

L'inventaire et la caractérisation des chênes à feuilles caduques européens

La chênaie (chêne sessile et pédonculé), qui occupe près de 4 millions d'hectares, représente près du tiers de la forêt française ; elle procure des revenus forestiers très importants et renferme une diversité génétique très élevée. Malgré cette importance économique et écologique, les chênes restaient des espèces peu connues.

L'INRA, en collaboration avec l'Office national des forêts (ONF) et avec l'aide de la pépinière administrative de Guéméné Penfao, a lancé en 1986 un programme de recherche sur la génétique des chênes. Ce programme a pour objectifs principaux d'inventorier la diversité génétique à différentes échelles spatiales (depuis l'aire de distribution jusqu'à la parcelle), d'identifier les facteurs d'évolution (actuels et passés) de cette diversité, et d'évaluer les impacts humains (sylviculture et régénération) sur la diversité. Ces recherches ont d'ores et déjà permis de décrire la structure géographique et spatiale de la diversité, d'en comprendre les causes historiques et d'en déduire des recommandations en sylviculture.

• La diversité génétique et son étude

inverse.

Les hybridations entre "espèces"

Les "chênes blancs" (chênes communs, à feuilles caduques) rassemblent une quinzaine d'espèces en Europe, dont les principales sont les chênes sessile (*Quercus petraea*), pédonculé (*Q. robur*), pubescent (*Q. pubescens*) et tauzin (*Q. toza*). Les deux premiers sont présents dans pratiquement toute l'Europe, alors que les deux autres sont plus méridionaux.

Les hybridations sont possibles entre ces différentes "espèces", qui ne sont donc pas génétiquement isolées les unes des autres, et forment un "complexe d'espèces". Ces hybridations étaient suspectées en raison de l'existence d'individus aux morphologies intermédiaires dans les forêts abritant plusieurs espèces. Elles sont aujourd'hui clairement établies, notamment celles entre chên¹⁴

es sessile et pédonculé, qui sont confirmées par les analyses génétiques et par la réussite des fécondations croisées expérimentales. Ces observations montrent également l'asymétrie des flux de pollen : la fécondation du pédonculé par le sessile est beaucoup plus fréquente que le croisement

Les méthodes d'analyse de la diversité

Une variabilité entre individus ou populations peut être mise en évidence à partir de caractères morphologiques (formes des feuilles, des glands...) ou agronomiques (vigueur des arbres, sensibilité aux gelées printanières ou à certaines maladies...).

Ces caractères phénotypiques, utilisés empiriquement par les forestiers, sont toutefois difficiles à interpréter dans la mesure où ils résultent de l'interaction entre des déterminants génétiques et les effets du milieu. L'analyse de la diversité des caractères phénotypiques nécessite des délais très longs (plusieurs dizaines d'années) car elle requiert la mise en place de plantations expérimentales (tests de provenances).

C'est pourquoi les analyses de la diversité génétique portent également sur des marqueurs génétiques, dont l'expression n'est pas modifiée par l'environnement. Pour les chênes, ont été utilisés : des isozymes (estimation de la diversité génétique à partir de 8 loci isoenzymatiques), de l'ADN nucléaire (6 loci microsatellites très polymorphes) et de l'ADN chloroplastique. Les chloroplastes étant transmis uniquement par la mère, la distribution géographique de la diversité de l'ADN chloroplastique permet de suivre la diffusion des gènes par les glands (et non par le pollen) : à l'échelle de l'Europe, 25 cytotypes ont pu être identifiés, et regroupés en 4 lignées rattachées à des origines géographiques différentes.

Les études réalisées

à différentes échelles géographiques

Les méthodes d'analyse de la diversité moléculaire ont été appliquées à différentes échelles géographiques, de l'Europe à la parcelle forestière.

À l'échelle de l'aire de répartition (c'est-à-dire de l'Europe pour les chênes sessile et pédonculé)

Les isoenzymes et les microsatellites ont révélé une variabilité importante entre individus d'une même population, mais peu de différences entre populations. L'ADN cytoplasmique a au contraire permis de détecter une forte variabilité interpopulation et une organisation spatiale très nette de cette diversité en Europe, qui se traduit en France par une séparation entre deux pools génétiques, de part et d'autre d'une ligne Perpignan-Strasbourg.

À l'échelle de la région

Un échantillonnage systématique sur une zone de 200 x 300 km, située entre Rennes et Orléans, a permis d'affiner les résultats précédents, concernant notamment la répartition des cytotypes (existence de structures en îlots) et les relations entre sessile et pédonculé (au sein d'un même îlot, les deux espèces possèdent généralement le même cytotype).

À l'échelle de la parcelle

Une étude a été menée dans la forêt de la Petite Charnie (Sarthe), sur une parcelle de 6 ha comportant 355 arbres âgés de plus de 120 ans. Destinée à explorer la différenciation entre chênes sessile et pédonculé, cette expérience a

évolué vers des recherches systématiques de paternité en forêt. Cette reconstitution des filiations a permis de détecter les hybridations interspécifiques, mais aussi d'évaluer la distance de dispersion du pollen, et le degré de consanguinité des arbres, question importante pour la gestion de la régénération des chênaies, étant donné la sensibilité des espèces forestières à la dépression de consanguinité.

• La structuration de la diversité

Les résultats précédents sur la structuration géographique de la diversité génétique chez les chênes à feuilles caduques européens ont permis d'élaborer, puis de vérifier, des hypothèses concernant l'origine de cette diversité. Celle-ci résulte principalement de deux facteurs : l'histoire post-glaciaire et la sélection naturelle.

La recolonisation post-glaciaire de l'Europe

Après la dernière glaciation, durant laquelle nos régions étaient couvertes par la toundra, les chênes ont reconquis l'Europe à partir de quelques refuges glaciaires situés au sud du continent. La période de glaciation (qui s'est achevée il y a 13 000 ans) a été suffisamment longue pour que la dérive génétique induise des différences marquées entre les diverses zones de refuge. L'analyse de l'ADN chloroplastique a permis de montrer que les chênes de la façade ouest de l'Europe venaient du

sud de la Péninsule ibérique, alors que ceux d'Europe centrale et orientale venaient des Balkans et du sud de l'Italie. Cette reconquête s'est réalisée en deux temps. Le chêne pédonculé, espèce pionnière, a recolonisé notre continent en premier, par dissémination des glands. Le chêne sessile a suivi par hybridation avec le pédonculé ; sa dispersion s'est faite principalement par le pollen.

Les études palynologiques (analyse des pollens contenus dans les sédiments) montrent que les chênes ont atteint la Scandinavie en 6 000 ans ; ce constat implique une progression annuelle de la forêt d'environ 500 m, soit des mouvements de 7 kilomètres par génération en moyenne si l'on considère qu'un chêne ne peut se reproduire avant une quinzaine d'années en conditions pionnières. Pour expliquer la rapidité de cette recolonisation, il est donc nécessaire d'invoquer des agents de dispersion des glands particuliers, autres que la simple gravité.

Parmi les animaux susceptibles d'assurer ce transport, le "bon" candidat est le Geai des chênes, oiseau forestier de la famille des corvidés, grand consommateur de glands, dont il constitue des stocks parfois situés à plusieurs kilomètres de l'arbre d'origine. Le geai, qui préfère les glands du chêne pédonculé, assure de plus une "sélection" des semences : il choisit les graines matures, non endommagées et non parasitées. Enfin, son mode de stockage, un enfouissement à faible profondeur dans un sol meuble, protège la graine (contre la sécheresse, le

froid et les autres prédateurs), puis favorise sa germination. Si le geai consomme évidemment une partie de ses réserves, la moitié des glands enterrés donne une plantule apte à la survie, soit 2 500 à 5 000 plants/an. Une étude dans des régénérations naturelles a d'ailleurs montré qu'environ 60 % des plantules étaient issues de glands "semés" par le geai.

Ce mode de dispersion des glands ne suffit toutefois pas à rendre compte de certaines observations, notamment des structures en îlots dans la répartition des cytotypes. Des simulations sur ordinateur des dynamiques de diffusion conduisent à retenir, pour expliquer l'origine de ces îlots, une recolonisation par "sauts" de 30-40 km. Ce mode de dispersion, qui pourrait correspondre à un transport des glands par les cours d'eau ou par les hommes (qui migrent également vers le nord à cette époque), s'ajouterait à la diffusion en "front" effectuée, sur des distances plus courtes, par le geai.

La recolonisation du chêne sessile s'est réalisée d'une façon différente. Dans une forêt donnée, pédonculé et sessile possèdent le plus souvent le même cytotype. Cette observation et la répartition géographique des taux d'hybrides (plus abondants en périphérie de l'aire de répartition) ont conduit à formuler l'hypothèse suivante : la dispersion du sessile s'est faite uniquement par le pollen, après l'implantation du pédonculé. L'hybridation préférentiellement unidirectionnelle (pollen du sessile vers le pédonculé) a permis

dans un premier temps l'apparition d'hybrides sessile-pédonculé, puis la reconstitution progressive, par fécondations successives (par backcross unidirectionnels), de "l'espèce" sessile. Le phénomène est favorisé par le fait que les génotypes "sessile" se trouvent de plus en plus avantageés, avec l'évolution du peuplement (du stade pionnier à la forêt) et des conditions écologiques (sol, microclimat) associées. Dans les zones européennes les plus récemment recolonisées, l'évolution n'est pas achevée : il subsiste un fort taux d'intermédiaires entre pédonculé et sessile. Dans ce cas particulier, l'hybridation unidirectionnelle favorise en quelque sorte la succession végétale.

L'effet des flux de pollen

Le contraste entre les faibles différences interpopulations européennes au niveau des marqueurs nucléaires, et les différences importantes au niveau des marqueurs cytoplasmiques s'interprète comme le résultat de l'effet homogénéisateur des flux de pollen à l'échelle de l'aire de répartition des chênes. Ces flux tendent donc à gommer les différences héritées de l'histoire de la recolonisation post-glaciaire.

Ces échanges de gènes *via* le pollen, qui tendent à une homogénéisation à l'échelle européenne, ont un impact très différent à l'échelle locale, où ils contribuent au maintien d'une forte diversité intrapopulation, notamment par les hybridations entre espèces.

L'adaptation aux conditions écologiques

À la grande structuration de la diversité héritée de la phase post-glaciaire se superpose une variabilité géographique qui semble correspondre aux effets d'une sélection naturelle locale. Le critère le plus étudié est la précocité de débourrement (date de sortie des feuilles), qui présente des différences nettes entre populations. Cette variabilité est en relation avec la latitude et l'altitude : les provenances les plus précoces sont originaires du Sud et des plateaux, alors que les tardives viennent du Nord et des basses altitudes. Ce caractère paraît lié au climat, directement (un débourrement tardif constitue une protection vis-à-vis des gelées printanières), ou indirectement (*via* les périodes de développement des insectes défoliateurs). Une différenciation morphologique des populations en fonction de la nature du sol a également été mise

en évidence.

Il existe donc une adaptation des populations de chênes aux conditions écologiques locales, voire aux différents modes de gestion sylvicole. Ces spécificités, importantes à prendre en compte dans les stratégies de régénération des chênaies (cf. "La gestion des chênaies"), font l'objet d'une évaluation en plantations comparatives de provenances.

• L'évaluation de la diversité

Au début des années 90, l'INRA et l'ONF, avec l'aide de la Pépinière administrative de Guéméné Penfao, ont lancé une expérimentation visant à évaluer les caractéristiques et les performances de nombreuses provenances de chênes, testées dans des conditions pédoclimatiques variées. Des glands récoltés dans 130 forêts de toute l'Europe, de Turquie et

d'Arménie ont été semés dans la pépinière expérimentale de Guéméné Penfao (Loire-Atlantique). Les jeunes arbres ont ensuite été plantés dans quatre forêts sélectionnées comme représentatives des conditions écologiques rencontrées en France : les forêts domaniales de la Petite Charnie (Sarthe), de Vierzon (Cher), de Vincence (Nièvre) et de Sillegny (Moselle). Les plantations, qui ont été achevées en 1996, atteignent un total de 250 000 arbres, soit une surface de 140 ha. Ces chênes seront suivis pendant 250 ans par plusieurs générations de forestiers et de chercheurs.

Le génotype de chaque arbre est analysé au laboratoire (isoenzymes et ADN chloroplastique) et son comportement est étudié en forêt. Sont notamment enregistrés les critères quantitatifs suivants :

- phénologie : précocité de débourrement et marcescence (non chute des feuilles sèches en hiver) ;
- croissance : vigueur et poids du

INRA Bordeaux : Laboratoire de Génétique et d'amélioration des arbres forestiers, Pierroton

Contact : Jean-Claude Meymerit - Responsable Communication
Tél : 05 56 84 32 77 - Fax : 05 56 84 32 74