



HAL
open science

Forêt mélangée et maintien de la diversité génétique

François Lefèvre

► **To cite this version:**

François Lefèvre. Forêt mélangée et maintien de la diversité génétique. Revue forestière française, 2008, 60 (2), pp.154-158. 10.4267/2042/18139 . hal-03449732

HAL Id: hal-03449732

<https://hal.science/hal-03449732>

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.

LES FORÊTS MÉLANGÉES SONT-ELLES PLUS RÉSISTANTES, PLUS RÉSILIENTES QUE LES AUTRES ?

FORÊT MÉLANGÉE ET MAINTIEN DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

FRANÇOIS LEFÈVRE

ENJEUX ET QUESTIONS POSÉES

Il y a au moins quatre raisons de se préoccuper de diversité génétique infraspécifique dans le cadre de la gestion durable :

— premièrement, c'est une composante de la biodiversité globale, sa préservation peut être un enjeu en soi ;

— deuxièmement, la diversité génétique est le "carburant" nécessaire aux évolutions futures de la forêt : dans le contexte de changement climatique annoncé, si les nombreuses incertitudes et aléas ne permettent pas de définir aujourd'hui quelles seraient la composition et la structure idéales pour la forêt de demain, on peut se donner comme objectif de garder sur le "long terme" la capacité de nouvelles évolutions, c'est-à-dire une gestion durable de la diversité génétique ;

— troisièmement, c'est une dimension de l'hétérogénéité des forêts : la diversité génétique, même pour des caractères adaptatifs⁽¹⁾ comme la phénologie, est généralement grande au sein de chaque peuplement (tous les individus n'ont pas les mêmes potentialités) et gérer cette diversité pose des questions de même nature que la gestion de la diversité spécifique dans les forêts hétérogènes ;

— quatrième, les arbres jouant un rôle structurant dans l'écosystème, leur diversité génétique peut affecter la diversité interspécifique d'autres végétaux, des symbiotes, des parasites, des auxiliaires, voire influencer le fonctionnement global de la forêt comme cela a été montré pour d'autres écosystèmes (Reusch *et al.*, 2005).

Quand on parle de maintien de la diversité génétique chez les arbres forestiers, on s'intéresse à la ressource en place et à son renouvellement sur quelques générations, disons à l'échelle du siècle. Cela peut se décomposer en trois termes :

— la "qualité" de la diversité du peuplement actuel (cette diversité est-elle suffisante ? du point de vue qualitatif correspond-elle aux "besoins" en termes d'usage ou plus simplement de maintien de l'écosystème ?),

— l'impact des modes de régénération sur les tendances d'évolution de la diversité lors du renouvellement de la ressource,

— le maintien d'une capacité d'évolutions (diversité et processus) pour les phases ultérieures. La gestion des ressources génétiques se situe ainsi dans une perspective dynamique.

⁽¹⁾ On appelle fréquemment "caractères adaptatifs" les caractères morphologiques ou physiologiques soumis aux pressions de sélection naturelle ou à la sélection d'origine anthropique.

Quels liens peut-il y avoir entre mélange d'espèces et diversité génétique infraspécifique ? Si l'on cherche à corrélérer diversité spécifique et diversité génétique d'une des espèces en présence, on peut s'attendre à des corrélations positives, négatives ou nulles (pour une synthèse, voir Vellend et Geber, 2005). On attend une corrélation positive si ce sont les mêmes processus qui ont façonné les deux niveaux de diversité, comme par exemple la fragmentation. Inversement, des régimes de perturbations récurrentes favoriseraient la diversité spécifique plutôt que la diversité génétique de chacune des espèces. Globalement, les corrélations observées entre ces deux niveaux sont plus souvent positives (Vellend et Geber, 2005). Au-delà de ces corrélations, dans une perspective dynamique de la gestion de la diversité, c'est le lien entre le mélange d'espèces et les processus d'évolution de la diversité génétique qui nous intéresse.

FACTEURS DÉTERMINANT L'ÉVOLUTION DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

Les quatre grandes forces qui façonnent la diversité génétique dans une population sont :

- la mutation, qui est aléatoire et se produit à de très faibles fréquences ; chez les arbres, au pas de temps qui nous intéresse ici, on peut en première approximation négliger l'effet de la mutation ;
- la dérive génétique, qui consiste en un changement aléatoire des fréquences des gènes dû au mécanisme d'échantillonnage des gamètes dans une population finie ;
- la sélection, qui est l'évolution dirigée par élimination progressive de certains gènes ou combinaisons de gènes sous des pressions abiotiques ou des interactions biotiques ;
- et la migration, c'est-à-dire l'arrivée de nouveaux variants dans la population par flux de pollen, graines ou propagules.

La dérive génétique est un processus majeur chez les arbres. Étant un simple aléa d'échantillonnage, son intensité est d'autant plus grande que l'effectif de la population est réduit : d'une génération à l'autre, la diversité change plus dans les petites populations. À terme, on assiste à une baisse de la diversité génétique au fur et à mesure que des gènes passent par une fréquence nulle et sont perdus. Mais il n'y a pas que la diversité qui change : dans les petites populations, la probabilité globale que deux individus qui se croisent soient apparentés est aussi plus grande, c'est-à-dire que la consanguinité moyenne augmente. Si on sait mesurer l'intensité de l'évolution génétique entre deux générations d'une population (intensité des fluctuations des fréquences des gènes, intensité de l'accroissement de la consanguinité moyenne), alors on peut l'exprimer sous la forme d'un paramètre standardisé qui est l'effectif d'une population modèle théorique qui subirait les mêmes évolutions : c'est l'effectif efficace. L'effectif efficace peut ainsi être défini comme une mesure standardisée de l'évolution génétique d'une population, inversement proportionnelle à cette évolution : un effectif efficace infini caractérise une population parfaitement stable (évolution nulle), un effectif efficace qui diminue marque une population dont l'érosion génétique s'accélère. Ce n'est pas la mesure de ce paramètre qui nous intéresse (l'effectif efficace est en général impossible à estimer chez les arbres), mais la façon dont ce paramètre varie. Notre objectif est d'éviter que la gestion n'aggrave l'érosion naturelle de la diversité, voire même que la gestion contrecarre l'érosion naturelle de la diversité : on cherche alors à limiter la diminution de l'effectif efficace.

L'intensité des effets de la sélection sur la diversité génétique de la population dépend de l'intensité de la pression de sélection, du déterminisme génétique du caractère sélectionné et de la diversité des gènes impliqués dans ce caractère (ces gènes sont ainsi soumis aux deux processus évolutifs, dérive et sélection). Du fait des éventuelles interactions entre génotype et environnement, c'est-à-dire d'une expression variable des gènes sur le phénotype selon les conditions

environnementales, et du fait des interactions parfois complexes entre les gènes dont la diversité détermine la variation phénotypique, l'effet d'une sélection à une génération sur la fréquence des gènes à la génération suivante résulte de processus complexes. Cela pourrait en partie expliquer pourquoi, chez les arbres, on observe à la fois une nette différenciation entre populations pour des caractères adaptatifs (par exemple des clines⁽²⁾ altitudinaux ou latitudinaux ; pour une revue voir Savolainen *et al.*, 2007) et le maintien d'une certaine diversité génétique intra-population pour ces mêmes caractères : c'est ce réservoir de diversité qui permettra les évolutions futures des peuplements et qu'il faut donc maintenir.

Les flux de gènes, par pollen et graines, contribuent aussi à maintenir la diversité génétique en tamponnant les effets de la sélection (Savolainen *et al.*, 2007). De nombreux travaux soulignent l'impact, malgré leur rareté, des événements de dispersion à longue distance. Un des effets récemment mis en évidence est l'effet de mélange à longue distance : si le point d'arrivée des graines ou du pollen est éloigné de toutes les sources de propagules, mais pas trop éloigné pour qu'il y arrive malgré tout des propagules, alors il y a localement accumulation des queues de dispersion de nombreuses sources et donc une forte diversité, tandis qu'au cœur des sources ce sont les quelques sources les plus proches qui dominent et masquent les autres sources (Klein *et al.*, 2006 ; Oddou-Muratorio *et al.*, 2006). Au-delà du processus même de dispersion, il faut aussi que la graine migrante puisse germer localement ou que le pollen migrant trouve un ovule à féconder pour que la migration soit efficace : il y a un fort contrôle de la migration efficace par les conditions environnementales locales (Amm, 2006).

Au final, la diversité génétique, exprimée tant en termes quantitatif (fréquence des gènes) que qualitatif (niveau de consanguinité moyen, valeur adaptative moyenne,...), est déterminée par tout un ensemble de facteurs démographiques et de conditions environnementales : nombre de reproducteurs efficaces, dispersion du pollen, dispersion des graines, intensité de la régénération, pressions de sélection diverses, interactions biotiques... Ces facteurs de variations de la diversité génétique sont eux-mêmes, directement ou indirectement, contrôlés par les pratiques de gestion et le mélange d'espèces.

GESTION DES FORÊTS MÉLANGÉES ET DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

L'impact de la gestion des forêts mélangées sur la diversité génétique passe par l'intermédiaire des facteurs démographiques. Ainsi le mélange d'espèces et sa gestion vont déterminer le nombre de semenciers et leur répartition spatiale qui influencent le nombre de reproducteurs efficaces. De même, le mélange et sa gestion vont influencer le niveau des hétérogénéités environnementales ainsi que les cortèges de prédateurs et auxiliaires, facteurs qui jouent sur les pressions de sélection et la dispersion efficace des graines ou du pollen. Les effets du mélange sur la diversité génétique résultent alors de processus complexes.

À titre d'exemple illustratif, on a quelques éléments pour prévoir un effet possible du mélange d'espèces conduisant à une faible densité locale d'une espèce donnée. Dans le cas d'une faible densité de reproducteurs de la même espèce à l'hectare, Sagnard (2001) a montré que la répartition spatiale plus ou moins agrégée des semenciers pouvait avoir un effet marqué sur la structure génétique spatiale de la régénération et donc sur la dynamique future de la diversité génétique. Cet effet dépend du modèle de dispersion et donc varie d'une espèce à l'autre, d'un environnement à l'autre. Plus généralement, Pichot *et al.* (2006) ont observé chez plusieurs

(2) Un cline est la variation régulière et continue d'un caractère suivant un gradient géographique ou environnemental.

Les forêts mélangées sont-elles plus résistantes, plus résilientes que les autres ?

espèces l'effet de différents facteurs démographiques et environnementaux dont la densité locale de semenciers sur la qualité génétique des graines produites.

Mais le fait du mélange induit bien d'autres conséquences démographiques et environnementales que la seule densité des semenciers et l'on s'attend donc à des effets complexes sur la diversité génétique de chacune des espèces. Ainsi, la contribution du mélange à une baisse de l'effectif efficace de chaque espèce pourrait tendre à favoriser l'érosion de la diversité génétique due à la dérive, tandis que la contribution du mélange à créer une hétérogénéité des conditions environnementales ou à baisser la pression parasitaire peut limiter l'érosion de la diversité par les effets de sélection. Selon sa structure spatiale, le mélange peut favoriser soit une sélection diversifiante, soit une homogénéisation avec différentes conséquences en termes de diversité. Au-delà des effets de sélection, le mélange peut aussi influencer les flux de gènes en régulant les populations de pollinisateurs ou de vecteurs de graines.

En conclusion, les exemples précédents montrent bien qu'il n'y a pas de "valeur" intrinsèque du mélange d'espèces pour le maintien de la diversité génétique de chacune de ses composantes. La question posée de l'impact de la gestion des forêts mélangées sur le maintien de la diversité génétique doit donc être abordée au travers des effets du mélange sur les structures démographiques, qui déterminent l'intensité de la dérive génétique, et sur les facteurs environnementaux, qui déterminent non seulement la forme et l'intensité de la sélection subie par l'espèce considérée mais aussi l'intensité des flux de gènes. Une synthèse bibliographique très complète sur gestion forestière et diversité génétique réalisée par le Conservatoire génétique des Arbres forestiers de l'ONF est en cours de publication.

François LEFÈVRE

Écologie des Forêts méditerranéennes, UR 629

INRA

Domaine Saint-Paul – Site AgroParc

F-84914 AVIGNON CEDEX 9

(lefevre@avignon.inra.fr)

BIBLIOGRAPHIE

AMM (A.). — Étude de la dynamique du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), en situation méditerranéenne : modélisation de la dispersion efficace sur le mont Ventoux. — Université Aix-Marseille III, 2006 (Mémoire de Master "Biodiversité et écologie continentale").

KLEIN (E.K.), LAVIGNE (C.), GOUYON (P.H.). — Mixing of propagules from discrete sources at long distance: comparing a dispersal tail to an exponential. — *BMC Ecology*, vol. 6, n° 3, 2006.

KROUCHI (F.), DERRIDJ (A.), LEFÈVRE (F.). — Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. — *Forest Ecology and Management*, n° 197, 2004, pp. 181-189.

ODDOU-MURATORIO (S.), KLEIN (E.K.), AUSTERLITZ (F.). — Real-time patterns of pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis*. III. Mating patterns and the ecological maternal neighborhood. — *American Journal of Botanic*, 93, 2006, pp. 1650-1659.

- PICHOT (C.), BASTIEN (C.), COURBET (F.), DEMESURE-MUSCH (B.), DREYFUS (P.), FADY (F.), FRASCARIA-LACOSTE (N.), GERBER (S.), LEFÈVRE (F.), MORAND-PRIEUR (M.E.), ODDOU-MURATORIO (S.), TEISSIER DU CROS (E.), VALADON (A.). — Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. — *Les Actes du Bureau des Ressources génétiques*, 6, 2006, pp. 277-297.
- REUSCH (T.B.H.), EHLERS (A.), HAMMERLI (A.), WORM (B.). — Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102, 2005, pp. 2826-2831.
- SAGNARD (F.). — Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie-sapinière : étude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique des populations de Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont-Ventoux. — Université Aix-Marseille, 2001 (Thèse).
- SAVOLAINEN (O.), PYHÄJÄVI (T.), KNÜRR (T.). — Gene flow and local adaptation in trees. — *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38, 2007, pp. 595-619.
- VELLEND (M.), GEBER (M.A.). — Connections between species diversity and genetic diversity. — *Ecology Letters*, 8, 2005, pp. 767-781.

FORÊT MÉLANGÉE ET MAINTIEN DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE (Résumé)

Le maintien de la diversité génétique au sein de chaque essence forestière est un enjeu majeur pour la gestion durable des forêts. On rappelle quelles sont les forces qui gouvernent l'évolution de la diversité génétique. L'effet attendu des pratiques de gestion, comme par exemple le mélange, sur la diversité génétique d'une espèce particulière peut être évalué à partir de leur impact sur les structures démographiques de l'espèce considérée et de leur impact sur les conditions environnementales de cette espèce.

MIXED FORESTS AND MAINTAINING GENETIC DIVERSITY (Abstract)

Maintaining the genetic diversity of forest tree species is important for sustainable management of forests. We briefly review the main evolutionary forces driving genetic diversity. The expected effect of management practices, such as species combination, on the genetic diversity of a target species can be assessed from their impact on the demographic structure of the considered species as well as their impact on the environmental conditions.
