



HAL
open science

Peuplements porte-graines sélectionnés : des réservoirs de graines à la disposition des reboiseurs ; une offre intéressante, insuffisamment valorisée

Isabelle Bilger, Stéphanie Mariette, Bernard Héois

► To cite this version:

Isabelle Bilger, Stéphanie Mariette, Bernard Héois. Peuplements porte-graines sélectionnés : des réservoirs de graines à la disposition des reboiseurs ; une offre intéressante, insuffisamment valorisée. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2004, hors-série 1, pp.51-63. hal-02584116

HAL Id: hal-02584116

<https://hal.inrae.fr/hal-02584116>

Submitted on 11 Jul 2024

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.

Peuplements porte-graines sélectionnés : des réservoirs de graines à la disposition des reboiseurs ; une offre intéressante, insuffisamment valorisée



I. Porquet, DRAF Hte. Normandie

Peuplement sélectionné de hêtre en forêt indivise d'Eu

Plus de 1 700 peuplements porte-graines « sélectionnés » (anciennement appelés peuplements classés), portant sur 20 espèces, sont répartis sur l'ensemble du territoire national (tableau 1 et figure 1). Avec une superficie d'environ 60 000 ha, dont 90 % en forêts publiques, ils constituent, encore à ce jour, la principale source d'approvisionnement en graines pour la production nationale de plants forestiers qui avoisine 50 millions de plants (encadré 1). Mais les récoltes effectuées dans ces peuplements ont fortement diminué au cours de la dernière décennie (figure 2), du fait de la réduction progressive des surfaces de plantations. En effet, pour certains propriétaires, le recours à la plan-

tation est perçu comme une option trop coûteuse, notamment dans un contexte de restriction des aides publiques aux reboisements. Par ailleurs, compte tenu des engagements pris à tous les niveaux en matière de gestion durable, la solution de la régénération artificielle est envisagée avec de plus en plus de réticences par les gestionnaires forestiers. Le principal argument mis en avant est qu'une régénération faisant appel à des processus artificiels pourrait, à long terme, altérer la résilience et la pérennité des écosystèmes forestiers (voir Fady et Lefèvre page 24). Les détracteurs de la plantation redoutent, avant tout, l'introduction d'un nombre limité d'essences ou de provenances qui ne

soient pas locales et qui pourraient s'avérer mal adaptées à long terme, le caractère local étant parfois apprécié à une très petite échelle. En outre, ils craignent que les travaux de préparation du sol ne détruisent les semis naturels d'essences diverses et d'origine locale *a priori* mieux adaptés.

Cependant, il subsiste un certain nombre de cas où la plantation reste la seule solution, si l'on souhaite établir un peuplement en ayant le souci de répondre à des objectifs de production de bois et de rentabilité. Selon une évaluation réalisée à partir des données de l'Inventaire forestier national, sur les 6 millions d'hectares de peuplements traités en futaie régulière, hors

r é s u m é

Malgré le contexte actuel de réduction des surfaces plantées, les peuplements porte-graines sélectionnés sont toujours nécessaires pour pouvoir fournir aux reboiseurs des plants bien adaptés ayant d'assez bonnes

qualités génétiques. Mais on peut se demander si l'utilisation de plants issus des peuplements porte-graines sélectionnés n'a pas un impact sur la diversité génétique des espèces concernées. La démarche de sélection des peuplements porte-graines vise pourtant à échantillonner le plus largement possible la variabilité

génétique existante. L'examen des données sur les récoltes de graines, ainsi que l'analyse succincte de différentes étapes de traitements des semences et de production des plants, font craindre des risques de réduction de la diversité génétique à plus ou moins long terme.

* Voir glossaire p 117

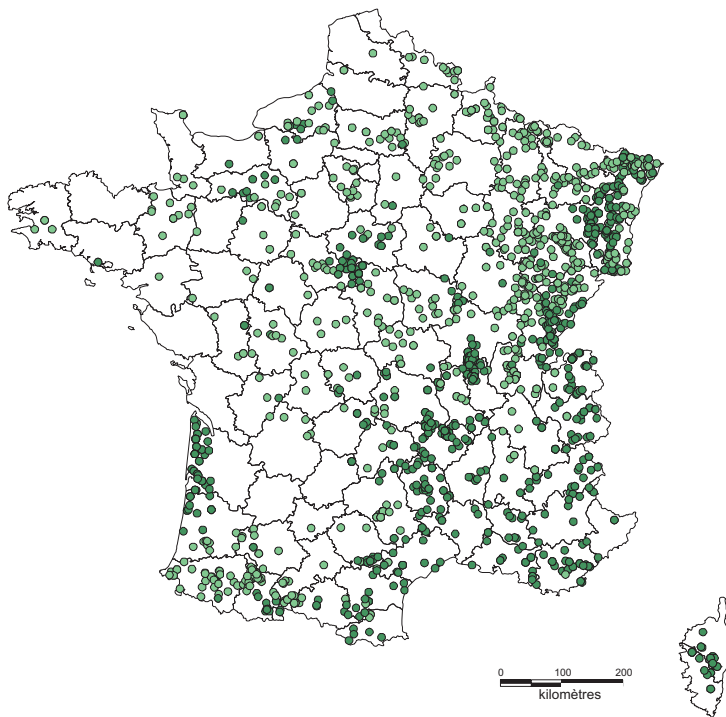


Fig. 1 : localisation des peuplements porte-graines sélectionnés

peupleraies, au moins 51 % des peuplements en âge d'être régénérés le seraient par voie artificielle, soit 18 900 ha par an (Ministère de l'agriculture et de la pêche, 2000).

L'objet de cet article est d'analyser les avantages et les inconvénients des plants issus de récoltes en peuplements porte-graines sélectionnés, du point de vue de leur adaptation et de leur diversité génétique*, par rapport à ceux qui seraient issus de récoltes en peuplements ordinaires⁽¹⁾. Nous procéderons d'abord à un examen critique des règles appliquées pour cette étape de sélection des peuplements porte-graines et nous soulignerons quelques-unes des difficultés rencontrées. Puis nous donnerons un aperçu de l'impact possible des pratiques de récolte, de traitement des graines et d'élevage des plants sur la diversité génétique des lots de plants, tout en évoquant les contraintes liées au contexte actuel du marché des plants.

Quels objectifs pour la sélection des peuplements porte-graines ?

Le travail de sélection des peuplements porte-graines, dont le Cemagref a la charge, a démarré dans les années 1960, soit un peu plus de dix ans après la mise en place du Fonds forestier national. La motivation initiale était d'empêcher que ne soient utilisées, pour les plantations forestières, des provenances françaises ou étrangères dont l'unique intérêt était d'être bon marché et facilement disponibles (bons rendements en pépinière, récoltes de graines faciles). En effet, il est à craindre que des matériels récoltés sur des arbres isolés (risque d'autofécondation*) ou sur des peuplements comportant des arbres mal conformés (risque d'héritabilité* du

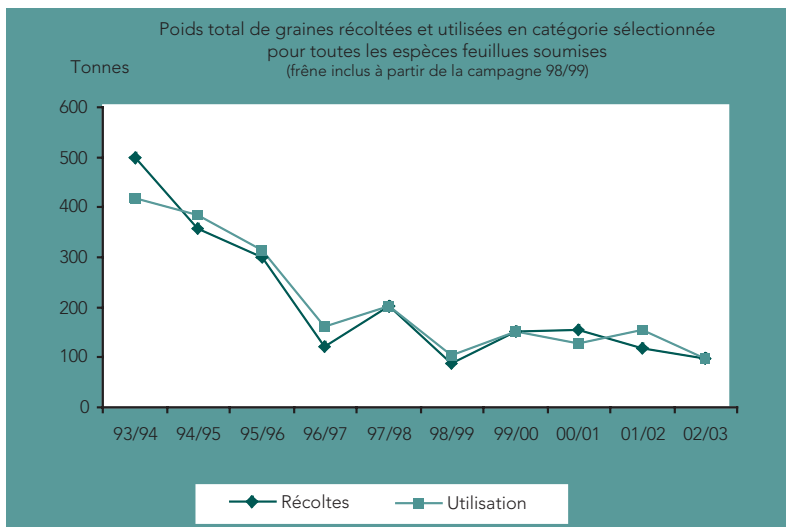


Fig. 2 : évolution des récoltes dans les peuplements sélectionnés au cours des dix dernières années

abstract

In spite of the actual decrease of plantation areas, selected seed stands appear to be still necessary to produce planting stock with correct

genetic characteristics and adapted for afforestation. But one can wonder if such kind of forest reproductive material can produce some impact on the genetic diversity of involved species. Selection strategy for selected seed stands intends to sample

existing genetic variability as widely as possible but analysis of data on seed harvests, seed treatments and nursery technics suggest that some decrease of genetic diversity may occur at short and long term.

(1) Les récoltes de semences forestières hors peuplements sélectionnés ne sont autorisées (en catégorie identifiée) que pour certaines espèces : arrêté du 24 octobre 2003 relatif à la commercialisation des matériels forestiers de reproduction.

Espèce	Catégorie sélectionnée			
	Nombre total de régions de provenances	Nombre de RP avec peuplements sélectionnés	Nombre de peuplements sélectionnés	Surface des peuplements (ha)
Chêne pédonculé	7	7	123	3063
Chêne rouge	3	3	147	520
Chêne sessile	19	16	120	9680
Érable sycomore	6	4	29	313
Frêne commun	9	8	66	880
Hêtre	16	12	164	7197
Merisier	1	1	96	501
Cèdre de l'Atlas	1	1	42	574
Douglas	2	2	180	532
Épicéa commun	14	12	113	7431
Épicéa de Sitka	1	1	2	15
Mélèze d'Europe	5	4	70	900
Pin d'Alep	1	1	31	269
Pin de Salzmann	1	0	0	0
Pin laricio de Corse	3	3	80	6774
Pin maritime	5	4	73	2112
Pin noir d'Autriche	2	2	23	700
Pin pignon	2	1	36	243
Pin sylvestre	14	14	182	9548
Sapin pectiné	14	12	126	8149
Total	126	108	1703	59401

Tab. 1 : régions de provenance (RP) et peuplements sélectionnés par espèce (nov. 2003)

caractère de forme) mais fructifères donnent des résultats très décevants en plantation. Il en est de même des plants originaires de zones très éloignées et écologiquement différentes des zones d'utilisation, qui n'auraient pas prouvé leur adaptation à notre climat : on peut citer le cas des dégâts importants occasionnés par les gels de l'hiver 1985 sur les peuplements de pins maritimes d'origine portugaise.

Cette mission de sélection se poursuit aujourd'hui, dans le cadre de la nou-

velle réglementation nationale sur le commerce des matériels forestiers de reproduction (encadré 1 et Girard *et al.*, 2003), avec comme objectif de satisfaire la demande des reboiseurs, en suivant les évolutions intervenues sur le plan du choix des essences et des qualités génétiques recherchées pour chacune d'elles (productivité, disposition et finesse des branches, absence de fourches...). Les peuplements sélectionnés doivent être bien adaptés aux conditions environne-

mentales ordinaires et être jugés phénotypiquement* supérieurs à la moyenne des peuplements pour les caractères intéressant les sylviculteurs. L'hypothèse implicite que l'on fait ici est que les matériels issus des peuplements sélectionnés auront des caractéristiques phénotypiques meilleures que celles des matériels provenant des peuplements ordinaires de la même région de provenance.

Cependant, l'efficacité de cette sélection de populations, réalisée en forêt, n'est pas forcément acquise car elle dépend à la fois des caractéristiques génétiques propres de ces populations mais aussi des facteurs environnementaux (milieu, climat, flux de gènes* extérieurs...) et du traitement sylvicole qui leur est appliqué. Outre cette préoccupation de fournir des plants bien adaptés et performants, notre souci croissant en tant que sélectionneur de peuplements porte-graines est que les boisements issus de ces plantations possèdent une capacité d'adaptation sur le long terme et n'aient pas un impact négatif sur le patrimoine génétique des populations autochtones* avoisinantes, par le biais de flux de gènes non contrôlables.

Une sélection basée sur différents critères intéressant les forestiers et préservant la diversité génétique

L'intérêt des peuplements porte-graines sélectionnés réside dans le fait que leur localisation est connue avec une grande précision et qu'ils ont fait l'objet d'une sélection conduite au plan national et de manière homogène. L'appréciation relative des peuplements est faite, de façon pragmatique, en tenant compte de trois types de critères (Fernandez, 1993) :

- les critères considérés comme d'ordre génétique : origine, pureté spécifique, variabilité génétique* et conditions de pollinisation ;
- ceux liés à l'appréciation phénotypique globale du peuplement : forme, croissance, qualité du bois (gélivures, etc.) et aspect sanitaire ;

Encadré 1 : place des peuplements sélectionnés dans la réglementation nationale sur la commercialisation des matériels forestiers de reproduction

La production et la commercialisation des plants destinés aux plantations forestières fait l'objet d'une directive européenne, retranscrite dans la réglementation nationale. Récemment modifiée, celle-ci porte actuellement sur 51 essences. Pour toutes les essences de reboisement, hormis le peuplier et dans une moindre mesure le merisier, les plants commercialisés conformément à cette réglementation sont produits à partir de graines. Celles-ci sont récoltées soit à partir de sources de graines identifiées pour les espèces mineures, soit dans des peuplements porte-graines sélectionnés ou des vergers à graines pour les espèces majeures. Pour les principales essences indigènes (chênes sessile et pédonculé, hêtre, sapin pectiné, frêne commun, provenances de montagne de pin sylvestre, mélèze et épicéa commun), les récoltes de graines en peuplements sélectionnés constituent encore la principale, voire la seule, source d'approvisionnement en graines représentatives de provenances françaises. En revanche, pour les essences résineuses, utilisées principalement pour les reboisements de plaines et moyennes montagnes (douglas, épicéa commun, pin sylvestre, mélèze d'Europe, pin laricio de Corse et Calabre et pin maritime), des vergers à graines ont été installés dans les années 1970/80, dans le cadre de programmes d'amélioration génétique. Ils prennent peu à peu le relais des peuplements sélectionnés.

■ enfin les facteurs d'ordre pratique relatifs aux conditions de fructification, de récoltes ainsi que de leur contrôle. L'importance des différents critères varie suivant les espèces, les régions de provenance, les conditions de stations et dans une certaine mesure selon le traitement sylvicole appliqué : par exemple, un traitement en futaie irrégulière ou claire ou en taillis-sous-futaie induit un phénotype moins favorable qu'un traitement en futaie régulière dense sur le plan de la branchaison et de l'aptitude à l'élagage naturel. De plus, comme cette sélection s'appuie sur un échantillon de peuplements forestiers dont l'objectif principal est la production de bois, et non pas la production de graines de bonne qualité génétique, cette tâche n'est pas aisée. Le rôle du sélectionneur est donc d'identifier les peuplements correspondant à un compromis acceptable pour les différents critères, avec une pondération propre à chaque espèce. Seuls les critères dits « génétiques » seront détaillés ici et nous analyserons comment ceux-ci sont pris en compte dans la pratique.

Origine et adaptation générale au milieu

Les peuplements porte-graines sont regroupés au sein de régions de provenance qui constituent en France l'unité de référence pour le commerce des plants (encadré 2). Dans les régions où

l'espèce est indigène*, les peuplements d'origine naturelle sont privilégiés car ils sont supposés

■ être bien adaptés à la station sur laquelle ils se développent et

■ donner des descendants également bien adaptés, comme cela a été démontré par des tests de descendance dans le cas du chêne sessile (Ducousso et Jarret, 2001).

Les peuplements issus de régénération artificielle sont généralement exclus car, pour toutes les plantations faites avant les années 1970, l'origine des plants est rarement mentionnée précisément dans les archives et il n'est donc pas possible de savoir s'ils proviennent d'une zone géographique suffisamment proche.

Pureté spécifique

La caractérisation des espèces, en tant que type botanique, a été fondée initialement sur des critères morphologiques, mais aussi sur le concept de l'isolement reproducteur. Or, si l'on sait qu'il est possible de distinguer le chêne sessile du chêne pédonculé sur des critères morphologiques, on sait également que ces deux espèces peuvent s'hybrider et que cette hybridation* est un des moteurs où



Production de plants feuillus en racines nues

J. Borthelle, DRAF - SRFB Aquitaine

dynamique d'évolution de la diversité à l'intérieur de chacune d'elles (voir Fady et Lefèvre page 24).

Cette faculté d'hybridation naturelle entre des espèces considérées comme botaniquement différentes ne justifie pas pour autant que l'on cesse de rechercher des peuplements qui soient le plus purs possible pour la récolte commerciale des lots de semences. En effet, parmi les caractères qui différencient les espèces ou les variétés géographiques, les différences de comportement observées entre le chêne pédonculé et le chêne sessile commencent à être bien connues, tant pour ce qui concerne leurs exigences stationnelles (alimentation en eau et richesse du sol) que leur dynamique de croissance en pépinière et en peuplement dense à longue révolution. De même, on sait maintenant que le frêne commun se différencie du frêne oxyphylle par un débourrement plus tardif, une meilleure rectitude du fût et une branchaison plus favorable. C'est pourquoi les pépiniéristes et les reboiseurs doivent pouvoir connaître, de façon fiable, l'identité et le niveau de pureté « spécifique » des graines et plants qu'ils achètent. L'absence d'arbres appartenant à une autre espèce susceptible de s'hybrider ou d'être confondue, au sein ou à proximité du peuplement sélectionné, est donc considérée comme un critère primordial pour les espèces où ce problème se pose (chênes, frênes...).

La réglementation nationale fixe également des contraintes concernant le niveau de pureté spécifique des lots de graines⁽²⁾. Pour les espèces capables de s'hybrider naturellement, elle prévoit que le taux de pureté spécifique des lots puisse être inférieur à 99 %, à condition que cette valeur soit indiquée lors de leur commercialisation. Mais cette disposition est difficilement applicable car, même dans les cas de peuplements mélangés où la proportion respective des deux espèces est connue précisément, il n'est pas possible d'en déduire le taux de pureté spécifique des semences qui en sont issues. En effet, tout dépend des

Encadré 2 : les régions de provenances, une structuration créée pour faciliter le commerce et limiter les pertes de diversité

Les peuplements porte-graines sont associés au sein de régions de provenance qui correspondent à des zones géographiques soumises à des conditions écologiques suffisamment homogènes et dans lesquelles des peuplements présentent des caractéristiques phénotypiques ou génétiques similaires. Elles constituent en France l'unité de référence pour le commerce des plants. Cette solution permet de limiter les contraintes commerciales en réduisant le nombre de produits mis en ventes et stockés. Elle a comme autre intérêt d'éviter que les reboiseurs ne demandent toujours les mêmes origines (par exemple des « crus » réputés) ou se focalisent sur les peuplements les plus proches mais de taille réduite, ce qui peut entraîner une perte de diversité génétique.

Le découpage de ces régions, défini pour chaque espèce, représente donc un compromis entre d'une part la recherche d'une structuration la plus fine possible, tenant compte des variations à faible échelle du milieu ou de certains caractères génétiques et d'autre part du souci de limiter leur nombre. Ce découpage correspond potentiellement à une différenciation adaptative des différentes populations ; il est révisable si besoin est en fonction de l'avancement des connaissances.

conditions de fructification respectives des deux espèces en présence et du mode de sélection des arbres-mères récoltés. Aussi, dans le cas des chênes blancs européens, nous nous efforçons de choisir comme peuplement porte-graines des parcelles, ou éventuellement des parties de parcelles, où les risques de mélanges sont faibles. Cet objectif n'est cependant pas toujours facile à atteindre, surtout dans les

régions du Nord-Est où les peuplements mélangés prédominent. Signalons enfin que les peuplements sélectionnés peuvent comporter un certain pourcentage d'autres espèces que l'espèce cible dans la mesure où celles-ci ne s'hybrident pas et où leurs semences ne peuvent pas être confondues lors des récoltes.

Effectif des populations et conditions de pollinisation

Pour les besoins des sylviculteurs à court terme, c'est à dire à l'échelle de la première génération, on peut penser qu'il suffit de sélectionner des peuplements bien adaptés et jugés de bonne qualité phénotypique. Toutefois, à plus long terme, pour que les générations suivantes constituées des descendants de cette plantation soient elles aussi capables de s'adapter aux aléas environnementaux futurs, il importe qu'un peuplement porte-graines recèle une part suffisamment représentative de la diversité génétique présente dans la région de provenance de cette espèce.

On considère traditionnellement que le respect de cette dernière condition impose d'exiger un effectif et une densité minimum de semenciers de façon à ce que ces derniers soient en nombre suffisant et assez proches pour pouvoir s'interféconder. Il conviendrait



I. Porquet, DRAF Hte. - Normandie

Peuplement sélectionné de hêtre en forêt domaniale de Lyons

(2) arrêté du 29 novembre 2003 relatif à certaines normes applicables à la production sur le territoire national de matériels forestiers de reproduction

également de s'assurer que les conditions réelles de pollinisation et de fructification permettent bien le maintien de cette variabilité au sein de la génération suivante ; ce qui sous-entend que des croisements puissent se produire entre la plupart des arbres sexuellement matures. Cependant, le calcul exact de la taille de population efficace – c'est à dire l'ensemble des arbres participant effectivement à la production de pollen et d'ovules – n'est pas toujours aisé (encadré 3). D'autre part, les données scientifiques récentes (Streiff *et al.*, 1998 ; Oddou-Muratorio, 2002) révèlent que les flux de pollen se produisent sur des distances bien supérieures à ce qu'on imaginait il y a une dizaine d'années. Il est donc certain qu'une partie des arbres pollinisateurs est située en dehors des limites officielles du peuplement porte-graines, ce qui conduit à un élargissement de la taille effective de la population qui participe à la reproduction.

En pratique, des seuils relatifs au nombre minimal d'arbres fructifères et à leur densité minimale (en fait une surface minimale) ont été définis pour la plupart des essences, en prenant en compte la distribution et le caractère social ou non de chacune des espèces, soit de 40 à 200 arbres fructifères répartis sur 1 à 10 ha (tableau 2).

Encadré 3 : appréciation de la taille efficace* de la population

Les comptages donnant le nombre de tiges par classe de diamètre permettent d'avoir un aperçu de l'effectif de la population. Mais on observe souvent, une année donnée, un écart important entre le nombre d'arbres présents et le nombre d'arbres participant effectivement à la reproduction (c'est à dire la taille efficace) ; de plus certains arbres sont de meilleurs pollinisateurs ou producteurs de semences que d'autres, tous ne fructifient pas simultanément la même année et la production de pollen ou d'ovules varie d'une année à l'autre pour un même reproducteur (voir Fady et Lefèvre page 24).

D'autre part, chez les espèces ayant tendance à drageonner comme le merisier, ce n'est pas le nombre total de tiges adultes qui doit être pris en compte mais le nombre de bouquets correspondant effectivement à des génotypes différents. Et dans le cas du frêne qui a un système de reproduction de type polygame*, ce sont les arbres porteurs de fleurs femelles ou hermaphrodites* et produisant des samares qui devraient être décomptés.

Pour les grandes essences sociales indigènes (chêne sessile, hêtre, sapin pectiné et même frêne commun), les tailles de peuplements sont généralement largement supérieures à ces seuils sauf pour certaines régions de provenance où l'espèce peut devenir marginale. En revanche, pour les espèces disséminées, telles que le frêne ou l'érable sycomore, la règle actuelle est d'au moins une quarantaine d'arbres de plus de 20 cm de diamètre et une densité minimale de 5 tiges/ha. Des comptages spécifiques sont parfois demandés pour vérifier que cette règle est bien respectée. Et même si tous les arbres ne sont pas récoltés, car certains ont des houppiers trop réduits pour rentabiliser une récolte par grimpage, il faut

escompter qu'ils peuvent au moins jouer le rôle de pollinisateurs.

Toujours dans un souci de garantir une bonne diversité génétique des lots de graines récoltées, les peuplements de forme linéaire sont généralement exclus, surtout s'ils sont isolés. En effet, même s'il ne s'agit pas d'alignements artificiels, il est probable que, dans ce type de population, les croisements se fassent préférentiellement entre arbres voisins, ce qui ne permet pas un brassage optimal entre les individus.

Une difficulté supplémentaire : des contradictions entre les différents critères

L'expérience prouve que certaines conditions favorables aux critères phénotypiques sont plutôt défavorables aux critères de récolte ou de diversité génétique. Ainsi pour les essences sociales, les peuplements denses auraient tendance à être privilégiés car ils présentent généralement des caractères favorables (branchaison, élagage) alors qu'ils ont un intérêt limité pour les récoltes (réduction de la taille du houppier et donc de la production de semences). En outre, la prise de conscience de l'importance de la notion de diversité génétique nous incite à accroître la superficie unitaire des peuplements porte-graines mais plus la surface retenue est grande, plus il est difficile de disposer d'un ensemble d'arbres homogènes sur le plan de la qualité. Or ce critère d'homogénéité est justifié par le fait qu'un

Espèce	Surface minimale ha	Nombre minimal d'arbres fructifères
Chêne sessile, Hêtre	10	200
Chêne pédonculé, Chêne rouge, Frêne commun, Merisier	2	50
Châtaignier, Érable sycomore	1	40 arbres ou cépées
Épicéa commun, Sapin pectiné, Mélèze d'Europe, Pin sylvestre, Pin laricio de Corse, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin maritime	2	100
Cèdre de l'Atlas, Douglas, Épicéa de Sitka, Pin de Salzmann, Pin Pignon	1	50

Tab. 2 : surface et effectif minimum par espèce

peuplement dont tous les arbres sont relativement bien conformés est préférable à une juxtaposition d'arbres très beaux et de « loups » de forme médiocre. De même, les distances de flux polliniques efficaces peuvent dépasser plusieurs centaines de mètres, ce qui rend difficilement applicables les consignes d'isolement génétique. En effet, il n'est pas toujours facile de sélectionner des peuplements qui soient hors de portée du pollen émis par des populations voisines considérées comme médiocres ou appartenant à une variété fruitière interféconde (merisier ou châtaignier), voire à une autre espèce susceptible de s'hybrider (cas des peuplements de chêne sessile et chêne pédonculé).

Dans ce contexte, on pourrait être enclin à ne sélectionner des peuplements porte-graines que dans des grands massifs faisant l'objet d'une gestion homogène par grandes unités de surface. Mais de tels contextes n'existent pas pour toutes les espèces ni dans toutes les régions de provenance. Aussi notre souci de disposer de peuplements porte-graines représentatifs de la diversité génétique nous conduit à admettre certains peuplements ne répondant pas à tous les critères évoqués de qualité phénotypique et d'isolement génétique. Dans ce cas, la décision finale de retenir ou non un peuplement résulte généralement d'un compromis dans lequel les critères phénotypiques, même s'ils sont pris en compte, n'ont pas un poids prépondérant, surtout pour les essences disséminées ou secondaires longtemps négligées dans les traitements sylvicoles antérieurs.

Quelle utilisation effective des peuplements porte-graines ?

En moyenne, chaque année, plus de 135 tonnes de graines feuillues et résineuses sont récoltées dans les peuplements sélectionnés (voir tableau 3).

Certaines régions de provenances ne sont jamais récoltées

Actuellement, les récoltes effectuées chaque année portent sur environ 130 à 250 peuplements différents (sur 1 700 au total), en fonction des conditions de



Récolte de cônes de sapin pectiné

URFM-Inra Avignon

fructification, du niveau des stocks et de la demande en graines. Environ un quart des régions de provenance n'ont fait l'objet d'aucune récolte de 1994 à 2001, soit 40 des 157 régions de provenance existant jusqu'en 2002, toutes essences confondues. Pour la moitié d'entre elles, cette absence de récolte peut s'expliquer par une superficie totale des peuplements sélectionnés trop réduite (inférieure à 30 ha). C'est notamment le cas pour une région définie pour le chêne pédonculé et deux régions propres au hêtre. Mais plusieurs régions concernant l'épicéa commun, le sapin pectiné, le pin sylvestre ou bien encore le mélèze d'Europe n'ont fait l'objet d'aucune récolte depuis 1994 alors que la superficie totale des peuplements sélectionnés dépasse 90 ha : il s'agit le plus souvent de régions de provenance où les demandes sont inexistantes car le renouvellement des peuplements se fait exclusivement par régénération naturelle. Dans les autres cas, les demandes sont jugées trop faibles pour justifier le déplacement d'une équipe de grimpeurs, surtout si les conditions de récoltes ne sont pas très

favorables (pentes fortes, arbres très élancés avec houppiers réduits). Pour 26 régions de provenances, toutes essences confondues, il n'existe actuellement pas de stock de graines chez les marchands grainiers. Sur les onze peuplements porte-graines de mélèze du Japon qui ont été sélectionnés, aucun n'a jamais été récolté, faute de fructifications jugées suffisantes par les entreprises récoltantes ; c'est d'ailleurs pour cette raison qu'aucune nouvelle région de provenance n'a été créée en 2002 pour cette espèce.

Parmi les régions de provenances récoltées, certaines sont déficitaires

On constate qu'une récolte plus ou moins importante dans une région de provenance a lieu en moyenne tous les 1 à 3 ans pour les essences feuillues et, hormis le pin maritime, tous les 6 ans pour les essences résineuses dont les graines se conservent généralement plus longtemps. Mais pour une même espèce, la fréquence des récoltes varie selon les régions de provenance : ainsi dans le cas du hêtre, l'ancienne région Nord-Est calcaire a fait l'objet de récoltes presque tous les ans alors que

Espèce	Poids net en Kg		
	Moyenne annuelle	Maximum	Minimum
ESPÈCES FEUILLUES			
Chêne pédonculé	21 700	38 300	9 300
Chêne rouge	20 129	47 500	10 100
Chêne sessile	78 986	136 700	51 600
Frêne commun	600	1 000	300
Hêtre commun	10 757	32 700	0
Merisier	629	1 900	30
Total essences feuillues	134 819	201 520	90 800
ESPÈCES RÉSINEUSES			
Douglas	116	227	3
Épicéa commun	114	712	0
Mélèze d'Europe	40	114	0
Pin d'Alep	22	74	0
Pin laricio de Corse	101	275	0
Pin pignon	29	206	0
Pin sylvestre	85	284	0
Sapin pectiné	303	767	0
Total des principales essences résineuses hors Pin maritime	812	1 691	0

Tab. 3 : quantité annuelle (poids net en kg) de graines récoltées dans les peuplements sélectionnés (moyenne sur 6 ans de 1997 à 2003)

plusieurs régions de la moitié Sud (pourtour du Massif central, Pyrénées et Préalpes) n'ont été récoltées qu'une à deux fois en 8 ans car les conditions sont moins favorables aux récoltes (superficie des peuplements trop faibles pour certaines régions, difficulté d'accès, pente et sous-étage abondant pour d'autres) et les besoins plus sporadiques. De plus, des récoltes régulières ne garantissent pas nécessairement un approvisionnement suffisant : certaines régions qui font l'objet de récoltes fréquentes peuvent être considérées comme déficitaires si les quantités récoltées tous les deux à trois ans ne permettent pas de constituer des stocks suffisants. C'est notamment le cas pour les régions de provenances Nord-Est du chêne sessile et pour le merisier. Pour ce dernier, des récoltes ont lieu pratiquement tous les ans dans 1 à 10 peuplements

sélectionnés mais le volume récolté varie beaucoup suivant les années (de 30 à 900 kg) et ne parvient à couvrir les besoins des pépinières françaises qu'une année sur trois seulement.

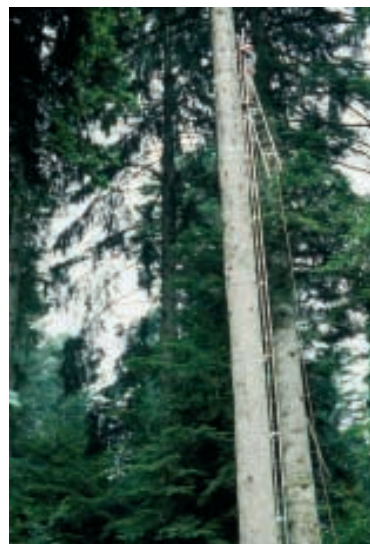
Lorsque des demandes de plants existent pour certaines de ces régions de provenances déficitaires, elles doivent être comblées par les autres régions de provenance avoisinantes disponibles sur le marché, en tenant compte des recommandations établies par les organismes de recherche (MAAPAR, 2003). Cette solution, consistant à recourir à d'autres régions de provenances en cas de pénurie, ne doit malgré tout pas se généraliser, notamment pour les espèces indigènes. Il est donc indispensable que les demandes émergentes de plants concernant des régions jamais ou très rarement récol-

tées soient exprimées le plus tôt possible afin que les possibilités et les conditions de récoltes puissent être négociées avec les différents acteurs de la filière, dans le cadre de contrats de culture notamment.

Une minorité de peuplements assure l'essentiel de l'approvisionnement en graines

Le nombre moyen de peuplements récoltés par an et par région de provenance, toutes essences confondues, est de 2,5. Le plus souvent, un seul peuplement est récolté par région de provenance mais, certaines années, plus de 5 peuvent l'être pour le chêne pédonculé et le merisier et même plus de 10 pour le chêne sessile ou le hêtre. Pour le chêne rouge, le nombre de peuplements récoltés est beaucoup plus élevé car les peuplements récoltables correspondent à des parcelles forestières privées de petite surface mais généralement contiguës.

Sur 8 ans (de 1994 à 2001), 868 peuplements sur 1940 ont été récoltés au moins une fois (soit environ 45 %). Parmi ceux-ci, 535 ont été récoltés une seule fois, 228 de 2 à 3 fois et 105 de 4 à 8 fois. Ces 105 peuplements, récoltés au moins une année sur deux, ne représentent que 5 % du nombre total de peuplements inscrits au registre mais



Récolte de cônes par grimpage en forêt de La Joux

J.-C. Bastien, Inra

contribuent pour plus de 50 % au volume de l'ensemble de l'approvisionnement en graines, toutes essences confondues. Comme pour une même espèce, les quantités effectivement récoltées varient beaucoup selon les peuplements, il est intéressant de calculer le « nombre efficace » de peuplements récoltés. Ce paramètre est calculé en effectuant une pondération tenant compte de la quantité récoltée dans chaque peuplement par rapport au volume total récolté une année ou sur une période donnée (encadré 4). Sur la période considérée (de 1994 à 2001), le nombre efficace de peuplements était de 27 pour le chêne sessile, de 11 pour le chêne pédonculé et le hêtre, et de 6 pour le merisier. Mais le nombre efficace de peuplements récoltés une année donnée est beaucoup plus faible ; il se situe autour de 11 pour le chêne sessile, de 4 pour le chêne pédonculé et fluctue de 0 à 17 pour le hêtre et de 1 à 8 pour le merisier.

De même, on constate qu'au sein des peuplements récoltés, ce sont souvent les mêmes parcelles et les mêmes zones qui sont prospectées lors des récoltes, avec malgré tout une légère rotation du fait des variations interannuelles de fructification. En pratique, le nombre d'arbres-mères récoltés par peuplement varie de 10 à 50 pour les espèces récoltées par grimpage (merisier, frêne, sapin pectiné, douglas...) et de 40 à 1000 ou plus pour les essences dont les semences sont récoltées au sol (hêtre, chêne sessile, châtaignier). Même pour les peuplements très étendus (plus de 100 ha), la récolte ne porte chaque année que sur une fraction de la surface ; elle est concentrée sous les arbres les plus fructifères, les zones bien dégagées ou de lisière, sur les layons. Dans le cas des récoltes d'érable sycomore ou de frêne qui étaient effectuées auparavant en coupant le houppier de quelques arbres juste avant leur exploitation, seuls 4 à 5 sujets très fructifères étaient récoltés ; heureusement cette pratique a quasiment disparu depuis que la réglementation impose que les récoltes aient lieu dans des peuplements sélectionnés.

Encadré 4 : nombre de peuplements récoltés et nombre efficace de peuplements selon les espèces

Le paramètre « nombre efficace de peuplements récoltés » **Ne** permet de mettre en évidence que certains peuplements contribuent davantage que d'autres à l'approvisionnement en graines :

$$Ne = 1 / \sum (pi)^2$$

avec pi = poids de graines récolté dans le peuplement i / poids total récolté au cours de l'année n ou pendant une période donnée.

Plus **Ne** est proche du nombre de peuplements récoltés plus la contribution des peuplements récoltés est équilibrée.

■ Exemple de calcul du nombre efficace dans le cas de 3 peuplements de hêtre ayant produit en 2001 respectivement 250 kg (1), 1 tonne (2) et 2 tonnes (3), soit un total de 3 250 kg :

pi = poids de graines récolté dans le peuplement i / poids total récolté au cours de l'année 2001

$$p_1 = 250/3250 ; p_2 = 1000/3250 ; p_3 = 2000/3250$$

$$Ne = 1 / ((p_1)^2 + (p_2)^2 + (p_3)^2) = 2,09 \text{ peuplements}$$

■ Données pour 3 espèces feuillues : chêne sessile, hêtre et merisier

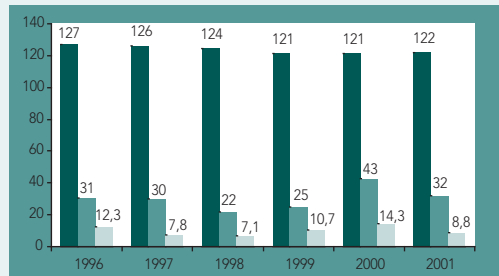


Fig. 3a : récoltes dans les peuplements sélectionnés de chêne sessile de 1996 à 2001

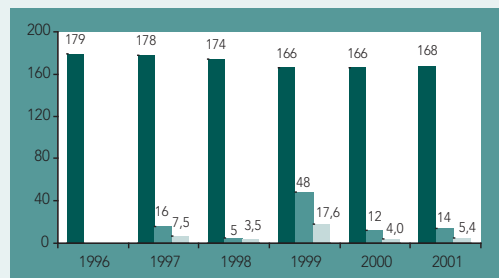
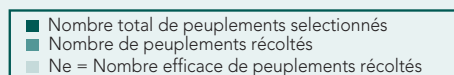


Fig. 3b : récoltes dans les peuplements sélectionnés de hêtre de 1996 à 2001



Fig. 3c : récoltes dans les peuplements sélectionnés de merisier de 1996 à 2001



Plusieurs facteurs interviennent pour expliquer le fait que les récoltes se déroulent sur les mêmes peuplements et dans les mêmes parties de peuplements. On peut citer en premier lieu certaines caractéristiques des peuplements plutôt favorables aux récoltes, telles que l'étendue des peuplements pour les essences sociales, le nombre d'arbres adultes pour les essences disséminées, l'abondance, la fréquence et la qualité des fructifications qui résultent à la fois de conditions climatiques locales favorables, d'une structure de peuplement propice au développement des houppiers et d'un bon état sanitaire, et enfin un accès aisé aux zones de récoltes.

Mais le facteur humain est tout aussi important : des récoltes n'ont lieu régulièrement qu'à la condition de pouvoir compter, au sein des entreprises récoltantes et localement chez le gestionnaire, sur des personnels qualifiés facilement mobilisables pour la prévision des fructifications, l'appréciation des conditions de récoltes, l'organisation et le contrôle des chantiers de récoltes. La possibilité de disposer sur place d'une main d'œuvre pour les récoltes de glands ou de facilités pour pouvoir nettoyer le sol avant la pose des bâches ou pour procéder à un premier tri des semences, à leur stockage provisoire ou au dépulpage des merises, explique également que certains peuplements soient plus régulièrement récoltés que d'autres.

Par ailleurs, un facteur économique existe indéniablement : le fait que le prix de vente des graines ait progressé moins vite que le coût de la main d'œuvre rémunérée explique que les récolteurs visent un rendement de récolte le plus élevé possible. Cela les incite à concentrer leurs efforts sur les arbres les plus fructifères et les plus facilement récoltables (arbres produisant de grosses semences dans les zones dégagées, à proximité des routes ou des layons), au sein des peuplements les plus propices. De ce fait, on a mal-



M. Verger, Inra Orléans

Traitement de semences à la sécherie de La Joux

heureusement l'impression que le coût des récoltes devient le principal critère intervenant dans le choix des peuplements à récolter.

Comment favoriser une diversification des récoltes ?

Pour maintenir un niveau satisfaisant de diversité génétique au sein des peuplements issus de plantation, il faudrait s'efforcer de diversifier davantage les peuplements semenciers récoltés au cours des années. Dans un contexte économique difficile, où le secteur des plantations forestières n'est pas considéré comme prioritaire, de telles recommandations ne sont pas forcément suffisantes pour convaincre les professionnels de modifier leurs habitudes. Aussi, dans le cadre de la révision des peuplements, nous arrive-t-il parfois de radier du registre des parcelles trop récoltées pendant une longue période (cas récent de la suppression d'une parcelle de hêtre en forêt de Trait-Maulévrier). Ce type d'intervention pourrait être généralisé mais il faut avoir conscience que le fait de supprimer des parcelles fructifères, faciles à récolter, peut avoir une incidence sur l'approvisionnement de la filière. Il serait également envisageable d'instaurer un règlement à la production, de manière à n'autoriser la récolte de petits peuplements qu'à la condi-

tion de mélanger les lots avec ceux récoltés sur d'autres peuplements de la même région de provenance. De même, en Allemagne et en Autriche, la réglementation impose que la récolte soit faite sur au moins vingt arbres. Cependant l'adoption de telles dispositions réglementaires n'a de sens que si les conditions imposées peuvent être vérifiées dans le cadre du contrôle assuré par l'État, ce qui nécessiterait d'affecter des moyens supplémentaires à cette mission.

Si le renforcement du volet réglementaire ne paraît pas actuellement la meilleure solution à ce jour, il faut compter sur des initiatives venant des reboiseurs ou des professionnels. On peut notamment signaler que, ces dernières années, certains services ONF attachant de l'importance au fait d'utiliser des provenances locales, ont pris en charge, dans le cadre de contrats de culture, le surcoût des récoltes dans les peuplements sélectionnés moins fructifères. De telles pratiques indiquent que certains reboiseurs sont déjà demandeurs de matériel local suffisamment diversifié – c'est à dire récolté sur des peuplements sélectionnés de la même région de provenance qui ne soient pas toujours les mêmes – et seraient prêts à consentir des efforts pour cela. Les préconisations de gestion durable devraient logiquement

amplifier cette tendance et permettre de trouver des solutions pour financer les surcoûts à court terme et lever certains blocages d'ordre administratif. Mais il faudrait également favoriser les rapprochements entre les professionnels et les reboiseurs, par exemple dans le cadre de chartes mutuelles, les reboiseurs s'engageant à exprimer plus précisément leurs demandes afin que les pépiniéristes puissent proposer des solutions.

Des tris sélectifs en sécherie et en pépinière peuvent réduire la diversité génétique à la plantation

La sélection des peuplements porte-graines ne constitue que la première étape d'un processus aboutissant à terme à l'établissement d'une plantation forestière. Entre l'inscription des peuplements sélectionnés au registre officiel des matériels de base et la réception des plants pour un reboisement, se déroule une série d'opérations faisant intervenir différents acteurs de la filière graines et plants et se traduisant par une succession de tris. De même que les peuplements porte-graines ne représentent qu'un échantillon du pool génétique d'une espèce, les plants utilisés pour les plantations ne constituent qu'un échantillon des descendants issus de ces

mêmes peuplements. Les tris successifs effectués lors des récoltes, au cours de la préparation et du stockage des graines en sécherie et durant l'élevage des plants en pépinière et leur conditionnement pour la vente, visent généralement à limiter les coûts de production tout en garantissant une qualité satisfaisante et homogène aux lots de graines et de plants commercialisés. Ces tris, orientés en fonction de critères techniques ou économiques, varient selon les pratiques. Ils engendrent une sélection qui a probablement un impact sur la qualité génétique des lots de plants commercialisés (figure 4 et encadré 5).

Sécheries

Après les récoltes, les graines sont nettoyées, triées et éventuellement traitées et séchées avant d'être utilisées immédiatement ou stockées. Dans l'analyse des causes susceptibles de biaiser l'échantillonnage entre le lot de semences récoltées et le lot de plants vendus, il faut distinguer les tris liés à des facteurs environnementaux naturels, tels que ceux induits par des taux de germination variables suivant les arbres-mères ou les peuplements, de ceux induits par les différents traitements appliqués. Pour ces derniers, seuls les tris réellement justifiés, visant

à éliminer les graines mortes, contaminées ou parasitées qui sont inaptes à donner un plant normal, devraient être maintenus. Des traitements de levée de dormance mal conduits ou de mauvaises conditions de stockage des graines peuvent induire un tri sélectif involontaire. De même, un tri des semences basé sur le calibre aura pour effet d'éliminer les graines viables mais de petite tailles produites systématiquement par certains arbres.

De plus, dans le cas des essences feuillues dont les semences brutes sont volumineuses (glands, châtaignes, samares, merises), toutes les graines récoltées dans un même peuplement ne sont pas systématiquement mélangées ultérieurement. Certains mélanges peuvent se produire pendant les opérations de manutention intervenant lors du stockage provisoire et du transport. Puis, au cours des différentes phases de traitement, les semences sont conditionnées par sous-lots dont le volume est lié à la capacité des équipements de sécherie (cuve de flottaison, tamis...). Ces sous-lots resteront, dans la plupart des cas, séparés durant leur conservation et la préparation des commandes de graines, sans que l'on sache réellement le nombre de semenciers représentés dans chacun d'eux. Par la suite, les plants ne

Encadré 5 : quelques résultats récents sur l'influence des pratiques de pépinière sur la diversité génétique des plants

Des travaux récents de chercheurs allemands (Konnert et Ruetz, 2003) montrent que l'impact, sur la diversité génétique, de diverses pratiques d'élevage en pépinière et de tris des plants sur la hauteur varie selon les espèces concernées.

Dans le cas du hêtre par exemple :

- les pratiques d'élevage (semis en extérieur, serre, semis en conteneur) ne paraissent pas affecter la diversité génétique du matériel végétal testé (lots commerciaux provenant de 5 peuplements allemands classés), évaluée à l'aide de marqueurs isoenzymatiques* : pour chaque provenance, les semis de 1 an analysés et les lots de faines correspondant présentent des différences non significatives de leur diversité génétique ;

- en revanche, le tri des semis sur la hauteur – en 3 classes : grands, moyens, petits – se traduit par de faibles différences de diversité génétique, quelle que soit la provenance, avec une tendance à la réduction de celle-ci dans les lots de grands plants. Le niveau d'hétérozygotie* ne semble, quant à lui, pas affecté. Les outils utilisés sont les mêmes marqueurs isoenzymatiques.

Les auteurs font également état de résultats pour l'épicéa commun et le sapin pectiné, espèces pour lesquelles les tris en pépinière sur la hauteur se traduisent par une réduction générale de la diversité génétique, plus marquée dans les lots de grands plants. Des recherches complémentaires apparaissent toutefois nécessaires dans ce domaine.

Ils insistent en outre sur l'importance du soin à accorder à la phase de récolte en forêt, le nombre de semenciers récoltés pouvant affecter très sensiblement le niveau de diversité génétique des lots de semences utilisés ensuite pour le reboisement.

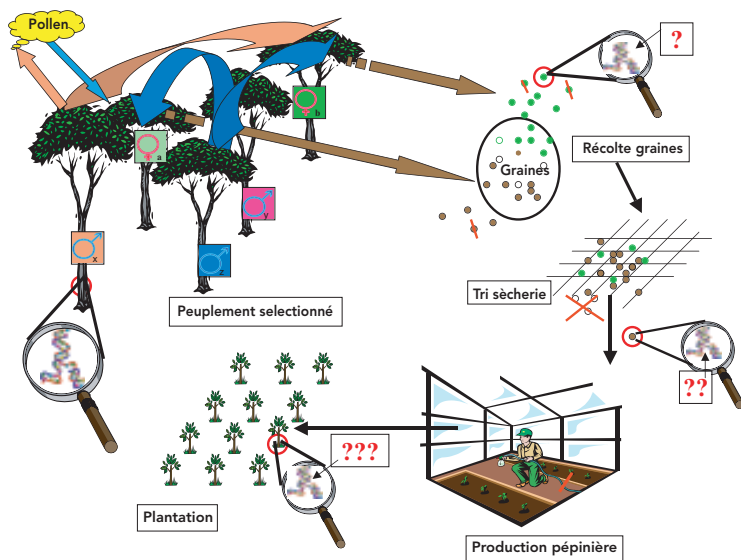


Fig. 4 : existe-t-il une perte de diversité génétique des matériels depuis la récolte jusqu'à la plantation ?

seront pas davantage mélangés lors du semis et de l'élevage en pépinière, si bien que certaines livraisons pourraient être issues d'un nombre très limité d'arbres-mères. Une telle situation se produit également dans le cas de petites commandes de semences brutes de forêts qui sont livrées directement en pépinière au fur et à mesure de leur récolte. Des efforts devraient être faits par les marchands grainiers pour trouver des solutions permettant de mélanger l'ensemble des graines récoltées une année donnée dans chaque peuplement, de façon à ce que les différents sous-lots commercialisés ou stockés soient bien représentatifs du lot entier.

Pépinières

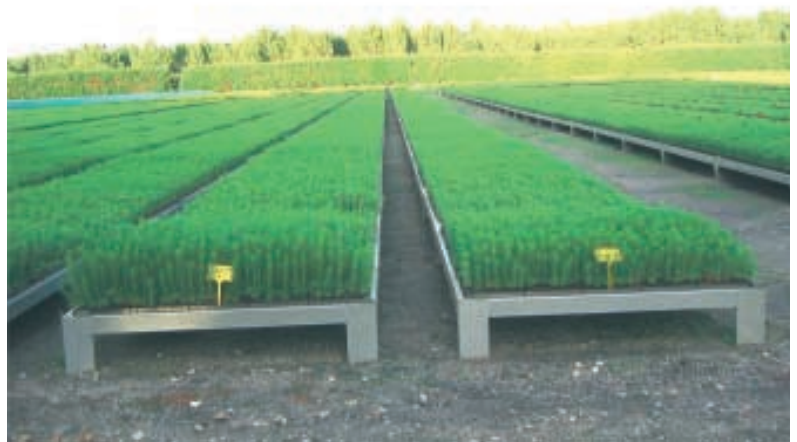
Des tris sont également effectués en pépinières, notamment lors de la préparation des commandes : leur premier objectif est de commercialiser des lots de plants qui soient conformes aux normes de qualités extérieures imposées par la réglementation ou à celles exigées dans le cadre spécifique des chantiers financés. Les plants endommagés ou présentant des défauts de formes et

ceux dont les dimensions ne sont pas satisfaisantes (trop fins ou trop petits) pour un âge donné, sont éliminés. Les professionnels ont également l'habitude de procéder, au sein des plants admis à la vente, à un tri par classe de hauteur. Ce dernier tri, qui n'est pas imposé par la réglementation, a pour finalité de standar-

diser la taille des plants mis en vente afin de proposer aux reboiseurs des lots homogènes, sachant que les plants de grandes dimensions, vendus plus chers, sont surtout recommandés en situation de forte compétition. Des études anciennes ont révélé que ce tri a un réel impact sélectif sur la vigueur (Delion et al., 1984). Une telle pratique n'est donc plus recommandée et il est conseillé aux reboiseurs d'acheter la totalité des plants présents dans une planche de pépinière et qui respectent les normes de qualités extérieures. Le procédé consistant à prélever, directement dans les planches, les plants les plus hauts pour les vendre précocement est également à éviter.

Améliorer les pratiques de production et poursuivre l'effort de sélection des peuplements pour limiter les risques de perte de diversité

Comme nous l'avons vu au cours de cet article, on peut considérer que, pour la majorité des régions de provenance, le nombre de peuplements sélectionnés est suffisant pour que la diversité du matériel potentiellement



Production de plants résineux en hors-sol

J. Borthelle, DRAF-SRFB Aquitaine

récoltable soit un bon échantillonnage de la diversité présente dans les populations. Des efforts sont cependant nécessaires pour sélectionner de nouveaux peuplements dans les régions déficitaires et une enquête de prospection est en cours. En revanche, il apparaît que les pratiques de récolte et de tri des graines et des plants conduisent probablement à une certaine réduction de la diversité effectivement mobilisée. Des études devraient être menées sur différentes essences pour quantifier l'impact de ces pratiques sur la mobilisation effective des matériels forestiers de reproduction issus des peuplements sélectionnés, et donc sur la diversité génétique résultante. Cependant, il nous semble que l'on peut d'ores et déjà recommander d'utiliser plus largement l'ensemble des ressources susceptibles d'être mobilisées dans ce réseau de peuplements porte-graines et donc de diversifier les récoltes à la fois au niveau de chaque peuplement mais aussi au niveau des différentes régions de provenance. Cette recommandation s'adresse à l'ensemble des acteurs de la filière, depuis les gestionnaires de peuplements sélectionnés qui contribuent à faire remonter toutes les informations susceptibles de faciliter les récoltes jusqu'aux reboiseurs qui doivent avoir conscience qu'il est fondamental de bien programmer à l'avance leurs besoins en plants pour être assurés de disposer de la provenance appropriée.

Ce message n'est pas toujours bien perçu à ce jour par tous car il n'est pas facile d'apprécier la diversité géné-

tique à l'œil nu ! Mais de nouvelles études apportant des informations tangibles devraient aider à mieux raisonner et justifier ces recommandations dans un proche avenir.

Isabelle BILGER

Cemagref, Écosystèmes forestiers
Nogent-sur-Vernisson
isabelle.bilger@cemagref.fr

Stéphanie MARIETTE

Cemagref, Écosystèmes forestiers
Nogent-sur-Vernisson
stephanie.mariette@cemagref.fr

Bernard HÉOIS

Cemagref, Écosystèmes forestiers
Nogent-sur-Vernisson
bernard.heois@cemagref.fr

Bibliographie

DELION D., MONNEYRON J.M., STEINMETZ G., 1984. Les normes de qualité des plants forestiers : validité et insuffisance. *Revue Forestière Française*, vol. 36, n°3, pp. 211-220

DUCOUSSO A., JARRET P., 2001. Diversité génétique des chênes et gestion forestière. *Revue Forestière Française*, vol. 53, n° spécial « Gestion de la biodiversité : réalisations concrètes », pp. 133-140

FERNANDEZ R., 1993. Les matériels forestiers de reproductions sélectionnés : analyse critique et bilan.

Bulletin technique de l'ONF, n°25, pp. 23-34

GIRARD S., HÉOIS B., BOUILLON P., LAVARDE F., 2003. Qualités de plants forestiers commercialisés : une nouvelle réglementation. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, n° 1, pp. 12-16

KONNERT M., RUETZ W., 2003. Influence of nursery practices on the genetic structure of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling populations. *Forest Ecology and Management*, vol. 184, n° 1-3, pp. 193-200

MAAPAR. Direction générale de la forêt et des affaires rurales, Cemagref, 2003. *Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction : régions de provenance, variétés améliorées*. 174 p.

Ministère de l'Agriculture et de la pêche. Direction de l'espace rural et de la forêt, 2000. *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*. Paris : ministère de l'Agriculture et de la pêche. 129 p.

ODDOU-MURATORIO, 2002. Impact des processus démographiques et spatiaux sur la diversité génétique des arbres forestiers : le cas d'une espèce disséminée, l'alisier torminal (*Sorbus torminalis* L. Crantz). Thèse ONF-ENGREF. 97 p. + annexes

STREIFF R., DUCOUSSO A., KREMER A., 1998. Organisation spatiale de la diversité génétique et flux polliniques dans une chênaie mixte. *Genetics Selection Evolution*, vol. 30, suppl. 1, pp. S137-S152