



HAL
open science

Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux des gènes des pins à crochets et sapins français.

Michel Bartoli, Brigitte Musch

► To cite this version:

Michel Bartoli, Brigitte Musch. Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux des gènes des pins à crochets et sapins français.. *Revue forestière française*, 2003, 55 (6), pp.543-556. 10.4267/2042/5212 . hal-03324236

HAL Id: hal-03324236

<https://hal.science/hal-03324236>

Submitted on 25 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

PLUS D'UN SIÈCLE D'INTERVENTION HUMAINE DANS LES FLUX DES GÈNES DES PINS À CROCHETS ET SAPINS FRANÇAIS

MICHEL BARTOLI - BRIGITTE DEMESURE-MUSCH

« Jusqu'à présent, tout en profitant de la diversité, nous la subissons.
Nous allons maintenant devoir la protéger contre nos propres pressions
pour pouvoir continuer à l'exploiter en gérant correctement nos interventions ».

André Cauderon

Préface de l'ouvrage *“Les ressources génétiques forestières en France”*, 1987

Dans notre pays, la répartition actuelle des essences forestières est principalement liée à l'histoire climatique postglaciaire, à leur dynamique de recolonisation et à leur écologie. Pour chaque espèce, durant les périodes glaciaires, l'isolement de petites populations dans différents refuges a pu conduire à une différenciation génétique intraspécifique importante. Les marqueurs moléculaires permettent alors de refléter les mécanismes d'expansion de ces populations (Kremer, 2000). Au bout du compte, ces différences inter- et intra-population constituent la diversité génétique actuelle des espèces.

Mais le forestier a introduit, au voisinage de ces populations autochtones, des provenances d'autres origines, mélangeant ainsi artificiellement les ressources génétiques de différentes espèces. Il l'a fait, en France, essentiellement au moment des travaux de restauration des terrains en montagne (RTM), par de considérables transferts de graines. Pour en mesurer l'importance, un chiffre suffit : durant la seule année 1881, 55 tonnes de graines de 12 espèces de résineux ont été utilisées (Thil, 1884), soit de quoi produire environ un milliard de plants⁽¹⁾ dont peu, on va le voir, ont été employés à l'intérieur de leur aire de provenance d'origine.

Comme le rappelle Arbez (1999), « la conférence de Strasbourg édicte que les États européens signataires s'engagent à mettre en œuvre sur leur territoire une politique de conservation des ressources génétiques forestières ». Pour Martin (1986), « le panorama des mouvements de matériel génétique doit interroger à tout moment le gestionnaire ». On ne saurait mieux dire même si ce panorama doit fortement remonter le temps.

En effet, les cas exemplaires du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) et du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) pyrénéens — plus précisément et respectivement du Capcir-Cerdagne (Pyrénées-Orientales) et du Pays de Sault (Aude) — vont montrer l'importance considérable de ces flux de matériels forestiers de reproduction liés à un système de “récolte-sécherie” très bien organisé pour

(1) Les conversions poids de graines/quantité de plants ont été établies sur la base de chiffres du Service “Graines et Plants” de l'Office national des Forêts (1993).

approvisionner des chantiers gigantesques. Bien qu'encore incomplètement dépouillées, les archives des sécheries fournissent déjà des renseignements essentiels pour comprendre et juger de l'impact des flux de gènes que ces sécheries ont induit.

À L'ORIGINE DES FLUX DE GÈNES : LES SÉCHERIES

Au milieu du XIX^e siècle, les forêts de montagne d'Europe sont, au sens propre, en lambeaux. Sans protection arborée, les hauts bassins versants sont très souvent en proie à une érosion active. La population humaine est à son maximum dans les zones de montagne et continue la surexploitation des écosystèmes forestiers et prairiaux. En France, pour initier des opérations de RTM, l'État intervient avec des moyens considérables. Il s'agit de planter plusieurs centaines de milliers d'hectares. Pour atteindre ce but, il a fallu mettre en place rapidement un approvisionnement en graines — en organiser des récoltes, en acheter à l'étranger, les transporter — et créer des pépinières à l'emplacement même des travaux.

Si une ouverture des cônes au soleil suffit pour la plupart des essences résineuses, pour les Pins, seul un passage en sécherie permet une parfaite dessiccation des cônes et donc une production correcte de graines. L'Administration des Forêts installe des sécheries (voir encadré, ci-dessous) dans divers massifs suivant le modèle, au début, de celle de Haguenau créée dès 1824 et qui, bien avant les boisements RTM, "inondait" la France de Pin sylvestre de cette provenance (6 tonnes de graines dès sa mise en place).

Les sécheries de graines forestières*

On récolte les cônes, encore fermés, sur les arbres en hiver. Pour qu'ils s'ouvrent et libèrent leurs graines, les cônes sont séchés dans des fours, à 50 °C pendant 18 à 20 heures. Un batteur secoue les cônes, les graines sont séparées, désaillées, triées pneumatiquement. Après l'ensachage, les graines sont stockées en chambre froide. Un hectolitre de cônes de Pin à crochets fournit 0,7 kg de graines. En moyenne, un kilogramme de graines de Pin à crochets permet d'obtenir 25 000 plants et un kilogramme de graines de Sapin entre 1 500 et 2 000 plants.

* Les outils d'une sécherie moderne sont différents de ceux des sécheries du XIX^e siècle mais le principe reste le même.

Le tableau I (p. 545) permet de percevoir les impressionnants besoins en graines et les transferts géographiques de provenances à l'échelle de l'Europe ou de la France.

Quant aux graines feuillues, ne se conservant pas bien, elles étaient récoltées sur place et immédiatement semées en pépinière. Par exemple, pour les 4 300 ha de plantations de l'Aigoual, il a été utilisé 24 t de graines de résineux et 13 t de graines de feuillus, Hêtre pour l'essentiel mais aussi Frêne, Érables et Aulne (Nègre, 1931). De même, de 1862 à 1869, la sécherie de Murat (Cantal) a produit 6,4 t de faines et 0,3 t de samares de Frêne. Les zones feuillues des Cévennes et du Cantal ne sont donc pas toujours des forêts relictuelles comme on le croit souvent...

Utilisant, en particulier, le travail de Rosenstein (1993) sur l'histoire des sécheries de La Llagone et de La Cabanasse (Cerdagne française), nous allons nous intéresser aux seuls cas du Pin à crochets et du Sapin issus des Pyrénées-Orientales.

TABEAU I L'utilisation de graines résineuses en France durant une partie du XIX^e siècle
(sources des chiffres : Thil, 1884)

Essence	Masse de graines désaillées utilisées en France (kg)			Observations
	1824	1853	1884	
Pin sylvestre	6 000	15 500	15 514	Les transferts de graines de Pin sylvestre ont été considérables et multi-directionnels. Une étude particulière leur sera consacrée dans le cadre de l'étude de la diversité de cette essence qui devrait prochainement débiter. En France, outre les Pyrénées-Orientales comme on va le voir, provenances de Lozère, du Puy-de-Dôme, du Cantal (sécherie à Murat ⁽¹⁾), des Hautes et Basses-Alpes mais vite marginales pour ces deux départements. Complément — important — de Darmstadt, pin connu pour sa médiocrité de forme, et Haguenau (régions alors allemandes) pour toute la France. Outre les zones de montagne, les Bassins parisiens et ligériens (Orléans, Sologne...) ont été reboisés en Pin sylvestre de provenances locales (sécherie à Fontainebleau) ou lointaines (Haguenau ou Riga ⁽²⁾).
Épicéa	—	5 500	2 390	10 t en 1870. Vient de Bavière et d'Autriche essentiellement. De 1842 à 1860, une sécherie pour l'Épicéa en Chartreuse (utilisation dans l'Isère seulement).
Sapin	—	1 690	940	Massif central (Murat), Vosges (Gérardmer) et Aude, de préférence dans ce dernier département pour les sites de reboisement plutôt méridionaux. Voir ci-après.
Mélèze	—	320	7 072	Quasi-totalité du Tyrol (quelques récoltes à Modane et Briançon).
Pin d'Alep	—	20	1 906	Sécherie à Aubagne depuis 1843. Récoltes sur Aubagne et dans le Luberon.
Pin laricio de Corse . . .	—	5	382	Récolte en Corse ⁽³⁾ . Zone d'Evisa réputée.
Pin cembro	—	5	3 295	Basses-Alpes. En 1882, le commerce russe (Nijni-Novgorod) a fait des offres importantes. Suivies d'accord et pour quelle utilisation ?
Pin à crochets	—	—	4 894	Pyrénées-Orientales, Savoie et Hautes-Alpes : voir ci-après.
Pin maritime	—	—	13 222	Sud-Ouest et Corse, Fontainebleau et Sarthe avant l'hiver 1879-80 qui détruisit cette essence dans ces zones.
Pin noir d'Autriche . . .	—	—	4 776	Récolte dans l'Empire austro-hongrois (Autriche, ex-Yougoslavie). 12 t en 1874. Des récoltes dès 1915 dans les premiers boisements artificiels fructifères (dans l'Yonne mais traitées dans les Pyrénées-Orientales...).
Pin laricio de Saint-Guilhem (sic vers 1880 = Pin de Salzmann)	—	—	70	Récolte dans le Gard et l'Ardèche alors que Saint-Guilhem est dans l'Hérault. Au début du XX ^e siècle, des récoltes, traitées à La Cabanasse, ont aussi eu lieu en Conflent (Pyrénées-Orientales).
Cèdre de l'Atlas	—	—	35	Sous forme de cônes, directement d'Algérie.

(1) Elle fonctionnait encore au début de la Deuxième Guerre mondiale.

(2) On dit même (Grand-Mesnil, 1987) que les peintres de Barbizon accusèrent l'inspecteur local « de souiller le sol gaulois de pins moscovites... ».

(3) « Les cônes sont séchés en les introduisant dans les fours des boulangers quelques heures après en avoir retiré le pain » (Thil, 1884).

LE PIN À CROCHETS

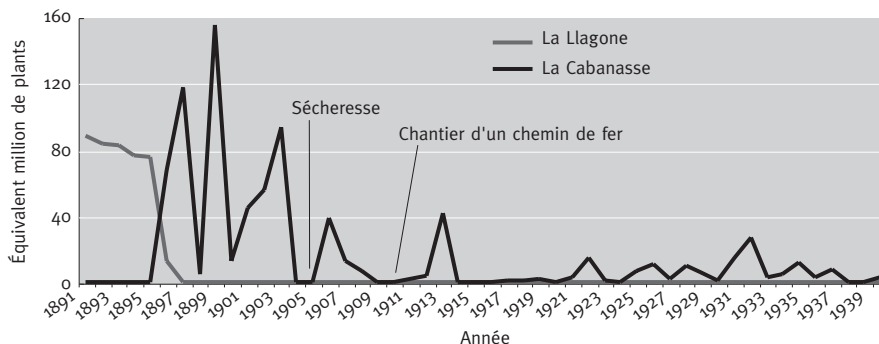
Les pineraies de Pins à crochets, parce que subalpines donc potentiels pâturages estivaux, ont longtemps été des espaces de déboisement. Dans les Pyrénées, dès les XIV^e et XV^e siècles, des hauts de vallées entiers sont déjà pratiquement déboisés (Bonhôte et Vernet, 1988). Ce déboisement a été réalisé, essentiellement, au détriment du Pin à crochets et du Pin sylvestre qui a, lui, très souvent complètement disparu (Bartoli, 1998). Aujourd'hui, toutes les pineraies de Pin à crochets forment des habitats visés par la directive 92/43 CEE du 21 mai 1992 dite directive "Habitats". Il est donc indispensable de mieux connaître l'histoire de ces pineraies, leur diversité génétique et leur évolution. Les recherches historiques ont révélé de fortes surprises.

Les flux de graines à partir des Pyrénées

Quand il a fallu recréer des forêts, le besoin de disposer d'une espèce frugale adaptée aux hautes altitudes a très souvent conduit au choix du Pin à crochets. L'Administration crée, en 1861, la sécherie de La Llagone entre Mont-Louis et Font-Romeu pour utiliser la grande ressource en Pin à crochets existant dans les Pyrénées-Orientales et utiliser largement cette espèce dans tous les massifs montagneux. Il est toutefois étonnant que les ressources pyrénéennes aient été quasi exclusivement exploitées à cette fin alors que cette essence est présente dans les Alpes du Sud. De 1862 à 1866, une sécherie avait bien fonctionné à Briançon ; Thil (1884) nous donne la raison de sa brève existence : « *tous les hommes valides émigrent en hiver pour faire du colportage. Ce commerce leur rapporte plus que l'industrie du ramassage des cônes* ». Vers la même période, une sécherie fournissant une petite production de Pins à crochets a fonctionné à Modane (Savoie). Dans les Hautes-Alpes, un gros effort de récolte fut encore organisé entre 1875 et 1881, avec séchage au soleil cette fois et, ce, à hauteur moyenne de 250 kg de graines par an, soit tout de même de quoi produire plus de 6 millions de plants.

Mais, à partir de 1882-83, ce furent les Pyrénées-Orientales qui assurèrent la totalité de l'approvisionnement des boisements français en Pin à crochets. Les besoins étaient couverts par mise en adjudication auprès d'entreprises grossistes qui possédaient des hangars. Mais les récolteurs — plusieurs dizaines de personnes — étaient payés à un prix dérisoire. À partir de 1899, les récoltes sont effectuées par des ouvriers directement payés par l'Administration. Les quantités de graines traitées sont vite considérables. En 1899, 6 t de graines sont produites, de quoi faire 150 millions de plants et reboiser environ 15 000 ha. Nous estimons la densité de plantation à 10 000 plants/ha bien que, souvent, la technique du semis direct, grosse consommatrice de graines, fût utilisée.

FIGURE 1
LES QUANTITÉS DE PIN À CROCHETS TRAITÉES DANS LES SÉCHERIES
DES PYRÉNÉES-ORIENTALES DE 1891 À 1940



On mesure là, à nouveau, une petite partie — nous parlons du seul Pin à crochets — de ce qu'a été l'effort de reboisement et ce que devait être l'organisation mise en place. Les chiffres des récoltes peuvent aussi nous renseigner sur la météorologie ou les grands événements sociologiques : sur la figure 1 (p. 546), on note que les années sans récolte sont dues soit à des sécheresses soit à... la création d'une voie ferrée (le train de Cerdagne) employant, à salaires élevés, toute la main-d'œuvre disponible. Train qui permet encore d'améliorer les exportations, voire les importations, de graines (voir dans le tableau I, p. 545, le cas du Pin noir).

Ces graines ont surtout été exportées — environ à hauteur de 70 % des récoltes — vers les gigantesques chantiers de reboisement de l'Aigoual et des Alpes du Sud, le reste étant utilisé sur place. Le tableau II montre une partie du transfert de matériel génétique pour une année de récolte.

TABLEAU II **Une partie des expéditions des graines de Pin à crochets de 1891-1892 à partir de la sécherie de La Llagone**

Destinataire	Quantité (kg de graines)	Équivalent nombre de plants (millions)	Lieu d'utilisation
Vaucluse (Malaucène)	350	8,75	Pour le Mont Ventoux
Vaucluse (Sault)	88	2,20	<i>idem</i>
Hautes-Alpes (Savines)	136	3,40	Arrondissement d'Embrun
Hautes-Alpes (Embrun)	114	2,85	<i>idem</i>
Direction des Forêts	50	—	Pour les tests de germination
Lozère (Florac)	44	1,10	Pour le Mont Aigoual
Gard (Le Vigan)	432	10,80	<i>idem</i>

Les conséquences sur la diversité génétique

• Les populations de départ

Même si ce n'est le cas que depuis quelques siècles — Bonhôte et Vernet (1988) datent les premiers grands déboisements du XIV^e siècle — la diversité des populations source est, *a priori*, déjà malmenée au moment où on l'utilise. Dans cette phase, vite drastique, des déboisements des pineraies de Pins à crochets, on retrouve les principaux facteurs qui expliquent comment la diversité génétique a pu être mise à mal :

- quasi-destruction des habitats, donc de la ressource génétique absolue,
- séparation géographique des populations interdisant toute possibilité de brassage des gènes,
- et, souvent, constitution d'îlots relictuels de faible taille pouvant entraîner une dérive génétique.

Au moment des transferts, sont utilisées des graines non “des Pyrénées” mais d'une partie des Pyrénées orientales. Or, pour cette essence, Cantegrel (1983) a montré qu'il existe un cline génétique important le long de cette chaîne. Toutefois, en observant les bordereaux de récoltes, on note que, lors des années de forte cueillette, bon nombre de forêts sont parcourues (19 pour l'année 1899), ce qui assure un bon brassage. Par contre, le nombre de peuplements fut plus limité après la guerre de 1914-18 du fait de la diminution des besoins. Les récoltes avaient alors

lieu sur des surfaces plus restreintes. La diversité des graines introduites était certainement inférieure à celle existant dans les populations sources.

Une autre particularité génétique de ces récoltes exportées est à signaler. Rien ne dit qu'il s'agisse vraiment de Pins à crochets purs, car l'introgression entre cette espèce et le Pin sylvestre est forte dans cette région. On peut penser que, pour des raisons de facilité d'accès, les récoltes ne concernaient pas les zones les plus hautes constituées de Pins à crochets purs. En 1989, Lauranson montre que, dans la partie haute de la zone d'introgression (entre Pin sylvestre et Pin à crochets) de la forêt communale d'Osséja (zone très récoltée vers 1900), se trouvent de nombreux individus de type morphologique Pin à crochets — ceux récoltés — avec des profils de type Pin sylvestre quant à leur teneur en une molécule phénolique. En exportant des graines de Pins à crochets des Pyrénées-Orientales vers les Alpes, on y a vraisemblablement exporté des gènes de Pin sylvestre.

- *Les populations réceptrices*

Quelle fut l'importance relative de cet apport de gènes pyrénéens ?

L'enquête de Daubrée (1912) donne une idée précise de l'état des peuplements français en 1908. Avant toute action de reboisement et toutes forêts confondues, pour la totalité de l'arrondissement d'Embrun, on dénombrait 3 700 ha de pineraies de Pins à crochets. Comme on l'a vu, en 1892, 250 kg de graines ont été reçus, de quoi planter environ 600 ha soit, pour cette seule année, un supplément de 16 %. Même si une partie des plantations fut réalisée avec du matériel de provenance locale (jusqu'en 1884 peut-on penser), il y a une forte présomption qu'il y ait, au moins dans cette zone des Alpes du Sud, plus de gènes de Pins à crochets, voire de Pins sylvestres pyrénéens, que de gènes de Pins à crochets alpins...

Y a-t-il des différences génétiques connues entre les populations de Pin à crochets des Alpes et celles des Pyrénées ?

À notre connaissance, le seul travail cherchant à comparer des populations de Pins à crochets des Alpes et des Pyrénées est celui de Lauranson et Lebreton (1991). Une population du Valais suisse, à l'indigénat certain, une autre en Haute-Maurienne (Savoie) également indigène (Suiffet, communication personnelle), et deux populations pyrénéennes (Osséja et Gavarnie), autochtones elles aussi, ont été échantillonnées. La comparaison des populations a été faite à l'aide du marqueur phénolique déjà cité. Pour les auteurs, « *les résultats obtenus pourraient signifier que le(s) gène(s) contrôlant la synthèse de quercétine existerait sous deux formes alléliques [mais] bien que la fréquence allélique varie, il n'est pas possible de reconnaître l'origine des populations étudiées d'après les valeurs observées pour [le marqueur]* ».

Par contre, on ne peut être que troublé par l'observation de E. Guinier qui, dès 1901, notait que « *les sujets issus des graines fournies par la sécherie de La Llagone diffèrent notablement de ceux que produisent les semis des graines des sécheries de Briançon et de Modane* ». Cette différence morphologique peut toutefois venir du fait que ce ne sont pas des pins à crochets purs que Guinier a observé mais des individus pyrénéens introgressés. Cela incite à souhaiter que de nouvelles études soient menées à l'aide d'autres marqueurs moléculaires plus polymorphes sur les populations françaises de Pins à crochets. Il sera alors essentiel de travailler simultanément sur plusieurs populations d'origine bien identifiée.

Aucune information génétique n'est disponible sur la petite population naturelle de Pins à crochets qui subsistait encore au Mont Ventoux à l'époque des reboisements RTM. Son étiage a dû être de 80 ha (Thinon, 1978) mais, protégée depuis le milieu du XIX^e siècle, elle a atteint 250 ha vers 1900 (Roux, 1966). Elle a un très fort caractère patrimonial car, depuis des millé-

naires, elle se trouvait loin de toute autre population de cette espèce. Elle est actuellement entourée de près de 1 000 ha de plantations de Pins à crochets provenant des graines importées des Pyrénées (voir tableau II, p. 547). Des flux de pollen et de graines peuvent s'établir entre les populations et entraîner un mélange de celles-ci. Or il s'agit d'un habitat prioritaire⁽²⁾ selon la directive "Habitats".

Les introductions arrivent, pour la première fois, à l'âge de leur renouvellement et de nombreuses questions restent en suspens. Les opérations de régénération naturelle vont y mélanger des gènes de façon nouvelle. Si l'introduction de nouveaux variants de Pins à crochets pyrénéens dans les populations alpines peut poser problème en termes d'adaptation locale⁽³⁾, il peut être bénéfique en termes de diversité neutre⁽⁴⁾. En effet, de nombreuses études ont montré que l'introduction d'origines différentes de la même espèce dans une population a pour effet d'augmenter sa diversité génétique ; l'effet de l'introduction pour les populations des Alpes correspond à un renforcement des effectifs et de la diversité neutre. Ce type de méthodes de réenrichissement de populations est utilisé pour consolider des populations en danger (ours dans les Pyrénées). Du point de vue de la simple diversité génétique, il y a eu bénéfice par l'apport de gènes nouveaux dans les populations alpines, mais au détriment des gènes propres aux Alpes.

Une étude récente (Saltonstall, 2002) a montré que l'introduction d'un variant (comme ici le Pin à crochets des Pyrénées) dans un milieu nouveau peut entraîner des invasions. Dans cette étude, il était impossible de distinguer par des critères morphologiques les différents variants, et la prolifération du roseau étudié était expliquée par des changements de milieux dus à l'augmentation de la pollution ou le changement global de climat.

Toutefois, il est très délicat de prédire qu'une espèce va supplanter et remplacer l'espèce ou l'écotype local. En se basant, d'une part, sur l'observation de Guinier qui distingue les Pins à crochets des Alpes et des Pyrénées lorsqu'ils se côtoient, d'autre part, sur l'importance insoupçonnée des transferts de graines des Pyrénées-Orientales vers les Alpes, on ne peut que s'interroger sur les risques que ces introductions font courir aux ressources des Pins à crochets des Alpes.

Les transferts actuels de graines

Le Pin à crochets est soumis au règlement de contrôle des matériels forestiers de reproduction en tant que "qu'essence secondaire"⁽⁵⁾. Il est peu utilisé en reboisement. Des progrès récents de choix raisonnés de provenances ont été faits. Sont utilisés, pour les Alpes, des plants issus des peuplements de Cervières (Hautes-Alpes) dont l'indigénat est attesté (Denis, communication personnelle), pour les Pyrénées, des plants issus des Pyrénées-Orientales ou, mieux, des plants mis en contrat de culture à partir de récoltes locales pour la commune d'Arette (Pyrénées-Atlantiques).

Si l'on a clairement gardé en mémoire le fait que nombre des pineraies de Pins à crochets des Alpes sont d'origine artificielle, le fait que cette origine ne soit pas alpine semble avoir été oublié. Les flux de pollen et de graines vont entraîner une homogénéisation des populations. Les futurs Pins à crochets ne seront pas les mêmes que ceux des Pyrénées mais plus tout à fait les mêmes que ceux des Alpes avant les travaux de RTM. Se pose alors la question de ce que l'on conserve et pourquoi ?

(2) Il s'agit de l'habitat 9430-6* (Rameau *et al.*, 2001).

(3) Dans un environnement donné, une espèce peut développer des modifications qui lui permettent de perdurer et de se reproduire.

(4) Partie de la diversité génétique qui n'est pas soumise aux modifications de l'environnement.

(5) Arrêté du 28 novembre 1991.

LE SAPIN

Le Sapin de l'Aude, une provenance utilisée depuis longtemps dans toute la France

Il nous semble que, bien souvent, l'on sache peu que nombre de sapinières ont été plantées ou semées et que, en outre, la provenance en est bien souvent allochtone. L'examen, toujours partiel, des archives des sécheries montre que ce phénomène ancien est en effet très fréquent et intéresse toute la France.

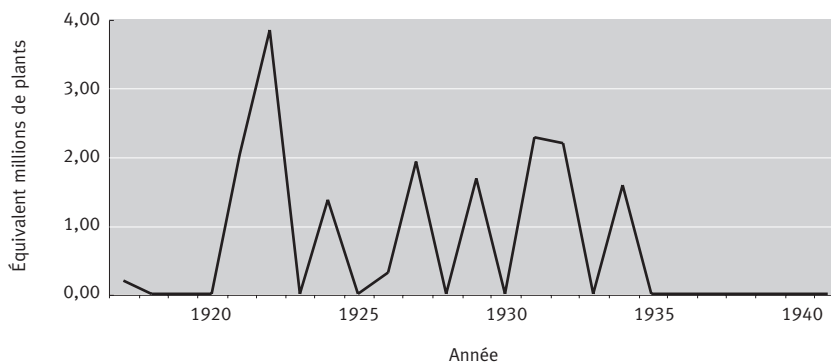
Les très belles sapinières de l'Aude sont très proches de la sécherie de La Cabanasse. C'est à Espezel (Aude), qu'étaient d'abord préparés les cônes. Ils subissaient la fin du traitement à La Cabanasse avant d'être expédiés vers les chantiers de boisement. En France, ce sapin est utilisé depuis très longtemps car il avait été jugé qu'il résisterait mieux au soleil et aux gelées que celui des Vosges.

La sécherie de La Cabanasse livrait beaucoup dans le Massif central, tout particulièrement en Margeride (Lozère et Cantal) ou en Montagne Noire (Tarn et Aude). En fait, toute la France était approvisionnée par l'Aude. En Normandie, en utilisant des marqueurs terpéniques, Pastuszka et Vallance (1999) ont « conforté l'hypothèse d'introductions multiples en mélange avec l'origine locale » dont, en particulier, une origine pyrénéenne. Mais aussi des origines des Vosges comme le montre la figure 3 (p. 552) dans laquelle "Normandie" correspond à un peuplement de Sapin de cette région mais non, pour autant, de cette provenance.

Il existait aussi deux sécheries pour traiter le Sapin du Massif central à Murat (Cantal) et La Chaise-Dieu (Haute-Loire). Celle de Murat, en principe dévolue au Pin sylvestre, a produit également de très fortes quantités de graines de Sapin — 3,3 t/an soit 5 millions de plants de 1862 à 1869 — car il en « existe de grands massifs aux alentours » (Thil, 1884). Nous supposons qu'une grande partie de l'utilisation a été locale mais ce qui suit⁽⁶⁾ montre que le Sapin du Cantal ou celui de l'Aude n'ont pas été les seuls à être installés dans les forêts du Massif central. En 1899, dans la forêt communale d'Allanche (Cantal), face au succès de l'introduction de Pin sylvestre et profitant de cet abri pour créer — reconstituer ? — des sapinières, il était prévu de récolter des graines de Sapin dans la forêt domaniale de Murat. Cela n'a pu se faire

FIGURE 2 QUANTITÉS DE SAPIN DE L'AUDE PRÉPARÉES PAR LA SÉCHERIE DE LA CABANASSE DE 1915 À 1941

Les aléas climatiques expliquent les variations interannuelles des fructifications donc des récoltes.



(6) Nous remercions J.-P. Jarrot, technicien forestier à Murat, de nous avoir fourni de très précieux renseignements.

et une commande de 40 kg de graines a été passée auprès d'un marchand grainier à Haguenau. Les graines furent aussitôt semées à la volée (environ 1 kg/ha) et forment aujourd'hui une belle sapinière. Ainsi, comme dans nombre de forêts sans doute, se côtoient des Sapins du Cantal, de l'Aude et des Vosges du Nord, tous centenaires et tous réputés locaux.

Cautillac le 15 mars 1899

C^{te} d'Allanche. Monsieur Gambo, grainier à Haguenau Alsace

Je vous prie de vouloir bien expédier le plus tôt possible franco de tous frais, en gare de Neussargues (Cantal), à l'adresse de M. le Maire de la Commune d'Allanche et pour le compte de cette Commune, de la graine de sapin argente (côte 0 + 60 le Kilog? sur votre dernier prix-courant) jusqu'à concurrence d'une dépense totale de 30^f. 4, notée pour et objet par le Conseil Municipal et sur le mode de paiement de laquelle vous voudrez bien avoir l'obligeance de donner vos indications à M. le Maire d'Allanche, en le priant d'intermédiaire de l'expédier que vous allez lui faire.

Veuillez agréer, Sir
Le Directeur des Eaux et Forêts.
A. Caumont

C^{te} de Trizac.

Même lettre que ci-dessus à M. Gambo pour faire expédier à M. le Maire de Trizac en gare de Neussargues (Cantal), de la graine sapin argente, jusqu'à concurrence d'une dépense totale de 20^f. notée par le Conseil Municipal.

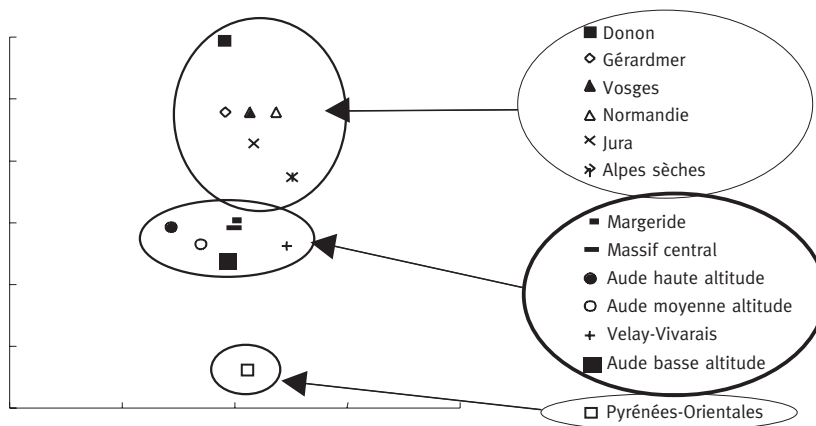
Source: Archives ONF de la sécherie de Murat, Cantal.

Une proximité génétique prouvée entre le Sapin de l'Aude et le Sapin du Massif central

Au vu de ce que l'on vient de dire, on devrait trouver que les populations de l'Aude et une bonne partie de celles du Massif central sont génétiquement très similaires. C'est bien ce qu'observe Beyhaut (1990) qui a utilisé les terpènes comme marqueurs biologiques de discrimination des diverses provenances étudiées. La figure 3 (ci-dessous) montre les rapprochements que les analyses terpéniques réalisées dans divers peuplements classés porte-graines permettent de mettre en évidence.

FIGURE 3

LES TROIS GROUPES DE POPULATIONS FRANÇAISES DE SAPIN qu'une analyse terpénique permet de distinguer suivant les premiers axes d'une analyse factorielle discriminante (AFD) (d'après Beyhaut, 1990)



Nota :

— la provenance "Normandie" correspond, comme pour les autres, à une situation géographique et non à une provenance génétique ;

— les distances sur les axes sont des distances statistiques relatives entre provenances issues d'analyses statistiques. Il n'y a donc pas d'échelle.

Ces proximités sont-elles dues aux transferts de graines de l'Aude vers le Massif central ou à la similarité génétique de ces provenances pourtant géographiquement éloignées ? Konnert et Bergmann (1995) montrent que les populations de Sapins des Pyrénées sont très différentes de celles du Massif central. Ils proposent en outre deux zones refuges en France dans ces mêmes régions alors que, pour le Jura et les Vosges, ils proposent une origine mixte : Massif central et Italie. Cette hypothèse est en partie en accord avec les résultats terpéniques qui montrent, d'une part, une grande différence entre les populations des Pyrénées-Orientales et les autres populations françaises et, d'autre part, une plus grande proximité des autres régions. Ces résultats soulignent de manière forte les modifications que les transferts de graines font subir à des ressources locales et l'importance de prendre en compte ces transferts dans toute étude de génétique.

En 1927, Prioton estime que toutes les sapinières du Massif central ont subi des introductions de sapins de provenances lointaines. Pour lui, une exception notable : un lambeau de sapinière, au sud du département de l'Aveyron. L'analyse du génome de ces sapins est en cours par un laboratoire de Zvolen (Slovaquie). Cela va permettre d'apprécier cette éventuelle originalité.

Aujourd'hui, l'Aude continue d'être une zone importante de récolte de cônes de Sapin comme le montre le tableau III (ci-après).

TABLEAU III Les récentes récoltes de graines dans les peuplements classés porte-graines de l'Aude (Source: ONF)

Année	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000
Récolte en équivalent nombre de plants (× 10 000)	0	0	0	3,5	2,6	0,07	1,1	1,3	0,07	0

Le problème est que l'Aude est encore pratiquement la seule provenance de Sapin pyrénéen à être récoltée. Ainsi, de 1980 à 2000, aucune des 70 plantations de Sapin réalisées en Haute-Garonne ne venait de source locale alors qu'y existent deux peuplements classés de la provenance "Pyrénées centrales" très probablement génétiquement différente des populations de l'Aude car les palynologues ont trouvé un refuge en Pays basque distinct de celui des Pyrénées orientales (Bartoli, 2001). Là aussi, se posent des questions de rapprochements artificiels de provenances. Cela sans parler, pour les seuls sapins, des pratiques récentes qui peuvent faire voisiner des populations locales, parfois relictuelles (par exemple en Montagne de Lure dans les Alpes-de-Haute-Provence) et des sapins méditerranéens (Sapin de Nordmann ou Sapin de Bornmüller). Vallance (1999) qualifie ces actions « *d'imprudentes ou néfastes* ».

DISCUSSION

L'importance absolue et l'importance relative des transferts de graines nous ont stupéfiés. Les informations issues des archives des sécheries se révèlent essentielles pour les scientifiques et les forestiers qui doivent gérer la conservation des ressources génétiques des arbres. Les éléments présentés ici sont très partiels et il y a là, à l'évidence, un travail à poursuivre.

Se posent des questions de naturalité : il est facile d'être leurré par des peuplements d'origine pyrénéenne plus que centenaires et couvrant des versants entiers des Alpes, versants plantés ou versants couverts de recrus "naturels". Recrus alors à considérer comme "envahissants" comme peut l'être l'Épicéa dans les Pyrénées (Bartoli, 2001), essence dans ce cas tout à fait allochtone. Les praticiens de terrain ne doivent pas ignorer les provenances de leurs habitats "naturels"⁽⁷⁾.

Se posent des questions d'interprétation de diversité génétique : les généticiens devront prendre grand soin d'échantillonner dans des populations à l'indigénat certain. En effet, cette méconnaissance de l'importance de ces transferts peut entraîner des conclusions erronées sur la structuration de la diversité neutre, sur la diversité inter- et intra-population d'une espèce, sur son histoire postglaciaire, sur le choix de peuplements porte-graines... Par exemple, il est absolument évident que toute étude de diversité génétique du Pin sylvestre en France ne peut s'abstraire d'un travail historique préalable particulièrement bien documenté.

Il faut bien avouer que les effets de certaines pratiques actuelles pourraient ne pas avoir « *que des effets heureux* » (Vallance, 1999) ; plantation en grande quantité de Hêtre de Roumanie, choix d'origines "abondantes" au détriment de celles locales, culture de Peupliers s'hybridant avec le Peuplier noir de nos ripisylves, très forte utilisation de la provenance de Chêne rouvre du seul massif de Bercé (Sarthe). Ces cas, ceux mis en évidence au travers des archives des sécheries et bien d'autres, montrent que la conservation des ressources génétiques des arbres français pose des problèmes qui ont été largement sous-estimés. Comme le note Baudière

(7) Lors de la dénomination des habitats selon la nomenclature CORINE Biotopes, un peuplement de provenance d'origine étrangère au massif devrait être déterminé par un code qui permette de signaler cette fausse naturalité.

(2002) : « On ne peut manquer d'être interpellé, confronté à ces données nouvelles d'anthropochorologie, par le fait que bon nombre d'espèces risquent désormais de se trouver dans un statut de promiscuité favorable à des échanges de gènes, sans savoir, a priori, si le dépaysement peut être susceptible ou non d'induire l'évolution du genre sur une voie dont nul ne peut présager quel en sera le devenir ». En effet, ces transferts risquent, à terme, de gommer toute la structuration de la diversité génétique des espèces, que celle-ci soit mesurée sur la base de marqueurs moléculaires ou à l'aide de caractères directement liés à l'adaptation.

Les forestiers se sont largement et depuis longtemps engagés dans les processus de conservation des ressources génétiques via des réseaux de conservation *in situ* (dont un pour le Sapin pectiné) et par la ratification de la charte nationale pour la gestion des ressources génétiques. Il est important de pouvoir conserver la structure géographique actuelle qui est le fruit d'une très lente coévolution entre le milieu et les populations de l'espèce.

Michel BARTOLI

Mission Forêts de Montagne
OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
23bis, Boulevard Bonrepos
F-31000 TOULOUSE
(michel.bartoli@onf.fr)

Brigitte DEMESURE-MUSCH

Conservatoire des ressources génétiques forestières
OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
Centre INRA
F-45160 ARDON
(brigitte.musch@onf.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- ARBEZ (M.). — Mettre en œuvre une politique publique et privée de conservation des ressources génétiques forestières. *In* : Conserver les ressources génétiques forestières en France / E. Teissier du Cros coord., pp.1-2. — INRA-DIC, 1999. — 60 p.
- ARBEZ (M.). — Les Ressources génétiques forestières en France. Tome 1 : les conifères. — INRA-BGR, 1987. — 236 p.
- BARTOLI (M.). — Le Pin sylvestre en Vallée de Barèges. — *Pyrénées*, n° 195, 1998, pp. 193-199.
- BARTOLI (M.). — Protection de la diversité génétique des arbres pyrénéens et amélioration de sa gestion. — Toulouse : ONF - Mission Forêts de montagne, 1999. — 42 p.
- BARTOLI (M.). — Quand les gènes vont et viennent, l'introgession entre le Pin sylvestre et le Pin à crochets. — *La Garance Voyageuse*, 46, 1999, pp. 31-34.
- BARTOLI (M.). — Réflexions sur la gestion de la diversité génétique du Sapin et la place de l'Épicéa dans les Pyrénées. — *Revue forestière française*, vol. LIII, n° spécial "Gestion de la biodiversité ; réalisations concrètes", 2001, pp. 141-148.
- BARTOLI (M.), LARGIER (G.). — Les Arbres pyrénéens en questions. — *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, n° 32, 1998, pp. 29-32.
- BAUDIÈRE (A.). — Préface de "Eragrostis de France et de l'Europe occidentale". — R. Portal, 2002. — 432 p.

- BEYHAUT (G.). — Étude de la variabilité géographique du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans son aire naturelle française. — INRA ; Université de Pau, 1990. — 38 p. (DEA).
- BONHOTE (J.), VERNET (J.-L.). — La Mémoire des charbonnières (Aston, Haute Ariège). — *Revue forestière française*, vol. XL, n° 3, 1988, pp. 197-212.
- CANTEGREL (R.). — Le Pin à crochets pyrénéen : biologie, biochimie, sylviculture. — *Acta biologica montana*, n° 2-3, 1983, pp. 87-330.
- CAUDERON (A.). — Préface de “Les ressources génétiques forestières en France”. Tome 1 : les conifères. — INRA-BRG, 1987. — 236 p.
- DAUBRÉE (L.). — Statistiques et Atlas des forêts de France. — Imprimerie nationale, 1912. — 2 tomes.
- FADY (B.), FOREST (I.), HOCHU (I.), RIBIOLLET (A.), BEAULIEU (J.-L. de), PASTUSZKA (P.). — Genetic differentiation in *Abies alba* Mill. populations from southeastern France. — *Forest genetics*, vol. 6, n° 3, 1999, pp. 129-138.
- GEBHART (F.). — Mise en valeur des terres incultes du Massif central de la France. — Berger-Levrault, 1890. — 16 p.
- GUINIER (E.). — Le Pin à crochets et son utilisation comme essence primordiale et améliorante. — *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté*, vol. VI, 1901, pp. 112-120.
- JALUT (G.), GALOP (D.), BELET (J.-M.), AUBERT (S.), ESTEBAN-AMAT (A.), BOUCHETTE (A.), DEDOUBAT (J.-J.), FONTUGNE (M.). — Histoire des forêts du versant Nord des Pyrénées au cours des 30 000 dernières années. — *Bulletin de la Société botanique de France*, 5, 1998, pp. 73-84.
- KREMER (A.). — Changements climatiques et diversité génétique. — *Revue forestière française*, vol. LII, n° spécial “Conséquences des changements climatiques pour la forêt et la sylviculture”, 2000, pp. 91-98.
- KONNERT (M.), BERGMANN (F.). — The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, *Pinaceae*) in relation to its migration history. — *Pl. Syst. Evol.*, 196, 1995, pp. 19-30.
- LAURANSON (J.). — Exploration de la diversité biochimique chez les conifères : contribution à l'étude de l'hybridation *Pinus uncinata* Ram. x *Pinus sylvestris* L., et à la connaissance du complexe spécifique *Pinus nigra* Arn. . — Université de Lyon I, 1989. — 270 p. (Thèse de Doctorat).
- LAURANSON (J.), LEBRETON (P.). — Flavonoid variability within and between natural populations of *Pinus uncinata*. — *Biochemical Systematics and Ecology*, vol. 19, n° 8, 1991, pp. 659-664.
- MARTIN (B.). — Conservation et gestion des ressources génétiques. — *Revue forestière française*, vol. XXXVIII, n° spécial “Amélioration génétique des arbres forestiers”, 1986, pp. 240-246.
- NÈGRE (M.). — Les Reboisements du massif de l'Aigoual. — Société d'Études des Sciences naturelles de Nîmes, 1931. — 135 p.
- OFFICE NATIONAL DES FORÊTS. — Éléments techniques relatifs aux fructifications et aux semences des arbres forestiers. Note 93 T 84. — ONF - Service Graines et Plants, 1993.
- PASTUSZKA (P.), VALLANCE (M.). — Analyse de l'origine de quelques peuplements normands de Sapin pectiné. — ONF ; INRA, 1999. — 6 p.
- PRIOTON (J.). — Une sapinière du Rouergue. — Montpellier, 1927. — 16 p.
- RAMEAU (J.-C.), CHEVALLIER (H.), BARTOLI (M.), GOURC (J.). — Cahiers d'habitats Natura 2000. Tome 1 : Habitats forestiers. — Paris : La Documentation française, 2001. — Vol. 1 : 339 p. ; vol. 2 : 423 p. + CD.
- ROSENSTEIN (J.-M.). — La Lagone, La Cabanasse, histoire de deux sécheries de graines forestières dans les Pyrénées-Orientales. — ONF Perpignan, 1993. — 80 p.
- ROUX (B.). — Le Pin à crochets naturel du Ventoux de la forêt communale de Bédoin. — *Revue forestière française*, vol. XVIII, n° 5, 1966, pp. 328-334.
- SALTONSTALL (K.). — Criptic invasion by a non-native genotype of common reed, *Phragmites australis*, into North America. — *PNAS*, 99, 4, 2002, pp. 2445-2449.
- THIL (A.). — Achat, récolte et préparation des graines résineuses employées par l'Administration des Forêts. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1884, 77 p.
- THINON (M.). — Quelques aspects floristiques et pédologiques de l'incidence écologique des reboisements du Mont Ventoux. — *La Terre et la Vie*, vol. XXXII, sup. 1 “Le massif du Ventoux, Vaucluse, élément d'une synthèse écologique”, 1978.
- VALLANCE (M.). — Effet des pratiques sylvicoles sur les ressources génétiques forestières. In : Conserver les ressources génétiques forestières en France / E. Teissier du Cros coord., pp. 17-21. — INRA-DIC, 1999. — 60 p.

PLUS D'UN SIÈCLE D'INTERVENTION HUMAINE DANS LES FLUX DES GÈNES DES PINS À CROCHETS ET SAPINS FRANÇAIS (Résumé)

À la fin du XIX^e siècle, pour reconstituer les forêts alors en ruine, de considérables transferts de graines (donc de gènes) ont eu lieu à partir de sécheries ou d'achats à l'étranger. Les archives d'une sécherie des Pyrénées-Orientales ayant, à cette époque, traité le Pin à crochets de Cerdagne et le Sapin de l'Aude montrent que ces flux ont été tels qu'ils pourraient déformer la diversité génétique des populations des sites d'accueil. Elles montrent surtout que nombre de Sapins actuellement dans le Massif central ou en Normandie sont d'origine audoise, ce qui conforte les analyses de variabilité génétique faites par ailleurs. De même, une très forte proportion des Pins à crochets présents dans les Alpes du Sud est de provenance pyrénéo-orientale.

MORE THAN A CENTURY OF HUMAN IMPACT ON GENE FLOWS OF FRENCH MOUNTAIN PINES AND FIR TREES (Abstract)

To reconstitute decaying forests at the end of the 19th century, considerable transfers of seed (and therefore of genes) took place from dryer facilities and from abroad. Records from a drying facility in the Eastern Pyrenees which at the time handled the Cerdagne mountain pine and the Aude fir tree, show that these flows may have affected the genetic diversity of the stands on the sites where they were planted. Moreover, they show that many of the fir trees currently found in the Massif Central and in Normandy originate from the Aude area thereby confirming genetic variability analyses performed for other purposes. Similarly, a very high proportion of the mountain pine found in the southern Alps originate from the Eastern Pyrenees.
