

RenDez-Vous techniques

hors-série n°2

patrimoine
ylviculture
progrès

connaissances

économie

forêts et société

environnement

biodiversité

gestion durable



Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises

L'histoire du hêtre au Quaternaire : un nouvel éclairage et des enseignements pour l'avenir

Les glaciations du quaternaire ont confiné le hêtre dans des « zones refuges » restreintes et isolées d'où il a reconquis l'Europe à la période postglaciaire. Or la façon dont le hêtre s'est diffusé influe sur la diversité génétique de l'espèce et sur sa structuration géographique. De nouvelles méthodes d'investigation apportent sur cette histoire un éclairage inédit qui modifie les hypothèses admises jusque récemment, avec des incidences pratiques sur le dispositif de conservation des ressources génétiques du hêtre.

Présentation de la famille des Fagacées et du Hêtre

La famille des *Fagaceae* comprend majoritairement des arbres monoïques* et des arbustes. Cette famille est représentée par 9 genres et environ 1 000 espèces, ce qui fait d'elle une des familles les plus importantes du règne végétal. Shen, en 1992 dans sa monographie sur le genre *Fagus*, décrit 2 sous-genres : le sous-genre *Engleriana*, que l'on trouve dans l'Est de l'Asie et le sous-genre *Fagus* qui se répartit entre l'Eurasie et le continent nord-américain. En Europe, on distingue traditionnellement *Fagus sylvatica* L. et *Fagus orientalis* Lipsky (Tutin et al. 1964). Les relations phylogénétiques entre ces deux espèces ne sont pas encore clairement établies. Les derniers résultats obtenus avec des marqueurs moléculaires et morphologiques semblent montrer qu'il s'agit d'une seule et même espèce. Au sein même de l'espèce *Fagus sylvatica* L., on distingue aussi les taxons *Fagus maesiaca* dans le Sud des Balkans, *F. taurica* Popl en Crimée ; le premier est considéré comme un taxon différent (morphologie et caractéristiques génétiques différentes) mais rien n'est tranché pour le second.

Le hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) est une espèce forestière diploïde*

($2n = 24$) présente en Europe avant même le Quaternaire (Denk et al. 2002). Son aire naturelle est vaste (17 millions d'hectares), des monts Cantabriques en Espagne jusqu'aux Carpates et de la Sicile à la Suède. Elle est limitée au nord par la durée de saison de végétation, au sud par la faible humidité estivale et à l'est par des conditions trop continentales (figure 1). Aux limites nord et est de son aire de répartition actuelle, le hêtre est encore en évolution et continue sa progression dans le Sud de la Suède ; vers le nord-est, en Pologne, le facteur limitant n'est probablement pas le climat mais plutôt les activités humaines.

L'action humaine a très certainement largement influencé sa répartition par le biais de la sylviculture. Il a ainsi été introduit avec succès dans des zones écologiquement favorables mais dont il était naturellement absent, comme les Îles britanniques et les pays Baltes.

Espèce anémophile* caractérisée par un taux d'autofécondation relativement faible (0-0,1 %, Merzeau et al. 1994), le hêtre se reproduit à un âge relativement avancé (40-50 ans) et la production de graines est plutôt irrégulière. Les faines sont barychores* et sont généralement transportées à faible distance du semencier par des petits rongeurs.

Les geais peuvent également jouer un rôle non négligeable dans la dispersion des faines sur quelques kilomètres.

L'intérêt des études sur l'histoire passée des espèces

Du fait de son importance écologique et économique, le hêtre est l'une des espèces forestières les plus étudiées aussi bien sur le plan sylvicole qu'écologique, paléoécologique et génétique. Ainsi, de nombreuses données ont pu être accumulées sur sa distribution passée et sur sa diversité, obtenues à l'aide de différents marqueurs. Elles permettent aujourd'hui de faire le lien entre génétique et données fossiles pour une meilleure compréhension de la distribution actuelle de la diversité génétique et phénotypique de cette espèce, nécessaire pour mener une gestion durable de ses ressources génétiques.

De nombreux auteurs se sont intéressés très tôt à la localisation des zones refuges durant les dernières glaciations pour les plantes et les animaux. Le russe Vavilov a été un des premiers dès 1930 à montrer l'importance « des centres de diversité », zones qui contiennent encore aujourd'hui le plus de diversité. Ces centres de diversité établis par Vavilov pour les espèces cultivées

* Pour l'explication du vocabulaire spécialisé marqué du signe « * », voir le glossaire du hors série RDVT n° 1 « diversité génétique des arbres forestiers, un enjeu de gestion ordinaire »

se superposent complètement avec les zones refuges. Cette dernière décennie, les différentes études menées sur les espèces forestières ont démontré que ces zones refuges concentrent pour une espèce donnée le maximum de génotypes rares ou uniques. La connaissance et la préservation de ces zones refuges sont donc essentielles en matière de conservation des ressources génétiques, elles représentent un stock de variabilité, gage d'adaptation pour le futur de l'espèce. Mais la connaissance de l'histoire passée des espèces forestières ne doit pas s'arrêter à la localisation des zones refuges, elle doit aussi s'intéresser aux routes qu'ont suivi les espèces lors du dernier réchauffement climatique. En effet, les retracer est essentiel pour connaître l'origine des espèces que nous avons sur notre sol, mais aussi parce que les zones de contact des différentes routes de recolonisation rassemblent les génotypes des différentes zones refuges. Afin de pouvoir cerner ces différents « hot spots » de diversité il est essentiel de combiner les données fossiles et génétiques. Les études des données fossiles permettent de circonscrire les zones refuges et les voies de recolonisation ; les études génétiques permettent de préciser la variabilité des zones refuges et les limites des zones de contact entre les voies de recolonisation.

Dans le cas particulier du hêtre, nous allons tenter de répondre aux questions suivantes :

- Où étaient localisés les refuges glaciaires du hêtre et quelles en étaient les conditions écologiques ?
- Quelles routes le hêtre a-t-il suivi pendant la recolonisation postglaciaire et quels rôles ont joué les barrières oro-géographiques ?

Dans cet article, nous essaierons de reconstruire l'histoire du hêtre européen depuis le Pléistocène à partir des pollens et des macrofossiles (graines, charbon de bois) puis de décrire sa structuration génétique

actuelle en utilisant différents types de marqueurs (isoenzymes¹ et ADNcp¹). Enfin, en intégrant les deux types de données, nous essaierons de proposer des réponses aux questions posées ci-dessus.

La paléobotanique : l'étude des pollens et l'étude des macrofossiles

Un nombre important de données polliniques est disponible pour le hêtre, résultats d'une longue tradition d'études palynologiques en Europe et bien sûr du caractère anémophile¹ de l'espèce.

Que nous apportent les nouvelles données paléobotaniques ?

Ces dernières années, un effort important a été consacré à l'étude des macrofossiles qui deviennent particulièrement importants pour les périodes les plus anciennes ou lorsque les arbres sont très dispersés et produisent très peu de pollen. Ces travaux fournissent des renseignements détaillés et non contestables sur la végétation arborée locale durant le dernier âge glaciaire (Birks et Birks 2000). Dans beaucoup de régions d'Europe, la présence de macrofossiles de bois de hêtre atteste de manière certaine de la présence de hêtre alors que les taux de pollen mesurés sont négligeables (inférieurs à 2 % du total des pollens de végétaux identifiés). On peut alors en conclure que, dans certains sites, le hêtre était bien présent depuis longtemps mais constituait une composante mineure de la végétation locale, incapable d'accroître sa présence dans les successions forestières, et ce pendant des milliers d'années.

Les refuges du hêtre

Jusqu'à récemment, les différents auteurs semblaient s'accorder sur le rôle des péninsules italienne et balkanique comme refuges principaux du hêtre durant la dernière période glaciaire. En revanche, ils divergeaient sur les voies de colonisa-

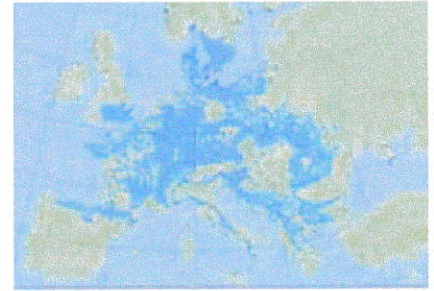


Fig. 1 : aire de répartition actuelle de *Fagus sylvatica*

(compilé par les membres d'Euforgen http://www.ipgri.cgiar.org/networks/euforgen/Distribution_Maps)

tion utilisées à partir de ces refuges. L'importance, la localisation, le rôle et l'existence même des refuges secondaires restaient aussi sujets à débat.

Le nombre des données fossiles et des synthèses régionales (de Beaulieu *et al.* 1994 pour les Alpes françaises et le Jura par ex.), en constante augmentation, a permis d'améliorer la connaissance des voies de migration et la localisation de possibles zones refuges secondaires durant la dernière glaciation. Le cas de la péninsule ibérique est à cet égard le plus significatif ; des bois fossiles de hêtre ont été trouvés dans les Pyrénées, le Pays Basque et la côte Cantabrique datant du dernier maximum glaciaire, du tardiglaciaire et de la première moitié du postglaciaire (figure 2) alors que les pollens sont présents à des taux très faibles et de manière discontinue à ces périodes. De plus, l'expansion notable du hêtre dans cette région apparaît il y a seulement 4 000 ans BP¹ alors qu'il occupait indiscutablement de nombreux refuges. Le décalage entre la présence de hêtre, documentée par les macrofossiles, et sa représentation dans les pollens suggère que durant la période glaciaire, le hêtre était incapable de se développer assez pour produire un niveau de pollen détectable dans de nombreux sites. Cela peut être dû à la réduction drastique du nombre d'arbres dans les différents refuges mais aussi au changement physiologique des plantes durant une période de conditions clima-

¹ BP (before present) : le décompte du temps se fait à partir de 1950 après. JC

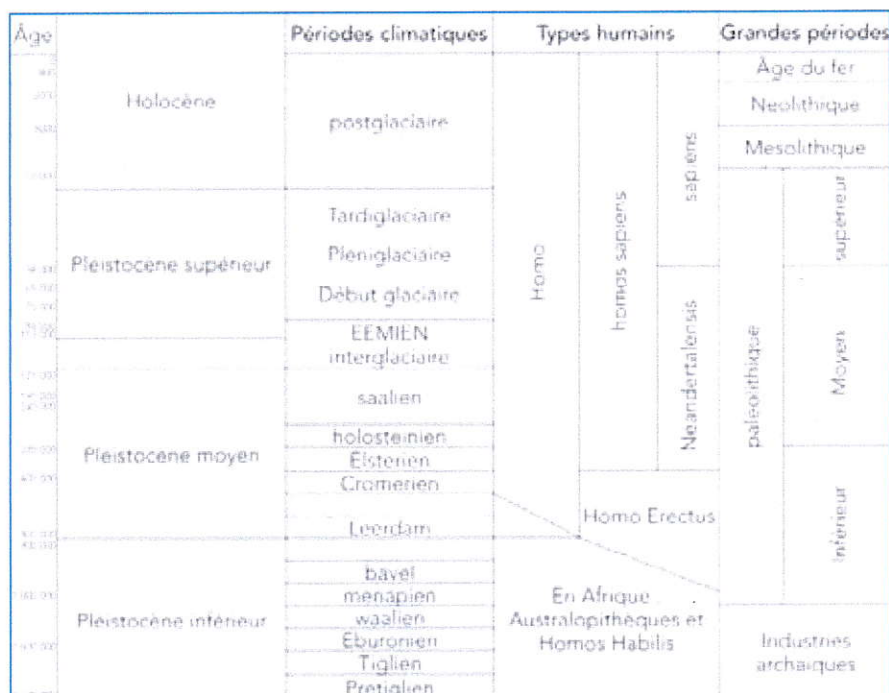


Fig. 2 : chronologie des périodes glaciaires et interglaciaires du pléistocène inférieur à l'holocène

tiques très rudes réduisant la production de pollen (Willis et al. 2000). En dépit de quelques incertitudes, les données paléobotaniques démontrent clairement que le hêtre a survécu dans des régions variées d'Europe durant les dernières glaciations. Les données récoltées ces dernières années confirment les péninsules italienne et balkanique comme zones refuges, comme le montraient les travaux plus anciens, ainsi que les Alpes slovènes. L'analyse des macrorestes a permis de mettre en évidence des refuges secondaire en Espagne, dans les Alpes et sur la côte méditerranéenne en France, et peut être dans les monts Apesu en Roumanie et dans le Sud des Carpates (figure 3).

Des rythmes de colonisation variables

L'expansion du hêtre à partir des différents refuges n'a pas été simultanée lorsque les conditions climatiques sont devenues favorables, et cela même pour des sites faiblement éloignés ; des décalages dans le temps de près de 2 500 ans pour le début de l'expansion du hêtre sur des sites distants de seulement 25 km en Bohême, Moravie et

Slovaquie ont été observés. Dans de nombreux cas, l'accroissement des populations a été très lent ou très tardif. Tous les refuges n'ont donc pas contribué de manière égale à la colonisation de l'Europe. Les populations s'accroissant tôt et rapidement, comme celles de Slovaquie, ont joué un rôle plus important que celles de Grèce, par exemple, qui ont essaimé tardivement et lentement. Ces résultats rendent considérablement plus délicate l'identification des zones refuges qui ont joué un rôle majeur dans la recolonisation. La présence ancienne de macrofossiles de hêtre permet d'attester l'existence de certaines d'entre elles sans qu'elles aient pour autant joué un rôle essentiel dans la recolonisation de cette espèce. C'est le cas pour les péninsules italienne et balkanique qui ne sont pas à l'origine de la colonisation du hêtre en Europe. En fait, les populations italiennes ont migré depuis le sud atteignant les Apennins relativement tard (5 000 ans BP) alors que le hêtre était déjà largement présent dans le centre de l'Europe. Les populations balkaniques ont commencé réellement

leur progression encore plus tardivement, vers 4 000 ans BP, et elles sont distinctement séparées de celles des Carpates. Enfin, il apparaît à la lecture des données récentes que la péninsule ibérique a elle aussi constitué un refuge pour le hêtre, d'où il ne s'est propagé vers le nord que peu et tardivement durant l'Holocène. Ainsi, contrairement à ce qui est généralement admis, les données paléobotaniques montrent qu'aucune des trois péninsules n'a joué un rôle majeur dans le processus de recolonisation. Il semble donc que seule la zone des Alpes slovènes ait joué un rôle majeur dans le processus de recolonisation du hêtre en Europe.

Par où est-il passé ?

Les données fossiles montrent que le hêtre s'est étendu le long de routes particulières. Dans la première moitié du postglaciaire, le hêtre s'est principalement propagé en suivant les terrains vallonnés et les montagnes du centre-Sud de l'Europe. Il a donc profité des pentes des Alpes pour se propager de la Slovaquie vers le sud : Italie puis la France et l'Espagne et vers le nord ouest jusqu'à atteindre les plaines d'Europe du Nord de manière plus tardive seulement après 4 000 ans BP. Les chaînes montagneuses n'ont donc pas été des barrières géographiques pour cette espèce comme on le pensait, mais dans de nombreux cas, elles ont au contraire facilité sa préservation puis sa diffusion. Le hêtre n'a pas traversé les plus grands massifs comme les Alpes mais il en a tiré avantage en s'étendant sur leurs pentes. L'extension du hêtre apparaît ainsi plus limitée par les larges plaines au climat continental comme la plaine hongroise et par les importantes vallées comme celles du Pô et du Danube que par les grandes zones de relief. L'arrivée relativement précoce du hêtre dans le Nord de l'Italie a bloqué l'extension du refuge des Apennins, de même pour les autres refuges secondaires.

Que peut-on conclure des études paléobotaniques ?

Indépendamment des discussions sur le nombre, la localisation et l'extension des refuges glaciaires du hêtre, du temps nécessaire à sa diffusion, des routes empruntées lors de sa migration et des causes qui ont favorisé son expansion, les données fossiles montrent clairement que :

- La plupart des zones refuges du hêtre sont localisées dans des zones montagneuses, où les populations résiduelles pouvaient trouver des zones humides et abritées, favorables à leur survie. Les barrières orogéographiques n'ont pas joué le rôle d'obstacle comme pour beaucoup d'espèces mais au contraire ont permis la diffusion du hêtre en Europe.

- La progression postglaciaire du hêtre est continue, sans important retrait suivi de nouvelle extension ; on peut donc en conclure que la distribution actuelle correspond au maximum d'extension réalisé depuis la dernière glaciation. Les fluctuations de l'importance du hêtre dans beaucoup de diagrammes polliniques à travers l'Europe traduisent simplement les fluctuations des effectifs des populations mais indiquent qu'une fois installé dans une zone donnée, le hêtre ne disparaît généralement pas de ces profils polliniques. Les populations actuelles sont donc les descendantes directes des populations qui se sont installées il y a des milliers d'années.

Les apports des études génétiques

L'apport de nouveaux marqueurs chloroplastiques

Les variants chloroplastiques² détectés par Magri *et al.* 2006 à l'aide de plusieurs marqueurs moléculaires sur plus de 400 populations de l'aire naturelle de répartition du hêtre peuvent être séparés en trois lignées (figure 4).

- La lignée figurée en rouge contient les haplotypes³ trouvés

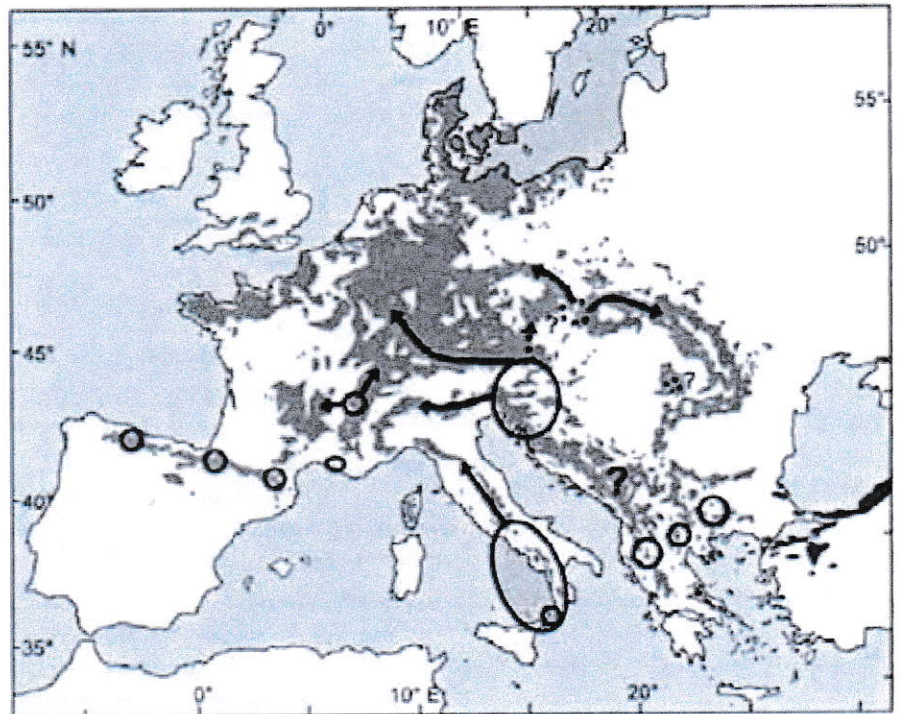


Fig.3 : localisation supposée des zones refuges du hêtre en Europe durant les dernières glaciations

dans toute l'aire naturelle, elle inclut les haplotypes les plus fréquents distribués principalement dans le centre, l'Est et l'Ouest de l'Europe.

- La lignée figurée en bleu cyan comprend des haplotypes présents uniquement dans les Apennins.

- La lignée en bleu foncé et violet comporte des haplotypes spécifiques de la péninsule balkanique. La répartition des haplotypes montre qu'il existe une faible diversité pour ce marqueur au niveau de l'Europe et que seules les péninsules balkanique et italienne présentent des différences. Ces données sont concordantes avec celles obtenues par les palynologistes : un refuge majoritaire à partir duquel le hêtre a eu une progression à la fois vers le nord et le sud bloquant la propagation des hêtres venant des refuges plus méridionaux.

L'apport de marqueurs nucléaires

Ces données sont basées sur un très large échantillonnage, réalisé par deux laboratoires (Université de Bordeaux I et Université technique de Zvolen en Slovaquie). Elles couvrent entièrement l'aire naturelle du

hêtre en Europe aussi bien aux niveaux altitudinal que longitudinal et latitudinal.

L'analyse de ces marqueurs permet de détecter au moins 9 groupes distincts (figure 5) contre 3 pour les marqueurs chloroplastiques. Ils révèlent des structurations génétiques plus complexes que celles décrites par les marqueurs chloroplastiques. Si un génotype (figuré en rouge) est majoritairement présent en Europe centrale et du Nord, en Europe de l'Ouest, les isoenzymes permettent la localisation de groupes différents pour les Carpates, la péninsule italienne, le Sud-Est de la France et l'Espagne. Une explication possible de la présence de groupes bien identifiés dans ces zones est qu'ils correspondent à des refuges secondaires qui n'ont pas contribué significativement au processus de recolonisation.

En confrontant les deux types de données, on peut remarquer que les zones de plus grande diversité (par leur nombre de génotypes différents) sont localisées d'une part dans le Nord de l'Italie et le Nord des Balkans, lieu de contact entre

² Les variants chloroplastiques sont obtenus à partir de l'étude de l'ADN contenu dans les chloroplastes et qui est transmis uniquement par la graine chez le hêtre

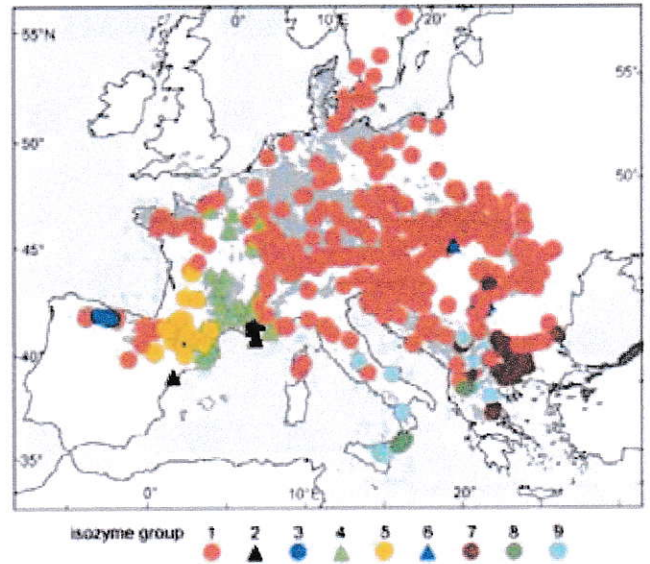
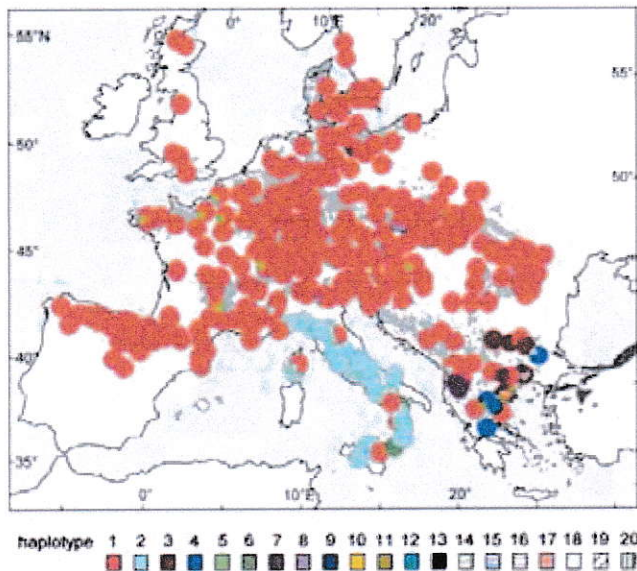


Fig. 4 : répartition géographique des haplotypes (marqueurs chloroplastiques) en Europe d'après Magri et al. 2006

Fig 5 : répartition géographique des génotypes (marqueurs nucléaires) en Europe d'après Magri et al. 2006

Les contradictions apparentes (faible diversité des haplotypes, répartition plus contrastée des génotypes) illustrent deux réalités complémentaires : la recolonisation à partir d'un refuge majoritaire et l'influence localisée de refuges secondaires n'ayant pas contribué significativement au processus de recolonisation

deux lignées chloroplastiques, mais aussi dans la partie ouest de l'aire de répartition du hêtre. Ceci confirme les résultats trouvés précédemment qui montrent que les processus de recolonisation postglaciaire ne sont pas nécessairement associés à de larges pertes de la diversité génétique (Comps et al. 2001).

La combinaison des données paléobotaniques et génétiques : un nouvel éclairage

La combinaison des données paléobotaniques et génétiques offre de nouvelles perspectives pour la reconstruction de l'histoire du hêtre européen. Dans l'ensemble, les données recueillies à la fois par les macrofossiles, le pollen, l'ADNcp et les isoenzymes sont concordantes. Les données paléobotaniques ajoutent le facteur temps et la direction d'extension aux données génétiques, qui, quant à elles, aident à comprendre l'histoire des populations entre zones adjacentes. Les marqueurs chloroplastiques sont très utiles pour détecter des différences génétiques dans les péninsules italienne et balkanique, ce qui correspond particulièrement bien aux résultats paléobotaniques. Les

marqueurs nucléaires sont très efficaces pour distinguer les populations du Sud de la France et les populations espagnoles où l'ancienneté de présence du hêtre est confirmée par les données des macrofossiles et des pollens.

Des complémentarités de techniques d'étude riches d'informations

Les différences entre les reconstitutions génétiques et fossiles peuvent aussi être source d'informations concernant la création de la structure génétique des populations. Les zones refuges sont précisées :

- une zone refuge dans les Alpes slovènes a joué un rôle majeur dans le processus de recolonisation du hêtre en Europe.

- Les zones refuges du Sud de l'Italie, attestées par les données polliniques, sont confirmées par les données chloroplastiques. Si le hêtre du Sud de l'Italie a migré vers le nord mais n'a jamais atteint la vallée du Pô, certains refuges comme la Calabre n'ont connu aucune expansion. En fait, les Alpes italiennes ont été colonisées par une expansion relativement rapide et de grande ampleur à partir des Alpes de l'Est, de la partie de la république tchèque, de la Slovénie-Istrie, qui

s'est étendue en longeant l'extérieur ouest des Alpes vers les Vosges, le Nord de la France et l'Angleterre.

- Dans l'Ouest des Alpes françaises, la présence très ancienne du hêtre, connue grâce aux données polliniques est validée par les isoenzymes. Cette population est responsable de la colonisation de la plus grande partie sud de la France. Néanmoins, une population, génétiquement différente, a survécu le long de la côte méditerranéenne, se répandant très tôt mais très lentement et occupant une très petite zone.

- Dans la péninsule espagnole, les macrofossiles confirment l'existence ancienne du hêtre et les isoenzymes séparent 3 groupes dans différentes chaînes de montagnes. Ces populations ne se sont répandues que tardivement et localement, sans contribuer à la colonisation du reste de l'Europe.

- En Serbie et Croatie, enfin, les données trop clairsemées ne permettent pas d'affirmer qu'il existe des refuges, mais les populations slovènes ont pu migrer plus au sud vers les Alpes Dinariques. Une zone refuge incertaine est aussi envisagée en Roumanie (monts Apuseni, foyer de richesse allélique) avec une

expansion rapide durant le postglaciaire selon les données polliniques ; ce refuge secondaire aurait été submergé par les immigrants du refuge morave passés à travers l'arc des Carpates. Dans tous les cas, les populations roumaines sont clairement distinctes de celles des Balkans où la persistance sur le long

terme du hêtre est confirmée par les données fossiles et l'important niveau de diversité génétique, suggérant qu'au moins 3 groupes génétiquement différents peuvent être distingués dans différents massifs. Ces groupes balkaniques ne se sont toutefois pas répandus vers le nord pour coloniser le reste de l'Europe.

Réseau de conservation *in situ*

La conservation *in situ* permet de préserver le potentiel d'adaptation des espèces en les laissant évoluer dans leur milieu naturel. La constitution d'un réseau pour une espèce donnée a pour but d'une part, de représenter la diversité génétique à l'échelle de l'aire de répartition, et d'autre part, de limiter les risques naturels (accidents climatiques, incendies...) et anthropiques (pollution génétique par introduction d'espèces ou de provenances qui peuvent s'hybrider avec la ressource locale) de destruction de cette diversité. La conservation *in situ* se raisonne donc à deux échelles spatiales : maintien de la diversité globale à l'échelle nationale, et conservation de cette diversité à l'échelle de chacune des unités. Au sein de chaque unité conservatoire, l'objectif est de limiter les risques de disparition des espèces visées, de favoriser la réponse adaptative des populations aux évolutions de l'environnement, et d'éviter une diminution drastique de leur diversité génétique au fil des générations.

Le réseau « Hêtre » a été un des premiers à avoir été mis en place (en 1986) en France sous l'égide de la « Commission des Ressources Génétiques Forestières ». Il est actuellement constitué de 27 unités conservatoires UC (figure 6). Cet échantillon comporte à la fois des peuplements dans les différentes zones où le hêtre est abondant mais aussi des hêtraies en position marginale (peuplement en limite altitudinale ou station marginale dans le sud ; ex : le massif de la S^{te} Baume) ou présentant un phénotype particulier (Faux de Verzy). Ces unités conservatoires sont des peuplements naturels monospécifiques ou mélangés. Chaque unité conservatoire est constituée d'un noyau central contenant la population à conserver, entouré d'une zone tampon destinée à limiter la contamination génétique provenant de pollen ou de graines des peuplements voisins. Ces UC sont gérées dans le cadre de la sylviculture habituellement pratiquée dans les forêts ou elles sont implantées, avec des contraintes spécifiques précisées dans le cahier des charges propre à chaque essence. Ces contraintes concernent presque exclusivement la régénération : programmer la régénération du noyau central avant celle de la zone tampon, maintenir à la coupe d'ensemencement au moins 60 semenciers à l'hectare et, en prévision d'échec plus ou moins total de la régénération naturelle, procéder à des régénérations artificielles mettant en œuvre exclusivement des matériels forestiers de reproduction provenant de récoltes faites au préalable dans le peuplement même.

Dans le contexte nouveau du changement climatique, la représentativité de ce réseau d'unités conservatoires à l'échelle du territoire en fait un outil précieux de veille et de suivi des conséquences génétiques de telles modifications du milieu. La capacité de résistance (ou plasticité) des peuplements adultes peut y être suivie et la pression de sélection exercée par ces contraintes climatiques lors des phases de régénération naturelle peut y être mise en évidence.

Ce réseau « Hêtre », comme les autres réseaux en place ou en cours de constitution (sapin pectiné, chêne sessile, épicéa commun, pin maritime) est coordonné par un animateur (le CGAF en l'occurrence) issu de l'un des organismes nationaux impliqués dans la conservation des ressources génétiques forestières, et par un référent scientifique (A. Ducouso, INRA Bordeaux).

Pour plus de renseignements sur les réseaux de conservation *in situ*, voir le site du CGAF sur intranet, et se référer au document « Conserver les ressources génétiques forestières en France » coordonné par E. Tessier du Cros (1999), édité par la Commission des Ressources Génétiques Forestières.

Une possible explication à ces dynamiques d'expansion variables peut être génétique, associée à la taille de la population relique. Une population refuge peut avoir souffert de dérive génétique* par suite d'une diminution de ses effectifs sous l'effet de contraintes climatiques de plus en plus sévères, avec une réduction du nombre d'allèles, dont ceux ayant une signification adaptative. En outre, les populations avec un nombre efficace de semenciers limité doivent avoir également subi les effets de la consanguinité. À l'inverse, les grandes populations situées dans des refuges étendus doivent avoir été moins affectées par la dérive.

Conclusions et incidences sur la conservation des ressources génétiques

Les données génétiques et paléobotaniques montrent que les populations modernes de hêtre présentes en Europe sont d'origines différentes.

Les données fossiles indiquent que de multiples populations ont survécu au tardiglaciaire mais elles ne peuvent pas détecter le degré de différenciation entre ces populations. Les données génétiques permettent d'évaluer la diversité des populations actuelles mais elles ne peuvent pas renseigner sur leur origine ni sur les routes suivies durant la migration.

Il faut donc intégrer l'information des deux sources de données afin de discuter l'influence possible de la localisation, de l'importance et du nombre de refuges glaciaires qui ont conduit à la structuration et la différenciation génétique aujourd'hui observées pour le hêtre européen.

L'analyse conjointe des données fossiles et génétiques offre des perspectives nouvelles et inattendues sur l'histoire du hêtre européen, répondant ainsi à certaines questions concernant les relations entre sa distribution géographique passée et sa distribution actuelle.

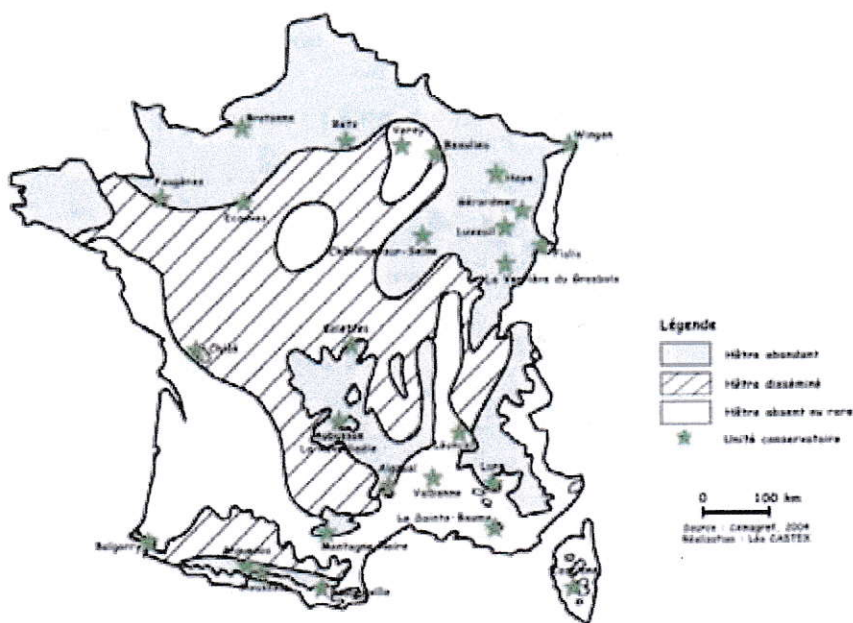


Fig. 6 : réseau de conservation in situ des ressources génétiques du hêtre

Ces résultats permettent aussi de proposer des conseils en matière de gestion des ressources génétiques à l'échelle de la France. Pour le Nord de la France, la plupart des populations sont originaires des Alpes slovènes comme c'est le cas majoritairement en Europe, **mais une attention particulière doit être portée sur l'existence dans le Sud de la France, de zones refuges secondaires.** Cette étude met en évidence des zones refuges qui n'ont pas connu de large expansion dans les Alpes et dans la zone méditerranéenne. Les refuges espagnols n'ont pas joué un grand rôle dans le processus de recolonisation mais il est possible que certaines populations pyrénéennes en soient tout de même issues : il convient donc de les conserver comme foyers de génotypes originaux qui ont su s'adapter à des conditions écologiques très différentes, durant les dernières glaciations et depuis le réchauffement du climat. Actuellement, la conservation des ressources génétiques du hêtre en France s'appuie notamment sur le réseau de conservation « in situ » (cf encadré). Il serait judicieux que ce

réseau prenne désormais en compte ces nouveaux résultats en suréchantillonnant les zones refuges secondaires et les zones de contact des différentes voies de recolonisation.

Brigitte MUSCH
Alain VALADON

ONF, conservatoire génétique des arbres forestiers, Orléans

Remy PETIT

INRA, UMR biodiversité, gènes et écosystèmes
Pierroton

Bibliographie

BEAULIEU J.L. de, RICHARD H., RUFFALDI P., CLERC. J., 1994. History of vegetation, climate and human action in the French Alps and the Jura over the last 15000 years. *Dissertationes Botanicae*, vol. 234, pp. 253-275

BIRKS H.H., BIRKS H.J.B., 2000. Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, vol. 27, pp. 31-35

COMPS B., GÖMÖRY D., LETOUZEY J., THIÉBAUT B., PETIT R.J., 2001. Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics*, vol. 157, pp. 389-397

DENK T., GRIMM G., STOEGERER K., LANGER M., HEMLEBEN V., 2002. The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: evidence from genes, morphology and the fossil record. *Plant Systematics and Evolution*, vol. 232, pp. 213-236

MAGRI D., VENDRAMIN G.G., COMPS B., DUPANLOUP I., GEBUREK T., GÖMÖRY D., LATALOWA M., LITT T., PAULE L., ROURE J.M., TANTAU I., VAN DER KNAAP W.O., PETIT R. J., DE BEAULIEU J.L., 2006. A new scenario for the quaternary history of European beech populations: paleobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, vol. 171, pp. 199-221

MERZEAUD., COMPS B., THIEBAUT B., LETOUZEY J., 1994. Estimation of *Fagus sylvatica* L. mating system parameters in natural populations. *Annales des Sciences Forestières*, vol. 51, pp. 163-173

SHEN C.F., 1992. A monograph of the genus *Fagus* Tourn. ex L. (Fagaceae). Ph.D. Thesis. New York, USA : The City University of New York. 405 p.

TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.N., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. 1964-1980. *Flora Europaea*, 1-5. Cambridge, UK : Cambridge University Press

WILLIS K.J., WHITTAKER R.J., 2000. The Refugial Debate. *Science*, vol. 287, pp. 1406-1407