



HAL
open science

Variabilité génétique de l'Alisier torminal et du genre Sorbus

Daniel Prat, Catherine Daniel

► **To cite this version:**

Daniel Prat, Catherine Daniel. Variabilité génétique de l'Alisier torminal et du genre Sorbus. Revue forestière française, 1993, 45 (3), pp.216-228. 10.4267/2042/26417 . hal-03443971

HAL Id: hal-03443971

<https://hal.science/hal-03443971>

Submitted on 23 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.

VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DE L'ALISIER TORMINAL ET DU GENRE *SORBUS*

— D. PRAT - Catherine DANIEL —

Le genre *Sorbus* L. renferme une centaine d'espèces réparties dans les zones tempérées de l'hémisphère Nord (Robertson *et al.*, 1991). Certaines de ces espèces peuvent s'hybrider entre elles (Godron, 1874 ; George, 1932a, 1932b ; Issler, 1933...), ou même éventuellement avec des espèces des genres voisins de la sous-famille des *Maloideae*, famille des *Rosaceae*. Ces flux géniques interspécifiques aboutissent vraisemblablement à une organisation génétique particulière. De plus, ces espèces ne forment pas (ou alors très rarement) de peuplements purs, les *Sorbus* ont une faible densité d'individus dans les formations forestières. Aussi les flux de gènes entre individus d'une même espèce risquent d'être réduits. La structure génétique de telles espèces n'est encore que peu étudiée.

Ainsi, les études sur la variabilité génétique des *Sorbus* deviennent nécessaires pour apprécier les principales sources de variation (individu, provenance, espèce) et mettre en évidence les flux géniques. La biologie de la reproduction conditionne la structuration de la variabilité génétique entre populations et à l'intérieur des populations, elle peut avoir des impacts particuliers notamment chez certaines espèces apomictiques ⁽¹⁾ comme il en existe dans le genre *Sorbus* L.

Peu d'études ont été conduites dans le genre *Sorbus* L. (Lanier *et al.*, 1990), toutefois les premières analyses ont porté sur les caryotypes ou garnitures chromosomiques (Liljetors, 1955). Des travaux ont aussi été réalisés sur des caractères morphologiques, bien que leur variabilité dans les stations naturelles soit très liée au milieu environnant et reflète mal la variabilité génétique. Des analyses de la diversité génétique ont enfin été conduites sur quelques espèces à l'aide de marqueurs génétiques, des isoenzymes, peu sensibles aux conditions environnementales. Les principaux résultats obtenus sont présentés ici.

HYBRIDATIONS INTERGÉNÉRIQUES ET INTERSPÉCIFIQUES

L'existence d'hybridations interspécifiques et intergénériques révèle les proximités génétiques de diverses espèces du genre *Sorbus* L. et aussi de genres voisins. L'inventaire de ces hybridations renseigne sur l'organisation génétique des complexes d'espèces correspondants et sur la possibilité de flux géniques entre taxons différents.

La reconnaissance des hybrides interspécifiques est généralement basée sur l'observation morphologique, la morphologie de l'hybride étant intermédiaire ou combinant des caractéristiques des deux espèces. Godron (1874) a constaté la faible fertilité (rares graines viables) de

(1) espèce apomictique : la reproduction peut se faire par apomixie, l'embryon se développe alors à partir d'une seule cellule, généralement diploïde, et sans fécondation.

Connaissance du genre *Sorbus*

certaines formes intermédiaires qu'il a considérées comme des hybrides interspécifiques. La présence de nombreux grains anormaux dans le pollen est aussi une bonne indication d'une origine hybride (Dilleman et De Poucques, 1954 ; Liljefors, 1955).

Dans les conditions naturelles, des hybridations intergénériques ont été observées entre des espèces du genre *Sorbus* L. et des espèces des genres *Amelanchier* Medikus, *Cotoneaster* Medikus (Robertson *et al.*, 1991) et *Pyrus* L. (Krüssmann, 1962 ; Fournier, 1977). Des analyses portant sur de nombreuses caractéristiques morphologiques observées chez les différentes espèces de la sous-famille des *Maloideae* font apparaître une origine polyphylétique du genre *Sorbus* s.l. qui peut être réparti en cinq genres différents (Phipps *et al.*, 1991 ; Robertson *et al.*, 1991) : *Aria* (Persoon) Host, *Chamaemespilus* Medikus, *Cormus* Spach, *Torminalis* Medikus et *Sorbus* L. (la majorité des espèces comme par exemple *Sorbus aucuparia* L. appartiennent à ce genre). Kovanda (1961) a proposé le même découpage, mais au niveau de sous-genres, et en utilisant des noms parfois différents. Selon la taxonomie de Robertson *et al.* (1991), des hybridations intergénériques sont possibles entre les genres *Sorbus* L. et *Photinia* Lindley (redéfini par Robertson *et al.*, 1991, considéré ailleurs comme *Aronia* Med.), entre les genres *Aria* (Persoon) Host d'une part, et *Chamaemespilus* Medikus, *Cormus* Spach, *Sorbus* L. et *Torminalis* Medikus d'autre part (Robertson *et al.*, 1991). Dans la suite de ce document, le genre *Sorbus* L. est considéré au sens large sans tenir compte des genres redéfinis par Robertson *et al.* (1991) et une partie de ces hybrides est présentée au niveau interspécifique.

Différents hybrides interspécifiques ont été décrits par Hedlung (1901) dans sa monographie du genre *Sorbus*. Certains (tableau I, ci-dessous) sont bien caractérisés et signalés dans les Flores (De Langhe *et al.*, 1973 ; Fournier, 1977 ; Rameau *et al.*, 1989). *Sorbus aria* (L.) Crantz est l'espèce présente en France qui produit le plus d'hybrides différents. Des hybrides entre les mêmes espèces ont été décrits avec des noms différents. *Sorbus domestica* L., au contraire, ne s'hybride pas avec les autres espèces.

Tableau I Exemples d'hybrides interspécifiques de *Sorbus* L.

Croisement	Hybride
<i>S. aria</i> (L.) Crantz × <i>S. aucuparia</i> L.	<i>S. × thuringiaca</i> (Isle) Fritsch <i>S. × semipinnata</i> (Roth) Hedl. <i>S. × quercifolia</i> Hedl.
<i>S. aria</i> (L.) Crantz × <i>S. chamaemespilus</i> (L.) Crantz	<i>S. × erubescens</i> Kerner
<i>S. aria</i> (L.) Crantz × <i>S. mougeotii</i> Soyer-Willemet et Godron	<i>S. × arioides</i> Michalet
<i>S. aria</i> (L.) Crantz × <i>S. torminalis</i> (L.) Crantz	<i>S. × confusa</i> Gremli <i>S. × semiincisa</i> Borbas <i>S. × eximia</i> Kovanda
<i>S. aucuparia</i> L. × <i>S. mougeotii</i> Soyer-Willemet et Godron	
<i>S. chamaemespilus</i> (L.) Crantz × <i>S. mougeotii</i> Soyer-Willemet et Godron	<i>S. × hostii</i> (Jacq.) Koch.
<i>S. latifolia</i> (Lam.) Pers. × <i>S. torminalis</i> (L.) Crantz	<i>S. × torminaloides</i> Ry

Les hybrides sont plus facilement identifiables lorsqu'ils sont à la première génération d'hybridation, mais leurs descendances lorsqu'elles proviennent de reproduction sexuée (croisement entre individus hybrides ou croisement entre l'hybride et une forme parentale) ne sont généralement pas reconnues en raison des disjonctions et recombinaisons des caractères élémentaires. Godron (1874) signale ainsi plusieurs retours aux formes typiques des espèces pures dans les descendances des hybrides. L'hybridation peut mener à de l'introgession⁽²⁾, les individus possédant alors des gènes de chaque espèce parentale en proportion variable. L'hybridation

(2) introgession : transfert d'une partie du matériel génétique d'une espèce dans une autre.

interspécifique peut aussi aboutir à la création de nouvelles espèces qui maintiennent les caractéristiques morphologiques intermédiaires entre les espèces d'origine en se multipliant par semis (souvent après un doublement du nombre chromosomique, ce qui restaure la fertilité ; ou par un processus apomictique). Ainsi, plusieurs espèces produisant des graines viables en quantité ont des origines hybrides et sont parfois appelées hybrides fixés, ce sont les cas par exemple de *Sorbus hybrida* L., *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers., *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. et *Sorbus mougeotii* Soyer-Willemet et Godron.

Tableau II Nombres chromosomiques et constitutions génomiques de quelques espèces et hybrides de *Sorbus* L. (d'après Liljefors, 1953, 1955 ; Darlington et Wylie, 1955 ; Hull et Smart, 1984 ; Kovanda, 1984 ; Sell, 1989 ; Warburg et Karpati, 1968)

Espèce	Nombre chromosomique	Constitution * génomique
<i>S. alnifolia</i> (S. et Z.) K. Koch	34	
<i>S. americana</i> Marshall	34	
<i>S. aria</i> (L.) Crantz	34	AA
<i>S. aucuparia</i> L.	34	BB
<i>S. × confusa</i> Gremli	34	
<i>S. chamaemespilus</i> (L.) Crantz	34, 51, 68	CC, CCC, CCCC
<i>S. domestica</i> L.	34	
<i>S. × eximia</i> Kovanda	34, 68	
<i>S. graeca</i> (Spach) Kotschy	34	
<i>S. latifolia</i> (Lam.) Pers.	34	
<i>S. quercifolia</i> Hedl.	34	
<i>S. torminalis</i> (L.) Crantz	34	TT
<i>S. semiincisa</i> Borbas	34	
<i>S. aria</i> (L.) Crantz × <i>S. aucuparia</i> L.	34	AB
<i>S. vagensis</i> Wilmott	34	
<i>S. arranensis</i> Hedl.	51	AAB
<i>S. aucuparia</i> L. × <i>S. intermedia</i> (Ehrh.) Pers.	51	ABT
<i>S. aucuparia</i> L. × <i>S. hybrida</i> L.	51	ABB
<i>S. bristoliensis</i> Wilmott	51	
<i>S. lancifolia</i> Hedl.	51	AAB
<i>S. leyana</i> Wilmott	51	AAB
<i>S. minima</i> (A. Ley) Hedl.	51	AAB
<i>S. neglecta</i> Hedl.	51	AAB
<i>S. porrigentiformis</i> E.F. Warburg	51, 68	
<i>S. subpinnata</i> Hedl.	51	AAB
<i>S. teodori</i> Liljefors	51	ABB
<i>S. anglica</i> Hedl.	68	
<i>S. decora</i> (Sarg.) Schneid.	68	
<i>S. devoniensis</i> E.F. Warburg	68	
<i>S. eminens</i> E.F. Warburg	68	
<i>S. hybrida</i> L.	68	AABB
<i>S. intermedia</i> (Ehrh.) Pers.	68	AATT
<i>S. leptophylla</i> E.F. Warburg	68	
<i>S. meinichii</i> (Lindeb.) Hedl.	68	ABBB
<i>S. mougeotii</i> Soyer-Willemet et Godron	51, 68	AAAB
<i>S. obtusifolia</i> (DC.) Hedl.	68	
<i>S. pseudofennica</i> E.F. Warburg	68	
<i>S. rupicola</i> (Syme) Hedl.	68	AAAA
<i>S. salicifolia</i> (Hartman) Hedl.	68	AAAA
<i>S. subsimilis</i> Hedl.	68	AAAB
<i>S. sudetica</i> (Tausch) Fritsch	68	

* Selon Liljefors (1955).

CYTOGÉNÉTIQUE

Les caryotypes sont des caractéristiques des espèces, qui concernent à la fois le nombre et la forme des chromosomes. L'étude la plus complète dans le genre *Sorbus* L. a été réalisée par Liljefors (1955). Les nombres chromosomiques observés chez les espèces étudiées sont de $2n = 34$, $3n = 51$, et $4n = 68$ (tableau II, p. 218), ce qui montre une série polyploïde, comportant un niveau triploïde inapte à la reproduction sexuée, le nombre chromosomique de base étant 17.

La plupart des formes triploïdes et tétraploïdes présentent des anomalies lors des appariements chromosomiques à la méiose. Des univalents et des multivalents⁽³⁾ sont observés, ce qui aboutit à la formation de gamètes aberrants et non viables.

L'analyse cytologique de plusieurs espèces et aussi de quelques individus obtenus par hybridation interspécifique révèle l'existence dans le genre *Sorbus* L. de quatre génomes différents, notés A [*Sorbus aria* (L.) Crantz], B (*Sorbus aucuparia* L.), C [*Sorbus chamaemespilus* (L.) Crantz] et T [*Sorbus torminalis* (L.) Crantz] par Liljefors (1955), *Sorbus domestica* L. n'était pas inclus dans cette étude.

REPRODUCTION

La floraison a lieu au printemps, les fruits atteignent leur maturité à l'automne suivant. Les insectes, notamment les Coléoptères, sont des vecteurs de pollen, alors que les fruits sont disséminés surtout par les oiseaux (Rameau *et al.*, 1989 ; Sedgley et Griffin, 1989).

Les décalages phénologiques entre espèces sont parfois insuffisants pour les isoler complètement. Ainsi, des hybridations interspécifiques ont lieu entre plusieurs combinaisons d'espèces dès lors qu'elles se côtoient. L'existence d'espèces diploïdes, triploïdes ou tétraploïdes issues d'hybridations interspécifiques et qui se reproduisent par graines suscite des questions quant à l'origine de ces graines. Seules, certaines formes tétraploïdes peuvent produire des gamètes viables et donc des descendances sexuées fertiles et de même génome.

La biologie de la reproduction chez les *Sorbus* L. a été étudiée par Liljefors (1953). Les espèces polyploïdes se reproduisent par apomixie, des cellules non réduites du nucelle forment un sac embryonnaire à côté de celui qui provient de la mégaspore et qui dégénère. Il s'agit d'une reproduction apomictique par aposporie, l'embryon est alors génétiquement identique à l'arbre mère. Des études plus récentes d'autres espèces ont conduit aux mêmes conclusions (Jankun et Kovanda, 1986, 1988). La pollinisation est nécessaire pour la formation des fruits selon Liljefors (1953), mais pas selon Hedlung (1918) ; toutefois, selon ce dernier auteur, des fruits de forme normale ne sont obtenus qu'après pollinisation. De plus, l'autofécondation ne semble pas possible chez des Sorbiers (Sedgley et Griffin, 1989).

Un cas particulièrement intéressant en France est celui de *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. ou Alisier de Fontainebleau. Plusieurs espèces voisines de *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. et de niveaux de ploïdie variés sont décrites par Sell (1989) dans les Iles britanniques. Cette espèce est diploïde (De Poucques, 1951) et se régénère naturellement et est morphologiquement très semblable à *Sorbus × confusa* Gremlé qui est parfaitement stérile et résulte du croisement de *Sorbus aria* (L.) Crantz et *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. Ces deux formes affines ont longtemps prêté à confusion (Godron, 1874, 1876 ; Guinier, 1936, 1951 ; Dilleman et De Poucques, 1954), elles résultent très probablement, à l'origine, du croisement entre les mêmes espèces. Cependant *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers., du fait de sa fertilité, a un statut d'espèce que n'a pas *Sorbus × confusa* Gremlé.

(3) multivalent : association de plus de deux chromosomes au cours de la méiose.

Cet hybride ne fournit que très rarement des graines, qui de plus ne germent pas, mais son aptitude au drageonnage est plus forte (Guinier, 1951). *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. présente des anomalies dans les méioses et aussi de nombreux grains de pollens mal formés (essentiellement des grains vides), les malformations du pollen sont typiques des hybrides (Dilleman et De Poucques, 1954), ces auteurs en concluent que cet hybride n'est pas encore fixé.

Jankun et Kovanda (1988) ont étudié un autre hybride de *Sorbus aria* (L.) Crantz et *Sorbus torminalis* (L.) Crantz appelé *Sorbus eximia* Kovanda qui existe sous une forme diploïde et une forme tétraploïde, leur morphologie est peu affectée par le niveau de ploïdie. La formation d'un sac embryonnaire non réduit est observée ici aux niveaux diploïde et tétraploïde. Ces auteurs signalent aussi chez *Sorbus aria* (L.) Crantz une tendance à l'apomixie. Ainsi, une reproduction apomictique par aposporie peut exister chez les espèces hybrides, qu'elles soient diploïdes ou polyploïdes. Une reproduction apomictique est rare chez les espèces diploïdes des *Maloideae* (Campbell et Dickinson, 1990). Un tel processus est envisageable chez *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers.

STRUCTURATION DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

La variabilité génétique est considérée ici au niveau du genre, et au niveau de l'espèce. Les caractères morphologiques utilisés en systématique qui permettent l'identification des espèces et qui ont donc une origine génétique ne sont pas présentés ici.

Variabilité génétique interspécifique

Les recherches des flavones O-glycosides chez différentes espèces de *Sorbus* L. n'ont révélé leur présence que chez *Sorbus torminalis* (L.) Crantz et un genre voisin, *Aronia* Med. (Challice et Kovanda, 1978). Les flavones C-glycosides sont rencontrées, au sein du genre *Sorbus* L., uniquement chez *Sorbus torminalis* (L.) Crantz et *Sorbus chamaemespilus* (L.) Crantz ainsi que chez leurs hybrides respectifs (Challice et Kovanda, 1978).

Les profils enzymatiques de l'activité peroxydase révélée après électrophorèse des protéines solubles montrent des différences dans le positionnement des bandes entre les espèces *A. aria* (L.) Crantz, *Sorbus aucuparia* L. et *Sorbus torminalis* (L.) Crantz qui restent reconnaissables malgré un polymorphisme important (Proctor *et al.*, 1989). Selon cette étude, les espèces polyploïdes rencontrées en Angleterre présentent un faible polymorphisme et se répartissent en trois groupes, l'un voisin de *Sorbus aria* (L.) Crantz, correspondant à des formes polyploïdes de ce génome et comprenant entre autres *Sorbus porrigentiformis* E.F. Warburg, un autre dénommé *anglica* correspondant aux hybrides de *Sorbus aria* (L.) Crantz par *Sorbus aucuparia* L. (*Sorbus anglica* Hedl., *Sorbus leyana* Wilmott, ...), et un dernier dénommé *latifolia* correspondant aux hybrides de *Sorbus aria* (L.) Crantz par *Sorbus torminalis* (L.) Crantz comprenant *Sorbus devoniensis* E.F. Warburg, *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers., ... Le nombre de bandes observées dans les zymogrammes de ces deux derniers groupes est plus élevé. Le faible polymorphisme des espèces polyploïdes est à mettre en relation probablement avec leur mode de reproduction apomictique.

La variabilité interspécifique révélée par des analyses chimiques ou isoenzymatiques conforte les données systématiques établies sur des caractères morphologiques ou cytogénétiques.

Variabilité génétique intraspécifique

La variabilité génétique intraspécifique est mise en évidence tant par des caractères adaptatifs que par des marqueurs génétiques (isoenzymes).

Connaissance du genre *Sorbus*

Une étude de la variabilité génétique de caractères adaptatifs a été conduite chez *Sorbus aucuparia* L. en Écosse (Barclay et Crawford, 1984). Les graines collectées dans une même localité, s'étendant du niveau de la mer à 600 m d'altitude, ont montré, dans des conditions standards homogènes, des besoins différents sur la durée du traitement à basse température pour permettre la germination, et des croissances différentes, en fonction de l'altitude de récolte.

● *Sorbus torminalis* (L.) Crantz et espèces voisines

Les marqueurs génétiques (isoenzymes) ont été utilisés pour l'étude de la diversité génétique d'une espèce du genre *Sorbus* L. : *Sorbus torminalis* (L.) Crantz (Daniel, 1991). Plusieurs peuplements (26 en France, et 2 en Yougoslavie) ont été récoltés par arbres séparés (tableau III, ci-dessous). Les arbres récoltés appartenaient si possible à des groupes de quelques individus au moins et étaient distants les uns des autres en général d'un minimum de 50 m de façon à réduire les effets de leur éventuelle parenté. Ceci a conduit à des peuplements représentés par un faible effectif d'individus, compte tenu de la distribution de cette espèce. Les peuplements

Tableau III Peuplements de *Sorbus torminalis* (L.) Crantz analysés par électrophorèse isoenzymatique (localisation, voir figure 1, p. 222)

Peuplement	Région de regroupement *
A F.D. d'Assenoncourt (57)	NE
B Berdoues (32)	SO
C F.D. de Châteauneuf-en-Thymerais (28)	BP
D F.C. de Tanlay (89)	CH
E F.D. de Gresigne (81)	SO
F F.D. de Fontainebleau (77)	BP
G F.D. de Gouffern (61)	BP
H F.D. de La Harth (68)	NE
I F.D. de Chizé (79)	OU
J F.C. de Jully (89)	CH
K F.D. de Tronçais (03)	CH
L Lorenzer Wald (F.D. de Sarreguemines, 57)	NE
M F.D. de Mareuil (86)	OU
N F.D. de Chef-Boutonne (17)	OU
O F.D. d'Orléans (45)	BP
P F.D. de Trois-Fontaines (51)	CH
Q F.C. de Quincey (70)	NE
R F.C. de Rouvroy-sur-Marne (52)	CH
S F.D. de la Sainte-Baume (83)	SE
T F.C. de Tourailles-aux-Bois (55)	CH
U F.C. de Hurecourt (70)	NE
V F.D. de Valbonne (30)	SE
W F.C. de Saint-Vallier (88)	NE
X F.D. de Montiers-sur-Saulx (55)	CH
Y F.D. d'Aulnay (17)	OU
Z Saint-Lizier (09)	SO
α Avala (Yougoslavie)	YO
β Kosutnjak (Yougoslavie)	YO
1 <i>S. aria</i> (L.) Crantz (F.C. de Tourailles, 55)	
2 <i>S. latifolia</i> (Lam.) Pers. (F.D. de Fontainebleau, 77)	
3 <i>S. torminaloides</i> Ry (F.D. de Fontainebleau, 77)	

* BP : Bassin de Paris ; CH : Champagne - Sud du Bassin de Paris ; NE : Nord-Est ; OU : Ouest de la France ; SE : Sud-Est de la France ; SO : Sud-Ouest de la France ; YO : Yougoslavie.

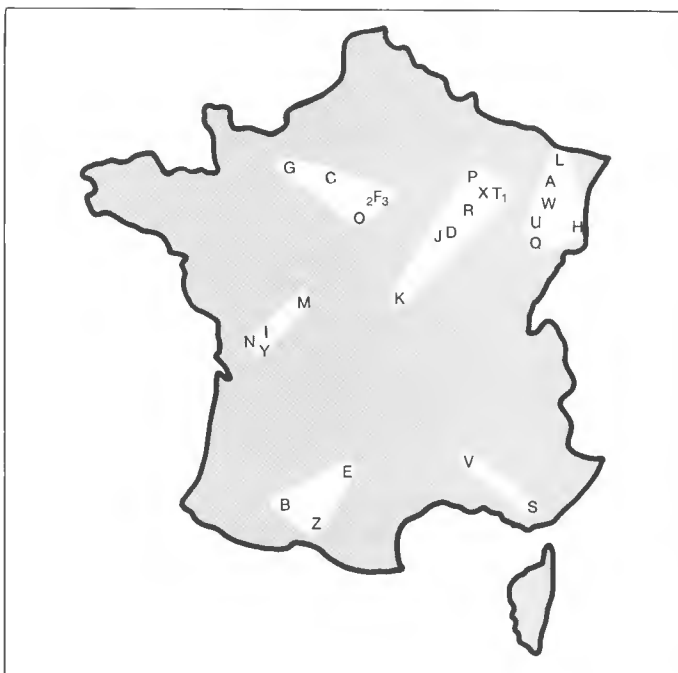


Figure 1 LOCALISATION DES PEUPEMENTS FRANÇAIS DE *SORBUS TORMINALIS* (L.) CRANTZ ET DES ESPÈCES VOISINES étudiées par électrophorèse isoenzymatique (dénomination, voir tableau III, p. 221 ou IV, ci-contre). Les peuplements sont regroupés en plusieurs régions.

français ont été regroupés en différentes régions (figure 1). Des peuplements de *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. et de *Sorbus torminaloides* Ry récoltés en forêt domaniale de Fontainebleau, ainsi qu'une station de *Sorbus aria* (L.) Crantz ont de plus été ajoutés à cette étude.

Les graines extraites des fruits ont été conservées à 4 °C, puis imbibées 6 jours dans de l'eau avant l'extraction des protéines solubles. Les graines ainsi traitées présentaient des activités enzymatiques suffisamment intenses et reproductibles pour être utilisées. L'analyse des cotylédons ou des premières feuilles aurait retardé l'étude en raison de la longue période nécessaire à la levée de dormance. Les protéines solubles extraites sont séparées par électrophorèse, diverses activités enzymatiques sont révélées par colorations spécifiques. Les profils enzymatiques sont ensuite interprétés génétiquement en fonction des ségrégations observées et de l'emplacement de migration des différentes protéines révélées. Cinq systèmes enzymatiques ont été étudiés ; ils ont permis l'interprétation génétique de sept locus polymorphes.

La variabilité génétique est plus ou moins importante selon le peuplement considéré (tableau IV, p. 223). Toutefois, un faible effectif d'arbres récoltés entraîne une diversité génétique apparemment réduite. Les nombres moyens d'allèles par locus varient de 1,9 à 3,0, avec une moyenne de 2,4. Les nombres moyens d'allèles efficaces sont plus faibles, 1,9 en moyenne. Les taux d'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse de la panmixie⁽⁴⁾ sont de 0,386 en moyenne, mais ils varient de 0,258 à 0,549. Les peuplements de Mareuil (Vienne) et de Avala (Yougoslavie) présentent des variabilités génétiques parmi les plus fortes observées.

Les taux d'hétérozygotie observée sont toujours inférieurs à ceux attendus sous l'hypothèse de la panmixie, la différence n'est pas significative entre ces deux taux uniquement dans le cas du peuplement de Saint-Lizier (Ariège). Les indices de fixation, qui mesurent l'importance des écarts entre hétérozygotie attendue et observée, sont en moyenne de 0,566, et dépassent 0,7 pour les peuplements de Assenoncourt (Moselle), Tanlay (Yonne), Trois-Fontaines (Marne), Val-

(4) panmixie : association au hasard des gamètes, en absence de toute sélection (gamétophytique ou sporophytique).

Tableau IV

**Variabilité génétique révélée par des isoenzymes (7 locus)
de quelques peuplements de *Sorbus torminalis* (L.) Crantz
et des espèces voisines rencontrées en forêt domaniale de Fontainebleau**

Peuplement	Effectif analysé	Nombre moyen d'allèles par locus	Nombre moyen d'allèles efficaces	Taux d'hétérozygotie attendue	Taux d'hétérozygotie observée	Indice de fixation
A Assenoncourt	15	2,3	1,7	0,333	0,105	0,774
B Berdoues	15	2,3	2,2	0,386	0,210	0,567
C Châteauneuf-en-Thymerais	21	2,6	2,1	0,431	0,238	0,546
D Tanlay	5	1,9	1,7	0,346	0,086	0,796
E Grésigne	12	2,1	1,6	0,319	0,202	0,457
F Fontainebleau	12	2,3	1,9	0,389	0,214	0,539
G Gouffern	28	2,6	2,0	0,407	0,186	0,609
H Harth	7	2,1	1,6	0,336	0,163	0,516
I Chizé	24	2,7	1,9	0,343	0,161	0,518
J Jully	11	2,4	1,8	0,359	0,143	0,540
K Tronçais	8	2,1	1,7	0,393	0,179	0,611
L Lorenzer Wald Sarreguemines	23	2,6	1,9	0,383	0,149	0,624
M Mareuil	14	3,0	2,0	0,531	0,204	0,588
N Chef-Boutonne	9	1,9	1,6	0,258	0,159	0,451
O Orléans	19	2,7	2,3	0,483	0,241	0,462
P Trois-Fontaines	9	2,1	1,7	0,306	0,127	0,743
Q Quincey	12	2,6	2,0	0,427	0,167	0,610
R Rouvroy-sur-Marne	15	2,6	2,0	0,401	0,181	0,573
S Sainte-Baume	20	2,7	2,2	0,486	0,229	0,563
T Tourailles-aux-Bois	20	2,7	1,9	0,378	0,186	0,550
U Hurecourt	7	2,3	1,9	0,447	0,204	0,579
V Valbonne	20	2,3	1,7	0,360	0,121	0,703
W Saint-Vallier	7	2,0	1,8	0,316	0,102	0,778
X Montiers-sur-Saulx	12	2,3	1,7	0,354	0,202	0,531
Y Aulnay	11	2,1	1,8	0,390	0,260	0,445
Z Saint-Lizier	13	2,4	1,7	0,358	0,220	0,256
α Avala (Yougoslavie)	12	2,7	2,3	0,549	0,274	0,488
β Kosutnjak (Yougoslavie)	6	2,1	1,4	0,340	0,214	0,439
2 <i>S. latifolia</i> (Lam.) Pers.	16	2,6	2,2	0,541	0,232	0,234
3 <i>S. torminaloides</i> Ry	15	2,7	1,7	0,376	0,257	0,465

bonne (Gard) et Saint-Vallier (Vosges). La variabilité génétique n'est pas distribuée aléatoirement à l'intérieur d'un peuplement. Les peuplements présentent un fort excès d'homozygotie par rapport à l'hypothèse de panmixie, celui-ci peut provenir d'un niveau élevé de consanguinité (fort apparemment des arbres) ou d'une taille très réduite des populations efficaces (le nombre d'arbres pollinisateurs d'un arbre donné serait alors très faible).

L'essentiel de la variabilité génétique mise en évidence est présent au niveau du peuplement (90 %), une part plus modeste (10 %) est répartie entre les peuplements analysés (tableau V, p. 224). Le locus AAP montre une faible variabilité entre peuplements (1 %), alors que les locus G6PDH et GOT₂ en montrent une plus importante (14-15 %). Si les peuplements sont considérés en fonction de leur regroupement géographique, la variabilité génétique entre régions n'est plus que de 3,5 %. Ainsi les regroupements géographiques rendent compte d'approximativement 35 % de la variabilité entre peuplements, les 65 % restant correspondent à une variabilité entre peuplements d'une même région. Le locus GDH montre la plus faible structuration de la variabilité entre régions. Si les régions considérées sont moins étendues, la part de variabilité entre régions est plus élevée.

Tableau V

Structuration de la variabilité génétique de 26 peuplements français et de deux peuplements yougoslaves de *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, révélée par des marqueurs génétiques (isoenzymes)

Locus	H _T	H _S	H _R	G _{ST}	G _{RT}	G _{RT} /G _{ST}
AAP	0,496	0,490	0,493	0,012	0,006	0,49
G6PDH	0,771	0,662	0,737	0,142	0,044	0,31
GDH	0,660	0,613	0,651	0,071	0,014	0,19
GOT ₁	0,216	0,187	0,208	0,130	0,033	0,25
GOT ₂	0,034	0,028	0,031	0,158	0,066	0,41
MDH ₁	0,459	0,408	0,439	0,113	0,044	0,39
MDH ₂	0,303	0,273	0,291	0,098	0,039	0,39
Moyenne . . .	0,420	0,380	0,407	0,103	0,035	0,35

AAP : alanine aminopeptidase ;
 G6PDH : glucose-6-phosphate déshydrogénase ;
 GDH : glutamate déshydrogénase ;
 GOT : glutamate oxaloacétate transaminase ;
 MDH : malate déshydrogénase.

H_T : variabilité génétique de l'ensemble des peuplements (population totale).
 H_S : variabilité génétique moyenne d'un peuplement (d'une sous-population).
 H_R : variabilité génétique moyenne d'une région (définie au tableau III, p. 221).
 G_{ST} : part de la variabilité génétique entre peuplements (sous-populations).
 G_{RT} : part de la variabilité génétique entre régions.

Le regroupement en régions des peuplements fait apparaître une proximité génétique des peuplements de l'Ouest et du Nord-Est de la France avec ceux de la Champagne et du Sud du Bassin de Paris (figure 2, ci-dessous). Cet ensemble est assez voisin des peuplements du Sud-Ouest de la France. Les peuplements de Yougoslavie sont très différenciés et plus proches des peuplements du Sud-Est de la France. Le peuplement de Avala (Yougoslavie) est particulièrement différent des autres.

Les espèces *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. et *Sorbus torminaloides* Ry (son hybride avec *Sorbus torminalis* (L.) Crantz) présentent un polymorphisme de même ampleur, sensiblement plus élevé pour *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. (tableau IV, p. 223). Les relations entre ces espèces et *Sorbus*

Figure 2

DENDROGRAMME BASÉ SUR LA DISTANCE GÉNÉTIQUE DE GREGORIUS établie sur 7 locus et montrant les relations entre des peuplements de *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, regroupés par région et analysés par électrophorèse isoenzymatique.

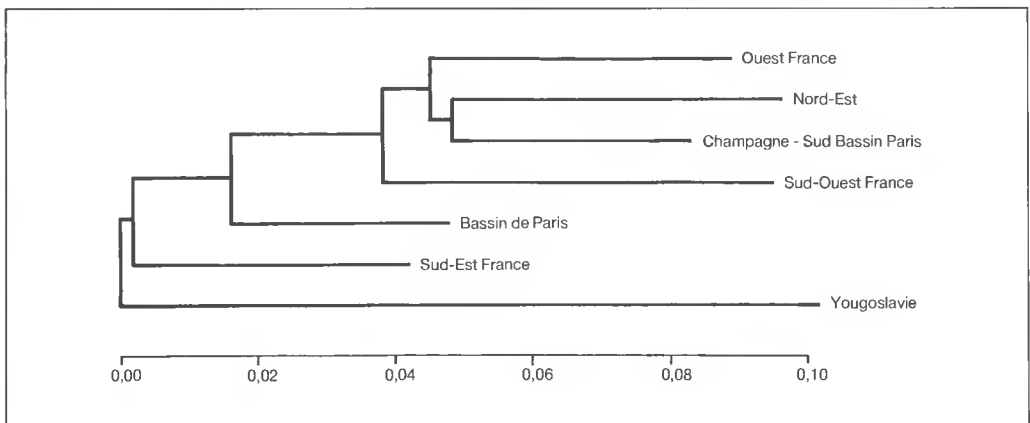
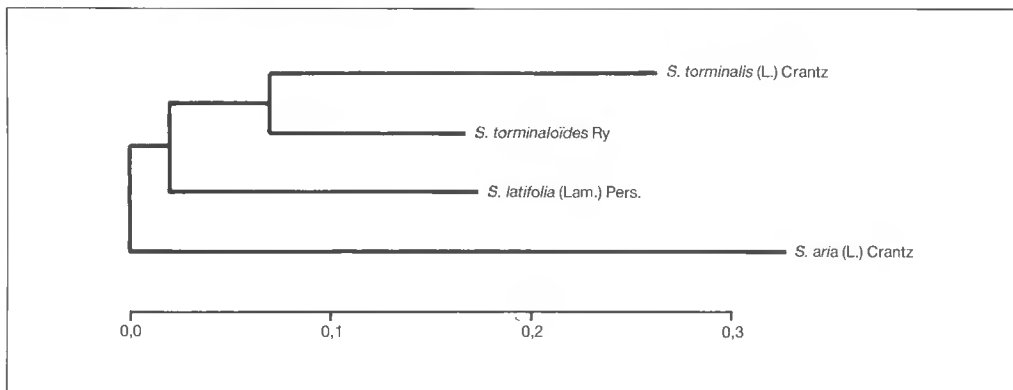


Figure 3

DENDROGRAMME BASÉ SUR LA DISTANCE GÉNÉTIQUE DE GREGORIUS établie sur 7 locus et montrant les relations entre différentes espèces de *Sorbus* L. présentes en forêt domaniale de Fontainebleau (le peuplement de *S. aria* (L.) Crantz provient de la forêt communale de Tourailles).



aria (L.) Crantz font apparaître *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. comme intermédiaire entre *Sorbus torminalis* (L.) Crantz et *Sorbus aria* (L.) Crantz, et *Sorbus torminaloides* Ry entre *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. et *Sorbus torminalis* (L.) Crantz (figure 3, ci-dessus). La variabilité génétique interspécifique atteint ici 29 % en considérant les sept mêmes locus. Ces résultats, conformes à la systématique, méritent d'être confirmés à partir d'un échantillonnage de plusieurs populations et non pas seulement des peuplements de la forêt domaniale de Fontainebleau.

CONCLUSIONS

Le genre *Sorbus* L. comporte de nombreuses espèces qui peuvent se répartir, que ce soit d'après des caractéristiques morphologiques ou cytogénétiques, en cinq groupes différents (Kovanda, 1961 ; Robertson *et al.*, 1991), qu'ils soient des genres ou des sections. L'hybridation interspécifique et aussi intergénérique conduit à de nouvelles espèces et contribue ainsi à l'évolution du genre. Mais la reproduction de nombreux hybrides ne passe que par une voie végétative, l'apomixie par aposporie⁽⁵⁾, qui conduit à des graines dont les embryons sont génétiquement identiques à la plante-mère.

Des flux géniques interspécifiques existent chez les *Sorbus* L., ils ont parfois lieu grâce à des hybrides interspécifiques dont la très faible fertilité est cependant suffisante pour transférer des gènes d'une espèce à l'autre lors des croisements en retour sur l'une des espèces parentales. Ceci est observable par des caractères morphologiques (Hull et Smart, 1984). Les espèces apomictiques, cas de nombreux hybrides interspécifiques polyploïdes, ne favorisent pas en général ces flux géniques interspécifiques, ce sont les rares grains de pollen viables et fertiles qui les assurent.

(5) aposporie : formation de l'embryon à partir d'une cellule non réduite (pas de méiose), cette cellule est celle d'un sac embryonnaire (sauf l'oosphère) différencié dans le nucelle en absence de méiose ou est une cellule du nucelle, voire d'un tégument ovulaire.

L'analyse génétique de *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. confirme sa situation intermédiaire entre *Sorbus torminalis* (L.) Crantz et *Sorbus aria* (L.) Crantz et donc son origine probable hybride entre ces espèces. La reproduction par graines de cette espèce ne semble pas possible par voie sexuée compte tenu de sa structure génomique. Sa structure génétique est semblable à celle de *Sorbus* × *semiincisa* Borbas qui ne peut se reproduire. *Sorbus aria* (L.) Crantz montre une tendance à l'apomixie au niveau diploïde (Jankun et Kovanda, 1988), qui est probablement transmise aux hybrides interspécifiques. La répartition des plants ayant cette aptitude et son contrôle génétique sont inconnus. Il n'est pas exclu que le sens du croisement initial ait un rôle dans l'aptitude à l'apomixie des individus diploïdes. Les descendance de croisements contrôlés réciproques entre plusieurs arbres de *Sorbus aria* (L.) Crantz et de *Sorbus torminalis* (L.) Crantz apporteraient des précisions à ce sujet. Certaines espèces polyploïdes et apomictiques ont montré un polymorphisme isoenzymatique beaucoup plus faible que les espèces parentales diploïdes (Proctor et Groenhof, 1992). L'ampleur du polymorphisme génétique (isoenzymatique) mis en évidence par Daniel (1991) dans le peuplement de Fontainebleau ne soutient donc pas l'hypothèse d'une reproduction par apomixie. L'étude de la biologie de la reproduction de *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. devra permettre d'évaluer l'existence et l'importance de l'apomixie. Le mode de reproduction de cette espèce reste en effet mal connu. Si l'apomixie par aposporie est le mode principal de reproduction, le peuplement de Fontainebleau provient de croisements multiples (anciens ou encore actuels) entre individus de chaque espèce.

La variabilité génétique intraspécifique mise en évidence est structurée, l'essentiel de cette variabilité est présent au niveau du peuplement (environ 90 % de la variabilité) chez *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. Une structuration régionale géographique existe aussi (Daniel, 1991), les régions de l'Ouest, du pourtour du Bassin de Paris au Nord-Est de la France constituent une zone génétiquement assez homogène. Une structuration est également rencontrée à l'échelle du peuplement, elle se manifeste par un fort déficit d'hétérozygotie, malgré l'existence d'un mécanisme mal connu qui empêche l'autofécondation chez les *Sorbus* L. (Sedgley et Griffin, 1989). La pollinisation entomophile et la faible densité des individus, très disséminés dans les formations forestières, réduisent le nombre d'arbres pollinisateurs, ce qui se traduit, comme l'apparemment des arbres reproducteurs, par un déficit d'hétérozygotie chez leurs descendants obtenus par reproduction sexuée.

La répartition des individus d'une essence non sociale, comme la plupart des *Sorbus* L., pose également des problèmes d'échantillonnage. La variabilité de certains peuplements contenant peu d'individus est souvent sous-estimée. Les peuplements sont génétiquement polymorphes, aussi il est nécessaire de disposer d'un effectif suffisant pour représenter chaque peuplement pour des comparaisons de provenances ou d'espèces, que ce soit à un niveau moléculaire, biométrique ou morphologique.

Les effets observés entre les quelques locus étudiés chez *Sorbus torminalis* (L.) Crantz sont de faible importance et ne paraissent pas traduire des processus adaptatifs. Par contre, chez *Sorbus aucuparia* L., une variabilité héréditaire concernant des caractères adaptatifs a été mise en évidence le long d'un peuplement (Barclay et Crawford, 1984) en fonction du gradient d'un paramètre environnemental (altitude). Le maintien d'une telle différenciation intrapeuplement demande une pression de sélection et de faibles flux géniques pour éviter de perdre ce caractère. Ceci se traduit aussi par un déficit d'hétérozygotie à l'échelle du peuplement.

Les résultats des analyses sur la structuration de la variabilité génétique sont utilisables dans le choix des peuplements dont la diversité génétique doit être protégée, dans la recommandation pour la plantation de provenances peu ou pas consanguines, et aussi dans l'établissement de règles sur les transferts de provenances. Le regroupement géographique des peuplements rend compte d'une part non négligeable de la variabilité génétique interpeuplement. De plus, la variabilité génétique entre peuplements est relativement élevée pour une essence forestière (elle n'est en France que de 2,4 % chez *Quercus petraea* (Mattus.) Liebl. pour les locus polymorphes,

Kremer *et al.*, 1991). Aussi le transfert d'une provenance d'une région à une autre devrait être déconseillé. Des caractères adaptatifs peuvent varier sur de courtes distances, les introductions de provenances devraient donc respecter au mieux les conditions stationnelles d'origine.

La conservation des ressources génétiques des *Sorbus* L. est difficilement envisageable *in situ* car les surfaces nécessaires à la protection de quelques dizaines (effectif insuffisant) d'individus reproducteurs seraient trop importantes. Des plantations comparatives de provenances ou des plantations conservatoires de provenances sont prévues en zone méditerranéenne pour *Sorbus domestica* L. et en Franche-Comté pour *Sorbus torminalis* L. Crantz. Le niveau provenance est un niveau important de la variabilité génétique. Dans ces plantations, il sera utile de veiller au nombre d'arbres récoltés par provenance pour qu'elles soient correctement représentées, le maintien de l'identité des descendances permettra ensuite d'estimer d'autres paramètres génétiques. Les modestes connaissances acquises sur la génétique du genre *Sorbus* L. laissent la place à de nombreux travaux ultérieurs.

D. PRAT, Catherine DANIEL
Laboratoire INRA-ENGREF de Recherches
en Sciences forestières
Unité de Génétique des Populations d'Arbres forestiers
ÉCOLE NATIONALE DU GÉNIE RURAL,
DES EAUX ET DES FORÊTS
14, rue Girardet
54042 NANCY CEDEX

Remerciements

Le travail présenté ici sur *Sorbus torminalis* (L.) Crantz a été réalisé grâce à une aide du ministère de l'Agriculture et du Développement rural consacrée au projet « Promotion de l'Alisier torminal » coordonné par L. Lanier.

BIBLIOGRAPHIE

- BARCLAY (A.M.), CRAWFORD (R.M.M.). — Seedling emergence in the rowan (*Sorbus aucuparia*) from an altitudinal gradient. — *Journal of Ecology*, 72, 1984, pp. 627-636.
- CAMPBELL (C.S.), DICKINSON (T.A.). — Apomixis, patterns of morphological variation and species concepts in subfam. *Maloideae* (*Rosaceae*). — *Systematic Botany*, 15, 1990, pp. 124-135.
- CHALLICE (J.), KOVANDA (M.). — Chemotaxonomic survey of the genus *Sorbus* in Europe. — *Naturwissenschaften*, 65, 1978, pp. 111-112.
- DANIEL (C.). — Étude de la diversité génétique de diverses provenances de *Sorbus torminalis* (L.) Crantz (Alisier torminal). — Nancy : Université de Nancy I, 1991 (DEA Biologie forestière).
- DARLINGTON (C.D.), WYLIE (A.P.). — Chromosome atlas of flowering plants. — London : George Allen & Unwin Ltd, 1955.
- DE LANGHE (J.E.), DELVOSALL (L.), DUUVIGNEAUD (J.), LAMBINON (J.), VAN DEN BERGHEN (C.). — Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). — Bruxelles : Édition du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, 1973.
- DILLEMAN (G.), POUQUES (M.L. de). — Le Pollen du *Sorbus latifolia* Pers. et son origine hybride. — *Bulletin de la Société botanique de France*, 101, 1954, pp. 239-240.
- FOURNIER (P.). — Les quatre flores de France. — Paris : Éditions Lechevalier, 1977.

- GEORGE (L.). — Observations sur quelques *Sorbus* et leurs hybrides. — Congrès des Sociétés savantes, Besançon, 1932a, pp. 257-268.
- GEORGE (L.). — L'Hybridation dans le genre *Sorbus*. — Bruxelles : Association française pour l'Avancement des Sciences, 1932b. — pp. 251-253.
- GODRON (D.A.). — De l'hybridité dans le genre Sorbier. — *Revue des Sciences naturelles*, n° 4, 1874, pp. 433-447.
- GODRON (D.A.). — Note sur le *Sorbus latifolia* Pers. — *Revue des Sciences naturelles*, n° 5, 1876, pp. 27-30.
- GUINIER (P.). — Deux formes affines d'Alisiers : *Sorbus latifolia* Pers. et *Sorbus confusa* Greml. — *Bulletin de la Société botanique de France*, 98, 1951, pp. 86-88.
- GUINIER (P.). — Notes sur quelques végétaux ligneux de la région parisienne. — *Bulletin de la Société botanique de France*, 83, 1936, pp. 201-209.
- HEDLUNG (T.). — Om uppkomsten av nya livstyper inom släktet *Sorbus*. — Lund : Botaniska Notiser, 1918.
- HEDLUNG (T.). — Monographie der Gattung *Sorbus*. — Kungliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, 35, 1901, pp. 1-147.
- HULL (P.), SMART (G.J.B.). — Variation in two *Sorbus* species endemic to the Isle of Arran, Scotland. — *Annals of Botany*, 53, 1984, pp. 641-648.
- ISSLER (E.). — Espèces, variétés et hybrides du genre *Sorbus* observés en Alsace. — *Bulletin de la Société dendrologique de France*, 1933, pp. 70-80.
- JANKUN (A.), KOVANDA (M.). — Apomixis in *Sorbus sudetica* (Embryological studies in *Sorbus*). — *Preslia*, 58, 1986, pp. 7-19.
- JANKUN (A.), KOVANDA (M.). — Apomixis at the diploid level in *Sorbus eximia* (Embryological studies in *Sorbus* 3). — *Preslia*, 60, 1988, pp. 193-213.
- KOVANDA (M.). — A new hybridogenus *Sorbus*. — *Preslia*, 56, 1984, pp. 169-172.
- KOVANDA (M.). — Flower and fruit morphology of *Sorbus* in correlation to the taxonomy of the genus. — *Preslia*, 33, 1961, pp. 1-16.
- KREMER (A.), PETIT (R.), ZANETTO (A.), FOUGÈRE (V.), DUCOUSSO (A.), WAGNER (D.), CHAUVIN (C.). — Nuclear and organelle gene diversity in *Quercus robur* and *Quercus petraea*. In : Genetic variation in European populations of forest trees / G. Müller-Starck et M. Ziehe Eds. — Frankfurt-am-Main : J.D. Sauerländer's Verlag, 1991. — pp. 141-166.
- KRÜSSMANN (G.). — Handbuch der Laubgehölze. — Berlin : Paul Parey, 1962.
- LANIER (L.), RAMEAU (J.-C.), KELLER (R.), JOLY (H.I.), DRAPIER (N.), SEVRIN (E.). — L'Alisier torminal *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 1, 1990, pp. 13-34.
- LILJEFORS (A.). — Cytological studies in *Sorbus*. — *Acta Horti Bergiani*, 17, 1955, pp. 47-113.
- LILJEFORS (A.). — Studies on propagation, embryology, and pollination in *Sorbus*. — *Acta Horti Bergiani*, 16, 1953, pp. 277-329.
- PHIPPS (J.B.), ROBERTSON (K.R.), ROHRER (J.R.), SMITH (P.G.). — Originis and evolution of subfam. *Maloideae* (Rosaceae). — *Systematic Botany*, 16, 1991, pp. 303-332.
- POUCQUES (M.L. de). — Étude chromosomique du *Sorbus latifolia* Pers. et du *Sorbus confusa* Greml. — *Bulletin de la Société botanique de France*, 98, 1951, pp. 89-92.
- PROCTOR (M.C.F.), GROENHOF (A.C.). — Peroxidase isoenzyme and morphological variation in *Sorbus* L. in south Wales and adjacent areas, with particular reference to *Sorbus porrigentiformis* E.F. Warb. — *Watsonia*, 19, 1992, pp. 21-37.
- PROCTOR (M.C.F.), PROCTOR (M.E.), GROENHOF (A.C.). — Evidence from peroxidase polymorphism on the taxonomy and reproduction of some *Sorbus* populations in south-west England. — *New Phytologist*, 112, 1989, pp. 569-575.
- RAMEAU (J.C.), MANSION (D.), DUMÉ (G.). — Flore forestière française. Guide écologique illustré. 1 - Plaines et collines. — Paris : Institut pour le Développement forestier, 1989.
- ROBERTSON (K.R.), PHIPPS (J.B.), ROHRER (J.R.), SMITH (P.G.). — A synopsis of genera in *Maloideae* (Rosaceae). — *Systematic Botany*, 16, 1991, pp. 376-394.
- SEDGLEY (M.), GRIFFIN (A.R.). — Sexual reproduction of tree crops. — London : Academic Press, 1989.
- SELL (P.D.). — The *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. aggregate in the British Isles. — *Watsonia*, 17, 1989, pp. 385-399.
- WARBURG (E.F.), KARPATI (Z.E.). — *Sorbus* L. — In : Flora europaea. Volume 2 : Rosaceae to Umbelliferae / T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.A. Walters, D.A. Webb Eds. — Cambridge : Cambridge University Press, 1968. — pp. 67-71.