne en fonction de l'ensemble du processus de production : ainsi l'utilisation de variétés monoclonales ou associant un petit nombre de clones hautement performants, cohérente dans un système de production très intensif, est bien évidemment incompatible avec le recours ultérieur à la régénération naturelle. Ce matériel n'est en particulier pas adapté à l'introduction en forêt dans une perspective d'enrichissement en feuillus précieux.

Peut-on entamer le potentiel adaptatif du peuplement ?

Le recours à la régénération naturelle semble garantir l'adaptation du matériel au site... sous réserve que le matériel soit effectivement autochtone ! S'il ne l'est pas, même si le peuplement parent est de belle venue et a bien vécu l'introduction, on peut toujours craindre que certains épisodes rares et limitants n'aient pas encore eu le loisir de se manifester. Il est donc important de rechercher tous les éléments disponibles sur l'origine du peuplement dans les archives de la forêt, et d'être vigilant face à toute particularité inexploquée des arbres d'une parcelle, surtout en présence de signes de souffrance ou de dépérissement.

En l'absence d'archives forestières, et après avoir attentivement observé le peuplement (en étudiant sa morphologie et sa complexité écologique, comme le suggèrent Fady et Lefèvre



J. Tailhardat, ONF

Coupe de régénération en forêt domaniale de Tronçais

page 24), il faut savoir que les outils de la génétique moléculaire peuvent, si l'enjeu en mérite le coût, apporter des éléments d'analyse :

- l'analyse des apparentements entre arbres voisins permet de diagnostiquer, y compris à un âge avancé, si le peuplement est issu de régénération naturelle ou de plantation ;
- si l'espèce en question a bénéficié d'études génétiques antérieures, son origine allogène peut éventuellement être détectée (voir Fady et Lefèvre page 24 et Petit et al. page 71).

Dans le cas de régénérations artificielles, il importe, pour réduire au maximum les risques d'inadaptation du matériel au site, de respecter les préconisations d'emploi des matériels forestiers de reproduction récemment rédigées par le Cemagref, et intégrant l'ensemble des données disponibles, y compris, par principe de précaution, les informations délivrées par l'analyse du génome chloroplastique (cf. paragraphe « Diversité »). Les pénuries de matériels recommandés en premier choix ne doivent pas conduire systématiquement à l'adoption du deuxième choix. Bien souvent, la régénération peut être différée, ou

mieux encore, un contrat d'éducation de plants peut être entrepris. Ce recours permettra de surcroît d'aller au-delà des recommandations en recourant à du matériel issu non seulement de la région de provenance, mais du peuplement sélectionné le plus proche.

Il est vraisemblable que ce souci d'adaptation prenne plus d'acuité dans les stations de caractéristiques extrêmes : le recours à la régénération naturelle pourrait se justifier d'autant plus que le site diffère de la moyenne de la région de provenance, notamment par des conditions de sol très spécifiques.

Peut-on éroder la diversité génétique ?

En régénération naturelle, la question bien souvent soulevée du risque de perte de diversité génétique, semble aujourd'hui difficile à invoquer. Les flux de gènes sont tels, quels que soient les modes de dissémination du pollen et des graines des espèces étudiées, que la possibilité d'entamer la diversité génétique des espèces majeures à l'occasion d'une régénération naturelle en futaie régulière semble aujourd'hui écartée dans la plupart des situations,

y compris lorsque le nombre des semenciers présents sur la parcelle est réduit, comme par exemple après une tempête. Le projet présenté par C. Pichot (voir page 89) permettra certainement d'en savoir plus.

En tout état de cause, il faut garder en tête qu'une régénération menée sur plusieurs saisons proviendra d'un plus grand nombre de parents.

Dans le cas de régénérations artificielles, le maintien d'une diversité génétique suffisante dans les lots de graines passe par le respect de bonnes pratiques au stade de la récolte des graines et de leur éducation en pépinière (voir Bilger et al. page 51). En tant qu'organisme certificateur des récoltes en peuplement classé, et en tant que producteur de semences forestières, et gros acheteur de plants, l'ONF a un rôle à jouer dans le respect de ces bonnes pratiques, comme le montre l'article de Héois et al. (page 64). Citons en particulier la nécessité de récolter les graines sous un nombre suffisant de semenciers, fixé en général à trente. Pour les espèces disséminées non protégées par la réglementation, l'achat de graines de provenance douteuse doit être proscrit. En effet, il est particulièrement « juteux » pour un fournisseur peu scrupuleux ou incompetent de récolter massivement sous quelques rares semenciers très productifs.

Enfin, le recours massif et répété à des peuplements porte-graines connus et régulièrement productifs (dont Bercé est l'exemple-type pour le chêne) pourrait bien conduire à une relative « uniformisation » à l'échelle des régions de provenance. Même si cette perte de diversité en question échappe probablement à nos moyens de détection actuels, le principe de précaution impose de diversifier les peuplements sélectionnés et les récoltes (voir Bilger et al. page 51).

Dans le cas des espèces introduites, de drastiques réductions de diversité ont pu se produire à la faveur de l'introduction. Dans le cas du chêne rouge, un tel phénomène de réduction sévère de diversité est suspecté et pourrait être à

l'origine de l'irrégularité des performances de l'espèce en plantation. Aussi convient-il d'être très prudent dans la régénération d'une parcelle d'une espèce introduite, isolée dans le paysage, car dans ce cas le risque d'isolement se conjugue avec la méconnaissance de la diversité génétique du peuplement parent, qui peut avoir été gravement entamée par les conditions de l'introduction.

...Et l'autochtonie ?

Si le peuplement à régénérer est autochtone, le recours à la régénération naturelle permet *a priori* de lui conserver cette qualité... à condition qu'il ne soit pas environné de peuplements allochtones. En effet, si le peuplement à régénérer est voisin de peuplements introduits ou de provenance non désirée, l'importance des échanges de gènes évoquée par Gerber et al. (page 16) se traduira par de nombreux hybrides inter-provenances. Les possibilités du forestier pour limiter cette « pollution génétique » sont réduites : tout au plus peut-on recommander, lorsque c'est possible, de récolter les peuplements allochtones ou d'origine non désirée avant d'entreprendre la régénération des peuplements de qualité voisins. Il faut souligner que dans certains cas,

l'introgession d'une population naturelle par des populations introduites peut conduire à la disparition progressive des ressources génétiques originales de la population autochtone, comme le montrent Fady et Lefèvre (page 24).

Dans la phase de compression

Comment évolue le potentiel de performance du peuplement ?

La sélection* naturelle s'exprime notamment au cours de cette phase, durant laquelle les tiges entrent en compétition. La mortalité naturelle observée dans cette phase procède, pour une part, de processus de sélection (voir Pichot page 89). Une sélection trop forte et trop précoce des tiges, effectuée par exemple dès le stade des dégagements, comme ce serait semble-t-il le cas dans certaines régions pour le chêne, court-circuite donc, dans une certaine mesure, les effets sélectifs de cette compétition. Il n'est donc probablement pas pertinent d'aller trop loin en ce sens, si l'on veut poursuivre l'amélioration des populations par la sylviculture, dont les effets ont été mis en évidence pour le chêne par Ducousso et al. (page 33).

Comment évolue le potentiel adaptatif ?
Le risque d'altération de l'adaptation



Peuplement naturel en phase de compression : le cas de fourrés de chênes

R. Lafouge, ONF

du peuplement dans la phase de compression existe potentiellement en cas de mélange intime entre deux populations de la même espèce, l'une plus vigoureuse, et l'autre plus adaptée. La première peut éliminer la seconde au stade de la compétition, et révéler sa fragilité à l'occasion d'un épisode climatique sévère. Un exemple en est donné par Fady et Lefèvre (page 24), qui évoquent le cas de descendances hybrides parfois plus vigoureuses et compétitives que le parent pur autochtone, mais dont l'avantage sélectif peut n'être que transitoire.

Et à l'âge adulte ?

Il se passe peu de choses du point de vue de la génétique, à l'issue de la phase de compétition la plus intense. La densité (et donc la diversité) continue à baisser à un rythme très ralenti.

Cependant, le capital génétique du

peuplement n'est pas à l'abri d'accidents. La tempête peut détruire le peuplement, ce qui peut s'avérer une perte lourde s'il s'agit d'un peuplement de grande qualité. S'il a été à ce titre répertorié comme peuplement porte-graines et régulièrement récolté, la perte est réduite, car il compte de nombreux descendants dans la région de provenance, et en particulier dans le massif.

Le peuplement peut également révéler à cette phase son inadaptation par des dépérissements, semblables à ceux qui affectent les chênes pédonculés en mélange dans les stations insuffisamment riches et alimentées en eau dans les années qui suivent les épisodes de sécheresse sévère. Il faut alors se méfier d'une évolution insensible vers la régénération naturelle, par le prélèvement progressif des produits accidentels, sans analyse des causes de ces dépérissements.

Pour intégrer ces bonnes résolutions dans la pratique

Passons maintenant en revue les outils techniques et réglementaires évoqués au fil de cette discussion, en récapitulant les points-clés pour l'intégration du respect des ressources génétiques.

L'aménagement

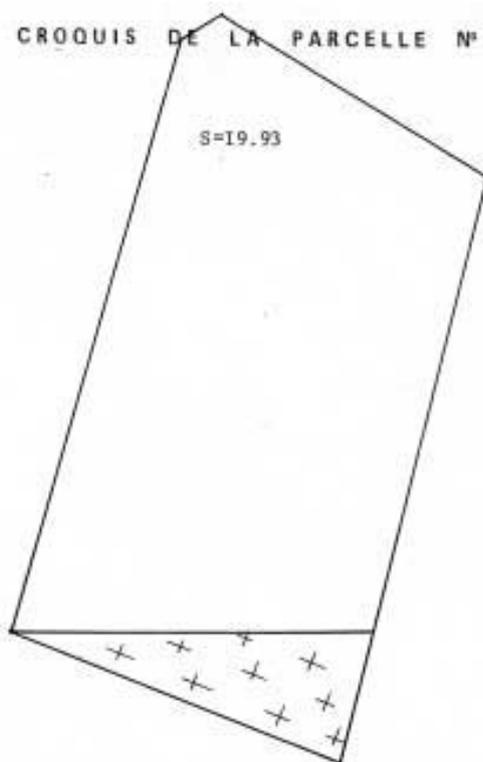
Clarifier les objectifs et les choix en matière de matériels forestiers de reproduction

L'aménagement arrête les objectifs de la gestion forestière et leur hiérarchisation. Ces arbitrages éclairent les choix en matière de matériels forestiers de reproduction, qui seront utilement précisés par l'aménagiste par essence significative et par série. Cette orientation peut aller du respect absolu du matériel local, dans un souci de conservation, à la recherche de matériel performant et adapté, dans un souci de production.

Option	Conservation stricte	Conservation raisonnée	Cas général	Production intensive ou espèces introduites
Principe	Utilisation exclusive du matériel local	Utilisation prioritaire du matériel local	Utilisation du matériel recommandé	Utilisation de matériel amélioré
Mode de régénération	Régénération naturelle chaque fois que possible	Régénération naturelle dominante	Selon les pratiques et contraintes du site	Plantation
Mesures spécifiques à prévoir	Pour les rares plantations ou régénérations naturelles assistées <ul style="list-style-type: none"> ■ Récoltes en dérogation si le recrutement de peuplements sélectionnés est impossible ■ Contrats d'éducation de plants 	Pour les plantations ou régénérations naturelles assistées : <ul style="list-style-type: none"> ■ Utilisation du matériel provenant du peuplement sélectionné le plus proche (géographiquement ou écologiquement) ■ Si possible, recrutement de peuplements sélectionnés dans le massif ■ Contrats d'éducation de plants 	Utilisation du matériel recommandé (région de provenance)	Choix du matériel amélioré (cf. Classeur MAAPAR)
Domaine d'utilisation	Espaces dédiés à la conservation d'une ressource forestière originale (ex : parcelles appartenant aux réseaux de conservation des ressources génétiques forestières, habitats forestiers protégés...)	Forêts à fort enjeu de conservation, Forêts sur stations marginales « Grands crus » des espèces sociales	Option par « défaut »	Forêts de production intensive sans enjeu de conservation Espèces introduites à des fins de production

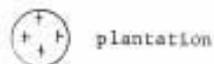
Tab. 1 : présentation des différentes options envisageables pour raisonner le choix du matériel forestier de reproduction

CROQUIS DE LA PARCELLE N° 1244



Echelle : 5000

LEGENDE

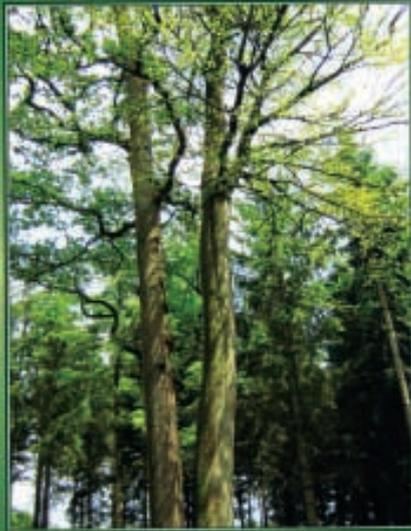


TRAVAUX EFFECTUES DANS LA PARCELLE

années	NATURE	Repère plan	Plantation		QUANTITES	MONTANT (facultatif)	OBSERVATIONS
			Nbr Plants	Surface			
1995	arrosage	1b			1,60 km	7,28 / ml	
1995	nettoyage du terrain	1b			8,93 ha	808 / ha (805/ha)	
	plantation Hiver 95.96	1b			8,93		
	CHENE ROUGE		20.000			5,19 F/le	11.000 F 01 30/80 15/1
	ALISIER TORNAVAL		200			plant mis	30/50
	CHENE ROUGE		200			en terre	50/80
	FRABIE SYCAMORE		200				55/80
1996	débt. mécanique	1a			7,30 ha	844 / ha	au gyrobroyeur
1997	coupe secondaire	1a					
1998	Regarnis. l. Rouge 151	1b	3000		8,93 ha	9,98 F/le	plant mis en terre
	FRANCE 04						
1999	délimitative	1a			7,30		
1999	entretien clousonnement et	1a+b			16,23	636 / ha	
	création 6m dans la						
2000	dégagement	1			16,23	598 / ha	
2000	dépressage Plaisios	2			1,82	828 / ha	
2002	entretien clousonnement	1			16,23	40 / ha	
	dégagement manuel	1			16,23	344 / ha	
2003	entretien clousonnement	1			16,23	43 / ha	1 Hème / ha

Le sommier de la forêt : une mémoire indispensable

Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction



Régions de provenance variétés améliorées



DIRECTION GÉNÉRALE DE LA FORÊT ET DES AFFAIRES RURALES



Le choix du matériel végétal adéquat : un guide d'aide à la décision

Les différentes options envisageables sont récapitulées dans le tableau 1.

Raisonnement le renouvellement des parcelles sensibles

Si le massif contient des ressources génétiques à préserver (en particulier des parcelles appartenant à un réseau de conservation des ressources génétiques forestières), sous influence de peuplements d'origine non désirée avec lesquels ses arbres sont susceptibles de s'hybrider, l'ordre de mise en régénération des parcelles devra en tenir compte. La « pollution génétique » sera proba-

blement limitée si les peuplements d'origine non désirée sont récoltés avant la mise en régénération de la parcelle à protéger.

Si ce raisonnement n'a pas été fait lors de l'élaboration de l'aménagement, la marge de manœuvre laissée au gestionnaire dans la mise en œuvre des aménagements permet souvent de l'introduire *a posteriori*.

Sommier de la forêt : la mémoire aussi se cultive !

Dans la tenue du sommier, la recherche et la consignation des informations disponibles sur l'origine du peuplement doivent être

considérées comme centrales. Pour les peuplements récemment constitués, tous les renseignements nécessaires : région de provenance, et peuplement sélectionné de récolte s'il est connu, doivent être consignés ou recherchés avant que les témoins ou les archives ne disparaissent.

Pour les peuplements arrivant au terme de l'exploitabilité, à défaut d'archives forestières, et après épuisement des diverses sources de renseignement envisageables, une étude spécifique faisant appel aux outils de la génétique moléculaire peut être envisagée si l'enjeu le justifie (voir paragraphe « Peut-on entamer le potentiel adaptatif du peuplement ? »). Le département recherche sera saisi des demandes de ce type : il en évaluera l'intérêt, pourra les adresser aux laboratoires compétents et éventuellement soutenir financièrement.

Faire vivre le réseau des peuplements sélectionnés

Le dispositif des régions de provenance et des peuplements sélectionnés ne fonctionne de façon satisfaisante que s'il est utilisé pleinement (voir Bilger *et al.* page 51) :

- les peuplements sélectionnés peu récoltés ne doivent pas tomber dans une spirale d'oubli. Même si la fructification est irrégulière ou partielle, elle doit être signalée et récoltée dans la mesure du possible, et cette production doit trouver un débouché dans des commandes régulières alimentant les plantations dans la région de provenance ;

- dans les zones ne possédant pas de peuplements sélectionnés, les gestionnaires doivent rechercher des peuplements de qualité et les proposer au classement.

Accorder à la fourniture de plants toute la technicité requise

La qualité des plants engage l'avenir de la forêt pour le très long terme. Ainsi, la fourniture des plants ne doit pas être considérée comme un poste de dépense à réduire au maximum dans un chantier de travaux, mais comme un point central dans un souci de gestion durable :

■ les cahiers des charges des marchés de fourniture de plants doivent être rédigés de façon précise en ce qui concerne la provenance des plants (y compris pour les espèces non réglementées) et les garanties de traçabilité exigées. Pour les espèces réglementées, il convient de se conformer aux préconisations du Cemagref (choix n°1) (MAAPAR, 2003).

■ Les contrats d'éducation de plants doivent être développés, notamment pour garantir la disponibilité de provenances peu récoltées. Pour fonctionner, ces contrats ont probablement intérêt à être conclus à une échelle assez vaste (en pratique aussi proche que possible du domaine d'utilisation de la provenance considérée), et sur un volant de plants régulier, plutôt que sur des grands chantiers ponctuels.

■ À tous les stades, la traçabilité doit être recherchée, contrôlée, la possibilité de contrôle, y compris par les outils de la génétique (voir Fady et Lefèvre page 24, Petit *et al.* page 71) pouvant être envisagée en cas de présomption de fraude.

On se reportera à ce sujet à l'article de Héois *et al.* (page 64) dans sa partie consacrée à l'ONF reboiseur. Contribuer au maintien et à l'amélioration des compétences techniques et réglementaires en matière de graines et plants est un rôle central du réseau des correspondants graines et plants, présenté dans ce même article.

Ne pas oublier la génétique lors de la conception des guides de sylviculture et des itinéraires de travaux sylvicoles

En ce qui concerne les régénérations naturelles, une régénération très rapide, faite à partir d'une seule année de fructification, peut être dommageable à la diversité génétique du peuplement : elle ne doit donc pas être préconisée.

La régénération naturelle des peuplements introduits présente toujours un risque à évaluer au cas par cas en fonction des éléments d'analyse proposés au paragraphe « Peut-on éroder la diversité génétique ? ». Les guides de sylviculture concernant les essences introduites doivent impérativement se pencher sur la question.

Enfin, les interventions de sélection des tiges doivent laisser une place à la sélection naturelle, c'est à dire **qu'une part importante de mortalité naturelle doit s'exercer en plus de la sélection faite par le forestier**, pour garantir l'existence d'une pression d'adaptation aux conditions du milieu, surtout si elles sont en transition du fait du « changement global ».

Enfin, en présence de populations mélangées et susceptibles d'hybridation, qu'il s'agisse d'espèces appartenant à un même complexe (comme chêne sessile et chêne pédonculé), ou de deux populations d'origines différentes de la même espèce, les guides de sylviculture devront se pencher sur l'effet des mesures préconisées sur l'évolution du mélange (ce qui pourra dans certains cas nécessiter des investigations supplémentaires, qui pourront être soumises au département recherche).

Enfin, toute opération de régénération gagnera à être analysée du point de vue génétique avec les quelques clefs données dans cet article, ce qui permettra de détecter les cas problématiques qui n'auraient été prévus ni dans le guide de sylviculture, ni dans l'aménagement.

En effet, et c'est une évidence : la protection d'un bien commence par la prise de conscience de la valeur de ce bien. C'est bien par la prise de conscience de la variabilité intra-spécifique et de la richesse qu'elle constitue que commence la protec-

tion des ressources génétiques forestières. La grille d'analyse suggérée : qualité, adaptation, autochtonie, diversité, n'a pas d'autre ambition que d'y contribuer.

Myriam LEGAY

ONF, département recherche
Fontainebleau
myriam.legay@onf.fr

Bibliographie

KREMER A., 2001. Genetic risks in forestry. In : « Risk management and sustainable forestry ». EFI proceedings, n° 45, pp. 55-68.

LANIER L., 1986. Précis de sylviculture. Nancy : ENGREF. 468 p.

MAAPAR. Direction générale de la forêt et des affaires rurales, Cemagref, 2003. Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : régions de provenance, variétés améliorées. 174 p.

PASTUSZKA P., RAFFIN A., ALAZARD, 2002. Aperçu historique du Programme d'amélioration du Pin maritime. In : « Le progrès génétique en forêt ». Cestas : Groupe Pin maritime du Futur. 79 p.

VALLANCE, 1999. Effet des pratiques sylvicoles sur les ressources génétiques forestières. In « Conserver les ressources génétiques forestières en France ». Paris : Ministère de l'Agriculture et la Pêche, CRG, INRA. pp. 17-21.

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

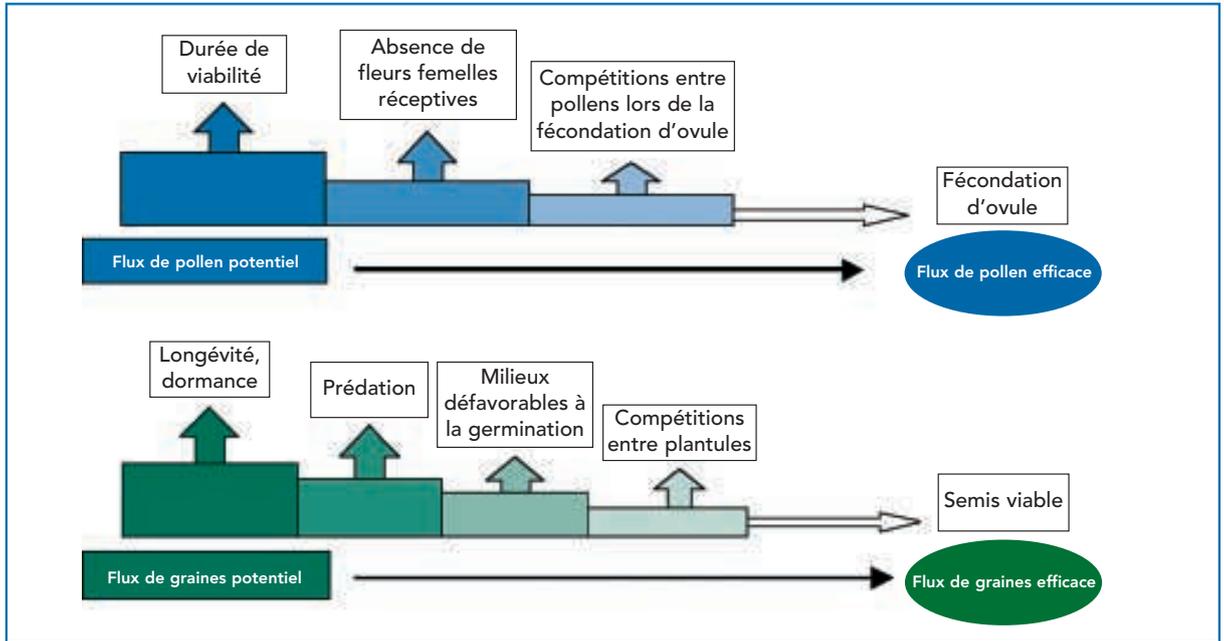


Fig. 1 : flux potentiels et efficaces de pollen et de graines. Pour le pollen comme pour les graines, de nombreux phénomènes agissent sur les effectifs initialement produits et réduisent sensiblement ces derniers

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.

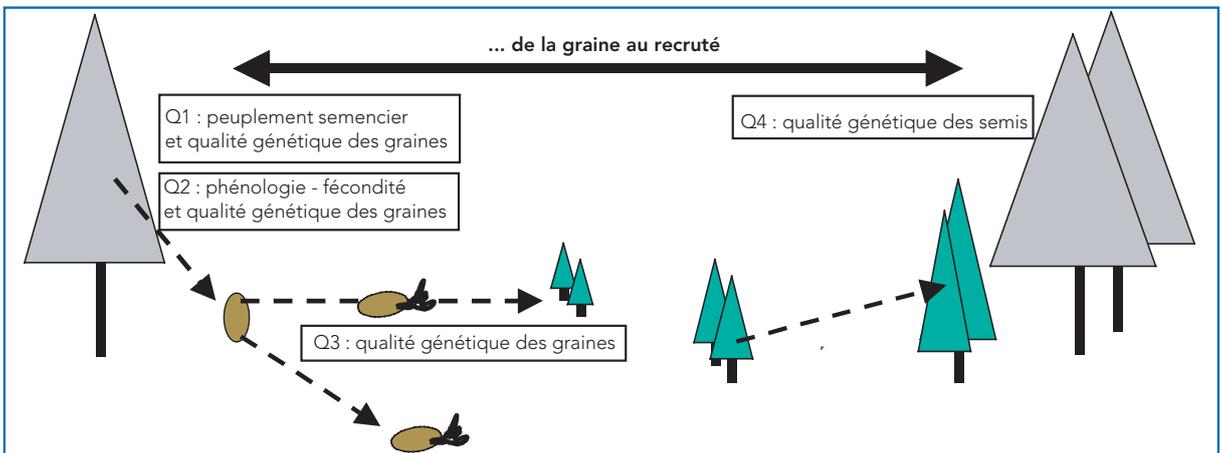


Fig. 2 : quatre axes de recherches

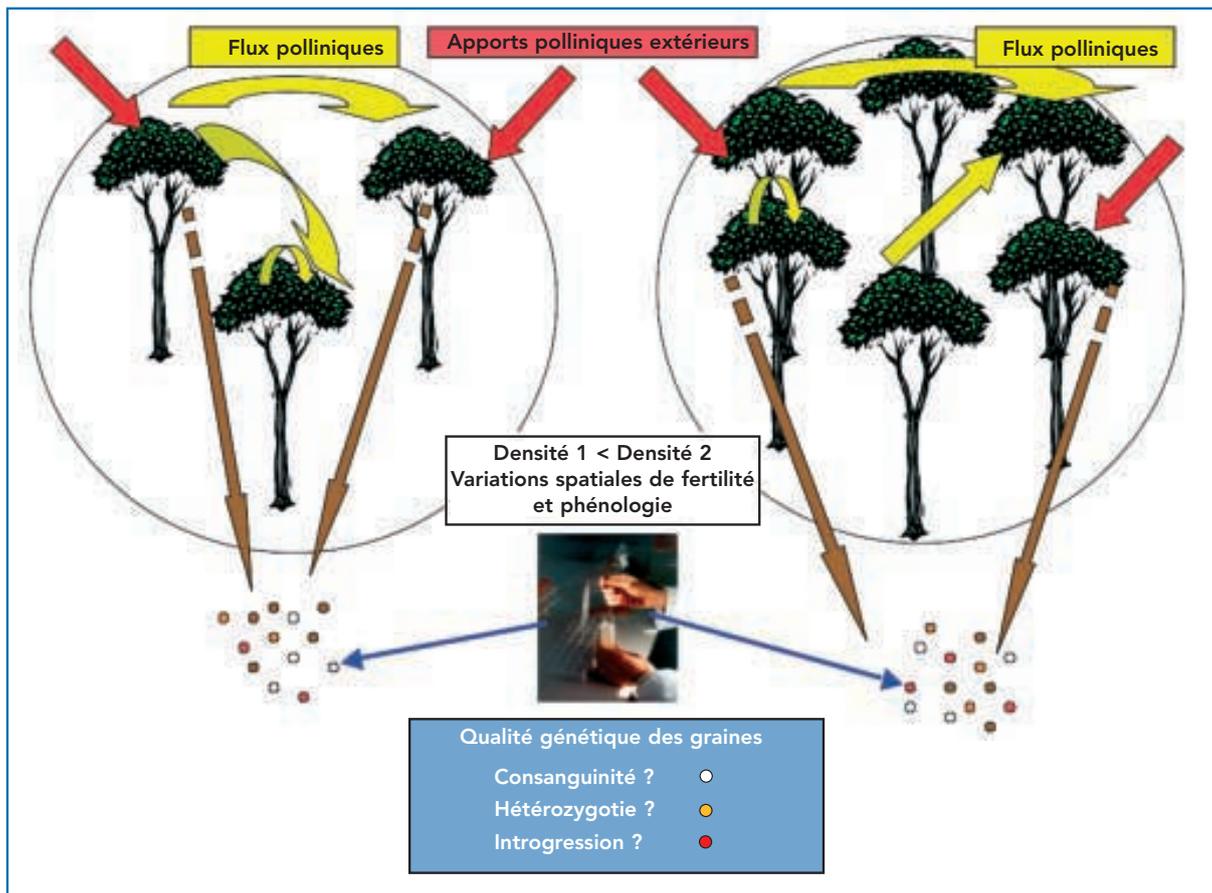


Fig. 3 : densité des semenciers et « qualité génétique » des graines

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 témoin (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

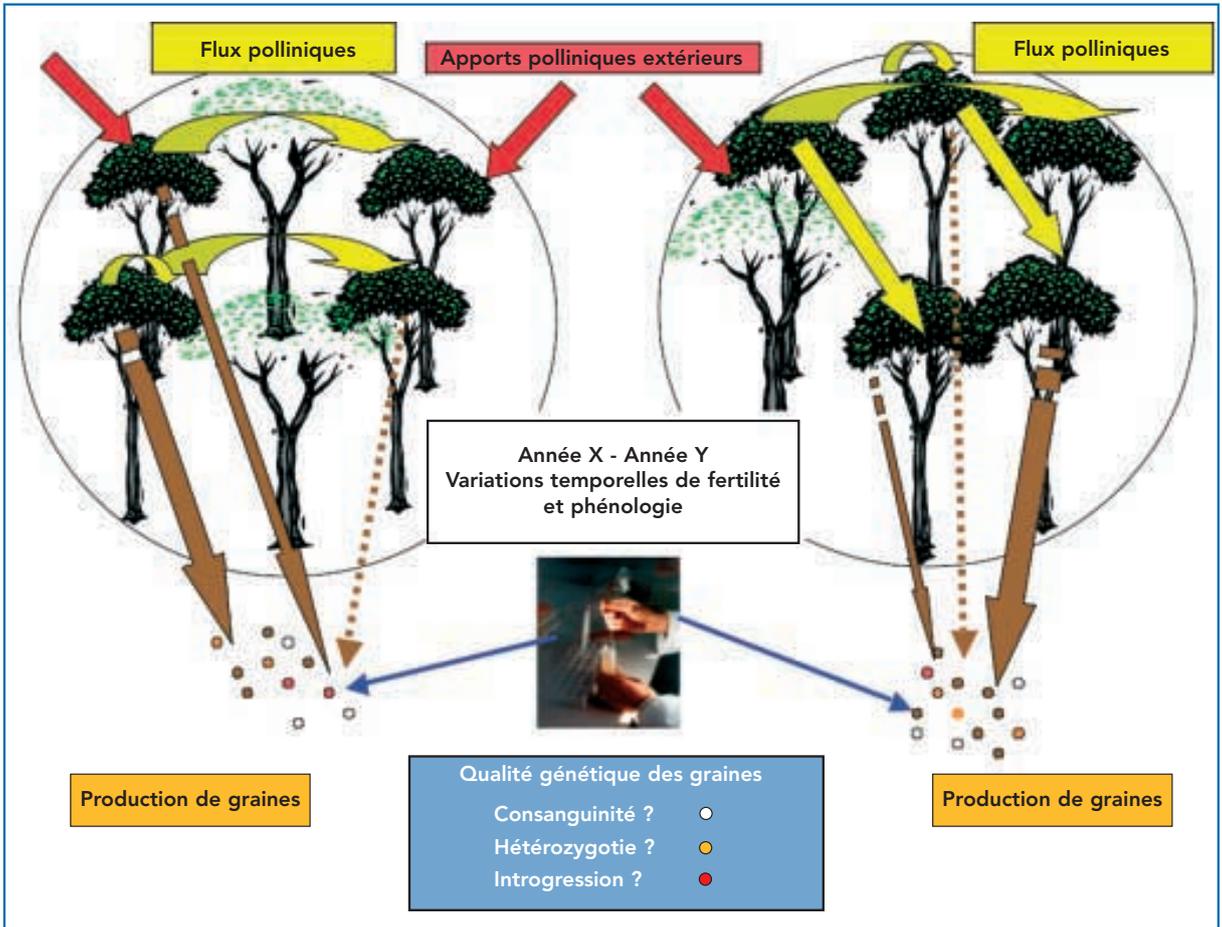


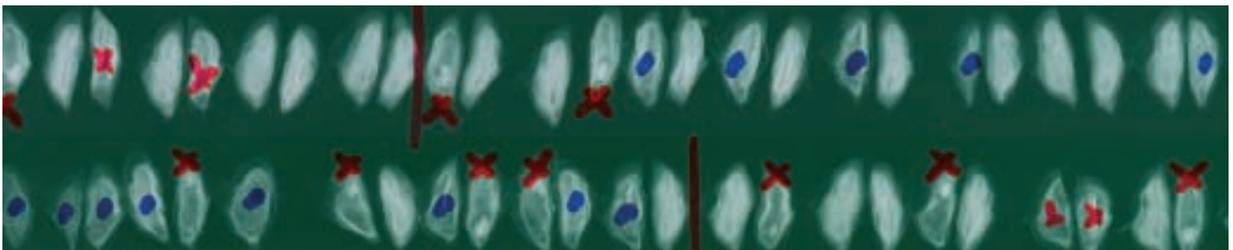
Fig. 4 : variations temporelles de fertilité et de phénologie des semenciers et « qualité génétique » des graines

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.

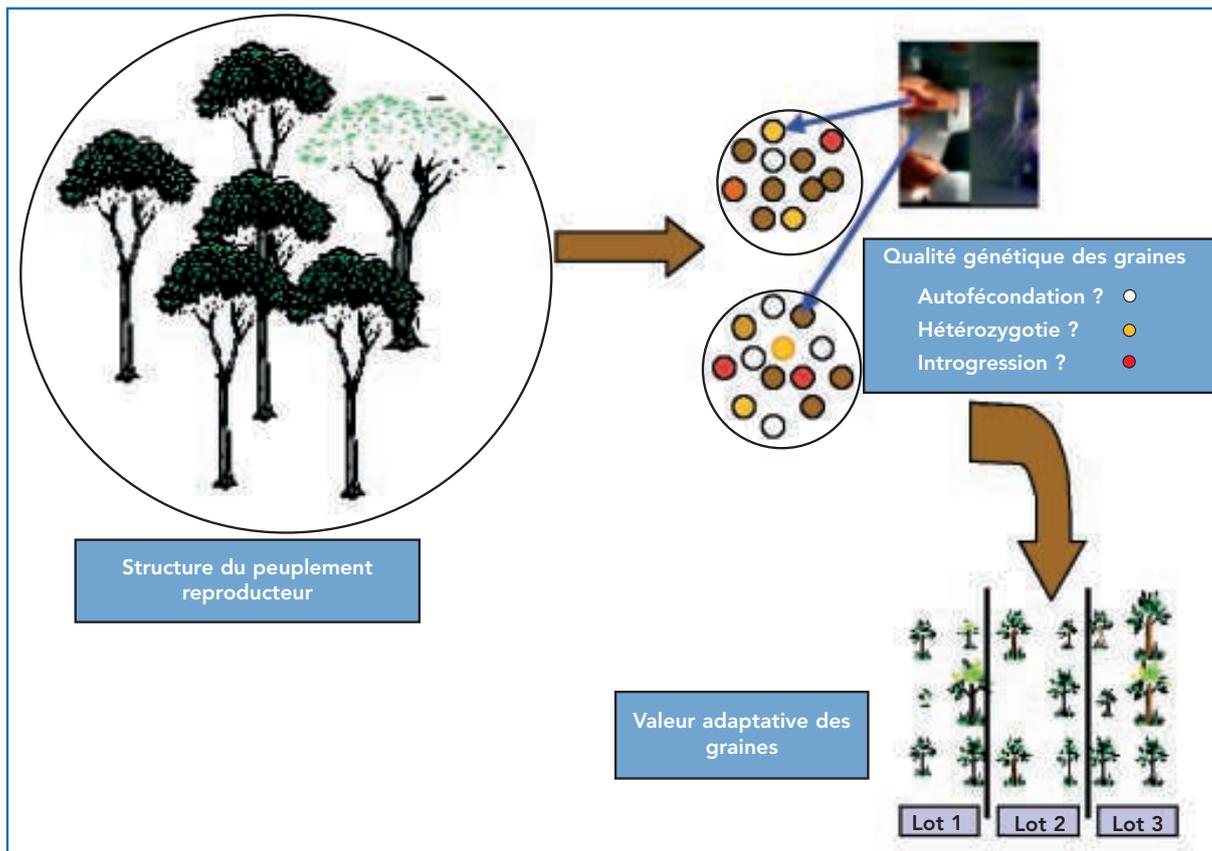


Fig. 5 : qualité génétique et valeur adaptative des semences

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

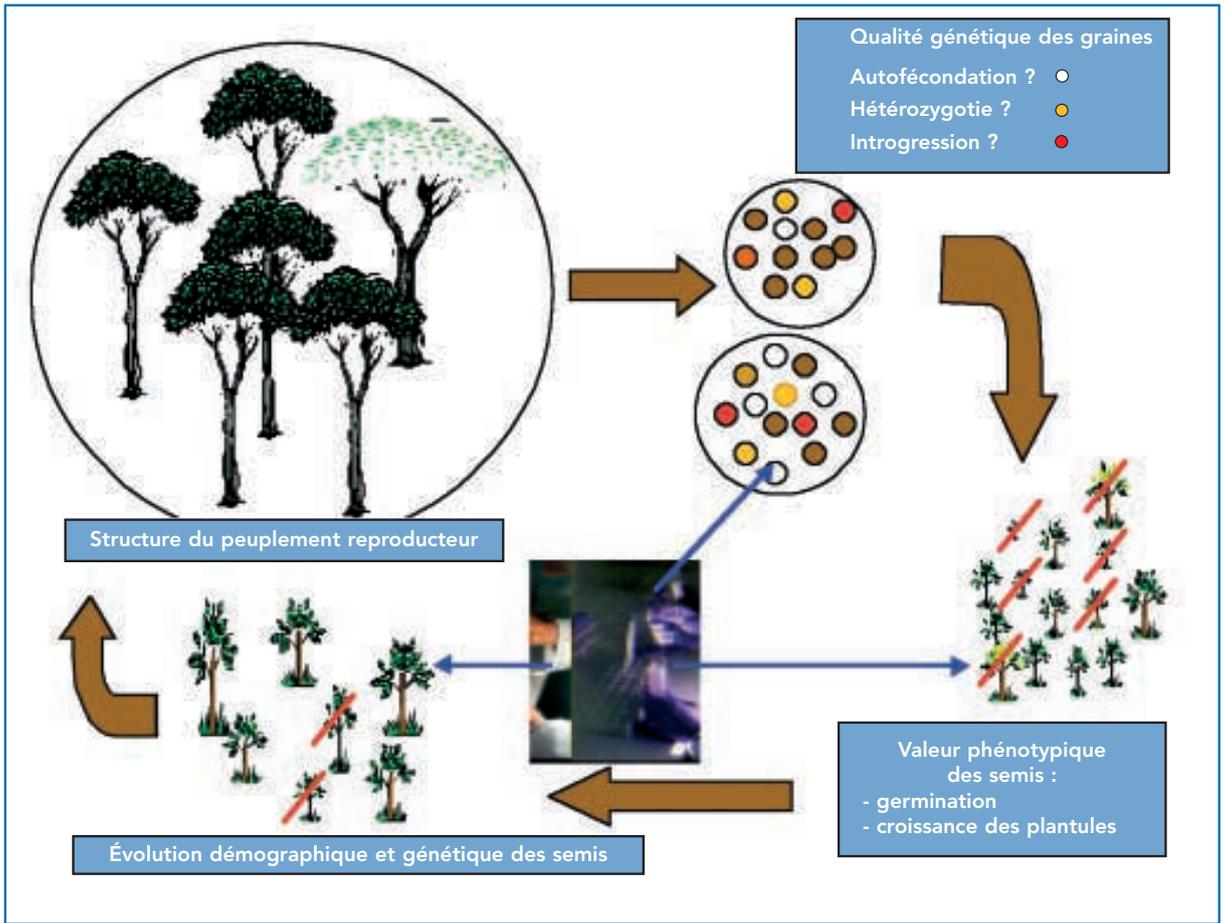


Fig. 6 : qualité génétique et valeur adaptative des semis

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.

Prévoir l'évolution de la diversité pour différents itinéraires sylvicoles

Comment comparer les effets de divers modes de gestion sylvicoles sur la diversité génétique ?

L'idée que la gestion forestière n'est pas neutre sur le plan génétique n'est pas nouvelle. Par exemple, dans une revue des interactions entre génétique et sylviculture, Birot (1986) cite des choix sylvicoles concrets dont les effets sur la structure génétique sont à considérer avec attention : renouvellement des peuplements par régénération naturelle, sylviculture par points d'appui ou bouquets de dissémination. Les articles précédents de ce hors série ont illustré différentes conséquences génétiques des choix opérés par le sylviculteur lors de la phase de régénération du peuplement. Mais de façon générale, on dispose de très peu d'éléments concrets pour comparer l'effet global de divers modes de traitements sylvicoles sur la diversité génétique*.

Différentes études « expérimentales » ont cherché à comparer la diversité génétique observée dans des peuplements soumis à des traitements sylvicoles contrastés, en supposant que toutes les autres caractéristiques de ces peuplements étaient comparables, notamment la composition génétique initiale. Une étude allemande de Konnert et Hussendorfer (2001) a par exemple consisté à comparer les niveaux de diversité génétique observés dans seize peuplements équiennes et neuf peuplements à structure d'âge irrégulière de sapin pectiné : les peuplements irréguliers tendent à avoir

plus d'allèles* rares, mais un indice de diversité génétique de Nei plus faible que les peuplements équiennes, dû à des fréquences alléliques* moins équilibrées. Ainsi, les peuplements irréguliers pourraient avoir une diversité plus élevée (liée en partie au chevauchement des générations) mais cette diversité pourrait être plus sensible à des perturbations démographiques que celle des peuplements équiennes. D'autres études ont mis en évidence de fortes modifications de la structure génétique de peuplements lors des opérations d'éclaircie et de récolte. Mais la structure génétique dépend fortement de la distribution spatiale des arbres, elle-même fortement affectée par les éclaircies : dès lors, comment mesurer les effets respectifs de ces paramètres ? On touche là aux limites de l'approche descriptive en forêt.

Une autre stratégie pour comprendre les effets de divers scénarios de gestion sylvicole consiste à décrire les effets de la sylviculture sur la dynamique des peuplements (croissance, compétition, mortalité), ainsi que les interactions entre processus dynamiques et génétiques. La gestion sylvicole intervient en effet essentiellement sur la dynamique, en particulier en régulant la compétition, en éliminant certains arbres et en facilitant la croissance ou l'apparition d'autres individus (figure 1).

Un outil : la modélisation

Sur la base de connaissances théoriques et de données obtenues dans des dispositifs variés (expérimentations ou placettes d'observation en forêt, récoltes et piégeage de graines, suivis en serre ou pépinière, analyses au

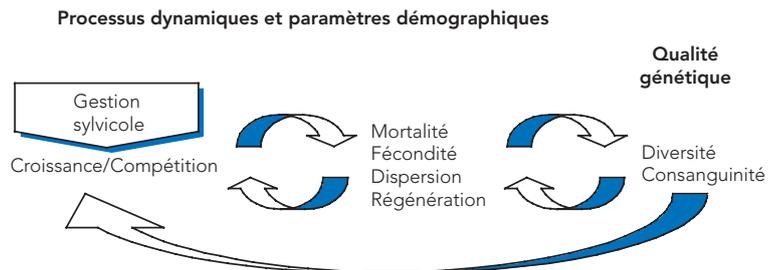


Fig. 1 : interactions entre les processus dynamiques des peuplements forestiers et leur qualité génétique via les paramètres démographiques. La gestion intervient sur l'équilibre « croissance/compétition » en favorisant certains individus de manière sélective (au stade « adulte » comme au stade « semis ») et en supprimant d'autres, à l'occasion des coupes d'éclaircie et de régénération, et de l'exploitation forestière

résumé

Évaluer les conséquences de la gestion forestière sur la diversité génétique

n'est pas chose facile. De nombreux facteurs et processus entrent en jeu et leur résultante ne peut généralement pas être déduite simplement. La modélisation et la simulation peuvent

aider à comparer l'impact de divers modes de gestion. Des progrès significatifs dans cette direction ont été réalisés récemment et ouvrent des perspectives pour l'aide à la décision.

* Voir glossaire p 117

laboratoire...), des modèles peuvent être construits en utilisant des méthodes d'analyse statistique plus ou moins complexes. Un modèle est une représentation simplifiée des objets auxquels on s'intéresse (ici des arbres, des peuplements), des processus qui gouvernent leur évolution (dispersion, régénération, compétition, croissance, mortalité, reproduction...) et des facteurs (station écologique, densité, sylviculture...) qui déterminent l'intensité de ces processus, en un endroit donné, à un moment donné. On considère souvent qu'un « bon » modèle est un modèle qui correspond au meilleur rapport efficacité/complexité, son efficacité étant jugée à partir de sa capacité à répondre aux questions posées. Et le « bon » modèle pour un type de questions donné ou une échelle spatiale donnée (la communauté d'arbres qui occupent une parcelle forestière, par exemple) n'est pas forcément le meilleur pour des questions d'un autre ordre ou à une autre échelle spatiale (la mosaïque de parcelles qui constituent une forêt ou un petit massif...).

Construire un modèle dans le but de répondre à certaines questions, scientifiques ou appliquées, c'est d'abord en déterminer la structure, c'est-à-dire définir les objets d'intérêt, les processus à prendre en compte. Il faut ensuite caractériser l'action de chaque processus sur les objets d'intérêt, généralement sous forme d'une relation mathématique qui décrit l'évolution des caractéristiques des objets (dimensions, croissance, probabilité d'apparition, de survie) sous l'effet du processus. Une fois le modèle construit, calibré (ajustement des valeurs des paramètres des équations constitutives, à partir des données disponibles), testé, évalué, et intégré dans un logiciel de simulation, il devient possible de simuler l'évolution des arbres et des peup-

Modèles de croissance – Modèles de dynamique forestière

L'évolution de **peuplements homogènes**, c'est-à-dire **monospécifiques** et **équiennes**, peut être représentée par des « **modèles de croissance** ». Ils décrivent la croissance (hauteur, diamètre) et la mortalité des arbres, et l'évolution du peuplement (surface terrière, volume, production) en fonction de l'espèce (voire de provenances), de la station et de la sylviculture. Bon nombre d'entre eux sont du type « **arbre – sans spatialisation** » (= « arbre – indépendant de la distance ») et prennent en compte la distribution d'arbres-type par classes de diamètre ou un inventaire individuel (alors que les modèles « **arbre moyen** » ou « **peuplement** » ne considèrent que les diamètres moyen et dominant du peuplement), sans considérer la position des arbres dans la parcelle. Quelques modèles de type « arbre – avec spatialisation » (= « arbre – dépendant de la distance ») utilisent la cartographie des arbres pour lier la croissance aux compétiteurs les plus proches). Houllier *et al.* (1991) présentent ces types de modèles et leur utilisation (y compris le lien avec des outils de prévision de la qualité des bois).

Pour l'évolution de **formations mélangées, irrégulières**, où la **régénération** doit être prise en compte puisqu'elle intervient potentiellement en permanence et pas seulement en fin de cycle, on a recours à des modèles « **arbre – avec spatialisation** » (Courbaud *et al.*, 2000) ou à des « **modèles de dynamique forestière** ». Ces derniers sont très divers en termes de mode de représentation du peuplement et des processus (régénération/recrutement, croissance, mortalité, dispersion) et d'échelle spatiale considérée (voir Franc *et al.* 2000) ; des « modèles de trouées » (« gap models » en anglais) ont notamment été développés pour des situations correspondant à la plupart des grands types de forêts du globe.

Quelques lectures

COURBAUD B., GOREAUD F., DREYFUS PH., BONNET F.R., 2000. Sylviculture et modèle de croissance dépendant des distances : mise en oeuvre du logiciel CAPSIS 3.0 sur des pessières irrégulières de montagne. *Revue Forestière Française*, vol. 52, n° 5, pp. 425-438

HOULLIER F., BOUCHON J., BIROT Y., 1991. Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. *Revue Forestière Française*, vol. 43, n° 2, pp. 87-108

FRANC A., GOURLET-FLEURY S., PICARD N., 2000. Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes. Paris : ENGREF. 312 p.

Le numéro spécial « *Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois* » (1995) de la *Revue Forestière Française* présente une grande variété d'approches de modélisation.

Le Cemagref (Nogent-sur-Vernisson) a établi récemment un dossier « Bilan et perspectives sur les modèles de croissance, de dynamique forestière et de qualité des bois » pour le compte du ministère de l'Agriculture.

abstract

Measuring the consequences of forest management on genetic diversity is not straightforward. Many factors and

processes have to be accounted for and their integrated effects cannot be predicted in a simple way. Therefore, modelling and simulation can be very useful to compare the impact of diffe-

rent management options. Significant improvement in that way has been obtained recently and suggest interesting prospects to help for decision making.

plements selon divers scénarios de gestion (y compris l'absence d'intervention).

Il existe de nombreux modèles de croissance ou de dynamique forestière (voir encadré sur les modèles). En France, une bonne partie des modèles existants sont intégrés dans la plate forme de simulation Capsis (voir encadré ci-contre et <http://capsis.free.fr>).

Par ailleurs, différents modèles ont été mis au point pour simuler l'évolution de la structure génétique des peuplements forestiers et de leur diversité. Mais dans ces modèles, les processus démographiques sont généralement représentés de manière très simplifiée.

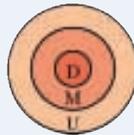
Coupler des modèles de dynamique forestière et des modèles de flux de gènes*

En 2002, a débuté un projet visant à élaborer un outil de simulation permettant de tester l'impact de la gestion forestière sur la diversité génétique de peuplements forestiers divers et, plus généralement, les interactions (dans les deux sens) entre la dynamique des peuplements forestiers et les processus de reproduction et de flux de gènes. Ce projet a été mené conjointement par des équipes de l'Inra et du Cirad, à Avignon, Montpellier et Bordeaux, et par le Conservatoire génétique des arbres forestiers (CGAF Orléans, ONF), en réponse à un appel à propositions de recherche du Bureau des ressources génétiques. Il a été cofinancé principalement par le ministère de l'Agriculture. Cette thématique a bénéficié parallèlement d'un soutien conjoint de l'Inra et du Cirad.

La démarche a consisté à rassembler des spécialistes de la modélisation dans le domaine de la croissance des arbres, de la dynamique forestière et de la génétique pour étudier la manière de connecter les modèles correspondant à ces champs de

Le projet CAPSIS : Croissance d'Arbres en Peuplement et Simulation d'Interventions Sylvicoles (<http://capsis.free.fr>)

Dès ses débuts en 1994, ce projet logiciel avait pour objectif de mettre les modèles établis par les chercheurs à la disposition des forestiers. Au stade actuel (version 4), Capsis est devenu une plate-forme modulaire, évolutive et pérenne, ouverte. Une charte définit son organisation comme un développement partagé, autour du responsable du projet global (*) et du développement du noyau logiciel :



- Développeur** : développement du noyau (Java ; Win32, Linux...), conseil, formation, assistance ;
- Modélisateurs** : développement des modules, intégration des connaissances scientifiques ;
- Utilisateurs** : des modules opérationnels, en relation avec les modélisateurs.

L'objectif est de permettre la simulation des conséquences de conduites sylvicoles variées – et de la gestion forestière en général – sur la base des connaissances scientifiques sur la croissance des arbres et la dynamique des peuplements. Cette **plate-forme d'intégration de modèles** de croissance et de dynamique forestière est à la disposition des modélisateurs, des gestionnaires forestiers et des enseignants.

De nombreux modèles de croissance et de dynamique forestière développés par des équipes de recherche, françaises pour la plupart (Inra, Cemagref, Cirad, IRD...), sont intégrés dans Capsis 4. Une bibliothèque de fonctionnalités économiques est en cours de développement par l'Institut européen de la forêt cultivée (<http://www.iefc.net/>).

En 2003-2004, Capsis 4 a été enrichi de nombreux éléments permettant la prise en compte de la génétique et l'intégration de modèles couplant la dynamique (croissance, mortalité, régénération) avec la dispersion, la reproduction et les flux de gènes.

(*) : François de Coligny (Inra) - UMR « botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP) - Montpellier

connaissances. Cette connexion est considérée à la fois du point de vue théorique (enchaînement des processus de reproduction – c'est-à-dire production et dispersion des graines et du pollen en lien avec la phénologie – de régénération ou recrutement, de croissance, compétition et mortalité) et du point de vue informatique.

Les possibilités de la plate-forme de simulation Capsis qui hébergeait déjà des modèles de croissance et de dynamique forestière (dont certains utilisés par l'ONF) ont été étendues par adjonction de fonctionnalités ayant trait à la génétique (méiose*, fécondation).

Le projet portant sur le couplage démo-génétique* s'appuie sur une

gamme de situations forestières et d'espèces, pour lesquelles les chercheurs disposent de données expérimentales et de modèles pour les champs scientifiques à connecter. Ces situations ou modèles biologiques ont joué deux rôles :

- garantir, par leur variété, que la partie théorique et informatique du projet a une portée suffisamment générale ;
- contribuer à tester ces outils, puis à évaluer des méthodes de gestion des ressources génétiques.

Pour chacune des situations forestières étudiées, un module informatique intégrant le modèle correspondant (résultant du couplage des modèles de chaque champ de connaissance) a été écrit, en utilisant

Situation forestière Espèce principale prise en compte sur le plan génétique	Équipe de recherche
Peuplements monospécifiques de pins évoluant par colonisation vers des sapinières-hêtraies (Mont-Ventoux) Sapin pectiné (<i>Abies alba</i> Mill.)	Inra – Unité de recherches forestières méditerranéennes (Avignon)
Forêt dense tropicale humide en évolution constante, avec exploitation pour le bois d'œuvre (Guyane française) Angélique (<i>Dicorynia guianensis</i> Amsh.), Wacapou (<i>Vouacapoua americana</i> J.B. Aublet)	Cirad-Forêt - Programme Forêts naturelles, équipe « Étude et modélisation de la dynamique forestière » (Montpellier)
Espèce feuillue disséminée (Bassin parisien) Alisier torminal (<i>Sorbus torminalis</i> Crautz) dans chêne sessile	ONF – Conservatoire génétique des arbres forestiers (Orléans)
Espèces feuillues sociales (Sarthe) Chênes sessile (<i>Quercus petraea</i> (Mattus.) Liebl.) et pédonculé (<i>Q. robur</i> L.)	Inra - Laboratoire de génétique et amélioration des arbres forestiers – (Bordeaux)
Peuplement monospécifique en expansion (Luberon) Cèdre de l'Atlas (<i>Cedrus atlantica</i> (Endl) Carr.)	Inra – Unité de recherches forestières méditerranéennes (Avignon)

en particulier les nouvelles fonctionnalités génétiques de la plate-forme. Pour un module correspondant à une structure mélangée, il est possible de suivre l'évolution génétique d'une seule des espèces présentes ou de plusieurs (selon les connaissances disponibles sur chaque espèce et les informations fournies au départ d'une simulation).

Le travail réalisé au cours de ces deux années a ainsi permis de rendre nettement plus réaliste la composante « démographique » en matière de couplage démo-génétique en reliant les effectifs et structures d'âges à l'évolution des dimensions des arbres, évolution qui résulte elle-même de processus décrivant croissance et survie en fonction de la densité et de la compétition plus ou moins intense, ainsi que des potentialités stationnelles.

Premiers résultats

De premières simulations ont été réalisées pour chaque situation étudiée, dans le but de tester le fonctionnement des modèles résultant du couplage démo-génétique pour les situations forestières sélectionnées, et d'évaluer leur sensibilité

pour certains processus. Par ailleurs, des simulations de différents modes de gestion (réels et alternatifs, y compris l'évolution naturelle sans intervention) ont été réalisées.

Certaines indications sur la structuration et l'évolution des ressources génétiques ont ainsi été ébauchées. Deux exemples sont détaillés ci-dessous.



Fig. 2a : alisier torminal disséminé dans une chênaie - Début de simulation. La visualisation montre une partie de la forêt constituée de 14 parcelles de chêne sessile, cultivées en futaie régulière. Les parcelles sont à différents stades ; la teinte plus ou moins foncée indique une surface terrière plus ou moins forte. Les alisiers adultes, cartographiés et génotypés* sont figurés en rose

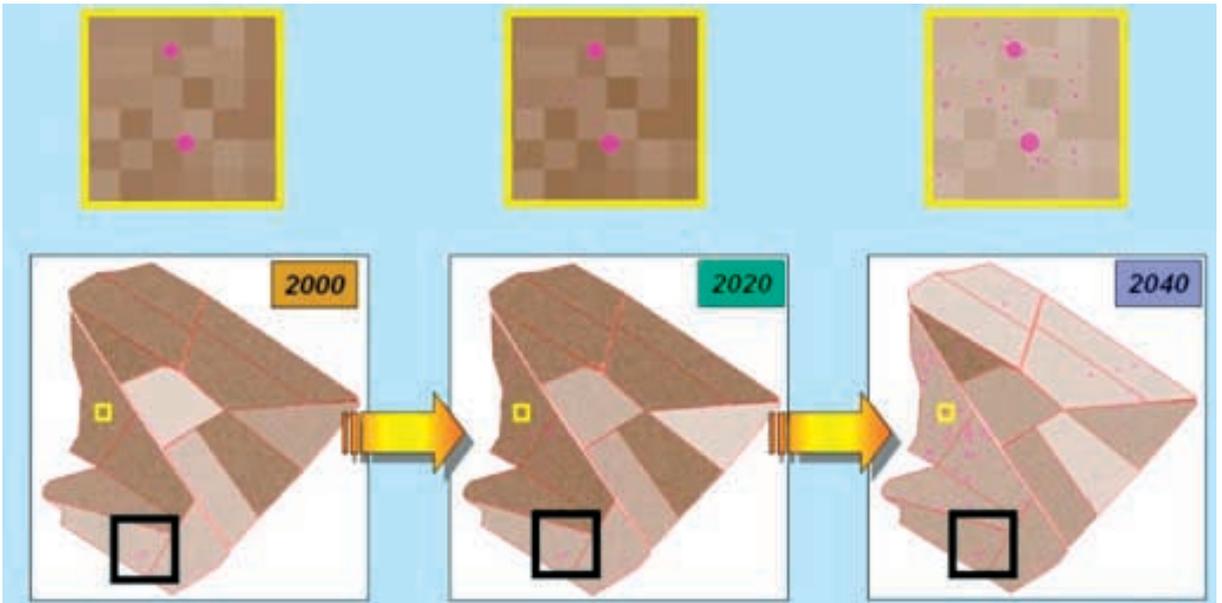


Fig. 2b : alisier torminal disséminé dans une chênaie – Simulation sur 40 ans. La visualisation montre que les parcelles de chêne voient leur surface terrière évoluer du fait de la croissance et des coupes de régénération. Des semis d'alisier apparaissent au voisinage des adultes ou dans des parcelles où les conditions de concurrence sont favorables

Exemple 1 : Alisier torminal disséminé en chênaie sessile

■ Dans ce module, nous avons assemblé différentes connaissances existantes sur la croissance du chêne sessile,

la dispersion du pollen et des graines de l'alisier, et différentes caractéristiques du régime de reproduction* de ces deux espèces (durée de la phase juvénile, production relative de

graines...). Par contre, faute de modèle de croissance établi pour l'alisier torminal, nous avons été contraints d'utiliser un modèle dérivé de celui du chêne sessile, tout en tenant compte (via des termes de pondération) du comportement connu de l'alisier par rapport à la compétition.

■ Les figures 2a et 2b donnent un aperçu d'une session de simulation dans Capsis.

■ Premiers résultats : la simulation montre que l'absence de coupes dans la population de chênes condamne pratiquement l'alisier (figure 3).

Exemple 2 : le sapin pectiné, en phase de colonisation des pineraies de l'arrière-pays méditerranéen

■ Ce module est construit autour d'un modèle démographique de dynamique forestière, encore en cours d'élaboration, qui décrit l'évolution conjointe (compétition, croissance, mortalité, recrutement) des pins (sylvestre, à crochets ou noir) et des colonisateurs que sont le hêtre

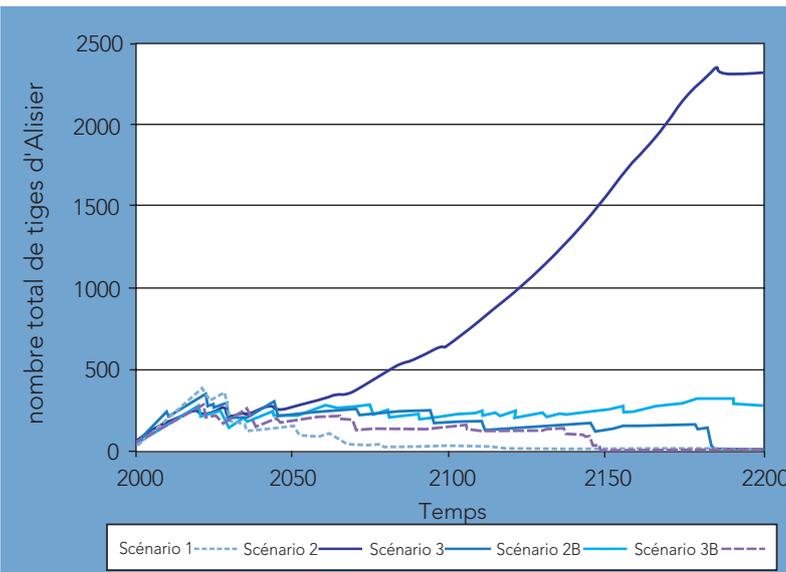


Fig. 3 : alisier torminal disséminé dans le chêne sessile - Évolution démographique de la population d'Alisier torminal selon cinq scénarios de gestion sylvicole :

1 : évolution libre – 2 : gestion dynamique favorable à l'alisier – 3 : gestion passive favorable à l'alisier – 2B : gestion dynamique ne tenant pas compte de l'alisier – 3B : gestion passive ne tenant pas compte de l'alisier



Fig. 4 : sapinière-hêtraie en cours de constitution – Mont-Ventoux. Ce schéma représente deux états à 20 ans d'intervalle, avec croissance des arbres en place, apparition de nouveaux individus (régénération). Le génotype* (encadré vert) d'un semis est déduit de celui issu de sa mère, situé à proximité (et représentée sur le plan informatique comme un individu unique, dont le génotype est décrit par la valeur des allèles aux différents locus*) et de celui de son père, distant (représenté sur le plan informatique par un objet correspondant à un ensemble d'individus situés dans la même parcelle, de mêmes dimensions et âges ; dans ce cas, le génotype est représenté par un tableau de fréquences alléliques)

et le sapin pectiné ; ce dernier est considéré également sur le plan génétique (figure 4). Le module est conçu pour prendre en compte des zones forestières assez vastes, de quelques centaines à milliers d'hectares. Cela correspond à plusieurs dizaines ou quelques centaines d'entités spatiales (parcelles ou sous-parcelles) considérées comme homogènes du point de vue de la station écologique (information intégrée au système d'information géographique de l'ONF). Pour le sapin, le sous-modèle représentant la dispersion est plus raffiné : la fructification des semenciers dépend de leurs dimensions ; la probabilité d'apparition des semis en un point donné dépend de la position des sapinières environnantes, même lointaines (jusqu'à plus d'un kilomètre), et des semenciers intercalés en avant du front de colonisation.

■ Premiers résultats : naturellement, le sapin pectiné tend à coloniser les peuplements de pins (figure 5) ; la gestion sylvicole favorise son passage des strates basses de régénération vers la strate supérieure. L'érosion génétique (perte d'allèles rares) est assez faible, particulièrement en l'absence de gestion forestière, car il s'agit d'un contexte d'accroissement démographique.

Les modèles restent encore à améliorer

Le couplage accompli se fonde sur les modèles et les relations disponibles, établis lors d'études antérieures ou menées en parallèle. La sensibilité des modèles aux incertitudes sur différents paramètres a été étudiée par simulation. Les résultats montrent que la validation d'orientations de gestion adaptées avec pré-

cision à différentes situations écologiques et socio-économiques nécessite au préalable une amélioration substantielle pour plusieurs composantes des modèles :

- la croissance et la survie, notamment pour les forêts mélangées et multi-strates, ou pour des espèces disséminées (alisier torminal, par exemple) ;
- la dispersion dite « efficace », c'est-à-dire donnant une probabilité d'abondance des semis en un site donné selon la position des arbres ou peuplements semenciers, des conditions d'accueil du milieu, de la compétition qui s'est exercée depuis la germination ;
- la dispersion du pollen, pour tenir compte des flux provenant des peuplements environnants ;
- les fluctuations annuelles de fécondité qui conduisent à des irrégularités dans la régénération, en quantité et en diversité.

Stratégie...

L'objectif final du projet engagé sur la base du simulateur Capsis est de prévoir l'effet de différents modes de gestion. Sur le plan informatique, les possibilités déjà multiples offertes par cette plate-forme pour simuler la sylviculture restent à compléter ou automatiser. Ceci nécessite un effort supplémentaire pour « conceptualiser » – et surtout traduire en code informatique – les interventions sylvicoles (notamment dans des structures de peuplements très irrégulières ou mélangées) ou les modes de gestion à l'échelle de la forêt. Ainsi, les outils mis au point ici permettront à court terme des simulations de type « stratégique » de l'effet d'un éventail de modes de gestion sur la structure dimensionnelle et spatiale des peuplements, leur composition, leur structure génétique, pour une gamme de situations de départ théoriques. On pourra en tirer des recommandations d'ordre général pour une espèce donnée et une grande région, recommandations qui resteront naturellement conditionnées par la connaissance des phénomènes décrits et le degré d'achèvement des modèles.

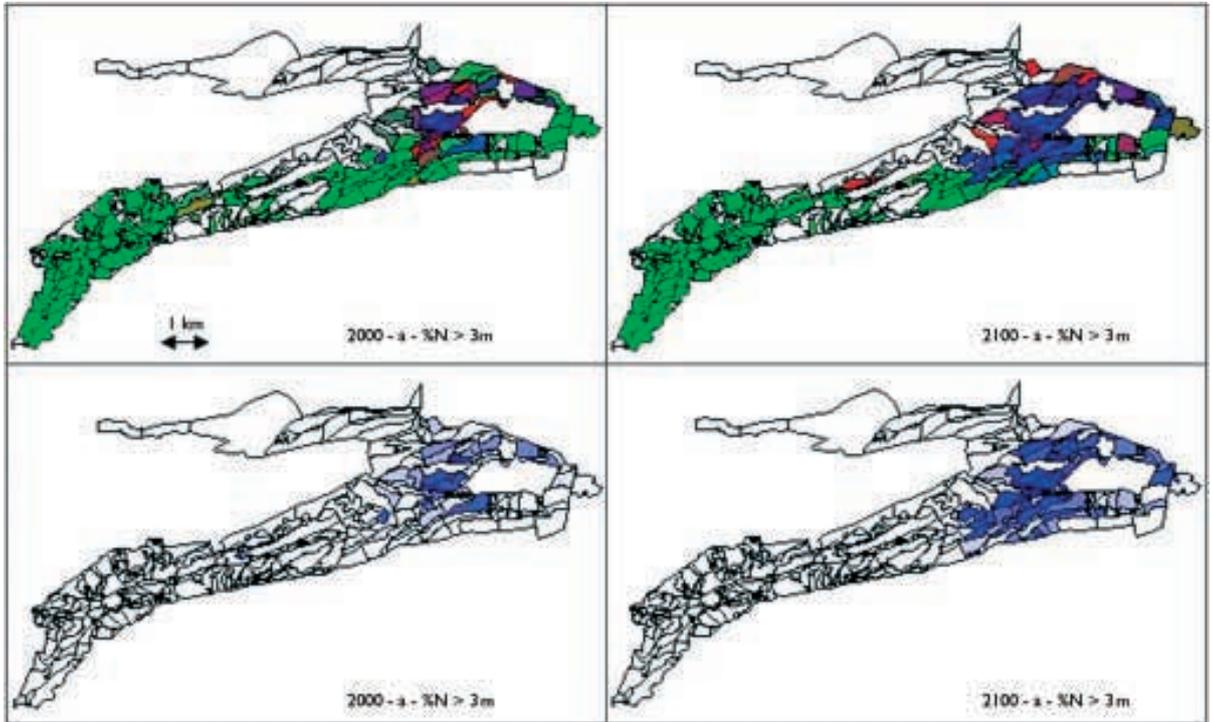


Fig. 5 : recolonisation des peuplements de pins par le sapin pectiné et le hêtre – Simulation sur 100 ans, en absence d'intervention sylvicole, de la colonisation du sapin (en bleu) et du hêtre (en rouge) (année 2000 à gauche, et 2100 à droite) dans les peuplements de pins (sylvestre, à crochets, en vert) en versant Nord du Mont-Ventoux (entre 900 et 1600 m d'altitude). Les cartes du bas ne présentent que le sapin. La teinte est d'autant plus foncée que la proportion de l'espèce est forte, en nombre d'individus de plus de 3 m de hauteur (régénération et adultes). Le sapin s'étend fortement à partir d'un noyau de sapinières matures ; déjà observée en 2000 (unités en bleu plus ou moins clair autour du noyau), cette évolution s'amplifie fortement, d'après la simulation, de 2000 à 2100. La partie gauche de la carte, plus éloignée des sapinières-sources et correspondant à des altitudes basses, moins favorables au sapin (et au hêtre), n'est pratiquement pas concernée par cette colonisation

...et tactique

Par contre, pour des prescriptions adaptées à des situations bien déterminées (une forêt donnée, un petit massif, une parcelle précise), hormis les dispositifs d'étude décrits et suivis de manière bien plus détaillée que ce que permet un contexte de gestion forestière, il serait utile de mettre au point des méthodes de diagnostic permettant de caractériser le point de départ « réel », en vue de simulations de type « tactique ». En effet, la pertinence du résultat des simulations ne dépend pas uniquement de la validité du modèle, mais aussi de la description que l'on a de la situation en question.

Pour mettre au point des méthodes de description, on peut faire appel aux méthodes classiques d'échantillonnage, à condition d'améliorer la description dimensionnelle et spatiale de structures forestières complexes, ainsi que la caractérisation des conditions stationnelles, en gardant ces descriptions compatibles avec un contexte de gestion forestière opérationnelle (son coût de mise en œuvre doit être en rapport avec le bénéfice que l'on peut tirer, soit directement soit par simulation, des éléments obtenus).

Bien entendu, cette question a une importance très générale et n'est pas spécifiquement liée à l'étude de la structure génétique et de son évolution. Sur le plan génétique, en plus des questions d'échantillonnage, la caractérisation de la structure (y compris spatiale) se heurte encore au coût élevé du génotypage.

térisation de la structure (y compris spatiale) se heurte encore au coût élevé du génotypage.

Prendre en compte les effets de la génétique sur la dynamique des peuplements

Le projet a surtout porté sur l'impact de la démographie sur la génétique. Aucun effet génétique sur le phénotype* n'est encore pris en compte dans les modèles mis en œuvre. Mais tout est prêt, dans la plate-forme Capsis, pour intégrer de tels effets.

À court terme, pourraient être pris en compte :

- l'effet de dépression de consanguinité* (effet négatif de la consanguinité)



Inra Avignon

Exemple de colonisation de pineraie de pin sylvestre par le sapin pectiné dans le massif du Ventoux

sur la survie des individus) qui peut réduire fortement l'effectif de semis dans les très jeunes régénérations (sapin pectiné, angélique, cèdre, chêne...);

■ le contrôle génétique de la floraison/fructification (par exemple sur cèdre de l'Atlas et sapin) qui détermine en partie les variations inter-individuelles et inter-annuelles de la participation des semenciers à la régénération ;

■ le contrôle génétique de l'adaptation à la sécheresse (et donc sur la survie, voire la vigueur) sur cèdre, chêne. La prise en compte de tels effets est un des enjeux majeurs des recherches poursuivies, en matière de couplage démo-génétique, pour chacune des situations forestières étudiées par les équipes qui ont mené à bien ce projet.

En conclusion : des perspectives intéressantes à moyen terme

Cette étude ouvre de larges perspectives pour la mise au point d'indicateurs de l'effet de la gestion sur les ressources génétiques, notamment lorsque les modèles auront bénéficié

des améliorations indispensables.

Il est encore nécessaire de valider les premiers résultats présentés plus haut, ce qui passe par l'amélioration des modèles et des méthodes de description des situations de départ. Il est cependant possible, d'ores et déjà, d'indiquer le sens de l'évolution de la diversité selon différents itinéraires par des comparaisons en relatif ou d'en déduire quelques indications sur les modes de gestion à éviter.

En attendant que des recommandations plus précises et mieux quantifiées puissent être données avec de bonnes garanties, il faut garder à l'esprit que d'autres éléments peuvent guider les gestionnaires. Pour l'Alisier torminal, par exemple, il est établi que la sylviculture doit maintenir au moins 30 semenciers d'alisier pour 100 ha, pour conserver la richesse allélique* de la population. La mise au point des modèles permettra sans doute de nuancer cette valeur selon différentes situations (20 ou 25 suffiront dans tel cas, 40 seront nécessaires dans d'autres...), mais cet ordre de grandeur est déjà une information précieuse.

Notons, pour finir, que si la base informatique choisie (la plate-forme de

simulation Capsis) offre de nombreux avantages aux chercheurs (architecture modulaire, outil évolutif et pérenne, facilité à mettre à jour les modèles au fur et à mesure des avancées scientifiques), elle est aussi une garantie pour que le progrès des connaissances se traduise dès que possible dans la pratique, puisque cet outil est déjà utilisé (modèles de croissance pour le chêne sessile, le pin maritime, le pin noir, modèle de dynamique des pessières d'altitude...) par les services recherche et développement de l'ONF.

Philippe DREYFUS

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

Sylvie ODDOU-MURATORIO

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

Bibliographie

BIROT Y., 1986. Principaux apports de la génétique et de l'amélioration des arbres forestiers à la sylviculture : situation actuelle et perspectives. *Revue Forestière Française*, vol. 38, n° spécial Amélioration génétique des arbres forestiers, pp. 208-220

DEMESURE B., ODDOU-MURATORIO S., LE GUERROUÉ B., LÉVÊQUE L., LAMANT T., VALLANCE M. 2000. L'alisier torminal une essence tropicale qui s'ignore ? *Bulletin technique de l'ONF*, n° 39, pp. 51-63

KONNERT M., HUSSENDORFER E., 2001. Genetic variation of silver fir (*Abies alba*) in uneven-aged forests ("Plenter" forest) in comparison with even-aged forests (Altersklassenwald). In Müller-Starck G., Shubert R. eds., *Genetic response of forest systems to changing environmental conditions*. Dordrecht : Kluwer, pp. 307-320

Génétique des caractères phénotypiques



L.E. Pâques, Inra Orléans

Variabilité de la forme (rectitude du tronc) entre provenances de mélèze

La question de l'hérédité* des caractères d'intérêt pour le gestionnaire est soulevée à de multiples reprises tout au long de l'itinéraire sylvicole d'un peuplement. Elle l'est tout particulièrement lors des éclaircies et notamment lors de la coupe définitive. L'impact du choix des semenciers sur la régénération future, en termes de « qualité génétique » mais aussi de diversité génétique* (voir Pichot page 89), est d'autant plus important que les critères utilisés pour ce choix sont eux-mêmes héréditaires. Malgré les handicaps techniques liés aux contraintes biologiques des arbres, plus de quarante ans de travaux en génétique forestière

permettent aujourd'hui de répondre partiellement à cette question. Les réponses sont surtout issues des travaux menés dans le cadre des programmes de sélection*, et plus récemment des travaux en génomique* (discipline scientifique qui étudie la séquence et la fonction des gènes et protéines d'un organisme) de ces espèces. Ils concernent principalement des caractères d'intérêt économique (croissance, rectitude et qualité du bois), mais aussi d'intérêt écologique (adaptation des espèces aux contraintes abiotiques et biotiques). L'évocation de ces caractères témoigne de leur nature composite. Le volume d'un arbre, ses capacités de réponse à un stress hydrique, la rectitu-

de de son tronc, la densité du bois résultent de l'action combinée de nombreuses autres fonctions et l'élucidation de leur contrôle génétique* se heurte donc à leur complexité et à l'approche souvent réductionniste qu'offre l'analyse génétique. Après avoir résumé les principaux travaux de recherche en cours et leurs résultats, nous évoquerons les perspectives d'application en foresterie.

Comment appréhender les effets génétiques d'un caractère complexe ?

Par définition, un caractère phénotypique* est le résultat de l'action

r é s u m é

Cet article fait le point sur les connaissances actuelles du déterminisme et de la diversité génétique des caractères phénotypiques en distinguant les différents niveaux auxquels ces caractères peuvent être appréhendés (phénotypes et gènes). Les acquis des programmes de sélection en cours depuis une quarantaine d'années montrent que les caractères de qualité du bois et de phénologie sont souvent plus héri-

tables que les caractères de forme et de croissance. En général, tout comme pour les marqueurs neutres, les caractères phénotypiques manifestent une grande variabilité génétique intra population. En revanche et à l'opposé des marqueurs neutres, les caractères phénotypiques se caractérisent par de très fortes différences entre populations. La dissection génétique de ces caractères, c'est-à-dire l'identification du nombre et de la nature des gènes impliqués dans leur expression, est en

cours dans le cadre des projets de recherche en génomique. Les premiers résultats suggèrent qu'en général le nombre de gènes est relativement élevé, que leur expression est dépendante des conditions environnementales et de l'âge. Leur nature et fonction fait l'objet de travaux en cours. Enfin plusieurs applications de ces recherches sont envisagées dans la foresterie : appui au programme de sélection, tri de qualité des plants en pépinière, sélection de semenciers.

* Voir glossaire p 117

combinée des effets du milieu et des effets génétiques. Chacune de ces catégories d'effet peut à son tour être subdivisée en une somme de contributions. Les effets du milieu renferment les effets environnementaux, biotiques, anthropiques, etc. et les effets génétiques résultent de la somme de tous les effets des gènes* contribuant à l'expression des caractères. Notre intérêt porte sur les effets génétiques. Les méthodes utilisées par différentes disciplines en génétique permettent aujourd'hui d'appréhender les effets génétiques à deux niveaux : celui de l'expression globale des gènes et celui des effets individuels des gènes.

L'estimation des effets génétiques globaux

Quelle est la part des effets génétiques dans la variation d'un caractère phénotypique, alors même que le nombre et la nature des gènes impliqués restent inconnus ? La réponse à cette question s'appuie sur un modèle théorique d'action des gènes, qui est celui de la génétique quantitative*, dont l'hypothèse de base est qu'un caractère phénotypique dépend d'un grand nombre de gènes dont les effets individuels restent faibles. À l'effet de chacun des gènes s'ajoute, de manière indépendante et additive, un effet global de l'environnement. Dans le cadre de ce modèle très simplificateur, on peut décomposer la valeur observée d'un arbre (ou valeur phénotypique P) en :

- une valeur génétique G incluant tous les effets des gènes ;
- et une valeur de l'environnement.

Cette décomposition a donné naissance au concept d'héritabilité*, qui chiffre la part de la variation des effets génétiques dans la variabilité observée du caractère au sein d'une population*, et qui représente en quelque sorte une mesure standardisée de la diversité génétique d'un caractère phénotypique, tout comme l'hétérozygotie* est une mesure standardisée de la diversité de marqueurs.

Bien que basée sur un modèle très simplificateur du mode d'action des gènes, l'estimation de l'héritabilité s'est avérée très robuste (vis-à-vis du modèle) mais peu opérationnelle. Sa robustesse a pu être vérifiée par les résultats obtenus dans les programmes de sélection, où son estimation a été validée par l'évolution des populations au cours de générations successives de sélection. En revanche, sa valeur opérationnelle est quasi nulle. Tout d'abord, son estimation nécessite l'installation de plantations expérimentales de familles d'arbres (donc issus de croisement contrôlés) dont l'évaluation est longue et coûteuse. Ensuite ces plantations, conçues avec toutes les précautions statistiques pour contrôler les effets de milieu, fournissent sans doute une surestimation de l'héritabilité par rapport aux peuplements réels. Il est en effet fort probable que la variance des effets du milieu est bien plus importante en « conditions naturelles » que dans les plantations comparatives utilisées dans les programmes de sélection.

Il en résulte :

- que des données relatives à l'estimation de l'héritabilité ne sont

aujourd'hui disponibles que pour un nombre très limité d'espèces, principalement pour celles qui ont fait ou font encore l'objet d'un programme de sélection (pin maritime, pins noirs, épicéa, peuplier, douglas, merisier, mélèze...) ;

- que ces estimations ne sont pas transposables en forêt. En effet, elles sont relatives au contexte expérimental dans lequel elles ont été estimées (plantations expérimentales). Les valeurs d'héritabilité en « forêt » sont sans doute inférieures à celle observées dans les plantations expérimentales.

Quelques résultats généraux émergent de revues faites sur les estimations. Toutes espèces confondues, il apparaît ainsi que les caractères de qualité du bois (notamment la densité) et phénologiques (tardiveté de débournement, arrêt de croissance) sont nettement plus héréditaires que les caractères de forme ou de croissance.

L'estimation des effets individuels des gènes

Quels sont les gènes qui interviennent dans l'expression d'un caractère phénotypique ? Et quelle est la part prise par chacun des gènes dans cette expression ? Les progrès très importants accomplis ces deux dernières décennies dans le domaine de la biologie moléculaire permettent aujourd'hui de répondre partiellement à ces questions. Sans vouloir être exhaustif dans la diversité des approches et des méthodes utilisées, nous limiterons la description des recherches aux acquis les plus significatifs.

abstract

This paper presents the current knowledge on genetic diversity of phenotypic traits and of their underlying gene loci. Selection programs established some forty years ago show that wood quality and phenology traits often exhibit higher heritability than stem

shape and growth. Generally, neutral markers and phenotypic traits show high variability at the intra-population level. On the contrary and unlike neutral markers, differences between populations are very important for phenotypic traits. Present genomic research projects aim at identifying genes responsible for phenotypic variations of these traits. The first

results suggest that many genes are involved and that their expression is influenced by environmental conditions and age. In the end, we present concrete implementations of these investigations to forestry: upgrading of tree improvement programs, quality screening for seedlings in nursery and selection of seed trees.

Le nombre de gènes qui contrôlent un caractère

La question du nombre de gènes contrôlant un caractère est centrale pour l'étude de la diversité d'un caractère quantitatif. En effet, on conçoit aisément que plus ce nombre est élevé, plus l'effet individuel de chacun d'entre eux risque d'être dilué. Or comme les caractères phénotypiques d'intérêt sont souvent de nature complexe et composite, on peut raisonnablement évoquer l'intervention d'un grand nombre de gènes. Combien de gènes sont mis en jeu pour la croissance, la densité du bois ou la rectitude du tronc ?

Il existe aujourd'hui des méthodes qui permettent de détecter « statistiquement » le nombre de régions du génome* susceptibles de renfermer des gènes d'intérêt (figure 1) : ces régions sont encore appelées « QTL* » (Quantitative Trait Loci, pour locus de caractère quantitatif). Ces méthodes nécessitent de disposer de croisements contrôlés de grande taille (comprenant plusieurs centaines de frères/sœurs) et d'une carte génétique*. Une carte génétique (figure 2) est une représentation du génome sous forme de chromosomes*, sur lesquels ont pu être disposés des marqueurs génétiques*, jouant le rôle de balises. De telles cartes ont été construites pour les principales espèces forestières d'intérêt économique en France (pin maritime, chêne pédonculé, peuplier, douglas, mélèze, merisier).

Le polymorphisme* – c'est à dire la variabilité des formes moléculaires – aux balises, comparé à celui des caractères phénotypiques étudiés, permet de conclure ou non à la présence d'un gène entre deux balises successives sur la carte génétique. Pour qu'un tel gène puisse être détecté, il faut qu'il soit présent sous des formes différentes chez les parents du croisement. Sous cette restriction, le nombre de QTL est très variable selon les caractères et les espèces étudiés : de quelques uni-

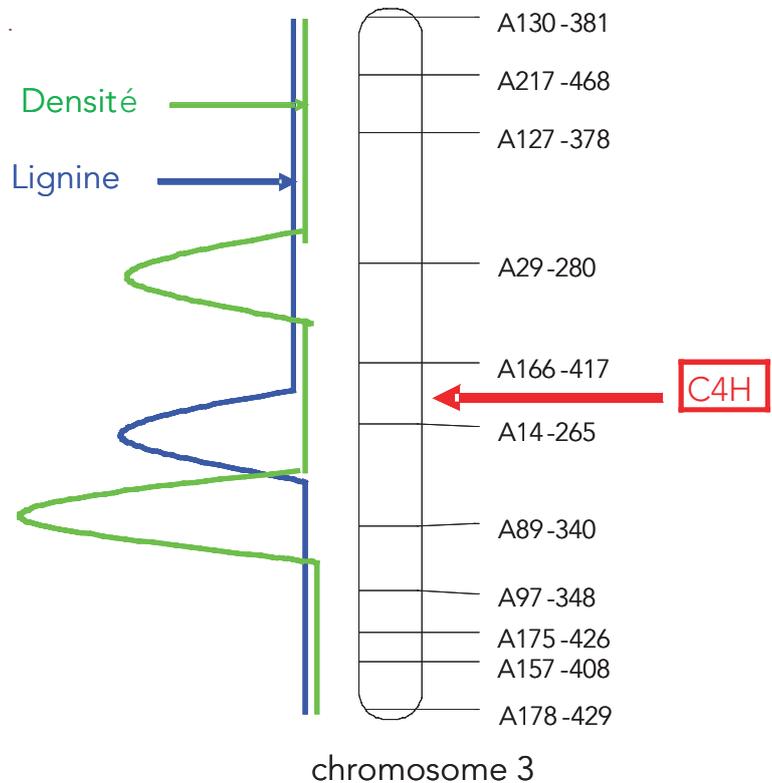


Fig. 1 : exemple de détection de QTL chez le pin maritime (Chagné et al., 2003). La figure 1 est une représentation schématique du chromosome 3 du pin maritime (bâtonnet au centre) sur lequel sont positionnés des marqueurs génétiques (commençant par une lettre A). Ces marqueurs sont purement anonymes (c'est-à-dire qu'on ne connaît pas leur séquence en acide nucléique, on ne sait pas s'ils correspondent à un gène ou à une zone non codante, leur seul rôle est d'être une balise sur le chromosome). Sur la gauche de la figure (en traits vert et bleu) figurent les valeurs des tests statistiques de liaison entre le polymorphisme au marqueur et la variabilité pour la densité du bois (trait vert) ou la teneur en lignine (trait bleu). Par exemple les arbres porteurs des différents variants x et y au marqueur A89-340 manifestent aussi des différences significatives pour la densité du bois (les arbres x ont un bois plus dense que les arbres y). Il y a donc autour du marqueur A89-340 un QTL qui contrôle la densité du bois. Sur la droite de la figure est indiquée la position du gène C4H (Trans cinnamate 4 hydroxylase), un gène codant pour une enzyme impliquée dans la biosynthèse des lignines. La colocalisation de ce gène avec un QTL impliqué dans la synthèse de la lignine, fait de C4H un gène candidat « positionnel » pour la synthèse de la lignine.

tés pour la croissance annuelle en hauteur juvénile (chêne et pin maritime) jusqu'à plus d'une dizaine pour la date de débourrement chez le chêne pédonculé ou la densité du bois chez le pin maritime. Ces tra-

vaux ont confirmé par ailleurs la nature monogénique – un seul gène impliqué – des terpènes chez le pin maritime, que suggéraient les recherches antérieures sur la présence /absence de ces terpènes dans

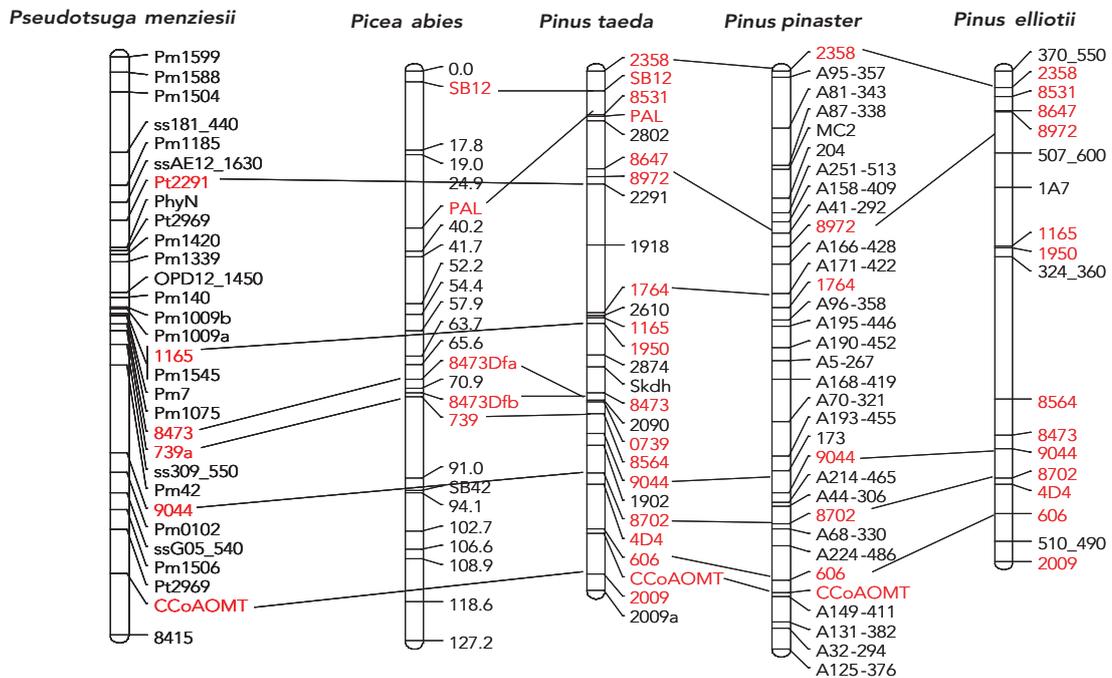


Fig. 2 : carte génétique du chromosome 6 chez le pin maritime (*Pinus pinaster*) (Chagné, 2004). Une carte génétique est une représentation schématique des chromosomes (dénommés en fait groupes de liaison) faite à l'aide de marqueurs génétiques. Ces cartes servent notamment à positionner des QTL (voir figure n° 1). On s'est très rapidement aperçu que des espèces phylogénétiquement proches (appartenant aux mêmes genres (*Pinus*) mais également à des genres proches) avaient des cartes dont l'ordonnement des marqueurs était comparable (synténie et colinéarité des génomes). La figure 2 illustre cette synténie chez 5 espèces différentes. Des synténies ont également été observées chez les Fagacées (notamment entre le chêne et le châtaignier). L'existence de synténie permet de transférer l'information génétique entre espèces différentes, mais cependant proches

des croisements contrôlés. Ils ont également mis en évidence le caractère labile de l'expression des gènes impliqués notamment pour des caractères dont la manifestation est pluriannuelle (croissance, densité) : certains (en nombre limité) s'expriment tous les ans, d'autres ont une expression plus instable.

Ajoutons enfin que ces estimations restent pour l'instant des sous-estimations du nombre de gènes réellement impliqués, dans la mesure où la détection de QTL est généralement conduite sur un nombre limité de croisements par espèce. Dans une population de grande taille, ce qui est le cas le plus général chez les arbres, ce nombre pourrait être beaucoup plus élevé.

La nature des gènes impliqués

En plus de la détection « statistique » des régions susceptibles de comprendre un gène d'intérêt, la détection « biologique » s'est récemment développée avec l'accroissement des connaissances sur les génomes des espèces. Très prosaïquement, la question est d'identifier parmi les 30 000 à 50 000 gènes que renferment une espèce, ceux qui contribuent aux caractères d'intérêt. Les approches utilisées pour cette identification sont très empiriques et procèdent généralement en deux étapes : (1) un tri basé sur la connaissance de la fonction et de l'expression des gènes, (2) une validation du tri précédent par l'étude de l'effet du gène suspecté sur le phénotype de l'arbre.

Le tri des gènes peut être basé sur la connaissance de la fonction de ce gène acquise sur d'autres espèces, en faisant l'hypothèse du caractère « universel » de la fonction. Si aucune connaissance extérieure n'est disponible, on met en place sur l'espèce concernée une expérience au cours de laquelle on réalise un tel tri. L'exemple de la résistance au stress hydrique chez le pin maritime illustre la démarche suivie. Des semis de pins sont élevés sur une période de temps au cours de laquelle une sécheresse est appliquée. Des racines et des feuilles sont prélevées à différents moments et les gènes qui s'expriment à chaque prélèvement sont inventoriés de manière systématique (plusieurs centaines ou

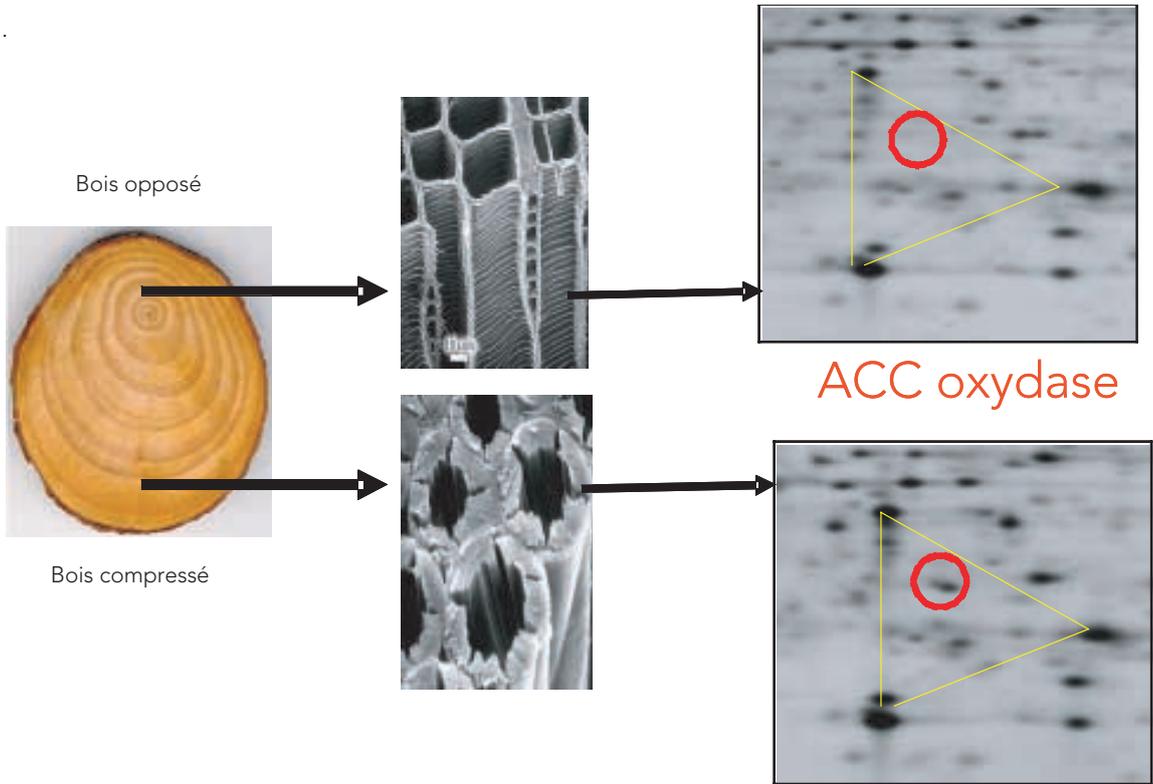


Fig. 3 : détection de gènes candidats impliqués dans la formation de bois compressé chez le pin maritime (Plomion, 2000). Des protéines ont été extraites dans le bois opposé et compressé d'un même pin maritime. Ces protéines ont été séparées par électrophorèse bidimensionnelle. Plusieurs centaines de protéines s'expriment dans les deux types de bois, elles sont matérialisées par des tâches (ou spots) représentées sur la droite de la figure. Certaines s'expriment uniquement dans un seul type de bois, comme l'ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxydase). Cette protéine fait l'objet d'analyses moléculaires complémentaires, pour vérifier si des variants des séquences de gènes codant pour cette protéine rendent compte également des variations de types de bois

milliers). La comparaison des inventaires entre plusieurs prélèvements permet de trier ceux qui s'expriment en réponse au stress. L'inventaire se fait par séquençage* partiel des gènes (ces séquences sont appelées EST*) et par construction de banques de gènes* sous forme informatique, constituées de l'ensemble de ces séquences.

Ces approches nécessitent l'apport conjugué de la bioinformatique* et du séquençage massif de l'ADN*, dont la mise en œuvre nécessite souvent l'accès à des plate-formes génomiques* bénéficiant des ressources biotechnologiques néces-

saires. À l'heure actuelle plusieurs banques d'EST ont été construites chez les espèces françaises : 20 000 séquences d'EST chez le peuplier, 30 000 chez le pin maritime, 2000 chez le chêne pédonculé et le noyer. Dans tous les cas, la connaissance de la fonction chez d'autres espèces et celle du niveau d'expression chez l'espèce étudiée ne renseignent pas sur la contribution du gène à la variabilité du caractère phénotypique d'intérêt. C'est la raison pour laquelle les gènes issus de ce tri sont qualifiés de gènes « candidats ». Dans la plupart des cas, une liste de gènes « candidats » est établie en recourant à la fois aux connaissances

bibliographiques sur d'autres espèces et aux études d'expression de gènes menées sur l'espèce cible. De telles listes sont aujourd'hui disponibles pour la formation du bois, la synthèse de la lignine, la résistance à la sécheresse et la phénologie du bourgeon apical.

La validation des gènes candidats peut être faite de plusieurs manières complémentaires. La première consiste à cartographier le gène sur la carte ayant servi à positionner les QTL ; si la position du gène se trouve dans la région occupée par un QTL pour le même caractère, alors la présomption est forte (mais pas

absolue) que la variation de structure (séquence d'acides nucléiques*) du gène est reliée à la variation phénotypique du caractère étudié. La deuxième méthode est similaire à la précédente et consiste à faire une estimation de la corrélation entre polymorphisme du gène et variabilité du caractère directement observé en forêt (étude d'association). Il faudra cependant s'assurer au préalable qu'une telle association n'ait pas pu être générée par d'autres mécanismes (hasard de l'histoire du peuplement). Enfin la dernière méthode de validation consiste à introduire ce gène (ou sa forme allélique* à effet favorable) dans l'organisme étudié par transgénèse* et d'observer le phénotype correspondant.

Comment évolue la variabilité d'un caractère phénotypique ?

La dynamique de la diversité d'un caractère phénotypique est plus complexe que celle de marqueurs neutres, non soumis à sélection. Cette complexité résulte à la fois de la nature composite du caractère – mettant en jeu plusieurs gènes – et de sa sensibilité à la sélection naturelle et anthropique. Faute d'un recul suffisant sur plusieurs générations, on ne dispose pas actuellement de résultats expérimentaux documentés sur la dynamique de la diversité génétique de caractères phénotypiques. Les quelques éléments qui suivent résultent donc essentiellement d'observations faites chez les espèces travaillées en sélection végétale, et de raisonnements théoriques.

Les résultats de tests de provenances* montrent en général des variations entre provenances parallèles à celles de gradients écologiques ou climatiques (variabilité clinale) suggérant l'action de la sélection au cours des générations écoulées depuis l'installation de ces peuplements. Une analyse très exhaustive dans le cas des chênes (voir Ducouso *et al.* page 33) a totalement exclu l'impact de facteurs historiques anciens sur l'organisation spatia-

le actuelle de la diversité adaptative. Ces résultats témoignent d'une évolution plus rapide des caractères phénotypiques (et adaptatifs) que des marqueurs neutres, évolution qui sera d'autant plus rapide que la diversité dans l'espèce est élevée. Les recherches théoriques sur l'évolution des caractères phénotypiques, prenant en compte les particularités biologiques des arbres, suggèrent en effet qu'une très forte différenciation entre provenances (forêt) peut se mettre en place en moins d'une dizaine de générations. À l'opposé, les marqueurs neutres, par définition non soumis à la sélection, n'évolueront que très peu et sous la seule pression des variations démographiques et des flux de gènes.

Ces conclusions sont corroborées par les observations faites sur les espèces exotiques qui ont été introduites en Europe (voir Fady et Lefèvre page 24). La plupart d'entre elles sont installées en France ou en Europe depuis moins d'une dizaine de générations et les comparaisons avec les populations sources (de l'aire naturelle) montrent à l'évidence des divergences nettes, de nature génétique. Ces observations témoignent d'une adaptation rapide des populations grâce, sans doute, à leur diversité élevée pour ces caractères. Si la rapidité de la réponse peut être déduite de la nature clinale ou non de la variabilité géographique entre provenances, alors on peut conclure à une vitesse bien plus rapide pour des caractères de phénologie et de croissance que pour des caractères de forme ou de qualité du bois. Qu'en est-il pour la variabilité des gènes impliqués dans ces caractères ? Évaluent-ils de manière parallèle aux caractères phénotypiques qu'ils contrôlent ? Peu de résultats expérimentaux permettent de documenter les réponses à ces questions, faute d'inventaire de diversité sur ces gènes. Par contre, les réflexions théoriques sur le sujet suggèrent que l'effet de la sélection est réparti sur l'ensemble des gènes, diluant en quelque sorte l'effet nettement perceptible sur le caractère lui-même.

L'observation du polymorphisme des gènes ne rend donc compte qu'imparfaitement de la variabilité du caractère.

Quels sont les acquis et les applications possibles en foresterie ?

Les acquis des recherches sur la génétique des caractères adaptatifs sont de nature cognitive et appliquée. Les programmes de recherche et de détection de gènes d'intérêt ont suscité de nombreux travaux sur la connaissance des génomes, dont les portées et l'intérêt dépassent très largement les motivations qui les ont suscités. La construction de cartes génétiques chez les principaux conifères ou feuillus s'est déjà prolongée par d'intéressantes perspectives en matière de biologie évolutive. En effet, que ce soit chez les Pinacées ou les Fagacées, les fortes similarités des cartes génétiques entre espèces proches suscitent des hypothèses sur les mécanismes chromosomiques qui ont pu contribuer à la naissance d'espèces nouvelles.

Par ailleurs, les travaux de séquençage partiel de gènes exprimés contribuent à la création de ressources génomiques d'intérêt pour d'autres disciplines scientifiques (sélection, physiologie, phylogénie, pathologie, entomologie...) qui cherchent à connaître des gènes d'intérêt.

Les applications dans la sylviculture ou la foresterie sont moins immédiates. Il y a tout d'abord la contribution à la sélection végétale, en permettant notamment de réaliser une sélection plus précise et plus précoce dans les populations d'amélioration. L'identification de gènes contrôlant certains caractères devrait logiquement conduire à sélectionner les arbres porteurs des allèles favorables pour ce gène et ceci à un âge nettement plus jeune que celui qui était nécessaire pour l'évaluation du caractère pleinement exprimé. Cette application reste cependant limitée au domaine de la recherche en sélection végétale.

Parmi les applications en foresterie, on pourrait raisonnablement espérer utiliser des marqueurs génétiques non seulement pour caractériser l'origine (voir Petit *et al.* page 71) des plants mais également leur qualité. À supposer que des gènes impliqués dans l'adaptation, notamment dans la reprise des plants, puissent être identifiés, la mise au point d'empreintes génétiques* indicatrices de ces propriétés pourrait être envisagée et ultérieurement mise en oeuvre en pépinière avant livraison des plants au forestier. À terme, on pourrait envisager un système de traçabilité associant origine géographique et qualité des plants.

Enfin, les résultats des travaux en génétique quantitative pourraient conduire à améliorer le choix des critères de sélection des arbres semenciers préalablement à une régénération naturelle. On peut dès aujourd'hui recommander, pour autant que l'intérêt économique et écologique y concoure, d'utiliser comme critères de choix des semenciers les caractères dont l'héritabilité est particulièrement élevée (qualité du bois, phénologie). Ces méthodes pourraient être préconisées dans des peuplements à haute valeur ajoutée et pour lesquels on utilise la régénération naturelle.

Antoine KREMER

Inra, UMR Biodiversité,
gènes et écosystèmes

Pierroton

antoine.kremer@pierroton.inra.fr

Bibliographie

CHAGNE D., 2004. Développement de marqueurs moléculaires chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) et cartographie comparée chez les conifères. Thèse, Université de Nancy 1, 166p. (<http://www.pierroton.inra.fr/genetics/labo/Theses/Chagne.pdf>).

Comprend une excellente revue bibliographique sur la cartographie comparée chez les arbres forestiers et les résultats actuels chez les Pinacées.

CHAGNE D., BROWN G., LALANNE C., MADUR D., POT D., NEALE D., PLOMION C., 2003. Comparative genome and QTL mapping between maritime and loblolly pines. *Molecular Breeding* 12: 185-195

PLOMION C., 2000. La sélection assistée par marqueurs chez les arbres forestiers. *Biofutur* 199 :26-27 *Apports potentiels et limites d'utilisation des marqueurs génétiques pour la sélection des arbres forestiers.*

Pour en savoir plus...

BIOFUTUR, 2004. Dossier : Le peuplier à l'ère génomique, pp. 19-59 *Description des acquis les plus récents sur le déterminisme génétique et moléculaire de caractères complexes, obtenus sur l'arbre « modèle » en génomique : le peuplier.*

Revue Forestière Française, 1986. Numéro spécial : amélioration génétique des arbres forestiers. 288 p. *Numéro spécial entièrement consacré aux méthodes et stratégies de sélection utilisées chez les arbres forestiers.*

DE VIENNE D., 1998. Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. 2^e éd. Coll. « Mieux comprendre ». Paris : INRA. 200 p. *Description des principales méthodes de marquage moléculaire et de leur application pour la cartographie génétique, la détection de QTL et la sélection.*

KREMER A., 1994. Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genetics Selection Évolution*, vol. 26, suppl. 1, pp. S105-S123 *Revue de synthèse sur le niveau et la distribution de la variabilité génétique (héritabilité notamment) de caractères phénotypiques chez les arbres forestiers*

MOROT-GAUDRY J.F., BRIAT J.F. coord., 2004. La génomique en biologie végétale. Paris : INRA. 582 p. *État actuel des recherches en cours en génomique végétale*

PLOMION C., 2004. Cartographie génétique chez les végétaux et utilisation des cartes de liaison. <http://www.pierroton.inra.fr/genetics/cartoqtl> *Description des principes et méthodes utilisées pour la cartographie génétique chez les plantes*

Questions à la recherche pour une meilleure conservation des ressources génétiques forestières



A. Durouso, Inra - Bordeaux

Les chênaies sessiliflores acidiphiles des côteaux du Sud-Ouest : une ressource génétique originale à préserver

Bénéficiant des avancées scientifiques en matière d'exploration du génome, la recherche forestière a considérablement progressé au cours de la dernière décennie dans la connaissance de la diversité génétique des espèces forestières et des mécanismes qui la façonnent.

Il devient dès lors possible d'examiner de manière de plus en plus précise quels sont les impacts spécifiques des pratiques sylvicoles sur cette diversité. Cette perspective intéresse naturellement les forestiers, soucieux de prendre en compte ces nouveaux savoirs dans la gestion. Ce numéro hors série des « Rendez-vous techniques » est une contribution à la vulgarisation de ces savoirs. Il a été conçu par le Conservatoire génétique des arbres forestiers (CGAF), unité de recherche et développement de l'Office associée à l'Inra, dont le rôle est justement d'assurer cette interface entre la recherche amont en génétique et la gestion forestière.

Nous n'aurons pas fait ici le tour de la question de la prise en compte de la génétique dans la gestion forestière, et d'autres articles seront publiés au fil de l'eau dans ces colonnes, qu'il s'agisse de l'amélioration génétique ou de la conservation des ressources génétiques. Venons-en à présent aux questions posées par les gestionnaires à la recherche au service d'une meilleure conservation des ressources génétiques.

* Voir glossaire p 117

Elles peuvent être organisées en trois ensembles :

- les avancées de la recherche sont-elles susceptibles de nous conduire à revisiter les dispositifs actuels de conservation des ressources génétiques ?

- Quelle analyse critique peut-on avoir de nos pratiques sylvicoles au regard de cet objectif de conservation des ressources génétiques ?

- Dans quelle mesure les espèces forestières sont-elles susceptibles de s'adapter au changement climatique ? À partir d'une base génétique large, peuvent-elles produire en une génération des écotypes mieux adaptés à ces nouvelles conditions d'existence ? Ou bien, leur niche écologique optimum restant inchangée, la seule adaptation possible est-elle nécessairement celle du déplacement de leur aire potentielle ?

Dispositifs spécifiques de conservation des ressources génétiques

Les travaux récents d'exploration de la diversité génétique de plusieurs espèces forestières, tout comme l'analyse de nombreux tests de provenance aujourd'hui exploitables, conduisent à s'interroger sur les améliorations possibles à apporter aux stratégies actuelles de conservation *in situ* mises en œuvre ou en cours d'élaboration pour diverses espèces forestières sociales ou disséminées.

Les réseaux et les dispositifs de conservation *in situ* des ressources génétiques forestières sont-ils adéquats pour conserver et assurer le renouvellement des principaux écotypes d'une espèce, qu'ils soient communs ou rares ? Les zones périphériques des dispositifs de conservation, destinées à isoler le noyau central de son environnement, sont-elles efficaces au vu des connaissances actuelles sur les flux de gènes (migration des gènes via le pollen ou les graines qui peuvent être transportés sur des distances plus ou moins longues selon les espèces) ?

Analyse critique des pratiques sylvicoles

La généralisation des échanges de matériels forestiers à diverses échelles spatiales (régions de provenance, états, continents) pour des plantations forestières, et d'une manière générale l'importance de la sylviculture sur la structuration de la diversité génétique des espèces forestières ne sont plus à souligner. Toutefois, les conséquences de ces opérations restent encore mal connues.

En la matière, les gestionnaires attendent beaucoup de la recherche, notamment dans les domaines suivants : le choix du matériel végétal, les modalités de régénération naturelle, les hybridations entre populations autochtones et introduites.

Le choix du matériel végétal

Le forestier est soucieux de préserver la diversité et la structuration des ressources génétiques et d'améliorer la production en utilisant du matériel végétal sélectionné. Il doit ainsi faire des choix entre des options en apparence contradictoires. Par exemple :

■ faut-il préférer des semenciers locaux, quelle que soit leur valeur phénotypique, à des transferts de semences sur de longues distances ou à des variétés améliorées à base génétique plus ou moins large ?

■ Comment doit-on gérer l'hétérogénéité présente au sein des régions de provenance en terme d'adaptation à des conditions stationnelles particulières (pédologiques notamment) pour garantir la réussite des boisements, tout en respectant le cadre réglementaire en vigueur ? Faut-il privilégier la source de graines de proximité plutôt qu'une origine plus lointaine mais correspondant mieux aux conditions écologiques typées du site à boiser ?

■ La facilité de régénération naturelle de certaines espèces exotiques (douglas vert, chêne rouge d'Amérique par exemple) ne posera-t-elle pas des problèmes délicats de choix de renouvellement (régénération naturelle ou nouvelle plantation de la même espèce ou d'une autre) ? En effet, la méconnaissance du patrimoine génétique de la population plantée en première génération conduit à s'interroger sur la qualité génétique de la régénération naturelle qui en sera issue.

Les modalités de régénération naturelle

Dans quelle mesure le type de traitement (futaie régulière, irrégulière, jardinée, taillis sous futaie, taillis), et plus généralement la répartition spatiale des tiges sexuellement matures ont-ils un impact sur la diversité génétique des régénérations ? À quelle échelle cette répartition spatiale doit-elle être appréciée ? Le caractère plus ou moins mélangé du peuplement a-t-il une influence, une espèce tiers pouvant faire « écran » aux échanges de pollen entre reproducteurs de l'espèce objectif ? Ce sont donc bien des choix d'aménagement et de sylviculture qui sont concernés ici et les débats dont ils font souvent l'objet pourront progres-

ser dans la mesure où leurs conséquences génétiques auront été bien analysées, voire modélisées.

Les relations entre populations introduites et autochtones

L'impact de l'action humaine sur le patrimoine génétique concerne en fait trois grands compartiments : les populations forestières sauvages, les populations améliorées et les fruitiers domestiqués. Par suite de nombreuses migrations de matériel végétal, d'origine anthropique, les populations autochtones sauvages se trouvent fréquemment en contact, via les mouvements de pollen et de graines, soit avec des boisements issus de programmes d'amélioration génétique (cas du pin sylvestre, du pin maritime, du merisier, de l'épicéa commun notamment), soit avec des vergers comme ceux de cerisiers ou d'autres fruitiers (poirier, pommier), soit même avec les deux à la fois (cas du merisier par exemple). L'importance de ces échanges et leur impact sur la ressource génétique du compartiment sauvage méritent un véritable programme de recherche, à peine ébauché à ce jour.

Le souci de préserver la diversité génétique des arbres forestiers conduit ainsi à s'interroger sur l'effet de pratiques sylvicoles à différentes échelles : la parcelle forestière et les parcelles voisines, le massif et sa périphérie agricole (les vergers fruitiers), la région naturelle, etc. Maîtriser cette complexité ne sera envisageable que si des outils opérationnels de suivi de la diversité génétique deviennent disponibles : modélisation de scénarios à partir de jeux de données aisément mobilisables, analyses de traçabilité de la qualité génétique par exemple.

Changements climatiques

Les travaux relatifs à la recolonisation post-glaciaire illustrent d'abord les capacités des arbres forestiers à réagir à des changements climatiques drastiques et constituent à ce titre une référence et une source de réflexions particulièrement utiles alors même que se profilent de nouvelles modifications importantes et relativement rapides du climat. Le gestionnaire ne peut que s'interroger sur les

capacités actuelles des espèces à surmonter ce type de défi dans un environnement par ailleurs fortement anthropisé. Les modifications possibles des aires de répartition des espèces sous l'effet de l'évolution probable du climat font l'objet de premières simulations (nous y reviendrons dans un prochain numéro). Le gestionnaire s'interroge alors sur les réponses possibles des diverses populations en place en terme d'adaptation sans migration. En d'autres termes, des caractéristiques génétiques présentes, mais non exprimées, sont-elles mobilisables pour assurer à une partie au moins des peuplements actuels une pérennité d'installation sous l'effet direct et indirect de contraintes climatiques différentes ?

Les questions posées aux chercheurs dans ce domaine peuvent s'articuler autour de deux axes :

■ est-il possible de mettre en évidence la présence ou non d'un potentiel d'adaptation à divers niveaux de stress thermique et hydrique, au sein du pool génétique présent (gènes de résistance par exemple) ?

■ Les dispositifs existants, tels que les tests de comparaison de provenances ou les arboretums, peuvent-ils être analysés afin de fournir assez rapidement des réponses sur les capacités potentielles d'adaptation ?

L'expression de ces questions à la recherche est à la fois le signe que les gestionnaires se préoccupent des conséquences sur le plan génétique de leurs actes sylvicoles, mais également qu'ils sont en attente d'éléments de connaissance et d'outils (la modélisation par exemple) fournis par la recherche. Le présent numéro de « Rendez-vous techniques » témoigne de la bonne collaboration entre la gestion et la recherche amont sur la génétique, qui a vocation à se poursuivre sous l'impulsion privilégiée du CGAF.

Patrice MENGIN-LECREULX
ONF, département recherche
Fontainebleau
patrice.mengin@onf.fr

Alain VALADON
Brigitte MUSCH
ONF, conservatoire génétique des
arbres forestiers Orléans
alain.valadon@onf.fr

Le gestionnaire et le chercheur : où sont leurs responsabilités vis-à-vis de la forêt ?



Pépinière de Guéméné-Perifao

Verger à graine expérimental de merisier : gestion ou limitation de la diversité ?

Quelles forêts et pour quels objectifs ?

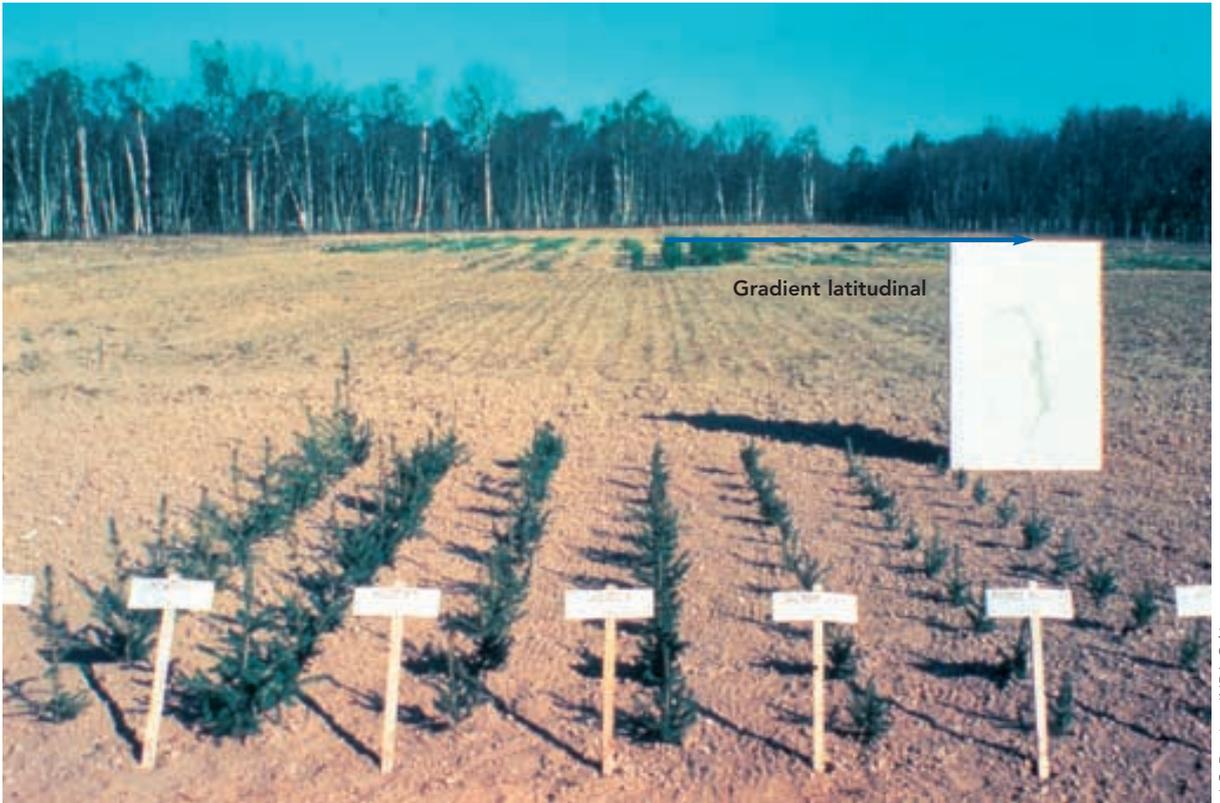
Les forêts constituent un enjeu complexe pour plusieurs raisons.

■ Premièrement, les rôles que l'on fait jouer à la forêt sont divers. D'une part la ligniculture à des fins économiques, où les forêts produisent d'abord du bois ; cet aspect a été prédominant pendant les Trente Glorieuses et nous héritons de cette période les plantations d'épicéa, de douglas et les peupleraies. D'autre part, la forêt est un espace loisir qui abrite de la promenade, des jeux, de la chasse, de la pêche et de la cueillette ; ce deuxième aspect a amené certains courants à militer contre l'homogénéisation qui résultait de la ligniculture précédente. De plus, la forêt joue un rôle important dans divers composantes de l'environnement : pureté des nappes phréatiques - l'achat de massifs forestiers et le boisement par certaines collectivités pour protéger leurs nappes témoignent d'une prise de conscience dans ce domaine -, protection contre les

inondations, protection des sols, puits de carbone, maintien d'espèces inféodées aux milieux boisés y compris l'arbre lui-même. Et enfin, la forêt et les arbres sont toujours très présents dans les mémoires collectives et les mythes de nos sociétés.

■ Deuxièmement, les caractéristiques biologiques et écologiques des forêts sont particulières. Très peu de générations se sont en effet succédé en Europe depuis les dernières glaciations (environ 200 pour le chêne). Cela est dû à une recolonisation récente datant de quelques milliers d'années seulement, à une grande longévité des arbres forestiers et à leur maturité sexuelle tardive. Par contre, les caractéristiques des milieux ont quant à elles, sur cette même période de temps, évolué plus vite, tant du fait des modifications des conditions naturelles (fluctuations climatiques) que de l'impact anthropique (défrichements). Les arbres se retrouvent placés dans des milieux différents de ceux dans lesquels ont été sélection-

nées les générations précédentes. Autrement dit, les arbres ne vivent jamais dans les milieux de leurs parents ! Ainsi, les forêts du nord de l'Europe appartiennent aujourd'hui à un environnement qui est probablement plus proche de celui que rencontreraient leurs ancêtres des refuges glaciaires du sud de l'Europe il y a plusieurs milliers d'années. On voit à partir de ce dernier exemple à quel point le concept d'adaptation locale doit être réfléchi avec beaucoup de soin en ce qui concerne les arbres. Les modifications prévues pour le climat (augmentation de températures, modifications des régimes hydriques) et pour la composition de l'atmosphère (accroissement du taux de CO₂) laissent envisager que les forêts actuelles et futures aient elles aussi à supporter des modifications notables de l'environnement, tant dans leur nature que dans la vitesse et l'intensité des phénomènes concernés, et ce dans un cadre fortement anthropisé (milieux fragmentés ou artificialisés de manière irréversible notamment).



J.C. Bastien, INRA Orléans

Illustration de la diversité génétique de l'épicéa de Sitka, structurée selon un gradient de latitude, et de ses conséquences sur la croissance juvénile : à gauche, provenance la plus méridionale (Californie), à droite provenance la plus nordique

De nouveaux domaines de connaissances à explorer...

Quel que soit le rôle qu'on leur attribue et du fait des caractéristiques précédentes, les forêts ne peuvent être gérées efficacement qu'à la suite d'une réflexion approfondie concernant les ressources génétiques qu'elles abritent. On sait que les arbres forestiers comptent parmi les espèces les plus polymorphes du monde végétal et que cette grande diversité génétique répond à deux grands types d'organisation géographique : d'une part les caractères phénologiques et adaptatifs très variables entre populations et suivant généralement des gradients, d'autre part les caractères moléculaires ou biochimiques très variables au sein d'une même population. Chaque population contient ainsi

une part importante de l'ensemble de la diversité génétique présente. Plusieurs travaux exposés dans ce même numéro montrent l'extrême importance des flux de pollen entre individus éloignés. On peut raisonnablement penser que ces flux et la diversité locale qu'ils engendrent ont été un élément essentiel de l'adaptation des arbres forestiers aux changements environnementaux qu'ils ont eu à surmonter. Plus les changements seront rapides, plus il sera nécessaire de maintenir la diversité actuellement disponible dans chaque lieu.

La régénération de chaque population est réalisée à partir d'un stock de semences parmi lesquelles seules celles qui sont suffisamment adaptées à l'environnement du moment produiront la génération suivante.

Deux contraintes opposées se rencontrent ici : il faut que la diversité soit suffisante pour que de nouvelles adaptations puissent constamment être produites mais aussi que la proportion de génotypes non adaptés, parce que trop allochtones, ne soit pas trop grande. Il faut donc à la fois maintenir un certain niveau de flux génétique garant d'un niveau de diversité suffisant tout en le limitant. À ce jour, le niveau optimal de flux reste à déterminer.

On voit bien ici l'importance des recherches qui permettraient de déterminer ce niveau optimal. Ces recherches peuvent se développer dans trois grandes directions.

■ D'une part l'observation, dans cette optique, des dispositifs existants (collections diverses, arboreta,

tests de provenance, etc.) doit être développée. En particulier, les résultats des hybridations entre provenances diverses doivent être recherchés et étudiés. Ces données devraient être centralisées et rendues aisément disponibles.

■ D'autre part, des études expérimentales sur certaines espèces modèles permettant de mesurer l'adaptation des descendances provenant de croisements entre individus plus ou moins distants génétiquement et géographiquement doivent être conduites.

■ Enfin sur un plan théorique, des modélisations, utilisant les résultats précédents et permettant de simuler le fonctionnement des forêts et l'action des gestionnaires, seront seules capables de réaliser, dans un laps de temps compatible avec la rapidité des changements environnementaux prévus, des prédictions à moyen terme et de conduire à des décisions adaptées.

L'ensemble de ces travaux permettra de mieux comprendre la façon dont chaque population doit s'intégrer dans un espace plus vaste, du massif au continent et même au-delà. Ils permettront au gestionnaire de ne pas considérer sa parcelle comme isolée mais bien comme une partie indissociable d'un ensemble en évolution.

Ajoutons enfin qu'aucune population ne vit isolée du reste de l'écosystème. Chaque espèce interagit avec les autres – les mycorhizes constituent une bonne illustration de ce type de phénomène en forêt – et même probablement chaque génotype d'une espèce avec les génotypes des autres espèces. Des avancées notables des chercheurs en écologie dans ce domaine doivent toutefois être réalisées avant que les gestionnaires n'intègrent ces interactions dans leur pratique quotidienne.

Vers une symbiose gestionnaire-chercheur ?

À l'heure actuelle, la communauté des forestiers est parcourue par des débats entre deux positions dont les extrêmes sont les suivants : certains souhaitent maintenir en chaque lieu la provenance locale alors que d'autres pensent qu'en dotant chaque site d'un maximum de diversité la nature saura reconnaître les siens au mieux ! Ces débats ne pourront pourtant progresser et aboutir à une amélioration de nos connaissances et de nos actions que lorsque les recherches proposées ci-dessus auront été conduites.

Les forestiers, on le voit, ont un fort besoin de recherche en écologie. On peut espérer dans l'avenir qu'ils sau-

ront sinon conduire eux-mêmes ces recherches, du moins les susciter dans les organismes de recherches compétents. Dans ce cadre, il est essentiel que les gestionnaires interagissent avec les chercheurs. Cette interaction suppose qu'ils se tiennent au courant des programmes de recherche en cours et de leurs résultats mais aussi qu'ils fassent comprendre aux chercheurs les questions et les enjeux que posent leur pratique.

Pierre-Henry GOUYON

Université Paris-Sud Orsay
Laboratoire écologie, systématique
et évolution
pierre-henri.gouyon@ese.u-psud.fr

Brigitte MUSCH

ONF, conservatoire génétique des
arbres forestiers
Orléans
brigitte.musch@onf.fr

Alain VALADON

ONF, conservatoire génétique des
arbres forestiers
Orléans
alain.valadon@onf.fr

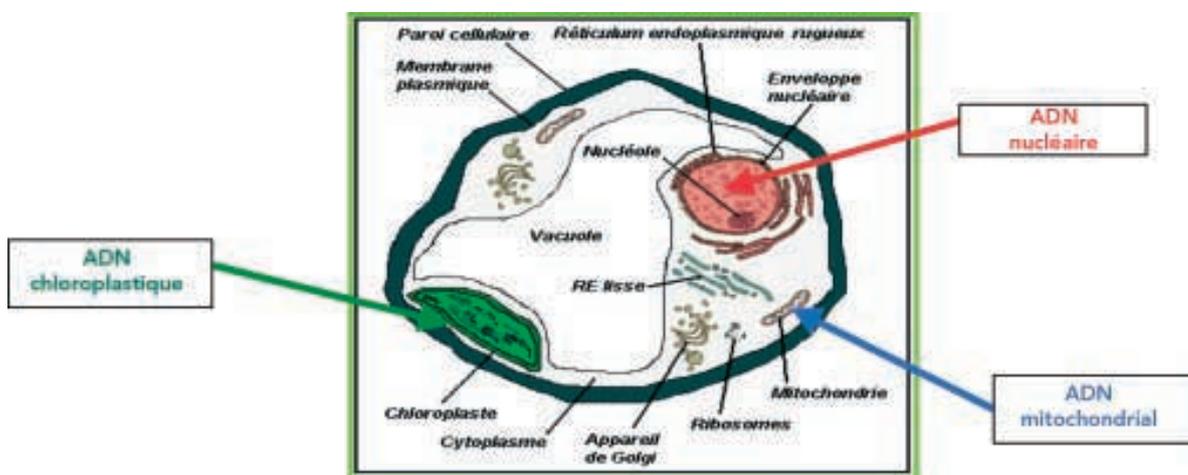
GLOSSAIRE

A

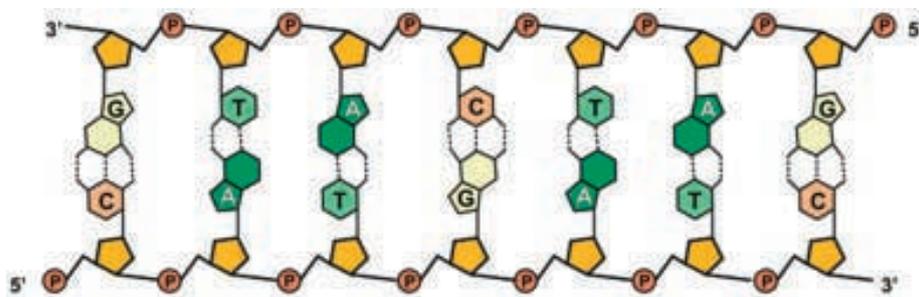
Adaptation : changement structurel et/ou fonctionnel qui améliore la capacité de survie et de reproduction (= fitness*) d'une population ou d'un organisme. L'adaptation peut se faire par changement phénotypique* en réponse aux conditions environnementales au niveau individuel, ou par changement évolutif de la composition génétique au niveau de la population.

Adaptabilité : potentiel ou capacité d'une population* à s'adapter aux changements des conditions environnementales à travers des changements de sa composition génétique.

ADN (acide désoxyribonucléique) : constituant essentiel des chromosomes* et support matériel de l'hérédité. Cette macromolécule est constituée d'un enchaînement (ou séquence) précis, en double brin, de 4 molécules élémentaires, les nucléotides* (notés A, T, G, C). On distingue, chez les végétaux, l'ADN nucléaire, l'ADN mitochondrial et l'ADN chloroplastique selon leur emplacement dans la cellule.

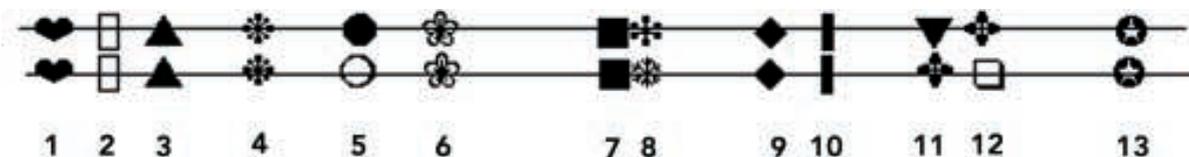


Les génomes des cellules végétales (adapté de C. Bastien, Inra Orléans)



Le double brin d'ADN formé de deux chaînes de nucléotides (extrait de <http://ici.cegep-ste-foy.qc.ca>)

Allèle : l'une des formes particulières (ou valeur) que peut prendre un même gène*, déterminant ainsi l'un des états possibles du caractère codé par ce gène. Les allèles occupent le même emplacement (ou locus) sur chacun des 2 chromosomes* d'une même paire (chromosomes homologues*).



Deux allèles distincts pour les gènes 5, 8, 11 et 12 d'une paire de chromosomes homologues
(extrait de <http://ead.univ-angers.fr>)

Allochtone : se dit d'une espèce ou d'une population* introduite par l'Homme en un lieu donné et donc non originaire de ce lieu.

Allogamie : mode de reproduction sexuée dans lequel la fécondation d'une fleur est assurée par le pollen d'une autre fleur (par opposition à autogamie*).

Anémochorie : mode de dissémination des graines par le vent (exemple : frênes).

Arbre plus : arbre présentant des caractéristiques phénotypiques supérieures à celles de ses voisins.

Anémophilie (= Anémogamie) : mode de dispersion du pollen par le vent (cas des chênes).

Autochtone : se dit d'une espèce ou d'une population* présente uniquement dans son aire de répartition naturelle (non introduite par l'Homme).

Autofécondation : fécondation entre des gamètes* (typiquement chez les plantes : un ovule et un grain de pollen) produits par le même individu.

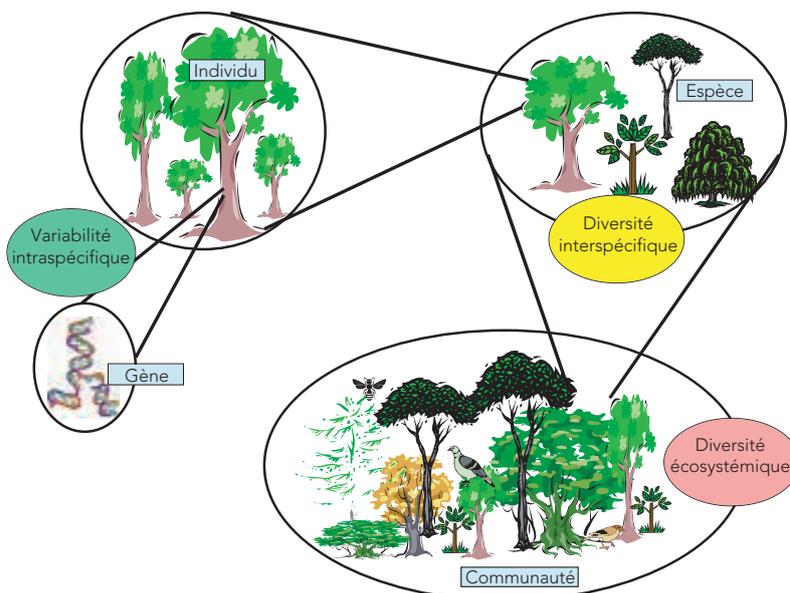
Autogamie : système de reproduction dans lequel les individus se reproduisent par autofécondation*.

B

Banque de gènes : collection d'individus (graines, plants...) dont la diversité génétique* (nombre de gènes*, de génotypes*) peut être considérée comme représentative de la diversité d'une population* ou d'un ensemble de populations à conserver.

Barochorie : mode de dissémination des graines par leur seul poids (cas des chênes) ; une dissémination complémentaire par les animaux est possible.

Biodiversité : la diversité biologique, ou biodiversité, inclut la variabilité génétique* à l'intérieur des espèces et de leurs populations, la variabilité des espèces et de leurs formes de vie, la diversité des complexes d'espèces associées et de leurs interactions, et celle des processus écologiques qu'ils influencent ou dont ils sont les acteurs (dite diversité écosystémique).



Les différents niveaux de la diversité, des gènes aux communautés

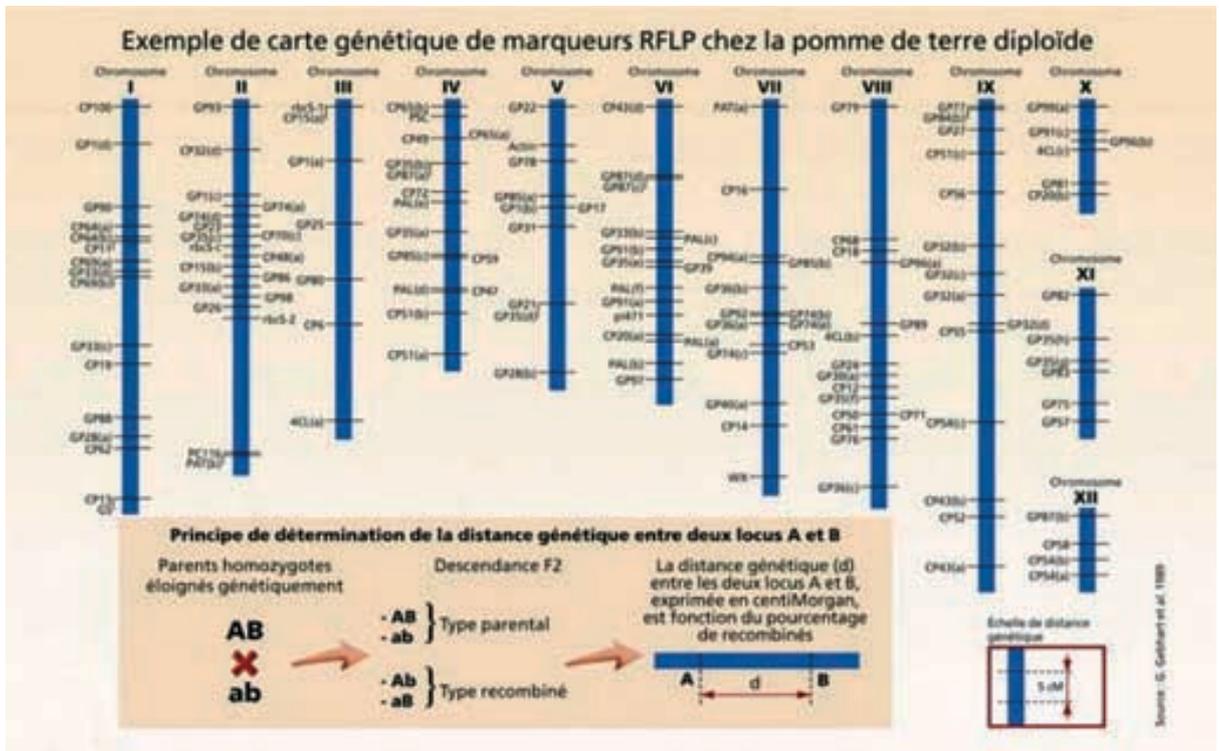
Bioinformatique : discipline fondée sur les acquis de la biologie, des mathématiques et de l'informatique. Elle propose des méthodes et des logiciels qui permettent de gérer, d'organiser, de comparer, d'analyser, d'explorer l'information génétique et génomique stockée dans les bases de données afin de prédire et produire des connaissances nouvelles dans le domaine ainsi qu'élaborer de nouveaux concepts.



Caractère adaptatif : caractère potentiellement soumis à la sélection* naturelle (exemple : la précocité du débourrement) et dont la fréquence permet notamment d'évaluer l'adaptation* d'une population* à son milieu.

Caractère quantitatif : caractère dont la variation continue est déterminée par l'expression d'un ensemble de gènes* (exemple : croissance en hauteur, forme).

Carte génétique : sorte d'atlas du génome* d'une espèce, où sont régulièrement positionnés, le long des chromosomes*, de très nombreux repères facilitant la localisation des gènes.



(source : <http://www.gnis-pedagogie.org/pages/classbio>)

Chloroplaste : organe des cellules végétales contenant la chlorophylle et siège de la photosynthèse. Le génome chloroplastique (ADNcp) est transmis par le parent femelle chez les feuillus, par le parent mâle chez les résineux.

Chromosome : apparaissant, dans la cellule en cours de division, sous forme de bâtonnets qui subissent des processus complexes de dédoublement et de séparation, les chromosomes sont les supports matériels des gènes*. Toutes les cellules d'un même organisme diploïde* comportent 2n chromosomes (n = 23 chez l'homme), à l'exception des cellules sexuelles matures (les gamètes*, pollen et ovules chez les plantes), qui ne renferment que n chromosomes.

Chromosomes homologues : paire de chromosomes* (l'un vient du père, l'autre de la mère). Ils comportent les mêmes locus* (ou loci) mais pas équipés nécessairement des mêmes allèles*. Voir **Diploïde**, **Hétérozygote**, **Homozygote**

Climax : stade d'équilibre d'un écosystème (station, facteurs physiques, êtres vivants) relativement stable (du moins à l'échelle humaine) conditionné par les seuls facteurs climatiques et/ou édaphiques.

Clone : ensemble des copies végétatives conformes (ramets*) issus d'un même individu (ortet*).

Comparaison de provenances (test de) : plantation comparative regroupant un grand nombre d'individus d'une espèce donnée, échantillonnés sur une grande partie ou la totalité de l'aire de répartition de cette espèce et placés en dispositif expérimental dans des conditions de milieu contrôlées.

Consanguinité : régime de reproduction* où les unions se font entre individus apparentés (individus ayant au moins un ancêtre commun). Par extension, ce terme désigne aussi le résultat de tels croisements. L'autofécondation* est la forme extrême de consanguinité.

Contrôle génétique : synonyme de déterminisme génétique*. Voir **Déterminisme génétique**.



Démo-génétique : étude des relations réciproques entre dynamique démographique (établissement, croissance, compétition, mortalité) et dynamique génétique (flux de gènes*, régime de reproduction*, sélection*, dérive*) des populations*.

Dépression de consanguinité : perte de vigueur due à la consanguinité*.

Dérive génétique : dans les populations d'effectif limité, changement aléatoire dans la fréquence des allèles* d'une génération à l'autre, lié à un effet d'échantillonnage. Paramètre majeur dans les populations de très faible effectif (par exemple lorsqu'un petit groupe s'isole d'une population plus grande), mais se produit dans toutes les populations d'effectif fini.

Déterminisme génétique : on parle de déterminisme génétique lorsque la variabilité d'un caractère observé chez un individu est due, au moins en partie, à la présence des formes alléliques* (ou allèles*) portées par cet individu. Lorsque la variabilité d'un caractère est déterminée par un grand nombre de gènes ayant chacun plusieurs allèles, on parle de déterminisme polygénique : c'est le cas de tous les caractères quantitatifs* qui font l'objet d'une mesure comme la hauteur, la forme....

Différentiation génétique (entre populations) : proportion de la diversité génétique* distribuée entre les populations par rapport à la variabilité génétique* de l'ensemble des populations. Elle est généralement évaluée à l'aide d'un coefficient de différenciation qui mesure la part de la diversité inter-populations par rapport à la diversité intra-population dans la diversité totale. Ce coefficient de différenciation peut être défini au niveau de caractères quantitatifs (Q_{st})* comme de marqueurs moléculaires (F_{st} ou G_{st})*. Voir **G_{st}** , **Q_{st}** .

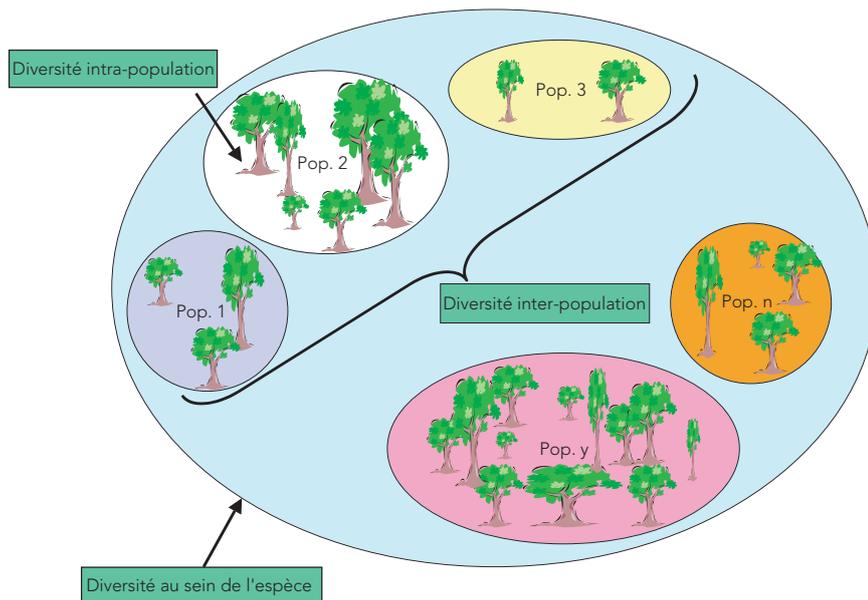
Dioïque : se dit d'une plante à fleurs unisexuées, les fleurs mâles et femelles étant situées sur des pieds différents (exemple : peupliers, saules).

Diploïde : cellule présentant deux exemplaires de la molécule d'ADN* (pas forcément exactement identique). Par extension, organisme dont toutes les cellules non sexuelles sont diploïdes. Les éléments d'information étant groupés en chromosomes*, il existe donc deux lots de chromosomes homologues*, comportant des loci* identiques, mais portant des allèles* qui peuvent être différents, voir **Hétérozygote**, **Homozygote**.

Distance génétique : degré d'homologie (donc de parenté) entre deux génomes* (ou ensembles de génomes d'une population) différents.

Diversité génétique : ensemble des différents variants génétiques* observés dans un ensemble d'individus. Il existe différents indices pour la caractériser : par exemple, le nombre d'allèles différents (n_a), la diversité génétique de Nei* (Voir **He**). La diversité peut être évaluée à différents niveaux : à l'intérieur d'une population, à l'intérieur d'un ensemble de populations, ou sur toute l'aire de répartition d'une espèce.

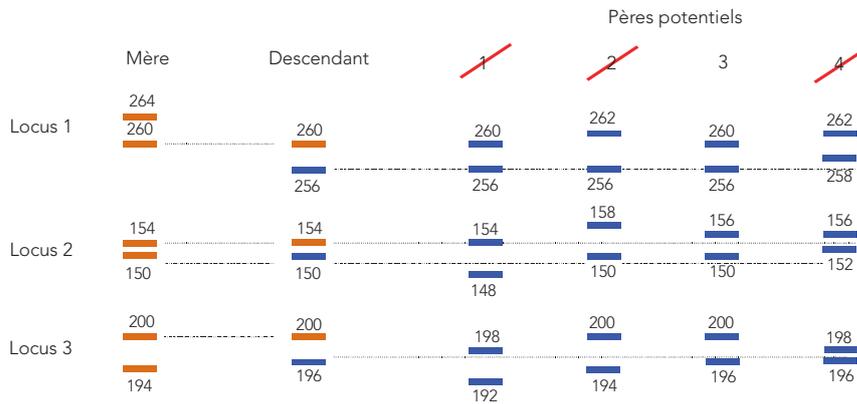
Dominance : situation dans laquelle un allèle* (dit dominant) masque l'effet phénotypique d'un autre allèle (dit récessif).



Différents niveaux d'appréciation de la diversité génétique selon l'échelle spatiale retenue



Empreinte génétique : caractérisation de régions très variables du génome* permettant de distinguer des individus entre eux, y compris au sein d'une même population et de déterminer des relations de parenté entre des individus (test de paternité par exemple).



Exemple de test de paternité avec 3 loci

Entomophilie (= Entomogamie) : mode de dispersion du pollen par les insectes (cas des alisiers).

Érosion génétique : perte de diversité génétique*.

EST (Expressed Sequence Tag) : une séquence EST (ou étiquette de séquences exprimées) est une courte séquence de nucléotides* définie à l'intérieur d'un gène* (ADN* exprimé).

Évolution : processus de changement dans la constitution génétique des êtres vivants au cours des générations. Ils peuvent conduire à l'apparition de nouvelles espèces.

Exotique : espèce non originaire de la région où elle se trouve.

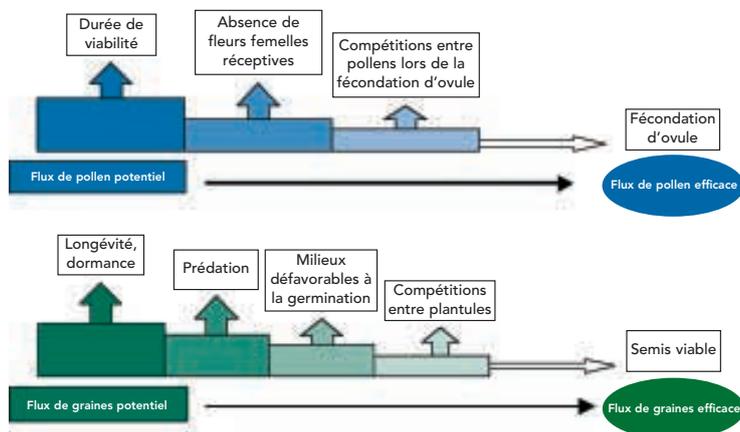


Famille de pleins frères : ensemble d'individus ayant le même père et la même mère.

Famille de demi-frères : ensemble d'individus ayant la même mère mais pas nécessairement le même père.

Fitness : voir Valeur adaptative

Flux de gènes : migration de gènes* d'une population* à une autre. Peut se faire par l'intermédiaire des gamètes* (exemple : pollen), ou d'individus (graines, propagules ou morceaux de plantes). On distingue généralement flux de gènes potentiels et flux de gènes efficaces.



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.

Flux pollinique : mouvement de pollen se traduisant par des échanges entre populations* distinctes.

Forces évolutives : tout processus affectant les fréquences alléliques* dans une population*. Il n'y en a que quatre : la sélection*, la migration*, la mutation* et la dérive génétique*.

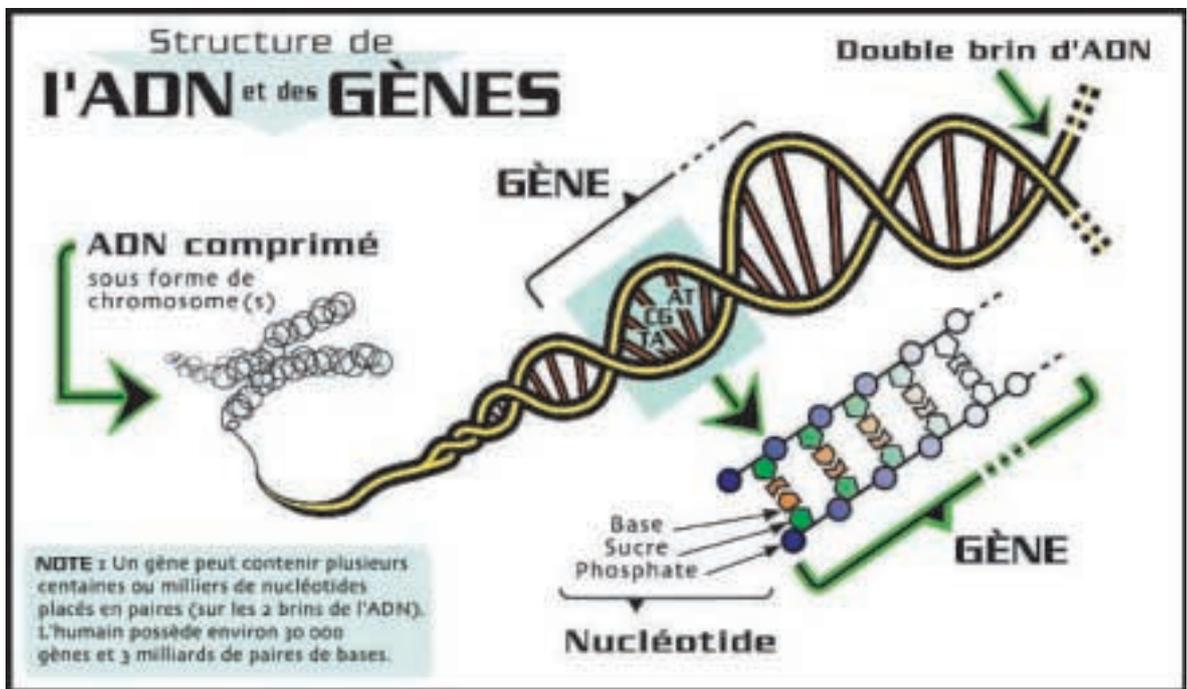
Fréquence allélique : paramètre mesurant l'abondance relative des différents états alléliques* (ou allèles*) d'un locus* considéré dans une population* donnée.



Gain génétique : accroissement transmissible des performances du caractère amélioré, par rapport à la population* des parents.

Gamète : cellule reproductrice haploïde* capable de fusionner avec une autre, de sexe opposé, lors de la reproduction sexuée pour former un zygote*.

Gène : unité fonctionnelle de base de l'hérédité, transmise d'une génération à l'autre. C'est l'unité d'information génétique (segment exprimé d'ADN*) pouvant déterminer l'expression d'un caractère. La fonction d'un gène correspond au phénotype* (caractéristiques moléculaires, biologiques et physiologiques) auquel il conduit. Les gènes ne constituent qu'une partie du génome* d'un individu.



Génétique des populations : discipline étudiant la variabilité génétique* présente dans et entre populations* avec 3 principaux objectifs : mesurer la variabilité génétique (ou diversité génétique) par la fréquence des différents allèles* d'un même gène* ; comprendre comment la variabilité génétique se transmet d'une génération à l'autre ; comprendre comment et pourquoi la variabilité génétique évolue au fil des générations.

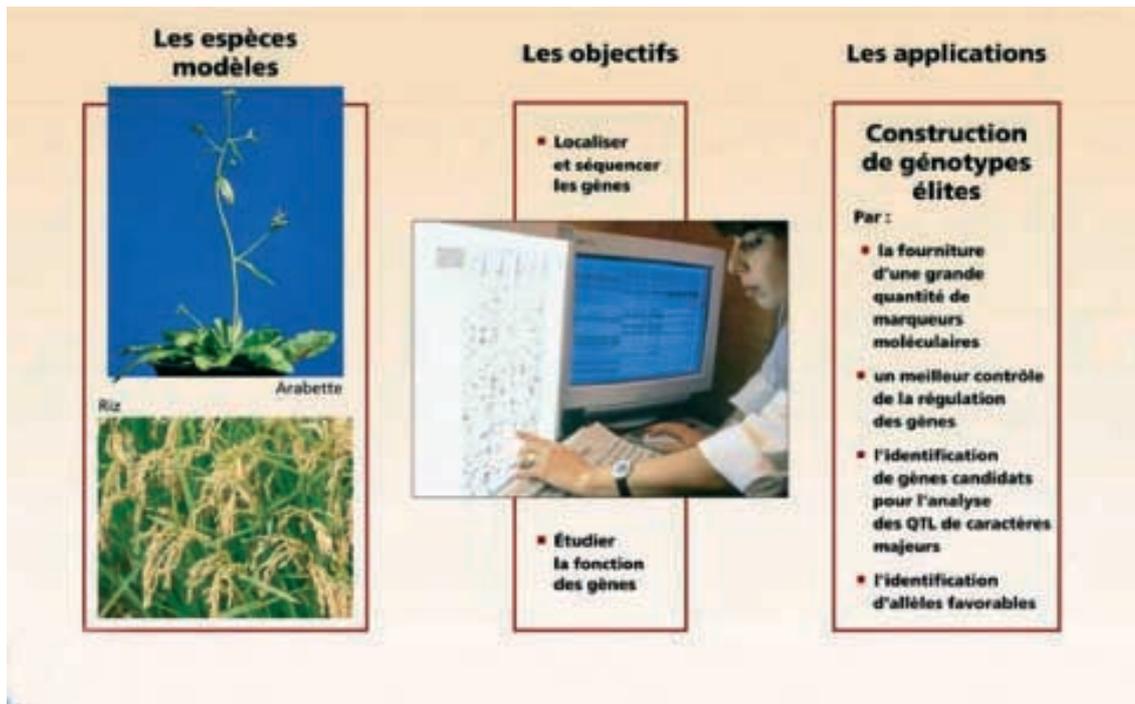
Génétique quantitative : discipline qui étudie l'hérédité - et non l'évolution - des caractères quantitatifs*, contrôlés par un grand nombre de gènes* et caractérisés par une variation continue. Ces caractères sont habituellement assez soumis aux effets du milieu.

Génome : patrimoine héréditaire d'un être vivant présent dans chaque cellule, qui comprend l'ensemble des gènes* portés par les chromosomes* mais aussi les portions qualifiées de non codantes des chromosomes. Chez les plantes, on distingue les génomes cytoplasmiques des organites présents dans le cytoplasme des cellules (ADN* chloroplastique ou ADNcp, ADN mitochondrial ou ADNmt) et le génome nucléaire du noyau de la cellule.

Génomique : discipline qui décrit l'organisation des chromosomes*, dresse l'inventaire des gènes* qu'ils contiennent, en étudie l'expression pour attribuer un rôle biologique à ces gènes, détermine la façon dont ils sont régulés ainsi que leurs interactions.

Génotype : ensemble des caractères héréditaires (exprimés ou latents non définis) propres à un individu. Son expression dans un environnement donné conduit au phénotype*.

Graine : structure résultant du développement d'un ovule fécondé. Elle contient un embryon et des réserves nutritives, et est entourée de téguments protecteurs.



(source : <http://www.gnis-pedagogie.org/pages/classbio>)



Habitat : conditions physiques et biotiques dans lesquelles se maintient une espèce à l'état spontané. L'habitat est un ensemble indissociable comprenant un compartiment stationnel, une flore et une faune associées.

Haploïde : cellule présentant un seul exemplaire de la molécule d'ADN*. Par extension, organisme dont toutes les cellules sont haploïdes et présentent le nombre n de chromosomes* du gamète*. La cellule haploïde ne possède donc qu'un exemplaire de chaque chromosome. Les génomes* chloroplastiques et mitochondriaux sont haploïdes.

Haplotypage : caractérisation d'un haplotype* par des marqueurs* généralement moléculaires.

Haploïde : génotype d'un organisme haploïde*. Ce terme est surtout utilisé pour l'ADN* chloroplastique et l'ADN mitochondrial.

Hérédité : mode de transmission de l'information génétique d'une génération à l'autre. Par exemple, sous un mode d'hérédité mendélienne, chacun des deux parents transmet l'un de ses allèles* de façon équiprobable à son descendant.

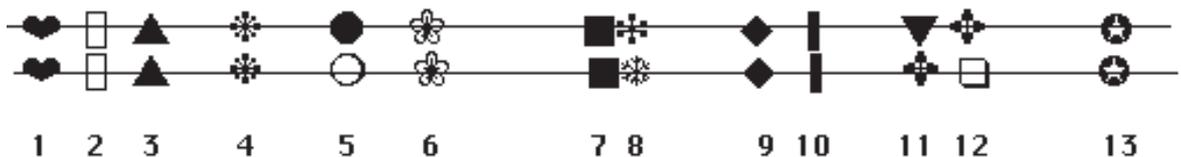
Héritabilité : part de la variation génétique dans la variation phénotypique totale .

Hermaphrodite : se dit d'une plante dont les fleurs présentent à la fois des organes mâles et femelles (cas des chênes, des alisiers).

Hétérozygote : se dit d'un individu qui possède pour un gène* donné deux allèles* différents.

Hétérozygotie espérée H_e (ou diversité génétique de Nei) : taux d'hétérozygotie* ou moyenne des fréquences des hétérozygotes observées à chacun des locus* étudiés. Ce paramètre fournit une bonne estimation de la variabilité génétique* de la population*, à condition toutefois que les individus de cette population se reproduisent au hasard.

Homozygote : se dit d'un individu qui possède pour un gène* donné les mêmes allèles* aux mêmes loci*.



Individu hétérozygote pour les loci 5, 8 et 12, homozygote pour les autres loci
(extrait de <http://ead.univ-angers.fr>)

Hybridation : croisement entre deux espèces différentes qui donne un individu viable, mais pas forcément apte à la reproduction sexuée. L'hybridation peut être naturelle, mais c'est aussi un outil majeur pour la création variétale (par extension, on parle d'hybridation entre variétés différentes d'une même espèce).



Indigène : se dit d'une espèce ou d'une population* originaire de la zone géographique où elle se trouve (synonyme d'autochtone* dans ce cas) ou élevée à partir de semences provenant de la même région de provenance*.

Introgression : introduction des gènes* d'une espèce A dans le génome* d'une autre espèce B par hybridation* interspécifique, suivie de plusieurs générations de croisements entre individus hybrides et individus de l'espèce parente.

Invasive : espèce exotique* qui s'établit dans un écosystème naturel ou semi-naturel ou habitat*, produit des changements au niveau de l'écosystème pouvant mettre en danger la diversité biologique naturelle.

Isolement génétique : absence de toute forme d'échanges de gènes* par pollen ou graine entre populations* ou espèces.



Locus (pluriel : loci) : emplacement physique précis sur un chromosome*, occupé par un gène* donné.

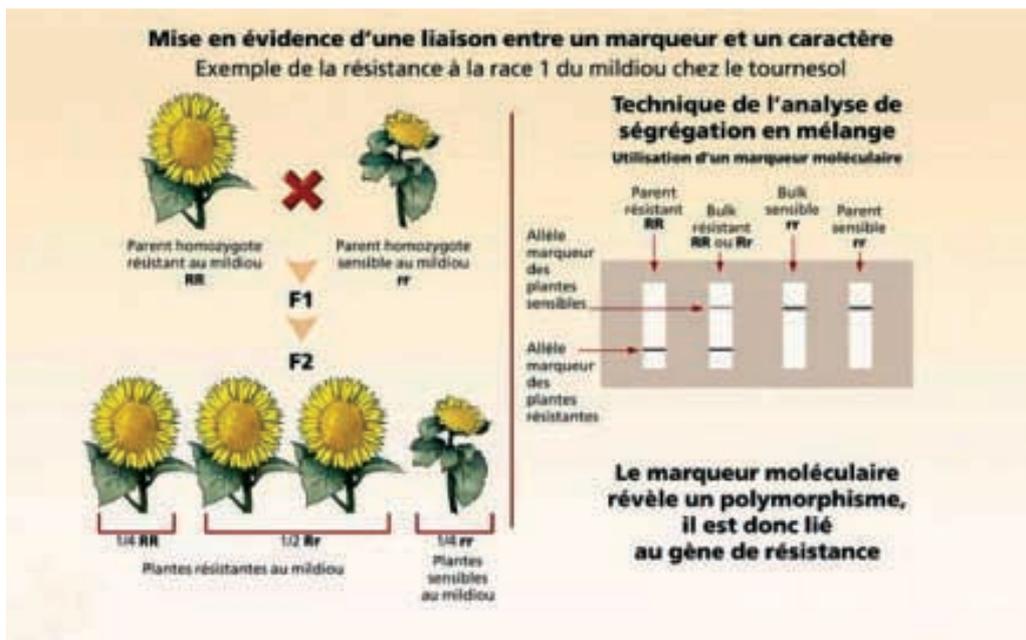


Marqueur génétique : portion variable (polymorphe) de l'ADN*, qui renseigne sur le génotype* de l'individu qui le porte. C'est par définition un caractère héritable. On en distingue généralement 3 types : les marqueurs morphologiques*, biochimiques* et moléculaires*.

Marqueur morphologique : marqueur qui représente des variations de type qualitatif (couleur), morphologique (forme), de résistance aux maladies...L'expression de tels marqueurs est souvent fortement influencée par le milieu. Il s'agit historiquement du premier type de marqueurs utilisés en génétique.

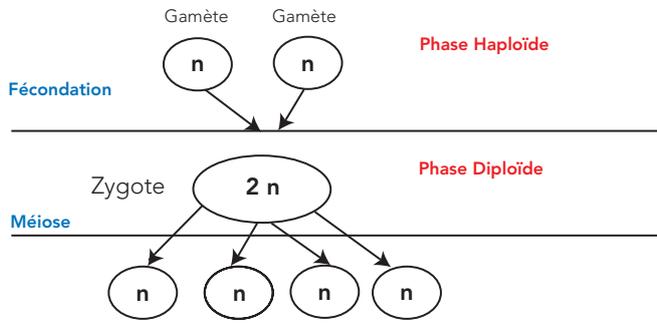
Marqueur biochimique : substance (terpène, polyphénol, protéine) qui, présente en excès ou en quantité insuffisante, révèle une activité particulière du fonctionnement des cellules qui est sous contrôle génétique*. Son dosage permet de distinguer des individus, des populations (cas des pins maritimes landais et portugais), des espèces.

Marqueur moléculaire : les marqueurs moléculaires mettent en évidence la variabilité existant au niveau des molécules d'ADN* nucléaire (marqueurs nucléaires), chloroplastique (marqueurs chloroplastiques*) ou mitochondrial (marqueurs mitochondriaux*).



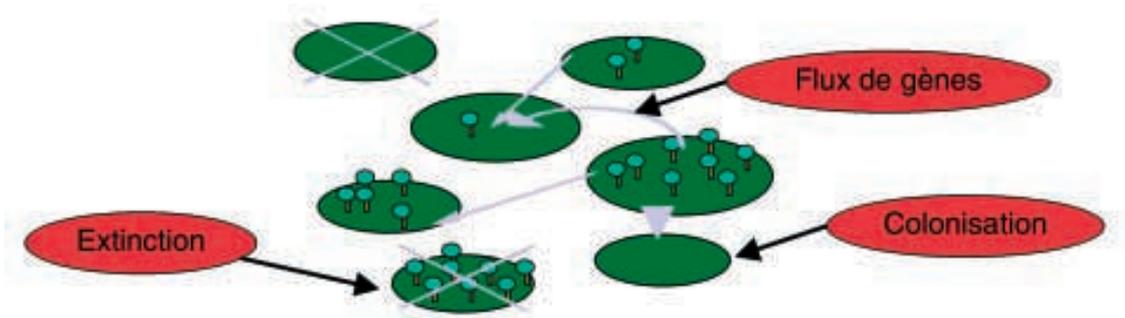
(source : <http://www.gnis-pedagogie.org/pages/classbio>)

Méiose : mécanisme de division cellulaire spécifique à la formation des cellules sexuelles appelées gamètes*. Au cours de la méiose, les cellules mères à 2 lots de chromosomes homologues* (on dit 2n chromosomes), se divisent deux fois pour donner quatre cellules filles à n chromosomes.



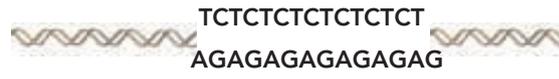
Fécondation de gamètes et méiose
(adapté de <http://cgdc3.igmors.u-psud.fr/genetique>)

Métapopulation : ensemble de populations* locales d'une même espèce liées par des flux de gènes* et caractérisées par des processus d'extinction et de recolonisation locales.



Exemple de métapopulation, avec extinctions et recolonisations locales

Microsatellite : portion de la chaîne d'ADN* constituée de répétitions de motifs composés de 1 à 4 nucléotides*, de type : AAAAA = (A)₅, GAGAGAGAGAGAGA = (GA)₇, (CTT)₈ ou (AGCT)_n où n varie de quelques unités à plusieurs dizaines. Les microsatellites sont des régions très polymorphes de l'ADN, qui constituent donc des marqueurs génétiques* très puissants utilisés pour les empreintes génétiques* par exemple.



Microsatellite de type (AG)₇

Migration : force évolutive correspondant au passage de gènes* d'une population* dans une autre par le transfert de pollen, graines, propagules ou morceaux de plantes. La migration peut se traduire par la fondation d'une nouvelle population. Cette force évolutive est à l'origine de flux géniques* importants entre populations, elle limite la divergence génétique entre populations et s'oppose à l'adaptation* locale et à la dérive* génétique.

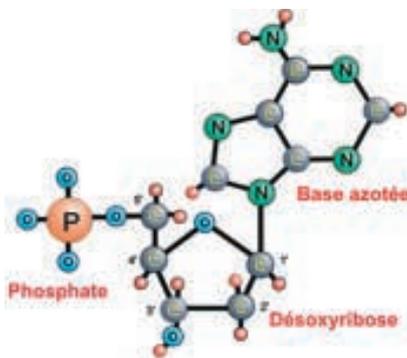
Mitochondrie : organe du cytoplasme des cellules où se déroule la respiration cellulaire. Le génome* mitochondrial (ADNmt)* est transmis par le parent femelle chez la plupart des feuillus et des résineux.

Monoïque : se dit d'une plante à fleurs mâles et femelles unisexuées séparées, mais situées sur le même pied (cas des chênes, du cèdre).

Mutation : toute modification du génotype* par altération de la séquence d'un fragment d'ADN* (mutation* génique) ou par modification de la structure d'un chromosome* (mutation chromosomique). Seules les mutations permettent de créer de nouveaux allèles* ou variants génétiques*. Elles peuvent affecter une portion plus ou moins grande d'ADN : les mutations peuvent avoir ou non des effets phénotypiques selon leur localisation dans les portions codantes ou non codantes du génome*. Il existe ainsi tous les intermédiaires entre les mutations neutres qui n'ont aucun effet sur l'organisme et les mutations létales, qui réduisent l'espérance de vie des individus.

N

Nucléotide : constituant élémentaire de l'ADN*, composé d'un sucre (désoxyribose ou ribose), d'un phosphate et d'une base azotée. Les quatre nucléotides présents dans l'ADN sont notés A, T, C et G (Adénine, Thyamine, Cytosine, Guanine)



Structure d'un nucléotide
(extrait de <http://ici.cegep-ste-foy.qc.ca>)

O

Ortet : individu tête de clone*.

P

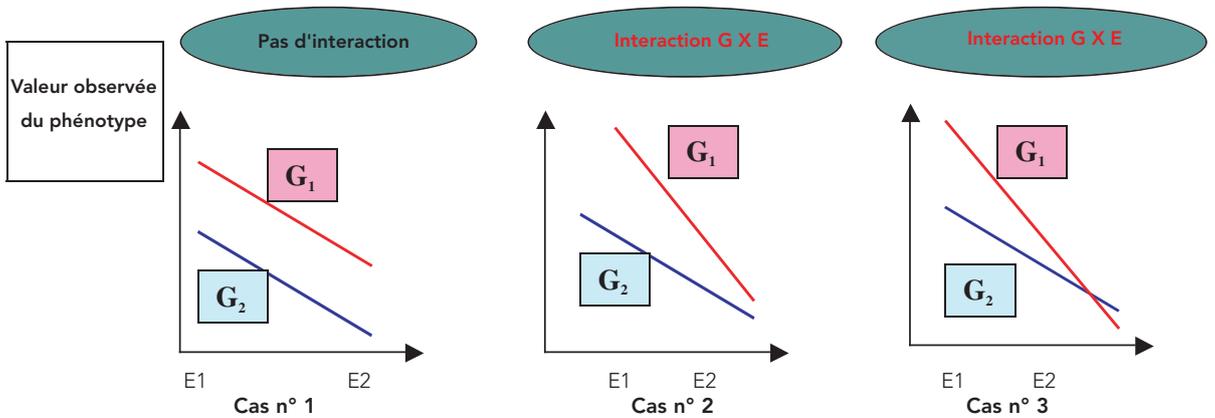
Panmixie : croisement au hasard des individus dans une population*.

Paramètres démographiques : paramètres quantitatifs caractérisant une population et ses variations, tels que l'effectif total, le nombre de tiges sexuellement matures contribuant effectivement à la reproduction (ou effectif efficace), les taux de mortalité, de fécondité, de dispersion, de migrations*.....

Patrimoine génétique : somme des génotypes* individuels pour chacun des gènes* que possèdent les individus d'une population* (synonyme de Génome*).

Peuplement sélectionné : population* délimitée d'arbres, choisie essentiellement sur la base de critères phénotypiques (vigueur, forme...), homogène et comportant un nombre suffisant de semenciers pour limiter les risques d'une base génétique trop étroite.

Phénotype : caractères observables (moléculaires, biologiques ou physiologiques) d'un individu, résultant des effets conjugués du génotype* et du milieu. Pour la plupart des caractères, le phénotype résulte des effets conjoints de 3 composantes : le génotype G, l'environnement E qui contribue toujours pour une part au phénotype, et l'interaction entre le génotype et l'environnement GxE Cette interaction est très importante car elle signifie que l'expression d'un gène* n'est pas indépendante du milieu dans lequel ce gène s'exprime.



Exemples d'interactions génotype x environnement entre 2 génotypes et 2 environnements

Plateforme génomique : ensemble de laboratoires de génomique* disposant de moyens technologiques et humains importants.

Pollinisation : processus par lequel le pollen est transporté des organes mâles (anthères) sur l'organe réceptif femelle (stigmate) d'une plante.

Pollution génétique : « contamination » de patrimoines génétiques* (ou pools génétiques) de populations ou d'espèces indigènes par du matériel génétique provenant de variétés domestiquées, d'organismes génétiquement modifiés ou introduits ou d'espèces invasives*.

Polygame : se dit d'une espèce dont au moins certains individus portent des fleurs hermaphrodites* et unisexuées juxtaposées.

Polymorphisme : variabilité d'origine génétique présente dans les populations* due à la présence de plusieurs allèles* en un locus* donné.

Population : l'ensemble des individus de la même espèce qui ont la possibilité physique de s'interféconder. La population se caractérise donc par un patrimoine génétique* (son pool génétique) qui est la somme des génotypes* individuels pour chacun des gènes*.

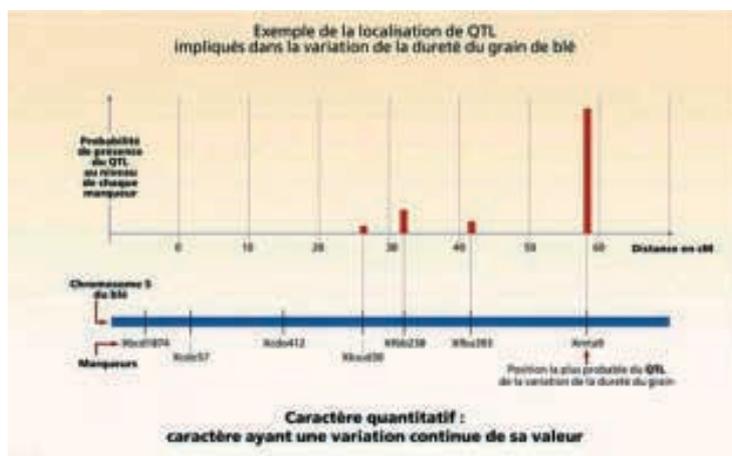
Processus évolutif neutre : voir **Sélection**.

Processus évolutif sélectif : voir **Sélection**.



Q_{ST} : coefficient de différenciation génétique* entre populations* pour des caractères phénotypiques comme le débourrement, la hauteur, le nombre de fourches. Il mesure les différences des caractéristiques génétiques entre populations et varie de 0 (différenciation nulle) à 1 (différenciation très forte).

QTL (quantitative trait loci = Loci de Caractères Quantitatifs) : région chromosomique dont le rôle contribue, pour une part plus ou moins importante, à l'élaboration d'un caractère quantitatif.



(source : <http://www.gnis-pedagogie.org/pages/classbio>)

R

Ramet : copie végétative conforme d'un même individu baptisé ortet* ou tête de clone*.

Recombinaison génétique : formation chez les descendants de nouvelles combinaisons de gènes* non présentes chez les parents.

Régime de reproduction : décrit, chez les plantes, la manière dont s'assemblent ovules et grains de pollen qui les fécondent, vis-à-vis des gènes considérés, pour former la génération suivante. On distingue régimes fermés (consanguinité*, autofécondation*, union entre individus phénotypiquement semblables) et, par opposition, régime ouvert (union entre individus dissemblables).

Région de provenance : définie pour une espèce, une sous-espèce ou une variété déterminée, comme le territoire ou l'ensemble des territoires soumis à des conditions écologiques suffisamment homogènes, où se trouvent des peuplements ou des sources de graines présentant des caractères phénotypiques ou génétiques analogues.

Réseau de conservation *in situ* : ensemble de populations* délimitées capables de représenter l'essentiel de la variabilité génétique* dans l'aire de répartition d'une espèce et de conserver le potentiel adaptatif des populations. Chaque site est composé d'une zone centrale (le noyau) entourée d'une zone périphérique (la zone tampon) limitant les flux de gènes*, notamment du pollen, en particulier de l'extérieur vers le noyau.

Ressources génétiques : ensemble du patrimoine génétique* d'une espèce.

Richesse allélique : nombre d'allèles* présents à un locus* donné. Élargie à une population*, il s'agit de la moyenne des richesses alléliques aux différents locus considérés.

S

Sélection : phénomène tendant à optimiser l'adaptation* des populations* à leur environnement, en modifiant la valeur moyenne d'une population pour le(s) caractère(s) soumis à sélection*. La sélection, une des quatre grandes forces évolutives, peut donc affecter la diversité d'une population.

Séquençage de l'ADN : opération consistant à déterminer l'ordre de succession des 4 types de nucléotides* qui constituent la macromolécule d'ADN*.

Spéciation : mécanismes génétiques à l'origine de nouvelles espèces à partir d'une espèce ancestrale.

	Isolement géographique	
	OUI	NON
OUI	 <p>Allopatrique</p>	 <p>Sympatrique</p>
NON	 <p>Péripatrique</p>	<p>Pas de spéciation</p>

Différents types de spéciation (allopatrique, sympatrique, péripatrique) selon le type d'isolement

Sylvigénèse : dynamique naturelle d'évolution cyclique de la végétation forestière assurant la pérennité des groupements forestiers parvenus à un stade d'équilibre (ou climax).

Sympatrique : se dit d'espèces (ou de populations*) vivant à l'état naturel sur le même territoire et pouvant échanger des gènes*.

T

Taille efficace d'une population (Ne): dans une population réelle d'effectif N, Ne est le nombre d'individus « idéaux » (contribuant tous à la reproduction, et tous dans les mêmes proportions) qui conduirait à la même érosion de diversité génétique* par dérive* que la population réelle. L'écart entre N et Ne résulte de divers processus : succès reproductifs inégaux, régime de reproduction* dioïque*, décalage phénologiques entre individus...

Transgenèse : introduction d'un gène* provenant d'un organisme A dans le génome* d'un organisme B par génie génétique

V

Valeur adaptative (= valeur sélective ou fitness*) : la valeur sélective d'un génotype* correspond au nombre de descendants viables et fertiles que produit en moyenne chaque individu de ce génotype à la génération suivante. Elle dépend principalement de sa survie entre le stade zygote* (graine) et le stade adulte, et de sa fertilité (nombre de descendants viables capables de se reproduire). Ces deux paramètres déterminent le nombre de descendants produits en moyenne par cette catégorie génotypique. Une définition simple de la valeur adaptative peut donc être donnée par la formule : $\text{Fitness} = \text{Survie} \times \text{Fécondité}$

Variabilité génétique : variation des caractères phénotypiques et neutres (non soumis à sélection*) au sein d'une population*. Par extension, synonyme de diversité génétique. Voir **Diversité génétique***.

Variant génétique : synonyme de mutant dans le cas où la variation est héréditaire.

Variété améliorée : population artificielle résultant d'un programme d'amélioration génétique, et dont les performances sont accrues pour certains caractères seulement (vigueur, forme, résistance aux maladies).

Variété synthétique : population artificielle résultant de la multiplication, pendant un nombre déterminé de générations, de la descendance du croisement naturel d'un certain nombre de constituants (familles, clones*) sélectionnés pour leur valeur propre ou leur valeur en croisement.

Verger à graines : plantation de clones* ou de descendances sélectionnées, isolée ou gérée afin d'éviter ou de réduire le risque de pollinisation à partir de sources étrangères, gérée de façon à produire fréquemment et en abondance des semences faciles à récolter.

A

Zoochorie : mode de dispersion des graines par les animaux (cas des alisiers).

Zoogamie : mode de pollinisation dans lequel le pollen est transporté par des animaux.

Zygote : Cellule (diploïde*) résultant de la fusion de deux gamètes* haploïdes* de sexe opposé.

Pour en savoir plus...

Ce glossaire a été établi à partir de différents ouvrages et sites Web, parmi lesquels :

Revue Forestière Française, 1986. Numéro spécial : amélioration génétique des arbres forestiers. 288 p.

Gallais A., Bannerot H., 1992. Amélioration des espèces végétales cultivées : objectifs et critères de sélection. Paris : INRA. 768 p.

Raynal-Roques A., 1994. La botanique redécouverte. Paris : Belin. 511 p.

Teissier du Cros E. coord., 1999. Conserver les ressources génétiques forestières en France. Paris : Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris : Bureau des Ressources Génétiques. Commission des Ressources Génétiques Forestières, Paris : INRA. 60 p.

En ligne

<http://ead.univ-angers.fr/~jalouzot/genetique/accueil.htm>

<http://cegep-ste-foy.qc.ca>

<http://iufro.boku.ac/sylvavoc/glossary>

<http://www.infobiogen.fr>

<http://www.inra.fr/genomique>

<http://www.univ-tours.fr/genet>

ADN : acide désoxyribo-nucléique

ADN_n : ADN nucléaire

ADN_{cp} : ADN chloroplastique

ADN_m : ADN mitochondrial

AOC : appellation d'origine contrôlée

BRG : bureau des ressources génétiques

CEMAGREF : institut de recherches pour l'ingénierie de l'agriculture et de l'environnement

CGAF : conservatoire génétique des arbres forestiers

CIRAD : centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement

CNRS : centre national de la recherche scientifique

CTBA : centre technique du bois et de l'ameublement

CTPS : comité technique permanents de la sélection des plantes cultivées

DGFAR : direction générale de la forêt et des affaires rurales

DNA : desoxyribo nucleic acid

DRAF : direction régionale de l'agriculture et de la forêt

EST : étiquette de séquences exprimées

ETP : évapo-transpiration potentielle

EUFORGEN : european forest genetic resources programme (programme européen de ressources génétiques forestières)

FFN : fonds forestier national

GIE : groupement d'intérêt économique

GIP ECOFOR : groupement d'intérêt public écosystèmes forestiers

IDF : institut pour le développement forestier

IFN : inventaire forestier national

IGP : indication géographique protégée

INRA : institut national de la recherche agronomique

IRD : institut de recherches pour le développement

MAAPAR : ministère de l'Agriculture, de l'alimentation, de la pêche et des affaires rurales

MFR : matériel forestier de reproduction

ONF : office national des forêts

PCR : polymerase chain reaction (réaction de polymérase en chaîne)

QTL : quantitative trait loci (loci de caractères quantitatifs)

RFF : revue forestière française

RP : région de provenance

RTM : restauration des terrains en montagne

SIG : système d'information géographique

SGP : service graines et plants de l'ONF

Ce numéro a été conçu et coordonné par le Conservatoire génétique des arbres forestiers



En créant le Conservatoire génétique des arbres forestiers (CGAF) en 1995, l'ONF décidait de développer des capacités de recherche appliquée et de développement autonomes en matière de diversité génétique des essences forestières, dans le double but de renforcer le potentiel scientifique travaillant dans ce domaine, et de faire progresser l'établissement dans la prise en compte de la diversité génétique dans la gestion.

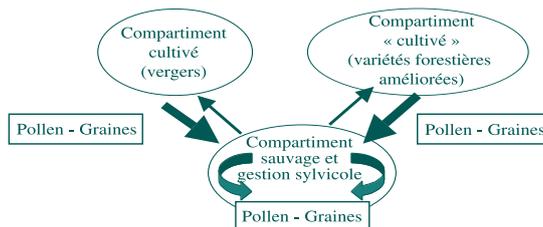
Cette Unité sous Contrat ONF-INRA, composée de 5 personnels, est à la fois ancrée dans la recherche et tournée vers la gestion. Ses missions sont les suivantes :

En matière de recherche appliquée

Le programme de recherches 2003-2006 du CGAF est construit autour de trois sujets : (1) les ressources génétiques du merisier (première espèce modèle), (2) celles du pin sylvestre (second modèle), et enfin (3) la modélisation de l'impact de la sylviculture sur les ressources génétiques forestières. Pour chacune des espèces modèles retenues, les objectifs d'études portent sur :

- l'influence des modes de gestion forestière sur la diversité génétique et la structuration des populations.
- les relations entre les populations introduites par l'homme (variétés cultivées ou forestières améliorées) et les populations autochtones.

L'équipe conduit ainsi des travaux d'analyse, de description et d'interprétation de la structure de la variabilité génétique des arbres forestiers à l'aide de marqueurs morphologiques et moléculaires. Elle cherche également à adapter des méthodes de marquage moléculaire à l'analyse en routine de populations forestières.



En matière de développement

- Proposer une stratégie de meilleure prise en compte par l'Office de la génétique dans la gestion. Ce numéro spécial devrait y contribuer. Le CGAF apportera également son expertise en matière de conservation des ressources génétiques à l'occasion de la rédaction des guides de sylviculture biogéographiques et du guide national d'évolution des sylvicultures.
- Piloter un programme de développement technique, en liaison avec les services techniques territoriaux de l'Office, en vue de faire progresser concrètement et durablement l'établissement dans ce domaine.
- Assurer en tant que de besoin des expertises dans son domaine de compétence sur des sujets jugés stratégiques pour l'Office.

Pour se procurer RDV techniques :

ONF - Documentation technique
Boulevard de Constance
77300 Fontainebleau
Tél. : 01 60 74 92 24 - Fax 01 64 22 49 73
dtrd.documentation@onf.fr

