

N° 21 - JUIN 2009

OFFICE NATIONAL DES FORÊTS

Effets des interventions sylvicoles sur la diversité génétique des arbres forestiers : Analyse bibliographique

Collection dossiers forestiers, n° 21, Juin 2009

ISBN : 978-2-84207-335-0

Direction de la collection : Bernard GAMBLIN, Directeur Technique et Commercial Bois

Coordination de la rédaction, de l'édition et des corrections : Alain Valadon, Janique Pincemail

Collection créée par : Geneviève Rey

Mise en page : Janique Pincemail

Assistance correction : Janique Pincemail

Maquette de couverture : Cavin & Boitier

Imprimé en France (Imprimerie ONF de Fontainebleau)

Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans autorisation de l'éditeur, est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, les analyses et courtes citations justifiées par le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (loi du 1^{er} juillet 1992 - art. 40 et 41 et Code pénal - art. 425).

**EFFETS DES INTERVENTIONS SYLVICOLES
SUR LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE
DES ARBRES FORESTIERS :**

Analyse bibliographique

Alain VALADON

ONF - Conservatoire Génétique des Arbres Forestiers

LES DOSSIERS FORESTIERS n°21

Juin 2009

Édité par l'Office National des Forêts
2, avenue de Saint-Mandé - F - 75570 Paris cedex 12
www.onf.fr

Remerciements :

Ce travail d'analyse bibliographique et de synthèse a bénéficié de l'aide de nombreuses personnes qui méritent amplement d'être associées à cette publication :

- Franck Rogeon, documentaliste au Centre de Recherches de l'INRA d'Orléans, pour son opiniâtreté et son efficacité à traquer et obtenir les nombreuses références bibliographiques non directement publiées en ligne et qui ont alimenté ce travail ;

- Monika Konnert, Directrice du Bavarian State Institution for Forest Seeding and Planting (RFA), qui a spontanément mis à notre disposition une base de données de références techniques et scientifiques particulièrement étoffée sur les thèmes abordés ;

- Karen Cox de l'Institute for Forestry and Game Management (Belgique) pour les références bibliographiques qu'elle nous a communiquées ;

- François Lefèvre (INRA - Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes Avignon), Nathalie Frascaria-Lacoste (AgroParisTech/Engref), Luc Harveng (FCBA) et Bruno Fady (INRA - Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes Avignon), membres de la Commission Nationale des Ressources Génétiques Forestières, pour les relectures, propositions et commentaires qui ont conduit à cette version finale ;

- Pascal Aspe, thésard au CGAF, pour nos fructueux échanges de références bibliographiques, et l'énergie communiquée par sa constante bonne humeur et nos échanges rugbystiques et pyrénéens !

- la Commission Nationale des Ressources Génétiques Forestières qui a encouragé ce travail et accepté de l'évaluer ;

- les collègues du groupe de travail «Forest Management» d'EUFORGEN, dont l'intérêt rémoigné pour ce travail et a constitué un stimulant moral certain ;

- les collègues du CGAF et de l'INRA qui m'ont prodigué conseils et encouragements tout au long de cette rédaction.

«Il est plus difficile d'être à la hauteur des circonstances que d'être au-dessus de la mêlée» (Antonio Machado).

LE MOT DE LA RÉDACTION

Les Dossiers Forestiers ont déjà traité de différentes dimensions de la biodiversité forestière, qu'il s'agisse des écosystèmes, comme les sols, ou d'espèces, comme la bécasse des bois, les coléoptères saproxyliques ou les mammifères forestiers. Bien qu'étant une composante à part entière de la biodiversité, la diversité génétique, c'est-à-dire la diversité infraspécifique, n'y a été pour sa part que très rarement abordée.

Or, la gestion de la diversité génétique au sein des espèces arborées forestières acquiert aujourd'hui une importance accrue, notamment dans le cadre des modifications climatiques annoncées. Bien qu'il s'agisse de la dimension de la biodiversité la moins facile à observer, la diversité génétique constitue une composante indispensable au fonctionnement du moteur de l'adaptation que constitue la sélection naturelle. Dans un environnement de plus en plus changeant, le maintien, au sein des populations d'arbres forestiers, des capacités d'évolution de leurs caractéristiques génétiques constituera un atout majeur. Il est donc important d'évaluer les impacts sur ces caractéristiques des multiples décisions prises par les forestiers tout au long d'un cycle sylvicole. Qu'il s'agisse des pratiques de la filière «Graines et Plants» ou de la gestion d'un peuplement reproducteur à l'échelle d'une unité de gestion, d'une forêt ou d'un massif, les incidences génétiques de tels choix doivent être pesées et intégrées aux orientations nationales, régionales ou locales qui cadrent l'action du forestier.

Dans les divers champs de la génétique forestière, les acquis les plus récents de la recherche peuvent utilement alimenter cette capacité d'expertise. Avec la parution de ce numéro des Dossiers Forestiers, l'ONF vise à porter ces principaux acquis à la connaissance des gestionnaires forestiers.

Jacques VALEIX

Ingénieur Général du Génie Rural, des Eaux et des Forêts

PRÉFACE

La notion de ressources génétiques fait référence à un double enjeu : celui de répondre à court terme aux besoins des filières, aux attentes de la société, et l'enjeu à plus long terme de maintien de la biodiversité, de préservation des écosystèmes. Cette dualité est particulièrement marquée dans le cas des ressources génétiques forestières. Dans le contexte du changement global, changement climatique et évolution des usages, le maintien de la diversité génétique est l'une des conditions nécessaires pour préserver le potentiel d'adaptation des ressources forestières sur le long terme. La Commission des Ressources Génétiques Forestières (CRGF) coordonne les actions du programme national de gestion et de conservation des ressources génétiques des arbres forestiers, dans le cadre de la Stratégie Nationale Biodiversité.

Les ressources génétiques forestières ne sont pas figées, leur diversité est en évolution permanente sous l'effet combiné des processus écologiques naturels en interaction avec les pratiques humaines allant de l'échelle locale (traitement sylvicole), à l'échelle globale (depuis l'aménagement du territoire qui façonne le paysage jusqu'aux changements environnementaux d'origine anthropique). La gestion raisonnée des ressources génétiques doit s'appuyer non seulement sur la connaissance de leur organisation actuelle mais aussi sur la connaissance des processus de leur évolution. Dans ce domaine, les sciences forestières bénéficient du développement rapide de disciplines fondamentales du champ de l'écologie et en particulier de la génétique. Le travail de synthèse bibliographique sur l'état des connaissances est un outil essentiel pour garantir la pertinence des choix faits en terme de gestion durable de la ressource.

L'étude bibliographique réalisée par Alain Valadon et l'équipe du Conservatoire Génétique des Arbres Forestiers de l'ONF répond parfaitement à ce besoin. L'entreprise était ambitieuse et délicate car il faut pouvoir tirer des conclusions générales qui dépassent chacun des cas particuliers traités dans les publications, or, dans le domaine des ressources génétiques forestières, les situations sont multiples et très diversifiées. Une des grandes qualités de ce document est justement d'avoir atteint un bon niveau de synthèse tout en gardant une grande richesse d'illustrations sur des cas concrets. Cette synthèse est extrêmement riche et bien documentée (plus de 450 références citées !), elle donne une image bien complète de l'état des connaissances à ce jour.

Une autre qualité de cette synthèse est de pouvoir être lue à différents niveaux de complexité. Par une organisation claire autour de questions ciblées, le document s'ouvre à de multiples lecteurs qui y trouveront non seulement des réponses objectives aux questions qu'ils se posent mais aussi des pistes de réflexion et des références pour aller plus loin. Le texte s'adresse tant aux forestiers de terrain qu'aux aménagistes, aux étudiants de tous niveaux (même au-delà des formations forestières), aux instances chargées de la mise en oeuvre des politiques de gestion des ressources génétiques forestières, jusqu'au niveau européen au travers du programme European Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN).

C'est un document fondamental sur lequel la CRGF pourra s'appuyer pour définir des recommandations, pour proposer des indicateurs,... C'est une base qui devra être mise à jour au fur et à mesure de l'avancée des connaissances : ce travail sera d'autant plus facile que le socle est bien posé.

François LEFÈVRE

Président de la Commission des Ressources Génétiques Forestières
INRA, UR 629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes, F84914 Avignon

RÉSUMÉ / ABSTRACT

La diversité génétique est désormais considérée comme une dimension clé de la biodiversité. Bien qu'elle ait été utilisée et valorisée depuis longtemps par les généticiens forestiers pour créer des variétés plus performantes, elle demeure encore marginale dans les programmes de conservation de la biodiversité forestière et de gestion durable. Ayant désormais à faire face à des environnements évoluant très rapidement, les populations d'arbres forestiers peuvent tirer profit de leur niveau élevé de diversité intraspécifique. Elles peuvent ainsi produire une grande quantité de génotypes d'une génération à l'autre et s'adapter plus facilement à des conditions écologiques variables. La diversité génétique présente chez les arbres forestiers contribue également à la diversité interspécifique et à celle des communautés liées à ces espèces clé de voûte.

La régénération constitue une étape déterminante dans la transmission du pool génétique d'une génération à l'autre. La quantité et la qualité (autofécondation, hétérozygotie, introgression) de la production de graines dépendent non seulement de facteurs externes, comme le sol ou le climat, mais aussi des caractéristiques du peuplement semencier. Un peuplement est caractérisé par sa composition génétique mais aussi par sa composition interspécifique et la répartition spatiale de ses tiges reproductrices. Les conséquences génétiques des variations temporelles et spatiales de fertilité sont désormais bien connues chez de nombreuses espèces forestières. Le régime de reproduction de chaque espèce composant ce peuplement est fortement influencé par les potentiels florifères et fructifères, la densité locale et la position des arbres adultes. Les interactions entre ces différents facteurs vont finalement produire les croisements entre tiges fructifères qui vont contribuer à constituer le futur pool génétique. Les progrès récents et considérables dans le domaine des marqueurs moléculaires offrent aujourd'hui l'opportunité d'étudier en détail les flux de gènes à l'intérieur d'un peuplement mais aussi entre peuplements proches. Toutefois, l'impact de la structure spatiale d'un peuplement reproducteur sur les flux de gènes et le régime de reproduction mérite encore d'être précisé en raison des particularités biologiques des différentes essences forestières et de la diversité des situations de terrain (densités, composition en espèces, niveau de fragmentation).

Le renouvellement d'un peuplement suppose des choix techniques et économiques. Dans le cadre d'une régénération naturelle, la qualité génétique des semences produites et leur capacité de dispersion efficace vont sensiblement influencer le niveau et la structure spatiale de la diversité génétique du futur peuplement. L'histoire passée et l'origine du peuplement à régénérer doivent également être prises en compte avant de choisir un tel mode de renouvellement. Une régénération artificielle par plantation ou semis devra quant à elle maîtriser la qualité génétique des MFR utilisés, cette dernière étant fortement influencée par les méthodes de récolte des semences et les techniques de production de plants. Enfin, la mise en place d'une mémoire fiable de l'origine génétique des peuplements forestiers devient un enjeu majeur pour la conservation des ressources génétiques et pour mieux comprendre les réactions des boisements à des contraintes biotiques ou abiotiques.

Modes de traitements, types de sylviculture et types de MFR constituent les choix techniques majeurs des gestionnaires. On pourrait donc s'attendre à ce que les conséquences génétiques de divers modes de traitements soient fortement documentées pour les principales essences forestières. Il n'en est hélas rien et seules quelques rares études comparatives évaluent la diversité génétique de peuplements de sapin ou de hêtre conduits en futaie régulière ou irrégulière. Cependant les nombreuses études récentes menées sur les flux de gènes en relation avec la répartition spatiale des tiges reproductrices peuvent désormais apporter un éclairage utile sur les conséquences génétiques de modes de traitement qui influent directement sur cette répartition spatiale. L'analyse des flux de gènes est toutefois généralement menée à une échelle très locale, égale ou inférieure à celle d'une unité de gestion et n'inclut que très exceptionnellement les flux de gènes à plus longue distance entre peuplements voisins. L'importance génétique de tels flux de gènes a pourtant été démontrée. De même, la gestion raisonnée des ressources génétiques de peuplements mélangés est très peu documentée alors que nombreuses sont les politiques forestières incitant au développement de tels types de peuplements. De nombreuses lacunes de connaissance persistent donc dans ces domaines ; elles mériteraient d'être comblées en synergie avec des travaux portant sur les diversités interspécifique et écosystémique.

Les conséquences génétiques de travaux préparatoires à une régénération naturelle ou de sélections précoces de tiges demeurent elles aussi très peu connues alors que l'impact des éclaircies sylvicoles est mieux documenté pour plusieurs essences sociales majeures, même si les résultats disponibles apparaissent difficilement extrapolables en routine. En outre, du fait de la longue durée d'un cycle sylvicole complet et du développement récent des marqueurs moléculaires, on ne dispose pas actuellement de suivis de peuplements forestiers associant sur du long terme démarches génétique et sylvicole.

ABSTRACT / RÉSUMÉ

Genetic diversity is now clearly recognized as a key dimension of biodiversity but although it has been valorised since a long time by forest breeders to improve forest reproductive material, it still remains a limited dimension of forest biodiversity conservation programmes. Having now to face with more changing environments, forest tree populations fortunately benefit from high levels of intraspecific diversity. Furthermore genetic diversity of forest trees contributes to the interspecific and ecosystemic diversity of communities linked to these key species.

Regeneration is a key step in gene pool transmission from one generation to another. Amount and genetic quality of seed production will depend not only on external factors such as soil or climate but also on the characteristics of the seed stand itself. A mature stand is characterized by its species composition with different mating systems for each of them and by the spatial distribution of breeding trees. Genetic consequences of temporal and spatial fertility variations are now rather well known for many species. Mating system is strongly influenced by individual flowering and fruit potentials and by the local density of trees. Interactions between these different factors and external ones will *in fine* produce a given amount of different crossings. Recent progress in molecular markers development offers now possibilities of detailed analysis of gene flows within a stand and between neighbouring stands. But due to biological differences between species and to a large range of stand densities, species composition and landscape fragmentation in temperate zone, genetic impact of stand spatial structure on gene flow and mating systems still needs more investigation.

Forest managers have to make technical and economical choices when they have to regenerate adult stands. In case of natural regeneration, seed dispersal ability and consequently sapling dispersal will strongly impact the diversity and the spatial genetic structure of the future stand. These different data, together with past history and / or genetic origin of the stands to regenerate, are key points in order to select the regeneration way. When plantation or direct sowing is selected as a regeneration method, one must not neglect genetic quality of FRM as seed harvesting and seedlings production technics can strongly affect it. Finally, genetic memory of a stand has to be stored on a reliable way and on a long term perspective, either for natural regeneration conditions or for genetic origin of FRM used for reforestation, both for conservation purposes and to understand stands reactions to biotic and abiotic factors.

Sylvicultural systems, thinnings and FRM use are the major technical choices made by forest managers. One could expect that genetic consequences of sylvicultural systems on various species would have been widely documented. However, only a few local studies using comparative approach strategy exist and evaluate genetic diversity of stands managed under even-aged and uneven-aged systems. As a positive note, many gene flow studies - specially those including spatial distribution of reproductive trees – can bring now very useful information as in most of productive stands, even-aged or uneven-aged systems affect age structure and local density of future breeding trees. Gene flow studies rarely include wider spatial scales than that of usual management units (a few hectares) and so do not integrate interactions between neighbouring units managed under different sylvicultural systems, although importance of long distance gene flows has been clearly identified. Sustainable genetic management of mixed stands appears also as an under-documented topic, although many forest policies tend to develop multispecific forest stands. These different reasons partly explain the restricted dataset available on genetic consequences of sylvicultural systems. As a consequence, major efforts should be developed in this direction in synergy with interspecific and ecosystemic approaches.

The potential impact of pre-regeneration actions to promote natural regeneration on genetic characteristics of sapling populations still remains poorly documented. The same for early selections of target trees occurring very soon in the life of a stand. Furthermore consequences of such strong selection on genetic diversity and adaptation capacities of the final stand have never been studied. On the other hand, the impacts of different kinds of thinnings have been better documented, at least for the most important social species, even if it appears rather difficult to extrapolate existing results to any field case. Because of long forest trees cycles and recent development of molecular tools, long term *in situ* monitoring of genetic (interspecific or ecosystemic) consequences of sylviculture still do not exist. Due to this lack of well documented experimental sites, existing limited studies do not provide clear practical results for field managers. Combining genetic and sylvicultural experimental approaches on the same plots may be a useful strategy.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	15
1^{ère} PARTIE : DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES ARBRES FORESTIERS :	
ENJEUX, DÉFINITIONS, MESURES	17
I - LES ENJEUX DE CONSERVATION	19
I.1 - Historique	19
I.2 - Une prise de conscience encore partielle	20
I.3 - Pourquoi mesurer la diversité intraspécifique ?	21
II - LA DIVERSITÉ DES DIVERSITÉS	21
II.1 - Les supports de diversité	21
II.2 - Diversité génétique et valeur adaptative	22
III - LES MESURES DE LA DIVERSITÉ INTER SPÉCIFIQUE	23
III.1 - Les outils d'analyse	23
III.2 - Les paramètres de description	25
III.3 - La qualité génétique	26
IV - ORIGINALITÉS DES ARBRES FORESTIERS	27
IV.1 - Une diversité forte, une différenciation faible	27
IV.2 - Des espèces longévives et à large aire de distribution	28
IV.3 - Des espèces clés de voûte	30
IV.3.1 - Diversité intraspécifique des espèces forestières et diversité interspécifique des essences forestières	31
IV.3.2 - Diversité intraspécifique des espèces forestières et quelques niveaux trophiques et leurs conséquences sur la diversité interspécifique	32
V - CONCLUSIONS	33
VI - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	33
2^{ème} PARTIE : LE PEUPEMENT REPRODUCTEUR	39
I - VARIABILITÉ TEMPORELLE DE FERTILITÉ MÂLE ET FEMELLE ET CONSÉQUENCES SUR LE RÉGIME DE REPRODUCTION	41
I.1 - Les causes de la variabilité de fertilité	41
I.1.1 - Les conditions environnementales	42
I.1.2 - Un contrôle génétique	43
I.2 - Les conséquences de cette variabilité	44
II - RÉPARTITION SPATIALE DES REPRODUCTEURS ET CONSÉQUENCES SUR LE RÉGIME DE REPRODUCTION	45
II.1 - La fragmentation des milieux	46
II.1.1 - Espèces entomophiles	46
II.1.2 - Espèces anémophiles	47
II.2 - La structure spatiale du peuplement reproducteur	49
II.2.1 - Espèces anémophiles	50
II.2.2 - Espèces entomophiles	52
III - FLUX DE GÈNES À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE ET ENTRE TAXONS	52
III.1 - Hybridation et introgression	53
III.2 - Compartiments sauvages et cultivés	55
III.2.1 - Effets possibles de la domestication	56
III.2.2 - Variétés fruitières ou ornementales et ressource sauvage	57
III.2.3 - Matériels forestiers de reproduction et ressource sauvage	58

III.3 - Cas particulier des arbres génétiquement modifiés	61
IV - CONCLUSIONS	62
V - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	63
3^{ème} PARTIE : GRAINES, PLANTS ET SEMIS	71
I - DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE EN RÉGÉNÉRATION NATURELLE	73
I.1 - Dispersion des semences	73
I.1.1 - Espèces anémochores	74
I.1.2 - Espèces barychores	75
I.1.3 - Espèces zoochores	77
I.2 - Structuration spatiale de la diversité génétique des semis	78
I.3 - Régénération naturelle et peuplement semencier	79
II - MODALITÉS DE RÉCOLTE ET DE TRAITEMENT DES SEMENCES, D'ÉLEVAGE DES PLANTS	82
II.1 - Modalités de récolte des semences	82
II.1.1 - Dates de récolte	82
II.1.2 - Taille des peuplements	83
II.1.3 - Base génétique des peuplements	83
II.1.4 - Nombre de semenciers	84
II.1.5 - Répartition spatiale des semenciers	85
II.1.6 - Mélanges de lots de graines à la récolte	86
II.2 - Traitement des semences et techniques de pépinière	87
II.2.1 - Gestion des graines avant semis	87
II.2.2 - Production de plants	88
II.3 - Traçabilité des matériels forestiers de reproduction	91
II.3.1 - Vérifier l'identité de clones	91
II.3.2 - Vérifier l'origine d'un peuplement ou d'un lot de semences	92
II.3.3 - Cas particulier : l'autochtonie d'un boisement	93
II.3.4 - Vérifier le nombre de semenciers	94
II.3.5 - Évaluer le nombre d'arbres pollinisateurs	94
II.3.6 - Vérifier la pureté spécifique d'un lot de semences	95
III - RÉGÉNÉRATION NATURELLE OU PLANTATIONS	96
III.1 - Populations naturelles et composants des vergers	98
III.2 - Semis naturels et plantations	100
III.3 - Renouvellement des peuplements exotiques	102
IV - TRANSFERTS DE MFR ET ARCHIVAGE DES DONNÉES GÉNÉTIQUES	102
IV.1 - Les archives et procédures de gestion actuelles : cas de l'ONF	103
IV.2 - Les marqueurs moléculaires et leurs applications possibles	104
IV.3 - Des lacunes aux conséquences multiples	104
IV.3.1 - Recherche de causes de mauvais état sanitaire	104
IV.3.2 - Mode de renouvellement d'un peuplement	105
IV.3.3 - Sélection et récolte de peuplements porte-graines	105
IV.3.4 - Conservation de ressources génétiques	105
IV.4 - Les outils existent, la formation est nécessaire	106
V - CONCLUSIONS	106
VI - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	107
4^{ème} PARTIE : MODES DE TRAITEMENTS ET COMPOSITION EN ESPÈCES	119
I - MODES DE TRAITEMENTS	121
I.1 - Futaie régulière et irrégulière	122
I.2 - Taillis et taillis sous futaie	125
I.2.1 - Taillis simples	125
I.2.2 - Taillis sous futaie	126

II - CRÉATION DE SITES FAVORABLES D'INSTALLATION POUR CERTAINS TAXONS	127
III - CONCLUSIONS	128
IV - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	128
5^{ème} PARTIE : SYLVICULTURE	131
I - CONSÉQUENCES DE TRAVAUX PRÉPARATOIRES À LA PLANTATION	133
II - LES DÉPRESSAGES	133
III - TYPES ET INTENSITÉS D'ÉCLAIRCIE	135
III.1 - L'essence principale	136
III.1.1 - Critères dimensionnels	136
III.1.2 - Critères de forme	137
III.1.3 - Cas des forêts primaires	137
III.2 - Les essences secondaires	139
III.3 - Diamètres d'exploitabilité	140
IV - LES INVASIVES FORESTIÈRES	141
V - CONCLUSIONS	142
VI - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	142
LEXIQUE	147

INTRODUCTION

Alors qu'une récente synthèse bibliographique faisait un point détaillé des connaissances scientifiques et techniques aujourd'hui disponibles sur les impacts des actes de gestion forestière sur la diversité des espèces et des milieux (Gosselin et Laroussinie, 2004), un tel état de l'art manquait pour mieux cerner les incidences de cette gestion sur la diversité intraspécifique des populations d'arbres forestiers. Comblant une telle lacune apparaissait donc nécessaire. La publication fin 2004 du numéro hors série des *Rendez-vous Techniques* de l'ONF apportait un premier éclairage sur différentes actions de recherche en cours sur la diversité génétique des arbres forestiers et leurs retombées possibles en terme de gestion. Cette synthèse a pour objectif premier de dresser un bilan aussi précis que possible des travaux publiés dans ce domaine, pour la plupart dans de nombreuses revues de langue anglaise peu ou pas consultées par les gestionnaires forestiers, et couvrant l'ensemble des actions menées au cours d'un cycle sylvicole. Rendre rapidement accessible aux lecteurs intéressés les résultats de travaux menés en Europe ou ailleurs constitue un objectif certes ambitieux mais dont gestionnaires et décideurs devraient logiquement tirer profit.

De ce premier objectif en découle un second, celui d'identifier les éventuels manques de connaissance actuels ou, à tout le moins, les compléments de travaux à mener sur l'évaluation des impacts génétiques de certaines pratiques forestières. De tels constats devraient permettre à l'ONF de formuler auprès de ses partenaires scientifiques de nouveaux besoins de recherche appliquée à des stades clés des cycles sylvicoles.

Enfin, ce travail s'est voulu, dès son démarrage, comme un corpus de connaissances destiné à alimenter le contenu des actions de sensibilisation et de formation des personnels dans le domaine de la gestion de la diversité génétique des populations d'arbres forestiers.

Une place majeure est logiquement attribuée à la phase de production de semences au sein des peuplements forestiers (2^{ème} Partie) puis à celle des semis naturels en peuplement, ou des plants à travers la filière Graines et Plants (3^{ème} Partie). Ces phases conditionnent en effet la transmission d'un patrimoine héréditaire d'une génération à la suivante. Les conséquences génétiques des modes de traitement et des choix techniques sylvicoles sont successivement abordées dans les deux parties suivantes. À l'issue de chaque partie, sont listées les références bibliographiques utilisées. Un lexique complète enfin cette synthèse.

1^{ère} PARTIE

***DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE
DES ARBRES FORESTIERS :
ENJEUX, DÉFINITIONS, MESURES***

La diversité biologique présente au sein d'une même espèce est qualifiée de divers termes : diversité génétique, diversité ou variabilité intra spécifique, voire biodiversité génétique ou même biodiversité intra spécifique. Faut-il en conclure que cette dimension souvent négligée de la biodiversité constitue un objet complexe mal défini ? Cette multiplication des termes peut en tous cas être source de confusion. Elle traduit pourtant un véritable souci de sortir cette catégorie de la biodiversité d'interprétations étroites et erronées pour lui donner toute sa signification (BRG 2006, Fady et Médail 2006)¹. Au-delà des effets de mode privilégiant certain vocabulaire à un moment donné, l'intérêt d'une clarification préalable est d'importance. La place et le rôle de cette composante de la biodiversité constituent eux aussi des enjeux majeurs pour les forestiers. La mesure de cette forme de diversité souvent non immédiatement visible, s'avère en effet indispensable pour évaluer l'impact des pratiques forestières et quantifier celui de mesures correctrices mises en oeuvre si nécessaire.

Cette partie a essentiellement pour vocation de préciser un vocabulaire souvent peu familier des gestionnaires et de faire le point sur les outils et méthodes de mesure de la diversité génétique. L'originalité (par rapport à d'autres groupes taxonomiques) des arbres forestiers au plan génétique et les conséquences de ces originalités sont ensuite abordées.

On trouvera l'ensemble des définitions des termes employés rassemblées dans un lexique figurant en fin de document.

➤... I - LES ENJEUX DE CONSERVATION

I.1 - Historique

Il convient tout d'abord de rappeler que la prise en compte de la diversité génétique dans le monde forestier ne date ni des conférences internationales des années 1990-2000 (Strasbourg, Helsinki, Lisbonne, Vienne) ni de l'emploi des premiers marqueurs moléculaires de type isozymes au début des années 1970. Comme le souligne très justement Petit (1999), avant les années 1970 «*de nombreux arbres forestiers faisaient déjà l'objet d'études de variabilité génétique détaillées, sous forme de tests de comparaison de provenances ou de descendances...*» Les forestiers se sont en effet très tôt intéressés aux différences entre provenances. Callaham (1964) rappelle ainsi que «*Les différences à l'intérieur des espèces avaient déjà été remarquées au début du XIX^{ème} siècle par les taxonomistes qui en recueillaient des échantillons dans des endroits différents et par les forestiers que préoccupait le problème du transport de la graine d'un lieu à un autre. De Vilmorin fut un des premiers à faire des plantations séparées de graines de plusieurs provenances dans un parc situé aux Barres (France), de 1823 à 1850. Ensuite, les études sur les sources de graines ont utilisé des dispositifs plus compliqués et élargi leur champ d'action*». De véritables dispositifs expérimentaux ont été mis en place, au niveau national et international, dès le début du XX^{ème} siècle. Ils concernaient principalement les espèces d'intérêt économique potentiel en matière de boisements ou de reboisement.

Mieux connaître la variabilité au sein de l'aire d'origine d'une espèce donnée, afin de l'exploiter pour augmenter la productivité forestière, constituait l'objectif prioritaire des généticiens forestiers qui étudiaient alors le **polymorphisme de caractères phénotypiques** (la variabilité génétique au sens de Kremer, 1994) tels que la phénologie de débourrement, la croissance ou l'architecture. Mais «*la variabilité génétique de caractères quantitatifs n'a été étudiée de manière exhaustive que pour les espèces économiquement importantes et pour des caractères liés directement ou indirectement à leur valeur commerciale*» (Kremer, 1994). Ces travaux s'appuyaient sur un échantillonnage plus ou moins dense de populations réparties sur l'ensemble ou, plus souvent, sur une partie seulement de l'aire d'origine, et sur un réseau expérimental généralement multisites (Kleinschmit et Bastien, 1992). La part des effets génétiques dans la variabilité observée de ces caractères phénotypiques (l'héritabilité) n'est ainsi généralement mesurée que sur une faible partie de l'aire de distribution et pour les seules espèces faisant l'objet d'un programme de sélection (Kremer, 1994).

Avec les années 1970, le développement rapide des marqueurs biochimiques puis ADN servit d'abord à «*repérer des différences entre populations, plutôt qu'à comparer les niveaux de diversité*» (Petit, 1999) et donc à identifier des régions géographiques où l'espèce étudiée s'avérait la plus différenciée ou la plus variable pour ces marqueurs. C'est bien le **polymorphisme des marqueurs moléculaires**, ou diversité génétique au sens de Kremer (1994), qui est ici abordé. Ces avancées techniques, couplées à la mise au point d'outils mathématiques et de modèles théoriques, se sont traduites par un accroissement considérable des connaissances dans trois grands

¹ : Les références mentionnées dans cette introduction figurent au § VI de la première partie de cet ouvrage.

domaines : histoire postglaciaire des populations d'arbres forestiers (zones refuges, voies de colonisation), processus de colonisation et de croissance, conséquences de l'histoire récente des forêts sur la structuration génétique des espèces (introductions, transferts de MFR) (Bradshaw, 2004). Ces trois domaines et les perspectives qu'ils offrent en matière de gestion et conservation des ressources génétiques font l'objet de développements détaillés dans Petit (1999).

Dans le même temps, se développait une prise de conscience des enjeux de la conservation des ressources génétiques forestières, tant au niveau national qu'international (Arbez, 1986 ; Steinmetz, 1991 ; Müller-Starck, 1995 ; Balsemin et Collin, 2004), face à la dégradation et la fragmentation des habitats naturels, à l'augmentation des transferts de matériel végétal d'un site à l'autre, à l'impact des activités de gestion forestière et des programmes d'amélioration et de sélection (Brown, 1992 ; Ledig, 1992 ; Lefèvre, 2004 ; Lowe et al. 2005 ; Hosius et al., 2006 ; Jump et Peñuelas, 2006). La résolution S2 de la conférence ministérielle de Strasbourg (1990) peut symboliquement constituer un point de départ. Cette conférence sera suivie de plusieurs autres (Helsinki, 1993 ; Lisbonne, 1998 ; Vienne, 2003) et de la mise en place du réseau EUFORGEN en 1994. En France, la mise en place des premiers réseaux de conservation des ressources génétiques forestières en 1986 et la création de la Commission des Ressources Génétiques Forestières (CRGF) en 1992 constituent des étapes clés de la prise en compte de la diversité génétique des arbres forestiers dans une politique publique nationale. Cette prise en compte vise généralement à répondre à l'une au moins des deux questions suivantes (Friedman et Foster, 1997) :

- **Quelles populations** méritent le plus d'être préservées pour conserver la majeure partie de la diversité génétique existante ?
- **Quelles pratiques** forestières faut-il développer pour conserver la diversité génétique dans le plus grand nombre de sites ?

Si la création de réseaux d'espaces protégés ou gérés de manière conservatoire et la mise en place de programmes spécifiques de conservation de ressources génétiques ciblées répondent à la première question (réseaux nationaux et européens de conservation *in situ* par exemple), **la prise en compte de la diversité génétique dans la gestion forestière courante est généralement encore balbutiante** (Behm et Konnert, 1999 ; ONF, 2004 ; Gosselin et Valadon, 2005 ; Kätzel et al., 2005 ; Lefèvre, 2005) même si elle se développe plus rapidement dans certains pays comme la RFA (Hosius et al., 2006).

I.2 - Une prise de conscience encore partielle

En dépit des connaissances acquises pour la caractérisation de la diversité génétique, sa mesure et sa structuration géographique, force est de constater que le niveau intraspécifique est de manière générale - et pas uniquement pour les arbres forestiers - rarement intégré aux autres approches de la biodiversité, chaque discipline abordant le plus souvent son champ d'études de manière séparée (Geburek et Konrad, 2008). Différents auteurs plaident pourtant pour une approche multidisciplinaire de la biodiversité associant diversité intraspécifique, diversité interspécifique et processus biologiques au sein des écosystèmes (Noss, 1990 ; Bowen, 1999 ; Petit, 1999 ; Schweitzer et al., 2004 ; Vellend et Geber, 2005 ; Geburek et Konrad, 2008) et dans des démarches de gestion de risques en matière de viabilité de populations (Dhar et al., 2008).

On constate pourtant que les travaux traitant de gestion des écosystèmes forestiers dans un souci de conservation de la biodiversité ne mentionnent pas pour autant la diversité intraspécifique. Citons, à titre d'illustration et parmi les publications les plus récentes, celle de Wesolowski (2005) sur la protection des forêts primaires au sein de l'Union Européenne, celle de Puettmann et Ammer (2006) sur l'analyse de nouveaux besoins de recherche dans le cadre du développement de la gestion forestière des écosystèmes (Ecosystem management paradigm), celle de Larsen et Nielsen (2007) sur une gestion forestière proche de la nature (Nature-based forest management) ou celle de Quiñones-Nadler et al. (2005) sur la régénération naturelle dans les peuplements dévastés par la tempête de 1999 dans le nord-est de la France². Aucun de ces articles n'évoque, même succinctement, les conséquences génétiques de pratiques sylvicoles :

- dénoncées par ailleurs pour leur impact négatif sur la biodiversité (Wesolowski, 2005 ; Larsen et Nielsen, 2007) ;
- analysées en détail pour leur impact sur la diversité interspécifique et écosystémique lors de phases de régénération (Puettmann et Ammer, 2006) ;

² : Voir également Lindenmayer et Noss, 2006

- ou enfin uniquement évaluées d'un point de vue quantitatif (densité de semis par espèce) et interspécifique (nombre d'espèces au stade semis) en phase de régénération (Quiñones-Nadler et al., 2005).

La méta-analyse de 214 travaux nord-américains et européens, conduite par Rosenvald et Lohmus (2008) sur les conséquences de l'option sylvicole «Green-tree retention» sur la biodiversité identifie uniquement 6 références sur la production, la germination, la dispersion ou la prédation des semences et 4 références traitant des incidences génétiques de ce mode de renouvellement sur la structuration spatiale de la diversité des semis.

De même, l'analyse récente d'une trentaine de documents internes nationaux et régionaux de l'Office National des Forêts (instructions, guides et documents techniques, notes de service) traitant, pour l'essentiel ou en partie, de la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière montre que «*la dimension intraspécifique est souvent oubliée et ne fait, le plus souvent, l'objet d'aucun développement au niveau de recommandations*» (Gosselin et Valadon, 2005). De plus, les réseaux de sites spécialement dédiés par l'ONF à la préservation de la diversité des espèces et des milieux comme les Réserves Biologiques Intégrales d'une part, et les réseaux de conservation génétique *in situ* - installés, pour les espèces sociales, en forêts publiques gérées par l'ONF, apparaissent complètement déconnectés alors que dans un cas comme dans l'autre, il s'agit bien de conserver dynamiquement et durablement des échantillons représentatifs de la biodiversité présente sur le territoire national. Plus généralement, la diversité intra spécifique, même affichée comme objectif officiel de gestion, n'apparaît que très marginalement prise en compte par les gestionnaires forestiers ou d'espaces protégés. Schulte et al. (2006) constatent également que les démarches de conservation de la biodiversité des forêts aux USA ne prennent pas en compte la diversité génétique qui, tout comme la diversité des bactéries, champignons ou arthropodes, est difficile à mesurer et donc très souvent ignorée.

I.3 - Pourquoi mesurer la diversité intraspécifique ?

Il est communément admis aujourd'hui que la diversité génétique constitue à la fois la source de la diversité biologique et le garant de la capacité des êtres vivants à survivre et à se reproduire dans des environnements changeants (Namkoong et al., 1996 ; Booy et al., 2000 ; Reed et Frankham, 2003 ; Kremer, 2006). La préservation et la gestion conservatoire de la diversité génétique passent d'abord par sa caractérisation et sa quantification. Mesurer cette diversité permet notamment :

- d'évaluer le degré de polymorphisme à un niveau donné d'organisation spatiale, souvent la population ;
- de préciser la répartition de ce polymorphisme entre niveaux d'organisation (celui des populations par exemple), et par exemple d'identifier des populations à conserver prioritairement au sein de l'aire de répartition d'une espèce (Petit et al., 1998) ;
- d'inférer les processus évolutifs, par exemple d'évaluer «*l'intensité des flux de gènes, l'origine des populations, leur âge et l'existence d'accidents démographiques qui les ont affectées*» (Petit, 1999) ;
- d'étudier les relations éventuelles entre différents niveaux de la biodiversité, en particulier entre diversité intraspécifique et diversité interspécifique au sein d'une même communauté (Gregorius et al., 2003 ; Vellend et Geber, 2005 ; Wehenkel et al., 2006).

➤.... II - LA DIVERSITÉ DES DIVERSITÉS

Le terme de diversité intraspécifique fait référence à la **diversité des variants génétiques** présents au sein de l'ensemble des individus d'une espèce donnée. Cette même diversité est parfois qualifiée de biodiversité intraspécifique pour mieux rappeler son appartenance pleine et entière au concept de biodiversité. Il convient à ce sujet d'observer que, tant dans le monde des gestionnaires forestiers que dans celui de la conservation de la nature, l'adjectif «génétique» est souvent connoté péjorativement et par là même la notion de diversité génétique. L'emploi du terme «biodiversité intraspécifique» vise peut-être à gommer cette connotation jugée négative et préjudiciable à la prise en compte de la conservation de ce niveau de diversité du vivant (BRG, 2006).

II.1 - Les supports de diversité

Les caractéristiques d'un individu (morphologiques, physiologiques...), autrement dit son phénotype, sont en partie déterminées par ses gènes et en partie par l'environnement, ces deux facteurs interagissant. En première approximation, on peut dire que seule la partie génétique de la diversité intraspécifique est transmise au fil des générations ; une partie encore floue du déterminisme environnemental, dite épigénétique, pourrait également être transmise (Besnard et al., 2008).

Composant essentiel des chromosomes, l'ADN est le support matériel de l'hérédité. Chez les plantes, le patrimoine génétique de chaque individu (ou génome) se compose de l'ADN chloroplastique et de l'ADN mitochondrial - c'est la partie dite cytoplasmique du génome, incluse dans les chloroplastes et les mitochondries - et surtout de l'ADN nucléaire, le plus important par la taille et la quantité d'informations qu'il contient, porté par les chromosomes (Prat *et al.*, 2006). Chacun de ces trois génomes porte des informations nécessaires à l'activité cellulaire des plantes.

Les modes de transmission (uni- ou biparental) de ces différents génomes varient selon les espèces. Si le génome chloroplastique est transmis de manière prépondérante par la mère chez les feuillus, c'est le plus souvent le père (via le pollen) qui assure cette transmission chez les résineux. Le génome mitochondrial est à transmission uniparentale par le parent femelle chez la plupart des Angiospermes et des Gymnospermes sauf chez les Cupressacées (Prat *et al.*, 2006). Lors de la reproduction sexuée, la recombinaison génétique au moment de la fabrication des gamètes (méiose), puis l'association des matériels héréditaires maternel et paternel au moment de la fusion des gamètes (fécondation des ovules par les grains de pollen chez les plantes), aboutissent à chaque génération à la création de patrimoines génétiques nouveaux.

Au sein d'une même espèce, les individus diffèrent les uns des autres par la séquence des bases de leurs divers ADN à certains emplacements (ou locus). Ensemble des différences (variants) observées entre les patrimoines héréditaires des individus, la diversité génétique peut être déclinée à différents niveaux d'organisation du génome : génotype, allèles, haplotype, nucléotides. Cette diversité peut aussi être analysée à différents niveaux d'organisation des groupes d'arbres forestiers : espèce, population, individu.

Diversité, variation, polymorphisme, hétérogénéité, complexité ... illustrent «*la diversité des diversités*» (Petit, 1999). Leur quantification peut alors résulter de l'utilisation soit de marqueurs moléculaires neutres, soit de marqueurs morphologiques ou phénotypiques sous contrôle génétique (phénologie, vigueur,...), soit d'une combinaison des deux. Dans un avenir proche, les avancées de la génomique permettront la mise au point de marqueurs moléculaires capables d'identifier certains des gènes directement responsables de caractères d'adaptation (Krutovskii et Neale, 2001 ; Scotti-Saintaigne *et al.*, 2005 ; Slate, 2005 ; Vasemägi et Primmer, 2005) mais pas tous (la variabilité phénotypique met en jeu de nombreux gènes et des interactions et régulations complexes). Certains auteurs proposent que «*Pour éviter toute confusion de vocabulaire, le polymorphisme des marqueurs moléculaires sera appelé diversité génétique par opposition à celui des caractères phénotypiques appelé variabilité génétique*» (Kremer, 1994). Diversité et variabilité génétiques sont cependant très souvent regroupées sous un seul terme.

II.2 - Diversité génétique et valeur adaptative

La question est posée par divers auteurs de la pertinence de l'emploi des seuls marqueurs neutres pour caractériser le polymorphisme génétique d'une espèce, définir sa capacité d'adaptation face à des changements environnementaux (naturels ou d'origine anthropique) et élaborer par exemple une stratégie de conservation pour une espèce donnée (Geburek, 1997 ; Petit, 1999 ; McKay et Latta, 2002 ; Carvajal-Rodriguez *et al.*, 2005 ; Steane *et al.*, 2006). Deux questions sont en fait posées :

- les marqueurs neutres peuvent-ils représenter un échantillonnage de la diversité d'intérêt pour l'adaptation future alors qu'ils ne sont pas soumis aux forces de sélection ?
- quelle est la corrélation entre la variabilité d'un caractère et la diversité des gènes impliqués dans ce caractère ?

Le niveau de corrélation entre la diversité moléculaire neutre - mesurée sur un ou plusieurs loci - et la variabilité phénotypique ou la valeur adaptative - les caractères quantitatifs en cause sont sous contrôle polygénique - est généralement faible ou nul (David, 1998 ; Ziehe *et al.*, 2000 ; Hedrick, 2004 ; Latta, 2004 ; Reed et Frankham, 2003 ; Steane *et al.*, 2006 ; Vendramin *et al.*, 2007). Mais divers travaux (Merilä et Crnokrak, 2001 ; McKay et Latta, 2002 ; Le Corre et Kremer, 2003) ont montré que dans le cas de caractères gouvernés par de nombreux gènes à effets mineurs, la variabilité phénotypique est plus déterminée par les associations (covariations) entre allèles des locus adaptatifs que par les seules variations de fréquences de ces mêmes allèles pris individuellement. La conséquence inattendue de tels travaux est que les fréquences des allèles à ces loci adaptatifs sont finalement peu influencées par la sélection et donc que la diversité des marqueurs neutres reflète assez bien la diversité des gènes impliqués dans les caractères adaptatifs ! Cela n'est plus vrai dans le cas de gènes à effets majeurs.

Ces résultats conduisent Lefèvre (2004) à conclure à l'existence de trois types de gènes : des gènes majeurs, des gènes adaptatifs mineurs et des gènes neutres, les 2 derniers types évoluant finalement de la même manière. Dans ces conditions :

- la diversité de marqueurs neutres informe également sur la diversité de nombreux gènes ayant des effets individuels mineurs sur la variabilité adaptative (mais dont l'effet cumulé peut être important) ;
- la diversité des marqueurs neutres informe en outre sur les processus non sélectifs de dérive et de migration, qui affectent aussi les gènes soumis à sélection.

S'il n'existe pas de relation générale entre la diversité génétique et les différents composants de la valeur adaptative, il est toutefois reconnu qu'une baisse du niveau d'hétérozygotie (une des mesures possibles de la diversité génétique) correspondant à une augmentation de l'appareillement entre individus d'une population se traduira par une diminution de la valeur adaptative et conduira à l'extrême à des risques d'extinction (Booy et al., 2000 ; Frankham, 2005). En outre, comme le signale très justement Petit (1999), tous les caractères à conserver n'étant pas nécessairement connus, «*baser une stratégie de conservation sur la distribution et la dynamique de la diversité génétique neutre (évaluée par des marqueurs appropriés) n'est donc pas forcément un pis-aller*». De plus, la sélection s'exerce avec une intensité variable selon les allèles et les génotypes et tous les caractères adaptatifs importants ne sont pas forcément connus à l'avance. Ainsi des gènes de résistance à des agresseurs (maladies, ravageurs), aujourd'hui à faible impact ou non encore parvenus au contact de leur hôte dans les conditions climatiques actuelles, pourraient à terme s'avérer capitaux pour la survie d'individus et de populations. La sélection varie également selon les stades de développement (graine, semis) et la provenance étudiée (Kim, 1985 ; Gregorius et von Werder, 2002). De tels résultats plaident pour le maintien d'une diversité maximale afin d'assurer l'adaptation d'une population à des environnements hétérogènes aux différents stades ontogéniques du développement des arbres.

➤... III - LES MESURES DE LA DIVERSITÉ INTER SPÉCIFIQUE

III.1 - Les outils d'analyse

Probablement parce qu'elle est, ou était encore tout récemment, difficile à mesurer directement et généralement peu visible dans ses effets immédiats sur les populations et les écosystèmes (Namkoong et al., 1996), toute diminution de cette diversité intra spécifique pouvait être facilement ignorée des gestionnaires en charge de sa préservation. Le développement récent mais très rapide de techniques performantes de marquage moléculaire a conduit à un accroissement considérable des études et donc de la connaissance sur la diversité génétique neutre des arbres forestiers (Petit, 1999).

Kremer (1994) rappelle que «*historiquement, les généticiens forestiers se sont surtout intéressés à la description de la variabilité intra spécifique de caractères quantitatifs liés à l'adaptation, la croissance, la qualité de l'arbre*». On trouvera dans Petit (1999) un historique du développement des travaux de caractérisation de la variabilité d'origine génétique de diverses espèces, qui connaissent un véritable essor dès la fin des années 1960 avec la technique des isozymes. Pour une synthèse très détaillée des outils d'analyse de la variabilité génétique chez les arbres forestiers, on se reportera à Prat et al. (2006). Seules les principales caractéristiques de ces outils sont rappelées ici.

Selon que l'on s'intéresse à l'information portée à chaque locus ou à l'organisation générale de cette information au niveau de l'ensemble du génome, les outils mis en oeuvre diffèrent (**Tableau 1.1**). On distingue (Prat et al., 2006) :

- **Les techniques de cytométrie** qui permettent de mesurer la quantité totale d'ADN du noyau (et non son polymorphisme) et le niveau de ploïdie des cellules et les techniques de cytogénétique dont l'objectif est la description, la constitution et le fonctionnement des chromosomes.
- **Les marqueurs génétiques**, caractères héréditaires qui permettent la caractérisation du génotype. Ils correspondent à des régions polymorphes du génome dont ils permettent la lecture. On distingue trois grands groupes de marqueurs génétiques :
 - **les marqueurs morphologiques** qui représentent des variations de type qualitatif (couleur), morphologique ou des résistances à des maladies ou à des ravageurs.
 - **les marqueurs biochimiques** qui traduisent les différences de fonctionnement du métabolisme des arbres forestiers, dues à des différences d'activité des protéines codées par le génome. Des variations du génome se traduisent alors indirectement par des différences d'activité métabolique mesurables.

- les **marqueurs moléculaires** qui proviennent du polymorphisme détecté directement au niveau des molécules d'ADN nucléaire, chloroplastique ou mitochondrial.

Tableau I.1 : Les outils d'analyse de la variabilité génétique (d'après Prat et al., 2006)

Types d'outils	Niveau d'information	
	Locus	Génome
Marqueurs génétiques	Morphologiques	
	- Produits du métabolisme secondaire (composés terpéniques, polyphénoliques, résiniques)	
	- Isoenzymes (ou isozymes)	
	- Protéines totales	
	- Moléculaires (AFLP, SSR, RFLP, RAPD,...)	
Techniques cytologiques		Cytométrie
		Cytogénétique

Désormais mobilisables en routine avec des coûts unitaires d'analyses en baisse, les marqueurs moléculaires constituent aujourd'hui des outils indispensables pour mieux caractériser et suivre la diversité génétique forestière. Ils contribuent à répondre à diverses questions biologiques dont les retombées intéressent directement les gestionnaires (**Tableau I.2**) : identification génétique à différents niveaux (espèces, provenance, variété, clone), phylogénie (relations de proximité entre espèces ou populations) et phylogéographie, analyse et structuration de la diversité génétique (Prat et al., 2006).

Tableau I.2 : Champs d'utilisation possibles des marqueurs moléculaires en génétique des populations et biologie de la conservation et liens avec les problématiques de gestion (adapté de Selkoe et Toonen, 2006)

Mesures	Inférences	Questions de gestion
Mesures du niveau d'apparement entre individus	Importance de la multiplication végétative Analyse des flux de gènes dans et entre populations Régime de reproduction	Critères de gestion sylvicole et des modes de récolte de semences en peuplements porte-graines Évaluation des impacts de la sylviculture Évaluation des impacts des transferts de MFR Évaluation des impacts des méthodes sylvicoles de régénération naturelle Évaluation des impacts de la fragmentation des milieux
Mesures de niveau de différenciation entre populations	Analyse des flux de gènes entre populations Dynamiques démographiques passées et actuelles des populations et dynamiques de leurs échanges	Identification de la population d'origine (traçabilité) Critères de conservation et identification de ressources génétiques originales Évaluation des impacts de l'histoire forestière passée (défrichements, exploitations abusives)

L'emploi de plus en plus fréquent des marqueurs moléculaires a cependant donné lieu à de nombreux débats, notamment sur l'intérêt comparé de différents marqueurs moléculaires (isozymes, microsatellites,...) en génétique des populations, par exemple pour mettre en évidence des différences entre populations ou caractériser la distribution spatiale de cette diversité (Vendramin et al., 1998 ; Nybom et Bartish, 2000 ; Wang et Szmidt, 2001 ; Mariette, Le Corre et al., 2002 ; Mariette, Cottrell et al., 2002 ; Zhang et Hewitt, 2003 ; Petit et al., 2005 ; Jump et Peñuelas, 2006).

III.2 - Les paramètres de description

Comme le rappelle Petit (1999), «la diversité génétique est le plus souvent définie comme la probabilité de tirer deux allèles différents quand on échantillonne deux gamètes dans une population». Cet indice **He** (indice de diversité de Nei), homologue de l'indice de diversité écologique de Simpson, est bien une mesure de diversité génétique transmise à la génération suivante (la diversité dépend de celle des parents) et pas du tout une mesure d'hétérozygotie (au sens de fréquence de locus hétérozygotes) ! He est calculé comme une hétérozygotie attendue mais n'a rien à voir avec l'hétérozygotie vraie H_0 de la population, qui dépend quant à elle du régime de reproduction. Cet indice ne constitue pourtant que l'une des nombreuses mesures de la diversité génétique au sein d'un groupe monospécifique d'individus, d'une population ou d'une espèce le plus souvent (**Tableau I.3**).

Tableau I.3 : Panorama des principaux indices de diversité génétique utilisés

Niveau d'organisation	1 seul niveau : l'individu	2 niveaux : l'individu, la population	3 niveaux : l'individu, la population, un ensemble de populations (l'espèce)
Patrimoine génétique	1 génome	1 pool génétique (= ensemble de génomes)	des pools génétiques
Paramètres de mesure	Homozygote/hétérozygote pour un gène donné Nombre de locus à l'état hétérozygote (n)	Nombre (n) ¹ et pourcentage de locus polymorphes dans la population (P) Nombre moyen d'allèles par locus A Nombre d'allèles efficaces Ae Taille efficace Ne Fréquences alléliques et indice de diversité He Déséquilibre de liaison D Taux d'hétérozygotie observée H₀ Taux de consanguinité ou d'allofécondation à 1 (t_s) ou plusieurs loci (t_m) Indice de fixation F_{is} Distance génétique et apparentement entre individus Phi, F Indice d'autocorrélation spatiale de Moran I	Nombre (n) et pourcentage de locus polymorphes intra-population ou globalement (P) Nombre moyen d'allèles par locus A Nombre efficace d'allèles Ae Taille efficace Ne Fréquences alléliques et indice de diversité He Déséquilibre de liaison D Taux d'hétérozygotie observée H₀ Taux de consanguinité ou d'allofécondation à 1 (t_s) ou plusieurs loci (t_m) Taux de migration m Coefficients de différenciation génétiques F_{ST}, G_{ST}, N_{ST}, Q_{ST}, R_{ST} Indices de similarité et de distance génétique d₀, SN, I, D, Φ

(¹ : abréviation couramment utilisée)

À l'échelle d'une population donnée, l'analyse des fréquences des allèles permet d'évaluer et de décrire la diversité génétique, les écarts à la panmixie (croisement au hasard entre les individus), les flux de gènes intra-population et la répartition spatiale des différents génotypes (Prat et al., 2006). Les paramètres génétiques mesurés avec ces marqueurs caractérisent ainsi :

- la diversité de la population,
- l'association préférentielle entre allèles de locus différents (ou déséquilibre de liaison),
- le régime de reproduction entre individus (taux d'auto- et d'allofécondation),
- d'éventuelles similitudes entre individus voisins, c'est-à-dire l'existence d'une structure spatiale de la variabilité génétique au sein de la population,
- la taille efficace de la population qui renseigne sur son niveau de dérive et de consanguinité.

À une échelle supérieure (un ensemble de populations), les marqueurs génétiques permettent en outre de mesurer le degré de différenciation et les distances génétiques entre populations d'un même taxon et d'évaluer les flux de gènes entre ces populations (Prat et al., 2006). La correspondance entre proximité géographique et proximité

phylogénétique définit la structure phylogéographique des populations et permet de retracer les voies de migration d'une espèce à partir de ses refuges passés (glaciaires par exemple).

Combinant informations géographiques et données moléculaires, une nouvelle approche s'est récemment développée, à l'échelle des paysages (Landscape genetics). Elle a pour but d'améliorer la compréhension des interactions entre d'une part des données géographiques et environnementales et d'autre part les processus affectant les flux de gènes (Sork *et al.*, 1999 ; Manel *et al.*, 2003 ; Coulon *et al.*, 2005). Cette méthode d'analyse spatiale des données génétiques, qui combine écologie du paysage et génétique des populations, ne nécessite pas que soient définies *a priori* des populations individualisées et discrètes comme dans les approches plus traditionnelles de génétique des populations.

En définissant le concept de **diversité génétique trans-spécifique** (DGT) d'une communauté d'espèces, Gregorius *et al.* (2003) élargissent à un groupe d'espèces l'emploi de la notion de diversité génétique, limitée *sensu stricto* aux individus d'une seule et même espèce. Tous les variants génétiques identifiés dans une communauté, quelle que soit l'espèce à laquelle ils appartiennent, sont pris en compte de manière équivalente et la diversité génétique trans-spécifique constitue alors une mesure de cette diversité. Au sein d'une communauté végétale (un peuplement forestier mélangé par exemple), cinq catégories de diversité peuvent être définies (Wehenkel *et al.*, 2006) :

- la diversité génétique intraspécifique, pour chaque taxon présent ;
- la diversité génétique trans-spécifique (DGT) de la communauté végétale ;
- la diversité génétique intraspécifique moyenne de la communauté végétale, obtenue en calculant la moyenne des diversités génétiques intraspécifiques de chaque taxon ;
- la diversité génétique trans-spécifique par espèce au sein de la communauté végétale ;
- la diversité spécifique de la communauté.

La prise en compte de la diversité génétique trans-spécifique par espèce, rapport de la DGT à la diversité interspécifique (qui n'est pas équivalente à la moyenne des diversités intraspécifiques de chaque espèce) permet d'affiner l'analyse des relations entre diversité génétique de chaque espèce présente et diversité interspécifique du peuplement (voir § IV.3 de cette partie). Cette approche purement mathématique (et rarement utilisée) de Gregorius *et al.* associe la diversité génétique intraspécifique - qui est bien transmise d'une génération à l'autre - à la diversité génétique à l'échelle de la communauté qui, elle, n'est pas transmise (Lefèvre, comm. pers.).

III.3 - La qualité génétique

Si les forestiers interviennent à tous les stades de développement des peuplements qu'ils gèrent, la phase de renouvellement de ces derniers leur apparaît cruciale à plus d'un titre. Soucieux de disposer, quel que soit le mode de régénération choisi (naturelle ou artificielle), d'un matériel végétal juvénile capable de produire un nouveau peuplement performant, les gestionnaires peuvent alors chercher à mesurer la qualité des matériels forestiers de reproduction (graines, semis naturels ou plants) qu'ils mobilisent. La notion de qualité génétique est à ce stade souvent employée pour évaluer ces MFR ; elle s'applique dans ce cas à un lot de graines, de semis ou de plants. Il s'agit là d'une définition différente de celle adoptée par d'autres auteurs comme Hunt *et al.* (2004) pour lesquels la qualité génétique d'un individu donné est sa valeur en croisement (breeding value) pour un caractère donné, en l'occurrence sa valeur adaptative totale ou fitness (mesurée par le nombre de descendants produits par un individu comparé au nombre moyen de descendants produits par l'ensemble des individus de la même population).

En peuplement forestier, la qualité génétique des graines produites peut être considérée comme le résultat qualitatif de la manière dont s'assemblent ovules et grains de pollen qui les fécondent au sein d'un peuplement (ou régime de reproduction). Elle est alors mesurée, pour un lot de graines donné, par le taux d'autofécondation - ou plus généralement le niveau de consanguinité -, le niveau d'hétérozygotie voire le pourcentage de graines hybrides dans le cas de peuplements constitués d'espèces apparentées interfertiles (Pichot *et al.*, 2006). Cette notion de qualité génétique peut être appliquée aussi bien à la production de graines tombant au sol lors d'une régénération naturelle qu'aux récoltes de graines en peuplements sélectionnés porte-graines. Elle peut aussi être étendue aux semis naturels et aux lots de plants forestiers issus de graines récoltées tant en peuplements porte-graines que dans des structures spécialisées comme les vergers à graines. On peut alors comparer et évaluer, pour les niveaux d'autofécondation, d'hétérozygotie et d'hybridation, différents scénarios de régénération ou bien

des sources distinctes de MFR (peuplements porte-graines, vergers à graines).

Les effets d'une dépression de consanguinité sur les graines et plantules d'arbres forestiers varient selon les espèces. Taux de graines pleines et croissance des plantules sont négativement affectés chez le pin sylvestre mais pas le taux ou la vitesse de germination ; sur cèdre, seule la croissance des plantules est réduite ; chez le sapin pectiné, le taux d'autofécondation ne constitue pas le facteur déterminant le taux de germination (Pichot et al., 2006). Des purges précoces, dès les stades embryonnaires, réduisent le plus souvent les effets négatifs de la consanguinité mais leur efficacité semble varier selon les espèces, voire les populations et les individus (Pichot et al., 2006).

➤... IV - ORIGINALITÉS DES ARBRES FORESTIERS

Par rapport aux autres organismes du règne végétal, les arbres forestiers présentent certaines originalités fortes au plan génétique (Müller-Starck, 1995 ; Lefèvre, 2005 ; Prat et al., 2006).

IV.1 - Une diversité forte, une différenciation faible

Les arbres forestiers, Angiospermes et Gymnospermes confondus, présentent une diversité génétique élevée et supérieure à celle de n'importe quel autre groupe taxonomique végétal ou animal (Hamrick et al., 1992 ; Müller-Starck, 1995) (**Tableau I.4**). Parmi les 213 espèces (appartenant à 54 genres) passées en revue, Hamrick et al. (1992) n'observent pas de différence entre espèces arborées gymnospermes et angiospermes. Basée sur une synthèse bibliographique de 62 études utilisant les isozymes et portant sur 52 espèces forestières, l'analyse de différents paramètres de diversité menée par Petit (1999) montre que «*les arbres forestiers sont comparativement variables et peu différenciés*» par rapport aux plantes en général. En d'autres termes, l'essentiel de la variabilité génétique réside à l'intérieur d'une population alors que les différences entre populations (leur degré de différenciation génétique) sont généralement faibles.

Petit (1999) observe de plus que, pour la diversité allozymique, «*les arbres qui maintiennent les plus hauts niveaux de diversité ou de richesse allélique intrapopulation sont ceux qui la répartissent de manière homogène*». Il s'agit d'espèces (pin sylvestre, hêtre, mélèze d'Europe, chêne sessile) à aire de répartition vaste et souvent continue, ce qui facilite les flux de gènes. En outre, les espèces forestières présentent un niveau de diversité supérieur à celui d'autres groupes d'espèces végétales. Ces caractéristiques se traduisent par une capacité, dans une population donnée, à produire à la génération suivante un plus grand nombre de génotypes différents - donc des descendance plus variables - et ainsi de pouvoir faire face plus aisément à des changements environnementaux.

Tableau I.4 : Taux d'hétérozygotes et nombre moyen d'allèles par locus (pour des marqueurs isozymes) pour les feuillus et résineux européens, comparés aux dicotylédones non forestiers et aux monocotylédones (traduit de Müller-Starck, 1995).

	Nombre d'espèces étudiées	Taux moyen d'hétérozygotes	Nombre moyen d'allèles par locus
Taxons forestiers (genres) :			
<i>Abies, Larix, Picea, Pinus</i>	10	25,1	2,2
<i>Castanea, Fagus, Quercus</i>	5	23,4	2,7
Dicotylédones (hors espèces forestières)	74	11,3	-
	338	-	1,4
Monocotylédones (hors espèces forestières)	28	16,5	-
	80	-	1,4

Une synthèse bibliographique de 97 études (Petit, 1999) portant sur la structuration géographique des génomes cytoplasmiques (chloroplastes et mitochondries) et concernant 76 espèces de plantes montre que les coefficients de différenciation génétique G_{ST} obtenus dépendent peu du type biologique (arbre, plante vivace ou annuelle) ou de l'appartenance taxonomique (Angiospermes 0,73 ; Gymnospermes 0,68).

Les espèces forestières apparaissent en outre généralement peu différenciées entre populations pour les marqueurs isozymes (Hamrick et al., 1992 ; Kremer, 1994) et ce faible niveau de différenciation est expliqué :

- par la répartition des espèces : les différences entre populations d'endémiques sont de 4 à 5 fois plus

importantes que celles observées chez des espèces à large aire de distribution continue, en raison de flux de gènes plus importants chez ces dernières et qui «uniformisent» les populations,
 - par «une histoire commune des populations associée à un faible taux de mutation au marqueur considéré» (Kremer, 1994).

La faible différenciation observée au niveau des gènes individuellement n'empêche pas une différenciation marquée pour des adaptations locales et des variations clinales (Lefèvre, 2005) - latitudinales, longitudinales, altitudinales - chez de nombreuses espèces (hêtre, chêne, sapin pectiné ou épicéa commun) pour certaines enzymes du métabolisme secondaire (Ziehe et al., 2000) et pour d'autres gènes. La concordance dans les regroupements de populations entre structuration géographique de la diversité (celle des allozymes) et de la variabilité (celle des caractères phénotypiques) existe à une échelle géographique étendue. Ce phénomène est interprété aujourd'hui comme une «*empreinte de l'évolution*», ayant conservé les complexes de gènes contrôlant isozymes et caractères phénotypiques propres aux populations refuges» (Kremer, 1994).

IV.2 - Des espèces longévives et à large aire de distribution

En raison de leur caractère longévif, les arbres forestiers sont soumis à des variations potentielles importantes de conditions environnementales durant leur vie. Ces modifications peuvent être d'origine naturelle ou humaine (pollutions par ex.). De plus, au sein d'une population, les semis ne connaîtront pas nécessairement les mêmes conditions environnementales que leurs parents. L'importance du maintien de capacités adaptatives à tous les stades de développement, du semis à l'adulte, est ainsi soulignée par Gregorius et von Werder (2002). Enfin, la sélection s'exerce avec une intensité variable selon les stades de développement (graine, semis, jeune tige, arbre adulte), ce qui plaide pour le maintien d'une diversité maximale afin d'assurer l'adaptation d'une population donnée à des environnements hétérogènes aux différents stades ontogéniques du développement des arbres (Kim, 1985).

Taxons à aire de distribution généralement large, les espèces forestières doivent faire face à une grande hétérogénéité de conditions environnementales dans le temps et dans l'espace, et de nombreuses conditions stressantes (attaques parasitaires, carences minérales, accidents climatiques) ne peuvent être contrôlées (Müller-Starck, 1995). L'ampleur et l'efficacité des flux de gènes (pollen et graines) chez ces espèces, couplées à la diversité élevée rencontrée dans chaque population, constituent des mécanismes permettant de surmonter ces hétérogénéités spatio-temporelles de milieu (Hattemer et Müller-Starck, 1988 ; Hattemer, 1995).

Mais la seule mesure de la diversité génétique ne constitue pas le critère unique garantissant la capacité des espèces à affronter les changements environnementaux passés ou à venir. Lefèvre (2006) identifie en effet, chez les arbres forestiers, plusieurs stratégies possibles (*Figures 1.1a et 1.1b*) selon des pas de temps différents : plasticité, adaptation et enfin migration.

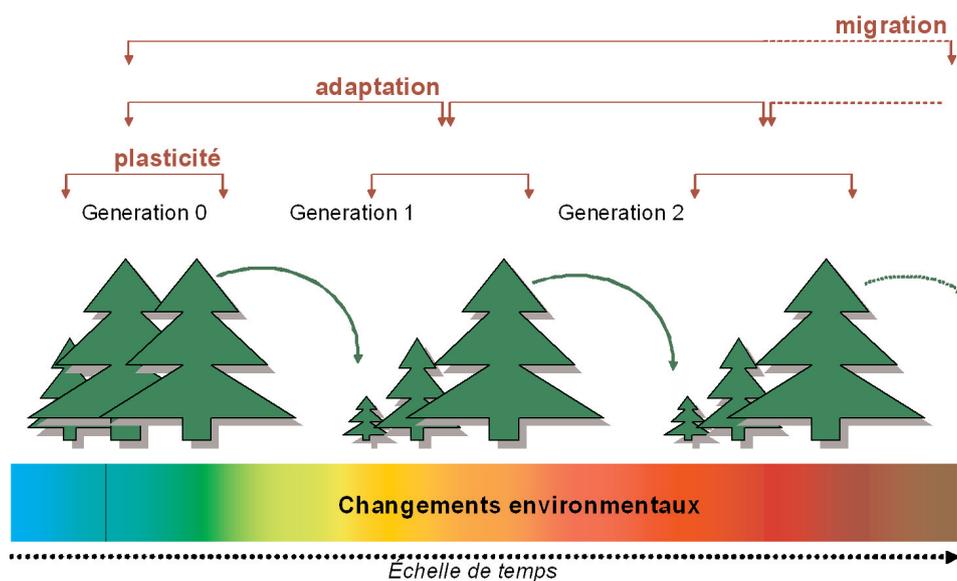


Figure 1.1a : Mécanismes de réaction possibles des arbres forestiers aux changements environnementaux, à diverses échelles de temps (traduit de Lefèvre, 2006)

Échelle			
	Écosystème	Population	Individu
Plasticité	Résilience	Diversité adaptative	Résistance Tolérance Plasticité phénotypique
Adaptation	Sélection	Diversité génétique	Intégration phénotypique
Migration	Disponibilité d'écosystèmes Disperseurs	Régulation démo- génétique	-

Figure 1.1b : Facteurs influençant les processus de réponse des arbres forestiers face aux changements environnementaux, à différentes échelles biologiques (écosystème, population, individu) (traduit de Lefèvre, 2006).

Ce délai de réponse dépendra de la plasticité de réponse des populations et des conditions climatiques nouvelles subies. Pour *Pinus contorta* par exemple, Rehfeldt et al. (2001) estiment que les populations les plus méridionales et de basse altitude auront besoin, pour le modèle climatique choisi, de 6 à 12 générations (200 à 1 200 ans) pour s'adapter à des variations de pluviométrie de 100 mm et température de 5°C. Certaines populations plus nordiques d'altitude ne nécessiteraient que de 1 à 3 générations pour réagir à ces mêmes modifications climatiques.

Parmi les mécanismes évolutifs permettant aux arbres forestiers de réagir face aux changements environnementaux, certains s'expriment sur une seule génération et d'autres non (Kremer, 2005) (Tableau 1.5).

Ainsi :

- Au niveau individuel, la diversité génétique intra-arbre (homozygotie ou hétérozygotie à un locus donné), constitue une possibilité d'adaptation à des situations variables. Ziehe et al. (2000) mentionnent plusieurs cas de supériorité des individus hétérozygotes par rapport aux homozygotes, par exemple pour la résistance aux sols pollués chez l'épicéa commun ou au stress lié à l'acidification des sols chez le hêtre. Ce mécanisme de superdominance peut cependant disparaître lors du passage à la génération suivante lors de la recombinaison des gènes qui intervient à la méiose : l'hétérozygotie n'est pas transmise du tout !

Les variations d'expression d'un même gène sous l'effet de conditions environnementales différentes, en particulier lors de l'embryogenèse (climat au moment de la floraison/fructification), constituent un autre mécanisme individuel (épigénétique) de réponse des arbres forestiers, dont le moteur récemment identifié est la méthylation de l'ADN (Johnsen et al., 2005). Ces modifications de conformation moléculaire (méthylation) pourraient se transmettre en partie à la descendance mais ce phénomène demeure encore mal connu (Besnard et al., 2008).

- Au niveau population, la sélection darwinienne, dont le moteur est la diversité génétique présente dans la population soumise à une pression environnementale biotique ou abiotique, représente un autre mécanisme évolutif. Il est, cette fois, cumulatif sur plusieurs générations.

- Au niveau de l'espèce, la migration, grâce à la fécondité et aux flux de gènes, constitue un mécanisme de réponse aux changements environnementaux, lui aussi cumulatif sur plusieurs générations.

Tableau 1.5 : Mécanismes intervenant à différentes échelles biologiques (écosystème, population, individu) chez les arbres forestiers face aux changements environnementaux (extrait de Kremer 2005).

	Mécanismes	Moteurs	Expression au cours du temps
NIVEAU INDIVIDUEL			
	Superdominance	Diversité intraspécifique : hétérozygotie	1 génération : Rompu par méiose
	Mécanisme épigénétique	Méthylation ADN	1 génération, processus cumulatif ?
NIVEAU POPULATIONNEL			
	Sélection darwinienne	Diversité génétique	Cumulatif sur plusieurs générations
NIVEAU DE L'ESPACE			
	Migration	Fécondité, Composantes des flux	Cumulatif sur plusieurs générations

IV.3 - Des espèces clés de voûte

La relation entre diversité intraspécifique et diversité interspécifique a d'abord été étudiée chez les animaux (souvent des espèces d'un même genre) et les résultats obtenus montraient une relation négative entre richesse spécifique et diversité génétique. L'hypothèse formulée (Niche-width variation hypothesis) serait que des milieux variant de manière récurrente favoriseraient la diversité en espèces et ne nécessiteraient pas de hauts niveaux de diversité génétique, facteurs d'adaptations rapides à des environnements changeants (Wehenkel *et al.*, 2006). En outre, dans un milieu donné correspondant à une quantité de ressources donnée, une augmentation du nombre d'espèces devrait aller de pair avec une diminution des effectifs de chaque espèce, diminution elle-même associée à une perte possible de diversité génétique. Cependant, diversité génétique et diversité spécifique peuvent évoluer parallèlement sous l'influence de conditions locales (Kassen, 2002) et/ou s'influencer mutuellement (**Figure 1.2**) même si des travaux plus récents dans le domaine végétal viennent infirmer cette corrélation négative entre richesse spécifique et diversité génétique (voir synthèse dans Vellend et Geber, 2005).

Ainsi, chez des espèces végétales non ligneuses, une diversité intraspécifique forte est positivement reliée à une diversité interspécifique élevée en prairie (Booth et Grime, 2003). De même Crutsinger *et al.* (2006) montrent, en conditions expérimentales, qu'une augmentation du nombre de génotypes dans une population de *Solidago altissima* est significativement corrélée à une augmentation de la richesse des populations d'insectes prédateurs et herbivores et se traduit aussi par un accroissement significatif de la biomasse aérienne produite par cette espèce végétale. Frankham (2005) cite également les travaux de Reusch en herbiers marins à *Zostera marina* où une diversité génétique élevée est, après une vague de chaleur, positivement corrélée à la capacité de reconstitution de la population et aux effectifs de populations animales associées.

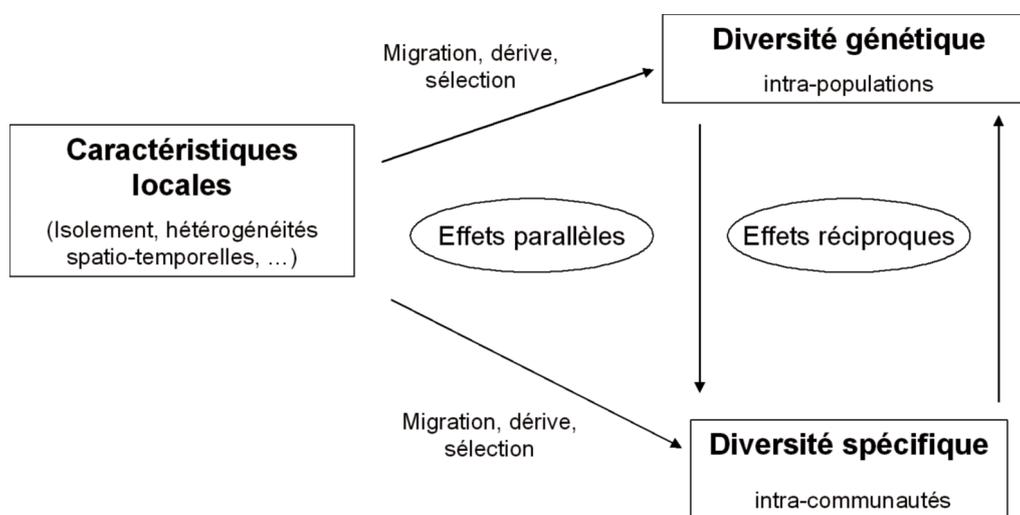


Figure 1.2 : Relations possibles entre diversité génétique et diversité spécifique sous l'effet des caractéristiques de milieu et des forces évolutives (traduit de Vellend et Geber, 2005).

Si la stabilité et la dynamique des écosystèmes, notamment les écosystèmes forestiers, dépendent à la fois de la diversité en espèces et de la diversité génétique, l'étude des relations optimales entre ces deux niveaux de diversité biologique s'impose (Wehenkel et al., 2006) : une augmentation de diversité interspécifique acquise au détriment de la diversité intraspécifique pourrait par exemple se traduire, dans une communauté, par un risque élevé de disparition de certaines espèces présentant une base génétique trop réduite (Frankham, 2005). Pourtant, dans le domaine forestier, rares sont les travaux qui traitent des relations entre diversité intraspécifique des espèces forestières et diversité interspécifique des essences forestières (uniquement) ou entre diversité intraspécifique des espèces forestières et quelques niveaux trophiques et leurs conséquences sur la diversité interspécifique. À l'inverse, des études comme celles de El-Kassaby et Benowitz (2000) sur des plantations commerciales de Douglas traitent séparément de la diversité génétique et de la diversité interspécifique, avant et après éclaircies, et n'abordent pas le lien fonctionnel entre ces deux niveaux de diversité.

IV.3.1- Diversité intraspécifique des espèces forestières et diversité interspécifique des essences forestières.

Quand les variations génétiques déterminent les performances démographiques et la viabilité des populations ou quand les caractéristiques génétiques d'une espèce dominante déterminent l'environnement biotique d'une communauté, la diversité génétique des arbres peut affecter la diversité interspécifique des cortèges associés et la diversité des écosystèmes forestiers et associés (Mosseler et Rajora, 1998).

Hosius et al. (2001) ou Bergmann et Wehenkel (2003), respectivement dans des pessières-hêtraies et sapinières-hêtraies à érable sycomore, ne trouvent aucune relation entre la diversité génétique des essences présentes (mesurée à l'aide de marqueurs isozymes) et le nombre d'espèces constituant la régénération. Wehenkel et al. (2006) observent que, quand la diversité interspécifique augmente au sein de peuplements mélangés, la diversité génétique de la régénération du hêtre seul décroît significativement et uniquement pour un des cinq systèmes enzymatiques analysés, (**Figure 1.3**) ; pour les régénérations des neuf autres essences feuillues et résineuses étudiées, aucune corrélation significative n'est détectée entre ces deux types de diversité, quel que soit le système enzymatique pris en compte.

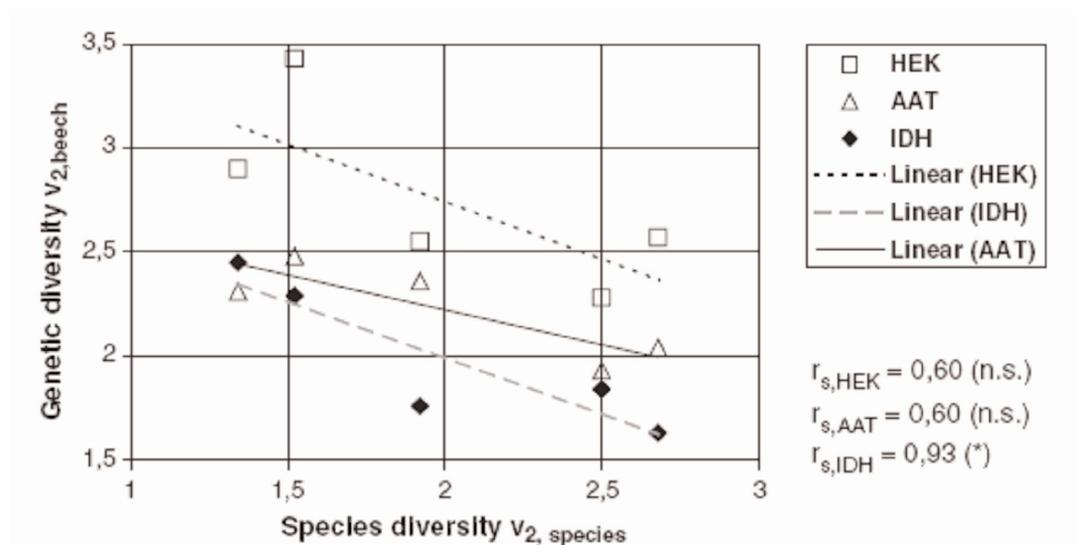


Figure 1.3 : Relation négative entre diversité génétique d'une régénération de hêtre (en ordonnées) et diversité spécifique des peuplements (en abscisses), pour 3 systèmes enzymatiques et dans 5 peuplements mélangés appartenant à différentes associations végétales de Thuringe (extrait de Wehenkel et al., 2006).

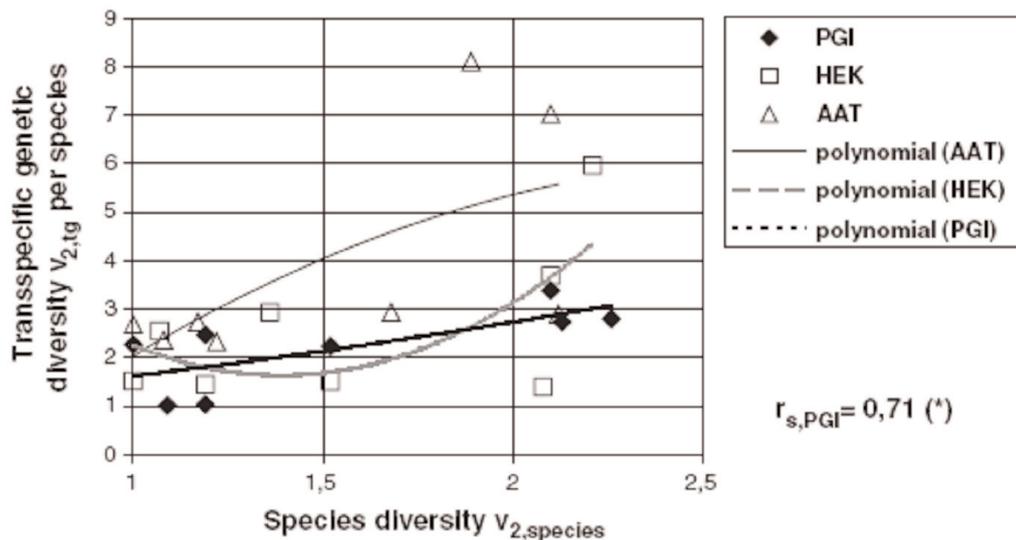


Figure 1.4 : Relation entre diversité génétique trans-spécifique (en ordonnées) et diversité interspécifique (en abscisses) pour 3 systèmes enzymatiques et dans 8 peuplements mélangés appartenant à différentes associations végétales de Thuringe (extrait de Wehenkel et al. 2006).

Mais en utilisant le concept de diversité génétique trans-spécifique, Gregorius et al. (2003) - sur 1 peuplement - et Wehenkel et al. (2006) - sur 8 peuplements - mettent en évidence une corrélation positive entre diversité génétique trans-spécifique et diversité interspécifique pour 3 systèmes enzymatiques (**Figure 1.4**). Les auteurs expliquent ce résultat par une diversité génétique intraspécifique plus élevée chez les espèces pionnières (du moins pour les systèmes enzymatiques analysés) que chez les espèces climaciques. Confrontées à des gammes de milieux très variées, les espèces pionnières doivent faire preuve de larges capacités adaptatives, en partie acquises grâce à une diversité génétique élevée. L'apport de nouvelles espèces pionnières dans un peuplement augmenterait ainsi à la fois la diversité interspécifique et la diversité génétique trans-spécifique.

IV.3.2 - Diversité intraspécifique des espèces forestières et quelques niveaux trophiques et leurs conséquences sur la diversité interspécifique.

Certains travaux détaillent le rôle des métabolites secondaires du feuillage, sous fort contrôle génétique, dans la décomposition des litières, les cycles de minéralisation de l'azote et leurs conséquences sur la microfaune et microflore du sol. Madritch et Hunter (2003) montrent ainsi, chez *Quercus laevis*, que la composition chimique des feuilles (phénols, tanins) est sous fort contrôle génétique et qu'une variation de la diversité intraspécifique peut interagir avec les mécanismes de décomposition des litières et affecter ainsi la respiration des sols et les principaux cycles d'éléments minéraux. Des résultats similaires sont rapportés par :

- Schweitzer et al. (2004) pour *Populus fremontii*, *P. angustifolia* et leurs hybrides F1 et les effets des tanins de leurs feuilles sur la décomposition des litières et la minéralisation nette de l'azote.
- Silfver et al. (2007) pour *Betula pendula* et la décomposition des litières.

D'autres études portent sur les relations entre diversité intraspécifique et diversité interspécifique de la végétation au sol. Iason et al. (2005) et Pakeman et al. (2006) mettent en évidence une corrélation significative entre diversité des monoterpènes chez les pins sylvestres et richesse spécifique des plantes au sol sous ces pins. Ils en déduisent que la composition chimique des arbres, sous contrôle génétique, constitue l'un des facteurs déterminant la composition et la richesse spécifique de la flore du sous-étage : les monoterpènes des aiguilles expliquent ainsi 21,4 % de la variation observée dans la végétation au sol (Pakeman et al., 2006). La litière, via la décomposition des aiguilles, et les racines lors de leur sénescence, de la production d'exudats ou par leurs interactions avec la flore fongique du sol, peuvent modifier localement le milieu en agissant sur les mécanismes de décomposition de la matière organique et sur le cycle de minéralisation de l'azote et provoquer ainsi des changements de flore du sous-bois.

Le cas de l'hybridation, naturelle ou consécutive à des transferts de matériel végétal par l'Homme, représente une situation particulière un peu mieux documentée. Les populations hybrides constituent souvent des centres de

diversité interspécifique élevée. C'est par exemple le cas des communautés d'oiseaux (Whitham et al., 1996) et d'insectes dans les zones de contact entre *Populus fremontii* et *P. angustifolia* (Whitham et al., 1999). Elles peuvent également modifier la richesse et la composition spécifiques de certaines communautés, comme les arthropodes dans des populations hybrides d'eucalyptus (Dungey et al., 2000).

➤... V - CONCLUSIONS

Moteur reconnu de la biodiversité, la diversité génétique pâtit aujourd'hui paradoxalement de l'intérêt très précoce que lui ont porté les forestiers à l'origine de nombreux programmes d'amélioration génétique. Encore trop souvent associée à une option productiviste intensive, la prise en compte de la diversité génétique des arbres forestiers peine à trouver sa place dans une démarche de conservation de la biodiversité en général. Le plus souvent concrétisée par la sauvegarde d'un échantillonnage représentatif de la diversité observée ou mesurée, via un réseau de sites généralement déconnectés des réseaux de conservation de la diversité interspécifique ou écosystémique, cette prise en compte n'est que rarement intégrée dès le départ dans des démarches de gestion respectueuse de l'environnement (gestion durable).

Désormais confrontés à des environnements instables qui évoluent sur des pas de temps du même ordre de grandeur que la durée d'une génération, les populations d'arbres forestiers bénéficient toutefois de niveaux élevés de diversité intraspécifique. Cette caractéristique se traduit par une capacité à produire à la génération suivante un grand nombre de génotypes différents et donc des descendance plus variables - et ainsi de pouvoir faire face plus aisément à ces changements environnementaux. En outre, la diversité intraspécifique des arbres forestiers conditionne également le maintien et la richesse de nombreuses communautés qu'ils structurent.

Diversité génétique, diversité interspécifique et diversité des communautés apparaissent alors fortement dépendantes. Mesurer les impacts génétiques des actes de gestion forestière apparaît donc comme une démarche nécessaire et complémentaire à une évaluation environnementale qui privilégie généralement les dimensions interspécifiques et écosystémiques de la biodiversité. Les nombreux et récents progrès des outils et des connaissances en matière de diversité intraspécifique des arbres forestiers doivent désormais être intégrés aux démarches courantes des gestionnaires forestiers. Les parties suivantes ont pour objectif de porter à la connaissance des gestionnaires les incidences génétiques de leurs pratiques aux divers stades de développement des peuplements.

➤... VI - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Balsemin E. and Collin E. (2004). Conservation *in situ* des ressources génétiques des arbres forestiers en France métropolitaine. *Ingénierie* **40** : 51-60.

Behm A., and Konnert M. (1999). Conservation of forest genetic resources with close-to-nature silviculture - a realistic chance ? *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **194** : 215-239.

Bergmann F., and Wehenkel C. (2003). Interrelations between species diversity and genetic diversity in a mixed stand of silver fir, beech and Sycamore maple. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **50/03** : 25-30.

Besnard G., Acheré V., Jeandroz S., Johnsen O., Faivre-Rampant P., Baumann R., Müller-Starck G., Skroppa T., and Favre J. M. (2008). Does maternal environmental condition during reproductive development induce genotypic selection in *Picea abies* ? *Annals of Forest Science* **65**.

Booth R. E., and Grime J. P. (2003). Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* **91** : 721-730.

Booy G., Hendriks R. J. J., Smulders M. J. M., Groenendaal J. M. V., and Vosnam B. (2000). Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology* **2** : 379-395.

Bowen B. W. (1999). Preserving genes, species, or ecosystems ? Healing the fractured foundations of conservation policy. *Molecular Ecology* **8** : S5-S10.

Bradshaw R. H. W. (2004). Past anthropogenic influence on European forests and some possible genetic consequences. *Forest Ecology and Management* **197** : 203-212.

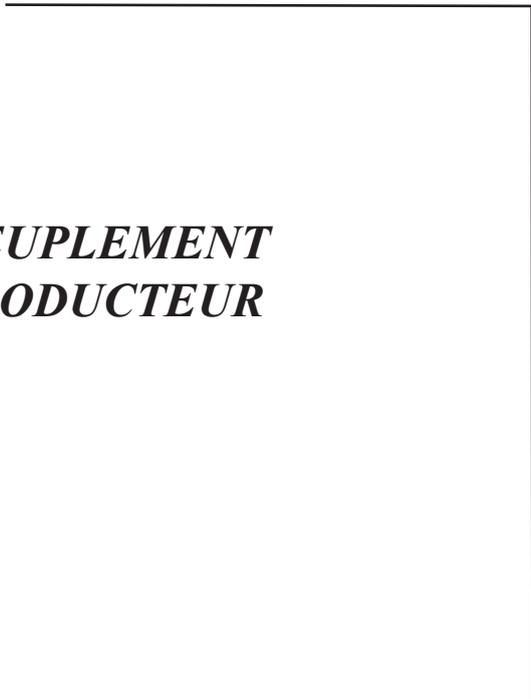
- BRG Ed. (2006). «Des clés pour la gestion des ressources génétiques. Quelques acquis du 5^{ème} colloque national», Bureau des Ressources Génétiques, Lyon.
- Brown A. H. D. (1992). Human impact on plant gene pools and sampling for their conservation. *Oikos* **63** : 109-118.
- Callahan R. Z. (1964). Provenance research : investigation of genetic diversity associated with geography. *Unasylva* **18 (2-3)** : 40-50.
- Carvajal-Rodriguez A., Rolan-Alvarez E., and Caballero A. (2005). Quantitative variation as a tool for detecting human-induced impacts on genetic diversity. *Biological Conservation* **124** : 1-13.
- Coulon A., Guillot G., Cosson J. F., Angibault M. A., Aulagnier S., Cargnelutti B., Galan M., and Hewison A. J. M. (2005). Genetic structure is influenced by landscape features : empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology* **15 (6)** : 1669-1679.
- Crutsinger G. M., Collins M. D., Fordyce J. A., Gompert Z., Nice C. C., and Sanders N. J. (2006). Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* **313** : 966-968.
- David P. (1998). Heterozygosity-fitness correlations : new perspectives on old problems. *Heredity* **80** : 531-537.
- Dhar A., Ruprecht H., and Vacik H. (2008). Population viability risk management (PVRM) for an in situ management of endangered tree species- A case study on a *Taxus baccata* L. population. *Forest Ecology and Management* **255** : 2835-2845
- Dungey H. S., Potts B. M., Whitham T. G., and Li H. F. (2000). Plant genetics affects arthropod community richness and composition: evidence from a synthetic Eucalypt hybrid population. *Evolution* **54** : 1938-1946.
- El-Kassaby Y. A. and Benowicz A. (2000). Effects of commercial thinning on genetic, plant species and structural diversity in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands. *Forest Genetics* **7** : 193-203.
- Fady B. and Médail F. (2006). «Peut-on préserver la biodiversité ?» Éditions le Pommier, Paris.
- Frankham R. (2005). Ecosystem recovery enhanced by genotypic diversity. *Heredity* **95** : 183.
- Friedman S. T., and Foster G. S. (1997). Forest genetics on federal lands in the United States: public concerns and policy responses. *Can J For Res* **27** : 401-408.
- Geburek T. (1997). Isozymes and DNA markers in gene conservation of forest trees. *Biodiversity and Conservation* **6** : 1639-1654.
- Geburek T., and Konrad K. (2008). Why the Conservation of Forest Genetic Resources has not worked ? *Conservation Biology* **22** : 267-274.
- Gosselin M. and Valadon A. (2005). Synthèse commentée des principaux documents de l'Office National des Forêts pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière, pp. 175, Cemagref, ONF, Nogent-sur-Vernisson.
- Gregorius H.-R., Bergmann F., and Wehenkel C. (2003). Analysis of biodiversity across levels of biological organization: a problem of defining traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **5** : 209-218.
- Gregorius H. R. and Werder H. v. (2002). On a genetic assessment of the adaptedness of forest reproductive material. *Theoretical and Applied Genetics* **104** : 429-435.
- Hamrick J. L., Godt M. J. W., and Sherman-Broyles S. L. (1992). Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* **6** : 95-124.
- Hatterer H. H. (1995). Concepts and requirements in the conservation of forest genetic resources. *Forest Genetics* **2** : 125-134.
- Hatterer H. H. and Muller-Starck G. (1988). Genetic aspects of artificial stand establishment. Genetische Aspekte der kunstlichen Bestandesbegründung. *Forstarchiv* **59** : 12-17.
- Hedrick P. W. (2004). Recent developments in conservation genetics. *Forest Ecology and Management* **197** : 3-19.
- Hosius B., Leinemann L., Bergmann F., Maurer W., Tabel U., and Eder W. (2001). Species diversity and genetic diversity : is there a relationship ? *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **172** : 87-91.

- Hosius B., Leinemann L., Konnert M., and Bergmann F. (2006). Genetic aspects of forestry in the Central Europe. *European Journal of Forest Research* **125** : 407-417.
- Hunt J., Bussière L. F., Jennions M. D., and Brooks R. (2004). What is genetic quality ? *Trends in Ecology and Evolution* **19** : 329-333.
- Iason G. R., Lennon J. J., Pakeman R. J., Thoss V., Beaton J. K., Sim D. A., and Elston D. A. (2005). Does chemical composition of individual Scots pine trees determine the biodiversity of their associated ground vegetation ? *Ecology Letters* **8** : 364-369.
- Johnsen Ø., Fossdal C. G., Nagy N., Mølmann J., Dæhlen O. G., and Skrøppa T. (2005). Climatic adaptation in *Picea abies* progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. *Plant, Cell and Environment* **28** : 1090-1102.
- Jump A. S., and Peñuelas J. (2006). Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA* **103** : 8096-8100.
- Kassen R. (2002). The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology* **15** : 173-190.
- Kätzel R., Maurer W. D., Konnert M., and Scholz F. (2005). Genetisches Monitoring in Wäldern. *Forst und Holz* **60** : 179-183.
- Kim Z. S. (1985). Viability selection at an allozyme locus during development in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genetica* **34** : 181-186.
- Kleinschmit J., and Bastien J. C. (1992). IUFRO's role in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) tree improvement. *Silvae Genetica* **41** : 161-173.
- Kremer A. (1994). Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genet. Sel. Evol.* **26** : 105-123.
- Kremer A. (2005). Réponses adaptatives des arbres aux changements climatiques : mécanismes évolutifs et vitesses de réponse. In «La forêt face aux changements climatiques - Acquis et certitudes» (G. ECOFOR, Éd.), Paris.
- Kremer A. (2006). Diversity: the driving force of sustainability and evolution. *Annales des Sciences Forestières* **63** : 809-811.
- Krutovskii K. V. and Neale D. B. (2001). Forest genomics for conserving adaptive genetic diversity. In «Forest Genetic Resources Working Papers» (F. Department, Éd.), pp. 34, FAO, Roma.
- Larsen J. B. and Nielsen A. B. (2007). Nature-based forest management - Where are we going ? : Elaborating forest development types in and with practice. *Forest Ecology and Management* **238** : 107-117.
- Latta R. G. (2004). Relating processes to patterns of genetic variation across landscapes. *Forest Ecology and Management* **197** : 91-102.
- Ledig F. T. (1992). Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* **63** : 87-108.
- Lefevre F. (2004). Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone : an updated review. *Forest Ecology and Management* **197** : 257-271.
- Lefevre F. (2005). Monitoring evolutionary changes in forest trees: general concept and a case study in European black poplar (*Populus nigra* L.). *Crop Wild Relative* : 4-6.
- Lefèvre F. (2006). Conservation of forest genetic resources under climate change: the case of France. In «Workshop on climate change and forest genetic diversity» (IPGRI-IUFRO, Éd.), Paris.
- Lindenmayer D. B. and Noss R. F. (2006). Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology* **20** : 949-958.
- Lowe A. J., Boshier D., Ward M., Bacles C. F. E., and Navarro C. (2005). Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* **95** : 255-273.
- Madritch M. D., and Hunter M. D. (2003). Intraspecific litter diversity and nitrogen deposition affect nutrient dynamics and soil respiration. *Oecologia* **136** : 124-128.
- Manel S., Schwartz M. K., Luikart G., and Taberlet P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* **18** : 189-197.

- Mariette S., Cottrell J., Csaikl U. M., Goikoechea P., Konig A., Lowe A. J., Van Dam B. C., Barreneche T., Bodenes C., Streiff R., Burg K., Groppe K., Munro R. C., Tabbener H., and Kremer A. (2002). Comparison of levels of genetic diversity detected with AFLP and microsatellite markers within and among mixed Q-petraea (MATT.) LIEBL. and Q-robur L. stands. *Silvae Genetica* **51** : 72-79.
- Mariette S., Le Corre V., Austerlitz F., and Kremer A. (2002). Sampling within the genome for measuring within-population diversity : trade-offs between markers. *Molecular Ecology* **11** : 1145-1156.
- McKay J. K. and Latta R. G. (2002). Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends in Ecology and Evolution* **17** : 285-291.
- Merilä J. and Crnokrak P. (2001). Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology* **14** : 892-903.
- Mosseler A. and Rajora O. P. (1998). Monitoring population viability in declining tree species using indicators of genetic diversity and reproductive success. *Forestry Sciences* **54** : 333-343.
- Müller-Starck G. (1995). Protection of genetic variability in forest trees. *Forest Genetics* **2** : 121-124.
- Namkoong G., Boyle T., Gregorius H. R., Joly H., Savolainen O., Wickneswari R., and Young A. (1996). Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: genetic criteria and indicators. In «CIFOR Working Paper», 12 pp.
- Noss R. F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* **4** : 355-364.
- Nybom H., and Bartish I. V. (2000). Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3/2** : 93-114.
- ONF (2004). «Diversité génétique des arbres forestiers : un enjeu de gestion ordinaire», Office National des Forêts.
- Pakeman R. J., Beaton J. K., Thoss V., Lennon J. J., Campbell C. D., White D., and Iason G. R. (2006). The extended phenotype of Scots *pine Pinus sylvestris* structures the understorey assemblage. *Ecography* **29** : 451-457.
- Petit R. J. (1999). Diversité génétique et histoire des populations d'arbres forestiers, pp. 85, Université Paris-Sud. U.F.R. Scientifique d'Orsay.
- Petit R. J., Duminil J., Fineschi S., Hampe A., Salvini D., and Vendramin G. G. (2005). Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology* **14** : 689-701.
- Petit R. J., El-Mousadik A., and Pons O. (1998). Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* **12** : 844-855.
- Pichot C., Bastien C., Courbet F., Demesure-Musch B., Dreyfus P., Fady B., Frascaria-Lacoste N., Gerber S., Lefèvre F., Morand-Prieur M. E., Oddou S., Cros E. T. d., and Valadon A. (2006). Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. In «Des ressources partagées» (BRG, Éd.), pp. 277-297, Les Actes du BRG, La Rochelle.
- Prat D., Faivre-Rampant P., and Prado E. (2006). «Analyse du génome et gestion des ressources génétiques forestières,» INRA, Paris.
- Puettmann K. J. and Ammer C. (2006). Trends in north american and european regeneration research under the ecosystem management paradigm. *European Journal of Forest Research* **126** : 1-9.
- Quinones-Nadler C., Lacombe E., and Gégout J. C. (2005). La régénération naturelle dans les peuplements dévastés par la tempête de 1999 dans le quart Nord-Est de la France. *Revue Forestière Française* **LVII** : 289-309.
- Reed D. H. and Frankham R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* **17** : 230-237.
- Rehfeldt G. E., Wykoff W. R., and Ying C. C. (2001). Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic change* **50** : 355-376.
- Rosenvald R., and Lohmus A. (2008). For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting ? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management* **255** : 1-15.

- Schulte L. A., Mitchell R. J., Jr. M. L. H., Franklin J. F., McIntyre R. K., and Palik B. J. (2006). Evaluating the conceptual tools for forest biodiversity conservation and their implementation in the U.S. *Forest Ecology and Management* **232** (1-3) : 1-11.
- Schweitzer J. A., Bailey J. K., Rehill B. J., Martinsen G. D., Hart S. C., Lindroth R. L., Keim P., and Whitham T. G. (2004). Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecology Letters* **7** : 127-134.
- Scotti-Saintagne C., Bertocchi E., Barreneche T., Kremer A., and Plomion C. (2005). Quantitative trait loci mapping for vegetative propagation in pedunculate oak. *Annals of Forest Science* **62** : 369-374.
- Silfver T., Mikola J., Rousi M., Roininen H., and Oksanen E. (2007). Leaf litter decomposition differs among genotypes in a local *Betula pendula* population. *Oecologia* **152** : 707-714.
- Skrøppa T., Nikkanen T., Routsalainen S., and Johnsen O. (1994). Effects of sexual reproduction at different latitudes on performance of the progeny of *Picea abies*. *Silvae Genetica* **43** : 297-303.
- Slate J. (2005). Quantitative trait locus mapping in natural populations : progress, caveats and future directions. *Molecular Ecology* **14** : 363-379.
- Sork V. L., Nason J., Campbell D. R., and Fernandez J. F. (1999). Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Tree* **14** : 219-223.
- Steane D. A., Conod N., Jones R. C., Vaillancourt R. E., and Potts M. M. (2006). A comparative analysis of population structure of a forest tree, *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae), using microsatellite markers and quantitative traits. *Tree Genetics & Genomes* **2** : 30-38.
- Steinmetz G. (1991). Les ressources génétiques forestières et leur protection. *Revue Forestiere Francaise XLVIII (sp)* : 28-31.
- Vasemägi A. and Primmer C. R. (2005). Challenges for identifying functionally important genetic variation : the promise of combining complementary research strategies. *Molecular Ecology* **14** : 3623-3642.
- Vellend M., and Geber M. A. (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* **8** : 767-781.
- Vendramin G. G., Anzidei M., Autino V. A., Madaghiele A., Morgante M., Sperisen C., and Ziegenhagen B. (1998). Chloroplast microsatellites reveal high levels of genetic diversity in conifers : a new tool for biodiversity analysis in forest ecosystems. *Acta Horticulturae* : 395-401.
- Vendramin G. G., Fady B., Gonzalez-Martinez S. C., Hu F. S., Scotti I., Sebastiani F., Soto A., and Petit R. J. (2007). Genetically Depauperate but Widespread: The Case of an Emblematic Mediterranean Pine. *Evolution (sous presse)*.
- Wang X. R. and Szmidt A. E. (2001). Molecular markers in population genetics of forest trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* **16** : 199-220.
- Wehenkel C., Bergmann F., and Gregorius H. R. (2006). Is there a trade-off between species diversity and genetic diversity in forest tree communities ? *Plant Ecology* **185** : 151-161.
- Wesolowski T. (2005). Virtual conservation: how the European Union is turning a blind eye to its vanishing primeval forests. *Conservation Biology* **19** : 1349-1358.
- Whitham T. G., Floate K. D., Martinsen G. D., Driebe E. M., and Keim P. (1996). Ecological and evolutionary implications of hybridization: *Populus*-herbivore interactions. In «Biology of *Populus* and its implications for management and conservation» (B. H. D. J. Stettler R.F., Heilman P.E., Hinckley T.M., Éd.), pp. 539, NRC Research Press, Ottawa.
- Whitham T. G., Martinsen G. D., Floate K. D., Dungey H. S., Potts B. M., and Keim P. (1999). Plant hybrid zones affect biodiversity : Tools for a genetic-based understanding of community structure. *Ecology* **80** : 416-428.
- Zhang D. X. and Hewitt G. M. (2003). Nuclear DNA analyses in genetic studies of populations: practice, problems and prospects. *Molecular Ecology* **12** : 563-584.
- Ziehe M., Hattemer H. H., Muller-Starck R., and Muller-Starck G. (2000). Genetic structures as indicators for adaptation and adaptational potentials. In «Forest genetics and sustainability. 4th International Consultation on Forest Genetics and Tree Breeding, organized by IUFRO Division 2 «Physiology and Genetics» in cooperation with FAO, and held in Beijing, China, 22-28 August 1998.» pp. 75-89.

2^{ème} PARTIE



**LE PEUPEMENT
REPRODUCTEUR**

Dans un peuplement forestier parvenu à maturité sexuelle, seule une fraction de la population initiale contribue, une année donnée, à la production de gamètes (pollen et ovules) et voit ses gènes transmis à la génération suivante. L'inégalité de contribution à la régénération peut se traduire par une augmentation de l'appareillement et une perte de diversité génétique (voir synthèse dans Bila, 2000). Cette fraction est par ailleurs susceptible de varier d'une année à l'autre en fonction des fluctuations de floraison mâle et femelle de chacun des reproducteurs. En outre, tout facteur contribuant à perturber le régime de reproduction, c'est-à-dire la manière dont les gamètes s'associent pour former de nouveaux embryons, va provoquer des modifications des caractéristiques génétiques des populations de graines et/ou de semis produits dans le peuplement. La nature de ces facteurs, l'ampleur de leurs variations dans le temps et leurs conséquences génétiques sont abordées dans la première partie de ce chapitre.

À une échelle spatiale plus large, celle d'un massif ou d'une petite région forestière, l'intensité des flux de gènes entre un peuplement donné et ses voisins peut également influencer sur les événements de reproduction survenant au sein même de ce peuplement. Ces échanges de pollen et de graines entre peuplements pourront être réduits, voire totalement interrompus, à cause de la réduction de taille et du morcellement des populations, consécutifs à des défrichements ou des exploitations excessives (voir seconde partie de ce chapitre).

L'ampleur de ces flux géniques pourra également être accrue suite à l'installation de matériel végétal par l'Homme, lors de plantations (forestières, ornementales ou fruitières) par exemple. De telles modifications dans l'environnement d'un peuplement forestier donné peuvent affecter les caractéristiques génétiques des semences produites par ce dernier pour la génération suivante. Cet aspect est traité en troisième partie de ce chapitre.

➤... **I - VARIABILITÉ TEMPORELLE DE FERTILITÉ MÂLE ET FEMELLE ET CONSÉQUENCES SUR LE RÉGIME DE REPRODUCTION**

I.1 - Les causes de la variabilité de fertilité

Chez les arbres forestiers, l'abondance et la qualité des floraisons (mâle ou femelle) d'une part et de la fructification d'autre part dépendent des conditions environnementales, comme le sol ou le micro-climat, modifiées ou non par des interventions sylvicoles. Elles dépendent aussi des génotypes des individus qui composent le peuplement (Mitton, 1992 ; Bila, 2000 ; Elzinga et al., 2007) et dont la répartition peut être elle-même liée aux conditions environnementales (Gram et Sork, 2001). **Les fluctuations de ces facteurs, dans le temps et dans l'espace, se traduisent par une variabilité quantitative et qualitative des productions annuelles de semences et de semis** (Gregorius et al., 1986 ; Konnert et Behm, 1999 ; Iwasa et Satake, 2004 ; Stoehr et al., 2005 ; Oddou et al., 2006).

L'irrégularité des fructifications dans les peuplements forestiers constitue en outre un fait bien connu des gestionnaires et des marchands grainiers confrontés régulièrement à des problèmes d'approvisionnement en semences, aussi bien dans les peuplements porte-graines naturels (peuplements sélectionnés) que dans les structures artificielles comme les vergers à graines (*Figure II.1*).

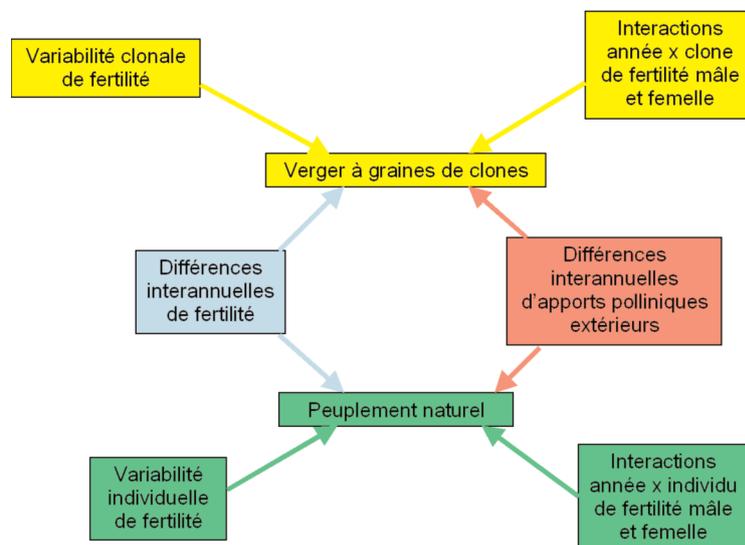


Figure II.1 : Principales causes de variabilité des caractéristiques génétiques de lots de semences, tant en verger à graines (ici un verger à graines de clones) qu'en peuplement naturel (adapté de Stoehr et al., 2005).

Les années à très forte production de semences chez la plupart des arbres d'une population donnée (mast years), intercalées avec des années à très faible niveau de fructification, constituent un cas extrême de telles fluctuations. Plusieurs hypothèses ont été avancées et testées (Sork, 1993 ; Freckleton, 2002 ; Satake et Iwasa, 2002 ; Iwasa et Satake, 2004 ; Kon et al., 2005 ; Piovesan et Adams, 2005) pour expliquer de tels phénomènes :

- les plantes ne peuvent consacrer des ressources à la reproduction que si les conditions environnementales sont suffisamment favorables (theory of resource matching). Il s'agirait là d'une réponse passive à des variations environnementales ;
- l'évolution favorise des productions massives de semences afin de réduire la part de la prédation sur ces semences (predator satiation hypothesis) ;
- le succès de la reproduction dépend de son caractère synchrone (pollination efficiency hypothesis).

Une forte production de pollen augmenterait l'efficacité de la fécondation et donc la production de graines chez certaines espèces anémophiles (Sork, 1993) ; des fluctuations annuelles des conditions climatiques - qui affecteraient la capacité d'un arbre à mobiliser l'énergie nécessaire à la reproduction - combinées à des fluctuations annuelles des quantités de pollen produites expliquent selon Iwasa et Satake (2004) la fréquence plus ou moins régulière, selon les espèces, de ces années à pics de production de semences.

I.1.1 - Les conditions environnementales

Le forestier ne maîtrise bien entendu pas les variations annuelles des conditions environnementales. Il s'agit aussi bien des conditions climatiques (températures, précipitations, vents) régnant durant les différentes étapes d'un cycle complet de reproduction que des fluctuations des populations de pathogènes et de parasites des fleurs et des fruits, elles-mêmes pour partie sous contrôle climatique. Ces facteurs sont d'autant plus susceptibles d'impact que le cycle de reproduction est long : 1 à 3 ans depuis l'initiation florale jusqu'à la dispersion des graines, selon les espèces arborées. **Leurs effets se traduisent par des écarts interannuels des niveaux de fertilité mâle (production de pollen) et femelle (production d'ovules).** De tels écarts sont observés tant en peuplements naturels qu'en plantations et en vergers à graines (Xie et Knowles 1992 ; Burczyk et Prat, 1997, Dodd et Silvertown, 2000 ; Bila 2000 ; Kang et al., 2001 ; Krouchi et al., 2004). Les modifications du milieu n'affectent pas nécessairement de la même manière les fertilités mâle et femelle. Les variations de fertilité mâle - dues notamment aux conditions climatiques (Krouchi et al., 2004) - semblent supérieures à celles de la fertilité femelle selon Bila (2000). Des comportements annuels similaires de floraison mâle et de production de pollen entre peuplements même distants sont également observés sur bouleau (Ranta et al., 2007)

Ainsi, sur sapin pectiné, Szabadi (2003) montre l'ampleur des différences de production annuelle de pollen pour un même arbre (**Figure II.2**). De même sur cèdre, Krouchi et al. (2004) mettent en évidence de forts effets année tant sur la production de fleurs mâles que sur celle de cônes. Les relations entre floraisons mâle et femelle varient selon l'espèce considérée : corrélées positivement chez le sapin pectiné, elles sont opposées chez le cèdre (Krouchi et al., 2004 ; Pichot et al., 2006).

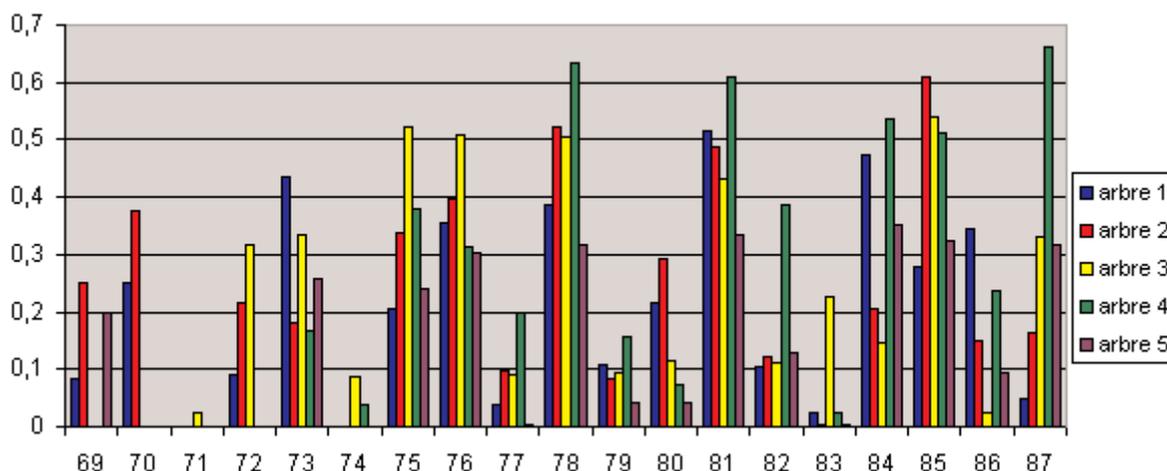


Figure II.2 : Variabilité de la production annuelle de pollen pour 5 sapins pectinés des Hautes-Alpes, entre 1969 et 1987 (adapté de Szabadi, 2003).

Pichot *et al.* (2006) ont pu modéliser la production de cônes de sapin pectiné en utilisant comme variables explicatives la circonférence de l'arbre et un effet année.

I.1.2 - Un contrôle génétique

Ces fluctuations de fécondité mâle et femelle dépendent également du génotype de chaque individu sexuellement mature (Burczyk et Prat, 1997 ; Stoehr *et al.*, 2004 ; Healy *et al.*, 1999), en peuplement naturel, en plantation (Xie et Knowles, 1992) ou en verger à graines (Bila, 2000). La variabilité des paramètres de fécondation est cependant supposée plus forte en peuplements naturels qu'en vergers à graines en raison de l'hétérogénéité des âges et des dimensions des arbres reproducteurs ainsi que des variations locales de densité des tiges (Krouchi *et al.* 2004).

Ce contrôle génétique peut s'exercer d'une part sur les paramètres de floraison et de fructification mais aussi sur la phénologie de floraison (génotypes précoces ou tardifs). Il varie très fortement selon le caractère et l'espèce considérés. On observe ainsi selon les cas des interactions Génotype x Environnement nulles (voir exemple du pin sylvestre ci-dessous) ou fortes, sans qu'il soit possible de dégager une règle générale applicable à tous les taxons en toutes conditions.

Faible pour la fécondité du sapin pectiné, le contrôle génétique s'avère fort pour la fécondité du cèdre, pour le nombre d'écailles fertiles et la phénologie de floraison chez le pin sylvestre (Pichot *et al.*, 2006) ou pour la fécondité chez *Picea abies* (Nikkanen et Ruotsalainen, 2000). De même, en chênaie mixte sessile-pédonculé, si 80 % de la glandée totale est produite par seulement 30 % des arbres reproducteurs, les contributeurs principaux de glands diffèrent toutefois d'une année à l'autre (Pichot *et al.* 2006).

En revanche, chez le pin sylvestre, le classement de différents génotypes pour leur aptitude à produire des semences est conservé, quels que soient le site d'évaluation et la forme de ces génotypes : arbre en peuplement naturel ou copie clonale greffée en verger à graines. Les conditions environnementales rencontrées en collection clonale sont cependant beaucoup plus favorables à la floraison et à la fructification et elles conduisent à une réduction des disparités entre individus (*Figure II.3*).

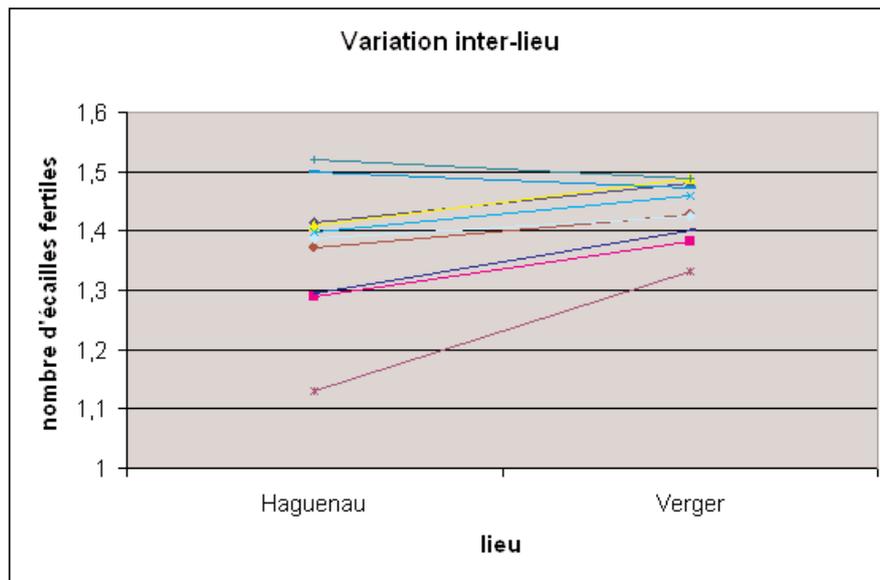


Figure II.3 : Comparaison du classement de 10 clones de pin sylvestre (origine Haguenu) pour le nombre d'écailles fertiles mesuré sur des cônes prélevés dans le Nord-Est de la France en peuplement naturel et dans le Sud-Ouest en verger à graines (Marjoux 2005).

Sur chêne rouge, Healy *et al.* (1999) observent, sur une séquence continue de 11 années, des écarts de production de glands allant de 1 à 28 selon les tiges et certains arbres figurent systématiquement parmi les contributeurs principaux de semences. Knapp *et al.* (2001) signalent également des effets individuels très forts dans la production de glands de *Quercus douglasii* et l'existence de tiges à faible production de semences même en année de très forte production (mast year).

Aux variations liées aux aptitudes individuelles à la floraison de chaque tige, il convient également d'ajouter

d'autres facteurs pouvant influencer sur le régime de reproduction (El-Kassaby et Jaquish, 1996) :

- Une variabilité individuelle de phénologie de floraison qui peut se traduire, entre individus d'un même peuplement ou de boisements voisins, par des **décalages des périodes de maturité des fleurs mâles et femelles et aboutir à l'impossibilité de croisements entre certains arbres même voisins**. Des différenciations génétiques significatives entre populations spatialement proches mais situées à des altitudes différentes en zones de montagne pourraient en partie être dues aux effets de tels décalages phénologiques qui aboutissent de fait à des situations d'isolement reproducteur (Schuster et *al.*, 1989 ; Gram et Sork, 2001 ; Fournier, 2006).
- Une **variabilité individuelle de capacité à l'autofécondation** au sein des espèces ne disposant pas de système d'auto incompatibilité stricte (Mitton, 1992).
- Des complémentarités mâle-femelle qui se traduisent par des **unions préférentielles entre gamètes** (Edwards et El-Kassaby, 1996 ; Bila, 2000) et des cas d'avortements sélectifs (Bila, 2000) qui réduisent les possibilités de croisements entre individus.

En peuplement naturel, les caractéristiques génétiques des semences produites par un arbre mère donné peuvent varier d'une année à l'autre en fonction de l'identité et du nombre de pères qui le pollinisent (Burczyk et Prat 1997 ; Irwin et *al.* 2003 ; Nakanishi et *al.* 2005). En verger à graines, l'ampleur de ces variations individuelles peut être fortement atténuée par une répartition spatiale des génotypes favorisant au maximum le brassage génétique entre composantes du verger (clones ou familles) et également par des traitements florifères (Philippe et *al.* 2006). On peut donc supposer qu'un verger à graines correctement installé et bénéficiant de plus d'une gestion fructifère intensive sera, comparé à des peuplements naturels porte-graines, plus à même de produire des lots de semences à composition génétique plus homogène d'une année à l'autre.

I.2 - Les conséquences de cette variabilité

L'ensemble de ces facteurs environnementaux et génétiques se traduit par des contributions parentales mâles (pollen) et femelles (ovules) différentes entre années et *in fine* par :

- **des variations dans la taille et dans la composition de la population effective de reproducteurs** (Dodd et Silvertown, 2000 ; Finkeldey et Ziehe, 2004). Si les espèces forestières, notamment les taxons anémophiles et allogames à flux de gènes intenses et à générations longues, sont le plus souvent caractérisées par des tailles efficaces de populations N_e élevées, des différences de fécondité entre individus peuvent diminuer la valeur de N_e et conduire à des risques de dérive génétique et de diminution du niveau d'hétérozygotie. De plus, le coefficient d'apparentement, qui traduit notamment l'intensité des variations de fertilité des parents, tend à augmenter lors d'années de faible floraison (Kang et *al.*, 2003 sur 99 peuplements feuillus et résineux et 36 vergers à graines).
- **la production de lots de semences génétiquement distincts d'une année à l'autre pour de nombreuses espèces** (Konnert et Behm, 1999 ; Irwin et *al.* 2003 ; Nakanishi et *al.*, 2005 ; Stoehr et *al.*, 2005 ; Slavov et *al.*, 2005 ; Konnert et Ruetz, 2006 ; Oddou et *al.*, 2006). Les variations annuelles de la contribution de différents pères (cette contribution définit la composition du nuage pollinique) fécondant un arbre mère donné contribuent à l'augmentation de la diversité génétique des descendants. Dans le cas particulier des espèces disséminées comme les fruitiers sauvages, des contributions mâles variables d'une année à l'autre mais cumulées sur plusieurs années augmenteront la taille efficace de la population de pères et réduiront l'intensité de la structuration spatiale de la régénération autour d'un arbre mère isolé (Oddou et *al.*, 2006). Certains résultats suggèrent cependant qu'en dépit de variations interannuelles dans la composition du nuage pollinique, les mêmes pères (en faible nombre) contribuent pour l'essentiel à la fécondation d'un arbre mère donné alors que seuls les contributeurs mineurs varient d'une année à l'autre (Irwin et *al.*, 2003).
- **une diversité génétique variable des productions annuelles de semis destinés à assurer le renouvellement d'un peuplement**. Si ce renouvellement est dû au cumul d'un nombre très réduit d'évènements de reproduction, il est possible que la composition génétique de la régénération ainsi obtenue soit alors sensiblement différente de celle du peuplement reproducteur, voire sensiblement plus faible.

En dépit de ces variations interannuelles démontrées, **rare sont les comparaisons de composition génétique de lots commerciaux de graines réalisées dans un même peuplement (ou verger) et selon les mêmes**

modalités de récoltes au cours de différentes années, même si certains auteurs en soulignent l'intérêt (Vornam et al., 2004). Par ailleurs, plusieurs équipes mettent en évidence que l'importance de ces variations temporelles de fertilité sur les caractéristiques génétiques des semences produites s'avère généralement faible et inférieure à celle des variations spatiales entre parties d'un même peuplement (Gregorius et al., 1986 et Wang 2003 sur *Fagus sylvatica* ; Linhart et al. 1981 sur *Pinus ponderosa*).

➤... II - RÉPARTITION SPATIALE DES REPRODUCTEURS ET CONSÉQUENCES SUR LE RÉGIME DE REPRODUCTION

Les principaux facteurs d'hétérogénéité spatiale susceptibles d'affecter le régime de reproduction des arbres sont les suivants :

- **des différences de fertilité locale des sols**, fréquentes en forêt, et qui peuvent influencer sur la capacité de reproduction des tiges d'une espèce donnée (Garbaye et Leroy, 1974³ ; Philippe, 1989 ; Ziehe et al., 1998), tout comme des différences microclimatiques (trous à gelée avec destruction plus fréquente des fleurs par exemple).
- **la répartition spatiale des tiges selon leur âge et donc leur capacité florifère**, compte tenu de la corrélation existant entre âge, taille et capacité reproductrice (Dodd et Silvertown, 2000).
- **la répartition spatiale des différents génotypes** constituant un boisement ou un verger à graines. L'aptitude à la production de fleurs est en effet partiellement sous contrôle génétique (voir plus haut) et chaque génotype occupe une position géographique déterminée et constante dans le temps (Burczyk et Prat, 1997).
- **les interventions sylvicoles**, qui s'appliquent à un arbre donné ou à une partie d'un peuplement forestier, et qui vont modifier par exemple la densité locale des arbres reproducteurs, la répartition des tiges de différentes classes d'âge et favoriser des génotypes florifères, volontairement ou non (Sagnard, 2001).

Les conséquences génétiques de la répartition des arbres reproducteurs peuvent être analysées à différentes échelles spatiales auxquelles intervient le gestionnaire forestier :

- **au niveau d'un massif ou d'une petite région**, le degré de fragmentation des habitats et des peuplements peut se traduire par des distances plus ou moins grandes entre arbres florifères et donc influencer sur leur régime de reproduction. L'hétérogénéité pédoclimatique du milieu, potentiellement d'autant plus importante que la surface concernée est vaste, favorisera également des différences de floraison/fructification (intensité, fréquence, décalages phénologiques). Enfin, la gestion sylvicole pourra accentuer l'effet de la fragmentation du couvert forestier, en intercalant par exemple des boisements «écrans» d'essences différentes ou non encore sexuellement matures entre des arbres florifères d'une espèce donnée. Cet effet d'écran sera amplifié par la taille de ces boisements mais aussi par leur composition végétale. La dispersion du pollen d'une espèce donnée sera en effet limitée par la présence d'essences à feuillage persistant ou l'ayant développé avant maturation des fleurs mâles.
- **au niveau d'une unité de gestion (parcelle ou sous-parcelle)**, l'hétérogénéité pédoclimatique du milieu est généralement réduite (mais rarement nulle) et peut provoquer des différences spatiales de floraison/fructification. La distribution spatiale des tiges sexuellement matures, régulière ou en agrégats, séparées ou non par des arbres «écrans» en cas de mélange d'essences, et la densité de ces tiges sexuellement matures résultent le plus souvent des choix sylvicoles dans les massifs gérés : essences objectifs, mode de traitement, intensité d'éclaircies (Sagnard, 2001).

Par souci de clarté, les paragraphes suivants aborderont successivement ces deux niveaux d'échelle spatiale, même si les phénomènes biologiques analysés (ici les flux de pollen) se produisent dans un espace continu. Pour une espèce donnée, une unité de gestion sera en effet soumise - plus ou moins intensément, selon sa surface et sa forme - à l'influence de flux de gènes extérieurs, eux-mêmes dépendant de la composition en espèces et du degré de fragmentation des milieux forestiers environnants. À l'inverse, dans un massif donné, c'est bien la somme des diverses unités boisées (gérées ou non) qui le composent, avec leurs caractéristiques propres (surface, composition, densité, âges,...) qui va conditionner l'importance et l'intensité des flux de gènes en provenance de ce massif.

³ : Et plus généralement les nombreux travaux portant sur l'incidence favorable de la fertilisation sur la production de semences, qui ne sont pas référencés ici. Se reporter à la synthèse de Philippe et al. (2006).

II.1 - La fragmentation des milieux

Cette fragmentation, d'origine naturelle (cloisonnement dû au relief, rareté de milieux favorables) ou artificielle (défrichements, exploitations excessives), peut affecter le nombre et la taille des sous-populations, la distance entre ces dernières ainsi que le taux de migration entre ces sous-populations. Elle se traduit par des modifications des microclimats forestiers et des régimes de perturbations, de la structure d'âges des peuplements, de leurs effectifs et densités (Young et Merriam 1994). **En termes génétiques, la fragmentation peut se traduire par une augmentation de la différenciation entre populations, mais aussi par une augmentation de la consanguinité et de la dérive génétique conduisant à l'érosion de la diversité génétique au sein des populations isolées.** À court terme, l'augmentation de la consanguinité se traduira par une diminution de la valeur sélective (fitness) des individus et une réduction de la viabilité de la population ; à plus long terme, une réduction de la diversité pourra même entraîner une baisse des capacités adaptatives de l'espèce notamment face à des modifications de milieu (Young *et al.*, 1996 ; Oostermeijer *et al.*, 2003 ; Jump et Peñuelas, 2006 ; Theodorou et Couvet, 2006).

La réduction, voire l'interruption, de flux de gènes (par pollen, graines ou propagules) entre populations, sous l'effet d'une fragmentation due à une exploitation passée excessive et aux défrichements, constitue l'une des menaces étudiées dans le cas de forêts primaires non exploitées par l'Homme et considérées comme particulièrement importantes pour la conservation des ressources génétiques (Young *et al.*, 1993 ; Rajora *et al.*, 2000 ; Mosseler *et al.*, 2003 ; Beaulieu *et al.*, 2003). Hors forêts primaires, les travaux relatifs à l'impact génétique de la fragmentation en milieu tempéré européen sont rares, en dépit des défrichements et des activités de pâturage importantes et anciennes (depuis le Néolithique il y a environ 6 000 ans) qui ont morcelé et ouvert⁴ les massifs boisés initiaux (Bradshaw, 2004).

Ces activités humaines anciennes ont eu pour conséquences une réduction consécutive de la taille efficace des populations résiduelles, éventuellement accentuée par des exploitations fortes, conduisant à de faibles densités de reproducteurs et augmentant ainsi les distances de pollinisation entre arbres adultes. Mais les sites étudiés correspondent généralement à des scénarios de fragmentation trop récente (quelques dizaines d'années) pour pouvoir affecter de manière significative les caractéristiques génétiques de populations d'arbres forestiers à longue durée de vie (Jump et Peñuelas, 2006 ; Sato *et al.*, 2006 ; Craft et Ashley, 2007 ; Mathiasen *et al.*, 2007). Il est en outre généralement difficile, en zone tempérée, de disposer de peuplements fragmentés et non fragmentés (comme témoins) sur un même site pour comparer leurs caractéristiques génétiques (Jump et Peñuelas, 2006). Enfin, l'impact sur les flux de gènes (pollen, graines) de causes naturelles de fragmentation, comme la topographie en zone de montagne (et ses conséquences aérologiques), n'est que très rarement étudié (Oshawa *et al.*, 2007 ; Herrera et Bazaga, 2008) ; certains auteurs évoquent pourtant ce type de facteurs pour expliquer des différenciations génétiques observées entre populations de pin sylvestre géographiquement proches (Robledo-Arnuncio *et al.*, 2005 ; Fournier *et al.*, 2006).

Les végétaux nécessitant une espèce animale (principalement les insectes) comme vecteur de pollinisation sont potentiellement les plus affectés par ces processus de fragmentation de milieu. En effet, ces processus modifient d'une part la richesse, la composition, l'abondance et la viabilité des pollinisateurs et d'autre part réduisent la disponibilité en partenaires sexuels. Les espèces à pollinisation anémophile sont supposées moins sensibles aux effets de la fragmentation des massifs forestiers, même si certains résultats récents laissent à penser que les flux de pollen seraient suffisamment limités géographiquement pour conduire à des échecs de reproduction en cas de fragmentation trop forte (Koenig et Ashley, 2003).

II.1.1 - Espèces entomophiles

Les principaux résultats de la méta-analyse (89 taxons appartenant à 45 familles) réalisée par Aguilar *et al.* (2006) sur l'impact de la fragmentation sur le régime de reproduction d'espèces à pollinisation par les animaux sont les suivants :

- tous types d'espèces confondus (espèces à système d'auto-incompatibilité ou non, espèces herbacées, arbustives ou arbres), **la fragmentation des habitats a un effet significativement négatif sur le succès reproducteur** ;
- le succès reproducteur des espèces à système d'auto-incompatibilité est fortement et négativement affecté par la fragmentation alors que les espèces auto-compatibles ne le sont nullement. Ce caractère biologique

⁴ : Cette ouverture du couvert aurait aussi pu favoriser l'expansion post-glaciaire de certaines espèces comme le hêtre (Bradshaw, 2004)

qui exprime, pour un taxon donné, son degré de dépendance vis-à-vis des autres individus et des pollinisateurs, constitue le principal facteur expliquant les différences de réaction des espèces à la fragmentation.

- la fragmentation des habitats affecte aussi bien les taxons pollinisables par un grand nombre d'espèces animales (les généralistes) que ceux pollinisables par un ou quelques animaux seulement (les spécialistes).
- quand la fragmentation du milieu influe significativement sur le processus de pollinisation, **elle influe également sur la production de graines et de fruits**. Dans ce cas, des apports limités de pollen (en qualité et en quantité) auront des conséquences encore plus marquées sur les espèces :
 - la dynamique de population est très sensible aux variations de production de graines ;
 - ne disposant pas de stratégie de multiplication par voie végétative ;
 - se reproduisant grâce à un nombre limité d'épisodes de production de semences ;
 - ne disposant pas de banque de graines dans le sol.
- la présence de pollinisateurs introduits (les abeilles domestiques par exemple) peut compenser en partie les conséquences négatives de la fragmentation des habitats et de la diminution consécutive des pollinisateurs habituels.

L'ampleur de l'impact génétique dû à l'isolement dépend toutefois de la capacité de dispersion du pollen mais aussi de celle des graines (Bacles et *al.*, 2004 sur *Sorbus aucuparia*). Quand elle n'est pas extrême, la fragmentation du manteau forestier se traduit souvent par la présence de quelques semenciers isolés dans les milieux ouverts séparant deux populations. Pour certaines essences tropicales, ces semenciers alimentent en graines les peuplements résiduels, et ce de manière massive, contribuant ainsi à rompre l'isolement de ces derniers (Aldrich et Hamrick, 1998). S'ils réduisent les risques génétiques liés à la fragmentation, ces arbres isolés peuvent en revanche être à l'origine d'un véritable goulot d'étranglement génétique : peu de génotypes assurent en effet dans ce cas l'essentiel de la production de semences.

En outre, comme le signalent Aguilar et *al.* (2006), **la fragmentation des habitats peut affecter la germination et la survie des plantules**, tous processus écologiques qui contribuent également à la dynamique naturelle des populations végétales.

II.1.2 - Espèces anémophiles

Les études relatives à l'impact de la fragmentation des milieux sur le succès reproducteur portent dans leur très grande majorité sur des espèces tropicales entomophiles et peu de résultats sont disponibles pour les espèces anémophiles (O'Connell et *al.*, 2006a). Bien que la dispersion du pollen par le vent tende à limiter les risques d'isolement complet de populations suite à un morcellement du milieu, on peut s'attendre à ce que la fragmentation de massifs forestiers continus se traduise cependant par :

- une ressource limitée en pollen, cause majeure d'avortement selon Owens (1995) (voir aussi Knapp et *al.*, 2001),
- une diversité génétique réduite des nuages polliniques,
- une augmentation de la consanguinité au sein des arbres reproducteurs,
- une perte de diversité génétique au sein des populations résiduelles,
- la fixation d'allèles létaux,
- une différenciation génétique accrue entre populations résiduelles.

Des résultats qui confirment ces hypothèses...

Jump et Peñuelas (2006) mettent en effet en évidence une différenciation génétique entre des populations adultes de hêtre affectées par une fragmentation ancienne datée de 600 ans, différenciation qui augmente avec la distance entre populations. Ils observent également une perte de diversité allélique dans ces hêtraies isolées. En outre, la génération suivante continue à subir une perte de diversité génétique et un accroissement de la consanguinité : les impacts génétiques de la fragmentation se font donc sentir rapidement sur les générations suivantes (voir aussi Rossetto et *al.*, 2004). Scalfi et *al.* (2005) mesurent également une différenciation génétique chez 25 populations de hêtre d'Italie centrale, en situation marginale. Chez d'autres espèces, une discontinuité spatiale entre populations (liée ici à la rareté en habitats) se traduit par une diminution du nombre d'allèles par locus - d'autant plus élevée que l'isolement est fort - ainsi que par une forte différenciation entre populations (Holtken et *al.*, 2003 sur frêne commun).

Chez les espèces résineuses, Hilfiker et *al.* (2004) observent qu'une discontinuité spatiale entre populations d'ifs

(liée à la rareté en habitats) se traduit, tout comme sur frêne, par une diminution du nombre d'allèles par locus, diminution accentuée par l'isolement entre populations. Cette baisse du niveau de diversité est également notée pour des petites populations relictuelles de sapin pectiné ou d'*Abies bracteata*, tout comme pour les populations fragmentées et de faible taille de sapins méditerranéens (Ledig et al. 2005). L'isolement d'une population, combiné à son très faible effectif (36 tiges), provoque chez *Pinus sylvestris* une augmentation considérable du taux d'autofécondation, plus de 8 fois supérieur à celui observé dans des peuplements de plus grande taille, mais aussi un accroissement du taux de graines avortées - 56 % contre 23 à 45 % - (Robledo-Arnuncio, Alia et al., 2004).

La discontinuité des milieux peut aussi se traduire par une diminution du succès reproducteur (nombre de graines pleines/cône) de 38 % des peuplements les plus faibles en taille, comme le montrent O'Connell et al. (2006b) chez *Picea glauca* ou Ledig et al. (2005) chez *Abies bracteata*. Ces équipes expliquent ces valeurs observées dans les populations les plus petites par des quantités limitantes de pollen dues à l'absence d'apports de pollen extérieur ainsi que par une augmentation de l'autofécondation. On peut rapprocher ces résultats de ceux de Wang (2003) qui observe, dans 3 peuplements de hêtre de petite taille (24 à 99 adultes) et partiellement isolés, des taux de graines vides de 21 à 30 % imputables à une augmentation de l'autofécondation. En année moyennement florifère, des distances de 250 à 3 000 m entre îlots boisés suffisent à provoquer des différences significatives dans le nombre de graines pleines par cône chez *Picea glauca*. O'Connell et al. (2006b) émettent l'hypothèse que des fortes productions de pollen pourraient toutefois limiter voire annuler cet effet tout comme une taille minimum de reproducteurs par peuplement (plus de 180 tiges pour *Picea glauca*). Une baisse du succès reproducteur, couplée à la rareté d'épisodes de fortes productions de graines et à des possibilités limitées de dissémination de celles-ci, peut entraîner des difficultés de renouvellement des peuplements les plus isolés et les moins nombreux, voire leur disparition (Ledig et al., 2005).

La rareté des milieux favorables et/ou leur disposition particulière (comme les ripisylves de formes linéaires) n'interdit pas les flux de pollen entre peuplements comme le montrent Sato et al. (2006) pour une espèce anémophile tempérée de ripisylve (*Cercidiphyllum japonicum*), puisque 29 % des graines fécondées l'étaient par des arbres extérieurs au peuplement étudié. La présence d'individus isolés le long des berges de cours d'eau pourrait contribuer à connecter des peuplements distincts et donc à limiter leur isolement. Gömöry et Paule (2002) n'écarterent pas non plus cette hypothèse dans le cas de l'aulne glutineux, autre espèce de ripisylve.

Mais d'autres qui infirment ces hypothèses...

Contrairement à Holtken et al. (2003), Bacles et al. (2005) n'observent ni différenciation entre peuplements de frêne isolés ni perte de diversité au sein des peuplements et attribuent ce résultat à des flux de pollen efficaces à longue distance. Ce résultat est confirmé par ceux de O'Connell et al. (2006a, 2007) sur *Picea glauca* avec la mise en évidence de nuages polliniques non différenciés assurant la fécondation des peuplements isolés et contribuant à la diversité génétique des graines produites, même dans les peuplements de faible effectif. Craft et Ashley (2007) parlent même de «nuages polliniques régionaux» dans le cas de *Quercus macrocarpa* et Schuster et Mitton (2000) indiquent des distances de dispersion efficaces de pollen de plusieurs kilomètres pour *Pinus flexilis*. Wang (2003) attribue également à une forte capacité de dispersion du pollen les taux élevés d'alofécondation observés dans des hêtraies partiellement isolées (140 à 500 m de distance par rapport à la hêtraie la plus proche). De plus, Bacles et al. (2006) concluent à une capacité de dispersion des graines six fois supérieure à celle du pollen et capable d'assurer, elle aussi, une connectivité génétique entre bouquets isolés de frêne.

Sur *Picea rubens*, Rajora et al. (2000) trouvent que seule la population étudiée la plus réduite et la plus isolée se caractérise par un taux élevé d'autofécondation. Les autres petites populations disjointes (moins de 50 reproducteurs) présentent des taux d'alofécondation supérieurs à ceux de grandes populations continues. La diversité génétique de ces populations isolées est également comparable à celle des populations de la partie continue de l'aire naturelle, même si elles apparaissent plus différenciées. Rajora et al. (2000) rapprochent leurs résultats de ceux publiés sur d'autres espèces résineuses à populations fragmentées et réduites, comme *Picea omorika* qui subsiste depuis de nombreuses générations sous forme de petites populations sans perte significative de diversité.

Les résultats des études mentionnées sur le frêne ne sont contradictoires qu'en apparence car il convient de les rapporter au niveau d'isolement (distance entre îlots résiduels) des populations de frêne analysées : plusieurs kilomètres pour Holtken et al. (2003), de 600 m à 1,7 km pour Bacles et al. (2005). Il est donc vraisemblable que des conséquences génétiques apparaissent au-delà d'un seuil de distance d'isolement, variable selon les espèces et leur capacité de dispersion du pollen.

Les peuplements fragmentés présentent des proportions de lisières généralement plus élevées que des massifs continus de grande taille. L'importance de ces lisières dans des peuplements fragmentés de 1,6 à 6,3 hectares de *Acer saccharum* se traduit, selon Young et Merriam (1994), par de forts apports polliniques extérieurs sur les pourtours des boisements. Dans de tels îlots, les flux de pollen exogène se traduisent, chez les semis de un an, par un nombre de génotypes supérieur à celui observé en peuplements continus.

En conclusion...

L'ampleur de l'impact génétique dû à l'isolement dépend donc à la fois de la taille des peuplements, de leur degré d'isolement, de la capacité de dispersion du pollen mais aussi de celle des graines. Or les rapports de dispersion pollen/graines varient considérablement d'une espèce à l'autre en fonction des modes de dispersion et des caractéristiques physiques des graines propres à chaque taxon (Streiff et al., 1998). En conséquence, même si les espèces anémophiles s'avèrent elles aussi sensibles à la fragmentation des milieux, des flux de gènes restent possibles pour limiter ces effets quand l'aptitude à la dispersion des graines est élevée et quand les graines sont libérées en l'absence de feuillage des autres espèces (Sato et al., 2006).

Le cas particulier de plantations d'exotiques. Parfois de faible taille et intégrées dans des massifs forestiers d'essences autochtones, les plantations d'exotiques constituent un autre scénario d'isolement et de fragmentation de milieu. Si l'importance (en nombre, en surface) des boisements ou reboisements réalisés avec une essence exotique ou allochtone a contribué à créer des massifs continus de grande taille (cas du Douglas en Limousin ou dans le Morvan par exemple), nombreuses sont cependant les plantations de quelques hectares disséminées dans un paysage agricole ou dans des massifs forestiers composés d'autres essences qui jouent alors un rôle d'écran. Ce type d'isolement mérite donc d'être examiné dès lors que le renouvellement de tels boisements est envisagé sous forme de régénération naturelle (choix technique prôné dans de nombreux pays européens) ou que ces peuplements sont considérés comme des peuplements porte-graines potentiels. Konnert et Ruetz (2006) attribuent à cet isolement relatif et à l'absence de flux importants de pollen extérieur la qualité médiocre (taux de graines pleines, taux de germination, poids de 1 000 graines) et la variabilité interannuelle de cette qualité de graines récoltées dans des peuplements bavarois de Douglas de quelques hectares seulement. Ces auteurs déconseillent le classement de tels peuplements comme source de graines récoltables. Nous n'avons malheureusement pas trouvé de publications analysant plus particulièrement les conséquences génétiques de cette forme d'isolement sur la régénération naturelle.

II.2 - La structure spatiale du peuplement reproducteur

Dans un peuplement donné, le régime de reproduction (c'est à dire la manière dont s'assemblent ovules et grains de pollen qui les fécondent) dépend notamment de la densité locale des arbres florifères, des distances entre arbres, mais aussi d'autres facteurs (El-Kassaby et Jaquish, 1996 ; Burczyk et Prat, 1997 ; Garcia et al., 2005) comme :

- l'écologie de la reproduction, la phénologie de floraison (étalée ou concentrée dans le temps), la fécondité et l'aptitude à l'auto fécondation ;
- la présence ou non de barrières physiques à la dispersion du pollen. Une libération de pollen avant feuillaison facilite la circulation de ce dernier entre arbres florifères. À l'inverse, la présence d'autres essences en mélange dans l'étage dominant - qui plus est si elles sont feuillées lors des phases d'émission de pollen - peut constituer de véritables écrans physiques à la dissémination du pollen entre tiges de la même espèce ;
- les conditions aérologiques, comme les vents dominants (pour les espèces anémophiles), régnant en période de floraisons.

Les flux de pollen, étudiés par le biais d'analyses de parenté à l'aide de marqueurs moléculaires sur les graines et/ou les jeunes plants, permettent de caractériser le régime de reproduction, en estimant notamment le pourcentage d'autogamie et d'allogamie entre arbres voisins d'une même unité de gestion, le nombre et la diversité de pères différents qui pollinisent les arbres mères et la distance entre arbre mère et pères efficaces (voir Sagnard, 2001 pour le sapin pectiné).

Dans les peuplements naturels, les effets génétiques (aptitude plus ou moins marquée d'un génotype donné à fleurir et fructifier) et microstationnels (topographie, sol, climat) sont généralement confondus et guère

contrôlables⁵. En revanche, la répartition des individus dans une unité de gestion donnée dépendra pour l'essentiel des actions sylvicoles. En phase de mise en régénération, la structure du peuplement (régulière ou non), le mode de régénération (par trouées, par coupes progressives) et l'espacement entre semenciers vont ainsi conditionner le type de distribution spatiale des reproducteurs : en flots de tailles et de formes variées ou selon un maillage régulier. La composition du peuplement adulte à régénérer (pur ou mélangé) aura également des incidences sur la répartition spatiale des reproducteurs.

Comme le soulignent Robledo-Arnuncio et al. (2004) ou Garcia et al. (2005), la majorité des travaux réalisés à ce jour et portant sur les incidences de différentes méthodes de régénération sur le régime de reproduction ont comparé les caractéristiques génétiques moyennes du peuplement adulte à celles des populations de semis naturels constituant la génération suivante⁶. En revanche, l'impact de la structure spatiale du peuplement reproducteur, et particulièrement celui de la densité locale de tiges, sur les mouvements détaillés du pollen intra parcelle et entre parcelles n'a été abordé que plus récemment, notamment grâce au développement de nouvelles méthodes d'analyse de ces flux (Smouse et Sork, 2004). Ces méthodes permettent d'évaluer avec précision les éventuelles modifications du régime de reproduction dont les implications sont essentielles pour :

- la régénération naturelle. La qualité génétique des graines produites (taux de consanguinité, niveau d'hétérozygotie) et les conditions de dispersion - qui dépendront de la répartition spatiale des semenciers et des caractéristiques de dispersion des semences - conditionneront en effet la qualité génétique de la régénération naturelle (les semis).
- la récolte de semences en peuplements porte-graines. La qualité génétique des lots de matériel forestier de reproduction (MFR) obtenus par grimpage, sur houppiers d'arbres abattus (avant dispersion des semences) ou au sol (après dispersion des semences), dépendra là encore, de l'intensité et de la nature des flux de pollen au sein du peuplement.

II.2.1 - Espèces anémophiles

Une corrélation positive entre densité d'arbres florifères et taux d'allo fécondation (**Figure II.4**) a pu être mise en évidence pour certains taxons seulement (*Pinus ponderosa*, *Larix laricina*, *Picea engelmannii*, *Pinus sylvestris*), mais pour d'autres (*Pseudotsuga menziesii*, *Pinus jeffreyi*, *Abies lasiocarpa*, *Picea abies*) aucune relation de ce type n'a été détectée (voir détail des références sur résineux dans : El-Kassaby et Jaquish, 1996).

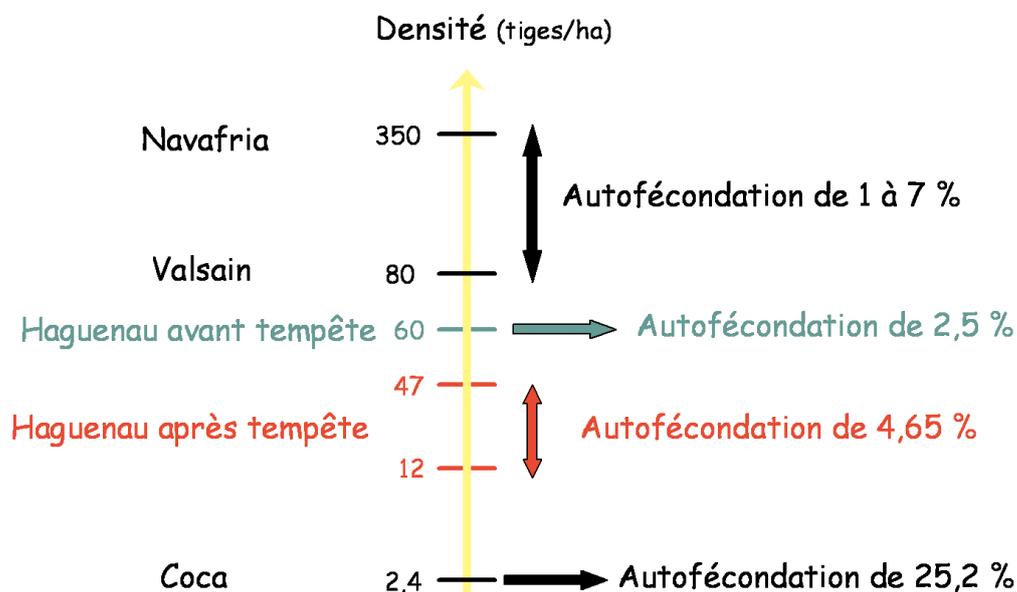


Figure II.4 : Incidences de la densité de tiges reproductrices sur le taux d'autofécondation de graines de pin sylvestre (Robledo-Arnuncio et al., 2004 ; Marjoux, 2005).

⁵ : En verger à graines par contre, le plan d'installation du verger permet de contrôler les micro-hétérogénéités du milieu.

⁶ : Ce sujet est abordé dans la 3^{ème} partie, § I.3.

Wang (2003) observe également le taux de graines autofécondées le plus élevé (12,9 %) dans la hêtraie la moins dense (51 adultes/ha) parmi les 3 peuplements analysés (51 à 90 tiges adultes/ha) ; de même pour Pichot et al. (2006) sur sapin pectiné, même si le niveau d'autofécondation varie fortement d'une mère à l'autre à densité égale de tiges.

Une analyse fine des flux de pollen intra peuplement de pin sylvestre permet à Robledo-Arnuncio et Gil (2005) de mettre en évidence des croisements privilégiés entre arbres proches d'un peuplement isolé. 43 % des embryons allofécondés sont ainsi issus de pollen provenant des 3 arbres les plus proches de l'arbre mère et 50 % du pollen efficace a parcouru une distance de moins de 10 m ; les plus proches voisins masquent les contributions des autres pollinisateurs plus éloignés. En peuplements à faible densité, la contribution collective d'un très faible nombre de mâles voisins représente une plus grande part du pollen fécondant un arbre mère, comparé à des populations plus denses : dans ce genre de situation, une mère capte le cumul des queues de dispersion des pollinisateurs situés à longue distance. Les résultats de Pichot et al. (2006) montrant l'augmentation de la diversité génétique à faible densité de reproducteurs (apparition de nouveaux allèles par exemple, sur pin sylvestre et frêne) ne sont pas contradictoires avec ceux de Robledo-Arnuncio et Gil (2005). Ils traduisent probablement le fait qu'une faible densité de tiges favorise une meilleure circulation du pollen intra peuplement mais aussi des apports polliniques extérieurs au peuplement analysé. Des contributions mineures d'un grand nombre de pères (7 à 19 pour 12 à 28 graines assignées par mère) s'ajoutent donc aux contributions polliniques majeures des plus proches voisins de chaque arbre mère. Pichot et al. (2006) soulignent toutefois le fait qu'une forte proportion de pollen dispersé à courte distance peut conduire à une auto-saturation pollinique des mâles les plus productifs, augmentant ainsi la probabilité d'autofécondation des pollinisateurs les plus importants (voir aussi : Farris et Mitton-1984 sur *Pinus ponderosa* et Shea-1987 sur *Picea engelmannii*).

Selon les sites et pour une même espèce (*Larix occidentalis*), on peut observer des résultats opposés : les effets conjugués d'une forte production de pollen l'année d'études, d'une période de dissémination du pollen concentrée dans le temps, de l'absence d'obstacles entre arbres florifères dans les parcelles à faible densité de tiges - ce qui favorise la circulation de l'air et donc du pollen - contribuent alors à annuler l'effet négatif de la distance entre arbres (El-Kassaby et Jaquish, 1996). De plus, la grande stochasticité des phénomènes météorologiques, notamment l'intensité et la direction des vents pendant les phases de libération du pollen (quelques jours parfois), contribue à la diversité des résultats obtenus sur différents sites avec différentes espèces (Robledo-Arnuncio et Gil, 2005). Des seuils de densité de reproducteurs, variables selon les espèces et les années, pourraient être responsables de l'apparente hétérogénéité des résultats observés dans ces divers travaux (Pichot et al., 2006).

Une autre conséquence de la faible densité de reproducteurs a pu être mise en évidence. Si Pichot et al. (2006) ne notent pas d'effet de la densité sur le taux de graines vides de pin sylvestre - tout comme Robledo-Arnuncio et al. (2004) -, sur sapin pectiné en revanche la diminution du nombre de semenciers augmente significativement le taux de graines vides par cône. En outre, chez le pin sylvestre, le nombre d'écaïlles fertiles par cône diminue significativement avec la densité de tiges (**Figure II.5**).

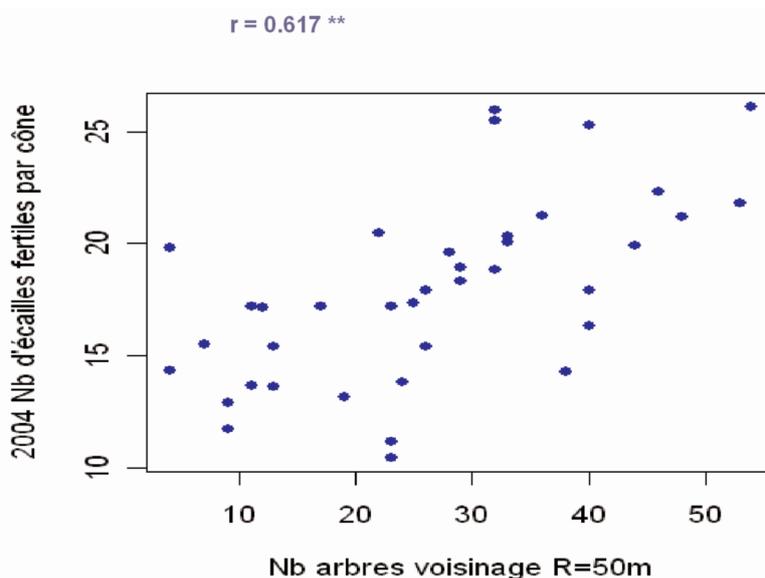


Figure II.5 : Relation entre la densité d'arbres reproducteurs dans un rayon de 50 m et le succès reproducteur 2004 mesuré par le nombre moyen d'écaïlles fertiles par cône chez le pin sylvestre en FD de Haguenau (Pichot et al., 2006)

II.2.2 - Espèces entomophiles

Chez les espèces étudiées - principalement des espèces tropicales⁷ mais aussi quelques espèces tempérées comme les fruitiers *Sorbus torminalis* (Oddou et al., 2006), *Prunus avium* ou *Prunus mahaleb* (Garcia et al., 2005) -, la densité d'individus et le polymorphisme sexuel (présence de tiges femelles et de tiges hermaphrodites) constituent les principaux facteurs affectant le régime de reproduction. Mais la densité seule ne suffit pas à expliquer les dispersions de pollen observées :

- les événements de pollinisation à longue distance ne sont pas rares (> 1 km), étant donnée la mobilité de nombreux pollinisateurs.
- des décalages phénologiques de floraison sont également observés chez les taxons entomophiles et peuvent constituer de véritables barrières à la reproduction. Cependant, une absence de synchronisation de floraison entre arbres voisins peut être compensée, chez *Sorbus torminalis*, par une plus grande distance moyenne de dispersion du pollen (Oddou et al., 2006).
- les individus hermaphrodites présentent un taux d'allo fécondation plus variables que les individus de sexe femelle et reçoivent (comme mère) du pollen d'un nombre plus faible de pères, en outre plus apparentés entre eux (Garcia et al., 2005).
- les individus de sexe femelle reçoivent plus fréquemment du pollen véhiculé à longue distance que les individus hermaphrodites (Garcia et al., 2005).
- même s'ils sont capables de longs déplacements, les pollinisateurs privilégient la prospection des arbres florifères les plus proches, notamment quand ils sont groupés en bouquets. Ils favorisent donc les croisements entre tiges situées à faibles distances. Le fait que les voisins les plus proches tendent à saturer le nuage pollinique d'un arbre mère donné peut être interprété comme une conséquence directe d'isolement par la distance, le pollen jouant un rôle actif et le récepteur (l'arbre mère) un rôle passif (Oddou et al., 2006).
- la saturation des nuages polliniques par les arbres les plus proches tend cependant à décroître avec la taille de l'arbre mère et l'abondance de sa floraison chez *S. torminalis*. L'arbre mère ne joue donc pas seulement un rôle passif de récepteur mais ses caractéristiques propres (dimension de houppier, intensité de floraison) vont attirer plus de pollinisateurs et sur des distances plus longues (Oddou et al., 2006).
- le nuage de pollen reçu par des arbres mères isolés provient de pollen transmis sur des distances significativement plus longues, est constitué de contributions paternelles plus équilibrées et moins apparentées (Garcia et al., 2005 ; Oddou et al., 2006).
- les conditions météorologiques régnant lors de la floraison conditionnent fortement l'activité des pollinisateurs et donc leurs déplacements.
- la densité du couvert végétal autour des arbres mères se traduit par une moins grande diversité des pères pollinisateurs. Un couvert dense constituerait un obstacle à la mobilité des pollinisateurs qui privilégieraient alors les déplacements entre arbres florifères voisins (Garcia et al., 2005).

➤... III - FLUX DE GÈNES À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE ET ENTRE TAXONS

La généralisation des échanges de matériel forestier (graines, plants) d'un massif, d'une région, d'un état, voire d'un continent à l'autre et l'impact des flux de gènes issus de ces transferts sur les ressources génétiques locales constituent l'une des principales menaces identifiées au niveau forestier (Ledig, 1992 ; voir aussi 1^{ère} partie). Conséquence de tels échanges, les massifs forestiers européens apparaissent le plus souvent constitués d'une mosaïque de boisements composée :

- de plantations d'espèces autochtones ou exotiques, à but de production intensive de bois, généralement constituées avec du matériel amélioré issu de programmes de sélection,
- des peuplements autochtones soumis à une gestion multifonctionnelle,
- de zones non exploitées, souvent à des fins de protection de milieux (Vallance, 1999 ; Lefèvre, 2004).

À l'échelle du paysage, ces massifs peuvent également jouxter des boisements d'origines diverses ou comporter, sur leurs lisières extérieures ou dans des zones de culture enclavées, des plantations fruitières ou ornementales d'espèces interfertiles.

⁷ : Sauf exception, aucune référence bibliographique concernant des espèces tropicales n'est mentionnée dans cette synthèse. Les travaux cités peuvent comporter des synthèses incluant les espèces tropicales ou utiliser des résultats concernant ces espèces dès lors que leurs caractéristiques biologiques sont proches de celles d'espèces tempérées.

Les conséquences écologiques d'introductions à grande échelle d'espèces forestières ont été étudiées dans des milieux qui initialement sont soit peu riches taxonomiquement - comme la Grande-Bretagne avec seulement 35 espèces indigènes, arborées et arbustives (Peterken, 2001) - ou au contraire présentent une grande richesse spécifique comme l'Australie (Kanowski et al., 2005). Parmi les impacts étudiés, les incidences génétiques relevées sont de divers ordres :

- la modification du génome des populations indigènes par celui de populations non indigènes de la même espèce, ou par celui de variétés améliorées incluant ou non des hybrides non indigènes et capables de croisements avec les populations locales ;
- le caractère invasif des espèces introduites et ses conséquences directes sous la forme de l'élimination des espèces indigènes par effet de compétition.

Les conséquences génétiques (dérive, consanguinité) de la destruction, ou au moins du morcellement, des habitats naturels liés à l'installation de plantations artificielles, avec comme corollaire la diminution du nombre et de la taille des populations indigènes restantes, ne sont cependant pas évoquées explicitement par Peterken (2001), Kanowski et al. (2005) ou d'autres auteurs. On peut considérer que l'analyse de l'impact de cette forme de fragmentation des milieux forestiers sur le régime de reproduction des espèces locales est traitée dans le cadre de l'étude plus générale des incidences de la fragmentation (voir § II de cette partie). Ainsi, l'existence de flux de gènes dus aux transferts de matériel végétal plus ou moins raisonnés et contrôlés, tout comme la diminution des flux de gènes des espèces autochtones - consécutive à la destruction ou au morcellement des habitats naturels - sont susceptibles d'influer, à l'échelle du paysage, sur la dynamique de la diversité génétique des arbres forestiers.

III.1 - Hybridation et introgression

Les phénomènes d'hybridation et d'introgression existent dans les populations forestières naturelles chez les eucalyptus, les fagacées, les ulmacées (*Ulmus minor* x *Ulmus pumila* - Cogolludo-Agustin et al., 2000), les rosacées (*Malus* : Coart et al., 2003 ; *Sorbus* : Oddou-Muratorio, 2002) et les salicacées mais aussi chez les gymnospermes : *Picea glauca* x *P. engelmannii*, *Picea sitchensis* x *P. glauca* (Bennuah et al., 2004), *Pinus sylvestris* x *P. uncinata* (Boratynski et al., 2003). L'hybridation peut avoir deux types de conséquences :

- la vigueur hybride, et dans ce cas on peut aller vers l'apparition d'une nouvelle espèce,
- ou, au contraire, la dépression d'hybridation (outbreeding depression) qui rend l'hybride moins performant que la moyenne des deux parents.

Dans le cas de transferts de MFR, ces déplacements de végétaux d'origine anthropique s'accompagnent souvent d'une mise en contact originale entre espèces ou provenances jusqu'alors isolées les unes des autres. Cette proximité géographique a généralement pour conséquences le développement de flux de gènes entre sources locale et introduites dès lors que les barrières à la reproduction sont levées.

D'origine naturelle ou humaine, les transferts d'individus - généralement visibles - ou d'allèles - le plus souvent ignorés - peuvent donc avoir pour conséquence une «assimilation génétique» par intégration du pool génétique des individus introduits dans celui des locaux et être assimilés à une forme d'invasion biologique du génome (Rhymer et Simberloff, 1996 ; Petit, 2004 ; Mallet, 2005). L'expression «assimilation génétique», qui présente le mérite de ne pas être connotée, à l'inverse d'autres termes souvent employés, comme contamination, infection, pollution génétique ou agression génétique (Rhymer et Simberloff, 1996) s'applique toutefois à des pas de temps longs. Elle nécessite en effet plusieurs générations de croisements en retour des hybrides avec une espèce parente ou des hybrides entre eux.

Les conséquences génétiques, sur l'adaptation locale, des flux de gènes consécutifs à tels transferts dépendent de la diversité génétique du pool de migrants, de leur niveau d'adaptation aux conditions locales mais aussi de la taille des populations locales (Lefèvre, 2005 ; **Figure II.6**). Selon les situations, l'introduction de nouveaux génotypes par migration naturelle ou transferts de matériel végétal, suivie d'hybridation avec les génotypes locaux, va :

- soit permettre un renforcement de population, augmenter sa diversité génétique et réduire le niveau de consanguinité. De telles conséquences sont attendues notamment de programmes de renforcement de populations.
- ou au contraire diluer la population d'origine dans une population plus vaste essentiellement composée

d'hybrides entre génotypes locaux et introduits, favoriser le poids de gènes mal-adaptés et réduire la taille efficace de la population locale si les reproducteurs locaux s'avèrent moins compétitifs que les individus introduits ou que les hybrides.

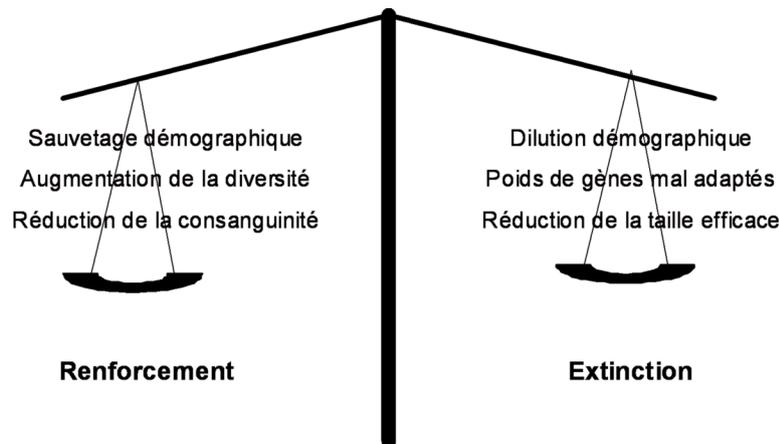


Figure II.6 : Effets possibles positifs («renforcement») ou négatifs («extinction») de l'introduction de nouveaux génotypes dans une population (traduit de Lefèvre, 2005).

Les processus génétiques et démographiques interfèrent donc fortement (Lenormand, 2002 ; Figure II.7). Aussi l'évaluation de l'impact des flux de gènes consécutifs à des transferts doit être raisonnée au cas par cas ; Lenormand (2002) souligne toutefois une tendance générale à la réduction des conséquences négatives de ces migrations sous l'effet de tout facteur contribuant à accroître l'efficacité de sélection locale.

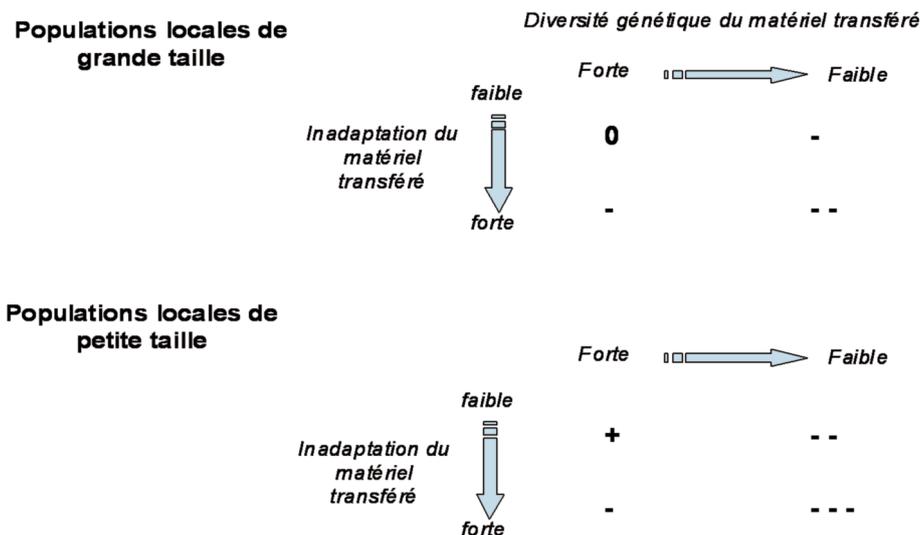


Figure II.7 : Conséquences génétiques et démographiques de transferts de matériel végétal sur une ressource locale, selon les niveaux de diversité génétique et d'adaptation du matériel transféré ; 0 : effet négligeable, + : impact positif, - impact négatif (traduit de Lefèvre, 2004).

Comme la production d'hybrides inter origines ou interspécifiques devient alors possible lors de transferts artificiels de matériel végétal, ces derniers peuvent être ou non fertiles et produire à leur tour des descendance viables par croisements avec les espèces parentes ou entre hybrides (Figure II.8). On notera toutefois que chez les arbres forestiers, ce processus d'hybridation nécessite de très longues périodes. Il convient donc de distinguer clairement deux types de cas :

- des situations d'hybridation naturelle ancienne qui ont pu, au fil des siècles produire des hybrides et leurs croisements en retour avec les espèces parentes ;

- des situations où l'homme est responsable d'hybridations récentes dont les conséquences observables ne portent que sur quelques générations.

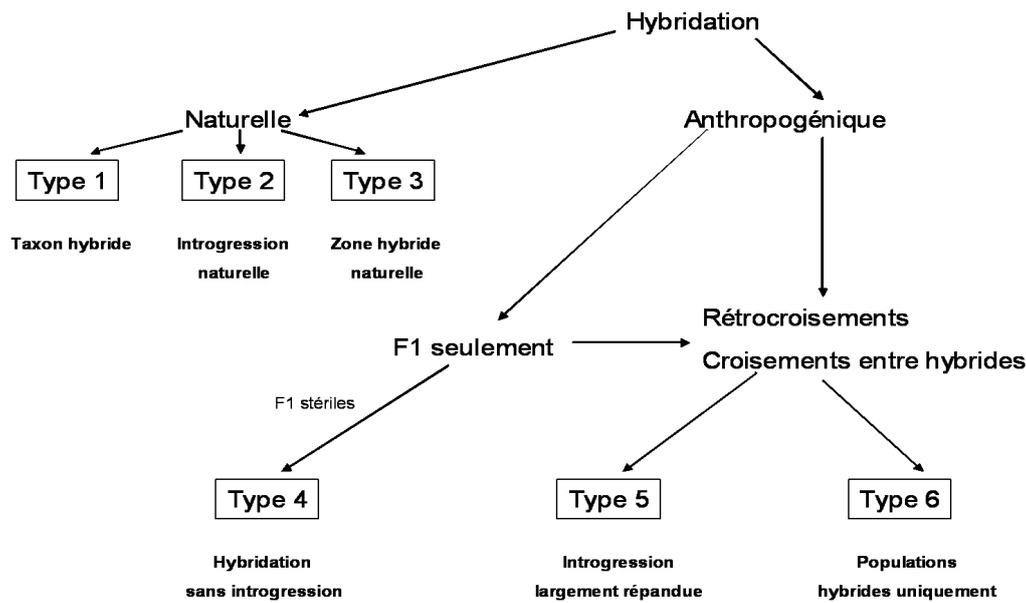


Figure II.8 : Différents types d'hybridations (traduit de Allendorf et al., 2001).

La prédiction de la valeur adaptative et des performances d'hybrides F1 entre espèces indigènes et exotiques ne peut être généralisée à partir des travaux existants et nécessite des expérimentations particulières au cas par cas (Barbour et al., 2006). Des recherches complémentaires doivent en particulier être conduites pour évaluer les effets de la sélection naturelle aux différents stades ontogéniques des hybrides produits afin de mieux évaluer les conséquences génétiques possibles de leur dissémination et de leur développement sur la végétation locale.

En conclusion, les effets de ces «assimilations génétiques» dépendront des effectifs relatifs des populations locales et introduites, du niveau de diversité et d'adaptation des populations introduites (Lefèvre, 2004), de la valeur adaptative ou du caractère polyploïde des hybrides qui peuvent alors concurrencer l'espèce indigène (Vilà et al., 2000).

III.2 - Compartiments sauvages et cultivés

On englobe ici, sous le terme «cultivé», les variétés fruitières (ex. : pommiers, poiriers ou cerisiers cultivés) et ornementales (ex. : *Populus nigra cv italica*) mais aussi tous les matériels forestiers de reproduction, quel que soit leur niveau de domestication.

On abordera les échanges entre compartiments sauvages et cultivés ainsi définis et les hybridations possibles qui peuvent en résulter dans les cas de figure suivants :

- flux de gènes des variétés fruitières ou ornementales vers la ressource forestière sauvage. Les flux de gènes depuis le compartiment sauvage vers le compartiment cultivé sont le plus souvent ignorés (Hu et al., 2002). Nous n'aborderons pas ce dernier cas,
- flux de gènes des matériels forestiers de reproduction (quel que soit leur niveau de domestication) vers la ressource forestière sauvage. Sont potentiellement concernés :
 - les échanges entre ressource végétale autochtone en place et provenances transférées de la même espèce autochtone. Entrent dans ce cadre les flux géniques entre boisements naturels des principales essences sociales autochtones (chênes, hêtre, pin maritime ou sapin pectiné) d'une région de provenance donnée et les semis ou plantations réalisés avec des MFR transférés depuis une autre région de provenance,
 - les échanges entre ressource végétale autochtone et matériel introduit par semis ou plantations, allochtone ou exotique (termes synonymes d'un point de vue biologique). De nombreuses plantations ont été réalisées avec des variétés forestières améliorées issues de vergers à graines (épicéa commun, mélèze d'Europe, pin sylvestre) ou les variétés clonales (merisier) ; elles peuvent aujourd'hui se situer à proximité immédiate de peuplements naturels de la même espèce,

- les échanges entre peuplements allochtones ou exotiques eux-mêmes, voire entre variétés forestières améliorées elles-mêmes. Dans les grands massifs artificiels de Douglas par exemple (Limousin, Morvan), pour partie parvenus à maturité et susceptibles d'être renouvelés par voie de régénération naturelle, des flux de gènes entre plantations provenant de graines récoltées dans l'aire naturelle (seed zones), dans des peuplements français porte-graines et en vergers à graines sont en effet désormais possibles.

Outre leurs conséquences génétiques, les flux de gènes rendus possibles entre compartiments sauvages et cultivés peuvent également avoir un impact plus large sur les communautés biologiques (Schweitzer et al., 2004) suite à la création d'hybrides dont les caractéristiques nouvelles (architecture, composition chimique des feuilles) agiront à leur tour sur le milieu, en modifiant par exemple l'activité biologique des sols et les cycles de certains éléments minéraux. Ce point a été abordé dans la 1^{ère} partie, il ne sera pas repris ici.

III.2.1 - Effets possibles de la domestication

Les flux de gènes et les possibilités d'introgression entre variétés domestiquées et leurs parents sauvages constituent une préoccupation forte dans le domaine agricole (Ellstrand et al., 1999). Leurs conséquences sont diverses : apparition d'adventices résistantes, disparition de sources sauvages. Elles dépendent également de l'ancienneté et de l'intensité de la domestication et de la différenciation qui en découle entre variétés cultivées et origines sauvages (Otero-Arnaiz et al., 2005). Les arbres forestiers, longtemps confrontés aux seuls effets génétiques de perturbations humaines extensives, n'ont subi pour leur part que récemment, et pour quelques espèces seulement, des efforts importants de domestication sous la forme de programmes d'amélioration génétique et de sélection plus ou moins intensifs. De la récolte d'arbres sans aucune amélioration (les fruitiers disséminés par exemple), à la sélection phénotypique de peuplements avec transferts de graines (chênes, hêtre, sapin pectiné), à la production de variétés populations (pins, épicéa commun), et enfin à la création d'hybrides intra et interspécifiques, les niveaux de domestication sont extrêmement variables (Lefèvre, 2005).

Dans une récente synthèse bibliographique et à la lumière des travaux menés sur les plantes agricoles, Lefèvre (2004) estime que la domestication peut, de manière générale, réduire la diversité génétique de trois manières :

- une dérive génétique, aux effets aléatoires sur l'ensemble du génome, due au faible effectif d'individus composant les populations d'amélioration. Ses conséquences, notamment la perte d'allèles rares, sont comparable à celles des effets de fondation constatés lors d'épisodes de colonisation naturelle (un petit nombre de graines ou de boutures s'installent dans un site donné après dissémination) ou d'introduction par l'Homme - volontairement ou accidentellement - de quelques individus d'une espèce donnée. La perte d'allèles rares peut avoir des conséquences importantes quand ils sont associés à une résistance aux pathogènes par exemple (Yanchuk, 2001). Si une réduction de la diversité est parfois observée chez certaines espèces cultivées (le pois par ex.), la domestication peut aussi se traduire par une augmentation de la différenciation entre populations cultivées par rapport aux populations sauvages. Les mélanges de populations et une sélection divergente expliqueraient ce constat. Tel est le cas par exemple pour *Spondias purpurea* L., espèce arborée d'Amérique centrale domestiquée pour ses fruits et dont le degré de différenciation entre populations cultivées et populations sauvages dépend du niveau de domestication (Miller et Schaal, 2006).
- une sélection directionnelle agissant 1) sur un nombre limité de gènes majeurs responsables d'une grande part de la variance phénotypique, 2) sur de nombreux gènes «mineurs» dont l'effet individuel est limité sur les caractères sélectionnés mais dont les effets additionnés contrôlent l'essentiel de la variance phénotypique, et enfin 3) sur des gènes neutres non directement soumis à la sélection mais associés aux gènes sélectionnés (c'est le «selective sweep» décrit dessous).
- une perte d'allèles pour des loci localisés à proximité de ces gènes d'intérêt et fortement liés à ces derniers, même s'ils n'interviennent pas pour les caractères sélectionnés («selective sweep effect»). Cette perte semble limitée, d'une part en raison du petit nombre de gènes d'intérêt concernés et d'autre part de l'effet de la sélection surtout sur la partie régulatrice de ces gènes et non sur leur partie codante. Seule une très faible part du génome est donc concernée par d'éventuels effets de «selective sweep».

Chez les arbres forestiers, l'intensité de sélection varie selon les programmes et les espèces : d'une simple sélection phénotypique à la création d'hybrides interspécifiques et à l'extrême aux arbres génétiquement modifiés (cas très marginal). L'analyse du cas des plantes cultivées et la diversité génétique élevée chez les arbres forestiers (voir 1^{ère} partie) laissent cependant penser que l'impact, sur les ressources génétiques sauvages, des

processus de sélection-domestication sera très réduit (Lefèvre, 2004)⁸. Ces conclusions sont en particulier confirmées pour *Eucalyptus globulus* en Australie, avec seulement une perte d'allèles rares (Jones et al., 2006). Pour Brown (1992), l'érosion de la diversité génétique est moins le résultat des programmes d'amélioration proprement dits que celui de l'utilisation à grande échelle de quelques variétés ayant connu un succès commercial.

III.2.2 - Variétés fruitières ou ornementales et ressource sauvage

Deux groupes d'espèces ont principalement fait l'objet de travaux sur les conséquences génétiques de possibles flux de gènes entre compartiments sauvages et cultivés : les fruitiers (pommier surtout) et les peupliers.

Les fruitiers sauvages constituent un exemple intéressant. En effet, leur complexité taxonomique et la culture de rosacées à des fins ornementales ou de production fruitière se sont traduites par des phénomènes d'hybridation et d'introgession (Coart et al., 2006). La fragmentation et la réduction des habitats naturels du pommier sauvage (*Malus sylvestris*) et l'hybridation possible avec les variétés cultivées de pommiers constituent les principales menaces pesant sur une ressource sauvage peu abondante et naturellement dispersée (Larsen et al., 2006). Grâce à la mise au point récente de marqueurs microsatellites, la distinction entre *M. sylvestris*, *M.x domestica* et leurs hybrides est désormais possible (Coart et al., 2003 ; Larsen et al., 2006 ; Coart et al., 2006). Les taux d'introgession mesurés en situation naturelle sont faibles à très faibles ; on peut supposer que les échanges entre compartiments sont encore trop récents (à l'échelle des arbres forestiers) pour se manifester significativement. Les flux de pollen seraient possibles dans les deux sens entre compartiments sauvage et cultivé et favorisés par l'utilisation locale de génotypes sauvages pour la production fruitière (Coart et al., 2006). Otero-Arnaiz et al. (2005) observent des résultats similaires au Mexique sur un cactus cultivé. Les déterminants biologiques et physiques du succès de l'introgession demeurent mal connus, tout comme l'impact évolutif de ces introgessions. L'éloignement physique entre pool cultivé (vergers) et individus sauvages (disséminés au sein de massifs boisés) et de possibles décalages phénologiques pour la floraison constituent des causes explicatives possibles du faible taux d'hybrides rencontrés (Coart et al., 2003 ; Larsen et al., 2006 ; Coart et al., 2006). La valeur adaptative et les performances de ces hybrides ne sont en outre pas connues actuellement.

On peut s'interroger de manière similaires pour d'autres espèces comme *Prunus avium* (Panda et al., 2003), *Sorbus torminalis* (Oddou-Muratorio, 2002) ou *Sorbus domestica* (Bariteau in Lefèvre, 2004). Dans le cas des *Sorbus* notamment, l'emploi à des fins cynégétiques ou ornementales de plants issus de graines récoltées sur un nombre très réduit de semenciers fructifères peut conduire à des flux polliniques intenses depuis ces plantations vers la ressource sauvage constituée le plus souvent, localement, de quelques individus seulement. Mais comme pour *Malus sylvestris*, l'effet de l'éloignement physique entre pool cultivé et individus sauvages et les conséquences de possibles décalages phénologiques pour la floraison mériteraient d'être évalués précisément.

Les peupliers se caractérisent à la fois par de nombreux cas d'hybridations naturelles, par la raréfaction de la ressource sauvage suite aux défrichements, à la destruction de ripisylves et à la régularisation de cours d'eau mais aussi par l'extrême abondance du cultivar *P. nigra cv italica* «San Giorgio» (le peuplier d'Italie à port fastigié, utilisé en brise-vents et à des fins ornementales) souvent planté dans des zones proches de celles où subsistent des *P. nigra* sauvages. *P. nigra cv italica* «San Giorgio» constitue un exemple très clair de l'impact génétique causé par le succès rencontré par une variété largement répandue (Brown, 1992) : des cas d'hybridations entre *P. nigra* sauvage et *P. nigra cv italica* «San Giorgio» ont été mis en évidence par des marqueurs moléculaires, y compris au sein de collections nationales de conservation *ex situ* de *P. nigra*. La sauvegarde de cette ressource génétique *P. nigra*, qui fait l'objet de programmes nationaux de conservation coordonnés au niveau international (EUFORGEN), doit donc intégrer cette cause d'hybridation entre ressource sauvage et variété cultivée, même si des décalages phénologiques conséquents dans une bonne partie de l'Europe du Nord limitent l'ampleur du phénomène (Van der Broek et al., 2005).

Les échanges géniques entre compartiments sauvages et cultivés affectent non seulement les arbres forestiers mais aussi les espèces de sous-étage comme le noisetier. Des hybrides entre *Corylus avellana*, *Corylus maxima* (l'avelinier) et les formes cultivées de ces espèces sont en effet signalées par Palmé et Vendramin (2002) à partir d'analyses de l'ADN chloroplastique par marqueurs microsatellites.

⁸ : Voir 3^{ème} partie, § III pour les comparaisons de diversité génétique entre populations naturelles, sélections phénotypiques (arbres plus), composantes de vergers à graines et leurs descendances.

III.2.3 - Matériels forestiers de reproduction et ressource sauvage

Les espèces forestières qui font l'objet de programmes de création variétale (pins, peupliers, eucalyptus notamment) sont généralement utilisées à large échelle sous la forme de plantations. Elles peuvent alors jouxter soit des peuplements naturels de ces mêmes taxons soit des peuplements naturels d'autres taxons interfertiles et générer, dès qu'elles atteignent la maturité sexuelle, d'éventuels flux de gènes vers ces compartiments sauvages avec des conséquences génétiques importantes, notamment pour les caractères adaptatifs (Hu et al., 2003). L'ampleur de possibles décalages phénologiques entre plantations et compartiment sauvage, l'isolement physique - en particulier pour les espèces sauvages disséminées - et les niveaux de compatibilité interspécifiques agissent comme facteurs limitant ces flux (Bechir et al., 2004). En revanche, la durée de vie des plantations de VFA constitue un facteur favorisant potentiellement de tels flux car ces boisements sont généralement exploités bien au-delà de la date de maturité sexuelle des tiges plantées. Ainsi, des taillis à courte rotation seront généralement exploités avant même qu'ils ne soient sexuellement matures ou ne produiront que très peu de pollen et de graines ; pour des VFA à durée de rotation beaucoup plus longues, leur production de pollen et de graines s'étalera sur de nombreuses années (Hu et al., 2003).

De plus, quand ces plantations parviennent à maturité, se pose la question de leur renouvellement : re-plantation avec une nouvelle variété améliorée (ou la même) ou régénération naturelle. Dans le premier cas, les éventuels flux de gènes en provenance des boisements naturels riverains n'auront aucune incidence sur la composition génétique du futur boisement ; en cas de régénération naturelle, ces flux de gènes peuvent potentiellement affecter les processus de reproduction au sein de ces plantations et modifier ainsi la composition génétique des semences et semis produits. Ils sont cependant généralement ignorés (Hu et al., 2003). Barbour et al. (2002) signalent cependant la production de graines hybrides F1 au sein de plantations d'eucalyptus introduits, consécutive à des flux de pollen provenant de boisements naturels d'autres espèces d'eucalyptus ; le taux d'hybrides produits est faible (0,15 %) et sans lien avec la distance à la source de pollen indigène. Navascués et Emerson (2007) identifient des flux de gènes importants depuis des peuplements naturels de *Pinus canariensis* vers des plantations de cette même espèce (taux d'immigration de 0,68 à 0,75). Les boisements autochtones contribueraient significativement à une augmentation du nombre moyen d'allèles au sein de la régénération naturelle qui se met en place dans les plantations artificielles de première génération, par rapport à celui mesuré dans ces mêmes plantations mères.

Échanges entre ressource végétale autochtone et matériel introduit par semis ou plantations, allochtone ou exotique.

Parmi les espèces plus particulièrement étudiées, figure *P. nigra* dont la ressource est menacée par l'utilisation de nombreuses variétés cultivées (hybrides intra et interspécifiques) créées à partir d'espèces indigènes ou non, en plantations (clonales) à but de production de bois dans des zones alluviales proches des ripisylves où subsistent les populations sauvages de *P. nigra*. La mise en évidence de flux de gènes entre compartiments sauvages et cultivés (ici les peupleraies) a d'abord été soupçonnée par la découverte d'hybrides spontanés identifiés par leur phénotype (Cagelli et Lefèvre, 1995). L'ampleur du phénomène d'introgression sauvage-cultivé n'a cependant pu être approchée qu'avec le développement de marqueurs enzymatiques puis nucléaires et chloroplastiques (Benetka et al., 1998 ; Fossati et al., 2003 ; Van den Broeck et al., 2004 ; Van den Broeck et al., 2005 ; Khasa et al., 2005). Ces mêmes techniques ont été utilisées pour évaluer l'impact de *P. nigra* cv *italica* sur la ressource naturelle de *P. nigra* (voir § ci-dessus). Quelle que soit la forme cultivée considérée (alignements, plantations), on peut en l'état actuel des connaissances souligner les points suivants (Dowkiv, comm. pers.) :

- l'introgression de *P. deltoides* (D) vers *P. nigra* (N), via les hybrides DxN, est possible, celle via les hybrides *P. deltoides* x *P. trichocarpa* est moins étudiée ;
- les taux d'introgression mesurés en situation naturelle sont souvent faibles ;
- le choix des marqueurs diagnostics, en nombre (identification d'hybrides de générations avancées) et en qualité (spécifiques de chaque compartiment sauvage ou cultivé), est très important pour mesurer l'ampleur de l'introgression ;
- les déterminants biologiques et physiques du succès de l'introgression demeurent mal connus. Du pollen au semis viable, différents filtres pré- et postzygotiques agissent et de nombreux paramètres peuvent contribuer au succès ou à l'échec de l'introgression (**Figure II.9**) ;
- l'impact évolutif de ces introgressions n'a pas encore été quantifié.

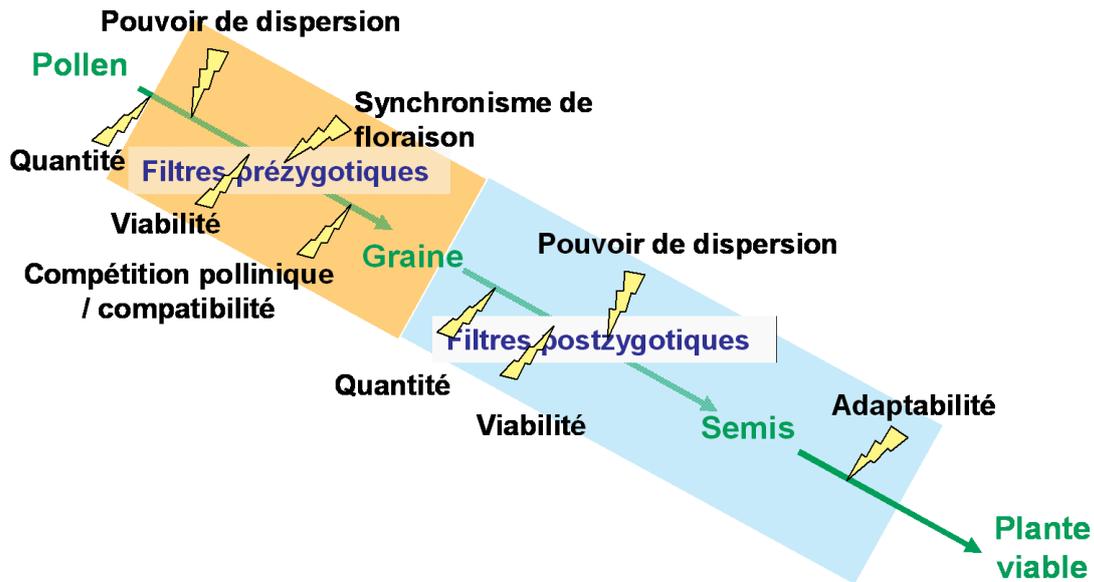


Figure II.9 : Paramètres clés du succès reproducteur lors d'hybridations, depuis la production de pollen jusqu'au semis viable (A. Dowkiw, comm. pers.).

Un scénario similaire à celui décrit pour *P. nigra* est observé en Tasmanie avec les eucalyptus indigènes (*E. ovata*, *E. viminalis*) confrontés d'une part à une réduction et d'un morcellement drastiques des habitats naturels et d'autre part à une extension rapide des plantations à l'aide d'espèces non indigènes comme *Eucalyptus nitens* (Barbour et al., 2002 ; Butcher et al. 2005). La faiblesse des barrières reproductives au sein de ce groupe d'espèces augmente en outre les risques de flux de gènes entre espèces natives et introduites. La mise en évidence (par marqueurs morphologiques et isozymes) de graines hybrides F1 en peuplement naturel de *E. ovata*, au moins jusqu'à 1 600 m des plantations artificielles de *E. nitens* illustre les capacités de dispersion du pollen d'un compartiment cultivé vers un peuplement indigène (Barbour et al., 2005). Cette production d'hybrides atteint 4,2 % des graines produites mais varie de 0,04 % à 16,4 % selon les arbres, sans que la distance à la source de pollen soit la cause majeure de telles variations ; des taux d'hybrides de 5 à 16 % sont toutefois observés à 150 m des plantations (Barbour et al., 2002). Ce taux dépend également de l'abondance de la floraison des plantations riveraines des peuplements naturels et de la surface relative de ces derniers. Il est enfin fortement influencé par l'ampleur des périodes communes de floraison entre espèces native et introduite, ce qui se traduit par des proportions variables d'hybrides selon les taxons indigènes impliqués dans l'hybridation (Barbour et al., 2006b). La variabilité génétique constatée, pour la phénologie de floraison, au sein même de l'espèce exotique peut aussi conduire à des aptitudes à l'hybridation différentes selon les variétés utilisées en reboisement.

Outre la production de graines hybrides, les flux de gènes entre plantations et peuplements naturels se traduisent par l'apparition de semis hybrides F1 au sein de ces derniers. La capacité de colonisation de ces hybrides dépend :

- de la capacité de dispersion des graines ;
- de leur aptitude à s'installer et à se développer dans le peuplement naturel en conditions de compétition avec notamment les semis de l'espèce autochtone (Smulders et al. 2008) ;
- de leur aptitude à fleurir et fructifier tôt, permettant alors des rétro croisements avec les espèces locales (Barbour et al., 2006).

Dans le cas des eucalyptus étudiés par ces auteurs, la sélection naturelle agit dès la germination, réduisant ainsi drastiquement la survie des individus hybrides. Leur croissance juvénile est en outre plus faible que celle des semis autochtones ; la compétition très forte dans la phase semis réduit leurs chances de survie et de développement ultérieurs. Enfin, l'état sanitaire des semis hybrides est moins bon, ce qui accroît leur sensibilité aux attaques de pathogènes et de parasites. La valeur adaptative des hybrides apparaît donc faible ; en revanche, la capacité d'hybrides à fleurir dès l'âge de 3 ans illustre un potentiel d'introgession dans ces zones de contact plantations - boisements naturels.

Échanges entre ressource végétale autochtone en place et provenances transférées de la même espèce autochtone.

La possibilité de flux de gènes entre ces compartiments peut être révélée en comparant, à l'aide de marqueurs moléculaires variables, généralement des marqueurs neutres, un peuplement adulte (naturel ou artificiel) et sa régénération naturelle. La présence au sein de la régénération d'allèles non identifiés dans le peuplement semencier, peut être attribuée à d'éventuels apports extérieurs provenant de boisements environnants autochtones ou non.

Maghuly et al. (2005) évoquent ainsi parmi les hypothèses possibles, celle de flux de gènes (pollen voire graines) entre plantations d'épicéa commun et boisements naturels des montagnes d'Autriche pour expliquer certaines de leurs différences de composition allélique. En l'absence de véritables marqueurs d'autochtonie des boisements, cette hypothèse d'apports de pollen et/ou de graines ne peut toutefois être totalement confirmée. Des flux de gènes à longues distances - tout à fait vraisemblables pour des espèces anémophiles et anémochores comme l'épicéa commun ou le pin sylvestre - ne peuvent en effet être exclus, sauf à caractériser finement (nombre élevé de marqueurs hypervariables) un vaste territoire correspondant à l'échelle spatiale de ces flux.

Navascués et Emerson (2007) attribuent l'augmentation de la diversité neutre (nombre d'allèles et d'haplotypes) observée entre une plantation de *Pinus canariensis* et sa régénération naturelle apparue en sous-étage à des flux de gènes provenant de boisements naturels autochtones de la même espèce et situés dans le voisinage. L'absence fréquente de données sur l'origine du matériel végétal utilisé et la taille parfois réduite de ces plantations doivent amener les gestionnaires forestiers à s'interroger sur les risques potentiels de renouvellement d'un boisement à partir d'une base génétique trop réduite. Quand ce renouvellement est envisagé par régénération naturelle, ces flux importants des boisements autochtones vers la plantation peuvent alors atténuer ou compenser de faibles niveaux de diversité non souhaités.

Les travaux de Schmidting et Myszewski (2003) sur *Pinus taeda* confirment la réalité de flux de gènes possibles, de part et d'autre de la vallée du Mississippi, entre provenances locales et transférées. Alors que les flux de gènes naturels, par dissémination du pollen, se produisent de l'ouest vers l'est sous l'effet des vents dominants, des transferts importants de MFR dans le sens inverse se traduisent par une réduction sensible de la distance génétique entre provenances occidentales et orientales depuis les années 1920. Schmidting et Myszewski attribuent cette évolution aux flux de gènes entre provenances massivement mises en contact lors de plantations qui, bien qu'exploitées par coupe rase pour la production de pâte à papier, produisent du pollen avant leur abattage. Des croisements fréquents entre provenances occidentales W et orientales E pourront se traduire par des incorporations d'allèles susceptibles de modifier, à terme, les comportements (résistance aux pathogènes, croissance, résistance à la sécheresse) des populations naturelles W et E, et donc leurs caractéristiques adaptatives.

De tels échanges entre ressource végétale autochtone en place et provenances transférées de la même espèce autochtone constituent une menace pour la conservation *in situ* de certaines espèces, surtout quand leur aire naturelle est fortement réduite et fragmentée alors que leur utilisation commerciale à des fins diverses (production, ornement) est intense. L'exemple de *Pinus radiata*, qui occupe de très faibles surfaces en Californie mais a été et est encore largement planté dans le monde, est à cet égard particulièrement significatif avec la ré-introduction éventuelle, en Californie, de variétés cultivées issues de programmes de sélection développés dans divers pays du monde (Rogers 2004).

Échanges entre peuplements allochtones ou exotiques eux-mêmes.

La jeunesse de la plupart des boisements artificiels réalisés en Europe, dont une partie seulement arrive aujourd'hui à maturité, et le caractère encore plus récent des plantations réalisées à partir de variétés forestières améliorées (VFA), explique la rareté d'études portant sur les flux de gènes entre boisements allochtones ou exotiques. Pourtant, les interrogations croissantes des gestionnaires publics et privés sur le mode de renouvellement de ces premières générations (re-plantation ou régénération naturelle) conduiront nécessairement à quantifier ces flux. En effet, si un propriétaire choisit la voie de la régénération naturelle, il utilisera pour constituer la génération suivante :

- le produit de croisements non contrôlés entre arbres reproducteurs appartenant à cette variété et/ou de croisements entre ces derniers et des reproducteurs de la même espèce situés au voisinage et appartenant ou non à la même variété. Les flux de pollen efficaces entrent ici en jeu et les capacités de dispersion du pollen chez la plupart des espèces forestières facilitent de tels échanges.

- les semis issus de graines produites dans des peuplements voisins plus ou moins proches. Les flux de graines efficaces interviennent alors, via le vent ou tout autre moteur de dissémination des semences.

Le cas des cédraines à *Cedrus atlantica* et *Cedrus libani* du sud-est de la France, étudiées par Fady et al. (2003), constitue un exemple intéressant et rare d'étude de flux de gènes entre espèces exotiques introduites, dans ce cas à la fin du XIX^{ème} siècle. Les auteurs montrent que la présence d'arbres isolés ou de plantations d'une de ces espèces à proximité de boisements de l'autre espèce se traduit, en conditions naturelles, par la production non seulement d'un pourcentage détectable et non négligeable de graines hybrides *C. atlantica* x *C. libani* mais aussi par celle d'hybrides viables et reproducteurs.

Un autre cas, moins documenté cependant, peut être cité, celui de *Pinus caribaea* et ses hybrides avec *Pinus elliottii* et *Pinus taeda* en Chine, trois espèces exotiques introduites et plantées dans la région du Zhangjiang. Une étude visant initialement à comparer la diversité génétique de plantations et de peuplements dans leur aire d'origine (Zheng et Ennos, 1999), a en effet montré la présence de marqueurs d'ADN chloroplastique de *Pinus elliottii* et de *Pinus taeda* dans des descendances maternelles récoltées en plantation de *Pinus caribaea*. Si les auteurs n'excluent pas la présence de graines des espèces pures *Pinus elliottii* et *Pinus taeda* dans les lots analysés, ils n'écartent pas non plus la présence de graines hybrides issues de fécondation libre entre des plantations pures de ces trois espèces.

Dans les deux cas, se trouve posé le problème du renouvellement et de la gestion à long terme de telles populations en partie hybrides (place à réserver aux hybrides par rapport à l'une des espèces initialement introduites), ainsi que leur rôle dans la filière graines et plants comme éventuels peuplements producteurs de semences.

III.3 - Cas particulier des arbres génétiquement modifiés

Le domaine des végétaux génétiquement modifiés reste encore marginal chez les arbres forestiers⁹, en raison du faible nombre d'espèces impliquées, principalement des genres *Populus*, *Eucalyptus* ou *Pinus* (Hoenicka et Fladung, 2006), et des surfaces concernées, encore limitées à des expérimentations, sauf en Chine (**Figure II.10**) où plusieurs centaines d'hectares sont déjà plantés en divers peupliers transgéniques (FAO, 2004). Les principaux caractères visés sont la vigueur (Jing et al., 2004), les modifications des propriétés du bois (diminution du taux de lignine), la réduction de la phase d'immaturité sexuelle, l'induction de la stérilité, la résistance aux parasites (Merkle et al., 2007), la résistance aux herbicides, la tolérance aux conditions climatiques extrêmes et la phytoremédiation de sols contaminés (Hoenicka et Fladung, 2006 ; FAO, 2004).

Il existe aujourd'hui une littérature abondante sur les flux de gènes entre espèces génétiquement modifiées et espèces sauvages dans le domaine agricole (voir synthèse dans Pilson et Prendeville, 2004). Mais, comparés aux plantes annuelles génétiquement modifiées, les arbres forestiers présentent une longue durée pendant laquelle des flux de gènes sont possibles à partir de plantations transgéniques (Williams et Davis, 2005). En conséquence, les échanges entre arbres génétiquement modifiés (AGM) et massifs environnants composés de la même espèce ou d'espèces interfertiles peuvent donc potentiellement se produire sur plusieurs années. L'utilisation de tels arbres en plantations à courte rotation, donc susceptibles d'être exploités avant qu'ils ne produisent des quantités importantes de graines et de pollen, réduirait cependant l'ampleur des flux de gènes. En revanche, la restauration de populations d'espèces menacées de disparition, le plus souvent suite à des introductions de pathogènes exotiques au sein de leur aire naturelle, et ce grâce à la ré-introduction d'individus génétiquement modifiés, est récemment présentée comme un scénario intéressant : la dispersion vers les populations sauvages de gènes de résistance introduits par transgénèse constituerait une stratégie de conservation en soi (Merkle et al., 2007). On peut cependant douter de la pertinence d'une telle stratégie de conservation, probablement pas durable (résistance à 1 seul gène) et conduisant à inonder le pool génétique à conserver par le seul génotype transformé (Ne voisin de 1).

Le modèle de simulation spatiale de flux de gènes développé par DiFazio et al. (2004) sur peupliers, à l'échelle du paysage sur une zone d'étude de 25 km² et sur une période de plusieurs dizaines d'années, montre l'importance majeure, selon le gène modifié, des flux à longue distance, de la compétitivité et de la fertilité des arbres transgéniques. Celui de Williams et Davis (2005) met en évidence l'importance relative des surfaces occupées tant

⁹ : Consulter à ce sujet la synthèse FAO : Preliminary review of biotechnology in forestry, including genetic modification (2004). Site <http://www.fao.org/docrep/008/ae574e/ae574e00.htm>

par les plantations génétiquement modifiées que par les boisements naturels environnants de *Pinus taeda*. Ces modèles reposent cependant sur des hypothèses encore peu complexes, notamment sur les modifications éventuelles de la valeur adaptative des individus transgéniques, comparée à celle des individus sauvages. Les échanges de gènes verticaux (entre individus sexuellement compatibles) peuvent certes être limités par la production et la commercialisation d'individus transgéniques stériles ; cette solution ne constitue pas pour autant une garantie totale et paraît difficilement envisageable sur de très grandes surfaces. Les échanges de gènes horizontaux (entre individus sexuellement incompatibles), notamment entre arbre génétiquement modifié et son cortège mycorrhizien, sont possibles mais non encore démontrés (Hoenicka et Fladung, 2006), même si certains travaux indiquent que les barrières au transfert, à l'incorporation et à la transmission des gènes modifiés sont si fortes qu'elles rendent extrêmement improbables ce type d'échanges entre organismes (Gay et Gillespie, 2005).

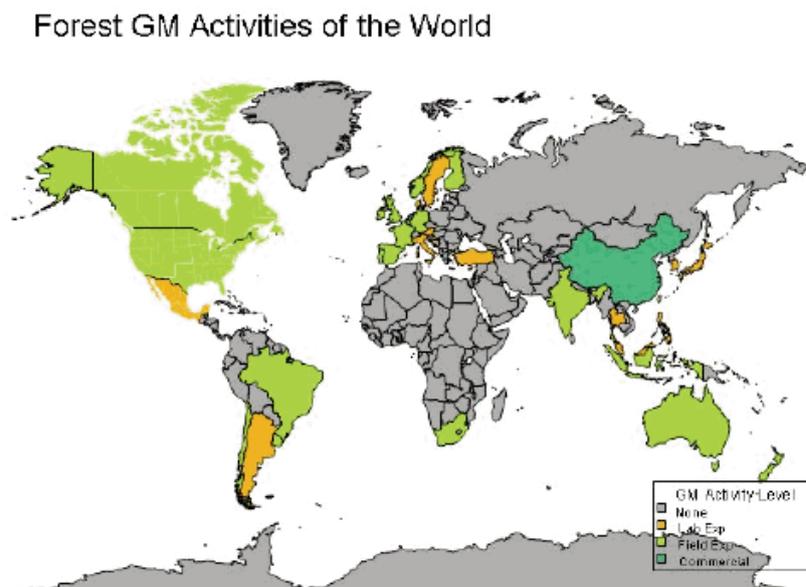


Figure II.10 : Présence d'arbres forestiers génétiquement transformés, par pays. En gris : aucun, en orange : dispositifs expérimentaux seuls, en vert clair : essais au champ, en vert foncé : plantations commerciales (source : Site FAO <http://www.fao.org/docrep/008/ae574e/ae574e00.htm>).

Les facteurs de risque à prendre en compte ne se réduisent donc pas aux seuls mécanismes de dispersion (taux et distances). Le taux de croisement entre des arbres génétiquement modifiés et des individus sauvages, la probabilité de survie de ces AGM ou de ceux de leurs descendants qui comporteraient les gènes modifiés, la viabilité à long terme de ces AGM en conditions naturelles et les éventuels effets délétères des gènes modifiés sur les populations sauvages constituent également des paramètres importants pour évaluer l'impact des AGM (Smouse et al., 2007).

►.... IV - CONCLUSIONS

La phase de renouvellement d'un peuplement forestier constitue une étape clé de la transmission du patrimoine héréditaire d'une génération à l'autre. La production de semences issues des croisements entre individus sexuellement matures va dépendre, en quantité et en qualité (taux d'autofécondation, d'hétérozygotie et d'introgession), de facteurs externes mais aussi des caractéristiques propres du peuplement reproducteur. Parmi les facteurs externes, les variations temporelles et spatiales des conditions pédoclimatiques et des populations de pollinisateurs, ajoutées à l'ampleur de ces variations, vont favoriser ou non l'expression des potentialités florifères et/ou fructifères de chaque individu. On peut également considérer comme facteur externe les flux de gènes provenant de peuplements voisins, naturels ou introduits par plantations, du même taxon ou de taxons interfertiles. Ces contributions extérieures en pollen, influencées par le degré de fragmentation des peuplements, vont interférer avec les flux de gènes entre reproducteurs du peuplement et apporter un patrimoine génétique éventuellement différent.

Par ailleurs, un peuplement reproducteur se caractérise par sa composition en espèces avec leurs mécanismes de reproduction propres, par l'ensemble de ses génotypes et enfin par l'emplacement de ces derniers au sein du

peuplement. Le régime de reproduction sera fortement influencé à la fois par les capacités florifères et fructifères propres à chaque tige adulte mais aussi par leur répartition spatiale. Selon leur degré de proximité, la présence d'écrans physiques joués par d'autres taxons en mélange, leur aptitude à s'interféconder et les possibilités de diffusion du pollen, certains croisements seront privilégiés, favorisant ainsi la transmission d'une partie seulement du patrimoine héréditaire initial. Les interactions entre ces paramètres et les facteurs externes évoqués plus haut se traduiront *in fine* par un grand nombre de combinaisons possibles entre reproducteurs.

Le gestionnaire forestier ne maîtrise bien entendu pas les variations aléatoires des conditions de milieu, qu'il s'agisse des conditions climatiques annuelles lors des épisodes de fécondation ou des dynamiques de populations de pollinisateurs dans le cas d'espèces entomophiles par exemple. De plus, il ne contrôle généralement pas les potentiels florifères et fructifères de ses semenciers même si ses interventions sylvicoles visent à stimuler l'expression de ces potentiels en favorisant notamment l'éclaircissement des houppiers. En outre, il ne peut guère maîtriser les flux de gènes extérieurs provenant des tiges parvenues à maturité sexuelle et situées à proximité, même si la nature des MFR employés en boisements au sein d'un massif résulte de choix techniques évidents. En revanche, par la sélection des tiges du peuplement, dans le cadre d'un mode de traitement sylvicole et de ses modalités d'éclaircies, le gestionnaire va modifier la répartition spatiale des reproducteurs (nombre, densité locale), affectant ainsi très sensiblement le régime de reproduction et donc les caractéristiques génétiques des semences produites.

Les conséquences génétiques de la variabilité temporelle de fertilité mâle et femelle des arbres forestiers sont désormais bien connues chez de nombreuses espèces. Les outils permettant de caractériser en détail les flux de gènes tant à l'intérieur d'un peuplement qu'entre peuplements ont fait l'objet de progrès récents considérables et deviennent accessibles aujourd'hui à des coûts sans cesse décroissants. Les incidences de la répartition spatiale des reproducteurs sur ces flux de gènes et sur le régime de reproduction méritent encore d'être étudiées en raison des caractéristiques biologiques propres à chaque taxon et de la diversité des situations sylvicoles rencontrées (gamme de densité de tiges, composition et degré de fragmentation des peuplements notamment).

➤... V - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., and Aizen M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* **9** : 968-980.

Aldrich, P. R. and J. L. Hamrick (1998). «Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic.» *Science (Washington)* **281** : 103-105.

Allendorf F. W., Leary R. F., Spruell P., and Wenburg J. K. (2001). The problems with hybrids : setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* **16** : 613-622.

Bacles C. F. E., Lowe A. J., and Ennos R. A. (2004). Genetic effects of chronic habitat fragmentation on tree species : the case of *Sorbus aucuparia* in a deforested Scottish landscape. *Molecular Ecology* **13** : 573-584.

Bacles C. F. E., Burczyk J., Lowe A. J., and Ennos R. A. (2005). Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L. *Evolution* **59** : 979-990.

Bacles C. F. E., Lowe A. J., and Ennos R. A. (2006). Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science (Washington)* **311** : 628.

Barbour R. C., Potts B. M., and Vaillancourt R. E. (2005). Pollen dispersal from exotic eucalypt plantations. *Conservation Genetics* **6** : 253-257.

Barbour R. C., Potts B. M., and Vaillancourt R. E. (2006). Gene flow between introduced and native Eucalyptus species : Early-age selection limits invasive capacity of exotic *E. ovata* x *nitens* F1 hybrids. *Forest Ecology and Management* **228** : 206-214.

Barbour R. C., Potts B. M., Vaillancourt R. E., and Tibbits W. N. (2006b). Gene flow between introduced and native Eucalyptus species : Flowering asynchrony as a barrier to F1 hybridisation between exotic *E. nitens* and native Tasmanian *Symphyomyrtus* species. *Forest Ecology and Management* **226** : 9-21.

Barbour R. C., Potts B. M., Vaillancourt R. E., Tibbits W. N., and Wiltshire R. J. E. (2002). Gene flow between introduced and native Eucalyptus species. *New Forests* **23** : 177-191.

- Beaulieu J., Deslauriers M., and Bergeron Y. (2003). Are old-growth forests from the Abitibi region an important reservoir of genetic diversity for white spruce in Quebec? *Information Report - Laurentian Forestry Centre, Quebec Region, Canadian Forest Service LAU-X-128* : 51-66.
- Bechir A., Mousadik A. E., and Pichot C. (2004). Diversité allozymique de peuplements de cyprès naturels et introduits au Maroc : conséquences pour la gestion des ressources. *Annales des Sciences Forestières* **61** : 669-676.
- Benetka V., Mottl J., Vackova K., Pospiskova M., and Dubsky M. (1999). Estimation of the introgression level in *Populus nigra* L. populations by means of isozyme gene markers. *Silvae Genetica* **48** : 218-223.
- Bennuah S. Y., Wang T., and Aitken S. N. (2004). Genetic analysis of the *Picea sitchensis* x *glauca* introgression zone in British Columbia. *Forest Ecology and Management* **197** : 65-77.
- Bila A. D. (2000). Fertility variation and its effects on gene diversity in forest tree populations. In «Forest Genetics and Plant Physiology», pp. 31, Swedish University of Agricultural Sciences, Umea.
- Boratynski A., Boratynska K., Lewandowski A., Golab Z., and Kicinski P. (2003). Evidence of the possibility of natural reciprocal crosses between *Pinus sylvestris* and *P. uliginosa* based on the phenology of reproductive organs. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **198** : 377-388.
- Bradshaw, R. H. W. (2004). «Past anthropogenic influence on European forests and some possible genetic consequences». *Forest Ecology and Management* **197** (1/3) : 203-212.
- Broeck A. V., Storme V., Cottrell J. E., Boerjan W., Bockstaele E. V., Quataert P., and Slycken J. V. (2004). Gene flow between cultivated poplars and native black poplar (*Populus nigra* L.) : a case study along the river Meuse on the Dutch-Belgian border. *Forest Ecology and Management* **197** : 307-310.
- Broeck A. V., Villar M., Bockstaele E. V., and Slycken J. V. (2005). Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives : evidence and consequences for native poplar populations. *Annales des Sciences Forestières* **62** : 601-613.
- Brown, A. H. D. (1992). «Human impact on plant gene pools and sampling for their conservation». *Oikos* **63** (1) : 109-118.
- Burczyk, J. L. and D. Prat (1997). Male reproductive success in *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) France : the effects of spatial structure and flowering characteristics. *Heredity* **79** : 638-647.
- Butcher P. A., Skinner A. K., and Gardiner C. A. (2005). Increased inbreeding and inter-species gene flow in remnant populations of the rare *Eucalyptus benthamii*. *Conservation Genetics* **6** : 213-226.
- Cagelli, L. and F. Lefevre (1995). The conservation of *Populus nigra* and gene flow with cultivated poplars in Europe. *Forest Genetics* **2** : 135-144.
- Coart E., Glabeke S. V., Loose M. D., Larsen A. S., and Roldan-Ruiz I. (2006). Chloroplast diversity in the genus *Malus* : new insights into the relationship between the European wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) and the domesticated apple (*Malus domestica* Borkh.). *Molecular Ecology* **15** : 2171-2182.
- Coart E., Vekemans X., Smulders M. J. M., Wagner I., Van Huylenbroeck J., Van Bockstaele E., and Roldan-Ruiz I. (2003). Genetic variation in the endangered wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) in Belgium as revealed by amplified fragment length polymorphism and microsatellite markers. *Molecular Ecology* **12** : 845-857.
- Cogolludo-Agustin M., Agundez D., and Gil L. (2000). Identification of native and hybrid elms in Spain using isozyme gene markers. *Heredity* **85** : 157-166.
- Craft K. J., and Ashley M. V. (2007). Landscape genetic structure of bur oak (*Quercus macrocarpa*) savannas in Illinois. *Forest Ecology and Management* **239** : 13-20.
- DiFazio S., Slavov G., J.Burczyk, Leonardi S., and Strauss S. (2004). Gene flow from tree plantations and implications for transgenic risk assessment. In «Plantation forest biotechnology for the 21st century» (C. M. Walter C, Ed.), pp. 405-422, Research Signpost, TC 37-661 2, Fort Post Office, Trivandrum 695023, Kerala, India, Kerala, India.
- Dodd, M. E. and J.Silvertown (2000). «Size-specific fecundity and the influence of lifetime size variation upon effective population size in *Abies balsamea*». *Heredity* **85** (6) : 604-609.
- Edwards, D. G. W. and Y. A. El-Kassaby (1996). «The biology and management of coniferous forest seeds : genetic perspectives». *Forestry Chronicle* **72** (5) : 481-484.

- El-Kassaby, Y. A. (2000). Effect of forest tree domestication on gene pools. *Forest conservation genetics : principles and practice* : 197-213.
- El-Kassaby, Y. A. and B. Jaquish (1996). «Population density and mating pattern in western larch». *Journal of Heredity* **87** : 438-443.
- Ellstrand N. C., Prentice H. C., and Hancock J. F. (1999). Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30** : 539-563.
- Elzinga J. A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A. E., and Bernasconi G. (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **22** : 432-439.
- Fady B., Lefèvre F., Reynaud M., Vendramin G. G., Bou Dagher-Kharrat M., Anzidei M., Pastorelli R., Savouri A., and Bariteau M. (2003). Gene flow among different taxonomic units: evidence from nuclear and cytoplasmic markers in Cedrus plantation forests. *TAG Theoretical and Applied Genetics* **107** : 1132-1138.
- FAO (2004). Preliminary review of biotechnology in forestry, including genetic modification, pp. 124, Forest Genetic Resources Working Paper FGR/59E. Forest Resources Development Service, Forest Resources Division., Rome, Italy.
- Farris M. A., and Mitton J. B. (1984). Population density, outcrossing rate and heterozygote superiority in ponderosa pine. *Evolution* **38** : 1154-1156.
- Finkeldey, R. and M. Ziehe (2004). «Genetic implications of silvicultural regimes». *Forest Ecology and Management* **197** (1-3) : 231-244.
- Fossati T., Grassi F., Sala F., and Castiglione S. (2003). Molecular analysis of natural populations of *Populus nigra* L. intermingled with cultivated hybrids. *Molecular Ecology* **12** : 2033-2043.
- Fournier N., Rigling A., Dobbertin M., and Gugerli F. (2006). Faible différenciation génétique, à partir d'amplification aléatoire d'ADN polymorphe (RAPD), entre les types de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) d'altitude et de plaine dans les Alpes à climat continental. *Annales des Sciences Forestières* **63** : 431-439.
- Freckleton, R. P. (2002). «Chaotic mating systems». *Trends in Ecology and Evolution* **17** (11) : 493-495.
- Garbaye, J. and P. Leroy (1974). «Influence de la fertilisation sur la production de glands en forêt de Bercé et forêt de Boulogne». *Revue Forestière Française* **XXVI** (3) : 223-228.
- Garcia C., Arroyo J. M., Godoy A., and Jordano P. (2005). Mating patterns, pollen dispersal, and the ecological maternal neighbourhood in a *Prunus mahaleb* L. population. *Molecular Ecology* **14** : 1821-1830.
- Gay P. B., and Gillespie S. H. (2005). Antibiotic resistance markers in genetically modified plants : a risk to human health ? *The Lancet Infectious Diseases* **5** : 637-646.
- Geburek T., and Konrad K. (2008). Why the Conservation of Forest Genetic Resources has not worked ? *Conservation Biology* **22** : 267-274.
- Gram W. K., and Sork V. L. (1999). Population density as a predictor of genetic variation for woody plant species. *Conservation Biology* **13** : 1079-1087.
- Gram W. K., and Sork V. L. (2001). Association between environmental and genetic heterogeneity in forest tree populations. *Ecology* **82** : 2012-2021.
- Gömöry D. and Paule L. (2002). Spatial and macrogeographical differentiation of black alder (*Alnus glutinosa* Gaertn.) populations. *Forest Ecology and Management* **160** : 3-9.
- Gregorius H. R., Hattemer H. H., and Bergmann F. (1983). Experiences with and presumable limitations of identifying forest reproductive material. *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* **155** : 201-214.
- Gregorius H. R., Krauhausen J., and Muller-Starck G. (1986). Spatial and temporal genetic differentiation among the seeds in a stand of *Fagus sylvatica* L. *Heredity* **57** : 255-262.
- Healy, W. M., A. M. Lewis, et al. (1999). «Variation in red oak acorn production». *Forest Ecology and Management* **116** : 1-11.
- Herrera C. M., and Bazaga P. (2008). Adding a third dimension to the edge of a species'range : altitude and genetic structuring in mountainous landscapes. *Heredity* **100** : 275-285.

- Hilfiker K., Gugerli F., Schütz J. P., Rotach P., and Holderegger R. (2004). Low RAPD variation and female-biased sex ratio indicate genetic drift in small populations of the dioecious conifer *Taxus baccata* in Switzerland. *Conservation Genetics* **5** : 357-365.
- Hoenicka, H. and M. Fladung (2006). «Biosafety in *Populus* spp. and other forest trees: from non-native species to taxa derived from traditional breeding and genetic engineering». *Tree Genetics & Genomes* **20** : 131-144.
- Holtken A. M., Tahtinen J., and Pappinen A. (2003). Effects of discontinuous marginal habitats on the genetic structure of common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Silvae Genetica* **52** : 206-211.
- Hu X. S., Zeng W., and Li B. (2003). Impacts of one-way gene flow on genetic variance components in a natural population. *Silvae Genetica* **52** : 18-24.
- Irwin A. J., Hamrick J. L., Godt M. J. W., and Smouse P. E. (2003). A multiyear estimate of the effective pollen donor pool for *Albizia julibrissin*. *Heredity* **90** : 187-194.
- Iwasa, Y. and A. Satake (2004). «Mechanisms inducing spatially extended synchrony in mast seeding : the role of pollen coupling and environmental fluctuation». *Ecological Research* **19** : 13-20.
- Jing Z. P., Gallardo F., Pascual M. B., Sampalo R., Romero J., de Navarra A. T., and Canovas F. M. (2004). Improved growth in a field trial of transgenic hybrid poplar overexpressing glutamine synthetase. *New Phytologist* **164** : 137-145.
- Jones T. H., Steane D. A., Jones R. C., Pilbeam D., Vaillancourt R. E., and Potts B. M. (2006). Effects of domestication on genetic diversity in *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management* **234** : 78-84.
- Jump, A. S. and J. Peñuelas (2006). «Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree». *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA* **103** (21) : 8096-8100.
- Kang K. S., Bila A. D., Harju A. M., and Lindgren D. (2003). Estimation of fertility variation in forest tree populations. *Forestry* **76** : 329-344.
- Kang K. S., Bila A. D., Lindgren D., and Choi W. Y. (2001). Predicted drop in gene diversity over generations in the population where the fertility varies among individuals. *Silvae Genetica* **50** : 200-205.
- Kanowski J., Catterall C. P., and Wardell-Johnson G. W. (2005). Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management* **208** : 359-372.
- Khasa D., Pollefeys P., Navarro-Quezada A., Perinet P., and Bousquet J. (2005). Species-specific microsatellite markers to monitor gene flow between exotic poplars and their natural relatives in eastern North America. *Molecular Ecology Notes* **5** : 920-923.
- Knapp E. E., Goedde M. A., and Rice K. J. (2001). Pollen-limited reproduction in blue oak : implications for wind pollination in fragmented populations. *Oecologia* **128** : 48-55.
- Koenig, W. D. and M. V. Ashley (2003). «Is pollen limited ? The answer is blowin' in the wind». *Trends in Ecology and Evolution* **18** (4) : 157-159.
- Kon H., Noda T., Terazawa K., Koyama H., and Yazaka M. (2005). Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. *Journal of Ecology* : 1-8.
- Konnert, M. and A. Behm (1999). «Genetische Strukturen einer Saatgutpartie-Einflussfaktoren und Einflussmöglichkeiten». *Beitr. Forstwirtschaft.u.Landsch.ökol.* **33** (4) : 152-156.
- Konnert, M. and W. Ruetz (2006). «Genetic aspects of artificial regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in Bavaria». *European Journal of Forest Research* **125** (3) : 261-270.
- Krouchi F., Derridj A., and Lefevre F. (2004). Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *Forest Ecology and Management* **197** : 181-189.
- Larsen A. S., Asmussen C. B., Coart E., Olrik D. C., and Kjaer E. D. (2006). Hybridization and genetic variation in Danish populations of European crab apple (*Malus sylvestris*). *Tree Genetics & Genomes* **2** : 86-97.
- Ledig F. T. (1992). Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* **63** : 87-108.
- Ledig F. T., Hodgskiss P. D., and Johnson D. R. (2005). Genetic diversity and seed production in Santa Lucia fir (*Abies bracteata*), a relict of the Miocene broadleaved Evergreen Forest. *Conservation Genetics* **7** (3) : 383-398.

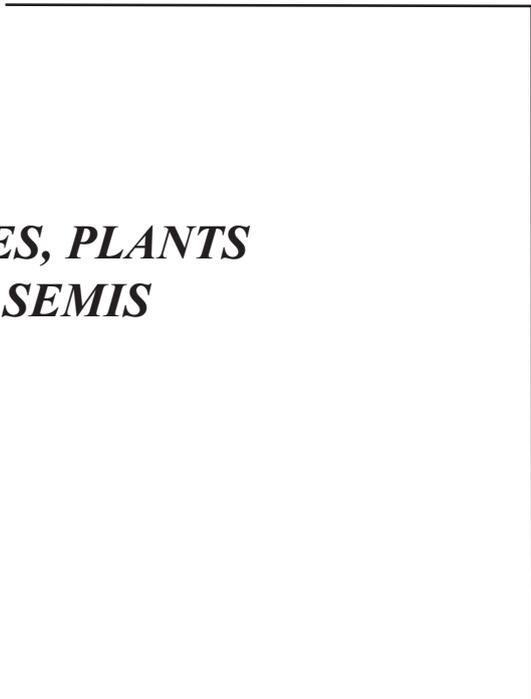
- Lefevre, F. (2004). «Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review». *Forest Ecology and Management* **197** (1-3) : 257-271.
- Lefevre F. (2005). Monitoring evolutionary changes in forest trees: general concept and a case study in European black poplar (*Populus nigra* L.). *Crop Wild Relative* : 4-6.
- Lenormand T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* **17** : 183-189.
- Linhart Y. B., Mitton J. B., Sturgeon K. B., and Davis M. L. (1981). Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Hereditas* **46** : 407-426.
- Lowe A. J., Boshier D., Ward M., Bacles C. F. E., and Navarro C. (2005). Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* **95** : 255-273.
- Maghuly F., Pinsker W., Praznik W., and Fluch S. (2006). Genetic diversity in managed subpopulations of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Forest Ecology and Management* **222** : 266-271.
- Mallet, J. (2005). «Hybridization as an invasion of the genome». *Trends in Ecology and Evolution* **20** (5) : 229-237.
- Marjoux, A. (2005). Rôle de la densité d'arbres reproducteurs sur la qualité génétique des graines : cas d'une régénération naturelle de pin sylvestre. *Ecosystèmes terrestres et action de l'Homme*. Orléans: **33 p.**
- Mathiasen P., Rovere A. E., and Premoli A. C. (2007). Genetic structure and early effects of inbreeding in fragmented temperate forests of a self-incompatible tree, *Embothrium coccineum*. *Conservation Biology* **21** : 232-240.
- Merkle S. A., Andrade G. M., Nairn C. J., Powell W. A., and Maynard C. A. (2007). Restoration of threatened species: a noble cause for transgenic trees. *Tree Genetics & Genomes* **3** : 111-118.
- Miller A. J., and Schaal B. A. (2006). Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* **15** : 1467-1480.
- Mitton J. B. (1992). The dynamic mating systems of conifers. *New Forests* **6** : 197-216.
- Mitton, J. B. and R. M. Jeffers (1989). «The genetic consequences of mass selection for growth rate in Engelmann spruce». *Silvae Genetica* **38** (1) : 6-12.
- Mosseler A., Major J. E., and Rajora O. P. (2003). Old-growth red spruce forests as reservoirs of genetic diversity and reproductive fitness. *Theoretical and Applied Genetics* **106** : 151-161.
- Nakanishi A., Tomaru N., Yoshimaru H., Manabe T., and Yamamoto S. (2005). Interannual genetic heterogeneity of pollen pools accepted by *Quercus salicina* individuals. *Molecular Ecology* **14** : 4469-4478.
- Navascués M., and Emerson B. C. (2007). Natural recovery of genetic diversity by gene flow in reforested areas of the endemic Canary Island pine, *Pinus canariensis*. *Forest Ecology and Management* **244** : 122-128.
- Nikkanen T., and Ruotsalainen S. (2000). Variation in flowering abundance and its impact on the genetic diversity of the seed crop in a Norway spruce seed orchard. *Silva Fennica* **34** : 205-222.
- O'Connell L. M., Mosseler A., and Rajora O. P. (2006a). Impacts of forest fragmentation on the mating system and genetic diversity of white spruce (*Picea glauca*) at the landscape level. *Heredity* **97** : 418-426.
- O'Connell L. M., Mosseler A., and Rajora O. P. (2006b). Impacts of forest fragmentation on the reproductive success of white spruce (*Picea glauca*). *Can J Bot* **84** : 956-965.
- O'Connell L. M., Mosseler A., and Rajora O. P. (2007). Extensive long-distance pollen dispersal in a fragmented landscape maintains genetic diversity in white spruce. *Journal of Heredity* **98** : 640-645.
- 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), pp. 97, Engref.
- Oddou-Muratorio S., Klein E., Demesure-Musch B., and Austerlitz F. (2006). Real time pattern of pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (Rosaceae). III. Mating patterns and the ecological maternal neighbourhood. *American Journal of Botany* **93** : 1650-1659.
- Oostermeijer J. G. B., Luijten S. H., and Nijs J. C. M. d. (2003). Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation* **113** : 389-398.

- Oshawa T., Tsuda Y., Saito Y., Sawada H., and Ide Y. (2007). Steep slopes promote downhill dispersal of *Quercus crispula* seeds and weaken the fine-scale genetic structure of seedlings populations. *Annales des Sciences Forestières* **64** : 405-412.
- Otero-Arnaiz A., Casas A., and Hamrick J. L. (2005). Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* **14** : 4313-4322.
- Owens J. N. (1995). Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. *Tree Physiology* **15** : 477-484.
- Palme, A. E. and G. G. Vendramin (2002). «Chloroplast DNA variation, postglacial recolonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana*». *Molecular Ecology* **11** (9) : 1769-1779.
- Panda S., Martin J. P., Aguinagalde A., and Mohanty A. (2003). Chloroplast DNA variation in cultivated and wild *Prunus avium* L : a comparative study. *Plant Breeding* **122** : 92-94.
- Peterken, G. F. (2001). «Ecological effects of introduced tree species in Britain». *Forest Ecology and Management* **141** : 31-42.
- Petit, R. J. (2004). «Biological invasions at the gene level». *Diversity and Distributions* **10** (3) : 159-165.
- Philippe G. (1989). «Intensification de la production de glands sur chêne sessile deux ans après une fertilisation complète - FD. Loches (37)». *Études Forêt Cemagref* **5** (Annales 1989) : 141-149.
- Philippe G., Baldet P., Héois B., and Ginisty C. (2006). «Reproduction sexuée des conifères et production de semences en vergers à graines». 573 p.
- Pichot C., Bastien C., Courbet F., Demesure-Musch B., Dreyfus P., Fady B., Frascaria-Lacoste N., Gerber S., Lefèvre F., Morand-Prieur M. E., Oddou S., Cros E. T. d., and Valadon A. (2006). Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. In «Des ressources partagées» (BRG, Ed.), pp. 277-297, Les Actes du BRG, La Rochelle.
- Pilson, D. and H. R. Prendeville (2004). «Ecological effects of transgenic crops and the escape of transgenes into wild populations». *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **35** : 149-174.
- Piovesan, G. and J. M. Adams (2005). «The evolutionary ecology of masting : does the environmental prediction hypothesis also have a role in mesic temperate forests ?» *Ecological Research* **20** : 739-743.
- Ranta H., Hokkanen T., Linkosalo T., Laukkanen L., Bondestam K., and Oksanen A. (2008). Male flowering of birch: Spatial synchronization, year-to-year variation and relation of catkin numbers and airborne pollen counts. *Forest Ecology and Management* **255** : 643-650
- Rajora O. P., Rahman M. H., Buchert G. P., and Dancik B. P. (2000). Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada. *Molecular Ecology* **9** : 339-348.
- Rhymer, J. M. and D. Simberloff (1996). «Extinction by hybridization and introgression». *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **27** : 83-109.
- Robledo-Arnuncio J. J., Alia R., and Gil L. (2004). Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology* **13** : 2567-2577.
- Robledo-Arnuncio J. J., Collada C., Alia R., and Gil L. (2005). Genetic structure of montane isolates of *Pinus sylvestris* L. in a Mediterranean refugial area. *Journal of Biogeography* **32** : 595-605.
- Robledo-Arnuncio J. J., and Gil L. (2004). Patterns of pollen dispersal in a small population of *Pinus sylvestris* L. revealed by total-exclusion paternity analysis. *Heredity* **94** : 13-22.
- Robledo-Arnuncio J. J., Smouse P. E., Gil L., and Alia R. (2004). Pollen movement under alternative silvicultural practices in native populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Forest Ecology and Management* **197** : 245-255.
- Rogers, D. L. (2004). «In situ genetic conservation of a naturally restricted and commercially widespread species, *Pinus radiata*». *Forest Ecology and Management* **197** (1-3) : 311-322.
- Rossetto M., Jones R., and Hunter J. (2004). Genetic effects of rainforest fragmentation in an early successional tree (*Elaeocarpus grandis*). *Heredity* **93** : 610-618.

- 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 en sciences, Université Aix - Marseille III.
- Satake, A. and Y. Iwasa (2002). «The synchronised and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling». *Journal of Ecology* **90** : 830-838.
- Sato T., Isagi Y., Sakio Y., Osumi K., and Goto S. (2006). Effect of gene flow on spatial genetic structure in the riparian canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* revealed by microsatellite analysis. *Heredity* **96** : 79-84.
- Scalfi M., Piovani P., Pioti A., Leonardi S., and Menozzi P. (2005). Effects of habitat fragmentation on genetic structure of beech populations in central Italy. In «The role of biotechnology for the characterisation and conservation of crop, forestry, animal and fishery genetic resources», FAO electronic forum on biotechnology in food and agriculture <http://www.fao.org/biotech/torino05.htm>, Turin, Italy.
- Schmidting R., and Myszewski J. (2003). Effect of large-scale movement of loblolly pine seed on genetic integrity of the species in its natural range. *Information Report - Laurentian Forestry Centre, Quebec Region, Canadian Forest Service* : 43-48.
- Schuster W. S., Alles D. L., and Mitton J. B. (1989). Gene flow in limber pine: evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect. *American Journal of Botany* **76** : 1395-1403.
- Schuster W. S. F., and Mitton J. B. (2000). Paternity and gene dispersal in limber pine (*Pinus flexilis* James). *Heredity* **84** : 348-361.
- Schweitzer J. A., Bailey J. K., Rehill B. J., Martinsen G. D., Hart S. C., Lindroth R. L., Keim P., and Whitham T. G. (2004). Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecology Letters* **7** : 127-134.
- Shea K. L. (1987). Effects of population structure and cone production on outcrossing rates in engelmann spruce and subalpine fir. *Evolution* **41** : 124-136.
- Slavov G. T., Howe G. T., and Adams W. T. (2005). Pollen contamination and mating patterns in a Douglas-fir seed orchard as measured by simple sequence repeat markers. *Can J For Res* **35** : 1592-1603.
- Smouse P. E., Robledo-Arnuncio J. J., and Gonzalez-Martinez S. C. (2007). Implications of natural propagule flow for containment of genetically modified forest trees. *Tree Genetics & Genomes* **3** : 141-152.
- Smouse, P. E. and V. L. Sork (2004). «Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches». *Forest Ecology and Management* **197** (1-3) : 21-38.
- Smulders M. J. M., Beringen R., Volosyanchuk R., Broeck A. V., Schoot J. v. d., Arens P., and Vosnam B. (2008). Natural hybridisation between *Populus nigra* L. and *P.x canadensis* Moench. Hybrid offspring competes for niches along the Rhine river in the Netherlands. *Tree Genetics & Genomes* **4** (4) : 663-675.
- Sork, V.L. (1993). «Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.)». *Vegetatio* **108** :133-147.
- Stoehr M., O'Neill G., Hollefreund C., and Yanchuk A. (2005). Within and among family variation of orchard and wild-stand progeny of interior spruce in British Columbia. *Tree Genetics & Genomes* **1** : 64-68.
- Stoehr M., Webber J., and Woods J. (2004). Protocol for rating seed orchard seedlots in British Columbia : quantifying gain and diversity. *Forestry* **77** : 297-303.
- Streiff, Ducouso, Lexer, Steinkellner, Gloessl, and Kremer (1999). Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology* **8** : 831-841.
- Szabadi, I. (2003). Quels sont les facteurs écologiques responsables de la variabilité phénologique de la floraison mâle et femelle ? Analyse chronologique d'une série de 18 années chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Aix-Marseille, DEA Biosciences de l'environnement et santé, option milieux continentaux : 39.
- Theodorou K., and Couvet D. (2006). Genetic load in subdivided populations: interactions between the migration rate, the size and the number of populations. *Heredity* **96** : 69-78.
- Vallance M. (1999). Effet des pratiques sylvicoles sur les ressources génétiques forestières. In «Conserver les ressources génétiques forestières en France» (E. T. d. C. coordonnateur, Ed.), pp. 17-21, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources Génétiques, Commission des Ressources Génétiques Forestières.
- Vila M., Weber E., and D'Antonia C. M. (2000). Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions* **2** : 207-217.

- Vornam B., Decarli N., and Gailing O. (2004). Spatial distribution of genetic variation in a natural beech stand (*Fagus sylvatica* L.) based on microsatellite markers. *Conservation Genetics* **5** : 561-570.
- Wang, K. (2003a). «Genetic diversity and temporal genetic structure in European beech (*Fagus sylvatica* L.)». *Silvae Genetica* **52** (3-4) : 100-106.
- Wang, K. (2003b). «Mating system in isolated stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.)». *Forest Genetics* **10** (2) : 159-164.
- Williams, C. G. and B. H. Davis (2005). «Rate of transgene spread via long-distance seed dispersal in *Pinus taeda*». *Forest Ecology and Management* **217** (1) : 95-102.
- Xie C. Y., and Knowles P. (1992). Male fertility variation in an open-pollinated plantation of Norway spruce (*Picea abies*). *Can J For Res* **22** : 1463-1468.
- Yanchuk A. D. (2001). A quantitative framework for breeding and conservation of forest tree genetic resources in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **31** : 566-576.
- Young A., Boyle T., and Brown T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Tree* **11** : 413-417.
- Young A. G., and Merriam H. G. (1994). Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* **72** : 201-208.
- Young A. G., Merriam H. G., and Warwick S. L. (1993). The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* **71** : 277-289.
- Zheng Y.-Q., and Ennos R. A. (1999). Genetic variability and structure of natural and domesticated populations of Caribbean pine (*Pinus caribaea* Morelet). *TAG Theoretical and Applied Genetics* **98** : 765-771.
- Ziehe M., Starke R., Hattemer H. H., and Turok J. (1998). Genetic structures in adult beech stands and among their seeds. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **169** : 91-99.

3^{ème} PARTIE



***GRAINES, PLANTS
ET SEMIS***

La partie précédente abordait les conditions de floraison et de fructification et les facteurs pouvant affecter le régime de reproduction d'une espèce donnée au sein d'un peuplement. Une fois réalisée la fécondation, les arbres fructifères peuvent être utilisés comme arbres semenciers dans le peuplement lui-même en vue d'obtenir son renouvellement par régénération naturelle. Sous l'effet de facteurs de dissémination, les semences produites se dispersent au sol et les semences efficaces (celles qui produiront des semis viables) produisent un nouveau peuplement dont les caractéristiques génétiques pourront différer de celles du boisement d'origine. Les arbres fructifères peuvent aussi faire l'objet de récoltes de semences en vue d'alimenter la filière Graines et Plants pour produire en pépinières des végétaux destinés à la plantation. Dans ce cas, les semences subissent plusieurs étapes de sélection, de tris et des traitements avant semis, élevage et commercialisation des plants, phase qui fait aussi l'objet de tris.

Cette partie est consacrée à l'étape de production de semences et de mobilisation de celles-ci et aux conséquences génétiques des choix techniques effectués tant en régénération naturelle qu'artificielle via la filière Graines et Plants.

➤... I - DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE EN RÉGÉNÉRATION NATURELLE

I.1 - Dispersion des semences

Si l'asymétrie entre flux de pollen et flux de graines, fréquente chez les arbres forestiers (Streiff *et al.*, 1998 ; Gerber *et al.*, 2004), se traduit généralement par une distance de dispersion du pollen plus forte que celle des graines, ces dernières peuvent cependant migrer depuis leur source de production (l'arbre mère) sur des distances parfois importantes.

L'étude des schémas de dispersion des semences porte le plus souvent sur une seule population et pour une année donnée (Clark *et al.*, 1999), en privilégiant les événements à courte distance et sans prendre en compte les effets microstationnels (Nathan et Muller-Landau, 2000). Ces limites peuvent considérablement réduire la portée des résultats car :

- elles négligent **les variations qui existent entre les populations**, d'ordre génétique ou de structure (peuplements purs ou mélangés, réguliers ou non), ou celles liées aux écarts interannuels de fertilité (voir 2^{ème} partie), variations sont souvent fortes dans le cas des arbres forestiers ;
- **la capacité de dispersion des graines à longue distance** chez de nombreuses espèces forestières et la gestion d'unités spatiales de faible taille unitaire (quelques hectares) doivent conduire à ne pas sous-estimer les événements de dispersion à longue distance ;
- elles s'intéressent peu ou pas à **la dispersion efficace des graines** qui est celle qui intéresse au premier plan le gestionnaire forestier. La capacité du milieu à retenir les graines à leur point d'arrivée, à favoriser leur germination et la croissance des jeunes plantules sont pourtant primordiales et ne doivent pas être négligées (Clark *et al.*, 1999 ; González-Martinez *et al.*, 2002 ; Sagnard *et al.*, 2007).

Cette étude des schémas de dispersion des semences peut être menée de différentes manières (Nathan et Muller-Landau, 2000) :

- **en suivant le devenir de graines préalablement marquées** depuis leur site de production (Pons et Posas, 2007) ou en suivant le vecteur principal de dissémination, oiseaux par exemple (Gomez, 2003) ;
- **en analysant, à l'aide de marqueurs génétiques**, les tissus de graines localisées après dispersion, afin d'identifier les arbres pères et/ou mères qui les ont produites (Iwaizumi *et al.*, 2007) ;
- **en interprétant les variations spatiales des quantités et densités de graines à l'aide des distances aux sources possibles de semences**. Des modèles mécanistiques à partir des caractéristiques des plantes et de leurs agents disperseurs ou phénoménologiques dans lesquels la densité de graines est modélisée en fonction de la distance à la source selon différentes familles de courbes (Sato et Hiura, 1998) sont utilisés selon les cas. Les modèles mécanistiques ont souvent été employés chez les espèces anémochores (Greene *et al.*, 1995 ; Greene *et al.*, 1996) ;
- **à partir de la dispersion observée des semis** (González-Martinez *et al.*, 2002 ; Burczyk *et al.*, 2004 ; Burczyk *et al.*, 2006), mais dans ce cas, il est difficile de séparer d'une part les effets de dispersion des graines et d'autre part les effets des processus biologiques intervenant postérieurement à la dispersion (prédation, mortalité précoce de plantules,...).

On distingue généralement les phénomènes de dispersion à longue distance de ceux intervenant à proximité immédiate de la source de graines car les facteurs qui interviennent dans les deux cas ne sont pas nécessairement les mêmes (prédation, vecteurs de dispersion par ex.). **La dispersion à longue distance est un évènement généralement rare dont les conséquences se font toutefois sentir sur la structuration spatiale de la diversité génétique des populations, sur la dynamique de fonctionnement en métapopulations ou sur les capacités invasives.**

Comprendre les mécanismes qui déterminent ces schémas de dispersion est essentiel. **La structuration spatiale du peuplement reproducteur, la production de graines et leurs modes de dissémination et l'impact des prédateurs de semences (vertébrés et invertébrés) expliquent ces schémas de dispersion** (Clark et Ji, 1995 ; Nathan et Muller-Landau, 2000 ; Ribbens et al., 1994 ; Nathan et Casagrandi, 2004) :

- la production de graines dépend du niveau de fertilité des individus, pour partie sous contrôle génétique mais aussi dépendant des conditions environnementales (voir 2^{ème} partie) et les variations interannuelles de fertilité peuvent se traduire par des schémas de dispersion différents (Houle 1998 cité par Nathan et Muller-Landau 2000) ;
- la dissémination des semences intervient à la fois par l'action directe des vecteurs de dispersion primaires mais aussi sous l'effet de disperseurs secondaires souvent négligés. 75 % des graines de pin maritime initialement dispersées par le vent sont ainsi ultérieurement déplacées par des animaux sur une période d'une semaine (González-Martinez et al., 2002). Goto et al. (2006) n'excluent pas le rôle des cours d'eau comme facteur secondaire de dispersion à longue distance des samares de *Fraxinus mandshurica*, espèce de ripisylve ;
- la pression des prédateurs de semences favorise plutôt la dispersion efficace à courte et/ou longue distance (au détriment des dispersions à distance intermédiaire), selon le type de dispersion des graines, la nature et la mobilité des prédateurs (Nathan et Casagrandi, 2004).

Cette capacité de dispersion des semences peut être influencée par leurs caractéristiques physiques propres (forme, poids, présence d'ailes, ...), par des vecteurs de transport divers (eau, vent, animaux) parfois complémentaires et par les variations temporelles de ces vecteurs (Nathan et al., 1999). **La topographie peut également jouer un rôle non négligeable**, soit directement dans le cas de graines lourdes chutant au sol puis entraînées vers le bas en cas de pente forte (Oshawa et al., 2007), soit indirectement par les conditions aérologiques générées par la topographie (domaine qui demeure encore non documenté).

Enfin, rappelons que **la présence finale de semis (la dispersion efficace)** sur une zone donnée ne dépend pas de la seule capacité de dispersion des semences mais aussi de divers autres facteurs : caractéristiques micro-environnementales plus ou moins favorables à la germination, compétition entre semis, prédation avant et après dispersion, compétition entre arbre mère et semis (Nathan et Muller-Landau, 2000).

I.1.1. - Espèces anémochores

Chez les résineux, quelques travaux souvent anciens et basés sur le piégeage de graines au sol montrent une faible dispersion des graines dont la majorité tombent à l'aplomb des houppiers des semenciers. Ainsi, sur douglas 61 % des semences tombent à moins de 30 mètres de l'arbre mère et 87 % à moins de 80 m (Gashwiler, 1969). Sankey (2008) mesure également des distances moyennes de 84 m d'apparition de semis en milieu ouvert à partir de lisières mais trouve également des cas de dispersion efficace supérieures à 300 m ; il cite en outre les travaux de Hermann et Lavender (1965) qui mentionnent des distances de dispersion de graines de douglas pouvant atteindre jusqu'à 2 000 m. Sur pin sylvestre, Guittet et Laberche (1974) montrent, pour un arbre adulte isolé, que le nombre et la densité de graines sont maximaux à l'aplomb du houppier (de 0 à 5,5 m du tronc) et atteignent respectivement 11 900 graines et 125 graines/m². Ces valeurs décroissent ensuite régulièrement avec la distance au houppier : 50 % des graines libérées sont ainsi dispersées à moins de 10,5 m du tronc et moins de 10 % à plus de 18 m. Yazdani et Lindgren (1992) estiment que 25 % des semis de pin sylvestre présents à moins de 5 m d'un adulte proviennent de ce dernier ; cette proportion chute de moitié entre 5 et 10 m. Castro et al. (1999) observent également que la très grande majorité des graines de pin sylvestre libérées tombent au sol à l'aplomb du houppier de l'arbre mère. De même pour Sagnard et al. (2007) qui piègent 50 % des graines à moins de 15 m de l'arbre-mère chez le sapin pectiné et à moins de 7 m chez le hêtre ; chez *Cryptomeria japonica*, Takahashi, Tani et al. (2008) évaluent à 60 m la distance de dispersion efficace de la moitié des graines.

De plus, Guittet et Laberche (1974) ne mettent en évidence aucune relation significative entre distance de

dispersion et viabilité des graines. Ces résultats sont confortés par ceux de Debain et *al.* (2003) qui n'observent pas non plus, chez le pin sylvestre, de relation entre capacité de dissémination des semences et performance des plantules.

Des travaux plus récents, analysant les vents et les caractéristiques aérodynamiques des semences, montrent que plusieurs types de facteurs peuvent modifier les courbes de dispersion des semences d'espèces anémochores :

- la structure du milieu (ouvert, fermé) agit sur les flux d'air, en particulier la vitesse horizontale des vents, et modifie les distances de dispersion des semences. Ces dernières sont considérablement réduites en milieu dense (Nathan, Horn et *al.*, 2001) ;
- la masse de la graine (sous fort effet maternel) est inversement proportionnelle à la capacité de dissémination chez le pin sylvestre (Debain et *al.*, 2003) et les caractéristiques associées à la dissémination (surface de l'aile, charge alaire en g/cm²) sont beaucoup moins variables que la masse de la graine ;
- chez certaines espèces sérotineuses et anémochores, cas de nombreux pins, la capacité de rétention des graines dans les cônes encore fixés dans le houppier va de pair avec des mécanismes de dispersion liés à des facteurs environnementaux favorisant la libération des semences en condition optimale. Ces mécanismes peuvent également influencer sur la distance de dispersion. Ainsi, chez le pin d'Alep, la distance de dispersion varie selon la saison et les conditions météorologiques, en particulier la température et l'humidité de l'air : des dispersions à des distances supérieures à 20 m sont observées surtout en conditions chaudes et sèches (Nathan et *al.*, 1999) ;
- les variations temporelles (inter saison, inter année) des caractéristiques météorologiques (force et direction des vents) affectent plus fortement la dispersion à longue distance que la dispersion à proximité immédiate des semenciers (Nathan et *al.*, 2000) ;
- la dispersion à longue distance dépendrait plus des conditions aérologiques (vitesses horizontales et verticales des vents), de la flexibilité des tiges et des branches que des caractéristiques intrinsèques des graines (Horn et *al.*, 2001 ; Nathan, Safriel et *al.*, 2001). La synchronisation de libération des graines lors de vents favorables constituerait dans ce cas le mécanisme de contrôle le plus efficace pour augmenter la distance de dispersion.

La distance de dispersion ne constitue qu'une des dimensions spatiales du mouvement des graines. **La direction de dispersion est également importante**, notamment quand une régénération naturelle est recherchée à partir d'une source ponctuelle de semenciers, dans le cas de régénérations par bandes par exemple. Les données météorologiques traditionnelles fournies par les roses des vents ne suffisent pas à expliquer des dispersions de graines anémochores selon des directions privilégiées. L'intensité des vents doit également être prise en compte car la dispersion est plutôt associée à des épisodes de vents forts (Wagner et *al.*, 2004). Des travaux de modélisation semblent par ailleurs indiquer qu'à faible distance de l'arbre mère, une dispersion isotrope (pas de direction privilégiée) s'avère plus efficace qu'une dispersion anisotrope pour mettre en place une régénération ; la tendance est inverse à plus longue distance de l'arbre mère. Ces résultats suggèrent que pour les espèces anémochores de type pionnières, comme le bouleau, la dispersion selon une direction privilégiée peut constituer un avantage pour installer une régénération (Wagner et *al.*, 2004).

Dans le cas du peuplier noir, l'étude des flux de gènes sur l'ensemble du cours de la Drôme a révélé : (1) qu'il n'y a pas d'assymétrie amont-aval, ce qui suggère que la dispersion anémochore des graines est plus importante que la dispersion hydrochore (celle-ci n'intervenant qu'en fin de processus sur de courtes distances) et (2) l'impact de la structure du paysage en terme d'habitats, avec des habitats plus favorables à l'installation des semis (la réalisation effective des flux de graines) dans la partie amont que dans la partie aval du cours (Imbert et Lefèvre, 2003).

Si le poids des graines est reconnu comme étant sous fort contrôle génétique, il n'en va pas de même en revanche pour les variations individuelles de flexibilité des tiges et des branches. À l'échelle d'une parcelle de gestion, les conséquences de la structure (densité de tiges, hétérogénéité de hauteurs et rugosité du couvert) et de la composition du peuplement forestier (monospécifique ou mélange d'espèces avec des caractéristiques différentes de houppiers) sur les mouvements d'air et donc sûr la dispersion des semences restent toutefois encore largement inconnues.

I.1.2 - Espèces barychores

Streiff et *al.* (1998) ont mis en évidence, dans le cas d'une chênaie mixte sessile-pédonculé, que les glands ne se

dispersent qu'à de faible distance de l'arbre mère : pour 80 % des semis l'arbre mère est situé à moins de 30 m. Pour les glands d'un autre chêne, *Quercus crispula*, Oshawa et al. (2007) trouvent une distance de dispersion horizontale moyenne variant de 5 à 17 m mais ils mesurent aussi une dispersion verticale due aux chutes de glands le long de pentes de 9° à 30°. Cette composante verticale peut atteindre une dénivellée maximale de 5 m. (Figure III.1) ; quelques cas de dispersion vers le haut du versant ont également été identifiés et attribués au transport par des animaux.

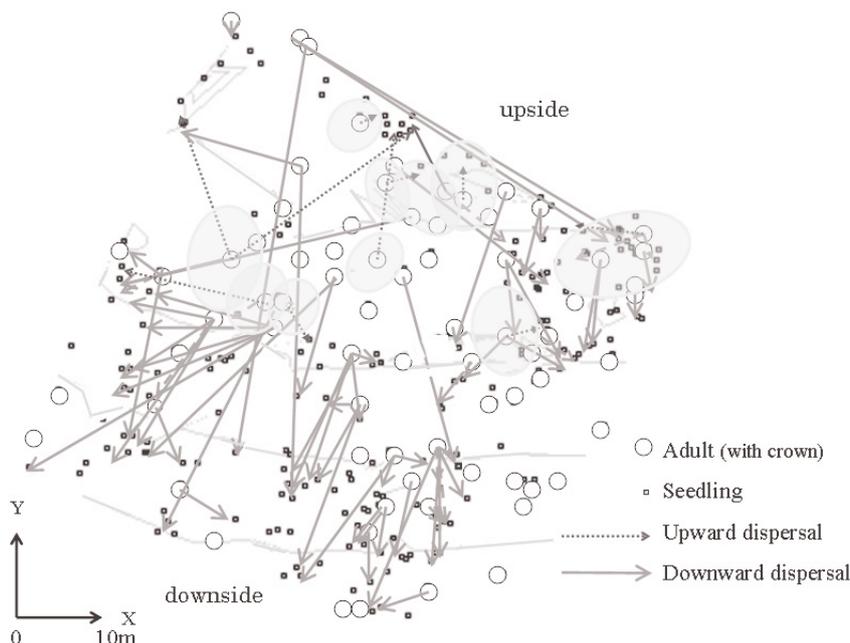


Figure III.1 : Flux de graines mesurés dans un peuplement de *Quercus crispula* établi sur une pente de XX°. Les courbes de niveau sont espacées de 5 m. En flèches pleines : les mouvements de glands vers l'aval de l'arbre mère ; en flèches pointillé : les mouvements de glands vers l'amont (traduit de Oshawa et al., 2007).

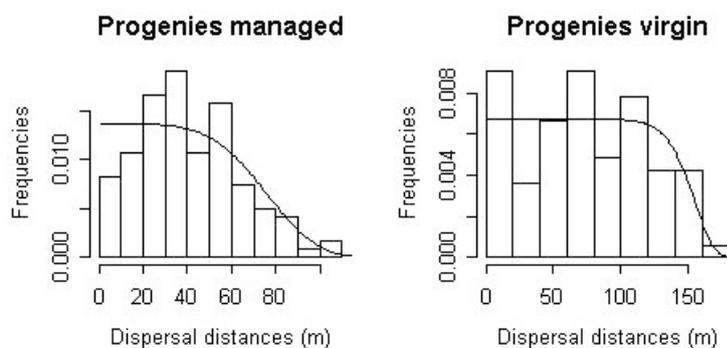


Figure III.2 : Distances de dispersion de fâines dans deux types de hêtraies autrichiennes, l'une gérée (à gauche) et l'autre non (Kramer Ed., 2004).

Des distances de dispersion tout à fait similaires à celles des chênes ont été mesurées sur *Fagus crenata* (Takahasi et al. 2000) ou *Acer saccharum* (Johnson, 1988). Wang et Hattemer (2001) et Wang (2003a) montrent que, selon les hêtraies, de 38 à 85 % des fâines sont dispersées à moins de 20 m de leurs semenciers. En hêtraie non gérée, Kramer (2004) mesure des pourcentages non négligeables de dispersion de fâines jusqu'à 80 m avec un pic à 30-40 m (Figure III.2).

Le rôle de la zoochorie comme dispersion secondaire peut être envisagé pour diverses espèces barychores. Ainsi, certaines hêtraies comportent de fausses cépées, c'est-à-dire des ensembles de tiges toutes génétiquement différentes, dont l'origine pourrait s'expliquer par des germinations spatialement groupées à partir de lots de fâines stockées dans des caches alimentaires de rongeurs (Teissier du Cros, 2006).

I.1.3 - Espèces zoochores

La capacité à décrire la dispersion des semences par les animaux reste rudimentaire et les données dans ce domaine sont rares (Westcott et al. 2005 ; Grivet et al. 2005; Garcia et al. 2005). Les mouvements des animaux frugivores lors de leur recherche de nourriture et postérieurement à celle-ci vont affecter la distance, la direction et l'intensité de la dispersion et favoriser une répartition des semences hétérogène dans l'espace et en agrégats sur les sites de nidification ou de repos (Westcott et al. 2005 ; Garcia et al. 2007). Deux approches sont généralement utilisées pour caractériser la dispersion des semences zoochores (Grivet et al. 2005) : un suivi direct du mouvement des animaux disperseurs et donc des graines consommées (par observation directe ou par radio tracking) ou la reconstitution *a posteriori* de ce mouvement en retrouvant, par génotypage à l'aide de marqueurs moléculaires, les arbres mères d'où proviennent des graines dispersées.

La première approche (suivi direct du mouvement des animaux disperseurs) a été mise en oeuvre par Westcott et al. (2005) pour 11 espèces végétales de forêt humide australienne dont les fruits sont consommés et dispersés par un oiseau (*Casuaris casuaris*). Les distances de dispersion moyennes varient selon les espèces de 264 à 638 m et peuvent atteindre jusqu'à 12 600 m. Toutes espèces confondues, 4 % des graines ont été dispersées à plus de 1 000 m du site de consommation. Par ailleurs ces distances de dispersion varient selon l'heure de nourriture en liaison avec l'activité de déplacement, la durée de digestion et la période de repos nocturne de l'oiseau vecteur. Les graines ingérées le matin sont en effet rejetées en cours de journée lors des déplacements des oiseaux à la recherche de nourriture alors que les graines consommées le soir sont déposées avec les excréments durant la nuit sur les sites dorts. En conséquence, les graines consommées le matin sont ainsi dispersées à plus longue distance que celles ingérées l'après midi.

La composition en types de milieux et de micro-habitats influe également sur le comportement des disperseurs (Gomez, 2003 ; Takahashi et al., 2007). Gomez (2003) montre ainsi que les geais évitent les zones de buissons et de pelouses et privilégient à l'inverse les peuplements mixtes chêne-pins et les pineraies pour disperser les glands de *Quercus ilex* de préférence sous des pins. En environnement hétérogène (mosaïque de milieux ouverts, de chênaies et de pineraies), la dispersion à longue distance s'avère en outre dépendante des distances entre types de milieux différents : la structure du paysage influence la fréquence des cas de dispersion à longue distance ainsi que ces distances.

Le comportement des disperseurs peut aussi être influencé par la présence d'autres espèces animales, grands ongulés par exemple. En présence de chevreuils, cerfs et sangliers, les rongeurs prédateurs des glands de *Quercus ilex* évitent les zones de buissons comme sites de cache et reviennent plus souvent se nourrir dans leurs caches de stockage (Muñoz et Bonal, 2007). La présence d'ongulés modifie donc les interactions entre rongeurs et semences de *Q. ilex* en augmentant la consommation de glands, ce qui diminue la dispersion efficace des chênes, et en réduisant la fréquence d'apparition de semis de *Q. ilex* sous abri de buissons, habitat reconnu comme favorable au développement des plantules de *Q. ilex* en climat méditerranéen.

Ces divers travaux montrent l'intérêt de coupler l'étude de la dispersion des semences (y compris leur viabilité après dispersion) et l'analyse du comportement des animaux disperseurs.

Le second type d'approches (génotypage) est désormais permis grâce au développement constant de marqueurs moléculaires et de méthodes statistiques de recherche de parenté. Trois exemples illustrent cette approche :

- L'analyse, avec 3 marqueurs microsatellites, de lots de glands de *Quercus lobata* Née véhiculés par le pic *Melanerpes formicivorus* (acorn woodpecker) a ainsi permis à Grivet et al. (2005) de montrer que les réserves de glands constituées par ce pic sont composées presque exclusivement de fruits provenant d'un seul arbre mère et que les approvisionnements s'effectuent principalement à partir d'arbres proches des lieux de stockage : 97 % des glands ont été produits par des semenciers situés à moins de 150 m du site de stockage. L'existence d'un certain niveau de territorialité chez l'oiseau disperseur explique en partie la faible dispersion des glands de *Q. lobata*.
- Dans une population de *Prunus mahaleb* (L.), Garcia et al. (2007) trouvent que 20 % des graines proviennent de populations voisines dont la plus proche est située à plus de 1,5 km, ce qui traduit l'importance de la fréquence d'événements de dispersion à longue distance. À l'intérieur même de la population étudiée, la distance de dispersion des fruits varie de 0 à 990 m (distance médiane : 145 m). Une direction privilégiée de dispersion des fruits est également mise en évidence, attribuée à la structure du paysage environnant : des sites boisés au sud de la population de *Prunus mahaleb* attireraient

préférentiellement les oiseaux frugivores (merles, grives,...) vers ces perchoirs potentiels, favorisant alors les flux de fruits. Les très rares cas de dispersion vers les milieux ouverts situés au nord sont attribués à une autre espèce d'oiseau et à des mammifères. En ce qui concerne la dispersion efficace correspondant à la production de semis viables après transport par les oiseaux, García *et al.* (2007) suggèrent de comparer les taux de survie de graines transportées ou non, données non disponibles à ce jour.

- Chez l'alisier torminal, la majorité des graines sont dispersées dans le voisinage immédiat des semenciers : une distance moyenne de 174 m a été mesurée entre un semis et l'arbre mère dont il provient. Mais une proportion non négligeable (17 %) des semis analysés au centre d'un peuplement de 470 ha provenait d'arbres mères extérieurs à ce peuplement, ce qui met en évidence l'importance de transferts de graines (en distance et en quantité) chez ce fruitier (Oddou-Muratorio, 2002).

I.2 - Structuration spatiale de la diversité génétique des semis

Dans un peuplement, la mise en place d'une éventuelle structuration spatiale de la diversité génétique des semis après dispersion des graines va dépendre de différents facteurs :

- **l'existence d'une structuration génétique préalable des semenciers eux-mêmes**, due à l'histoire du peuplement (y compris les impacts anthropiques) et notamment celle des arbres mères (Scotti *et al.* 2008). La structuration spatiale de la diversité génétique d'un boisement adulte peut en effet être fortement marquée par celle des semis qui lui ont donné naissance, elle-même consécutive à l'histoire du peuplement semencier qui les a produit (Knowles *et al.* 1992 ; Young et Merriam 1994). La conservation de moins de 10 tiges/ha de *Fagus crenata* dans les années 1920 se traduit ainsi, 80 ans plus tard, par un peuplement fille constitué de taches de tiges d'une trentaine de mètres de diamètre, fortement apparentées et significativement différentes des taches adjacentes (Takahashi *et al.* 2000). Une baisse drastique de la densité de semenciers réduit le degré de recouvrement des pluies de graines issues de mères différentes et donc le mélange entre graines d'origines génétiques variées, et ce d'autant plus que ces graines dispersent peu. Ce zonage des pluies de semences se traduit par une structuration spatiale de la diversité génétique des semis qui se maintient dans le nouveau peuplement adulte (Young et Merriam 1994). Cependant Marquardt *et al.* (2007) estiment que des éclaircies sylvicoles contribuent à gommer (au moins partiellement) la structure génétique spatiale des cohortes d'arbres adultes chez *Pinus strobus*, ce qui expliquerait le moindre apparentement entre semis à la génération suivante ;

- **les caractéristiques du régime de reproduction** au sein du peuplement qui vont favoriser ou non les croisements entre individus voisins (voir 2^{ème} partie, § I et II) ;

- **les capacités de dispersion des semences elles-mêmes**, liées à la fois à leurs caractéristiques physiques (forme, poids, présence de dispositifs de dispersion) qui sont propres à chaque espèce (voir § I.1 de cette partie) mais aussi à la taille des semenciers. Une faible hauteur des tiges reproductrices agirait comme facteur limitant la dispersion des semences et produisant ainsi des zones d'apparentement entre semis (Knowles *et al.* 1992) ;

- **les facteurs externes** affectant cette dispersion comme les vecteurs de dispersion primaires (vent, insectes, oiseaux, rongeurs, ...) ou secondaires comme la pente qui favorisera par exemple des courants aériens capables de transporter des graines légères ou qui permettra aux graines lourdes de rouler au sol et donc d'accroître leurs possibilités de dispersion. À l'inverse, dans le cas d'espèces zoochores comme l'alisier torminal, la dispersion des graines préférentiellement à courte distance se traduit par une répartition non aléatoire des génotypes et on observe une distribution des tiges en agrégats, au sein desquels les individus sont étroitement apparentés. Ces agrégats, de 150-300 m de rayon, correspondent vraisemblablement à la colonisation réussie de sites favorables à l'alisier par les fratries issues de semenciers situés à plus ou moins longue distance. De plus, la présence de taches de semis sous des gros arbres pouvant servir de perchoir aux oiseaux (grives...) disséminant les alises favorise une distribution non aléatoire des génotypes chez les semis (Oddou-Muratorio, 2002) ;

- **les conditions microstationnelles**, si elles exercent une pression de sélection naturelle suffisamment forte pour favoriser les génotypes comportant des gènes d'adaptation particuliers comme le suggèrent Leonardi *et al.* (1996) pour quelques systèmes enzymatiques dans un peuplement irrégulier d'épicéa commun. Cet effet de sélection peut même être cumulé sur plusieurs générations comme le suggère Steiner (1998) pour le chêne rouge : il attribue en effet la meilleure croissance des semis situés près des arbres mères au fait que ces derniers avaient déjà colonisé les microsites les plus favorables ou qu'ils avaient modifié favorablement (au profit du chêne rouge) les conditions édaphiques locales. Cette hypothèse s'oppose toutefois à la théorie de Jansen-Connell (Nathan et Casagrandi, 2004) qui explique la dispersion des individus d'une même espèce (notamment en forêt tropicale) par le fait que les semis sont défavorisés à

proximité de l'arbre mère (par exemple parce qu'il y a localement des parasites adaptés au génotype de la mère donc aussi à celui des semis).

Quand une structuration génétique des semis existe, elle peut se traduire par des similarités de caractères observables chez ces derniers. Ainsi, la présence de zones de semis fourchus de hêtre résulte, selon Hosius et *al.* (2003), de la transmission de ce caractère défavorable à travers une dispersion non aléatoire de semis apparentés.

La mise en place d'une structuration spatiale de la diversité génétique des semis peut cependant être en partie contrecarrée :

- **grâce à une forte capacité de dispersion du pollen et des graines.** Cette hypothèse est ainsi retenue par Leonardi et *al.* (1996) pour expliquer l'absence d'autocorrélation spatiale de la diversité (mesurée pour différents systèmes enzymatiques) dans un peuplement irrégulier d'épicéa commun régénéré naturellement. La hauteur des tiges fructifères (> 30 m) a également pu contribuer à disséminer efficacement les graines produites. Cependant pour cette même espèce, Scotti et *al.* (2008) détectent une structuration spatiale marquée chez les semis jusqu'à 50 m environ. De même, Yazdani et *al.* (1989) expliquent en partie le très faible pourcentage de semis de pin sylvestre qui peut être rattaché à un semencier dans un rayon de 15 m à une dispersion élevée des graines ou au nombre et à la densité de semenciers ;

- **grâce à la topographie** pour des espèces à graines lourdes comme les chênes : les graines sont partiellement entraînées le long de la pente, assurant ainsi un brassage et une homogénéisation des lots de semences issues d'arbres mères différents et donc un brassage des semis (Oshawa et *al.*, 2007 sur *Quercus crispula*). Les travaux de Oshawa et *al.*, parce qu'ils combinent l'étude de la dispersion horizontale et verticale des semences, constituent une exception notable alors que bon nombre de massifs forestiers sont situés dans des zones pentues. En effet, toutes les autres références analysées concernent des sites sans relief marqué ou négligent les impacts de cette caractéristique stationnelle. On notera que pour les espèces hydrochores (peuplier noir par exemple), la dispersion amont-aval peut cependant être contrecarrée par la composante anémochore de ces mêmes semences (voir ci-dessus § I.1 de cette partie).

- **en raison de fortes mortalités juvéniles** sous l'effet de contraintes environnementales fortes (climat) et de la compétition intra et interspécifique pour l'eau ou les nutriments et d'hétérogénéités du milieu (densité de mycorhizes, humidité, fertilité, ombrage) à des échelles microlocales (González-Martinez et *al.*, 2006). Sur pin maritime en zone méditerranéenne, la structuration spatiale de la diversité génétique des semis, observée à l'échelle d'une dizaine de mètres, disparaît ensuite avec la maturation du peuplement (González-Martinez et *al.*, 2002). Un constat analogue est également dressé pour de nombreuses autres espèces (Parker et *al.*, 2001).

I.3 - Régénération naturelle et peuplement semencier

Les prélèvements sylvicoles préparant une régénération peuvent être assimilés à des réductions parfois brutales du nombre d'arbres du peuplement et donc à des «bottlenecks» artificiels avec leurs conséquences génétiques possibles à terme : perte de diversité, effets de dérive génétique, risque de consanguinité et augmentation du poids du fardeau génétique propre à l'espèce considérée dans des régénérations futures. Le gestionnaire forestier, dont les choix techniques affectent le nombre et la distribution spatiale de semenciers à conserver lors d'une mise en régénération naturelle, doit donc s'interroger sur l'impact de ses décisions sur la préservation (ou l'altération) des capacités adaptatives d'un peuplement d'une génération à l'autre. Cette interrogation est d'autant plus nécessaire que la durée de vie d'un peuplement forestier est longue et que des changements climatiques importants et rapides sont prévisibles (voir 1^{ère} partie, § IV.2).

De manière générale chez les arbres forestiers, des taux élevés d'allofécondation liés à un fort brassage de pollen à l'intérieur du peuplement, les capacités importantes de dispersion du pollen et des graines intra et inter peuplements et une grande taille efficace des populations sont considérés comme des protections contre une perte de diversité génétique neutre lors de fortes réductions d'effectifs consécutives aux mises en régénération (Adams et *al.*, 1998 ; Robledo-Arnuncio, Smouse et *al.*, 2004). Mais on a vu que la répartition spatiale des reproducteurs pouvait modifier le régime de reproduction d'une espèce donnée (2^{ème} partie, § II) et affecter la qualité génétique des semences produites et donc celle des semis. À l'échelle d'un peuplement, les modalités de mise en régénération et les caractéristiques biologiques des espèces concernées peuvent alors se traduire par des modifications des paramètres génétiques des semis considérés globalement mais aussi par une répartition non aléatoire des génotypes produits (voir § précédent).

Tableau III.1 : Liste des travaux mentionnés traitant de comparaison de diversité génétique entre peuplement adulte et régénération et espèces concernées.

Références	Espèce
El-Kassaby, Dunsworth, Krakowski (2003)	<i>Abies amabilis</i> <i>Tsuga heterophylla</i>
Glaubitz, Murrell, Moran (2003)	<i>Eucalyptus consideniensis</i>
Glaubitz, Wu, Moran (2003)	<i>Eucalyptus siebei</i>
Behm, Konnerth (1999)	<i>Fagus sylvatica</i>
El-Kassaby, Jaquish (1996)	<i>Larix occidentalis</i>
Premoli, Kitzberger (2005)	<i>Nothofagus dombeyi</i>
Morgante, Vendramin, Rossi (1991)	<i>Picea abies</i>
Rajora (1999)	<i>Picea glauca</i>
Rajora, Pluhar (2003)	<i>Picea mariana</i>
Thomas, Macdonald, Hicks, Adams, Hodgetts (1999)	<i>Pinus contorta</i>
Raja, Tauer, Wittwer, Huang (1998)	<i>Pinus echinata</i>
Robledo-Arnuncio, Smouse, Gil, Alia (2004)	<i>Pinus sylvestris</i>
Marjoux (2005)	<i>Pinus sylvestris</i>
Neale (1985)	<i>Pseudotsuga menziesii</i>
Adams, Zuo, Shimizu, Tappeiner (1998)	<i>Pseudotsuga menziesii</i>

La plupart des travaux comparant parents et descendants répondent à la question suivante : dans quelle mesure la régénération naturelle reflète-t-elle la diversité génétique du peuplement semencier ? Les paramètres génétiques mesurés sont la diversité allélique et les niveaux de consanguinité et d'hétérozygotie, évalués à l'aide de marqueurs moléculaires pour une régénération prise dans son ensemble. Ces comparaisons parents-descendants sont généralement réalisées dans le cadre de l'évaluation des incidences de plusieurs modes de régénération (coupes rases, par trouées, éclaircies progressives) et portent sur diverses espèces (résineuses essentiellement) dans leur aire d'origine (Neale, 1985 ; El-Kassaby et Jaquish, 1996 ; Adams *et al.*, 1998 ; Raja *et al.*, 1998 ; Rajora, 1999 ; Glaubitz *et al.*, 2003 ; Rajora et Pluhar, 2003) (**Tableau III.1**). **Ce type de comparaison parents-descendants doit être interprété avec précaution** car la diversité évolue au fur et à mesure de la vie du peuplement (sélection progressive des plus hétérozygotes). On ne peut alors distinguer entre la qualité d'échantillonnage de la régénération et le processus d'évolution de la diversité avec l'âge du peuplement. Il faudrait donc, en toute rigueur, comparer les générations au même stade d'âge, ce qui n'est guère envisageable, compte tenu de la longueur de ces générations chez les arbres forestiers.

Pour le Douglas vert, Neale (1985) et Adams *et al.* (1998), avec des marqueurs moléculaires de type allozymes, faiblement polymorphes, montrent que l'effet de coupes de régénération comportant très peu d'arbres sur pied (Neale : 15 et 35 tiges/ha ; Adams : 15 à 30 tiges/ha) ou celui de petites trouées (0,2 ha) n'apparaît pas significatif sur les paramètres de diversité neutre mesurés dans ces deux études. En revanche, Adams *et al.* observent une réduction des fréquences d'allèles rares et s'interrogent sur leur utilité potentielle pour l'adaptation à des changements écologiques futurs.

Les résultats obtenus dans le cadre du projet européen «*Towards a sustainable and productive Douglas-fir forest of high quality raw material in Europe*» (Cemagref Éd., 2000) portant sur deux peuplements de Douglas vert (110 ans et régénération de 5-25 ans - 85 ans et régénération de 4-8 ans) analysés avec des marqueurs isozymes mettent en évidence une légère augmentation de la diversité génétique du stade «régénération» comparé au stade «adultes», en particulier pour les allèles rares. Soulignons toutefois un certain nombre de limites à cette étude : faiblesse des effectifs traités ; non prise en compte des flux de gènes venant de plantations voisines ; faible valeur informative des marqueurs isozymes utilisés. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cet accroissement du nombre d'allèles rares dans la jeune régénération :

- des flux de pollen ou de graines extérieurs qui viennent enrichir le pool d'allèles transmis par les adultes.

S'agissant d'une espèce exotique, il est tout à fait envisageable que des plantations voisines, d'origines différentes de celles des peuplements analysés, aient pu produire du pollen et des graines capables d'atteindre ces derniers ;

- des effets de sélection sur ces allèles rares qui ont été éliminés de la population adulte au fil du temps mais qui n'ont pas encore agi sur les jeunes semis ;
- des biais d'échantillonnages dans les deux populations adultes et juvéniles.

De manière générale, ces études comparatives considèrent la régénération dans son ensemble alors que très souvent elle s'étale dans le temps et représente le cumul de plusieurs contributions annuelles des reproducteurs, auxquelles s'ajoutent éventuellement des contributions extérieures venant des peuplements proches. Comme nous l'avons vu dans la 2^{ème} partie, les variabilités temporelles de fertilité mâle et femelle de ces reproducteurs et les flux de gènes extérieurs se traduisent par une variabilité inter annuelle du volume et de la composition génétique des fructifications et donc des populations de semis qui en découlent. **Il serait donc intéressant de préciser comment ces apports annuels de semis contribuent à la transmission du patrimoine génétique de la population parente.** Cette question n'est pas seulement théorique mais revêt des dimensions pratiques pour un gestionnaire soucieux de préserver la diversité génétique et le potentiel adaptatif de son peuplement :

- une fructification massive (mast year) permet-elle la mise en place d'une régénération naturelle comparable, en diversité génétique, au peuplement initial ?
- faut-il préférer une accumulation de fructifications partielles étalées dans le temps et faisant intervenir un grand nombre de parents efficaces (ceux qui ont réellement contribué à la fécondation) ?
- faut-il combiner une année de forte fructification et des compléments partiels ?
- quels impacts attendre des flux de gènes extérieurs ?

Une réponse partielle peut être apportée avec la comparaison de deux vagues de régénération naturelle dans un peuplement de pin sylvestre affecté par la tempête de 1999 (**Figure III.3**), réalisée par Marjoux (2005), dont on peut tirer les enseignements suivants :

- la disparition d'une partie du peuplement adulte explique très vraisemblablement l'absence totale de certains allèles de fréquence moyenne à forte (cerclés en bleu dans la figure III.3) dans la régénération post-tempête ;
- les différences de fréquence allélique dans les régénérations avant et après tempête sont dues - aux effets d'échantillonnage près - à des populations parentes différentes et/ou à des contributions, variables dans le temps, d'adultes présents avant et après tempête ;
- l'apparition de nouveaux allèles (rares) dans la régénération post-tempête (cerclés en rouge dans la figure III.3) peut être attribuée :
 - là encore à des contributions variables dans le temps d'adultes présents avant et après tempête ;
 - ou bien à des apports extérieurs facilités par l'ouverture du peuplement semencier après tempête qui favorise la circulation du pollen et éventuellement des graines.

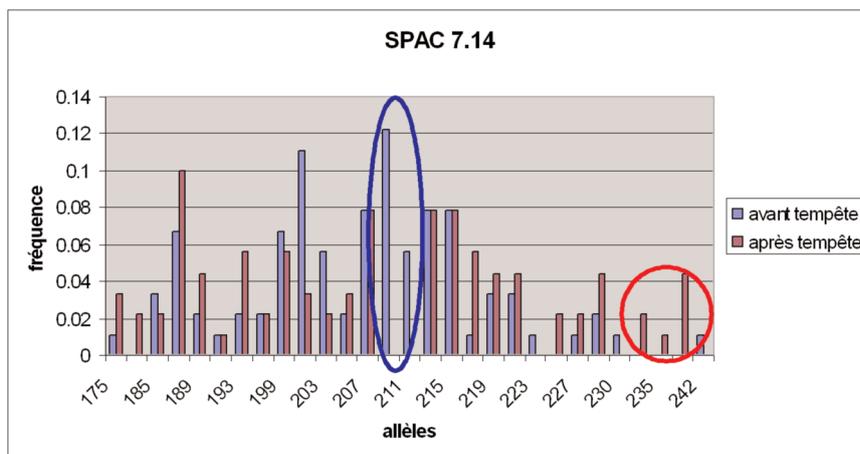


Figure III.3 : Comparaison de la composition et des fréquences alléliques de régénérations naturelles de pin sylvestre (FD Haguenau) issues d'évènements de fécondation pré- ou post-tempête 1999, pour le marqueur microsatellite nucléaire SPAC 7.14. Entourés en bleu, les allèles présents uniquement en régénération pré-tempête ; en rouge les allèles présents uniquement dans les semis post-tempête (Marjoux, 2005).

Les travaux de Lefèvre et *al.* (2004) sur cèdre illustrent également l'importance de la composition génétique de la population adulte sur la diversité de la régénération. Dans les cédraies du Lubéron où trois générations se cotoient, les plus vieux arbres (les survivants de la plantation initiale, non exploités) contribuent significativement au maintien de la diversité génétique de la génération la plus récente alors que d'autres peuplements, purgés de ces individus âgés généralement mal conformés, présentent une plus faible diversité génétique au sein de la génération la plus récente.

➤... II - MODALITÉS DE RÉCOLTE ET DE TRAITEMENT DES SEMENCES, D'ÉLEVAGE DES PLANTS

Quand le renouvellement d'un peuplement est réalisé sous la forme de plantations, les caractéristiques génétiques de celles-ci et leur devenir dépendront de la qualité des lots de graines et de plants utilisés et ce à trois niveaux (Hosius et *al.*, 2006) :

- le choix de la population de production (peuplement naturel sélectionné porte-graines ou verger à graines) ;
- le choix des arbres récoltés et des quantités récoltées par arbre, au sein de cette population de production retenue ;
- les opérations réalisées sur les semences et les plants jusqu'en sortie de pépinière.

Une littérature abondante existe sur les diverses étapes de la filière graines et plants forestiers mais elle est généralement dispersée et chaque article ne traite le plus souvent que d'une de ces étapes alors même que plusieurs auteurs soulignent l'intérêt crucial de la qualité de l'approvisionnement en matériel végétal pour le reboisement (Rotach, 1994). On peut distinguer, selon leur nature et leurs objectifs, trois types de travaux que nous aborderons successivement :

- **les incidences génétiques des modalités de récolte de semences**, essentiellement en peuplements naturels porte-graines ;
- **l'impact des pratiques de traitement des semences** après récolte et des techniques d'élevage des plants en pépinière sur la diversité génétique des lots de graines et de plants ;
- **le développement d'outils et de démarches techniques et réglementaires** en vue de garantir la qualité des matériels forestiers de reproduction et d'assurer leur traçabilité.

On admet généralement, de manière implicite, que **la composition génétique du lot semé ne doit pas différer significativement de celle du lot récolté, ce dernier étant à son tour censé représenter le peuplement semencier d'origine** (Gregorius et von Werder, 2002). Pourtant, les flux de pollen provenant de l'extérieur du peuplement semencier, les contributions variables et non aléatoires des arbres reproducteurs mâles et femelles, la sélection et un échantillonnage biaisé lors des récoltes de semences (Rogers, 2004) peuvent induire des écarts sensibles entre populations de semenciers et lots de graines (voir synthèse dans Bila, 2000). De plus, pour que la composition génétique du lot récolté ne diffère pas significativement de celle du lot de plants produits, il faudrait qu'une gestion uniforme d'un lot de semences (extraction, germination, stockage) produites par différents parents (ou génotypes) se traduise par une réponse identique de ces semences, quel que soit ce génotype (Campbell et Sorensen, 1984 ; El-Kassaby, 2000), hypothèse qui reste à vérifier. Plus généralement, au-delà de la non altération de la composition génétique de la population source, **l'importance du maintien de capacités adaptatives à tous les stades de développement, du semis à l'adulte**, est par ailleurs soulignée par Gregorius et von Werder (2002). Préserver le degré d'adaptabilité acquis par le peuplement d'origine au long de son évolution et capté lors d'une récolte de semences, n'implique pas en effet la constance de la composition génétique tout au long du processus de production de plants.

II.1 - Modalités de récolte des semences

Elles portent à la fois sur les dates de récolte, la taille des peuplements récoltés et le nombre de semenciers récoltés dans un peuplement donné. On suppose bien entendu préalablement résolue la pertinence de la sélection du peuplement en question (Konnert et Ruetz, 2006).

II.1.1 - Dates de récolte

Nous n'avons pu trouver qu'une seule référence analysant l'effet de la date de récolte en peuplement sur la diversité génétique de celle-ci. Sur chêne sessile, la date de récolte des glands (lot précoce : fin octobre ; lot

tardif : fin novembre) n'affecte pas les valeurs moyennes des paramètres génétiques (nombre d'allèles par locus, diversité génétique, taux d'hétérozygotie) mesurés sur 11 systèmes enzymatiques par Liesebach et Zaspel (2004). On observe cependant des différences significatives entre lots précoce et tardif pour 2 des 11 loci analysés. Cette différence est attribuée par les auteurs à des contributions différentes d'arbres mères qui libèrent plus ou moins précocement leurs glands. L'obtention d'un lot de semences représentatif du peuplement supposerait donc :

- soit une récolte tardive, au risque de perdre, par suite de prédation, une partie des glands tombés les premiers ;
- soit une récolte réalisée en deux passages au moins, mais avec à la fois des problèmes de surcoûts (déplacements accrus) et de manutention (stockages distincts puis mélange pour constituer le lot final).

En vergers à graines de Douglas, le stade de maturité des cônes peut lui aussi affecter la qualité génétique d'une récolte (P. Baldet, comm. pers.) : une récolte trop précoce se traduira par un taux de germination réduit des composantes les plus tardives du verger (et donc une sous-représentation voire une absence de certains génotypes) ; à l'inverse, une récolte trop tardive interviendra alors que certains génotypes (les plus précoces) auront pu déjà libérer leurs graines.

II.1.2 - Taille des peuplements

Le faible effectif de reproducteurs d'un peuplement donné, aggravé par son isolement géographique par rapport à d'autres peuplements de la même espèce et/ou une base génétique initiale réduite - notamment dans le cas d'exotiques plantés - peut avoir pour conséquence une diversité génétique limitée des lots de graines récoltés. Dans une telle situation, une évaluation préalable de la diversité génétique de ces peuplements adultes potentiellement porte-graines s'avère nécessaire ainsi qu'une évaluation de la qualité génétique des récoltes (Prat, 1992 ; Stauffer et Adams, 1993 ; Fontes et *al.*, 2003 ; Konnert et Ruetz, 2006).

La taille d'un peuplement porte-graines ne se mesure pas uniquement au nombre de tiges sexuellement matures. La notion de taille efficace d'une population prend ici tout son sens : la qualité génétique d'une récolte de semences dépendra du polymorphisme sexuel (présence de tiges femelles et de tiges hermaphrodites), du nombre d'individus ayant effectivement participé aux événements de fécondation soit comme pères (contributions polliniques) soit comme mères. Compte tenu de la variabilité annuelle des floraisons mâle et femelle et de la répartition spatiale des tiges florifères (voir 2^{ème} partie, § I), la taille efficace d'un peuplement peut subir des variations inter annuelles considérables.

Dans le cas des espèces disséminées et entomophiles comme les fruitiers (merisier, alisier, cormier, pommier et poirier), la taille efficace d'une population ne saurait être raisonnée à l'échelle d'une unité de gestion de faible surface, en raison des contributions polliniques à longue distance qui contribuent significativement à la diversité des semences produites (Garcia et *al.*, 2005 ; Oddou et *al.*, 2006).

II.1.3 - Base génétique des peuplements

Dans le cas d'espèces exotiques comme le douglas par exemple, l'origine géographique des MFR ayant servi à leur installation et leurs modalités de récolte restent le plus souvent inconnues : nombre de descendances, mélanges ou non de provenances (Prat, 1992 ; Stauffer et Adams, 1993 ; Fontes et *al.*, 2003 ; Konnert et Ruetz, 2006). La sélection éventuelle de tels boisements comme peuplements porte-graines conduit à s'interroger sur l'ampleur de leur base génétique. Konnert et Ruetz (2006), grâce à l'étude de 10 systèmes enzymatiques, mettent ainsi en évidence la base génétique très réduite d'un des peuplements de Douglas bavarois étudiés, ce qui, couplé à la faible taille de ce dernier, constitue un critère d'élimination de la liste des peuplements porte-graines. Une telle décision peut être confortée par les conséquences négatives de telles caractéristiques sur la qualité des graines et plants de Douglas produits par croisements entre apparentés (Sorensen, 1973 ; Sorensen et Campbell, 1997 ; Woods et *al.*, 2001). À l'inverse, les peuplements de cèdres introduits en France présentent une diversité équivalente à celle des peuplements d'origine dans l'aire naturelle car ils sont eux-mêmes issus de mélanges de différents peuplements (Lefèvre et *al.*, 2004).

Pour les espèces combinant reproduction sexuée et multiplication végétative (merisier, alisier,...), le nombre et la taille des taches de clones vont considérablement modifier l'ampleur de la base génétique du peuplement et conduire à ne récolter des semences que sur une partie des tiges fructifères, suffisamment espacées pour ne pas risquer de choisir comme semenciers des ramets d'un même clone. L'existence de systèmes

d'auto-incompatibilité gamétophytiques (impossibilité d'autofécondation entre ramets d'un même clone et entre individus possédant le même allèle pour ce système) chez certaines espèces, merisier par exemple, réduit cependant les risques de croisements entre arbres proches. Il favorise également une diversité des contributions polliniques par arbre mère et donc une diversité génétique des semences récoltées sur un même arbre (des demi-frères) qui ne saurait toutefois suffire.

II.1.4 - Nombre de semenciers

Une prise de conscience croissante de l'intérêt de la conservation des ressources génétiques en foresterie a conduit plusieurs États à inclure dans leur législation non seulement des règles limitant les transferts de matériel végétal d'un site à l'autre mais aussi des mesures garantissant une qualité génétique des semences. Parmi ces dernières, on peut citer **la fixation d'un nombre minimal, par essence, de semenciers à récolter dans un peuplement porte-graines donné**, ce nombre affectant le niveau de diversité génétique du lot de semences (Lexer et al., 1999). Ainsi en Autriche et en RFA, la récolte de glands des chênes sessile et pédonculé ne peut être effectuée sur moins de 20 arbres (seuil identique pour le douglas en RFA). En Slovaquie, ce même seuil a été retenu pour les chênes sessile et pédonculé mais aussi le sapin pectiné, le mélèze d'Europe et l'épicéa commun ; il est abaissé à 10 semenciers seulement pour les autres essences (Longauer et al., 2004). En Italie, une modification récente des procédures de récolte de graines a fixé à 30 le nombre minimal de semenciers de pin sylvestre (Belletti et al., 2005). La représentativité d'une récolte par rapport au peuplement semencier dépend fortement du nombre d'arbres mères récoltés comme le montre Hussendörfer (1996) dans un peuplement de sapin pectiné : la distance génétique entre la récolte de graines et le peuplement d'origine est ainsi diminuée par 2 quand le nombre d'arbres récoltés passe de 5 à 20.

Le respect de ces seuils minimaux ne préjuge cependant en rien de l'intensité des échanges de pollen entre arbres reproducteurs dans le peuplement. Or la contribution d'arbres adultes à la fécondation des fleurs d'un semencier donné peut varier considérablement d'une année à l'autre et modifier ainsi sensiblement la composition génétique des lots de semences récoltées. Le nombre d'arbres pollinisateurs ne figure cependant pas encore comme critère de qualité des semences dans les législations des pays les plus en pointe dans ce domaine. Pourtant, les apports paternels à la diversité d'une récolte ne sauraient être négligés. Ainsi, en peuplement artificiel de Douglas, 30 % environ des variants des 10 systèmes enzymatiques analysés dans un lot de graines par Konnert et Ruetz (2006) proviennent des pères via le pollen, en dépit d'une récolte effectuée sur 20 à 28 individus.

Plus généralement, l'impact des récoltes sur la qualité génétique des semences est considéré comme essentiel (Ziehe et al., 1998 ; Steiner, 1998 ; Janssen, 2000 in Wang, 2003 ; Wang, 2003a ; Konnert et Ruetz, 2006). Sur hêtre par exemple, la récolte de fortes quantités de faînes sur 30 des 99 arbres adultes d'un peuplement isolé se traduit par une perte de diversité allélique et une baisse de diversité (He) du lot de semences comparé au peuplement adulte, et ce en dépit de la collecte d'un nombre élevé de faînes (Wang, 2003a). Le volume d'une récolte ne garantit donc pas à lui seul la qualité génétique de celle-ci. Gömöry (1992) attribue les différences de diversité génétique mesurées entre des boisements d'épicéa commun issus de régénération naturelle et de plantation, à la récolte de lots de graines sur quelques semenciers seulement. La production de plants puis la plantation de ces lots de demi-frères se traduisent par une baisse de 5 % du pourcentage de loci polymorphes et de 21 % du taux d'hétérozygotie observée.

Le développement d'outils de simulation comme ECO-GENE (Degen et Scholz, 1996) permet d'apprécier les incidences du nombre de semenciers récoltés sur plusieurs paramètres génétiques comme le taux d'autofécondation ou la taille effective de la population de reproduction.

S'il est techniquement aisé de mettre en oeuvre des récoltes sur un nombre minimum de semenciers dans le cas de récoltes par grimpage ou sur les houppiers d'arbres abattus lors de coupes, il devient plus délicat de s'assurer du respect de cette disposition lors de récoltes au sol. La connaissance des distances de dispersion de semences peut alors s'avérer précieuse (voir § I.1 de cette partie). La représentativité d'une récolte par rapport au peuplement source dépendra étroitement du nombre d'arbres à proximité desquels s'est effectuée la collecte.

Une ressource en semences naturellement limitée, aggravée par le caractère disséminé de l'essence recherchée, incite souvent à s'approvisionner de manière opportuniste sur quelques tiges très fructifères, avec une réduction parfois drastique de la base génétique du matériel végétal (Biedenkopf et al., 2007 sur *Sorbus torminalis*). Face à de telles situations et pour améliorer la qualité génétique de l'approvisionnement en semences, certains pays

comme la RFA mettent sur pied des programmes combinant une connaissance plus complète de la disponibilité réelle de ce type d'espèces, la conservation *in situ*, la création de collections clonales et l'installation de vergers à graines (Weisgerber et al., 1996).

Cas des vergers à graines

Le nombre de composants d'un verger à graines, et surtout le nombre de génotypes participant effectivement au processus de fécondation (production et dissémination de pollen, production d'ovules), va fortement influencer sur la qualité génétique des graines produites. Un faible nombre de clones, des décalages phénologiques entre génotypes, la répartition spatiale de ces génotypes au sein du verger constituent des causes possibles de faible diversité génétique des récoltes alors qu'une gestion florifère ou des suppléments polliniques vont réduire l'autofécondation, augmenter la base génétique et favoriser un équilibre des contributions des composantes du verger à graines (Wellman et al., 2003 ; Konnert et Fromm, 2004 ; Philippe et al., 2006). Par suite des investissements souvent considérables consentis pour l'installation et le fonctionnement des vergers à graines et de la part croissante de ces sources de MFR, la qualité génétique de leur production de semences fait l'objet d'une attention particulière dans certains pays (Stoehr et al., 2004). Ainsi en Colombie Britannique, la qualité génétique des productions de vergers à graines est évaluée annuellement en mesurant les contributions mâles et femelles de leurs composants et en calculant la taille de la population efficace (N_e) pour quantifier le niveau de diversité génétique des récoltes.

II.1.5 - Répartition spatiale des semenciers

Outre leur nombre, le choix des semenciers à récolter, et donc leur distribution spatiale à l'intérieur d'un peuplement, peut répondre à différents critères :

- **économique**, pour limiter les temps de déplacement depuis l'accès et/ou d'un arbre à l'autre, pour concentrer les récoltes sur une ou quelques zones préalablement nettoyées afin de faciliter la collecte (en particulier lors de récoltes au sol : glands, fâines) et faciliter le ramassage des sacs de semences. À l'inverse, lors d'années à fructification hétérogène, la récolte peut être ciblée sur quelques tiges jugées rentables même si elles sont dispersées dans le peuplement. La connaissance acquise sur des peuplements fréquemment récoltés peut également inciter à repérer des génotypes à forte aptitude à la fructification et à concentrer les prélèvements sur ces derniers ;
- **génétique**, en tenant compte de la structure spatiale de la diversité génétique du peuplement semencier pour éviter des récoltes sur arbres trop apparentés, voire sur des ramets du même clone pour les espèces se multipliant par voie générative et végétative (merisier par ex.).

On voit que selon une approche purement économique, les stratégies mentionnées se traduisent par une limitation volontaire du nombre de tiges, éventuellement aggravée par la sélection de tiges spatialement proches. Une réglementation - ou au moins une incitation - à récolter un nombre minimum de semenciers limite les conséquences négatives au plan génétique. L'impact génétique de la sélection de tiges géographiquement proches dépend fortement de la structuration spatiale de la diversité génétique du peuplement et des facteurs influençant les flux de gènes (pollen et graines) intra peuplement (Vornam et al., 2004).

En effet, l'analyse de la structuration spatiale de la diversité génétique des peuplements adultes (voir 2^{ème} partie, § II) montre que des apparentements entre semenciers géographiquement proches sont possibles. De plus, selon les modalités de dispersion des semences produites (propres à chaque espèce), une répartition non aléatoire des génotypes de ces dernières peut être observée (voir § I de cette partie). On peut donc s'attendre à ce que le choix des emplacements de récolte des semences, tant pour un ramassage au sol (zones de pose de filets par exemple) que pour une récolte par grimpage ou sur arbre abattu (choix des tiges) ait des conséquences sur la composition génétiques des semences mobilisées et notamment sur leur représentativité par rapport au peuplement source :

- La représentativité d'une récolte de fâines par rapport au peuplement semencier dépend du nombre et de la distribution spatiale des points de récolte au sol : quelques sites équipés de filets, même régulièrement répartis, produiront ainsi un lot de semences beaucoup moins représentatif de la diversité génétique du peuplement qu'une récolte effectuée de manière systématique sous un grand nombre de semenciers (Ziehe et al., 1998 ; Ziehe et Hattemer, 2004). Selon les sites et les marqueurs utilisés (marqueurs moléculaires ou phénotypiques comme le débourrement), la distance d'apparentement privilégié (autocorrélation spatiale) entre tiges dans un peuplement naturel adulte de hêtre varie de 17 à 50 m (Müller-Stark, 1996 ; Wang et Hattemer, 2001 ; Vornam et al., 2004 ; Kramer, 2004). En peuplements naturels, la prise en compte

stricte de ces cercles d'apparement dans la sélection des arbres-mères à récolter, pour éviter tout risque de consanguinité, reviendrait à ne retenir que de 5 à 44 tiges/ha selon les niveaux d'auto corrélation spatiale mesurés ; dans ces conditions, pour disposer d'au moins 20 semenciers récoltables non apparementés, la surface de peuplement nécessaire varierait de 0,5 à 4 ha.

- Les différences génétiques (fréquences alléliques, hétérozygotie) entre productions de graines issues de zones distinctes d'un même peuplement sont plus élevées que celles mesurées entre lots d'une même zone mais issus de deux années consécutives de fructification (Gregorius et *al.*, 1986 sur hêtre ; Linhart et *al.*, 1981 sur *Pinus ponderosa*). Récolter de manière très localisée dans un peuplement donné conduit donc à constituer un lot non représentatif des caractéristiques génétiques de l'ensemble des semences produites.

- La récolte sur coupes (cas du pin sylvestre par exemple) aura des conséquences génétiques variable selon la nature et le type de coupe. Une récolte après éclaircie sélective éliminant préférentiellement les tiges de faible vigueur, mal conformées ou attaquées par des pathogènes risque de se traduire par un échantillonnage biaisé de la diversité du peuplement reproducteur. Une récolte lors d'une éclaircie par bouquets prélevant des tiges spatialement proches pourra se traduire par un fort niveau d'apparementement entre les graines produites (fécondation croisée préférentielle entre arbres proches), d'autant plus que pré-existera une structuration spatiale de la diversité génétique au sein du peuplement (arbres semenciers issus de la même mère à la génération précédente).

- Dans le cas d'espèces combinant reproduction sexuée et multiplication végétative, la collecte de semences dans un bouquet constitué de quelques clones seulement se traduira en fait par la commercialisation d'un ensemble de demi-frères - voire de plein frères - dont la diversité génétique sera drastiquement réduite et ne dépendra que du nombre de pères pollinisateurs et de l'efficacité du système d'auto-incompatibilité quand il existe chez cette espèce (cas du merisier). En l'absence de génotypage des tiges fructifères récoltables, une observation du peuplement à l'aide de marqueurs phénotypiques sous contrôle génétique fort, comme la date de débourrement ou la rugosité d'écorce, peut aider à évaluer l'importance du phénomène de multiplication végétative - variable pour une espèce donnée selon l'histoire du peuplement (Hoebee et *al.*, 2006) - et à orienter les choix de récolte. S'imposer une distance minimale entre semenciers à récolter réduira également très fortement le risque de sélectionner des semenciers de génotype identique, la taille des taches de clones dépassant rarement quelques centaines de mètres carrés (Vaughan et *al.*, 2007).

Certains outils de simulation comme ECO-GENE (Degen et Scholz, 1996) permettent d'apprécier les incidences de la répartition spatiale des semenciers (groupés ou dispersés) sur plusieurs paramètres génétiques comme le taux d'autofécondation ou la taille effective de la population.

II.1.6 - Mélanges de lots de graines à la récolte

Les caractéristiques génétiques (diversité allélique, hétérozygotie) des lots de graines récoltés dans un même peuplement peuvent varier d'une année à l'autre comme le montrent Konnert et Behm (1999) sur hêtre. Homogénéiser ces caractéristiques et augmenter la diversité génétique de ces semences peut être tenté sous la forme d'un mélange de récoltes issues d'années différentes (Hosius et *al.*, 2006).

Augmenter la diversité génétique d'un lot de graines peut aussi être envisagé grâce au mélange de récoltes provenant de peuplements de la même région de provenance. Cette solution est par exemple envisagée lorsque les peuplements semenciers sont de faible taille unitaire ou lorsque le nombre d'arbres fructifères est réduit. Cette solution n'est pas toujours efficace, comme le montrent Konnert et Ruetz (2006) avec 3 peuplements de Douglas bavares isolés et de petite taille. Si le nombre moyen d'allèles par locus augmente fortement dans le mélange en comparaison avec chaque peuplement pris isolément, aucune tendance n'est observée pour la diversité génétique : selon le peuplement, ce dernier se caractérise par une diversité inférieure, égale ou supérieure à celle du lot mixte.

Enfin, les mélanges de récoltes issues de différents peuplements présentent un risque avéré lorsque l'un d'entre eux au moins comporte plusieurs origines ou races non désirées (Konnert et Ruetz, 2006). Un risque analogue existe en cas de mélanges entre peuplements dont l'un au moins est introgressé (frênes commun et oxyphille, pin sylvestre et pin à crochets, chênes sessile et pédonculé), dès lors qu'on ne cherche pas à reproduire ce peuplement mixte ou hybride.

II.2 - Traitement des semences et techniques de pépinière

Entre récolte et semis en pépinière - ou plus rarement semis direct sur le terrain -, les semences forestières subissent différents traitements :

- purification des lots et tris des seules graines pleines ou viables ;
- conditionnement puis stockage pour une utilisation différée ;
- levée de dormance pour assurer une homogénéité des planches de semis.

Ces graines subissent ensuite différentes techniques d'élevage en pépinière (semis en pleine terre, sous serre, en containers, bouturage) et de tris des plants avant commercialisation, toutes opérations susceptibles de modifier les caractéristiques génétiques de la population initiale (Rogers, 2004).

Des écarts de faculté germinative, de temps de levée et de mortalité précoce entre descendance maternelles selon les modalités techniques de gestion des semences peuvent conduire à une sélection directionnelle (Davidson et al., 1996 ; Edwards et El-Kassaby, 1996 ; El-Kassaby et Thomson, 1996 ; Campbell et Sorensen, 1984 in St. Clair et Adams, 1993 ; Ciccacese et Piotta, 2000). Le souci de valoriser certains composants particulièrement performants de vergers à graines tout en maintenant une large diversité génétique des lots de semences produites incite en outre à s'assurer des incidences des opérations post-récoltes sur la composition de ces lots (El-Kassaby et Thomson, 1996). La nécessité de maintenir cette diversité initiale peut constituer une garantie d'adaptation à des conditions stressantes en plantation : ainsi, sur sol pollué par des métaux lourds, les semis hétérozygotes (pour 4 des 8 loci isozymes testés) de 6 peuplements différents d'épicéa commun survivent en plus grande proportion que les semis homozygotes (Bergmann et Hosius, 1995).

II.2.1 - Gestion des graines avant semis

- ✓ tri des semences : un effet sélectif

Le tri de glands de chêne sessile selon la taille ou la présence visible de radicule se traduit par des écarts de fréquences alléliques pour 3 systèmes enzymatiques sur 11, mais les distances génétiques mesurées entre ces modalités demeurent plus faibles que celles mesurées entre glands et semis (Lieseback et Zaspel, 2004). Comme pour la date de récolte, cette différence est attribuée par les auteurs à des effets arbres mères, les poids des glands variant d'un facteur 5,5 d'un semencier à l'autre (Kebler, 1994 in Liesebach et Zaspel, 2004).

Un tri de graines résineuses basé sur le seul poids, préalablement à un stockage et une conservation, risque fort de réduire sensiblement la contribution de certains parents (Skroppa, 1994 ; Edwards et El-Kassaby, 1996). De plus, si sur Douglas, St. Clair et Adams (1993) observent une forte corrélation négative entre poids de graines et germination, ils notent en revanche une corrélation positive entre poids de graines et hauteur de plants de 2 ans. Un tri préalable sur le poids des graines en vue d'une production plus régulière et de taille accrue peut ainsi conduire à éliminer des familles à graines légères et donc à réduire la diversité génétique des lots de semences.

- ✓ stockage des semences : des résultats divers

Aucune différence génétique significative n'est observée par Liesebach et Zaspel (2004) entre glands et semis de *Q. petraea* après stockage d'un ou de deux hivers. Konnert et Ruetz (2006) ont analysé, pour 10 systèmes enzymatiques, l'endosperme de graines de Douglas prélevées dans des lots stockés à -20°C depuis 1987 ou 1989, et ne notent pas non plus de différences des profils isoenzymatiques obtenus ; ces résultats sont cohérents avec la très faible baisse du taux de germination de ces lots au fil du temps.

À l'inverse, Edwards et El-Kassaby (1996) et El-Kassaby (2000b) indiquent que le taux de perte de viabilité de graines lors de phases de conservation varie fortement selon le génotype considéré, et ce pour de nombreuses espèces résineuses. Ils suggèrent donc de reconstituer régulièrement les stocks de graines afin d'enrayer à la fois cette perte de diversité mais aussi la baisse du gain génétique attendu dans le cas de graines produites en vergers à graines. Edwards et El-Kassaby (1996) proposent également d'ajouter la cinétique de germination aux critères habituels d'évaluation de la qualité d'un lot de graines (taux de germination, vigueur) afin de mieux prendre en compte la variabilité des performances individuelles des graines.

✓ traitements pré-germination : des opérations non neutres

Selon Konnert et Ruetz (2003), le traitement et la stratification des faînes n'affectent pas significativement les caractéristiques génétiques des lots de semences. En revanche Ciccarese et Piotto (2000) estiment que certains traitements de levée de dormance (chez le frêne par exemple) peuvent provoquer une perte de diversité génétique - non chiffrée -, le pépiniériste étant tenté de semer dès l'apparition des premiers signes de germination. Les individus nécessitant une période de pré-traitement plus longue sont alors pénalisés, voire éliminés. Ciccarese et Piotto recommandent de stratifier les semis avec un contrôle d'humidité.

Ciccarese et Piotto (2000) indiquent en outre que les traitements de scarification physique ou chimique des enveloppes résistantes du tégument de certaines semences (légumineuses notamment) se traduisent également par une perte de diversité génétique - là encore non chiffrée - et suggèrent l'emploi de méthodes mécaniques de scarification des graines.

L'ensemble des opérations de gestion des faînes comprises entre la récolte et le semis (tri, stockage, préparation pour semis) se traduit, pour 6 des 8 loci isoenzymatiques analysés par Gregorius et von Werder (2002), par une perte de capacité adaptative.

II.2.2 - Production de plants

Certains travaux mettent en évidence une évolution de la composition génétique d'un lot de MFR entre la phase semis et le stade jeune plantation, sans pour autant pouvoir rattacher ces modifications à une étape particulière du processus de production de plants. Ainsi, Muona et al. (1987) n'observent, entre embryons et plants de 3 ans de pin sylvestre, aucun changement de fréquence allélique aux 4 loci étudiés ; en revanche l'excès d'homozygotes de la population initiale de graines disparaît trois ans seulement après le semis. Les graines issues d'autofécondation ou de croisements entre proches parents seraient donc éliminées très précocement mais aucun stade précis de production n'est identifié comme un stade clé de sélection au profit des individus hétérozygotes. Il en va de même pour les baisses du taux d'hétérozygotie observée (- 7 %) et du taux de loci polymorphes (- 9 %) entre les graines produites dans un verger à graines de *Picea glauca x engelmanni* et les plants obtenus en sortie de pépinière (Stoehr et El-Kassaby, 1997) ou la baisse du taux de loci polymorphes entre peuplement porte-graines et plantations de *Pinus brutia* (Içgen et al., 2006), attribuées aux pratiques de pépinière prises dans leur ensemble. Des efforts d'amélioration de la qualité génétique des lots de semences produites en vergers à graines (par induction florale ou supplémentation pollinique par exemple) ou en peuplements porte-graines (nombre et répartition des semenciers récoltés) peuvent donc être potentiellement réduits ou anihilés par des techniques de production de plants.

Globalement, la sélection naturelle qui s'exerce en peuplements naturels est plus forte que celle résultant des pratiques en pépinière, par suite d'une élimination plus rapide des individus consanguins en conditions *in situ* (Skroppa, 1994). Elle favorise également les hétérozygotes au détriment des homozygotes qui profitent, pour leur part des conditions de milieu plus homogènes offertes en pépinière (Figure III.4 ; Finkeldey et al., 2004).

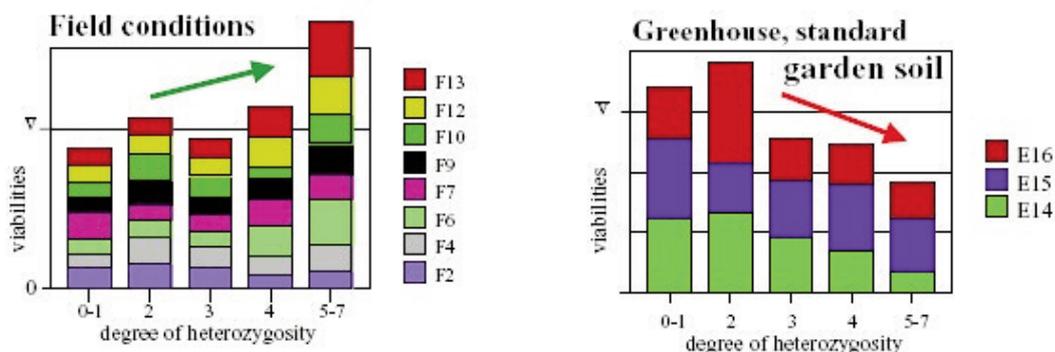


Figure III.4 : Viabilité de faînes pour différents niveaux d'hétérozygotie, en conditions de forêt (en haut) et en pépinière (en bas) et pour différents lots (couleurs). (Finkeldey et al., 2004)

D'autres travaux s'attachent à des phases précises du processus de production de plants pour en évaluer les impacts génétiques. Ils portent surtout sur les modes d'élevage en pépinière et les modalités de tris des plants avant mise en marché et plantation.

✓ modes d'élevage

Élevés en bâches extérieures, sous serre ou en «plug-containers», des semis de hêtre de 1 an issus de 5 peuplements bavarois ne diffèrent significativement pour aucun des 10 systèmes enzymatiques analysés par Konnert et Ruetz (2003), quel que soit le paramètre de diversité génétique pris en compte. Des résultats concordants obtenus par d'autres équipes (Janssen et al., 2002) sont rapportés par Konnert et Ruetz pour des élevages de semis de hêtre en plein air, en serre ou sous tunnel plastique. Cependant Kim (1985) trouve, pour un locus allozyme, que l'élevage sous serre favorise l'un des allèles présents ainsi que les individus homozygotes pour cet allèle ; la fréquence de ce dernier augmente également dans le cas de semis direct en forêt sous peuplement mais avec, dans ce cas, un avantage aux semis hétérozygotes. **La sélection s'exerce donc avec une intensité variable selon les allèles et les génotypes ; elle varie également selon les stades de développement (graine, semis) et la provenance étudiée.** De tels résultats plaident pour le maintien d'une diversité maximale afin d'assurer l'adaptation d'une population à des environnements hétérogènes aux différents stades ontogéniques du développement des arbres.

Sur Douglas, Konnert et Ruetz (2006) n'observent également pas de différence entre graines et semis en pleine terre ; ils notent une légère perte de diversité et une faible augmentation du taux d'hétérozygotes pour les semis en containers (1 graine par container). En revanche, la technique du semis de plusieurs graines par container, suivi d'une élimination dans chaque container des plantules les moins vigoureuses après levée et d'un tri avant utilisation en plantation se traduit par une représentation, en sortie de pépinière, des descendance maternelles très différente de celle caractérisant le lot de graines initial (El-Kassaby et al., 1993 ; Davidson et al., 1996 ; El-Kassaby et Thomson, 1996 ; El-Kassaby, 2000b). La contribution finale de ces descendance est en effet fortement influencée par leur taux de germination (sous fort contrôle génétique) qui explique 66 % des écarts de composition observés entre lot semé et lot produit (El-Kassaby et Thomson, 1996). L'éclaircie des semis après levée joue également un rôle majeur dans la modification de la composition génétique de productions de Douglas ou de *Tsuga heterophylla* : des phénomènes de compétition intra-familles (fort chez Douglas) et inter-familles (fort chez *Tsuga heterophylla*) au niveau des parties aériennes expliquent ces changements (El-Kassaby et Thomson, 1996 ; El-Kassaby, 2000b). L'ultime tri avant commercialisation n'affecte que dans une moindre mesure la composition finale de la production tant sur Douglas que sur *Tsuga heterophylla* (El-Kassaby et Thomson, 1996 ; El-Kassaby, 2000b). Sont pénalisées les familles à levée tardive et/ou à faible croissance post-levée, alors que ce caractère n'est pas nécessairement corrélé avec la vigueur à des stades plus âgés (Piesch, 1987 in El-Kassaby et Thomson, 1996).

La multiplication végétative (système bulk) de lots de faible effectif, conséquence de fructifications irrégulières (chênes) ou de ressources en arbres mères limitées (mélèzes hybrides), constitue une réponse technique aux besoins des reboiseurs mais on peut supposer une capacité variable à l'enracinement de bouture de la part de chaque génotype et donc une modification de la composition en génotypes des productions annuelles de plants racinés par rapport à la population initiale issue de semis. Scotti-Saintagne et al. (2005) suggèrent pour du chêne pédonculé une forte interaction clone x année qui laisse donc supposer une variabilité interannuelle de la composition en génotypes des populations de boutures racinées obtenues. Ils démontrent en outre que l'aptitude à la multiplication végétative chez *Q. robur* est sous contrôle génétique d'au moins 6 QTLs.

✓ tri des semis

Des opérations de tris interviennent en pépinière soit avant repiquage - notamment si ce dernier est mécanisé - soit à la sortie de pépinière pour constituer des lots de plants homogènes ou à la demande des reboiseurs qui souhaitent disposer de plants d'une catégorie de taille donnée. Des normes dimensionnelles (type normes FFN), couplées à des tarifs unitaires, existent par ailleurs et confortent l'activité de tri en pépinière. Il convient toutefois de distinguer entre tris sur la qualité extérieure des plants (élimination des plants abîmés, malades, rachitiques) qui va nécessairement bénéficier au reboiseur et tris sur la seule hauteur.

L'incidence de tels tris se manifeste par une diminution du nombre d'allèles par locus chez des semis de hêtre de 1 an : aucune des catégories de plants (petit, moyen, grand) ne renferme la totalité des allèles initialement présents dans la population de semis considérée globalement (Konnert et Ruetz, 2003). Cependant aucune des trois

catégories de hauteur ne diffère des autres et le nombre d'allèles par locus n'est pas nécessairement minimal dans les catégories extrêmes. En revanche, la diversité génétique - notamment le nombre efficace d'allèles par locus - est généralement plus faible dans les lots de grands plants comparée à l'ensemble des semis non triés : l'amplitude de cette différence varie cependant d'un peuplement à l'autre. Une tendance similaire est observée pour les niveaux d'hétérozygotie.

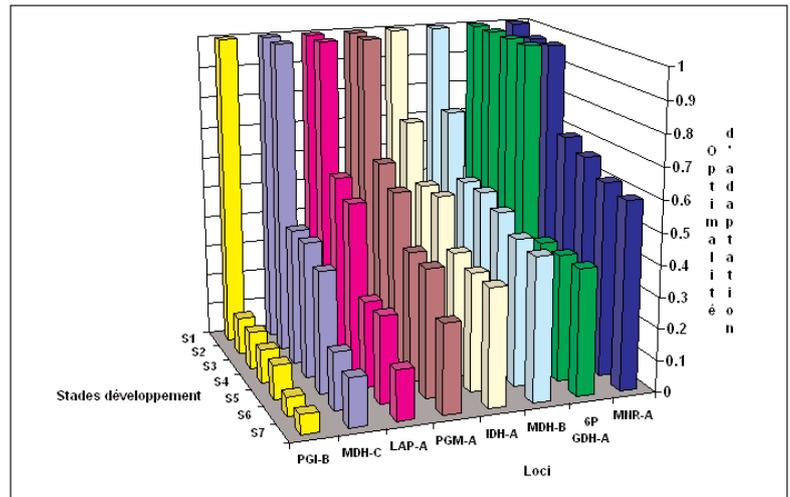
Sur sapin pectiné (plants 2+3) et épicéa commun (plants 2+2), Konnert et Schmidt (1996) concluent également à une incidence notable du tri sur la hauteur sur les caractéristiques génétiques des catégories de plants triés. Pour ces deux espèces, la distance génétique avec le lot non trié est maximum pour les lots de grande taille ; le nombre d'allèles par locus et la diversité génétique sont en outre toujours plus faibles dans les lots triés. Konnert et Ruetz (2003) considèrent que les conséquences génétiques du tri sur la hauteur sont plus marquées sur sapin et épicéa que sur hêtre, du moins pour les provenances testées. Dans les deux travaux cités, la nécessité de vérifier les résultats acquis à ce jour sur un plus grand nombre de provenances par essence est toutefois rappelée.

La sélection en sortie de pépinière de «superplants» de 12 sources de graines de *Picea engelmannii* et l'analyse de 4 systèmes enzymatiques permet à Mitton et Jeffers (1989) de montrer que non seulement cette sélection sur la vigueur se maintient trois ans après plantation mais aussi que les «superplants» présentent une proportion d'hétérozygotes à chaque locus significativement plus élevée que les plants témoins. En revanche, les fréquences alléliques ne diffèrent entre ces deux modalités que sur un seul site et pour un seul système enzymatique. La sélection massale réalisée favorise donc les individus hétérozygotes mais ne modifie que très légèrement les fréquences alléliques. Ces résultats sont rapprochés de ceux observés dans des peuplements adultes de résineux soumis à sélection naturelle, dans lesquels un excès d'hétérozygotes contraste avec un déficit d'hétérozygotes chez les graines et semis.

Sur Douglas, le tri sur des critères sanitaires ou de forme n'affecte pas la composition génétique d'un lot de plants à racines nues de 2 ans et un tri sur la hauteur ne modifie que marginalement la proportion de certaines familles en sortie de pépinière (St. Clair et Adams, 1993). Il convient toutefois de noter que cette expérimentation se basait sur des lots égaux de graines viables par famille et éliminait donc les différences de qualité initiale des graines produites par chaque famille pourtant sous fort contrôle génétique (El-Kassaby et Thomson, 1996). En revanche, on a vu précédemment que l'élimination des semis les moins vigoureux dans chaque container préalablement semé de plusieurs graines se traduisait par des modifications notables de la contribution des familles constituant des lots initiaux de graines de Douglas ou de *Tsuga heterophylla* (El-Kassaby et Thomson, 1996 ; El-Kassaby, 2000).

La plupart des travaux dépouillés traitent de la réduction possible de la diversité génétique de lots de semences suite à diverses opérations ou itinéraires techniques en pépinière mais l'analyse des incidences de cette réduction sur le devenir (performances, diversité génétique, capacité adaptative) des plants produits n'y est pas abordée. L'approche proposée par Gregorius et von Werder (2002) tente de vérifier si les pressions de sélection exercées aux différents stades de production du matériel végétal - et qui permettent l'acquisition de caractères adaptatifs par les individus survivants à la sélection - ne se traduisent pas par une réduction de diversité et donc une diminution du potentiel adaptatif. Avec la mesure de l'optimalité adaptative (ou adaptativité) mis en oeuvre à chaque stade de production du matériel végétal, Gregorius et von Werder mettent en évidence des variations progressives ou par étapes de l'adaptativité, selon les loci étudiés (**Figure III.5**). L'étape située entre le semis et la germination correspond à une réduction brutale de la taille de la population initiale (celle des graines) par suite de facteurs naturels et anthropiques (récolte d'une partie seulement des graines produites, traitement des graines, semis). Gregorius et von Werder émettent l'hypothèse qu'au stade de la germination, ces réductions d'effectifs annulent ou s'opposent au processus de sélection, maintenant ainsi un haut niveau d'adaptativité.

Figure III.5 : Évolution du niveau d'adaptativité à 7 stades de développement pour 8 loci isoenzymatiques analysés dans le cas d'une hêtraie (traduit de Gregorius et von Werder, 2002). Stades : S1 = récolte des graines ; S2 = traitement des graines ; S3 = semis ; S4 = germination ; S5 = plants 2 ans ; S6 = plants 3 ans ; S7 = arbres adultes



II.3 - Traçabilité des matériels forestiers de reproduction

La prise en compte croissante de la conservation des ressources génétiques se traduit dans les législations forestières nationales par la réglementation des transferts de matériel végétal mais aussi, dans certains États, par des dispositions visant à assurer une qualité génétique minimale des semences (nombre minimal de semenciers). Ces mesures garantissent en théorie au reboiseur qu'il dispose bien de l'origine de MFR demandée et le cas échéant que ces MFR proviennent bien de récoltes réalisées selon les conditions requises par les textes en vigueur.

Le respect de ces diverses règles repose pour l'essentiel sur des contrôles de terrain et sur la vérification de la cohérence de documents administratifs élaborés depuis la récolte de semences jusqu'à la commercialisation des plants (Gregorius *et al.*, 1983 ; Konnert et Hussendörfer, 2002 ; Fossati *et al.*, 2005). Ce système ne peut garantir une fiabilité totale de la traçabilité des MFR par suite des moyens généralement mis en oeuvre. De nouvelles approches sont désormais possibles, basées sur une preuve physique de ressemblance entre l'échantillon analysé et une collection de références. Elles s'appuient sur le pouvoir de discrimination :

- des marqueurs génétiques, par comparaison de profils génétiques (Gregorius *et al.*, 1983 ; Ziegenhagen *et al.*, 1998 ; Konnert et Hussendörfer, 2002 ; Konnert *et al.*, 2002 ; Behm et Konnert, 2002 ; Derory *et al.*, 2002 ; Ribeiro *et al.*, 2002 ; Deguilloux *et al.*, 2004),
- de la technique SPIR (Spectrométrie Proche InfraRouge) par comparaison des spectres visibles et proche infrarouge de tissus végétaux (Tigabu *et al.*, 2005).

En effet, le développement rapide depuis la fin des années 1980 de différents types de marqueurs moléculaires permet désormais non seulement de vérifier l'identité d'un clone, de confirmer l'origine d'un lot de semences ou de plants mais aussi de s'assurer du nombre de semenciers, du nombre d'arbres pollinisateurs (Smouse et Sork, 2004), voire de l'identité de chaque parent (Jones et Ardren, 2003). La spectrométrie offre sensiblement les mêmes possibilités de validation d'une identité ou d'une origine par rapport à un lot de référence, et ce de manière non destructive. Quelques exemples illustreront les possibilités et les limites de ces nouveaux outils.

II.3.1 - Vérifier l'identité de clones

L'utilisation de matériel clonal, en populiiculture mais aussi pour des essences précieuses comme le merisier, garantit une homogénéité recherchée de la production de bois. Dans ce contexte, l'assurance de disposer à la plantation d'un matériel végétal réellement homogène et correspondant bien au cultivar attendu est capitale. Les documents administratifs accompagnant une fourniture de plants ne peuvent à eux seuls constituer une garantie suffisante ; les critères observables sur les plants sont souvent difficiles à mettre en oeuvre et peu discriminants entre clones génétiquement proches (Rajora et Rahman, 2003 ; Fossati *et al.*, 2005).

Dans ce contexte, l'emploi de marqueurs moléculaires de type AFLP, RFLP ou microsatellites (SSR) constitue une solution technique beaucoup plus performante que l'analyse de systèmes enzymatiques (Gregorius *et al.*, 1983 ; Lallemand *et al.*, 2000 ; Rajora et Rahman, 2003 ; Schueler *et al.*, 2003 ; Fossati *et al.*, 2005 ;

Holderegger et al., 2005). Fossati et al. (2005) évaluent ainsi à $7,5 \times 10^{-9}$ la probabilité de confondre deux individus hybrides de type euraméricain (*P. deltoides* x *P. nigra*). La constitution de collections de référence comportant les cultivars de peuplier admis à la commercialisation permet alors de comparer un échantillon douteux au cultivar qu'il est censé être. En France, BioGeves dispose d'une collection de référence de 100 cultivars de peupliers commercialisés ou susceptibles de l'être prochainement au sein de l'UE et de leurs cartes d'identité génétique respectives ; il peut en outre assurer l'analyse d'échantillons dont l'identité est jugée douteuse (Lallemand et al., 2000).

De même, pour le merisier, Schueler et al. (2003) indiquent une probabilité d'exclusion, c'est-à-dire la probabilité de distinguer effectivement deux génotypes différents, de 0,984 pour 132 cultivars testés à l'aide de 7 marqueurs microsatellites. Le typage génétique des cultivars commercialisés de merisiers INRA est en cours en France et permettra là encore de vérifier toute transaction douteuse par comparaison avec une collection de référence.

II.3.2 - Vérifier l'origine d'un peuplement ou d'un lot de semences

Dès le début des années 1980, Gregorius et al. (1983) montraient sur divers exemples les possibilités offertes par l'analyse de systèmes enzymatiques pour confirmer l'origine de lots de MFR mais aussi de celle de peuplements sélectionnés, en s'appuyant essentiellement sur le principe du test de conformité ou d'exclusion quand le nombre d'origines possibles est restreint (**Figure III.6a et III.6b**).

Figure III.6a : Exclusion d'origine d'une population X, par suite de la présence d'allèle (jaune) non présents dans les populations de référence (Adapté de Gregorius et al., 1983)

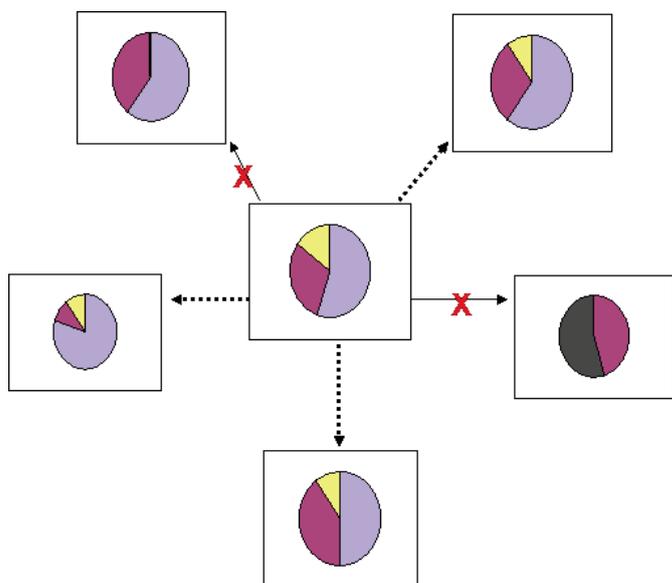
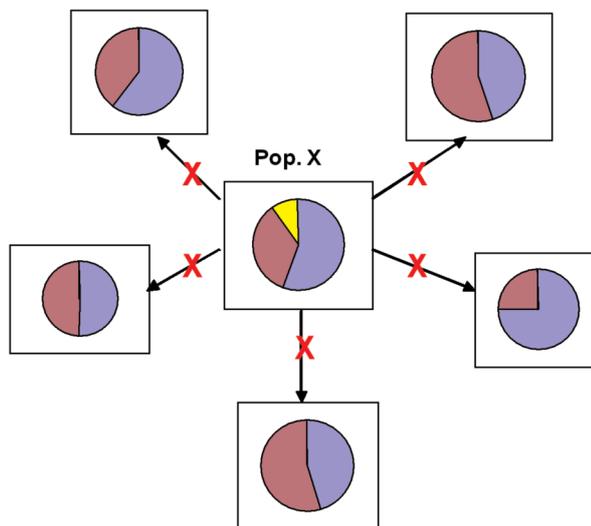


Figure III.6b : Comparaison de cas où l'origine d'une population peut être soit rejetée soit non écartée (Adapté de Gregorius et al., 1983)

Les nombreux travaux menés depuis une quinzaine d'années sur la structuration spatiale de la diversité génétique des populations d'arbres forestiers ont permis de mettre au point les outils d'analyse de peuplements de diverses espèces. Ils ont, dans de nombreux cas, servi de point de départ à la constitution de collections de référence en vue de déterminer l'origine d'un boisement, de MFR, de produits bois ou de préciser le caractère autochtone ou non d'un peuplement. Ils ont aussi permis de détecter des allèles spécifiques à certaines populations dont la présence (ou l'absence) peut confirmer la conformité d'origine d'un échantillon de MFR par exemple (La Scala et al., 1999 ; Petit et al., 2004). Comme le soulignent Petit et al. (2004), la pertinence du test comparant l'empreinte génétique d'un échantillon d'origine suspecte à celle d'autres échantillons de référence dépend en grande partie de la représentativité de cette base de référence. Dans le cas des chênes blancs européens, l'élaboration d'une importante banque de données rassemblant les résultats d'analyses par marqueurs moléculaires chloroplastiques permet désormais de comparer la composition en variants chloroplastiques d'un lot donné à la distribution géographique de ces variants dans les populations naturelles et d'en déduire la conformité ou non d'un lot donné à l'origine annoncée.

Trois marqueurs nucléaires microsatellites permettent ainsi de distinguer les populations d'origine landaise de celles d'origine Corse chez le pin maritime (Derory et al., 2002), 10 marqueurs isoenzymatiques l'origine de provenances de *Prunus spinosa* ou d'*Acer campestre* (Leinemann et al., 2002).

Dans le cas d'espèces exotiques comme le Douglas ou le chêne rouge, le choix de peuplements porte-graines au sein des boisements disponibles dans la zone d'introduction est très souvent rendu délicat par l'absence d'information sur l'origine même du matériel végétal introduit : nombre de descendances et donc ampleur de la base génétique, origine géographique dans l'aire de distribution naturelle (Stauffer et Adams, 1993 ; Leinemann, 1996 ; Fontes et al., 2003 ; Magni-Diaz, 2004 ; Konnert et Ruetz, 2006).

Stauffer et Adams (1993) utilisent 10 systèmes enzymatiques (15 loci) pour identifier l'origine de 3 peuplements suisses de Douglas qui apparaissent issus d'une partie restreinte de l'aire naturelle, 2 d'entre eux pourraient même provenir d'un lot de graines unique. L'analyse menée par Fontes et al. (2003) de la diversité et de l'origine de 10 peuplements de Douglas portugais potentiellement porte-graines, à l'aide de 9 systèmes enzymatiques (7 loci) suggère que ces 10 boisements proviennent d'importations en provenance d'au moins trois régions de l'aire d'origine américaine ; elle ne permet cependant pas de trancher entre les deux scénarios suivants : des introductions séparées en divers points du territoire portugais ou bien une introduction unique composée d'un mélange de peuplements américains puis redistribuée à travers le Portugal. La présence d'allèles spécifiques à une des populations portugaises peut laisser supposer une origine américaine originale mais restreinte. Konnert et Ruetz (2006) détectent, grâce à l'analyse de 10 systèmes enzymatiques, l'origine côtière ou intérieure (non désirée) de peuplements bavarois porte-graines de Douglas et sont ainsi amenés à suggérer le retrait de certains d'entre eux d'origine intérieure ; de même Leinemann (1996) et Leinemann et Hosius (2004) s'appuient sur des différences de fréquence allélique à un seul locus (isozyme) pour distinguer l'origine côtière ou intérieure de plantations de Douglas allemandes dont le comportement sanitaire diffère.

Sur chêne rouge, Magni-Diaz (2004) suggère une origine multiple des peuplements européens actuels sans pouvoir «*retrouver facilement les régions géographiques d'où sont originaires les glands ayant servi à l'introduction du chêne rouge en Europe*». Il observe de plus une différenciation entre populations européennes et américaines analysées, qui laisse supposer une évolution en cours vers la création d'écotypes européens.

L'analyse des spectres visibles et proche infrarouge (technique SPIR) permet à Tigabu et al. (2005) de rattacher de manière fiable des graines de pin sylvestre à leur lot d'origine. Cette méthode rapide et non destructive suppose cependant un étalonnage préalable précis de la méthode. Elle devrait aussi être testée sur d'autres espèces forestières.

II.3.3 - Cas particulier : l'autochtonie d'un boisement

La recherche du caractère autochtone ou non d'un peuplement peut répondre à plusieurs demandes. Ainsi, parmi les critères de sélection des peuplements porte-graines d'espèces indigènes, figure le caractère autochtone du boisement. Il en est de même pour le choix d'unités conservatoires *in situ* de ressources génétiques. Dans certains cas, l'utilisation de marqueurs type microsatellite ADN chloroplastique ou mitochondrial permet de repérer des peuplements non autochtones ou des transferts anciens de matériel végétal non renseignés dans les archives forestières. Citons à titre d'illustration les travaux de Cottrell et al. (2003) ou Lowe et al., 2004 sur les chênes de Grande-Bretagne, de Buiteveld et Koelewijn (2006) aux Pays-Bas et de Vander Mijnsbrugge et al. (2003) en

Flandres également sur chênes, de Sperisen et *al.* (1999) et Jeandroz et *al.* (2004) sur épicéa commun ou ceux de Pandey et *al.* (2004) sur *Dalbergia sissoo* au Népal qui démontrent clairement l'existence de transferts parfois lointains de matériel végétal d'une espèce donnée au sein de son aire naturelle de répartition.

Les isoenzymes sont également employées pour mettre en évidence le caractère non autochtone de hêtres à feuillage pourpre présents dans certaines plantations allemandes (Hosius et *al.*, 1999). Ce type de marqueurs trouve cependant ses limites d'utilisation pour vérifier l'autochtonie de plantations de hêtre présentant un fort taux de fourchaison (Hattemer et Ziehe, 1996) : en effet la comparaison des profils enzymatiques de ce matériel avec ceux de 22 peuplements potentiellement à l'origine de cette plantation ne fournit pas de réponse catégorique pour l'acceptation ou le rejet de l'autochtonie de cette dernière. Les causes avancées par Hattemer et Ziehe sont multiples :

- des phénotypes anormaux (ici des tiges fourchues) peuvent provenir d'un très faible nombre de semenciers et, dans ce cas, être caractérisés par des fréquences alléliques sensiblement différentes de celles du peuplement global,
- la possibilité d'introgression entre *F. sylvatica* et *F. orientalis* ne peut être exclue. Des résultats proches de ceux de Hattemer et Ziehe ont en effet été obtenus pour quelques loci par Paule sur *F. orientalis*,
- le faible nombre de variants alléliques pour les 11 loci analysés et la faible diversité de leurs fréquences à l'échelle de la région échantillonnée.

II.3.4 - Vérifier le nombre de semenciers

Il s'agit dans ce cas, non pas de retrouver l'identité génétique précise de chaque semencier à l'origine d'un lot de graines donné - tel est le but d'analyses fines de parenté pour l'étude de la dissémination de semences - mais de pouvoir identifier, avec des risques d'erreur très faibles, chacun des génotypes maternels (donc leur nombre) présents dans un lot commercial constitué du mélange d'un nombre inconnu de descendances maternelles récoltées dans un peuplement porte-graines ou dans un verger à graines (Cremer et *al.*, 2003). Disposer d'une telle information permet de vérifier le respect d'une réglementation en vigueur quand celle-ci impose un nombre minimal de semenciers à récolter (voir § II.1.4 de cette partie) ou une taille efficace minimale de population dans un verger à graines (Stoehr et *al.*, 2004). Elle permet aussi, même en l'absence de telles réglementations, d'évaluer les pratiques de récolte et de sensibiliser les partenaires d'une filière Graines et Plants à la prise en compte de critères de qualité génétique dans leurs activités professionnelles.

La combinaison, sur sapin pectiné, de 11 marqueurs allozymes et 3 marqueurs microsatellites ADN chloroplastique possède un fort pouvoir de discrimination des génotypes et haplotypes et permet ainsi d'identifier chaque arbre mère avec une probabilité de 99,5 % de distinguer deux arbres pris au hasard (Cremer et *al.*, 2003). L'analyse d'un nombre réduit d'endospermes de graines (de l'ordre de la dizaine) prises au hasard dans un lot donné permet alors de dénombrer les arbres mères ayant contribué à cet échantillon et donc de vérifier le respect d'un éventuel seuil minimal de nombre de semenciers. La puissance des marqueurs microsatellites ADN total est également mise en évidence par Ziegenhagen et *al.* (2003) sur les ailes de graines de sapin pectiné (tissus hérités maternellement) pour déterminer avec précision le nombre de semenciers en cause dans un lot de graines.

L'analyse de semis de chêne pédonculé avec 9 marqueurs microsatellite permet à Lexer et *al.* (1999) de déterminer le nombre de semenciers intervenant dans la composition d'un lot de glands. Ziegenhagen et *al.* (2003) obtiennent des résultats similaires avec des marqueurs microsatellites ADN total sur péricarpe de glands (voir aussi Lexer et *al.*, 2001).

Grâce à l'analyse des spectres proche infrarouge (technique SPIR), Tigabu et *al.* (2005) identifient de manière fiable les parents (père et mère) de graines de pin sylvestre. Cette technique peut s'avérer très utile en vergers à graines où un nombre limité de reproducteurs possibles permet d'établir rapidement la collection de spectres de référence à laquelle comparer les graines testées.

II.3.5 - Évaluer le nombre d'arbres pollinisateurs

Une telle évaluation présente plusieurs intérêts (Lexer et *al.*, 2000) :

- considérant que la diversité génétique d'un lot de semences est déterminante dans la qualité de ce lot, cette diversité peut être appréciée à partir de deux critères : le nombre d'arbres mères récoltés mais aussi

- le nombre de pères ayant contribué par leur pollen aux épisodes de fécondation d'ovules,
- la sélection de peuplements porte-graines suppose acquise la garantie d'une diversité génétique minimale des semences produites. Or si un faible nombre de pères participent à la fécondation, cette hypothèse n'est plus vérifiée : l'évaluation de leur nombre peut constituer un critère supplémentaire de choix ou d'élimination d'un lot de semences proposé. Un raisonnement analogue en verger à graines permet par exemple de ne pas commercialiser une récolte de graines faisant intervenir trop peu d'arbres pollinisateurs,
 - les variations dans le temps du nombre de contributeurs polliniques peuvent utilement être confrontées à des modification du régime de reproduction dans une structure de production de graines (verger ou peuplement sélectionné), elles-mêmes induites par des actions sylvicoles ou des fluctuations environnementales.

De nombreux travaux d'analyse des flux de gènes intra peuplement fournissent d'ores et déjà des données extrêmement intéressantes sur les effectifs de donneurs de pollen chez diverses espèces et dans des conditions stationnelles variées (Streiff et *al.*, 1999 ; Lexer et *al.*, 2000, Gerber et *al.*, 2004, Oddou-Muratorio et *al.*, 2003). L'intérêt de l'approche présentée par Lexer et *al.* (2000) sur chêne pédonculé réside dans le fait qu'aucune information génétique sur la population parentale n'est nécessaire pour évaluer le nombre de pères pollinisateurs dans un lot commercial de glands et qu'elle est basée sur l'utilisation de seulement quelques marqueurs microsatellite liés. Cette démarche peut être étendue à toute espèce dès lors que des marqueurs microsatellite liés et très polymorphes sont disponibles.

II.3.6 - Vérifier la pureté spécifique d'un lot de semences

La qualité génétique d'un matériel végétal passe aussi par la vérification de son degré de pureté spécifique. Les marqueurs moléculaires peuvent dans certains cas constituer des outils puissants pour détecter la présence d'hybrides non souhaités dans des lots de graines supposés monospécifiques. Ainsi, la présence de graines hybrides *Cedrus atlantica* x *C. Libani* peut ne pas être souhaitée dans des peuplements sélectionnés destinés à la production de graines (**Figure III.8**). De même pour les mélanges frêne commun-frêne oxyphille ou pin sylvestre-pin à crochets. Dans ce dernier cas, un marqueur microsatellite chloroplastique discriminant pin sylvestre et pin à crochets permet de déterminer l'espèce père ayant assuré la pollinisation et donc de vérifier une éventuelle pollinisation d'un pin sylvestre en peuplement sélectionné par un pin à crochets situé en zone possible d'introgression. Les espèces pures et les hybrides entre *Tilia cordata* et *T. platyphyllos* peuvent également être distingués par l'analyse de plusieurs systèmes enzymatiques (Fromm et Hattemer, 2003).

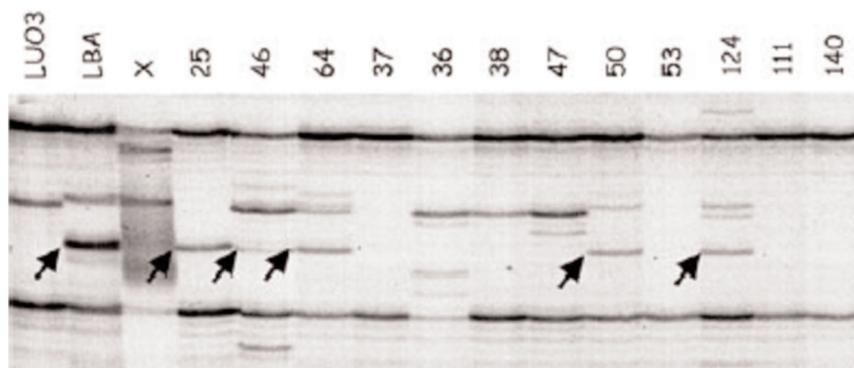


Figure III.8 : Extrait d'un gel polyacrylamide AFLP montrant les descendances de *Cedrus atlantica* LU03. Les échantillons 25, 46, 64, 50 et 124 sont des hybrides *C. atlantica* x *C. Libani*, les autres non (Fady et *al.*, 2003)

Dans d'autres cas, la production de graines recherchée est celle d'hybrides et la détermination précise de leur taux constitue un enjeu commercial et réglementaire important. Issus de programmes d'amélioration génétique, les hybrides interspécifiques entre *Larix decidua* et *Larix kaempferi* sont produits en vergers à graines mais les récoltes de semences sont composées pour partie de graines de *L. decidua*. L'utilisation combinée d'un marqueur microsatellite chloroplastique à héritage paternel (transmission par le pollen) et d'un marqueur microsatellite mitochondrial à héritage maternel permet de distinguer les parents d'espèce pure et les hybrides F1 (Gros-Louis et *al.*, 2005).

Enfin, l'évaluation de la pureté spécifique d'un lot de semences peut s'avérer nécessaire en cas de mélange de semences non identifiables sur des critères morphologiques et provenant de deux espèces pures, chêne sessile et chêne pédonculé par exemple. L'emploi combiné d'un jeu de plusieurs marqueurs microsatellites nucléaires et d'une méthode d'assignation de chaque individu à l'une des deux catégories (sessile, pédonculé) permet désormais de déterminer les proportions relatives de chaque taxon dans un lot de semences (Petit et al., 2004 ; Lepais et al., 2006).

➤... III - RÉGÉNÉRATION NATURELLE OU PLANTATIONS

Lors du renouvellement d'un peuplement, tout gestionnaire forestier est confronté au choix technique et économique suivant : favoriser l'apparition et le développement d'une régénération naturelle ou retenir l'option d'une plantation avec ou sans substitution d'essences (Bailly, 1995 ; Nanson et al., 1991 ; Hosius et al., 2006) (*Figure III.9*).

Le recours à la plantation ou au semis direct suppose bien évidemment de disposer de sources de graines qui proviennent le plus souvent de peuplements sélectionnés ou de vergers à graines. Un gain génétique sur un ou plusieurs caractères d'intérêt économique est alors attendu de ce matériel végétal sans que soient pour autant réduites ses capacités de résistance à des facteurs biotiques ou abiotiques (Prat et Burczyk, 1998). La récolte de graines et les étapes de production de plants en pépinière sont cependant susceptibles d'affecter la qualité génétique du matériel végétal (voir § II de cette partie).

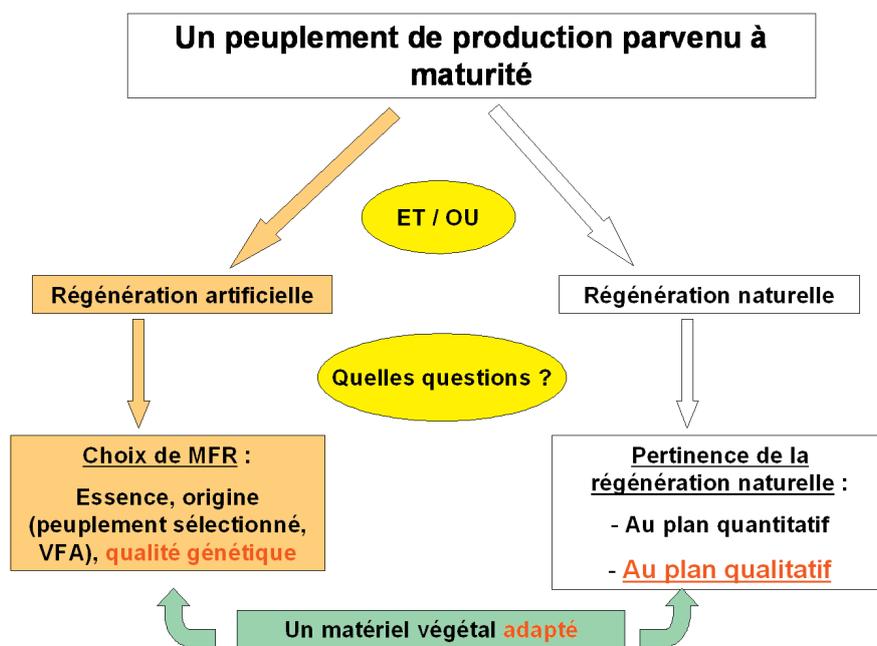


Figure III.9 : Choix techniques possibles lors du renouvellement d'un peuplement et questions qui en découlent.

Les récoltes de graines en peuplement porte-graines et en vergers à graines peuvent différer au plan génétique selon deux processus (Muona et Harju, 1989) :

- la sélection d'un nombre nécessairement limité de génotypes dans une large zone géographique en vue de constituer un verger à graines, peut se traduire par un niveau de diversité génétique supérieur à celui d'un peuplement naturel quand une différenciation géographique existe dans l'aire naturelle prospectée ; inversement, par effet d'échantillonnage, la création d'un verger à graines peut impliquer la perte d'allèles rares et une diminution globale de la richesse allélique par rapport à la zone de prospection initiale,
- lors du cycle de reproduction, les effets d'apparement et de dérive dans une population de taille finie, comme un verger à graines, risquent de provoquer des modifications notables des fréquences alléliques dans les populations de graines produites.

Enfin, l'intensification plus ou moins poussée de la gestion fructifère des vergers à graines (croisements libres, supplémentation pollinique, croisements contrôlés) peut également conduire à des modifications sensibles de la diversité génétique des lots de semences obtenues (Wellman et al., 2003).

Sous l'hypothèse que diversité génétique et capacité à faire face à des aléas divers vont de pair (voir 1^{ère} partie), le gestionnaire forestier est donc conduit à s'interroger sur le niveau de la diversité génétique présente dans le matériel amélioré qui lui est proposé et à le comparer à celui d'une régénération naturelle généralement considérée comme garante du maintien de la diversité génétique et des capacités adaptatives du peuplement futur (Nanson et al., 1991 ; Hosius et al., 2006). Beaucoup de facteurs différencient la régénération naturelle et la plantation et on peut donc s'attendre à des résultats très variables pour de telles comparaisons.

Tableau III.2 : Types de comparaison de la diversité génétique de différentes sources de matériel végétal forestier et sources bibliographiques

Espèce	Type de comparaison			Marqueurs
	Origine MFR	Peuplement naturel	Référence	
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2 générations de VG	49 arbres + composantes des VG	El-Kassaby et Ritland 1996	Is
	1 VG (70 clones)	30 arbres de 2 peuplements, dont l'un correspond à la zone de sélection des clones du VG	Prat et Burczyk 1998	9 Is
<i>Picea abies</i>	1 VG (45 clones)	60 arbres de la zone de sélection des clones du VG	Bergmann et Ruetz 1991	8 Is
<i>Picea glauca</i>	1 VG (40 clones)		Godt et al., 2001	18 Is
	82 arbres + de 9 peuplements	447 arbres des mêmes 9 peuplements	Cheliak et al., 1988	12 Is
<i>Picea glauca x engelmanni</i>	3 années de récolte d'un VG clones	40 arbres	Stoehr et al., 2005	-
	1 VG 1 plantation 1 seed zone	9 peuplements	Stoehr et El-Kassaby 1997	11 Is
<i>Picea sitkensis</i>	1 VG (139 clones)	10 peuplements	Chaisurisri et El-Kassaby 1994	Is
<i>Picea mariana</i>	Seed zone 1 VG (60 clones) 1 plantation 15 ans	2 peuplements de 80 ans 2 régénérations naturelles (4-8 et 15 ans)	Knowles, 1985	5 Is
<i>Tsuga heterophylla</i>	7 VG clones	11 peuplements	Wellman et al., 2003	9 Is
<i>Pinus banksiana</i>	Seed zone	1 peuplement de 90 ans 1 régénération naturelle 15 ans	Knowles, 1985	7 Is
	1 VG (31 clones)		Godt et al., 2001	27 Is
<i>Pinus sylvestris</i>	2 VG (25 et 28 clones)	3 peuplements	Muona et Harju 1989	8 Is
	1 VG (129 clones) 1 peuplement sélectionné	1 peuplement 2 régénérations naturelles	Marjoux 2005	3 µsat. nucléaires
<i>Pinus contorta</i> var. <i>latifolia</i>			Macdonald et al., 2001	Is
<i>Pinus brutia</i>	6 plantations 6 VG (25 à 34 clones)	6 peuplements porte-graines	Içgen et al., 2006	RAPD

VG : verger à graines Is : isozymes RAPD : Random-Amplified Polymorphic DNA

Quel bilan tirer de la comparaison entre diversité génétique de plantations artificielles et celle de régénération naturelle, ces deux choix sylvicoles s'offrant à un propriétaire pour renouveler son peuplement ? **Les résultats de telles comparaisons sont souvent contradictoires**. Par exemple Adams et al. (1998) sur *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco ou Raja et al. (1998) sur *Pinus echinata* Mill. observent une diversité neutre plus élevée en plantations qu'en régénération naturelle ; Thomas et al. (1999) sur *Pinus contorta* Dougl. ou Rajora et Pluhar (2003) sur *Picea mariana* Mill. ne notent, à l'inverse, aucune différence significative de diversité neutre entre régénération naturelle et plantations tandis que Rajora (1999) ou Stefenon et al. (2008) - chez *Araucaria angustifolia* - trouvent une plus grande diversité au sein de la régénération naturelle comparée à la plantation. Les résultats obtenus dépendent à la fois des espèces considérées et des caractéristiques génétiques des plantations évaluées - fortement liées aux caractéristiques des récoltes (nombre de semenciers, nombre de peuplements,...) de graines dont elles sont issues -, issues de peuplements porte-graines ou de vergers à graines (Raja et al., 1998, Rajora 1999).

Il n'est donc pas étonnant, dans ce contexte, de ne trouver pour la zone tempérée que des études comparatives entre matériel amélioré et régénération naturelle (**Tableau III.2**) pour les seules espèces faisant l'objet de programmes d'amélioration génétique déjà en place et dont les productions de graines améliorées sont disponibles sur le marché : espèces résineuses nord américaines (*Pseudotsuga menziesii*, *Picea glauca*, *Picea glauca x engelmanni*, *Picea sitkensis*, *Picea mariana*, *Tsuga heterophylla*, *Pinus banksiana*) ou européennes (*Pinus sylvestris*, *Pinus brutia*, *Picea abies*).

Plusieurs types de comparaisons peuvent ainsi être établies entre population naturelle, sélections d'arbres élite, semis naturels et plantations artificielles issues de vergers à graines, de peuplements sélectionnés porte-graines ou d'arbres +, et ce pour différents paramètres mesurant la diversité génétique. Il convient toutefois de signaler que les marqueurs les plus souvent utilisés dans ces comparaisons sont peu variables (isozymes).

III.1 - Populations naturelles et composants des vergers

Les conséquences génétiques de la sélection, au sein de populations naturelles, d'arbres d'élite comme futurs constituants de verger à graines, sont synthétisées par Içgen et al. (2006). Si de nombreux travaux ne montrent aucune différence significative des paramètres de diversité analysés, fréquences alléliques, nombre d'allèles, hétérozygotie (Knowles, 1985 ; Chaisurisri et El-Kassaby, 1994 ; El-Kassaby et Ritland, 1996 ; Prat et Burczyk, 1998 ; Godt et al., 2001 ; Içgen et al., 2006), quelques autres signalent une perte de richesse allélique (surtout des allèles rares) et/ou du taux d'hétérozygotie (Cheliak et al., 1988 ; Godt et al., 2001) entre population élite et population naturelle initiale. Stoehr et al. (1997) et Içgen et al. (2006) attribuent ces résultats divergents à des problèmes d'échantillonnage, d'intensité de sélection des arbres élite et de différence des systèmes de reproduction des espèces étudiées.

Bergmann et Ruetz (1991) observent cependant que les 45 clones d'épicéa commun, copies d'arbres «+» constituant un verger à graines, s'écartent d'un échantillon aléatoire de 60 tiges prélevées dans la même population par une hétérozygotie moyenne supérieure et par des taux d'hétérozygotie significativement différents pour 3 loci. De tels écarts pourraient être dus au fait que les arbres «+» sélectionnés pour le verger étaient très âgés et avaient probablement été soumis à une pression de sélection favorisant les hétérozygotes. Knowles (1985) ne note aucun écart de ce type sur *Picea mariana*, mais en utilisant d'autres systèmes enzymatiques. Wasielewska et al. (2005) estiment également que la diversité génétique mesurée sur 40 arbres «+» de pin sylvestre est comparable à celle de populations naturelles.

De plus, même en l'absence de différences significatives des paramètres de diversité génétique entre populations naturelles et composantes de vergers, la qualité génétique de la graine produite en vergers n'est pas nécessairement optimale selon Muona et Harju (1989) et Skrøppa (1994) qui insistent sur les points suivants :

- la sélection intense en vergers sur la fertilité mâle et femelle. D'éventuelles corrélations entre caractères de floraison et d'autres caractères (recherchés ou non) seront favorisées dans les descendances de vergers mais pas (ou moins) en peuplement naturel,
- même si la proportion de graines autofécondées est identique en vergers et en peuplement, leur semis en conditions favorables de pépinière les prive de la pression de sélection subie en régénération naturelle et peut conduire à la production de plants aux performances médiocres,
- les pollutions génétiques subies par un verger peuvent conduire à produire des graines inadaptées aux conditions d'utilisation prévues initialement pour ce verger,

- le lieu d'installation du verger à graines, en particulier les conditions climatiques régnant lors des épisodes de fécondation, peut modifier le comportement des semences produites pour certains caractères comme le débourrement et affecter la survie ou la qualité des plantations réalisées avec ce matériel végétal (Skrøppa et al., 1994 ; Skrøppa, 1994).

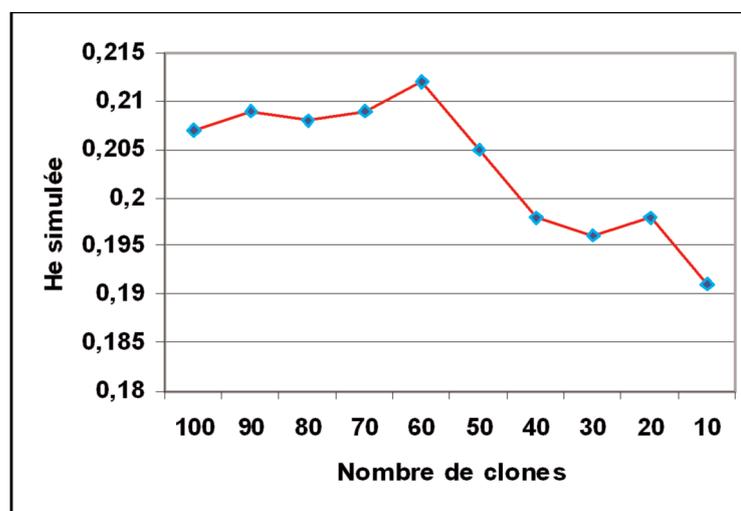


Figure III.10 : Effets d'une sélection génétique sur la diversité H_e simulée dans un verger à graines de 100 clones (traduit de Stoehr et al., 1997).

La sélection d'un nombre élevé d'arbres échantillons d'âge moyen (au moins une trentaine d'arbres «plus» pour une population selon İçgen et al., 2006), répartis dans une zone prospectée, apparaît comme une garantie correcte de maintien de la diversité génétique présente au sein de cette zone. Dans le cas de *Picea glauca x engelmannii* dont la diversité en populations naturelles est très forte et peu structurée (la diversité inter-populations ne représente que 3,5 % seulement de la diversité totale), il faut réduire de 50 % le nombre de composants du verger à graines pour diminuer sensiblement la diversité (Figure III.10), le nombre d'allèles par locus chutant alors de 2,35 à 2,12. Stoehr et al. (1997) et Godt et al. (2001) estiment également qu'une réduction aléatoire du nombre de clones en vergers à graines de *Picea glauca* ou de *Pinus banksiana* entraîne une légère réduction de la richesse allélique mais a peu d'effet sur la diversité génétique totale. Pour İçgen et al. (2006), une diminution du nombre de clones en verger fait chuter plus rapidement le nombre d'allèles par locus que la diversité globale. Ces auteurs citent en outre les travaux de Johnson et Lipow (2002)⁹ qui estiment qu'un verger à plus de 20 composants génétiquement différents apporte le même niveau de risque qu'une récolte de graines en peuplement naturel.

Les comparaisons réalisées entre populations naturelles et vergers à graines concernent quasiment toujours des vergers de première génération. El-Kassaby et Ritland (1996) observent pourtant une différenciation génétique significative entre un verger de seconde génération et la population naturelle de Douglas dont il est issu, alors qu'aucune différenciation n'avait été mesurée avec le verger de première génération. Ce résultat est attribué aux intercroisements réalisés pour constituer la seconde génération de verger. Il est à rapprocher des remarques de Skrøppa (1994) sur les vergers dont les composantes ont été testées en descendance, et pour lesquels on observe une réduction de la variation génétique pour le caractère quantitatif amélioré. On peut donc supposer que dans le cas d'espèces bénéficiant de programmes intensifs d'amélioration génétique, on observera à terme une augmentation de la différenciation entre produits de vergers et de peuplements naturels d'origine, sans qu'un tel écart ne signifie pour autant une perte de diversité ou de capacité adaptative.

Quand la graine issue de verger à graines représente l'essentiel des MFR utilisés en reboisement, un contrôle de la qualité génétique des semences produites peut être mis en place, comme en Colombie Britannique par exemple (Stoehr et al., 2004). Dans ce cas, avant toute commercialisation un lot de graines de verger fait l'objet d'une double vérification :

- celle du gain génétique sur les caractères améliorés,

⁹ : Johnson R., Lipow S., 2002. Compatibility of breeding for increased wood production and long-term sustainability : the genetic variation of seed orchard seed and associated risks, in : Proceedings for the Wood Compatibility Initiative Workshop, number 18, pp. 169-179.

- celle de la diversité génétique au travers de la distribution des contributions gamétiques parentales. Les contributions mâles et femelles sont calculées grâce à l'évaluation des productions de pollen (par attribution de note d'abondance de sites florifères) et de cônes (par mesure directe du volume ou du poids de cônes produits par clone du verger). La taille effective de population d'un verger donné (N_e) est alors calculée à partir de ces contributions parentales ($N_e = 1/\sum[(F_i + M_i)/2]^2$). Elle doit, une année donnée, être supérieure à $N_e = 10$, seuil qui garantit de capter 95 % de la diversité génétique de la population (diversité = $1 - 1/2N_e$). Cette procédure est appliquée en routine pour diverses espèces de Colombie Britannique (*Thuja plicata*, *Pseudotsuga menziesii*, *Tsuga heterophylla*, *Larix occidentalis*, *Pinus contorta* ou *Picea glauca x engelmannii*).

Le mélange de plusieurs années de production de graines d'un même verger peut enfin représenter une solution technique permettant d'obtenir un lot de semences dont la diversité génétique sera proche de celle de la population constituant le verger (Hosius et al., 2006).

III.2 - Semis naturels et plantations

Si Knowles (1985) n'observe pas de différences génétiques entre semis naturels et des plantations réalisées avec des graines prélevées en peuplements porte-graines ou en vergers à graines, tant pour *Pinus banksiana* que *Picea mariana*, l'auteur souligne toutefois à juste titre que la comparaison n'a été menée qu'avec 7 systèmes enzymatiques et n'exclut pas des résultats différents avec des jeux de marqueurs plus discriminants.

Aucune différence significative n'est également mesurée, avec 12 amorces RAPD, pour le nombre d'allèles efficaces par locus, l'index de Shannon et la diversité moyenne entre vergers à graines d'arbres «+», peuplement porte-graines et plantations issues de récoltes provenant de ces derniers pour *Pinus brutia* (Tableau III.3) ; seul le taux de loci polymorphes s'avère légèrement inférieur en plantations (Içgen et al., 2006). Ces auteurs attribuent les similarités des paramètres de diversité mesurée entre peuplement porte-graines et plantations à la récolte des graines sur un nombre suffisant de semenciers dans chaque peuplement. Les distances génétiques de Nei, mesurées entre les 3 sources de matériel végétal testées, semblent toutefois indiquer que de faibles changements génétiques se produisent entre peuplements porte-graines d'une part, vergers et plantations d'autre part, dues soit à l'effet de la sélection des arbres «+» des vergers soit à l'effet de la gestion des graines au cours du processus de production de plants.

Peuplement semencier			Verger à graines			Plantations		
A	Ae	I	A	Ae	I	A	Ae	I
1,77	1,48	0,40	1,79	1,47	0,41	1,75	1,46	0,39
Ho	He	% P	Ho	He	% P	Ho	He	% P
0,25	0,28	77,0	0,27	0,28	79,1	0,25	0,27	75,0

Tableau III.3 : Nombre d'allèles observés (A), nombre d'allèles effectifs (Ae), index de Shannon (I), de l'hétérozygotie observée (Ho), hétérozygotie attendue (He) et pourcentage de loci polymorphes pour *Pinus brutia* selon l'origine du matériel végétal (Içgen et al., 2006).

Avec le développement récent de marqueurs moléculaires très polymorphes comme les marqueurs microsatellites, on peut envisager de mettre en évidence des différences non identifiables avec les précédents types de marqueurs. La comparaison réalisée par Marjoux (2005) repose sur 3 lots de descendants de pin sylvestre (origine Haguenau) correspondant aux 3 possibilités techniques de régénération : plantation issue de graines récoltées en verger à graines (129 génotypes maternels différents récoltés), plantation issue de graines récoltées en peuplement sélectionné (semenciers récoltés sur 10 parcelles différentes), régénération naturelle. Les nombres d'allèles présents dans les lots de graines récoltés en peuplement sélectionné et en verger ne diffèrent pas significativement de ceux mesurés dans une régénération naturelle (Tableau III.4). S'agissant de plus d'un jeune verger à graines entrant en production, la diversité allélique mesurée des lots de graines doit être considérée comme une valeur minimale. Enfin, on observe une réduction significative de l'apparement dans les plantations issues de verger ou de peuplement sélectionné par rapport à la régénération naturelle (C. Bastien, données non publiées).

Tableau III.4 : Comparaison du nombre d'allèles identifiés dans différents lots de graines de pin sylvestre de Haguenau correspondant à trois méthodes de régénération, pour 3 marqueurs microsatellites nucléaires (Marjoux, 2005 ; C. Bastien, données non publiées).

Origine des graines	Marqueurs		
	SPAC 7.14	SPAC 12.5	Pt ctg 4363
Régénération naturelle	24	15	10
Peuplement sélectionné	30	20	*
Haguenau graines VG	27	18	9

* : en cours d'évaluation.

On observe en outre que la composition allélique varie selon les diverses origines de matériel végétal pour un marqueur nucléaire donné (**Figure III.11**). Les fréquences des allèles les plus représentés diffèrent et certains allèles rares ne sont présents que dans un type de matériel végétal. Compte tenu du nombre élevé de clones présents dans le verger à graines (191), copies d'arbres mères récoltées sur de très nombreuses parcelles, on peut considérer ce dernier comme représentatif de la population de pin sylvestre de Haguenau ; les allèles rares nouveaux identifiés en régénération naturelle (cercle jaune) ou en peuplement porte-graines (cercle rouge) proviennent vraisemblablement d'apports extérieurs par flux de gènes interparcelles. On ne peut cependant pas totalement écarter un effet d'échantillonnage. Ce travail est en cours de complément avec un plus grand nombre de marqueurs microsatellites.

SPAC 7.14

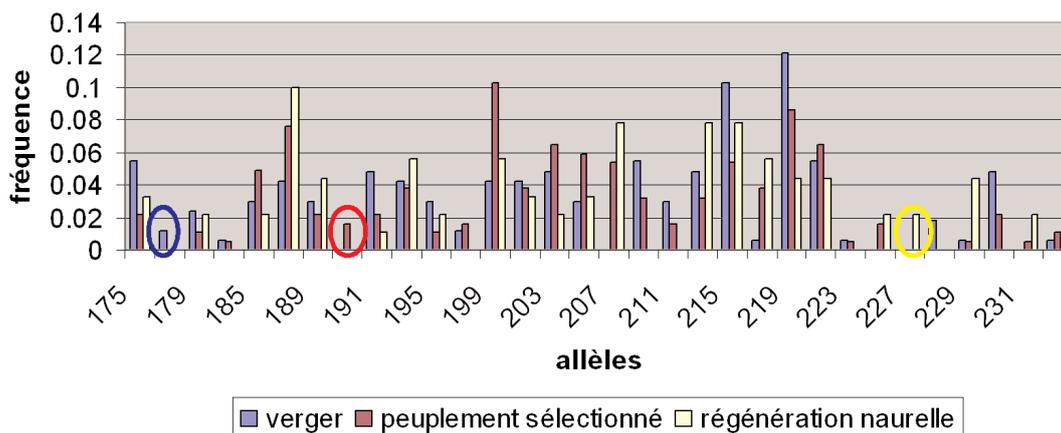


Figure III.11 : Comparaison de la diversité allélique de semis de pin sylvestre issus de peuplement sélectionné porte-graines, de verger à graines de clones et de régénération naturelle, pour le marqueur nucléaire microsatellite SPAC 7.14. Sont entourés les allèles présents dans une seule des 3 populations analysées (Marjoux, 2005).

Les résultats attendus sont importants car ce verger à graines de pin sylvestre «provenance Haguenau» combine un objectif d'amélioration et un objectif de conservation d'une ressource génétique originale menacée. D'autres vergers à graines (sapin pectiné, épicéa commun notamment) ont également pour rôle d'assurer la conservation de ressources génétiques menacées par des dépérissements liés à des pollutions, par des destructions physiques lors de tempêtes ou par l'emploi massif de MFR non autochtones dans une aire naturelle de distribution réduite (Hosius et al., 2006 ; Chalupka et al., 2008). Le maintien d'un niveau de diversité génétique élevé dans ces structures de production de graines constitue alors un enjeu majeur dans une stratégie de conservation de ce type.

En conclusion on peut considérer qu'une régénération naturelle réalisée à partir de contributions nombreuses et équilibrées des semenciers exploite mieux la diversité génétique locale alors qu'une plantation par MFR exploite mieux la diversité génétique inter-populations, dès lors que ces MFR constituent un échantillon substantiel de la diversité existante (F. Lefèvre, comm. pers.). En dehors de toutes considérations économiques, paysagères ou écologiques (liées à l'impact de coupes rases et travaux préparatoires à la plantation), le choix du mode de régénération dépendra donc de ce qu'on peut attendre de la diversité locale.

III.3 - Renouveau des peuplements exotiques

L'introduction souvent ancienne d'espèces exotiques comme le Douglas (Moran et Bell, 1987 ; Stauffer et Adams, 1993 ; Leinmann, 1996 ; Fontes et *al.*, 2003 ; Konnert et Ruetz, 2006) conduit aujourd'hui à s'interroger sur la possibilité d'utiliser, comme source d'approvisionnement en graines pour de nouvelles plantations, certains des peuplements de première génération ainsi créés, le plus souvent à la fin du XIX^{ème} siècle et d'origine inconnue.

Konnert et Ruetz (2006) déconseillent, dans le contexte bavarois de peuplements de Douglas de petite taille (souvent inférieure à 1 ha), isolés les uns des autres et parfois constitués d'un mélange de provenances côtières et intérieures, la commercialisation de graines produites par de tels peuplements. Les caractéristiques de ces graines (poids de 1 000 graines, taux de germination, pourcentage de graines pleines) - inférieures à celles de graines récoltées dans les «seed zones» de l'aire naturelle -, la variabilité interannuelle de ces paramètres, le niveau de consanguinité observé et la diversité génétique parfois très faible de certains peuplements incitent en effet à la plus grande prudence. Bien que de taille supérieure (3,5 à 15 ha) mais également isolés, les peuplements de Douglas analysés par Stauffer et Adams (1993) présentent un déficit d'hétérozygotes et un fort taux d'autofécondation ; une récolte pour utilisation en boisement est alors déconseillée, surtout lors d'années de faible floraison. La qualité génétique des graines produites dans ces boisements artificiels diffère en outre très sensiblement d'une plantation de Douglas à l'autre : pour 3 peuplements analysés, Prat (1992) observe ainsi des taux de croisements entre arbres apparentés variant de 30 à 90 %, ce qui laisse supposer que l'un d'entre eux a pu être constitué à partir d'une ou de quelques descendances maternelles. En conclusion, plusieurs facteurs rendent délicat voire dangereux, dans de telles situations, le classement de ces plantations exotiques comme sources d'approvisionnement en graines :

- **leur faible diversité génétique initiale** et la présence parfois simultanée de provenances côtières et intérieures ;
- **leur petite surface unitaire et les faibles effectifs d'arbres reproducteurs**, dus à la fois aux densités de peuplements et à l'hétérogénéité des floraisons et fructifications ;
- **leur isolement géographique** vis-à-vis d'autres boisements de Douglas, qui limite drastiquement les flux de pollen aux seuls arbres florifères de chaque peuplement une année donnée.

L'analyse de trois générations de *Cedrus atlantica* du Lubéron (Lefèvre et *al.*, 2004), incluant la population fondatrice installée à la fin du XIX^{ème} siècle et ses descendances naturelles, montre un niveau élevé de diversité génétique de ces boisements, analogue à celui des populations d'origine dans l'aire naturelle et l'absence de «bottleneck» probablement due à une importation de graines provenant d'un grand nombre de semenciers. Aucune réduction de diversité génétique, tant pour des marqueurs adaptatifs (survie, hauteur) que des marqueurs neutres (isozymes) - y compris des allèles rares -, n'est en outre observée dans les régénérations naturelles apparues à partir de la population d'origine ; un seul cas de dérive est mis en évidence et correspond à la plus petite population initiale ayant survécu. De plus, les graines récoltées dans les peuplements introduits à la fin du XIX^{ème} siècle montrent une supériorité génétique par rapport aux graines récoltées dans les peuplements de l'aire d'origine et sont classées en catégorie réglementaire «testée».

➤... IV - TRANSFERTS DE MFR ET ARCHIVAGE DES DONNÉES GÉNÉTIQUES

L'importance des transferts, parfois très anciens, de matériel végétal au sein d'une aire naturelle de distribution a été soulignée par de très nombreux auteurs. Son ampleur a justifié la mise en place de politiques nationales ou internationales de conservation des ressources génétiques (voir 1^{ère} partie). De plus l'utilisation d'espèces exotiques à des fins de production de bois s'est traduite par des importations, le plus souvent de graines, à partir de tout ou partie de leur aire de distribution.

Si l'ampleur de ces transferts a pu parfois être mise en évidence en combinant données historiques et marqueurs moléculaires (Schoppa et Gregorius, 1999), l'origine précise de ce matériel végétal, notamment pour les introductions les plus récentes, est rarement connue avec précision au niveau d'un massif ; le cas du cèdre au Ventoux constitue une exception (Cointat, 1996). Plus souvent, l'analyse des archives de sécheries ou de pépinières renseigne sur l'ampleur des flux de graines mais apporte peu de détails sur les lieux précis tant de récolte que d'utilisation : Bartoli et Musch (2003) montrent ainsi la large diffusion à travers la France de graines de pins à crochets et de sapin pectiné récoltées dans les Pyrénées depuis le XIX^{ème} siècle. Mais généralement l'origine géographique précise du matériel introduit, au sein de l'aire de distribution naturelle, n'est pas ou plus connue. Rappelons les travaux déjà cités de Cottrell et *al.* (2003) ou Lowe et *al.* (2004) sur les chênes de

Grande-Bretagne, de Sperisen et *al.* (1999) sur épicéa commun. Cette situation se rencontre également dans d'autres parties du monde : Schmidting et Myszewski (2003) signalent ainsi des transferts massifs de graines de *Pinus taeda* aux USA entre partie orientale et occidentale de l'aire de distribution ; de même pour Pandey et *al.* (2004) sur *Dalbergia sissoo* au Népal avec des transferts de matériel végétal au sein de l'aire naturelle de répartition.

En ce qui concerne les exotiques, on peut citer le cas de *Pinus radiata* en Australie (Moran et Bell, 1987), du douglas en Allemagne (Leinemann, 1996 ; Konneret et Ruetz, 2006), en Suisse (Stauffer et Adams, 1993) ou au Portugal (Fontes et *al.*, 2003) ou du chêne rouge en France (Magni-Diaz, 2004).

Aujourd'hui en Europe, les massifs forestiers sont le plus souvent constitués d'une mosaïque de boisements appartenant à l'une des trois catégories suivantes (Vallance, 1999 ; Lefèvre, 2004) :

- des plantations d'espèces autochtones ou exotiques, à but de production intensive de bois généralement constituées avec du matériel amélioré issu de programmes de sélection ;
- des peuplements autochtones soumis à une gestion multifonctionnelle ;
- des zones non exploitées, souvent à des fins de protection de milieux.

À l'échelle du paysage, ces massifs peuvent également jouxter des boisements d'origine diverse ou comporter, sur leurs lisières extérieures ou dans des zones de culture enclavées, des plantations fruitières ou ornementales d'espèces interfertiles.

Si, pour la première catégorie, les transferts de MFR sont quasi systématiques à la création du boisement, le renouvellement de ce dernier peut intervenir soit après coupe rase et re-plantation avec de nouveaux MFR dans les systèmes les plus intensifs (cas du pin maritime, des peupleraies), soit par voie de régénération naturelle si celle-ci apparaît aisément et de manière abondante, y compris dans le cas d'exotiques (Angelier et *al.*, 2004). Dans ce cas, le propriétaire renonce à maintenir la composition de la variété synthétique initiale (améliorée ou non) mais utilise pour constituer la génération suivante :

- le produit de croisements non contrôlés entre arbres reproducteurs appartenant à cette variété et/ou de croisements entre ces derniers et des reproducteurs de la même espèce situés au voisinage et appartenant ou non à la même variété. Les flux de pollen efficaces entrent ici en jeu et les capacités de dispersion du pollen chez la plupart des espèces forestières facilitent de tels échanges.
- les semis issus de graines produites dans des peuplements voisins plus ou moins proches. Les flux de graines efficaces interviennent alors, via le vent ou tout autre moteur de dissémination des semences.

Dans les peuplements autochtones soumis à une gestion multifonctionnelle, régénération par semis naturel et par plantation cohabitent souvent et l'emploi de MFR n'y est donc pas exclu. Là encore, des flux de gènes (pollen, graines) entre unités de gestion (parcelles, sous-parcelles, forêts) d'origines génétiques variées sont tout à fait possibles. Le processus de régénération naturelle des zones non exploitées est également soumis à l'influence de ces flux de gènes en raison de leur proximité géographique avec des boisements adultes interfertiles de diverses origines (Schmidting et Myszewski, 2003) ; ces zones sont en outre susceptibles de colonisation à partir de boisements riverains (Bartoli, 2003 ; Broncano et *al.*, 2005). Enfin, les échanges géniques entre espèces forestières et plantations fruitières ou ornementales d'espèces interfertiles ne doivent pas être négligés et peuvent contribuer à modifier sensiblement la composition génétique d'une régénération. C'est le cas des fruitiers sauvages et cultivés (Larsen et *al.*, 2006) ou du peuplier noir et des cultivars hybrides de peupleraies (Vanden Broeck et *al.*, 2005).

IV.1 - Les archives et procédures de gestion actuelles : cas de l'ONF

Cette mosaïque, parfois très complexe à l'échelle spatiale où interviennent les flux de gènes, peut théoriquement être reconstituée à partir des données d'archives forestières de tous ordres, sur support papier ou informatique. Hélas, trop souvent dispersées géographiquement (maisons forestières, Agences ONF, Archives départementales), dans divers services intra ONF (travaux, comptabilité, SIG) et dans divers lieux de stockage qui ne garantissent pas tous la pérennité de leur intégrité, les archives forestières sur support papier portant mention de l'origine génétique des boisements revêtent une diversité de formes qui décourage les bonnes volontés : bons de commande de plants, relevés de chantiers, certificats de réception de plants, fiches de plantation, sommiers de la forêt, rapports divers,... Avec la mise en place de systèmes d'information géographique (SIG), un nouveau support

d'information est désormais disponible et parfaitement adapté à ce type de données à composante géographique manifeste. Notons toutefois que le SIG s'alimente, de manière non automatique, des diverses sources papier citées plus haut et que la création d'une couche SIG dédiée aux origines génétiques des MFR relève pour l'heure uniquement d'initiatives locales. On peut craindre un *statut quo* dans ce domaine si la constitution d'une base de données patrimoniale, en chantier actuellement, continue à ignorer l'importance de ce type de données : aucun champ «origine génétique» n'est en effet prévu à ce jour pour la description des peuplements forestiers.

Les sources traditionnelles sur support papier encore accessibles se caractérisent en outre par l'hétérogénéité de leur contenu : données génétiques disponibles une année et pas la suivante, pour une sous-parcelle et pas l'autre, origine des plants renseignée pour le chantier initial mais pas pour les regarnis. Un effet «opérateur» apparaît indéniable dans le cas de massifs de taille importante : telle partie du massif est renseignée avec soin, telle autre non. Ces imprécisions d'ordre spatial s'avèrent particulièrement gênantes pour qui souhaite localiser, à l'échelle d'une parcelle voire d'une sous-parcelle, chaque origine de boisement. De plus, le recoupement de diverses sources internes ou externes met en évidence certaines incohérences qui laissent planer des doutes sur la fiabilité des informations recueillies.

IV.2 - Les marqueurs moléculaires et leurs applications possibles

Les lacunes des archives classiques peuvent parfois être comblées par le recours aux marqueurs moléculaires, dès lors que les crédits nécessaires à leur mise en oeuvre et les équipes capables de les utiliser sont disponibles ! Ces outils récents ne constituent cependant pas la panacée et présentent différents inconvénients :

- **L'existence de marqueurs moléculaires suffisamment discriminants** pour identifier, avec une faible probabilité d'erreur, une origine donnée, mais pas démesurément informatifs pour que la variabilité mise en évidence intra origine ne soit pas supérieure à celle inter origines. La puissance du marqueur ou du jeu de marqueurs doit être compatible avec le niveau d'information recherché.
- **Une mise au point technique préalable**, parfois lourde même dans les cas de transfert de marqueurs d'une espèce à l'autre, et donc onéreuse.
- **La nécessité de disposer d'une collection de référence** à laquelle rattacher le peuplement dont l'origine est recherchée. En effet, la recherche de l'identité de peuplement suppose préalablement connues les caractéristiques génétiques (fréquence allélique, présence d'allèles particuliers) de la zone potentielle d'origine de ce dernier. Dans le cas d'espèces à vaste aire de distribution (pin sylvestre, épicéa commun, chênes blancs, Douglas, chêne rouge) - ce qui est fréquemment le cas pour les espèces forestières -, cette contrainte se traduit par l'analyse nécessaire d'un très grand nombre d'échantillons et donc un coût élevé.

Dans le cas d'exotiques à l'échelle d'un pays ou d'une province, les origines précises des matériels introduits sont le plus souvent inconnues ou perdues mais elles ont pu être approchées à l'aide de divers marqueurs moléculaires. Citons le cas du Douglas en Allemagne (Leinemann, 1996 ; Konnert et Ruetz, 2006), au Portugal (Fontes et *al.*, 2003) ou en Suisse (Stauffer et Adams, 1993) ou du chêne rouge en France (Magni-Diaz, 2004). À l'échelle plus réduite d'un massif forestier donné, des études de structuration génétique de populations naturelles, confirmées par des analyses d'archives forestières, ont mis en évidence, localement, l'existence d'haplotypes non autochtones de chênes en forêt domaniale de Compiègne manifestement introduits lors de plantations réalisées avec des provenances pour le moins inattendues (Ducousso, comm. pers.).

IV.3 - Des lacunes aux conséquences multiples

IV.3.1 - Recherche de causes de mauvais état sanitaire

Constatant des différences sensibles de comportement sanitaire entre plantations de Douglas, voire au sein d'une même plantation, Leinemann (1996) s'appuie, en l'absence de sources écrites précises sur l'origine des graines employées, sur des différences de fréquence allélique à un seul locus (isozyme) pour montrer que l'origine - côtière ou intérieure - de boisements allemands peut expliquer les variations d'état sanitaire observé : les dépérissements affectent majoritairement les plants d'origine intérieure. Un état précis et à jour des origines de graines aurait rapidement, et à moindre coût, permis d'alerter les gestionnaires sur les dangers de l'emploi des origines intérieures de Douglas !

IV.3.2 - Mode de renouvellement d'un peuplement

Largement utilisé en boisement ou reboisement depuis le milieu du XX^{ème} siècle, le Douglas constitue désormais, dans plusieurs pays européens et diverses régions de France, des massifs composés de peuplements aux origines multiples : diverses «seed zones» de l'aire d'origine, peuplements sélectionnés porte-graines eux-mêmes d'origine le plus souvent inconnues, vergers à graines plus récemment. Identifier aujourd'hui avec précision l'origine des boisements entourant un peuplement donné s'avère cependant quasiment impossible en pratique (Angelier, comm. pers). Pourtant, confrontés depuis quelques années au choix technique du mode de renouvellement des plantations les plus âgées, certains gestionnaires publics et privés envisagent de privilégier la régénération naturelle (Angelier *et al.*, 2004) et sont alors conduits à s'interroger sur les points suivants :

- dans quelle mesure la régénération naturelle de Douglas reflète-t-elle la diversité du seul peuplement semencier, soumis très vraisemblablement aux flux de gènes provenant des boisements riverains ?
- dans quelle mesure ces flux de gènes risquent-ils d'affecter les caractéristiques phénotypiques du futur peuplement ?

L'absence ou le caractère par trop lacunaire des archives relatives à l'origine des boisements entourant un peuplement donné ne permet hélas pas d'apporter un début de réponse aux deux derniers points ci-dessus. S'agissant d'une espèce très productive, le gestionnaire est pourtant légitimement porté à privilégier des caractères phénotypiques de phénologie (débourrement), de vigueur et d'architecture (branchaison, flexuosité) tout en cherchant à maintenir une diversité génétique suffisamment large pour que son peuplement puisse faire face aux fluctuations environnementales inévitables dans le cas de productions s'étalant sur quelques dizaines d'années.

IV.3.3 - Sélection et récolte de peuplements porte-graines

Si la sélection de peuplements porte-graines n'implique pas nécessairement une origine autochtone, sa taille et l'absence de boisements d'origines différentes situés à proximité constituent une garantie minimale d'homogénéité et de qualité des productions de graines attendues. Mais un peuplement sélectionné porte-graines peut en pratique jouxter divers boisements d'origines distinctes ou inconnues, voire être constitué d'un assemblage de boisements de diverses origines. Tel est par exemple le cas du peuplement sélectionné de pin sylvestre en forêt domaniale d'Orléans qui est composé de parcelles d'au moins deux origines différentes identifiées et d'une majorité de parcelles d'origine inconnue (Voccia, 2005). De plus ces parcelles sont potentiellement soumises aux flux de pollen de boisements d'origines multiples.

Une telle situation ne peut que conduire à des productions annuelles de graines hétérogènes au plan génétique. En effet, toutes les parcelles ne sont pas systématiquement récoltées d'une année à l'autre ; la composition des lots de graines dépendra donc de l'origine de la ou des parcelles récoltées. De plus, l'influence des boisements riverains, qui dépendra des fluctuations interannuelles de leurs floraisons mâles et des conditions climatiques régnant lors des épisodes de pollinisation, ne se fera donc pas sentir nécessairement de manière uniforme d'une année à l'autre.

IV.3.4 - Conservation de ressources génétiques

Lors de la création de réseaux multisites de conservation *in situ* de ressources génétiques forestières, une attention particulière est portée non seulement à l'origine autochtone des peuplements pressentis mais aussi à l'origine des peuplements voisins, afin d'éviter des flux de gènes (pollen surtout) entre ces derniers et la ressource génétique locale à préserver. Dans le cas du pin sylvestre de Haguenau, la réduction progressive des surfaces occupées par cette dernière - au profit de boisements de pins sylvestres de diverses provenance - et leur morcellement - qui favorise les cas de juxtaposition de boisements autochtones et non autochtones -, augmentent considérablement les menaces pesant sur cette ressource. En l'absence de marqueurs moléculaires d'autochtonie, seules les archives forestières couplées à des modèles de flux de gènes entre parcelles peuvent renseigner sur ce niveau de menace. Or l'origine d'environ 20 % seulement des boisements de pin sylvestre a pu être renseignée à partir des sources de données forestières (Voccia, 2005).

Des difficultés analogues sont actuellement signalées pour la constitution du réseau français de conservation *in situ* de ressources génétiques de l'épicéa commun (F. Plancheron, comm. pers.). Cette espèce a en effet fait l'objet de très nombreux boisements de diverses origines et il devient extrêmement délicat de qualifier avec

certitude un peuplement comme autochtone. L'âge peut constituer un critère utile d'autochtonie en structure régulière : on peut s'attendre raisonnablement à ce qu'un boisement d'épicéa (ou de pin sylvestre) de plus de 140 ans soit autochtone, sans garantie absolue toutefois. Il n'en va pas de même en peuplements irréguliers où des compléments de régénération ont pu, à de nombreuses reprises, être réalisés avec du matériel non autochtone ou d'origine douteuse.

IV.4 - Les outils existent, la formation est nécessaire

Il existe, aujourd'hui encore, un manque flagrant de conservation sur le long terme de l'information concernant les origines génétiques des plantations et semis effectués dans les massifs forestiers. Or les moyens techniques de conservation de l'information existent, mais ils sont encore trop souvent sous utilisés ou mal utilisés, d'où les hétérogénéités constatées.

Perpétuer dans le temps l'information concernant l'origine génétique des MFR utilisés pourrait pourtant aider le gestionnaire à identifier les parcelles à enjeu génétique (peuplement autochtone, peuplement porte-graines, unités conservatoires de réseaux *in situ*...) et donc à raisonner ses interventions dans les parcelles riveraines à une échelle spatiale identique à celle du phénomène biologique en action, les flux de gènes. De telles données pourraient également aider à simuler ces flux de gènes entre différentes origines, par couplage des données SIG et de paramètres génétiques (distances de dispersion, fréquences alléliques, taux d'hétérozygotie, taux de consanguinité...). Ces modèles permettraient alors d'évaluer les potentialités d'hybridation entre différentes origines et donc les niveaux de risques affectant une ressource que l'on souhaite préserver. Enfin, conserver l'information concernant les origines génétiques des peuplements pourrait aider à définir le choix de la méthode de régénération et à planifier le renouvellement du peuplement, dans un souci de limitation des échanges géniques entre parcelles voisines d'origines diverses.

On ne peut donc que souhaiter la mise en place rapide et généralisée d'un véritable «état génétique» de chaque forêt, qui soit pérenne dans le temps bien au-delà de la durée d'un aménagement. Cet outil constitue un préalable indispensable à une intégration effective de la dimension génétique des ressources naturelles forestières dans la gestion courante : on ne gère bien que ce qu'on connaît bien. Son utilisation est urgente pour les espèces ayant connu, comme le pin sylvestre mais aussi l'épicéa commun, des transferts importants de MFR depuis des dizaines d'années. Elle est également indispensable pour les autres espèces forestières indigènes tout comme pour les exotiques introduites (Douglas vert par ex.) qui constituent souvent des massifs de surface importante, très vraisemblablement composés de boisements issus de diverses sources de graines et dont le renouvellement est aujourd'hui envisagé, au moins en partie, par régénération naturelle.

L'état des origines génétiques des boisements ne mérite-t-il pas autant de considérations que l'état cadastral des forêts que les forestiers ont su conserver avec précision sur le long terme ?

➤... V - CONCLUSIONS

Confronté au choix technique et économique du mode de renouvellement de ses peuplements parvenus à maturité, le gestionnaire peut retenir de favoriser l'apparition et le développement d'une régénération naturelle ou opter pour une plantation avec ou sans substitution d'essences. Bien plus que ce choix lui-même, c'est la manière dont il va être mis en oeuvre qui influera sur les caractéristiques génétiques du futur boisement. Dans l'option d'une régénération naturelle, la répartition sur le terrain de la production de graines et donc celle des semis qu'elle va générer conditionnera fortement la diversité et la structuration génétique du nouveau peuplement. Les capacités de dispersion d'une espèce et les facteurs qui peuvent influencer sur celles-ci doivent être pris en compte par le gestionnaire lors des choix sylvicoles qui façonnent le peuplement semencier. L'origine et l'histoire passée de ce dernier constituent également des paramètres à prendre en compte dans le choix du mode de renouvellement.

C'est alors l'ensemble de ces données qui doivent amener le sylviculteur à choisir en toutes connaissances de cause l'option de la régénération naturelle ou dans certains cas à l'écarter. Il convient en effet de rappeler avec insistance que régénération naturelle n'est pas nécessairement synonyme de qualité génétique optimale du peuplement à venir. Si un véritable souci de gestion à long terme du patrimoine génétique forestier guide le sylviculteur, en particulier dans un environnement potentiellement variable, il devra alors s'assurer qu'un maximum de conditions favorables est réuni pour que le choix du renouvellement par semis naturels soit

pertinent et correctement réalisé d'un point de vue génétique. Il faut à la fois de l'adaptation et de la diversité :

- adaptation, évaluée par la qualité du peuplement adulte en place,
- diversité, évaluée d'après le nombre de reproducteurs mâles et femelles et leur diversité génétique si on la connaît (ou données d'archives),
- diversité, évaluée d'après la quantité de la régénération naturelle,
- diversité, évaluée d'après une éventuelle structure génétique spatiale des semis ou leur niveau d'apparementement global.

Le recours à la plantation ou au semis direct ne dispense pas non plus de cette démarche de qualité génétique car elle va conditionner très fortement les caractéristiques des matériels forestiers de reproduction qui seront utilisés. La récolte des graines et les étapes de production de plants en pépinière sont en effet susceptibles d'affecter considérablement la qualité génétique du matériel végétal mobilisé. À ce stade, les exigences affichées par un reboiseur averti des enjeux génétiques constituent, au-delà des cadres réglementaires actuels s'appliquant à l'ensemble de la filière graines et plants, une évidente motivation (au minimum commerciale !) pour cette dernière. Souvent à la fois acteur (producteur de graines) et client de cette filière (acheteur de graines et de plants), le gestionnaire forestier ne peut toutefois reporter entièrement sur cette filière le soin de veiller à la qualité génétique du matériel végétal mobilisé et commercialisé.

La responsabilité du gestionnaire est également engagée dans la conservation d'un minimum de données sur l'origine de ses peuplements. Qu'il s'agisse des conditions dans lesquelles une régénération naturelle a été obtenue (nombre de semenciers, importance des fructifications, durée d'installation des semis), du type de MFR employé en reboisement (graines, plants, boutures) et de leur origine précise, ces informations constituent une véritable mémoire génétique des peuplements. Cette mémoire est d'ores et déjà indispensable pour mener à bien des programmes de conservation des ressources génétiques. Elle pourrait s'avérer fort utile dans le futur pour contribuer à expliquer des réactions à des facteurs biotiques ou abiotiques, en complément de diagnostics stationnels ou sylvicoles. Elle sera également indispensable pour définir les stratégies de renouvellement des jeunes peuplements actuels en fin de cycle sylvicole.

➤... VI - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adams W. T., Zuo J., Shimizu J. Y., and Tappeiner J. C. (1998). Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir. *Forest Science* **44** : 390-396.

Angelier A., Bailly A., Romand J. L., Courdier J. M., Vautier F., Jacquemin B., Couty A., and Gautry J. Y. (2004). Mise au point de scénarios de régénération naturelle du douglas pour le Massif Central. *Rendez-Vous Techniques ONF* **6** : 64-68.

Bailly A. (1995). Régénération naturelle ou artificielle : quelques éléments de réflexion. *Informations Forêts* **449** : 21-32.

Bartoli M. (2003). La dynamique naturelle de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karts.) dans les Pyrénées françaises. *Acta Botanica Barcinonensia* **49** : 281-290.

Bartoli M., and Demesure-Musch B. (2003). Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux de gènes des pins à crochets et sapins français. *Revue Forestière Française* **55** : 543-556.

Behm A., and Konnert M. (1999). Conservation of forest genetic resources with close-to-nature silviculture - a realistic chance ? *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **194** : 215-239.

Behm A., and Konnert M. (2002). Proposal for a seed certification scheme. *Dendrobiology* **47** : 105-108.

Belletti P., Monteleone I., Ferrazzini D., and Gorian F. (2005). Preservation and management of biodiversity in forest seed production chain. In «The role of biotechnology for the characterisation and conservation of crop, forestry, animal and fishery genetic resources», FAO electronic forum on biotechnology in food and agriculture <http://www.fao.org/biotech/torino05.htm>, Turin, Italy.

Bergmann F., and Hosius B. (1995). Effects of heavy-metal polluted soils on the genetic structure of norway spruce seedling populations. *Water, Air and Soil pollution* **89** : 363-373.

Bergmann F., and Ruetz W. (1991). Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. *Forest Ecology and Management* **46** : 39-47.

- Biedenkopf S., Ammer C., and Müller-Starck G. (2007). Genetic aspects of seed harvests for the artificial regeneration of wild service tree (*Sorbus torminalis* [L.]). *New Forests* **33** : 1-12.
- Bila A. D. (2000). Fertility variation and its effects on gene diversity in forest tree populations. In «Forest Genetics and Plant Physiology», pp. 31, Swedish University of Agricultural Sciences, Umea.
- Broeck A. V., Villar M., Bockstaele E. V., and Slycken J. V. (2005). Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives : evidence and consequences for native poplar populations. *Annales des Sciences Forestières* **62** : 601-613.
- Broncano M. J., Vila M., and Boada M. (2005). Evidence of *Pseudotsuga menziesii* naturalization in montane Mediterranean forests. *Forest Ecology and Management* **211** : 257-263.
- Buiteveld J., and Koelewijn H. P. (2006). CpDNA haplotype variation reveals strong human influence on oak stand of the Veluwe forest in The Netherlands. *Forest Ecology and Management* : 160-167.
- Burczyk J., DiFazio S. P., and Adams W. T. (2004). Gene flow in forest trees : how far do genes really travel ? *Forest Genetics* **11** : 179-192.
- Burczyk J., Adams W. T., Birkes D. S., and Chybicki I. J. (2006). Using genetic markers to directly estimate gene flow and reproductive success parameters in plants on the basis of naturally regenerated seedlings. *Genetics* **173** : 363-372.
- Campbell R. K., and Sorensen F. C. (1984). Genetic implications of nursery practices. In «Forest nursery manual : production of bareroot seedlings» (T. D. L. Dureyca M.L., Ed.), pp. 386, Martinus Nijhoff/DR. W. Junk, Oregon State University, Corvallis.
- Castro J., Gomez J. M., Garcia D., Zamora R., and Hodar J. A. (1999). Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology* **145** : 115-123.
- Cemagref E. (2000). Towards a sustainable and productive Douglas-fir forest of high quality raw material in Europe, UE DG XII CT 95 0909.
- Chaisurisri K., and El-Kassaby Y. A. (1994). Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka spruce. *Biodiversity and Conservation* **3** : 512-523.
- Chalupka W., Mejnartowicz L., and Lewandowski A. (2008). Reconstitution of a lost forest tree population : A case study of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Forest Ecology and Management* **255** : 2103-2108.
- Cheliak W. M., Murray G., and Pitel J. A. (1988). Genetic effects of phenotypic selection in white spruce. *Forest Ecology and Management* **24** : 139-149.
- Ciccarese L., and Piotto B. (2000). Pre-sowing treatment of seeds of forest shrubs and trees and loss of genetic diversity. *Monti e Boschi* **51** : 37-41.
- Clark J. S., and Ji Y. (1995). Fecundity and dispersal in plant populations: implications for structure and diversity. *American Naturalist* **146** : 72-111.
- Clark J. S., Beckage B., Camill P., Cleveland B., Hillerislambers J., Lichter J., McMachlan J., Mohan J., and Wyckoff P. (1999). Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* **86** : 1-16.
- Cointat M. (1996). Le roman du cèdre. *Revue Forestiere Francaise* **48** : 503-526.
- Cottrell J. E., Munro R. C., Tabbener H. E., Milner A. D., Forrest G. I., and Lowe A. J. (2003). Comparison of fine-scale genetic structure using nuclear microsatellites within two British oakwoods differing in population history. *Forest Ecology and Management* **176** : 287-303.
- Cremer E., Liepelt S., Ziegenhagen B., and Hussendorfer E. (2003). Microsatellite and isozyme markers for seed source identification in silver fir. *Forest Genetics* **10** : 165-170.
- Cremer E., Liepelt S., Ziegenhagen B., and Hussendorfer E. (2003). Use of DNA- and isozyme gene markers for differentiating single trees of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* : 77-84.
- Davidson R. H., Edwards D. G. W., Sziklai O., and El-Kassaby Y. A. (1996). Genetic variation in germination parameters among populations of Pacific silver fir. *Silvae Genetica* **45** : 165-171.
- Debain S., Curt T., and Lepart J. (2003). Seed mass, seed dispersal capacity, and seedling performances in a *Pinus sylvestris* population. *Ecoscience* **10** : 168-175.

- Degen B., and Scholz F. (1996). Application of the simulation model ECO-GENE for decision-making in sustainable forestry. In «Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft» (G. Müller-Starck, Ed.), pp. 284-299, Verlag, Landsberg.
- Deguilloux M. F., Pemonge M. H., and Petit R. J. (2004). Use of chloroplast microsatellites to differentiate oak populations. *Annales des Sciences Forestières* **61** : 825-830.
- Derory J., Mariette S., Gonzalez-Martinez S. C., Chagne D., Madur D., Gerber S., Brach J., Persyn F., Ribeiro M. M., and Plomion C. (2002). What can nuclear microsatellites tell us about maritime pine genetic resources conservation and provenance certification strategies ? *Annals of Forest Science* **59** : 699-708.
- Edwards D. G. W., and El-Kassaby Y. A. (1996). The biology and management of coniferous forest seeds : genetic perspectives. *Forestry Chronicle* **72** : 481-484.
- El-Kassaby Y. A., and Ritland K. (1996). Impact of selection and breeding on the genetic diversity in Douglas-fir. *Biodiversity and Conservation* **5** : 795-813.
- El-Kassaby Y. A. (2000a). Effect of forest tree domestication on gene pools. In «Forest conservation genetics : principles and practice», pp. 197-213.
- El-Kassaby Y. A. (2000b). Representation of Douglas-fir and western hemlock families in seedling crops as affected by seed biology and nursery crop management practices. *Forest Genetics* **7** : 305-315.
- El-Kassaby Y. A. (2000c). Impacts of industrial forestry on genetic diversity of temperate forest trees. In «Forest genetics and sustainability. 4th International Consultation on Forest Genetics and Tree Breeding, organized by IUFRO Division 2 «Physiology and Genetics» in cooperation with FAO, and held in Beijing, China, 22-28 August 1998» pp. 155-169.
- El-Kassaby Y. A., Chaisurisri K., Edwards D. G. W., and Taylor D. W. (1993). Genetic control of germination parameters of Douglas-fir, Sitka spruce, western redcedar, and yellow-cedar and its impact on container nursery production. In «Dormancy and barriers to germination. Proceedings of an international symposium of IUFRO Project Group P2.04-00 (Seed problems) Victoria, British Columbia, Canada, 23-26 April, 1991» pp. 37-42.
- El-Kassaby Y. A., Dunsworth B. G., and Krakowski J. (2003). Genetic evaluation of alternative silvicultural systems in coastal montane forests: western hemlock and amabilis fir. *Theoretical and Applied Genetics* **107** : 598-610.
- El-Kassaby Y. A., and Jaquish B. (1996). Population density and mating pattern in western larch. *Journal of Heredity* **87** : 438-443.
- El-Kassaby Y. A., and Thomson A. J. (1996). Parental rank changes associated with seed biology and nursery practices in Douglas-fir. *Forest Science* **42** : 228-235.
- Fady B., Lefèvre F., Reynaud M., Vendramin G. G., Bou Dagher-Kharrat M., Anzidei M., Pastorelli R., Savouri A., and Bariteau M. (2003). Gene flow among different taxonomic units: evidence from nuclear and cytoplasmic markers in Cedrus plantation forests. TAG *Theoretical and Applied Genetics* **107** : 1132-1138.
- Finkeldey R., and Ziehe M. (2004). Genetic implications of silvicultural regimes. *Forest Ecology and Management* **197** : 231-244.
- Fontes L., Savill P., Luis J. S., and Harris S. (2003). Identification of the origin of Portuguese Douglas-fir *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco provenances. *Silvae Genetica* **52** : 266-273.
- Fossati T., Zapelli I., Bisoffi S., Micheletti A., Vietto L., Sala F., and Castiglione S. (2005). Genetic relationships and clonal identity in a collection of commercially relevant poplar cultivars assessed by AFLP and SSR. *Tree Genetics & Genomes* **1** : 11-19.
- Fromm M., and Hattemer H. H. (2003). Inheritance of allozymes and hybridization in two European *Tilia* species. *Heredity* **91** : 337-344.
- Garcia C., Arroyo J. M., Godoy A., and Jordano P. (2005). Mating patterns, pollen dispersal, and the ecological maternal neighbourhood in a *Prunus mahaleb* L. population. *Molecular Ecology* **14** : 1821-1830.
- Gashwiler J. S. (1969). Seed fall of three conifers in West-Central Oregon. *Forest Science* **15** : 291-295.

- Gerber S., Latouche-Halle C., Lourmas M., Morand-Prieur M. E., Oddou-Muratorio S., Schibler L., Bandoue E., Caron H., Degen B., Frascaria-Lacoste N., Kremer A., Lefevre F., and Musch. B. (2004). Mesure directe des flux de gènes en forêt. In «Actes du 4^{ème} Colloque National «Le patrimoine génétique : la diversité et la ressource»» (BRG, Ed.), pp. 349-368, La Châtre.
- Glaubitz J. C., Murrell J. C., and Moran G. F. (2003). Effects of native forest regeneration practices on genetic diversity in *Eucalyptus consideniana*. *Theoretical and Applied Genetics* **107** : 422-431.
- Glaubitz J. C., Wu H. X., and Moran G. F. (2003). Impacts of silviculture on genetic diversity in the native forest species *Eucalyptus sieberi*. *Conservation Genetics* : 275-287.
- Godt M. J. W., Hamrick J. L., Edwards-Burke M. A., and Williams J. H. (2001). Comparisons of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) seed orchards with natural populations. *Can J For Res* **31** : 943-949.
- Gomez J. M. (2003). Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* **26** : 573-584.
- Gömöry D. (1992). Effect of stand origin on the genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations. *Forest Ecology and Management* **54** : 215-223.
- Gonzalez-Martinez S. C., Gerber S., Cervera M. T., Martinez-Zapater J. M., Gil L., and Alia R. (2002). Seed gene flow and fine-scale structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.) using microsatellite markers. *TAG Theoretical and Applied Genetics* **104** : 1290-1297.
- Gonzalez-Martinez S. C., Burczyk J., Nathan R., Nanos N., Gil L., and Alia R. (2006). Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Molecular Ecology* **15** : 4577-4588.
- Goto S., Shimatani K., Toshimaru H., and Takahashi Y. (2006). Fat-tailed gene flow in the dioecious canopy tree species *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* **15** : 2985-2996.
- Greene D. F., and Johnson E. A. (1995). Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Can J Bot* **73** : 1036-1045.
- Greene D. F., and Johnson E. A. (1996). Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* **77** : 595-609.
- Greene D. F., and Johnson E. A. (1998). Seed mass and early survivorship of tree species in upland clearings and shelterwoods. *Can J For Res* **28** : 1307-1316.
- Gregorius H. R., Hattemer H. H., and Bergmann F. (1983). Experiences with and presumable limitations of identifying forest reproductive material. *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* **155** : 201-214.
- Gregorius H. R., Krauhausen J., and Muller-Starck G. (1986). Spatial and temporal genetic differentiation among the seeds in a stand of *Fagus sylvatica* L. *Heredity* **57** : 255-262.
- Gregorius H. R., and Werder H. v. (2002). On a genetic assessment of the adaptedness of forest reproductive material. *Theoretical and Applied Genetics* **104** : 429-435.
- Grivet D., Smouse P. E., and Sork V. (2005). A novel approach to an old problem: tracking dispersed seeds. *Molecular Ecology* **14** : 3585-3595.
- Guittet J. and Laberche J. (1974). L'implantation naturelle du pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. II.- Démographie des graines et des plantules au voisinage des vieux arbres. *Oecologia Plantarum* **9** : 111-130.
- Gros-Louis M. C., Bousquet J., Pâques L. E., and Isabel N. (2005). Species-diagnostic markers in *Larix* spp. based on RAPDs and nuclear, cpDNA, and mtDNA gene sequences, and their phylogenetic implications. *Tree Genetics & Genomes* **1** : 50-63.
- Hattemer H. H., and Ziehe M. (1996). An attempt to infer on the origin of a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in Rheinland-Pfalz (Germany). *Silvae Genetica* **45** : 276-283.
- Hoebee S. E., Menn C., Rotach P., Finkeldey R., and Holderegger R. (2006). Spatial genetic structure of *Sorbus torminalis* : the extent of clonal reproduction in natural stands of a rare tree species with a scattered distribution. *Forest Ecology and Management* **226** : 1-8.

- Holderegger R., Angelone S., Brodbeck S., D.Csencsics, F.Gugerli, Hoebee S. E., and Finkeldey R. (2005). Application of genetic markers to the discrimination of European black poplar (*Populus nigra*) from american black poplar (*Populus deltoides*) and hybrid poplars (*P.x canadensis*) in Switzerland. *Tree Genetics & Genomes* **19** : 742-747.
- Horn H. S., Nathan R., and Kaplan S. R. (2001). Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research* **16** : 877-885.
- Hosius B., Bergmann F., and Fromm M. (1999). Purple-coloured beech trees in green-leaved beech plantations : genetic or environmental causes ? *Forstarchiv* **70** : 51-57.
- Hosius B., Henkel W., Bergmann F., and Hattmer H. H. (1996). Detecting infringements of the law on forest seed and plant material. *AFZ/Der Wald, Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge* **51** : 1450-1451.
- Hosius B., Leinemann L., Bergmann F., Maurer W. D., and Tabel U. (2003). Genetic studies of family structures and forked tree formation in beech stands. *Forst und Holz* **58** : 51-54.
- Hosius B., Leinemann L., Konnert M., and Bergmann F. (2006). Genetic aspects of forestry in the Central Europe. *European Journal of Forest Research* **125** : 407-417.
- Hussendörfer E. (1996). Can biodiversity be influenced by artificial regeneration ? In «Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft» (G. Müller-Starck, Ed.), pp. 160-176, Verlag, Landsberg.
- İçgen Y., Kaya Z., Cengel B., Velioglu E., Ozturk H., and Onde S. (2006). Potential impact of forest management and tree improvement on genetic diversity of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) plantations in Turkey. *Forest Ecology and Management* **225** : 328-336.
- Imbert E., and Lefèvre F. (2003). Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river-system. *Journal of Ecology* **91** : 447-456.
- Iwaizumi M. G., Watanabe A., and Ubukata M. (2007). Use of different seed tissues for separate biparentage identification of dispersed seeds in conifers: confirmations and practices for gene flow in *Pinus densiflora*. *Canadian Journal of Forest Research* **37** : 2022-2030.
- Janssen V. A., Schulz R. D., and Holzberg H. (2002). Effect of different shading variants in nursery stage on genetic and phenotypic structures of beech stand progenies. *Forst und Holz* **57** : 338-341.
- Jeandroz S., Collignon A. M., and Favre J. M. (2004). RAPD and mtDNA variation among autochthonous and planted populations of *Picea abies* from the Vosges mountains (France) in reference to other French populations. *Forest Ecology and Management* **197** : 225-229.
- Jones A. G., and Ardren W. R. (2003). Methods of parentage analysis in natural populations. *Molecular Ecology* **12** : 2511-2523.
- Kim Z. S. (1985). Viability selection at an allozyme locus during development in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genetica* **34** : 181-186.
- Knowles P. (1985). Comparison of isozyme variation among natural stands and plantations : jack pine and black spruce. *Can J For Res* **15** : 902-908.
- Knowles P., Perry D. J., and Forster H. A. (1992). Spatial genetic structure in two tamarack [*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch] populations with differing establishment histories. *Evolution* **46** : 572-576.
- Konnert M., and Behm A. (1999). Genetische Strukturen einer Saatgutpartie - Einflussfaktoren und Einflussmöglichkeiten. *Beitr. Forstwirtsch.u.Landsch.ökol.* **33** : 152-156.
- Konnert M., and Fromm M. (2004). Genetic variation in commercial seed lots from crop stands and seed orchards of small-leaved linden (*Tilia cordata*) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*). *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **54** : 204-212.
- Konnert M., Fromm M., and Hussendörfer E. (2002). Referenzproben zur Identitätssicherung von forstlichem Vermehrungsgut. *AFZ/Der Wald, Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge* **5** : 214-215.
- Konnert M., and Hussendorfer E. (2002). Provenance identification of forest reproductive material using reference samples. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **173** : 97-104.

- Konnert M., and Ruetz W. (2003). Influence of nursery practices on the genetic structure of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling populations. *Forest Ecology and Management* **184** : 193-200.
- Konnert M., and Ruetz W. (2006). Genetic aspects of artificial regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in Bavaria. *European Journal of Forest Research* **125** : 261-270.
- Konnert M., and Schmidt S. (1996). Genetische Konsequenzen der Grossensortierung in der Baumschule : Erste ergebnisse. In «Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft» (G. Müller-Starck, Ed.), pp. 222-238, Verlag, Landsberg.
- Kramer K. (2004). Effects of silvicultural regimes on dynamics of genetic and ecological diversity of European beech forests, pp. 269, Final report UE Project QLK5-CT-1999-1210, Wageningen (NL).
- Lallemand J., Germain E., Laurans F., Faivre-Rampant P., Lesage M. C., and Villar M. (2000). Identifier les cultivars de peupliers. *Forêt-entreprise* **136** : 38-39.
- Larsen A. S., Asmussen C. B., Coart E., Olrik D. C., and Kjaer E. D. (2006). Hybridization and genetic variation in Danish populations of European crab apple (*Malus sylvestris*). *Tree Genetics & Genomes* **2** : 86-97.
- Lefevre F. (2004). Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. *Forest Ecology and Management* **197** : 257-271.
- Lefevre F., Fady B., Fallour-Rubio D., Ghosn D., and Bariteau M. (2004). Impact of founder population, drift and selection on the genetic diversity of a recently translocated tree population. *Heredity* **93** : 542-550.
- Leinemann L. (1996). Genetic differentiation of damaged and healthy Douglas-fir stands in Rheinland-Pfalz with respect to their origin. *Silvae Genetica* **45** : 250-259.
- Leinemann L., Bendixen K., Kownatzki D., Hattemer H. H., Liepe K., and Stenger G. (2002). Genetic studies in trees and shrubs for landscape propagation with emphasis on production and certification of reproductive material. *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* **173** : 146-152.
- Leinemann L., and Hosius B. (2004). Not all Douglas-firs are the same: contributions of genetics to the cultivation of Douglas-fir in Rhineland-Palatinate. Douglasie ist nicht gleich Douglasie: Beiträge der Genetik zum Anbau der Douglasie in Rheinland-Pfalz. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **52/04** : 71-80.
- Leonardi S., Raddi S., and Borghetti M. (1996). Spatial autocorrelation of allozyme traits in a Norway spruce (*Picea abies*) population. *Can J For Res* **26** : 63-71.
- Leonardi S., and Menozzi P. (1996). Spatial structure of genetic variability in natural stands of *Fagus sylvatica* L. (beech) in Italy. *Heredity* **77** : 359-368.
- Lepais O., Leger V., and Gerber S. (2006). Short Note: High throughput microsatellite genotyping in oaks. *Silvae Genetica* **55** : 238-240.
- Lexer C., Heinze B., Gerber S., Macalka-Kampfer S., Steinkellner H., Ziegenhagen B., Kremer A., and Glossl J. (2001). Microsatellite analysis of small anonymous seedlot samples from pedunculate oak (*Quercus robur*) : A promising approach to monitor the number of different seed parents and pollen donors. In «Which DNA marker for which purpose? Final Compendium of the Research Project Development, optimisation and validation of molecular tools for assessment of biodiversity in forest trees in the European Union. DGXII Biotechnology FW IV Research Programme Molecular tools for Biodiversity ; URL <http://webdoc.sub.gwdg.de/ebook/y/1999/whichmarker/index.htm>» (G. E.M., Ed.).
- Lexer C., Heinze B., S. G., S. M.-K., Steinkellner H., A. K., and Glössl J. (2000). Microsatellite analysis of maternal half-sib families of *Quercus robur*, pedunculate oak : II. Inferring the number of pollen donors from the offspring. *Theoretical and Applied Genetics* **100** : 858-865.
- Lexer C., Heinze B., Steinkellner H., Kampfer S., Ziegenhagen B., and Glossl J. (1999). Microsatellite analysis of maternal half-sib families of *Quercus robur*, pedunculate oak: detection of seed contaminations and inference of the seed parents from the offspring. *Theoretical and Applied Genetics* **99** : 185-191.
- Liesebach H., and Zaspel I. (2004). Phenotypical and genetic characteristics of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) seedlings after storage of acorns. *Forest Genetics* **11** : 163-171.
- Linhart Y. B., Mitton J. B., Sturgeon K. B., and Davis M. L. (1981). Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Heredity* **46** : 407-426.

- Longauer R., Suskova M., and Foffova E. (2004). Forest genetic research and application of its results in Slovakia. In «Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft» (B. A. f. f. S.-u. Pflanzensucht, Ed.), pp. 330-334, Teisendorf.
- Lowe A., Munro R., Samuel S., and Cottrell J. (2004). The utility and limitations of chloroplast DNA analysis for identifying native British oak stands and for guiding replanting strategy. *Forestry* **77** : 335-347.
- MacDonald S. E., Thomas B. R., Cherniawsky D. M., and Purdy B. G. (2001). Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta : patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management. *Forest Ecology and Management* : 45-58.
- Magni-Diaz C. R. (2004). Reconstitution de l'introduction de *Quercus rubra* L. en Europe et conséquences génétiques dans les populations autochtones. In «Engref», pp. 429, Inra, Paris.
- Marjoux A. (2005). Rôle de la densité d'arbres reproducteurs sur la qualité génétique des graines : cas d'une régénération naturelle de pin sylvestre. In «Ecosystèmes terrestres et action de l'Homme», pp. 33, Orléans.
- Marquardt P. E., Echt C. S., Epperson B. K., and Pubanz D. M. (2007). Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions. *Canadian Journal of Forest Research* **37** : 2652-2662.
- Mijnsbrugge K. v., Coart E., Beeckman H., and Slycken J. v. (2003). Conservation measures for autochthonous oaks in Flanders. *Forest Genetics* **10** : 207-217.
- Mitton J. B., and Jeffers R. M. (1989). The genetic consequences of mass selection for growth rate in Engelmann spruce. *Silvae Genetica* **38** : 6-12.
- Moran G. F., and Bell J. C. (1987). The origin and genetic diversity of *Pinus radiata* in Australia. *TAG Theoretical and Applied Genetics* **73** : 616-622.
- Morgante M., Vendramin G. G., and Rossi P. (1991). Effects of stand density on outcrossing rate in two Norway spruce (*Picea abies*) populations. *Can J Bot* **65** : 1087-1091.
- Müller-Starck G. (1996). Contributions of forest genetics to sustainable forest management. In «Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft». (G. Müller-Starck, Ed.), pp. 259-283, Verlag, Landsberg.
- Munoz A. and Bonal R. (2007). Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos* **116** : 1631-1638.
- Muona O., and Harju A. (1989). Effective population sizes, genetic variability, and mating system in natural stands and seed orchards of *Pinus sylvestris*. *Silvae Genetica* **38** : 221-228.
- Muona O., Yazdani R., and Rudin D. (1987). Genetic change between life stages in *Pinus sylvestris* : allozyme variation in seeds and planted seedlings. *Silvae Genetica* **36** : 39-42.
- Nanson A., Jacques D., and Servais A. (1991). La régénération naturelle du point de vue génétique. *Forêt Wallone* **12** : 19-21.
- Nathan R., and Muller-Landau H. C. (2000). Spatial pattern of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* **15** : 278-285.
- Nathan R., Safriel U. N., Noy-Meir I., and Schiller G. (1999). Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. *Journal of Ecology* **87** : 659-669.
- Nathan R., Safriel U. N., Noy-Meir I., and Schiller G. (2000). Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* **81** : 2156-2169.
- Nathan R., Horn H. S., Chave J., and Levin S. A. (2001). Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscape. In «Seed dispersal and frugivory : Ecology, Evolution and Conservation» (W. R. S. D.J. Levey, M. Galetti, Ed.), pp. 1-16, CAB International Press, Oxfordshire, UK.
- Nathan R. and Casagrandi R. (2004). A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment : Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* **92** : 733-746.
- Neale D. B. (1985). Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon. *Forest Science* **31** : 995-1005
- 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), pp. 97, Engref.

- Oddou-Muratorio S., Houot M.-L., Demesure-Musch B., and Austerlitz F. (2003). Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. I. Evaluating the paternity analysis procedure in continuous populations. *Molecular Ecology* **12** : 3427-3439.
- Oddou-Muratorio S., Klein E., Demesure-Musch B., and Austerlitz F. (2006). Real time pattern of pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (Rosaceae). III. Mating patterns and the ecological maternal neighbourhood. *American Journal of Botany* **93** : 1650-1659.
- Oshawa T., Tsuda Y., Saito Y., Sawada H., and Ide Y. (2007). Steep slopes promote downhill dispersal of *Quercus crispula* seeds and weaken the fine-scale genetic structure of seedlings populations. *Annales des Sciences Forestières* **64** : 405-412.
- Pandey M., Gailing O., Leinemann L., and Finkeldey R. (2004). Molecular markers provide evidence for long-distance planting material transfer during plantation establishment of *Dalbergia sissoo* Roxb. in Nepal. *Annals of Forest Science* **61** : 603-606.
- Parker K. C., Hamrick J. L., Parker A. J., and Nason J. D. (2001). Fine-scale genetic structure in *Pinus clausa* (Pinaceae) populations : effects of disturbance history. *Heredity* **87** : 99-113.
- Petit R. J., Dumas S., and Feuillat F. (2004). Une application typique des outils de traçabilité : la filière merrain. *Rendez-Vous Techniques ONF Hors série n°1* : 71-79.
- Philippe G., Baldet P., Héois B., and Ginisty C. (2006). «Reproduction sexuée des conifères et production de semences en vergers à graines», 573 p.
- Pons J. and Pausas J. G. (2007). Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* **153** : 903-911.
- Prat D. (1992). Structure génétique et flux géniques dans des peuplements artificiels et naturels de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). In «Complexes d'espèces, flux de gènes», pp. 165-173.
- Prat D., and Burczyk J. (1998). Genetic variation and mating system in a native provenance and the derived seed orchard of douglas-fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco. *Forest Genetics* **5** : 201-209.
- Premoli A. C., and Kitzberger T. (2005). Regeneration mode affects spatial genetic structure of *Nothofagus dombeyi* forests. *Molecular Ecology* **14** : 2319-2329.
- Raja R. G., Tauer C. G., Wittwer R. F., and Huang Y. (1998). Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.). *Forest Genetics* **5** : 171-178.
- Rajora O. P. (1999). Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce. *Theoretical and Applied Genetics* **99** : 954-961.
- Rajora O. P., and Pluhar S. A. (2003). Genetic diversity impacts of forest fires, forest harvesting, and alternative reforestation practices in black spruce (*Picea mariana*). *Theoretical and Applied Genetics* **106** : 1203-1212.
- Rajora O. P., and Rahman M. H. (2003). Microsatellite DNA and RAPD fingerprinting identification and genetic relationships of hybrid poplar (*Populus x canadensis*) cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* **106** : 470-477.
- Ribbens E., Silander J. A., and Pacala S. W. (2005). Seedling recruitment in forests : calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* **75** : 1794-1806.
- Ribeiro M. M., LeProvost G., Gerber S., Vendramin G. G., Anzidei M., Decroocq S., Marpeau A., Mariette S., and Plomion C. (2002). Origin identification of maritime pine stands in France using chloroplast simple-sequence repeats. *Annals of Forest Science* **59** : 53-62.
- Robledo-Arnuncio J. J., Smouse P. E., Gil L., and Alia R. (2004). Pollen movement under alternative silvicultural practices in native populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Forest Ecology and Management* **197** : 245-255.
- Rogers D. L. (2004). In situ genetic conservation of a naturally restricted and commercially widespread species, *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management* **197** : 311-322.
- Rotach P. (1994). Genetische Vielfalt und praktische forstliche Tätigkeit : probleme und Handlungsbedarf. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **145** : 999-1020.
- Sagnard F., Pichot C., Dreyfus P., Jordano P., and Fady B. (2007). Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment : Recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological Modelling* **203** : 464-474.
- Sankey T. T. (2008). Spatial patterns of Douglas-fir and aspen forest expansion. *New Forests* **35** : 45-55.

- Scala S. L., Schubert R., Müller-Starck G., and Liepe K. (1999). Nuclear microsatellites as a tool in the genetic certification of forest reproductive material. A case study in sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Lieb.). In «Which DNA marker for which purpose ? Final Compendium of the Research Project Development, optimisation and validation of molecular tools for assessment of biodiversity in forest trees in the European Union. DGXII Biotechnology FW IV Research Programme Molecular tools for Biodiversity ; URL <http://webdoc.sub.gwdg.de/ebook/y/1999/whichmarker/index.htm>» (G. EM, Ed.).
- Schmidting R., and Myszewski J. (2003). Effect of large-scale movement of loblolly pine seed on genetic integrity of the species in its natural range. *Information Report - Laurentian Forestry Centre, Quebec Region, Canadian Forest Service* : 43-48.
- Schoppa F. N. and Gregorius H. R. (1999). Effects of silvicultural and forest management developments on the current genetic diversity of our forest tree populations. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Hamburg* : 140-278.
- Schueler S., Tusch A., Schuster M., and Ziegenhagen B. (2003). Characterization of microsatellites in wild and sweet cherry (*Prunus avium* L.) - markers for individual identification and reproductive processes. *Genome* **46** : 95-102.
- Scotti I., Gugerli F., Pastorelli R., Sebastiani F., and Vendramin G. G. (2008). Maternally and paternally inherited molecular markers elucidate population patterns and inferred dispersal processes on a small scale within a subalpine stand of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Forest Ecology and Management* **255** : 3806-3812.
- Scotti-Saintagne C., Bertocchi E., Barreneche T., Kremer A., and Plomion C. (2005). Quantitative trait loci mapping for vegetative propagation in pedunculate oak. *Annals of Forest Science* **62** : 369-374.
- Skroppa T., Nikkanen T., Routsalainen S., and Johnsen O. (1994). Effects of sexual reproduction at different latitudes on performance of the progeny of *Picea abies*. *Silvae Genetica* **43** : 297-303.
- Skroppa T. (1994). Impacts of tree improvement on genetic structure and diversity of planted forests. *Silva Fennica* **28** : 265-274.
- Smouse P. E., and Sork V. L. (2004). Measuring pollen flow in forest trees : an exposition of alternative approaches. *Forest Ecology and Management* **197** : 21-38.
- Sorensen F. C. (1973). Frequency of seedlings from natural self fertilization in coastal douglas-fir. *Silvae Genetica* **22** : 20-24.
- Sorensen S. C., and Campbell R. K. (1997). Near neighbor pollination and plant vigor in coastal douglas-fir. *Forest Genetics* **4** : 149-157.
- Sperisen C., Büchler U., Matyas G., and Ackzell L. (1999). Mitochondrial DNA variation provides a tool for identifying introduced provenances: a case study in Norway spruce. In «Which DNA marker for which purpose ? Final Compendium of the Research Project Development, optimisation and validation of molecular tools for assessment of biodiversity in forest trees in the European Union. DGXII Biotechnology FW IV Research Programme Molecular tools for Biodiversity» (G. EM, Ed.).
- St.Clair J. B., and Adams W. T. (1993). Family composition of Douglas-fir nursery stock as influenced by seed characters, mortality, and culling practices. *New Forests* **7** : 319-329.
- Stauffer A., and Adams W. T. (1993). Allozyme variation and mating system of three Douglas-fir stands in Switzerland. *Silvae Genetica* **42** : 254-258.
- Stefenon V. M., Gailing O., and Finkeldey R. (2008). Genetic structure of plantations and the conservation of genetic resources of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*). *Forest Ecology and Management* **255** : 2718-2725.
- Steiner K. C. (1998). A decline-model interpretation of genetic and habitat structure in oak populations and its implications for silviculture. *European Journal of Forest Pathology* **28** : 113-120.
- Stoehr M., O'Neill G., Hollefreund C., and Yanchuk A. (2005). Within and among family variation of orchard and wild-stand progeny of interior spruce in British Columbia. *Tree Genetics & Genomes* **1** : 64-68.
- Stoehr M., Webber J., and Woods J. (2004). Protocol for rating seed orchard seedlots in British Columbia : quantifying gain and diversity. *Forestry* **77** : 297-303.
- Stoehr M. U., and El-Kassaby Y. A. (1997). Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *Theoretical and Applied Genetics* **94** : 83-90.

- Streiff R., Ducouso A., and Kremer A. (1998). Spatial genetic structure and pollen gene flow in a mixed oak stand. *Genet. Sel. Evol.* **30** : 137-152.
- Streiff R., Ducouso A., Lexer C., Steinkellner H., Gloessl J., and Kremer A. (1999). Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology* **8** : 831-841.
- Takahashi M., Mukouda M., and Koono K. (2000). Differences in genetic structure between two Japanese beech (*Fagus crenata* Blume) stands. *Heredity* **84** : 103-115.
- Takahashi K., Sato K., and Washitani I. (2007). Acorn dispersal and predation patterns of four tree species by wood mice in abandoned cut-over land. *Forest Ecology and Management* **250** : 187-195.
- Takahashi T., Tani N., Niiyama K., Yoshida S., Taira H., and Tsumura Y. (2008). Genetic succession and spatial genetic structure in a natural old growth *Cryptomeria japonica* forest revealed by nuclear and chloroplast microsatellite markers. *Forest Ecology and Management* **255** : 2820-2828.
- Teissier-du-Cros E. (2006). Apports de la génétique dans la gestion durable de la hêtraie. *Revue Forestière Française* **LVIII** : 13-28.
- Thomas B. R., MacDonald S. E., Hicks M., Adams D. L., and Hodgetts R. B. (1999). Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine : an assessment using microsatellite and randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics* **98** : 793-801.
- Tigabu M., Oden P. C., and Lindgren D. (2005). Identification of seed sources and parents of *Pinus sylvestris* L. using visible-near infrared reflectance spectra and multivariate analysis. *Trees* **19** : 468-476.
- Vallance M. (1999). Effet des pratiques sylvicoles sur les ressources génétiques forestières. In «Conserver les ressources génétiques forestières en France» (E. T. d. C. coordonnateur, Ed.), pp. 17-21, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources Génétiques, Commission des Ressources Génétiques Forestières.
- Vaughan S. P., Cottrell J. E., Moodley D. J., Connolly T., and Russell K. (2007). Clonal structure and recruitment in British wild cherry (*Prunus avium* L.). *Forest Ecology and Management* **242** (2-3) : 419-430.
- Voccia M. (2005). Approche historique de l'ampleur des flux de graines et plants de diverses origines génétiques. Cas du pin sylvestre dans deux massifs domaniaux, pp. 39, ONF-CGAF, Ardon.
- Vornam B., Decarli N., and Gailing O. (2004). Spatial distribution of genetic variation in a natural beech stand (*Fagus sylvatica* L.) based on microsatellite markers. *Conservation Genetics* **5** : 561-570.
- Wagner S., Wälder K., Ribbens E., and Zeibig A. (2004). Directionality in fruit dispersal models for anemochorous forest trees. *Ecological Modelling* **179** : 487-498.
- Wang K. (2003a). Genetic diversity and temporal genetic structure in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genetica* **52** : 100-106.
- Wang K. (2003b). Mating system in isolated stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Genetics* **10** : 159-164.
- Wang K., and Hattemer H. H. (2001). Dispersal of seed and effective pollen in small stands of European beech. In «Genetic response of forest ecosystems to changing environmental conditions» (M.-S. G. a. S. R., Ed.), pp. 259-269, Kluwer Academic Publishers.
- Wasielawska M., Klemm M., and Burczyk J. (2005). Genetic diversity and mating system of Scots pine plus trees. *Dendrobiology* **53** : 57-62.
- Weisgerber H., Holzberg H., Janssen A., and Walter P. (1996). Conservation and enlargement of the genotypic diversity of rare tree species : strategies, results and prospects in Hesse. In «Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft» (G. Müller-Starck, Ed.), pp. 78-92, Verlag, Landsberg.
- Wellman H., Ritland C., and Ritland K. (2003). Genetic effects of domestication in western hemlock, *Tsuga heterophylla*. *Forest Genetics* **10** : 229-239.
- Westcott D. A., Bentrupperbaumer J., Bradford M. G., and McKeown A. (2005). Incorporating patterns of disperser behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. *Oecologia* **146** : 57-67.
- Woods J. H., Wang T., and Aitken S. N. (2001). Effects of inbreeding on coastal douglas-fir : nursery performance. *Silvae Genetica* **51** : 163-170.

- Yazdani R., Lindgren D., and Stewart S. (1989). Gene dispersion within a population of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research* **4** : 295-306.
- Yazdani R., and Lindgren D. (1992). Gene dispersion after natural regeneration under a widely-spaced seed-tree stand of *Pinus sylvestris* (L.). *Silvae Genetica* **41** : 1-5.
- Young A. G., and Merriam H. G. (1994). Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* **72** : 201-208.
- Ziegenhagen B., Liepelt S., Kuhlenkamp V., and Fladung M. (2003). Molecular identification of individual oak and fir trees from maternal tissues of their fruits and seeds. *Trees* **17** : 345-350.
- Ziegenhagen B., Scholz F., Madaghiele A., and Vendramin G. G. (1998). Chloroplast microsatellite as markers for paternity analysis in *Abies alba*. *Can J For Res* **28** : 317-321.
- Ziehe M., and Hattemer H. H. (2004). Effects of spatial genetic structures in beech stands on the collected seed. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* : 102-120.
- Ziehe M., Starke R., Hattemer H. H., and Turok J. (1998). Genetic structures in adult beech stands and among their seeds. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **169** : 91-99.

4^{ÈME} PARTIE

***MODES DE TRAITEMENTS ET
COMPOSITION EN ESPÈCES***

À l'exception de très rares massifs volontairement exclus de toute intervention sylvicole et de boisements naturels en situation marginale et à ce titre difficilement exploitables, les forêts européennes ont été façonnées par le sylviculteur, depuis les siècles passés, selon trois grands modes de traitements (Vallance, 1999) : la futaie régulière, la futaie irrégulière et le taillis, avec des variantes comme la futaie jardinée et le taillis sous futaie. En conditionnant les étapes de sélection des individus au fur et à mesure de la croissance du peuplement, les modes de traitement ont des conséquences génétiques différentes qui peuvent être abordées selon trois angles : la longévité des individus, l'intensité de la sélection phénotypique appliquée aux différents stades de croissance et enfin la participation à la transmission du patrimoine génétique d'une génération à l'autre (Vallance, 1999).

Par souci de clarté, les incidences génétiques de ces divers traitements seront examinées séparément. Il convient cependant de rappeler que dans un massif forestier ou un territoire donné, à l'échelle spatiale à laquelle s'exercent les flux de gènes chez les arbres forestiers, la juxtaposition d'unités de gestion soumises à des modes de traitements différents est fréquente. Il est donc tout à fait vraisemblable que l'évolution génétique du peuplement d'une unité donnée résultera des effets combinés d'un mode de traitement, d'interventions sylvicoles et des flux de gènes entre unités voisines. Ce dernier point a été abordé dans la 2^{ème} partie ; les conséquences génétiques de la sylviculture sont décrites dans la 5^{ème} partie.

Une fois un mode de traitement retenu, la désignation d'une ou plusieurs essences objectifs constitue, avec le type de sylviculture, l'un des choix majeurs du gestionnaire forestier. Cette décision s'avère particulièrement importante lorsque sont présentes en mélange intime deux espèces voisines et inter fertiles mais aussi dans le cas d'espèces disséminées, numériquement faiblement représentées et généralement présentes sous forme d'individus isolés et distants et/ou de petits îlots monospécifiques. Ces deux situations seront examinées dans cette partie.

Les principaux processus en jeu susceptibles d'être affectés par le choix d'un mode de gestion d'un peuplement sont de différents ordres : dynamique démographique, taille des populations, flux de gènes (Anonyme CRGF, 2000 non publié). Ils interviennent principalement lors de sa phase de renouvellement et de production d'une régénération naturelle :

- **au plan quantitatif.** Les conditions de milieu peuvent en effet être perturbées par le choix d'une structure donnée de peuplement, avec une modification éventuelle :
 - de la dynamique des écosystèmes par l'ouverture du couvert par exemple,
 - des conditions de concurrence, d'abord entre régénération et végétation adventice, mais aussi entre semis des espèces forestières du peuplement,
 - des conditions de germination consécutive à des changements de couverture végétale au sol, des humus ou des caractéristiques physiques du milieu (humidité, éclaircissement),
 - de la nature et de l'intensité de la prédation agissant sur le stock de semences.

La régénération produite peut également être affectée quantitativement par suite de modifications des niveaux de fructification ou par des évolutions de l'intensité des flux de graines consécutives à un espacement plus ou moins fort des houppiers des reproducteurs. Les conditions d'éclaircissement et de circulation des graines au sein d'un peuplement sont en effet généralement dépendantes de la répartition spatiale des reproducteurs, elle-même liée au mode de traitement sylvicole.

- **au plan qualitatif.** L'application d'un traitement sylvicole se traduit par des différences non seulement dans la répartition spatiale (agrégée ou non) des populations de géniteurs mais aussi dans les structures d'âge (générations chevauchantes ou non). **Le choix d'un traitement va alors affecter :**
 - **le régime de reproduction**, et donc les flux de pollen et les niveaux de consanguinité,
 - **les flux de graines** et donc la structuration spatiale de la diversité génétique des semis,
 - **l'intensité de la sélection naturelle** dans les populations de semis, suite aux modifications des conditions de milieu.

➤... I - MODES DE TRAITEMENTS

Plusieurs auteurs de synthèses récentes regrettent explicitement le peu de données disponibles sur les relations entre diversité génétique des principales espèces forestières et modes de traitements des peuplements (Ledig, 1992 ; Savolainen et Karkkainen, 1992 ; Rotach, 1994 ; Finkeldey et Ziehe, 2004 ; Marquardt et al., 2007). En outre, comme le souligne Lefèvre (2004), les rares travaux existant relèvent le plus souvent d'une approche comparative décrivant la diversité génétique de peuplements soumis à des traitements différents, toutes autres caractéristiques supposées égales par ailleurs (historique, composition et structuration génétique). Les approches

expérimentales ou par simulation signalées par Lefèvre (2004) concernent les interventions sylvicoles type éclaircies (mode, intensité) plutôt que le traitement sylvicole proprement dit. Elles portent sur l'évolution temporelle de la diversité d'un peuplement avant et après intervention sylvicole (approche expérimentale) ou sur la modélisation réalisée à partir de modèles simplifiés d'intervention sylvicole et de peuplements (approche par simulation).

Peuvent en revanche être considérés comme traitant de l'impact des traitements sylvicoles, les travaux relatifs aux incidences génétiques des méthodes de régénération, du nombre et de la densité d'arbres reproducteurs et de leurs conséquences sur le régime de reproduction. Ces aspects ont été détaillés aux Parties II (§ II.2.2) et III (§ I), nous ne les rappellerons pas mais nous détaillerons dans cette partie les travaux liés directement au choix du traitement sylvicole.

I.1 - Futaie régulière et irrégulière

Le choix d'un traitement sylvicole au niveau d'une unité de gestion forestière va se traduire par deux grands types d'irrégularité des peuplements qui vont avoir des conséquences génétiques :

- **d'une part une diversité des classes d'âge en structure irrégulière.** La présence de générations chevauchantes conduira alors à de possibles croisements entre individus fortement apparentés, parents-descendants par exemple, surtout chez les espèces à dispersion des semences limitée. Dans un peuplement régulier équienne et au stade du renouvellement (quelques dizaines de tiges/ha), le niveau d'apparement est généralement réduit : l'éventuelle structuration spatiale de la diversité génétique des semis dont ce peuplement est issu a pu être largement gommée par la sélection naturelle et les éclaircies successives pratiquées.
- **d'autre part des répartitions spatiales différentes des reproducteurs.** En structure régulière, les tiges semencières seront généralement réparties de manière plus ou moins homogène sur la surface à régénérer ; en structure irrégulière, le renouvellement ponctuel du peuplement se traduit par la présence d'agrégats de reproducteurs de taille variable. Or la répartition spatiale des reproducteurs a des incidences non négligeables sur le régime de reproduction et les flux de gènes (voir 2^{ème} Partie).

En outre, comme le soulignent Finkeldey et Ziehe (2004) dans une récente synthèse, la régénération d'un peuplement régulier intervient le plus souvent lors d'une ou de quelques années de fructifications. Une participation non équilibrée des contributeurs mâles et femelles pourra alors se traduire par une réduction de la taille effective de la population des reproducteurs, ceux qui ont réellement contribué à la pollinisation et à la fructification. En structure irrégulière, les différences d'âge (et donc souvent de taille) entre les tiges florifères peuvent également induire des contributions inégales à la reproduction.

La connaissance des relations entre structure des peuplements et diversité génétique demeure actuellement très rudimentaire et partielle (Finkeldey et Ziehe, 2004). Les quelques données disponibles reposent essentiellement sur les travaux de plusieurs équipes allemandes et concernent le sapin pectiné, plus rarement le hêtre. Les apports récents d'études relatives aux flux de gènes chez différentes espèces apportent toutefois un éclairage supplémentaire sur l'incidence de la structure du peuplement sur la diversité génétique (Sagnard, 2001). Il convient enfin de noter que les travaux existants concernent généralement une échelle spatiale de l'ordre de quelques hectares (la surface d'une unité de gestion) mais n'abordent pas le cas de massifs forestiers constitués d'un assemblage d'unités de gestion gérées selon différents modes et soumises à des flux de gènes entre unités différentes.

Considérant notamment la moindre diversité génétique du sapin pectiné par rapport à d'autres essences (Müller-Starke et al., 2000) et donc une possible sensibilité plus forte aux conséquences génétiques de traitements sylvicoles, Hussendörfer et Konnert (2000a) et Konnert et Hussendörfer (2001) ont analysé 9 peuplements irréguliers et 17 peuplements réguliers suisses et allemands, à l'aide d'une quinzaine de loci enzymatiques appliqués à un échantillon d'une centaine d'arbres par peuplement. Aucun des sites étudiés n'était monospécifique, le sapin représentant (en volume) de 20 à 70 % du peuplement. Il s'agit donc là d'une approche de type comparative.

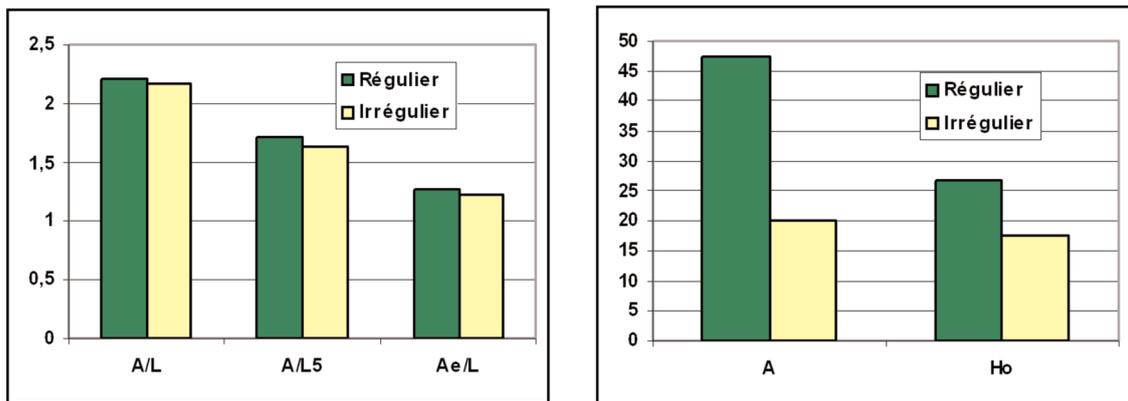


Figure IV.1 : Valeurs moyennes de différents paramètres de diversité génétique pour des peuplements réguliers et irréguliers de sapin pectiné (adapté de Hussendörfer et Konnert, 2000a). A/L : nombre moyen d'allèles par locus ; A/L_5 : nombre moyen d'allèles par locus (allèles de fréquence > 5 %) ; A_e/L : nombre moyen d'allèles efficaces par locus ; H_o : hétérozygotie observée.

Si les deux modes de traitements ne diffèrent pas, en moyenne, au niveau du nombre d'allèles A/L (**Figure IV.1**) ou du nombre moyen d'allèles de fréquence supérieure à 5 % (A/L_5) par loci, c'est essentiellement dans les peuplements irréguliers qu'on trouve le pourcentage le plus élevé d'allèles rares (fréquence < 5 %) : 2 des peuplements irréguliers comportaient jusqu'à 30 % d'allèles rares. En revanche, le niveau d'hétérozygotie et la diversité gamétique sont plus élevés en traitement régulier.

De plus, sur une même forêt comportant à la fois un peuplement autochtone régulier et un peuplement autochtone irrégulier placés dans des conditions écologiques similaires et inventoriés de manière quasi exhaustive, on retrouve les tendances observées sur l'ensemble des peuplements analysés (**Tableau IV.1**). Très probablement issus du même pool génétique initial mais traités différemment, ces peuplements illustrent l'effet bénéfique, du moins sur ce site, du traitement irrégulier dans la conservation d'un plus grand nombre de variants alléliques. Ce constat est à rapprocher du fait qu'à surface équivalente, une parcelle irrégulière comporte plus de tiges qu'une parcelle régulière âgée, la capacité d'une population à «stocker» des allèles rares étant liée à son effectif.

Tableau IV.1 : Comparaison des paramètres génétiques dans deux peuplements de traitement différent appartenant à une même forêt (extrait de Konnert et Hussendörfer, 2001). A/L : nombre moyen d'allèles par locus ; A/L_5 : nombre moyen d'allèles par locus (allèles de fréquence > 5 %) ; A_e/L : nombre moyen d'allèles efficaces par locus ; H_o : hétérozygotie observée ; v_{gam} : diversité allélique multilocus.

Paramètre génétique	Peuplement irrégulier	Peuplement régulier
A/L	2,35	1,88
A/L_5	1,59	1,65
H_o	18,4	18,7
A_e/L	1,23	1,25
v_{gam}	70	88

Inversement, les risques de pertes d'allèles par dérive augmentent dans les populations de petite taille : en futaie régulière, des coupes d'ensemencement suivies de coupes secondaires avec à chaque passage une diminution des effectifs d'arbres reproducteurs peuvent ainsi entraîner des pertes d'allèles (rares surtout) qui ne seront pas transmis à la génération suivante. Ce bilan n'est valable qu'en l'absence de flux de gènes extérieurs (ce qui est rarement le cas) ou d'effet tampon d'une éventuelle banque de semis pré-existants. Dans l'un ou l'autre cas en effet, cette perte d'allèles peut être compensée soit par des apports de pollen ou de graines à partir de peuplements florifères et/ou fructifères suffisamment proches, soit par la germination de graines issues d'événements de reproduction antérieurs à la disparition des semenciers porteurs d'allèles rares. À notre connaissance, des travaux destinés à vérifier la réalité et l'importance de ces facteurs n'existent pas encore ou n'ont pas été publiés.

Si les peuplements irréguliers étudiés par Konnert et Hussendörfer (2001) renferment le plus grand nombre de variants alléliques, ils présentent en revanche la diversité la plus faible : la distribution des allèles y est moins équilibrée qu'en peuplements réguliers. Le taux d'homozygotes étant également plus élevé en futaie irrégulière, Konnert et Hussendörfer (2001) attribuent ces caractéristiques génétiques à des conditions de croissance plus homogènes intra-peuplement irrégulier (développement prolongé sous couvert total ou partiel, conditions climatiques plus tamponnées qu'en structure régulière) qui favorisent les homozygotes au détriment des hétérozygotes. D'autres résultats de Hussendörfer et Konnert (2000b), qui observent un plus grand nombre d'hétérozygotes chez les tiges de sapin de diamètre moyen et faible comparé aux dominants, laissent cependant penser que, même en structure irrégulière, le taux d'hétérozygotes diminue avec l'âge des tiges. Ce déficit d'hétérozygotes est également observé par Maghuly et al. (2006) sur épicéa commun, dans des peuplements s'étageant de 1 000 à 1 500 m d'altitude, et est attribué à un avantage sélectif des homozygotes dans des milieux homogènes ou comportant un nombre très réduit de facteurs de stress.

Si les conditions environnementales changent, le faible niveau d'hétérozygotie présent en structure irrégulière pourrait en revanche devenir un handicap sous l'hypothèse que la valeur adaptative pour un caractère (la survie, la croissance ou la fécondité) et le niveau d'hétérozygotie sont corrélés, ce que contestent Savolainen et Hedrick (1995) chez le pin sylvestre (voir aussi synthèse dans David, 1998). Konnert et Hussendörfer (2001) suggèrent que la moindre résistance de peuplements irréguliers de sapin à des conditions climatiques extrêmes ou à de fortes éclaircies pourrait s'expliquer par ce faible niveau d'hétérozygotie.

En ce qui concerne la participation à la transmission du patrimoine génétique d'une génération à l'autre, les résultats de Konnert et Hussendörfer (2001) ne montrent pas de tendance claire : les différences mesurées pour les paramètres de diversité génétique étudiés (voir plus haut) ne sont pas significatives entre régénération naturelle et adultes, quel que soit le traitement appliqué. La distance génétique entre régénération naturelle et adultes s'avère en revanche environ 1,5 fois plus grande en peuplement irrégulier qu'en peuplement régulier. Starke (1996) pour des peuplements de hêtre régénérés selon deux modalités différentes ou Behm et Konnert (1999) en peuplements mixtes de pin sylvestre, chêne et bouleau irrégularisés par une régénération par petites trouées, n'observent pas non plus de différence de diversité génétique entre peuplement adulte et semis. Behm et Konnert (1999) attribuent ce résultat à un brassage pollinique fort et à une régénération étalée dans le temps, permettant la conservation de la diversité allélique initiale.

En revanche, la structuration spatiale de la diversité génétique des semis de sapin pectiné pourrait être affectée par le type de répartition spatiale des semenciers, lié au mode de gestion. Les simulations réalisées par Sagnard (2001) indiquent en effet qu'une distribution aléatoire ou régulière des reproducteurs - scénario type d'une parcelle traitée en futaie régulière - se traduit par un regroupement préférentiel, chez les semis, des génotypes semblables à courte distance (< 45 m). En revanche, une distribution des semenciers en agrégats - situation fréquente en structure irrégulière - favoriserait la dispersion à longue distance et la compétition entre génotypes apparentés à courte distance, réduisant ainsi la structuration spatiale de la diversité génétique au sein des semis (*Figure IV.2*). Ces hypothèses restent toutefois à vérifier pour des espèces à plus forte capacité de dispersion des semences comme le pin sylvestre ou l'épicéa commun.

En conclusion, il nous paraît important de rappeler les points suivants :

- **les résultats détaillés ci-dessus ne concernent que très peu d'espèces.** Il n'est donc pas possible de les appliquer à l'ensemble des espèces sociales et disséminées, feuillues et résineuses, présentes dans les forêts tempérées ;
- **la conservation à long terme tant des ressources génétiques que de la capacité adaptative des peuplements ne doit pas être raisonnée à l'échelle d'une unité de gestion** à laquelle est appliqué un traitement particulier mais bien à l'échelle spatiale des phénomènes biologiques concernés, en particulier les flux de gènes ;
- dans ce cadre, **la juxtaposition de peuplements réguliers et irréguliers** dans un même massif ou dans une même petite région forestière pourrait constituer un scénario limitant sensiblement les risques génétiques, surtout pour les espèces à capacité élevée de dispersion du pollen et des graines.

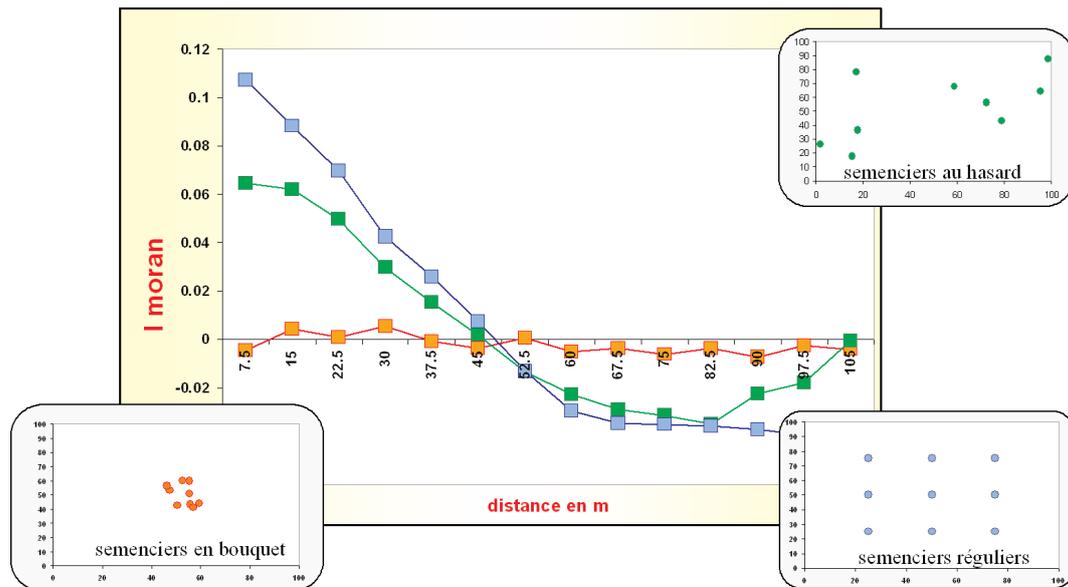


Figure IV.2 : Effet de la distribution spatiale des semenciers sur la structure génétique des semis de sapin pectiné, mesurée par l'indice de Moran I. Simulation avec 1 locus et 2 allèles (Sagnard, 2001).

I.2 - Taillis et taillis sous futaie

I.2.1 - Taillis simples

Les taillis sont généralement constitués d'espèces capables à la fois de reproduction par voie générative et de multiplication végétative. Pour une synthèse sur la multiplication végétative chez les ligneux, on pourra consulter Peterson et Jones (1997). Une éventuelle modification de la diversité génétique au sein de l'espèce dominante présente dans un taillis peut provenir de différentes causes.

Dans un taillis monospécifique, les différences de rapidité de rejet, de nombre de rejets émis, de vigueur juvénile de ces derniers et de capacité d'un rejet à s'affranchir de la souche mère (l'ortet) pour constituer un nouvel individu (ramet) peuvent se traduire par des évolutions dans le temps de la structure spatiale de la diversité dans un taillis, sous l'effet de la seule multiplication végétative. Les génotypes capables de coloniser plus rapidement l'espace éliminent alors par concurrence les génotypes voisins. Une éventuelle supériorité des hétérozygotes n'est pas mise en évidence par Montalvo et al. (1997) qui trouve par exemple que l'hétérozygotie (mesurée pour 6 loci enzymatiques) explique moins de 5 % de la variance du caractère «taille du clone» chez *Quercus chrysolepis*. La disparition de certains génotypes, induisant une perte de diversité, peut aussi provenir d'effectifs parfois très réduits, 1 ou 2 ramets seulement (Valbuena-Carabaña et al., 2007), d'aptitudes variables à rejeter de souche après un certain nombre de passages en coupe ou d'aptitudes variables à émettre des drageons lors de perturbations du milieu, par exemple des blessures au niveau du système racinaire. À notre connaissance, aucune étude portant sur plusieurs rotations de taillis n'a été menée pour évaluer les éventuelles modifications de diversité du peuplement dues à des réactions différentes au recépage entre génotypes. Des simulations réalisées par Namroud et al. (2006) sur *Populus tremuloides* montrent que l'évolution dans le temps du ratio G/N, rapport du nombre de génotypes G sur le nombre total d'individus N (le nombre total de ramets), dépend de l'effectif de chaque génotype (le nombre de ramets par génotype), de la mortalité des ramets et de la fréquence des rotations de prélèvement.

En outre, le faible intervalle de temps s'écoulant entre deux recépages, comparé à la durée nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle, va nécessairement limiter les possibilités d'entrée en floraison d'un peuplement de taillis. Deux conséquences directes sont envisageables :

- l'absence d'épisodes de reproduction entre génotypes du peuplement, qui fige donc la distribution spatiale des génotypes intra-peuplement, sous réserve des effets de compétition entre cépées de génotypes différents et des flux de graines provenant de l'extérieur. Cette hypothèse est évoquée par Cottrell et al. (2003) pour expliquer le faible nombre de relations de parenté dans un bois de chênes sessiles et pédonculés traité en taillis pendant plus de 300 ans.
- l'absence également d'épisodes de reproduction entre un génotype mère du peuplement et du pollen extérieur.

Inversement, l'apparition de nouveaux génotypes s'installant par voie générative à l'occasion des exploitations et capables de résister à la concurrence des rejets de souche émis par les génotypes voisins peut engendrer une augmentation de la diversité d'un peuplement. Dans ce cas, il faut que ce nouveau génotype possède à son tour une bonne aptitude au rejet sous peine d'être éliminé dès la rotation de taillis suivante ou qu'il profite d'un changement de mode de traitement (conversion par exemple) pour survivre et se développer. Un tel scénario est suggéré par Cottrell *et al.* (2003) comme cause possible du niveau de diversité élevé d'un boisement de chênes blancs longtemps traité en taillis.

L'importance de l'histoire des peuplements est soulignée par Valbuena-Carabaña *et al.* (2007) qui attribuent le haut niveau de diversité observé dans un taillis de *Quercus pyrenaica* à un recrutement initial important et varié de génotypes sous forme de semis qui ont ensuite été traités en taillis pendant plusieurs siècles.

I.2.2 - Taillis sous futaie

Dans le cas de taillis sous futaie, la présence au sein du compartiment de futaie d'individus atteignant la maturité sexuelle permet d'envisager l'occurrence d'évènements de reproduction intra-peuplement. Un facteur limitant risque d'être celui du nombre efficace de semenciers avec une contribution individuelle très variable des tiges de futaie en fonction par exemple de leur âge et de la dimension de leur houppier et donc de leur capacité à produire fleurs mâles et femelles. En outre, la répartition spatiale de ces semenciers peut contribuer à privilégier certains croisements entre individus proches. Des apports polliniques efficaces en provenance de semenciers situés à l'extérieur du peuplement sont également possibles. Ces apports seront d'autant plus nombreux que les flux de pollen seront élevés : quantité de pollen disponible et efficacité des vecteurs de dissémination joueront alors un rôle essentiel. Là encore, à notre connaissance, aucune étude portant sur des taillis sous futaie n'a été menée pour évaluer la diversité du peuplement de futaie selon l'âge des tiges (richesse allélique, apparemment,...) et l'ampleur des flux de gènes (pollen, graines) dans ce type de traitement.

En l'absence d'études spécifiques identifiées relatives à ce type de traitement, seules certaines hypothèses peuvent être formulées pour le compartiment de futaie, notamment à partir des travaux menés sur l'incidence de la répartition spatiale des reproducteurs :

- **pour l'essence dominante de la futaie** (chênes, hêtre), on peut supposer que les coupes régulières de taillis, couplées à l'élimination de certaines tiges de franc pied, auront des incidences génétiques comparables à celles de coupes de régénération en futaie :
 - le fait que le compartiment de futaie soit constitué de tiges d'âges différents rapprocherait le traitement en TSF du cas des peuplements irréguliers (cf § I.1 de cette partie). En effet, des pollinisations croisées entre tiges apparentées mais appartenant à des générations différentes sont probables, certains brins de franc pied pouvant avoir comme géniteurs les plus anciennes réserves de TSF.
 - la répartition généralement homogène des réserves de TSF correspond en revanche plus au scénario décrit et étudié pour les peuplements à structure régulière. L'espacement entre reproducteurs est important, d'autant que toutes les réserves n'ont pas nécessairement atteint la maturité sexuelle. Chez les espèces anémophiles comme les chênes et le hêtre, cette faible densité peut favoriser les flux de pollen à grande distance et augmenter ainsi le nombre de pères efficaces même si une augmentation du taux d'autofécondation est cependant à craindre (voir 2^{ème} partie, § II.2.1).
- **pour les espèces secondaires**, souvent entomophiles, comme les fruitiers sélectionnés en réserve, la coupe de taillis, en facilitant les déplacements des pollinisateurs, pourrait augmenter la diversité de ces derniers et favoriser des contributions paternelles plus équilibrées et moins apparentées (voir 2^{ème} partie, § II.2.2).

Pour le compartiment de taillis, les résultats présentés au paragraphe précédent restent bien entendu valides. Il convient toutefois d'ajouter que l'apparition de nouveaux génotypes s'installant par voie générative est nettement favorisée dans le cas du traitement en TSF par la présence de semenciers potentiels au sein même des peuplements. Cet apport de nouveaux génotypes, lors des exploitations, et capables de résister à la concurrence des rejets de souche émis par les génotypes voisins, peut engendrer une augmentation de la diversité d'un peuplement. Dans ce cas, il faut que ce nouveau génotype :

- possède à son tour une bonne aptitude au rejet sous peine d'être éliminé dès la rotation de taillis suivante

s'il n'est pas recruté dans le compartiment futaie ;
 - bénéficie d'une sélection par le gestionnaire et intègre alors le compartiment futaie - ou profite d'un changement de mode de traitement (conversion par exemple) - pour survivre, se développer et participer à son tour à la production de pollen et de graines.

En tout état de cause, les incidences génétiques du traitement en TSF demeurent encore largement méconnues.

➤... II - CRÉATION DE SITES FAVORABLES D'INSTALLATION POUR CERTAINS TAXONS

Quel que soit le mode de traitement appliqué à un peuplement, toute exploitation forestière visant à le renouveler, en totalité ou en partie, constitue une perturbation susceptible de favoriser l'installation de nouveaux individus. Cette création de sites favorables bénéficiera notamment aux espèces secondaires, disséminées ainsi qu'aux espèces pionnières.

Très peu d'études analysent l'impact des activités sylvicoles sur la colonisation et ses incidences sur la structure génétique locale des espèces forestières. Les travaux réalisés sur le couple alisier torminal (espèce disséminée) - chêne (espèce sociale) constituent une exception notable dans ce domaine. L'effet potentiel de coupes de chênes, réparties dans l'espace (groupées ou non) et dans le temps (intervalle de 30 ans), sur l'installation et la différenciation de semis d'alisier torminal a pu être modélisé par Oddou-Muratorio (2002) grâce à des travaux préalables sur les régime de reproduction et les flux de gènes. Selon le taux de prélèvement appliqué à chacune des deux espèces, selon le rythme et l'organisation spatiale des coupes, l'équilibre démographique des deux espèces peut être notablement perturbé. La répartition et la taille des sites favorables à l'installation des semis d'alisier apparaissent très fortement modelées par les interventions humaines sous forme de coupes (**Figure IV.3**).

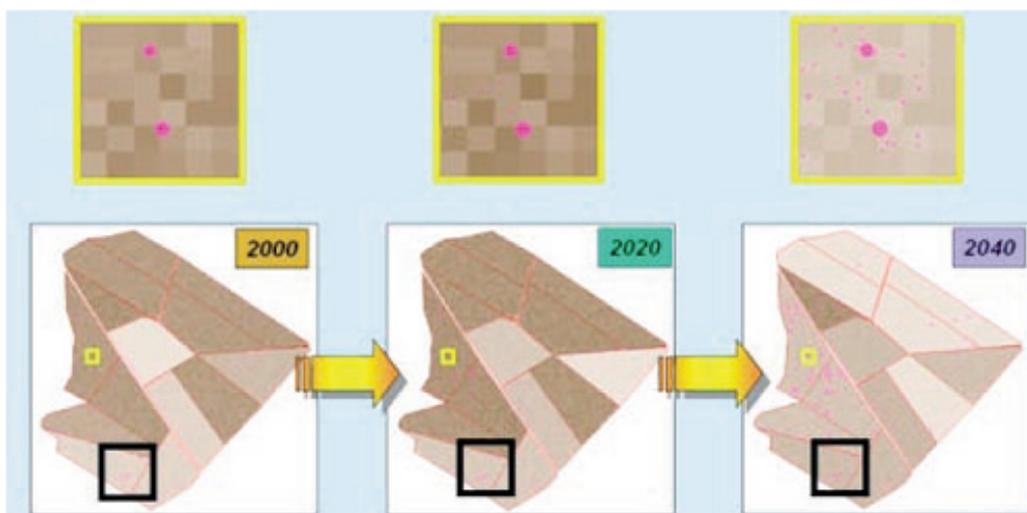


Figure IV.3 : Simulation sur 40 ans d'un peuplement mélangé chêne - alisier torminal. La surface terrière des parcelles de chêne évolue en fonction de leur croissance et des coupes de régénération. Des semis d'alisier torminal (en rose) apparaissent au voisinage des adultes ou dans des parcelles offrant des conditions d'installation et de concurrence favorables à ce taxon (Dreyfus et Oddou-Muratorio, 2004).

Couplée au transport par les animaux, cette action humaine exerce un impact significatif sur la différenciation génétique entre les populations d'alisier présentes dans les différentes unités de gestion forestières (Oddou-Muratorio et al., 2004). En particulier la répartition au sein d'un massif forestier et la taille de coupes de taillis sous futaie vont fondamentalement affecter la distribution des semis et des génotypes, avant même d'autres facteurs comme la disponibilité en pollen ou la dispersion des graines. L'ouverture importante du peuplement lors d'exploitations va favoriser les ressemblances génétiques entre graines produites et entre semis recrutés lors des épisodes de reproduction suivant l'exploitation. La composition génétique des semis recrutés sera également affectée par les différences éventuelles de contributions parentales des alisiers adultes.

Dans le cas du merisier, Vaughan et al. (2007) estiment également que des perturbations locales, dues à des chablis par exemple, contribuent significativement à l'apparition de nouveaux individus, tant sous la forme de semis (via la reproduction sexuée) que sous la forme de drageons (via la multiplication végétative). En outre, ces auteurs observent que les taches de clones sont plus imbriquées en zone perturbée mais d'effectif et de surface plus faible qu'en zone non perturbée.

Le nombre, la taille, la fréquence et la répartition dans l'espace des perturbations d'origine naturelle ou anthropique affectent donc sensiblement la dynamique démographique et la structuration spatiale de la diversité génétique des espèces de type pionnier ou post-pionnier. Leur importance ne doit donc pas être sous-estimée et la conservation de l'information relative à ces perturbations (date, localisation, surface) mérite sûrement plus de soin qu'actuellement. L'utilisation de systèmes d'information géographique comme outils de gestion de cette mémoire des peuplements forestiers pourrait (devrait ?) contribuer efficacement et utilement à préserver des données explicatives de leurs caractéristiques génétiques, tout comme pour les origines des MFR employés (voir 3^{ème} partie, § IV).

➤... III - CONCLUSIONS

Les modes de traitement sylvicole appliqués aux peuplements forestiers constituent, avec la sylviculture et l'utilisation de MFR, l'un des choix majeurs effectués par les gestionnaires. On pourrait donc s'attendre à ce que ses incidences sur la diversité intraspécifique des espèces forestières aient fait l'objet de nombreux travaux. Tel n'est pas vraiment le cas et les quelques études disponibles n'ont guère de portée générale car elles relèvent le plus souvent d'une approche comparative décrivant la diversité génétique de peuplements soumis à des traitements différents, toutes autres caractéristiques supposées égales par ailleurs (historique, composition et structuration génétique). Comme le relève Lefèvre (2004), les approches expérimentales ou par simulation n'ont pas encore été utilisées (ou non publiées).

Cependant les recherches menées sur les flux de pollen et de graines (voir 2^{ème} et 3^{ème} partie), notamment celles qui intègrent la distribution spatiale des reproducteurs, peuvent apporter des éléments de connaissance très utiles. En effet, en système de futaie, cas de la plupart des peuplements de production et cadre de scénarios de gestion les plus intensifs, l'application d'un traitement sylvicole régulier ou irrégulier se traduit d'abord par des différences dans les structures d'âge (générations chevauchantes ou non) et dans la répartition spatiale (agrégée ou non) des populations de géniteurs. Il est toutefois dommage que dans ces travaux sur les flux de gènes, le lien entre distribution spatiale des reproducteurs d'une part et type de traitement sylvicole de l'autre ne soit pas plus explicitement abordé.

Par ailleurs, une échelle spatiale paraît sous-documentée, celle du massif forestier. De nombreuses études sur les flux de gènes, comme les travaux comparatifs sur les traitements, se réfèrent le plus souvent à une unité de gestion de surface limitée et n'intègrent pas les interactions avec les unités de gestion voisines dont le mode de gestion peut différer. Alors même que l'importance des flux de gènes à des distances supérieures à la taille des unités de gestion est reconnue, leur impact sur le fonctionnement génétique d'une partie d'un massif forestier demeure mal connu. Enfin, les particularités de chaque espèce, notamment les caractéristiques de leur système de reproduction et sa sensibilité aux facteurs environnementaux et aux interventions du forestier, rendent difficiles les extrapolations de résultats d'un taxon à l'autre. La gestion des peuplements mélangés, pourtant fréquents et de plus favorisés par les orientations sylvicoles actuelles, constitue à cet égard un sujet particulièrement sous-étudié par les généticiens en liaison avec les sylviculteurs.

L'ensemble de ces raisons explique la moindre abondance de résultats sur les incidences génétiques des modes de traitement sylvicole. Ce constat devrait inciter à développer des travaux dans ce domaine et il serait souhaitable qu'ils soient, dans ce cas, couplés avec des approches similaires en matière de diversité interspécifique et écosystémique, elles aussi assez rares à ce jour.

➤... IV - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Behm A., and Konnert M. (1999). Conservation of forest genetic resources with close-to-nature silviculture - a realistic chance? *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **194** : 215-239.
- Cottrell J. E., Munro R. C., Tabbener H. E., Milner A. D., Forrest G. I., and Lowe A. J. (2003). Comparison of fine-scale genetic structure using nuclear microsatellites within two British oakwoods differing in population history. *Forest Ecology and Management* **176** : 287-303.
- David P. (1998). Heterozygosity-fitness correlations: new perspectives on old problems. *Heredity* **80** : 531-537.
- Dreyfus P., and Oddou-Muratorio S. (2004). Prévoir l'évolution de la diversité pour différents itinéraires sylvicoles. *Rendez-Vous Techniques ONF Hors série n°1* : 97-104.

- Finkeldey R., and Ziehe M. (2004). Genetic implications of silvicultural regimes. *Forest Ecology and Management* **197** : 231-244.
- Hussendörfer E., and Konnert M. (2000a). Investigations of genetic variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) in uneven-aged forests in comparison with even-aged forests. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **119** : 208-225.
- Konnert M., and Hussendorfer E. (2001). Genetic variation of silver fir (*Abies alba*) in unevenaged forests («Plenter» forest) in comparison with evenaged forests (Altersklassenwald). *Forestry Sciences* **70** : 307-320.
- Ledig F. T. (1992). Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* **63** : 87-108.
- Lefevre F. (2004). Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. *Forest Ecology and Management* **197** : 257-271.
- Maghuly F., Pinsker W., Praznik W., and Fluch S. (2006). Genetic diversity in managed subpopulations of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Forest Ecology and Management* **222** : 266-271.
- Marquardt P. E., Echt C. S., Epperson B. K., and Pubanz D. M. (2007). Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions. *Canadian Journal of Forest Research* **37** : 2652-2662.
- Montalvo A. M., Conard S. G., Conkle M. T., and Hodgskiss P. D. (1997). Population structure, genetic diversity, and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **84** : 1553-1564.
- Müller-Starck G., Konnert M., and Hussendorfer E. (2000). Recommendations for genetically sustainable forest management - examples from mountain forests. *Forest Snow and Landscape Research* **75** : 29-50.
- Namroud M. C., Leduc A., Tremblay F., and Bergeron Y. (2006). Simulations of clonal species genotypic diversity - trembling aspen (*Populus tremuloides*) as a case study. *Conservation Genetics* **7** : 415-426.
- 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), pp. 97, Engref.
- Oddou-Muratorio S., Demesure-Musch B., Pelissier R., and Gouyon P.-H. (2004). Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. Crantz. *Molecular Ecology* **13** : 3689-3702.
- Peterson C. J., and Jones R. H. (1997). Clonality in woody plants: a review and comparison with clonal herbs. In «The ecology and evolution of clonal plants» (H. d. K. a. J. v. Groenendael, Ed.), pp. 263-289, Backhuys Publishers, Leiden.
- Rotach P. (1994). Genetische Vielfalt und praktische forstliche Tätigkeit : probleme und Handlungsbedarf. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **145** : 999-1020.
- 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. In «Université de droit, d'économie et de sciences d'Aix-Marseille III», pp. 213, Université de droit, d'économie et de sciences d'Aix-Marseille III.
- Savolainen O., and Karkkainen K. (1992). Effect of forest management on gene pools. *New Forests* **6** : 329-345.
- Savolainen O., and Hedrick P. (1995). Heterozygosity and fitness: no association in Scots pine. *Genetics* **140** : 755-766.
- Starke R. (1996). Reproduction in beech (*Fagus sylvatica* L.) under different silvicultural regimes. In «Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft.» (G. Müller-Starck, Ed.), pp. 135-159, Verlag, Landsberg.
- Valbuena-Carabaña M., Gonzalez-Martinez S. C., and Gil L. (2008). Coppice forests and genetic diversity : A case study in *Quercus pyrenaica* Willd. from Central Spain. *Forest Ecology and Management* **254** : 225-232.
- Vallance M. (1999). Effet des pratiques sylvicoles sur les ressources génétiques forestières. In «Conserver les ressources génétiques forestières en France» (E. T. d. C. coordonnateur, Ed.), pp. 17-21, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources Génétiques, Commission des Ressources Génétiques Forestières.
- Vaughan S. P., Cottrell J. E., Moodley D. J., Connolly T., and Russell K. (2007). Clonal structure and recruitment in British wild cherry (*Prunus avium* L.). *Forest Ecology and Management* **242** : 419-430.

5ème PARTIE

SYLVICULTURE

Dans la 2^{ème} partie, nous avons examiné l'influence du peuplement reproducteur sur la production de semences, et notamment les conséquences génétiques des ultimes interventions sylvicoles précédant son exploitation définitive et la mise en place d'une nouvelle génération par voie de semis naturels. La production de matériel forestier de reproduction a été abordée dans la 3^{ème} partie sous l'angle de l'impact génétique des diverses étapes de production se succédant tout au long de cette filière Graines et Plants. Le choix d'un traitement sylvicole va déterminer la structure des peuplements et influer à son tour sur ses caractéristiques génétiques (4^{ème} partie). Dans cette dernière partie, nous nous intéresserons aux conséquences des interventions sylvicoles réalisées en régénération naturelle comme en plantations artificielles et raisonnées en fonction des objectifs assignés au massif forestier considéré.

Les processus en jeu susceptibles d'être affectés par le choix d'un type de sylviculture concernent la dynamique démographique au sein d'un peuplement et la taille de sa population (Anonyme CRGF, 2000 non publié) en raison de la sélection exercée par le gestionnaire lors des opérations sylvicoles.

➤.... I - CONSÉQUENCES DE TRAVAUX PRÉPARATOIRES À LA PLANTATION

L'impact de différentes natures de travaux préparatoires sur la diversité génétique de régénérations naturelles n'est que très peu documenté. Starke et al. (1996) ont cependant étudié, en station très acide (pH < 3), les effets d'une fertilisation de surface, de labours profonds et de la combinaison de ces deux facteurs sur la survie et la sélection préférentielle de certains génotypes de hêtre. Des lots de graines pré-germées, issus de deux origines (un peuplement local, un mélange de peuplements allemands), sont comparés aux semis croissant dans les différentes conditions testées, pour les paramètres suivants : survie, diversité génétique, proportion d'hétérozygotes et coefficient de différenciation génétique entre modalités, pour 13 systèmes enzymatiques.

Le lot issu de mélanges possède une plus forte diversité génétique et un taux d'hétérozygotie plus élevé. Son taux de survie à 12 mois s'avère supérieur à celui du lot d'origine locale sur sol témoin (pas de fertilisation ni de labour), après fertilisation de surface et après labour + fertilisation. En revanche ce taux de survie est environ 6 fois inférieur pour la modalité labour seul. Le lot local ne présente donc aucune adaptation particulière 1 an après le semis.

Quelle que soit l'origine des graines et les modalités de fertilisation et de labour testées, les auteurs n'observent aucun avantage adaptatif chez les semis homozygotes, tous systèmes enzymatiques confondus. En revanche, les résultats obtenus diffèrent selon le système enzymatique considéré. Dans certains cas, un net avantage adaptatif des homozygotes, pour d'autres les hétérozygotes présentent une supériorité en milieu difficile ; en outre, les modifications de milieu - fertilisation, labour - provoquent des modifications variables de fréquence alléliques selon le système enzymatique considéré.

Il est intéressant d'observer, que pour un des systèmes enzymatiques étudiés (*Lap-A*) dans ces conditions de fertilisation et de labour, les résultats acquis sur des semis de un an sont concordants avec ceux obtenus dans d'autres conditions de milieu. Enfin, pour un autre système enzymatique (*Idh-A*), les homozygotes pour un des allèles présentent à la fois un moindre avantage adaptatif à l'état de semis en conditions stressantes et une plus grande résistance à un parasite au stade adulte. Ce dernier point illustre l'importance du maintien de capacités adaptatives à tous les stades, semis et adultes, de développement de l'arbre.

En conclusion, dans des conditions de milieu sévères (ici un pH très bas) qui incitent à réaliser des travaux préparatoires lourds (labour, fertilisation), on observe une évolution différenciée, selon les systèmes enzymatiques, de la structure génétique de la population de faines après une seule année de croissance. Ce type d'action ne s'avère donc pas neutre au plan génétique, même s'il n'apparaît pas possible d'en prédire les conséquences à long terme.

➤.... II - LES DÉPRESSAGES

Les densités initiales de jeunes semis lors de régénérations naturelles dépassent généralement plusieurs milliers d'individus par hectare. Elles chutent ensuite fortement sous l'effet conjugué de processus aléatoires, de la sélection naturelle - la mortalité naturelle - et parfois de l'action du forestier soucieux de favoriser au plus tôt la croissance d'un nombre limité de tiges destinées à constituer le peuplement final recherché. On notera toutefois que si la sélection opérée par le forestier ne diffère que très peu, dans ses critères, de celle de la sélection naturelle qu'elle ne contrecarre donc pas, le problème de la corrélation entre le potentiel de croissance juvénile et d'autres traits de valeur adaptative - résistance à des facteurs biotiques ou abiotiques, capacité reproductive - est

posé (Lefèvre, 2004). Au plan génétique, cette phase juvénile, marquée par une forte évolution démographique, reste pourtant mal connue (Thiébaud et *al.*, 1992 ; Pichot *in* ONF 2004 ; Pichot et *al.*, 2006). De plus, très peu de travaux abordent le rôle et l'impact des dépressages, ou plus généralement l'ensemble des actions sylvicoles menées entre l'obtention d'une régénération naturelle et les premières éclaircies à valeur marchande, sur la diversité génétique d'un peuplement régénéré naturellement.

Plusieurs types de raisons peuvent être avancées :

- les interventions du forestier s'ajoutent à la sélection naturelle qui s'exerce au sol dès la phase de germination des semences. Évaluer l'incidence des seules actions sylvicoles implique d'isoler l'effet de chacun de ces facteurs : la comparaison de couples de régénérations naturelles dépressées ou non pourrait résoudre cette difficulté, sous réserve de disposer au départ de couples de matériel végétal comparables au plan génétique (même fructification, richesse allélique, niveau d'hétérozygotie,...).
- à ces stades juvéniles, le nombre de tiges est très élevé. La caractérisation initiale d'un peuplement et la mesure de l'effet d'une intervention sylvicole supposent alors l'analyse d'un très grand nombre d'échantillons. La faisabilité technique et le coût d'une telle opération expliquent probablement, en partie au moins, l'absence à ce jour de nombreux travaux de ce type.
- l'intensité de sélection opérée par le forestier lors de dépressages peut sembler très inférieure à celle des processus naturels et de ce fait, ne pas susciter d'interrogations majeures.

On ne doit cependant pas oublier que ces interventions humaines précoces visent le plus souvent à éliminer des tiges mal conformées, à croissance faible, voire combinent élimination et sélection de futures tiges d'avenir en privilégiant une répartition spatiale homogène de celles-ci dans le peuplement. Le souci de réduire les coûts des travaux sylvicoles en forêt conduit en effet à concentrer les interventions sur un nombre réduit d'individus sélectionnés précocement comme en témoignent les contenus des guides de sylviculture ONF récents.

Deux études peuvent apporter un éclairage intéressant sur cette période juvénile d'un peuplement forestier. Hussendörfer et *al.* (1996) montrent ainsi que, pour 12 systèmes enzymatiques étudiés dans un fourré de hêtre de 12 ans, la fourchaison n'apparaît pas sous contrôle génétique : l'élimination des brins fourchus ne devrait donc pas se traduire par une modification de la composition génétique du fourré. En revanche, l'élimination de brins produisant des pousses proleptiques peut conduire à une sélection dirigée, les individus hétérozygotes (pour les systèmes enzymatiques analysés) produisant plus de pousses proleptiques, notamment en conditions d'éclaircissement fort. Hussendörfer et *al.* (1996) craignent, dans ces conditions, une possible perte de diversité génétique et une diminution consécutive des capacités d'adaptation du peuplement sélectivement dépressé.

Sur hêtre encore, Thiébaud et *al.* (1992) observent une relation hauteur-génotype dans une régénération naturelle équienne âgée de 18 ans : diversité génétique et taux d'hétérozygotie (pour 6 loci isoenzymatiques) apparaissent plus élevés chez les individus les plus hauts, par suite d'*«un effet sélectif prépondérant, au cours des premières années, en faveur des hétérozygotes»*, et ce surtout en situation bien éclairée. Les auteurs notent que cette relation peut, dans les conditions expérimentales étudiées, être observée de manière optimale à un âge compris entre 5 et 10 ans, puisque c'est durant cette période que les disparités morphologiques et la stabilité d'appartenance à une classe de hauteur se manifestent.

Ainsi, une sélection précoce des jeunes tiges les plus vigoureuses favoriserait les hétérozygotes mais une élimination des individus à pousse proleptique les contre-sélectionnerait, surtout en situation d'éclaircissement fort, par exemple lors d'un dépressage ou d'un détournement énergétique. Si le bilan global d'une telle intervention n'apparaît pas clairement sur le plan génétique, on peut toutefois constater que des travaux de sélection sylvicole dans des fourrés de hêtre ne sont pas sans incidence génétique sur le peuplement. En l'absence d'un suivi temporel détaillé de telles régénérations depuis la phase semis jusqu'aux premières actions du forestier, on ne peut évaluer et comparer l'importance relative du poids de la sélection naturelle et de celle exercée par le sylviculteur. De tels travaux restent à réaliser et ils seraient d'autant plus indispensables que l'action sylvicole sera précoce, intense et limitée à un faible nombre de tiges à l'hectare.

On peut enfin citer Macdonald et *al.* (2001), sur *Pinus contorta*, qui n'observent pour leur part aucun effet significatif d'un dépressage sur les paramètres génétiques mesurés (Na, Ne, Ho, He, % de loci polymorphes) dans plusieurs peuplements de diverses origines. L'article cité ne mentionne toutefois ni l'intensité de ce dépressage ni ses modalités pratiques.

➤... III - TYPES ET INTENSITÉS D'ÉCLAIRCIE

Une éclaircie se traduit, au moins à court terme, par une diminution du nombre d'arbres dans le peuplement. Elle peut cependant favoriser l'installation, sous forme de semis, de nouvelles tiges de l'espèce éclaircie ou d'autres espèces, notamment en peuplements irréguliers, et contribuer ainsi au renouvellement du peuplement ; cet aspect et celui des éclaircies correspondant aux coupes d'ensemencement, secondaires et définitives en futaie régulière sont traités aux parties précédentes. En traitement régulier, on peut s'attendre à ce que cette diminution du nombre de tiges se traduise par des modifications des caractéristiques génétiques du boisement, fonction de l'intensité et des critères d'éclaircie (Hosius et al. 2006).

Les critères d'éclaircies pratiqués dans les peuplements combinent généralement des paramètres d'état sanitaire, de vigueur et de forme. Ils portent soit sur l'essence principale soit sur l'ensemble des essences présentes dans le peuplement et se traduisent par des variabilités spatiales de densité de tiges et de dimension de ces tiges à une échelle locale (Lefèvre, 2004 ; Montes et al. 2005). Pour les caractères quantitatifs d'intérêt pour le gestionnaire, liés à l'adaptation, la croissance ou la qualité de l'arbre, se pose alors la question de leur hérédité, et tout particulièrement lors des éclaircies. Or, comme le souligne Kremer (in ONF, 2004), «les 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,...)».

Alors que l'identification du nombre et de la nature des gènes impliqués dans l'expression de ces caractères est en cours dans le cadre de divers projets de recherche en génomique, le souci de préserver les niveaux de plasticité et d'adaptation des populations conduit nécessairement le gestionnaire à s'interroger sur les conséquences génétiques de ses choix sylvicoles lors des éclaircies. Pratiquées dans des peuplements qui seront finalement exploités par coupe rase suivie de re-plantations, elles n'auront pas d'incidences génétiques sur le peuplement lui-même (El-Kassaby et Namkoong, 1994), surtout quand il s'agit de productions à rotations courtes ; la modification du pool génétique pourra se traduire par des flux de gènes différents vers les peuplements voisins interfertiles. En revanche, des éclaircies conduites dans des peuplements qui seront régénérés naturellement peuvent affecter les capacités adaptatives de la génération suivante (**Figure V.1**).

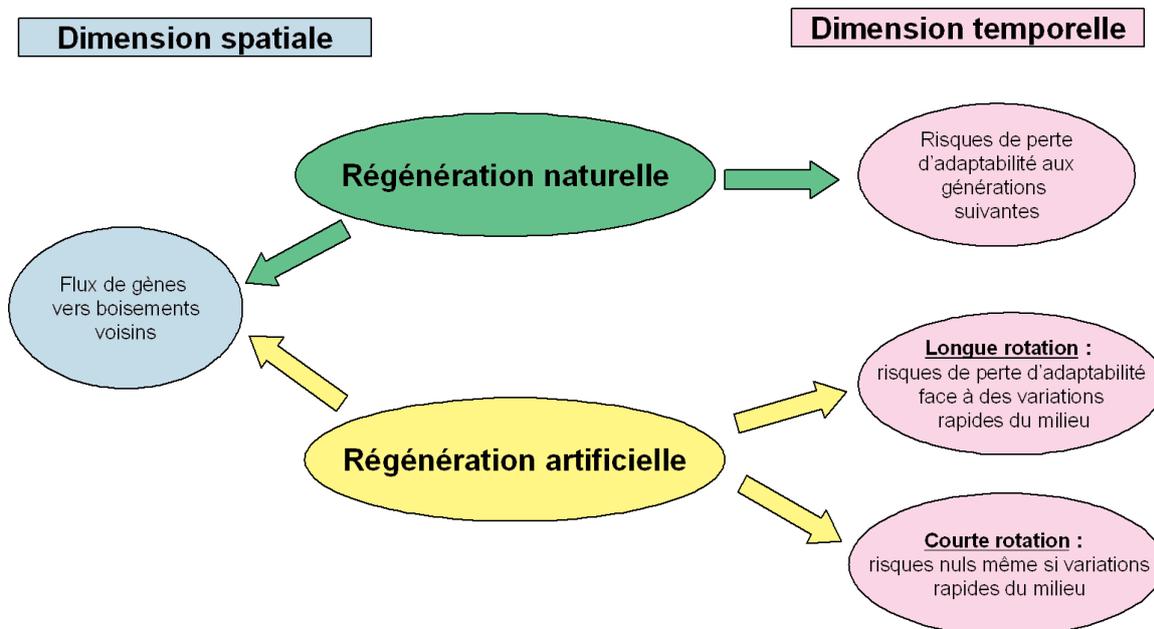


Figure V.1 : Conséquences génétiques d'éclaircies dans un peuplement selon la méthode de régénération retenue.

Dans ce cas, l'interrogation du gestionnaire est d'autant plus légitime que la pratique des éclaircies conduira, en mode de régénération naturelle, à une répartition spatiale particulière des génotypes (Lefèvre et al., 2004) et que l'espèce présente une adaptation différentielle élevée des génotypes à des hétérogénéités microlocales du milieu (Steiner, 1998).

III.1 - L'essence principale

III.1.1 - Critères dimensionnels

El-Kassaby et Namkoong (1994) considèrent le rôle des éclaircies uniquement comme une sélection phénotypique positive dès lors qu'elles n'affectent que les sujets dominés (éclaircies par le bas). Pourtant, si on se réfère aux travaux de Gora et al. (1994), favoriser la croissance des tiges les plus vigoureuses peut par exemple se traduire par une surreprésentation d'individus hétérozygotes pour certains systèmes enzymatiques et consécutivement par une sensibilité accrue à *Cryptococcus fagisuga* chez le hêtre : dans ce cas, des éclaircies au profit des dominants ne s'avèrent donc pas neutres au plan génétique, avec des conséquences sanitaires possibles pour le peuplement restant sur pied. La relation entre vigueur et taux d'hétérozygotie aux loci considérés ne semble cependant pas constante d'un site à l'autre (Ziehe et Hattemer, 2002) pour cette même espèce.

À l'échelle du peuplement, l'éclaircie sous forme de prélèvements de tiges ayant atteint un diamètre objectif se traduit chez le hêtre, selon Konnert et Spiecker (1996), par une modification de la structure génétique de ce dernier mais si les critères d'éclaircies se rapprochent d'une sélection naturelle, ces modifications de structure deviennent minimales. Les éclaircies provoquent une baisse du nombre moyen d'allèles par locus et de la diversité génétique dans des peuplements de hêtre mais cette perte est d'autant plus forte que l'intensité d'éclaircie est élevée (Dounavi et al., 2002 - voir **Tableau V.1**). En revanche Lauber et al. (1997) n'observent pas de modification de ces paramètres pour un peuplement de hêtre de 60 ans éclairci tous les 5 à 10 ans (les intensités d'éclaircie ne sont toutefois pas précisées) ; de même, pour des éclaircies par le haut dans des peuplements de hêtre d'une cinquantaine d'année (Schüte et Rumpf, 2003) ou pour une comparaison entre hêtraies éclaircies et non éclaircies (Hussendörfer et Konnert, 2000). Une éclaircie sélective au profit des plus vigoureux augmente en revanche le taux d'hétérozygotes de 4 à 9 % au sein du peuplement restant après éclaircie (Lauber et al., 1997 ; Hussendörfer et Konnert, 2000 ; Dounavi et al., 2002 ; Gebhardt, 2004). Les éclaircies favoriseraient les hétérozygotes jusqu'à un certain seuil d'intensité au-delà duquel ce paramètre chuterait à son tour (Dounavi et al., 2002). Sur de jeunes peuplements de pin sylvestre, seul le prélèvement d'un très grand nombre de tiges réduit significativement les fréquences alléliques et génotypiques en éliminant surtout les allèles rares ; de plus, des éclaircies sélectives modérées au profit de tiges d'avenir constituent la modalité la plus intéressante pour préserver la diversité génétique du boisement (Wolf, 1999).

Tableau V.1. Caractéristiques de peuplements de hêtre analysés pour 8 systèmes enzymatiques, avant et après éclaircies (Dounavi et al. 2002)

Peuplement	Traitement	Âge-moyen	Densité N/ha	Effectif échantillons
Uslar	Témoin	35	1520	325
	Éclaircie modérée	35	1140	178
Mayen	Témoin	108	728	181
	Éclaircie forte	108	324	81
Winnweiler	Témoin	75	680	136
	Éclaircie sélective	75	324	76

Ces éclaircies contribuent à gommer la structuration spatiale de la diversité existant au sein de chaque peuplement : les groupes d'apparentés sont cassés et on observe, après éclaircie, une distribution plus aléatoire des génotypes dans la parcelle (Dounavi, 2000), ce qui favorisera à terme, les croisements entre hêtres florifères non (ou moins) apparentés et contribuera donc à accroître la diversité de la génération suivante dans le cas d'un renouvellement par régénération naturelle (Dounavi et al., 2002). L'influence des éclaircies sur la répartition spatiale des génotypes de hêtre ne saurait toutefois effacer leur agrégation, notamment chez les homozygotes pour des allèles rares (Schüte et Rumpf, 2003).

De tels résultats disponibles sur hêtre ne sauraient être extrapolés sans précaution à d'autres essences. Ainsi, sur sapin pectiné, Hussendörfer et Konnert (2000) trouvent que les tiges de plus faible diamètre présentent une diversité génétique et un taux d'hétérozygotie supérieurs à celle des arbres dominants : des éclaircies réalisées uniquement par le bas risquent donc d'affecter sensiblement les caractéristiques génétiques du peuplement et d'en réduire notablement sa diversité.

La coupe des tiges de plus faible dimension dans des peuplements de Douglas, naturels (Adams *et al.*, 1998) ou artificiels de 50-60 ans avec réduction de plus de 60 % du nombre de tiges et de 30 à 37 % de la surface terrière (El-Kassaby et Benowicz, 2000) peut aussi provoquer une légère baisse de diversité allélique et la perte d'allèles rares dans les systèmes enzymatiques étudiés, ce que d'autres études, sur des peuplements naturels de Douglas plus âgés (200 ans et plus) ne signalent cependant pas (Neale, 1985). Ces pertes d'allèles rares ne se traduisent pas par une baisse du taux d'hétérozygotie (El-Kassaby et Benowicz, 2000). En l'absence de connaissances précises sur la valeur adaptative de ces allèles rares - parfois considérés comme délétères et donc éliminés, même tardivement, par sélection naturelle -, force est de constater cette perte de diversité génétique. C'est pourquoi Adams *et al.* (1998) soulignent l'importance de ne pas fixer des critères de sélection (vigueur, forme) dans la gestion de peuplements conservatoires de ressources génétiques.

Un résultat intéressant apparaît à une échelle spatiale différente de celle du peuplement ou de l'unité de gestion envisagée jusqu'à présent. À l'échelle de plusieurs régions en effet, les éclaircies tendent à réduire la différenciation entre populations de hêtre, homogénéisant ainsi l'ensemble des peuplements (Dounavi *et al.*, 2002).

III.1.2 - Critères de forme

L'incidence génétique d'éclaircies pratiquées au profit de certains morphotypes a été étudiée sur pin sylvestre par Hertel et Kohlstock (1994) et Kohlstock et Hertel (1999) pour plusieurs provenances et sur des critères de forme de la couronne, de grosseur, longueur et angle d'insertion des branches, de décroissance du tronc et de vigueur, à l'aide de 6 systèmes enzymatiques. Les fréquences de certains génotypes diffèrent significativement selon les morphotypes définis pour 2 des systèmes enzymatiques. Le morphotype à couronne équilibrée, à branches fines, courtes et à angle d'insertion ouvert, à fût peu décroissant et à croissance modérée présente en outre une diversité multilocus et un niveau d'hétérozygotie plus élevés que l'autre morphotype, en raison d'une plus grande fréquence d'allèles rares. Comme au sein de chaque morphotype, les individus les plus vigoureux (diamètre, hauteur) sont aussi les plus hétérozygotes, une sélection combinant morphotype favorable (le moins vigoureux mais le plus divers) et diamètre (les plus hétérozygotes du morphotype moins favorable) n'aura donc que très peu d'incidence sur la base génétique du peuplement.

III.1.3 - Cas des forêts primaires

Les peuplements naturels peu ou pas exploités au plan sylvicole sont devenus très rares dans le domaine tempéré. Encore présents principalement dans quelques zones d'Amérique du Nord, ils sont considérés comme un réservoir potentiel de diversité et de capacité adaptative - même si peu de travaux démontrent clairement l'importance des stades les plus âgés d'un point de vue génétique (Mosseler *et al.*, 2003) - dans un environnement caractérisé par des conditions originales de lumière, d'humidité atmosphérique, de cycle d'éléments minéraux, de structure de la biomasse et de stabilité temporelle de cette structure. Ces forêts anciennes constituent également une référence indispensable pour évaluer la diversité génétique d'une espèce donnée en l'absence de toute exploitation humaine, d'une part à des fins de conservation des ressources génétiques et d'autre part pour évaluer l'impact génétique de différents types de prélèvements sous forme de coupes. Ce type de situation correspond en outre probablement à ce que la plupart des massifs forestiers européens ont connu à un moment donné de leur histoire quand les exploitations par l'homme se sont ajoutées à l'élimination de tiges via à la fois des processus aléatoires et l'effet de la sélection et ont pu provoquer des effets locaux de «bottleneck» par réduction brutale des effectifs reproducteurs. À ces divers titres, les analyses de Buchert *et al.* (1997) sur deux peuplements âgés de 250 ans de *Pinus strobus* en Ontario à l'aide de 27 systèmes enzymatiques, complétés par ceux de Rajora *et al.*, (2000), avec 13 marqueurs microsatellites, méritent une attention particulière tout comme ceux de Mosseler *et al.*, (2003) sur *Picea rubens* avec 29 loci allozymes.

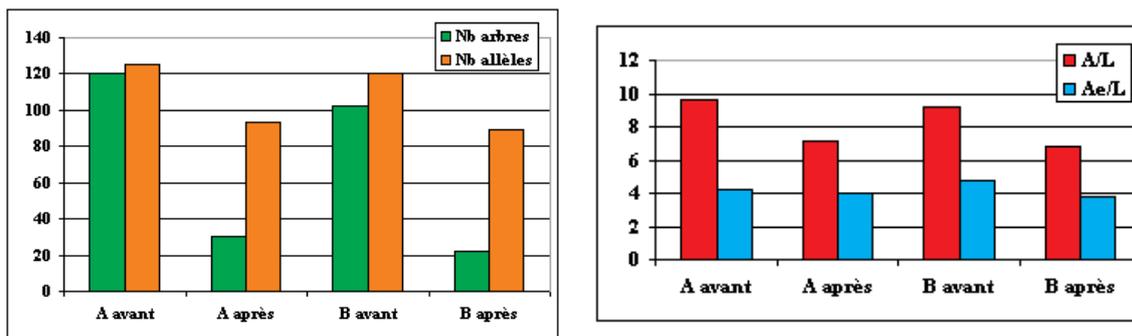


Figure V.2a : Évolution du nombre total d'allèles, du nombre moyen d'allèles par locus et du nombre moyen d'allèles efficaces par locus, avant et après exploitation dans 2 peuplements (A et B) de *P. strobus* (adapté de Rajora et al., 2000)

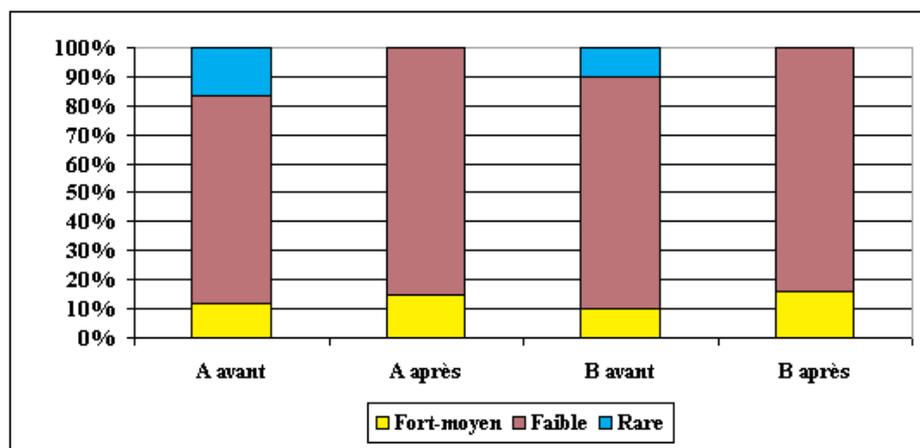


Figure V.2b : Évolution du pourcentage d'allèles avant et après exploitation dans 2 peuplements (A et B) de *P. strobus*, selon leur fréquence (adapté de Rajora et al., 2000)

Sur *Pinus strobus*, les résultats obtenus avec ces deux types de marqueurs moléculaires sont tout à fait concordants ; on retiendra les points suivants :

- le nombre total et le nombre moyen d'allèles identifiés décroissent de près de 25 % après exploitation de 75 % des tiges (Figure V.2a) ;
- moins de 20 % des allèles à faible fréquence ($0,01 < p < 0,25$) mais de 76 à 92 % des allèles rares ($p < 0,01$) - qu'il s'agisse des allèles rares allozymes ou microsatellite - ne sont plus représentés dans le peuplement restant (Figure V.2b) ;
- de manière globale, l'ensemble des paramètres de diversité génétique décroît également de manière significative après exploitation. Le taux d'hétérozygotie apparaît cependant comme un paramètre moins sensible que les autres pour mesurer la perturbation due aux prélèvements de bois qui peut être assimilée à un «bottleneck» pour la population de pins considérée ;
- la perte de nombreux allèles semble irréversible puisque les semenciers potentiels encore sur pied ne comportent pas ces allèles et qu'en l'absence de peuplements similaires à proximité, de banque de graines dans le sol et de semis naturels antérieurs à la coupe, aucun apport via des flux de gènes n'est possible ;
- le peuplement subsistant après exploitation ne représente pas l'effectif efficace de reproducteurs, certains arbres ne participant pas au processus de reproduction. La perte de diversité génétique de cette génération à la suivante risque donc d'être encore supérieure à celle observée après coupe ;
- même si la valeur sélective des allèles perdus n'est pas connue (allèles rares délétères, neutres ou contribuant à une meilleure résistance à des conditions environnementales stressantes), il semble préférable de conserver la diversité existante initiale et de laisser la sélection naturelle opérer lors du cycle de régénération.

Ainsi, en dépit du maintien sur pied de pins à potentiel fructifère mais aussi d'arbres comportant les caractéristiques propres aux peuplements âgés (grandes dimensions, arbres à cavité, arbres sénescents), l'exploitation réalisée se traduit immédiatement par une perte importante de diversité dont les conséquences à long terme ne sont pas prévisibles à ce jour. Comme dans le cas d'éclaircies classiques en peuplements gérés, les

allèles rares sont principalement affectés. Ils représentent cependant un potentiel adaptatif, à vérifier pour les allèles microsatellite mais soupçonné dans d'autres travaux pour les isozymes alors qu'il est permis de penser que les allèles de fréquence plus élevée ont pu, surtout dans des peuplements très âgés de ce type, déjà faire l'objet de sélection pour les conditions environnementales actuelles et passées qu'ont connus ces boisements. Leur maintien dans le peuplement lui-même ou l'assurance de leur transmission à la génération suivante constituent une précaution souhaitable.

À la lumière des résultats de Mosseler et *al.* (2003) sur *Picea rubens*, la corrélation positive entre hauteur et pourcentage de loci polymorphes (et la corrélation négative entre hauteur et pourcentage de loci monomorphes), entre hauteur et nombre moyen d'allèles par locus ou hétérozygotie observée, illustrent le lien entre vigueur et diversité génétique. La relation négative entre hauteur et proportion d'allèles rares suggère en revanche un effet délétère de ces derniers sur la croissance. Une exploitation ciblée sur les tiges les plus vigoureuses risque donc de réduire considérablement la diversité génétique du peuplement ; une éclaircie par le bas va, quant à elle, surtout affecter les allèles rares. De plus, compte tenu des corrélations positives significatives entre âge et taux de graines pleines ou vigueur (hauteur à 1 an) des semis qui traduisent une relation âge-capacité adaptative, une sylviculture fixant un âge maximum d'exploitabilité réduira d'autant plus la capacité adaptative du peuplement que cet âge sera faible. En l'absence de relation hauteur-diamètre-âge, cas fréquent dans les peuplements irréguliers d'espèces tolérant le couvert, le maintien de tiges dominantes et d'arbres âgés et le prélèvement équilibré d'arbres appartenant à toutes les classes de vigueur limiteront les effets génétiques des interventions sylvicoles.

III.2 - Les essences secondaires

Les travaux cités concernaient soit des peuplements monospécifiques soit uniquement l'essence principale très majoritaire. Très rares sont les études portant sur l'incidence des éclaircies sur la diversité génétique des essences secondaires en forêt tempérée. À ce titre, les résultats obtenus par El-Kassaby et Benowicz (2000) sur *Abies amabilis*, *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata* et *Pinus monticola* sont intéressants. Présents sous la forme de semis naturels apparus spontanément, surtout en sous-étage, dans des plantations commerciales de Douglas, ces espèces représentaient de 0,6 à 31 % du nombre de tiges, très majoritairement dans les plus petits diamètres (< 40cm). Les éclaircies réalisées (voir détail au § précédent) ont éliminé totalement *Abies amabilis* et *Tsuga heterophylla* et ont provoqué de fortes baisses du nombre total d'allèles, du nombre d'allèles par loci mais pas de l'hétérozygotie chez *Thuja plicata* et *Pinus monticola* : les allèles perdus étaient principalement des allèles rares dont la disparition affecte très peu le paramètre d'hétérozygotie. Lors du renouvellement des peuplements par régénération naturelle, cette perte de diversité observée chez ces espèces secondaires pourrait affecter leurs capacités adaptatives à long terme ; de plus les faibles effectifs de tiges potentiellement florifères et encore présentes peuvent favoriser l'autofécondation et la dérive génétique, surtout en l'absence de tout autre reproducteur à proximité dans d'autres peuplements, naturels ou artificiels.

Ce scénario peut aussi, à l'avenir, se rencontrer fréquemment avec le cas de plantations mélangées d'espèces exotiques (Douglas et mélèze du Japon par exemple) parvenues à maturité et dans lesquelles une essence domine largement en nombre de tiges. Le souhait du gestionnaire de maintenir, pour différents objectifs (diversification d'essences, souci paysager), un tel mélange à la génération suivante conduit en effet à s'interroger sur les incidences génétiques des faibles effectifs des essences secondaires.

Parmi les essences secondaires, une attention particulière doit être portée aux essences disséminées. Là encore rares sont les travaux portant sur ces espèces en milieu tempéré ; citons en particulier ceux menés sur alisier torminal (Oddou-Muratorio, 2002 ; Oddou-Muratorio et *al.*, 2004 ; Oddou-Muratorio et *al.*, 2006). Néanmoins, les études réalisées en milieu tropical apportent des enseignements intéressants, d'autant que beaucoup d'espèces tempérées disséminées présentent des traits de vie proches de ceux de leurs homologues tropicales, comme la pollinisation entomophile par exemple. Une exploitation de ces essences disséminées, souvent ciblée sur les plus gros arbres à forte valeur marchande, se traduit par une diminution des effectifs reproducteurs, une distance génétique croissante avec la population initiale au fil des exploitations (Degen et *al.*, 2006) et souvent - mais pas exclusivement (voir 2^{ème} partie, § II) - par une augmentation sensible du taux d'autofécondation, probablement due à une modification du comportement des insectes pollinisateurs qui privilégient alors les déplacements sur la couronne d'un même arbre florifère au détriment de l'hypothétique recherche d'autres tiges florifères souvent distantes de plusieurs centaines de mètres (Murawaski et *al.*, 1994 ; Lee et *al.*, 2002). Le nombre de tiges restant après éclaircie - plutôt que la réduction de surface terrière - apparaît comme un indicateur pertinent du niveau de risque d'érosion génétique (Lee et *al.*, 2002).

III.3 - Diamètres d'exploitabilité

Le choix technique et sylvicole de fixer un diamètre d'exploitabilité pour une espèce forestière donnée se traduit concrètement par le prélèvement systématique des tiges atteignant ou dépassant cette dimension seuil. Cette dimension est généralement atteinte bien au-delà de l'âge de maturité sexuelle : ces prélèvements affectent donc des tiges potentiellement florifères et fructifères. Fixer un diamètre d'exploitabilité peut se rencontrer dans deux types de situation :

- en structure régulière, une unité de gestion fait l'objet d'une exploitation complète dès lors que le diamètre seuil est atteint. Une régénération naturelle, issue du croisement entre tout ou partie de ces arbres adultes, est recherchée ou non avant récolte.
- en structure irrégulière ou en taillis sous futaie, sont effectués des prélèvements localisés des seules tiges atteignant le diamètre seuil ; les arbres récoltés ont pu ou non participer à des épisodes de floraison/fructification avant leur abattage.

Ainsi, selon le mode de traitement, les arbres de diamètre cible participent donc de manière variable au processus de floraison/fructification et ne peuvent par conséquent transmettre leur patrimoine génétique à la génération suivante.

L'impact du choix d'un diamètre donné d'exploitabilité sur la diversité génétique d'un peuplement, qui dépend de la corrélation entre diamètre et niveau d'hétérozygotie à certains loci ou à certaines combinaisons de loci, peut alors être apprécié soit à court terme (avant et après éclaircie dans un peuplement donné) ou à plus long terme sur plusieurs générations. Si dans le cas du hêtre, on n'observe pas de véritable tendance à l'hétérozygotie des plus forts diamètres (Ziehe et Hattemer, 2002), la valeur du seuil d'exploitabilité, généralement compris entre 55 cm et 65 cm en RFA, n'a dans ce cas que très peu d'incidences génétiques sur le peuplement exploité : l'extraction des tiges de diamètre supérieur à ce seuil ne réduit pas significativement la diversité du boisement restant.

La perte d'allèles ou de combinaisons alléliques, conséquence directe d'exploitations au diamètre, représente potentiellement un risque de diminution de la capacité adaptative d'un peuplement. Des gènes impliqués dans d'autres phases du cycle de croissance des hêtres (reproduction, semis,...) peuvent être éliminés totalement avec le prélèvement systématique, avant qu'elles ne se reproduisent, des tiges dépassant un diamètre donné (Ziehe et Hattemer, 2002). De plus, l'éventuel avantage adaptatif des hêtres hétérozygotes (vigueur par exemple) peut être considérablement réduit aux générations suivantes, les prélèvements sélectifs au-dessus d'un diamètre donné éliminant de fait les plus vigoureux et donc préférentiellement les hétérozygotes ; un tel scénario, simulé dans le cas simple d'un locus diallélique (Ziehe et Hattemer, 2002) conduit effectivement à une diminution significative des combinaisons hétérozygotes au fil des générations.

Sous l'hypothèse d'une corrélation existant entre diamètre et niveau d'hétérozygotie à certains loci ou à certaines combinaisons de loci - hypothèse à vérifier préalablement pour une essence donnée -, la réduction des âges et diamètres d'exploitabilité dans des peuplements renouvelés par régénération naturelle peut donc conduire à long terme à la fois à une perte de diversité génétique mais aussi à une diminution, potentiellement risquée, de la valeur adaptative des peuplements. Cette hypothèse n'est pas écartée par Sokol *et al.* (2004) qui constate une moindre vigueur (en accroissements en diamètre) des régénérations naturelles obtenues dans des parcelles de *Picea rubens* exploitées pendant 50 ans selon un système de prélèvement au diamètre, comparée à celle de parcelles éclaircies tous les 5 ans : même si les accroissements moyens entre modalités sont équivalents uniquement à maturité, les écarts de croissance mesurés pendant les 80 premières années se traduisent par des différences très significatives de diamètre à 100 ans (*Figures V.3a et V.3b*).

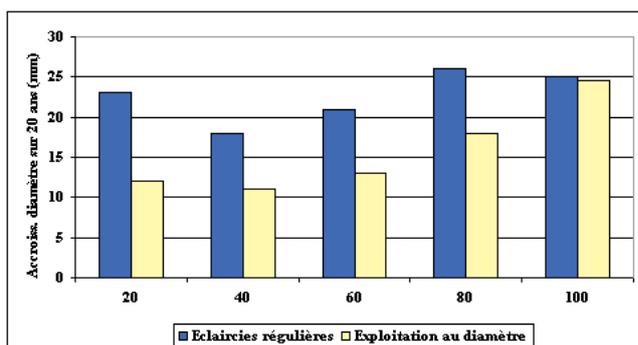
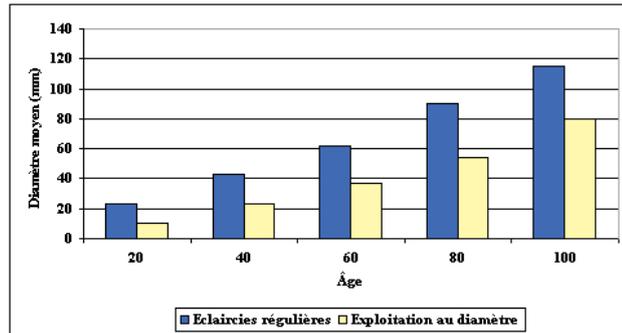


Figure V.3a : Accroissements en diamètre (moyenne sur 20 ans) en fonction de l'âge des tiges de *Picea rubra* pour 2 modes d'exploitation (adapté de Sokol *et al.* 2004). Différences significatives entre modalités de 20 à 80 ans

Figure V.3b : Diamètre moyen en fonction de l'âge des tiges de *Picea rubra* pour 2 modes d'exploitation (adapté de Sokol et al. 2004). Différences significatives entre modalités à tous les âges.



Les essences disséminées tempérées telles que les fruitiers sauvages (merisier, alisier torminal, pommier, poiriers, cormier) présentent des traits communs avec de nombreuses essences tropicales comme l'adaptation à de faibles densités de reproducteurs grâce à une pollinisation par des animaux (insectes surtout) et à des mécanismes limitant l'autofécondation (systèmes d'auto-incompatibilité gamétophytique par exemple). C'est pourquoi les travaux de Degen et al. (2006) en milieu tropical pourraient servir de modèle à des études similaires à conduire sur des essences recherchées afin d'évaluer notamment les incidences génétiques d'exploitations au diamètre, fréquentes pour de telles espèces.

➤... IV - LES INVASIVES FORESTIÈRES

Dans une récente synthèse bibliographique, Richardson et Rejmanek (2004) identifient 38 espèces forestières considérées comme invasives, dont 21 pour le seul genre *Pinus*. De nombreuses espèces utilisées fréquemment en reboisement sont ainsi classées dans la catégorie des invasives dans certains pays (Hoenicka et Fladung, 2006). Pour la seule Europe, on peut citer l'épicéa de Sitka en Grande-Bretagne, le pin noir en Grande-Bretagne et en Hongrie, *Pinus radiata* en Espagne, *Pinus strobus* en République Tchèque ou le douglas en Autriche, Bulgarie et Grande-Bretagne (Richardson et Rejmanek, 2004). Même si la capacité invasive d'un taxon forestier n'a pu à ce jour être reliée à un ou plusieurs paramètres génétiques, Richardson et Rejmanek citent Ledig (1998) qui observe que les pins figurent parmi les espèces dont le système de reproduction favorise les recombinaisons et la diversité génétique.

Les capacités adaptatives des espèces sont souvent mentionnées comme un facteur favorable au développement de leur caractère invasif mais restent cependant à démontrer (Bossdorf et al., 2005 ; Frankham 2005b). Une faculté à produire de grandes quantités de graines à forte périodicité et un âge précoce de maturité sexuelle peuvent toutefois constituer une forme de capacité adaptative, généralement observée par Richardson et Rejmanek (2004) chez les espèces forestières invasives. Une meilleure connaissance d'une part des flux efficaces de pollen (Dunphy et Hamrick, 2005) et de graines (Bustamante et Simonetti, 2005 ; Williams et Wardle, 2005), d'autre part de la durée de la période s'écoulant entre introduction et début du processus d'invasion (Hoenicka et Fladung, 2006 ; Krivanek et al., 2006), permettent d'améliorer la prédiction du caractère invasif ou non d'une espèce. De même, le nombre de sites d'introduction, plutôt que la surface totale plantée, augmente la probabilité d'invasion par des espèces forestières introduites (Krivanek et al., 2006). Un intérêt récent mais croissant pour la capacité de colonisation dans un premier temps, d'invasion éventuelle dans un second temps, s'est traduit par la publication de divers travaux illustrant l'aptitude à la dissémination efficace d'espèces forestières couramment utilisées en reboisement : citons Bartoli (2001, 2003) pour l'épicéa commun dans les Pyrénées, Broncano et al. (2005) sur douglas en Catalogne, Barbour et al. (2006) pour des hybrides sauvage x cultivé d'eucalyptus en Tasmanie (voir 2^{ème} partie, § III.2.3) ou Krivanek et al. (2006) sur 28 espèces feuillues et résineuses plantées en République Tchèque.

Les éclairages récents sur le processus de colonisation par les espèces forestières et leurs conséquences génétiques, colonisation naturelle suite aux derniers épisodes glaciaires ou plus récente dans le cas d'espèces invasives, conduisent à aborder deux « paradoxes génétiques » selon Petit et al. (2004) :

- **une faible diversité génétique lors d'effet fondateur versus une capacité à s'adapter.** En effet, lors de l'établissement d'une nouvelle population, peu d'individus - et donc une diversité réduite - sont généralement concernés alors qu'une diversité élevée favoriserait une capacité à s'adapter à de nouvelles conditions ;
- **une forte capacité de compétition avec les espèces indigènes versus une adaptation locale.**

L'acquisition de cette dernière devrait favoriser les espèces indigènes au détriment de taxons plus récemment installés comme les invasives.

Si les aspects génétiques soulevés ici ne sont pas directement abordés par Bartoli (2001, 2003a) ou Broncano et al. (2005), ces exemples constituent des points de départ intéressants pour tenter d'élucider les deux paradoxes évoqués par Petit et al. (2004).

Enfin, des conséquences écologiques (voir 1^{ère} partie), démographiques et génétiques (voir 2^{ème} partie) sont attendues des flux de gènes entre espèces invasives et indigènes quand elles sont capables de s'hybrider. Comme vu plus haut, les effets de telles hybridations dépendront des effectifs relatifs des deux groupes, du niveau de diversité et de l'adaptation de l'invasive (Lefèvre, 2004), de la valeur adaptative ou du caractère polyploïde des hybrides qui peuvent alors concurrencer l'espèce indigène (Vilà et al., 2000).

➤... V - CONCLUSIONS

Bien que certains travaux préparatoires à la venue d'une régénération naturelle soient relativement fréquents en forêt (disage, labour) ou soient envisagés pour pallier des déficiences de fertilité des sols (amendements, fertilisations), leur éventuel impact génétique sur les semis reste mal documenté. Il en va de même pour les interventions sylvicoles menées à des stades juvéniles des peuplements (avant extraction de produits marchands), comme les dépressages ou les sélections précoces de tiges d'avenir ou d'arbres objectifs. Pourtant, les corrélations entre caractères mesurés à de tels stades ontogéniques demeurent mal connues d'une part. D'autre part, les conséquences du choix d'un très faible nombre de tiges par hectare sur la diversité génétique et les capacités adaptatives de ce qui deviendra pour l'essentiel le peuplement final ne sont ni envisagées ni étudiées.

En revanche, les incidences de divers types d'éclaircies dans les peuplements ayant atteint des dimensions marchandes apparaissent mieux cernées, surtout pour les essences principales, même s'il est difficile d'extrapoler les résultats disponibles à toutes les situations de terrain. Pour les essences disséminées, peu documentées en milieu tempéré, les travaux conduits en forêt tropicale apportent fort heureusement des éléments de réflexion intéressants. La longue durée des cycles sylvicoles est probablement la cause de l'absence de suivis à long terme de l'évolution des paramètres génétiques de diversité de «peuplements ateliers» dans lesquels seraient évaluées les conséquences génétiques d'interventions sylvicoles, voire également les conséquences au niveau interspécifique et écosystémique. Cette lacune conduit à des approches ponctuelles et partielles qui ne facilitent pas une vision claire des impacts du gestionnaire. Un rapprochement entre expérimentations génétiques et sylvicoles apparaît donc fortement souhaitable.

Les invasives forestières bénéficient de leur côté d'une attention croissante tant en ce qui concerne leurs impacts génétiques que sur les autres compartiments de la biodiversité. Cet intérêt pourrait encore augmenter si ces invasives apparaissaient comme des objets d'étude intéressants dans l'optique de migrations futures des espèces courantes dans le cadre des modifications climatiques annoncées.

➤... VI - RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adams W. T., Zuo J., Shimizu J. Y., and Tappeiner J. C. (1998). Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir. *Forest Science* **44** : 390-396.

Barbour R. C., Potts B. M., and Vaillancourt R. E. (2006). Gene flow between introduced and native Eucalyptus species: Early-age selection limits invasive capacity of exotic *E. ovata* x *nitens* F1 hybrids. *Forest Ecology and Management* **228** : 206-214.

Barbour R. C., Potts B. M., Vaillancourt R. E., and Tibbits W. N. (2006b). Gene flow between introduced and native Eucalyptus species: Flowering asynchrony as a barrier to F1 hybridisation between exotic *E. nitens* and native Tasmanian *Symphyomyrtus* species. *Forest Ecology and Management* **226** : 9-21.

Bartoli M. (2001). Réflexions sur la gestion de la diversité génétique du sapin et sur la place de l'épicéa dans les Pyrénées. *Revue Forestière Française* **LIII** : 141-148.

Bartoli M. (2003). La dynamique naturelle de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karts.) dans les Pyrénées françaises. *Acta Botanica Barcinonensia* **49** : 281-290.

- Bossdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W. E., Siemann E., and Prati D. (2005). Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* **144** : 1-11.
- Broncano M. J., Vila M., and Boada M. (2005). Evidence of *Pseudotsuga menziesii* naturalization in montane Mediterranean forests. *Forest Ecology and Management* **211** : 257-263.
- Buchert G. P., Rajora O. P., Hood J. V., and Dancik B. P. (1997). Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine in Ontario, Canada. *Conservation Biology* **11** : 747-758.
- Bustamante R. O., and Simonetti J. A. (2005). Is *Pinus radiata* invading the native vegetation in Central Chile ? Demographic responses in a fragmented forest. *Biological Invasions* **7** : 24-249.
- Degen B., Blanc L., Caron H., Maggia L., Kremer A., and Gourlet-Fleury S. (2006). Impact of selective logging on genetic composition and demographic structure of four tropical tree species. *Biological Conservation* **131** : 386-401.
- Dounavi A. (2000). Familienstrukturen in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.). In «Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie», Georg-August Universität, Göttingen.
- Dounavi K., Steiner W., and Maurer W. (2002). Effects of different silvicultural treatments on the genetic structure of European beech populations (*Fagus sylvatica* L.). *Managing Forest Ecosystems* **4** : 81-90.
- Dunphy B., and Hamrick J. (2005). Gene flow among established Puerto Rican populations of the exotic tree species, *Albizia lebbbeck*. *Heredity* **94** : 418-425.
- El-Kassaby Y. A., and Benowicz A. (2000). Effects of commercial thinning on genetic, plant species and structural diversity in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands. *Forest Genetics* **7** : 193-203.
- El-Kassaby Y. A., and Namkoong G. (1994). Impact of forest management practices on genetic diversity and its conservation. In «Proceedings: International symposium on genetic conservation and production of tropical forest tree seed, 14-16 June 1993, Chiang Mai, Thailand.» pp. 205-213.
- Frankham R. (2005b). Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity* **94** : 385.
- Gebhardt K. (2004). Genetic diversity of the state owned beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in Hesse. Genetische Diversität der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im hessischen Staatswald. Zwei Jahrzehnte Genressourcen-Forschung in Rheinland-Pfalz: Umsetzung des Konzepts zur Erhaltung und nachhaltigen Nutzung forstlicher Genressourcen am Beispiel des Bundeslands Rheinland-Pfalz. Tagungsbericht zum internationalen Fachkolloquium mit Exkursion am 28./29. Oktober 2003 auf dem Hambacher Schloss bei Neustadt an der Weinstrasse. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **52/04** : 189-196.
- Gora V., Starke R., Ziehe M., König J., Müller-Starck G., and Lunderstadt J. (1994). Influence of genetic structures and silvicultural treatments in a beech stand (*Fagus sylvatica*) on the population dynamics of beech scale (*Cryptococcus fagisuga*). *Forest Genetics* **1** : 157-164.
- Hertel H., and Kohlstock N. (1994). Different genetic structures of two morphological types of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genetica* **43** : 268-272.
- Hoenicka H., and Fladung M. (2006). Biosafety in *Populus* spp. and other forest trees: from non-native species to taxa derived from traditional breeding and genetic engineering. *Trees - Structure and function* **20** : 131-144.
- Hosius B., Leinemann L., Konnert M., and Bergmann F. (2006). Genetic aspects of forestry in the Central Europe. *European Journal of Forest Research* **125** : 407-417.
- Hussendörfer E., and Konnert M. (2000a). Investigations of genetic variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) in uneven-aged forests in comparison with even-aged forests. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **119** : 208-225.
- Hussendörfer E., and Konnert M. (2000b). Impact of forest management on genetic variation of Silver fir and European beech populations. *Forest Snow and Landscape Research* **75** : 187-204.
- Hussendörfer E., Schütz J. P., and Scholz F. (1996). Genetic examination of phenotypical characteristics in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **147** : 785-802.
- Kohlstock N., and Hertel H. (1999). Genetische Untersuchungen im Zusammenhang mit ertragskundlichen Ergebnissen zur Kiefer (*Pinus sylvestris* L.). *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Hamburg* **194** : 143-151.

- Konnert M., and Spiecker H. (1996). Does the felling of individual trees influence the genetic structure of stands ? *AFZ/Der Wald, Allgemeine Forst Zeitschrift fur Waldwirtschaft und Umweltvorsorge* **51** : 1284-1291
- Krivanek M., Pysek P., and Jarosik V. (2006). Planting history and propagule pressure as predictors of invasion by woody species in a temperate region. *Conservation Biology* **20** : 1487-1498.
- Lauber U., Rotach P., and Hussendorfer E. (1997). The influence of silvicultural interventions on the genetic structure of a young beech stand (*Fagus sylvatica* L.). *Schweizerische Zeitschrift fur Forstwesen* **148** : 847-862.
- Lee C. T., Wickneswari R., Mahani M. C., and Zakri A. H. (2002). Effect of selective logging on the genetic diversity of *Scaphium macropodum*. *Biological Conservation* **104** : 107-118.
- Lefevre F. (2004). Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. *Forest Ecology and Management* **197** : 257-271.
- Lefevre F., Fady B., Fallour-Rubio D., Ghosn D., and Bariteau M. (2004). Impact of founder population, drift and selection on the genetic diversity of a recently translocated tree population. *Heredity* **93** : 542-550.
- MacDonald S. E., Thomas B. R., Cherniawsky D. M., and Purdy B. G. (2001). Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management. *Forest Ecology and Management* : 45-58.
- Montes F., Sanchez M., Rio M. d., and Canellas I. (2005). Using historic management records to characterize the effects of management on the structural diversity of forests. *Forest Ecology and Management* **207** : 279-293.
- Mosseler A., Major J. E., and Rajora O. P. (2003). Old-growth red spruce forests as reservoirs of genetic diversity and reproductive fitness. *Theoretical and Applied Genetics* **106** : 151-161.
- Murawski D. A., Gunatilleke A. U. N., and Bawa K. S. (1994). The effect of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. *Conservation Biology* **8** : 997-1002.
- Neale D. B. (1985). Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon. *Forest Science* **31** : 995-1005.
- 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), pp. 97, Engref.
- Oddou-Muratorio S., Demesure-Musch B., Pelissier R., and Gouyon P.-H. (2004). Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. Crantz. *Molecular Ecology* **13** : 3689-3702.
- Oddou-Muratorio S., Klein E., Demesure-Musch B., and Austerlitz F. (2006). Real time pattern of pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (Rosaceae). III. Mating patterns and the ecological maternal neighbourhood. *American Journal of Botany* **93** : 1650-1659.
- ONF (2004). «Diversité génétique des arbres forestiers : un enjeu de gestion ordinaire», Office National des Forêts.
- Petit R. J., Bialozyt R., Garnier-Gere P., and Hampe A. (2004). Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to Quaternary migrations. *Forest Ecology and Management* **197** : 117-137.
- Pichot C., Bastien C., Courbet F., Demesure-Musch B., Dreyfus P., Fady B., Frascaria-Lacoste N., Gerber S., Lefèvre F., Morand-Prieur M. E., Oddou S., Cros E. T. d., and Valadon A. (2006). Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. In «Des ressources partagées» (BRG, Ed.), pp. 277-297, Les Actes du BRG, La Rochelle.
- Rajora O. P., Rahman M. H., Buchert G. P., and Dancik B. P. (2000). Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada. *Molecular Ecology* **9** : 339-348.
- Richardson D. M., and Rejmanek M. (2004). Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions* **10** : 321-331.
- Schüte G., and Rumpf H. (2003). Evaluation of silvicultural effects on the genetic structure of natural regenerated beech stands. *Forstarchiv* **74** : 90-96.
- Sokol K. A., Greenwood N. S., and Livingston W. H. (2004). Impacts of long-term diameter-limit harvesting on residual stands of red spruce in Maine. *Northern Journal of Applied Forestry* **21** : 69-73.

- Starke R., Ziehe M., and Muller-Starck G. (1996). Viability selection in juvenile populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Genetics* **3** : 217-225.
- Steiner K. C. (1998). A decline-model interpretation of genetic and habitat structure in oak populations and its implications for silviculture. *European Journal of Forest Pathology* **28** : 113-120.
- Thiebaut B., Comps B., and Leroux A. (1992). Relation hauteur-génotype dans une régénération naturelle de hêtre (*Fagus sylvatica*) équienne et âgée de 18 ans. *Annales des Sciences Forestières* **49** : 321-335.
- Vila M., Weber E., and D'Antonia C. M. (2000). Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions* **2** : 207-217.
- Williams M. C., and Wardle G. M. (2005). The invasion of two native Eucalypt forests by *Pinus radiata* in the Blue Mountains, New South Wales, Australia. *Biological Conservation* **125** : 55-64.
- Wolf H. (1999). Effects of silvicultural tending and thinning interventions on the genetic structure of young stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz* **194** : 240-259.
- Ziehe M., and Hattemer H. H. (2002). Target-diameter felling and consequences for genetic structures in a beech stand (*Fagus sylvatica* L.). In «Continuous cover forestry» (K. v. G. e. al., Ed.), pp. 91-105, Kluwer academic Publishers.

LEXIQUE

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 : capacité d'évolution des caractéristiques adaptatives d'une population dans un environnement changeant, incluant la plasticité des arbres en place et les évolutions génétiques entre générations.

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.

AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) : polymorphisme de taille de fragments amplifiés. Technique de marquage moléculaire basée sur l'amplification de fragments d'ADN hydrolysés par deux enzymes de restriction.

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).

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).

Alloenzymes : ensemble des formes d'un polypeptide enzymatique codées par les différents allèles d'un même locus.

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 (dite diversité intraspécifique), la variabilité des espèces et de leurs formes de vie (dite diversité interspécifique), 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).

Bottleneck : terme anglais désignant le goulot d'étranglement correspondant à la réduction brutale de la taille d'une population, entraînant une perte de diversité.

C

Caractère adaptatif : caractère potentiellement soumis à la sélection naturelle (exemple : la précocité du débournement) et dont la fréquence permet notamment d'évaluer l'adaptation d'une population à son milieu.

Caractère neutre : caractère pour lequel tous les états ont la même valeur adaptative. Le polymorphisme de ce caractère n'est pas influencé par des facteurs adaptatifs.

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.

Chloroplaste : organite des cellules végétales contenant la chlorophylle et siège de la photosynthèse. Le génome chloroplastique (ADN_{cp}) 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*.

Cytogénétique : composante de la génétique portant sur l'analyse et l'étude des constituants héréditaires de la cellule (comportement, description, constitution et fonctionnement des chromosomes).

D

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,...

Différenciation 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 H_e). 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).

E

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).

Endogamie : régime de reproduction qui résulte de croisements entre individus apparentés, issus d'un ancêtre commun. L'endogamie favorise la consanguinité.

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.

F

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 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.

Fragmentation : division d'une aire, d'une population, d'un massif forestier à cause le plus souvent d'une réduction de sa surface conduisant à des entités séparées les unes des autres. La fragmentation favorise l'accroissement de la consanguinité au sein de chacune des entités restantes en raison de leur taille réduite et de leur isolement.

Fréquence allélique : paramètre mesurant l'abondance relative des différents états alléliques (ou allèles) d'un locus considéré dans une population donnée.

G

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 ADN_{cp}, ADN mitochondrial ou ADN_{mt}) 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.

H

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 associés.

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.

Haplotype : 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.

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).

I

Indigène : se dit d'une espèce ou d'une population originaire de la zone géographique où elle se trouve 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 A.

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.

Isoenzyme : ensemble des formes d'un polypeptide ou d'une protéine ayant une même activité enzymatique. Les isoenzymes ayant une activité donnée sont codées par un faible nombre de gènes dont le polymorphisme se traduit par des différences dans les propriétés électrophorétiques des polypeptides ou des protéines présentant cette activité.

Isolement génétique : absence de toute forme d'échanges de gènes par pollen ou graine entre populations ou espèces.

L

Locus (pluriel : loci) : emplacement physique précis sur un chromosome, occupé par un gène donné.

M

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).

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.

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.

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.

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 fondation d'une nouvelle population. Cette force évolutive est à l'origine de flux génétiques importants entre populations, elle limite la divergence génétique entre populations et s'oppose à l'adaptation locale et à la dérive génétique.

Mitochondrie : organite du cytoplasme des cellules où se déroule la respiration cellulaire. Le génome mitochondrial (ADN_m) 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.

O

Ontogenèse : ensemble des processus de développement des êtres vivants, jalonnés, à partir de la fécondation, par l'embryogenèse, l'acquisition de l'état adulte, la sénescence puis la mort et/ou la reproduction qui conduisent à un nouveau cycle de vie.

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 I_{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.

Phylogénie : méthode de reconstitution des relations de parenté (histoire évolutive) entre individus ou plus généralement entre espèces différentes.

Phylogéographie : association de la phylogénie et de la géographie. Elle représente l'histoire des espèces dans l'espace et dans le temps. Elle est surtout utilisée pour retracer les routes de migration des espèces vivantes à partir de leurs zones refuges au cours des derniers millénaires.

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.

Potentiel adaptatif : capacité d'évolution afin de s'adapter à de futures modifications de l'environnement.

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

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.

R

Ramet : copie végétative conforme d'un même individu baptisé ortet ou tête de clone.

RAPD (*Random Amplified Polymorphism DNA*) : technique de marquage moléculaire par amplification génique à l'aide d'amorces arbitraires d'une longueur de 10 bases.

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, en particulier du pollen, en particulier de l'extérieur vers le noyau.

Ressources génétiques : ensemble du patrimoine génétique d'une espèce.

RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*) : polymorphisme de taille de fragments de restriction. Technique de marquage moléculaire permettant de révéler le polymorphisme des fragments d'ADN hydrolysés par des enzymes de restriction.

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.

SSR (*Simple Sequence Repeat*) : séquences d'ADN courtes (1 à 6 bases) et répétées en tandem dans le génome. Ce sont les microsatellites.

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 (N_e) : dans une population réelle d'effectif N , N_e 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. C'est donc l'effectif qu'aurait la population de référence soumise au même rythme d'évolution. L'écart entre N et N_e résulte de divers processus : succès reproductifs inégaux, régime de reproduction dioïque, décalage phénologiques entre individus... La notion de taille efficace d'une population n'a donc «rien à voir» avec l'effectif réel de cette population, c'est un paramètre de quantification de l'évolution génétique de cette population.

Pour une population réelle, on définit au moins 3 paramètres de taille efficace qui réfèrent aux évolutions de la population de référence :

N_{ev} (effectif efficace de variance) : paramètre d'une population de référence qui conduirait à la même variance de changement des fréquences alléliques que dans la population réelle.

N_{ef} (effectif efficace de consanguinité) : paramètre d'une population de référence qui conduirait au même accroissement de consanguinité que dans la population réelle.

N_{ex} (effectif efficace de perte de polymorphisme) : paramètre d'une population de référence qui conduirait au même taux de perte de polymorphisme que dans la population réelle.

Transgénèse : 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.*

Variante 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.

Z

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.

Ce glossaire a été établi à partir de différents ouvrages et sites Web, parmi lesquels :

- Revue Forestière Française, numéro spécial 1986 : Amélioration génétique des arbres forestiers, 288 pages.
- Gallais A., Bannerot H., éd., 1992 - Amélioration des espèces végétales cultivées. INRA Éditions, 767 pages.
- Prat D., Faivre-Rampant P., and Prado E. (2006). «Analyse du génome et gestion des ressources génétiques forestières», INRA, Paris.
- Raynal-Roques A., 1994 - La botanique redécouverte, Éditions Belin, 511 pages.
- Teissier du Cros E., coordonnateur, 1999 - Conserver les ressources génétiques forestières en France. MAP, BRG, CRGF, INRA.DIC, Paris, 60 pages.
- While T.L., Adams W.T., Neale D.B., 2007. Forest genetics. Cabi Publishing, 682 p.

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

<http://iufro-archive.boku.ac.at/iufro/sylvavoc/glossary/index.html>

<http://www.inra.fr/genomique>

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

<http://vaxt.vbbsg.sla.se/forgen/>

dans la même collection

- N°1 Le Balbuzard pêcheur
Étude de la population nicheuse en région Centre
- N°2 XI^e Congrès forestier mondial
Contributions des personnels de l'Office national des forêts
- N°3 Un massif forestier et son histoire : la forêt de Saint-Antoine
- N°4 Foresterie internationale – Textes de base et références à l'usage des forestiers francophones
- N°5 Lexique des arbres forestiers du Cambodge
- N°6 Le Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le bassin occidental de la Méditerranée : systématique, écologie, dynamique et gestion
- N°7 Les statistiques forestières – Catalogue des sources de données anciennes 1800-1950
- N°8 Évolution hydrographique et hydrogéologique en plaine de la Hardt et en plaine de l'III
- N°9 Les invertébrés dans l'écosystème forestier : expression, fonction, gestion de la diversité.
- N°10 Sylvo-pastoralisme : l'expérience du Haut-Verdon
- N°11 Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique
- N°12 Régime forestier – Regards sur la forêt communale
- N°13 Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises
- N°14 La bécasse des bois (*Scolopax rusticola*)
- N°15 Effet de l'exploitation forestière sur la qualité des sols
- N°16 La forêt face au changement climatique – Adapter la gestion forestière
- N°17 Le voyage des plantes - Actes du colloque de Pézanin (Saône et Loire - France) 2 et 3 octobre 2003
- N°18 Les mammifères forestiers (Actes du XXVIII^{ème} colloque francophone de mammologie de la SFEPM - 21-22-23 octobre 2005 à la Bergerie Nationale de Rambouillet (78))
- N°19 L'étude des insectes en forêt : Méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation
- N°20 Sociétés bocagères et pratiques forestières : L'exemple de la forêt de Saint-Sever XVI^{ème}-XIX^{ème} siècles

Ces ouvrages sont disponibles dans le point de distribution suivant :

Office national des forêts - Département Recherche - Boulevard de Constance - 77300 FONTAINEBLEAU

Commission
Ressources
Génétiques
Forestières

COMMISSION NATIONALE DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES FORESTIÈRES



DIRECTION TECHNIQUE ET COMMERCIALE BOIS
2, avenue de Saint-Mandé - 75570 Paris cedex 12 - FRANCE
Tél : (33) 1 40 19 58 00 - Fax : (33) 1 40 19 78 03
www.onf.fr

ISBN : 978-2-84207-335-0

PRIX TTC : 18,00 €