



HAL
open science

Exotiques et hybridation : les risques liés à la pollution génétique

Bruno Fady, Francois Lefèvre

► **To cite this version:**

Bruno Fady, Francois Lefèvre. Exotiques et hybridation : les risques liés à la pollution génétique. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2004, hors-série 1, pp.24-32. hal-02674604

HAL Id: hal-02674604

<https://hal.inrae.fr/hal-02674604v1>

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.

Exotiques et hybridation : les risques liés à la pollution génétique

La vie d'un peuplement forestier s'articule autour de quelques étapes clefs. Un peuplement forestier naît sous forme de graines après la pollinisation* et la fécondation. Les graines se dispersent à plus ou moins grande distance. Leur germination conduit au développement de plantules qui deviendront de jeunes recrues, puis des arbres adultes reproducteurs. Les processus démographiques, de croissance, reproduction et mortalité qui façonnent la structure du peuplement sont influencés par les conditions de milieu et le génotype* des individus concernés. Le gestionnaire forestier peut intervenir à chacune de ces étapes de la vie du peuplement. Dans cet article, nous nous intéressons à la phase qui conduit à la production d'une graine, depuis la production des fleurs mâles et femelles jusqu'à la formation du descendant après fécondation. Et nous envisagerons cette phase de reproduction sous l'angle particulier de la « pollution génétique », de l'hybridation* et de leurs conséquences sur la pérennité du peuplement.

Quelques définitions parfois ambiguës

Espèce et barrière à la reproduction

Les êtres vivants sont classiquement décrits comme appartenant à des groupes différents, les espèces. Les espèces peuvent être définies comme des groupes d'individus qui se reproduisent entre eux, dont les descendants leur ressemblent, et qui ne peuvent pas se croiser avec des individus appartenant à une autre espèce. C'est



T. Lamant, ONF-CGAF



T. Lamant, ONF-CGAF

Fig. 1 : Rameaux de *Abies nebrodensis*, à gauche et de *Abies cilicica*, à droite

le concept biologique de l'espèce, dû à Mayr en 1942 (Le Guyader, 2002).

Le schéma classique pour produire deux espèces différentes à partir d'une seule, la spéciation*, fait intervenir l'isolement. Un isolement géographique suffisamment long par exemple, peut conduire à un isolement* reproducteur : les nouveaux groupes d'individus ne peuvent plus s'interféconder et ils appartiennent dorénavant à des espèces différentes entre lesquelles les flux de gènes* sont impossibles. C'est le cas par exemple des sapins américains et des sapins européens qui sont géographiquement séparés depuis l'aire tertiaire par

l'ouverture de l'océan atlantique. Les diverses tentatives de croisements entre sapins américains et européens se sont quasiment toutes soldées par des échecs. Cette définition de l'espèce repose sur une approche expérimentale, souvent difficile à mettre en œuvre chez les arbres.

À la base de toute la nomenclature binomiale (genre et espèce) couramment utilisée pour la description du monde vivant, le concept typologique dû à Carl Von Linné (1707-1778) définit l'espèce comme un groupe d'individus morphologiquement semblables entre eux, et différant des autres groupes par des caractères constants. Il arrive

r é s u m é

L'impact pluri-centenaire de l'homme sur les forêts rend possible, entre autres, des échanges de gènes qui

auraient été impossibles naturellement. Exotiques et variétés améliorées introduites en reboisement côtoient les peuplements naturels. En fonction de leur taille et de leur proximité taxonomique, les introduits vont

pouvoir s'hybrider, voire remplacer les autochtones. Faut-il considérer cette pollution génétique comme un risque ou comme une chance d'acquérir des gènes nouveaux ? C'est ce qu'illustre cet article.

* Voir glossaire p 117

Espèce (parent femelle)	Code	Répartition	S'hybride avec
<i>A. alba</i> Mill.	AAI	Europe continentale	ANo, ACe, ACi, ANu, APi (nommé <i>A. masjoanis</i>)
<i>A. borisii regis</i> Mattf.	ABori	Grèce du Nord	parfois considéré comme un hybride naturel entre ACe et ALb
<i>A. bornmuelleriana</i> Mattf.	ABorn	Turquie	parfois considéré comme un hybride naturel entre ACe et ANo
<i>A. cephalonica</i> Loud.	ACe	Grèce du Sud	AAI, ANo, ACi, APi, ANu
<i>A. cilicica</i> Carr.	ACi	Turquie, Syrie, Liban	AAI, ACe
<i>A. equitrojani</i> (Asch. et Sint.) Mattf.	AEq	Turquie	parfois considéré comme un hybride naturel entre ACe et ABorn
<i>A. marocana</i> Trab.	AMa	Maroc	non testé, parfois considéré comme identique à APi
<i>A. nebrodensis</i> Mattei	ANe	Sicile	AAI
<i>A. nordmanniana</i> (Stev.) Spach	ANo	Caucase	AAI, ACe, APi, ANu
<i>A. numidica</i> de Lannoy ex Carr.	ANu	Algérie	AAI, ANo, ACe
<i>A. pinsapo</i> Boiss.	APi	Espagne	AAI, ANo, ACe, ACi, ANu

Tab.1 : les sapins euro-méditerranéens sont-ils de véritables espèces ?
Liste des hybridations naturelles et expérimentales réussies (descendance viable et fertile)

souvent que deux groupes d'individus soient définis comme des espèces différentes, quand bien même la démonstration est faite que leur hybridation* est possible. C'est le cas par exemple des sapins euro-méditerranéens chez qui 10 espèces différentes sont reconnues parce qu'elles ont des aires de répartition disjointes et des morphologies foliaires et florales relativement différentes (voir tableau 1, figure 1), alors que quasiment toutes sont interfécondes (Fady et Pommery, 1998). Lorsque les aires de répartition ne sont pas disjointes, les divergences morphologiques entre peuplements deviennent clinales (c'est-à-dire continues dans l'espace) et tracer une limite claire entre espèces devient un exercice très subjectif. Ainsi par exemple, la discrimination entre le sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loud.) et le sapin du roi Boris (*Abies borisii regis* Mattf.), en Grèce, basée sur une fréquence de forme d'extrémité des



B. Fady, Inra Avignon

Fig. 2 : sapin pectiné « candélabre » du Mont Ventoux. Au 19^e siècle, seuls quelques sapins subsistaient entourés de pâturages. La forme de cet arbre indique un âge ancien et le fait qu'il devait servir de fourrage par étêtage.

Un témoin d'un peuplement ancien qui a maintenant régénéré sous les pinèdes RTM de pin à crochet

abstract

Centuries-old human impact on forests may create, among others, favorable conditions for gene flow to occur bet-

ween populations that would have been otherwise impossible naturally. Exotic species and improved varieties used for afforestation can be found in the vicinity of natural stands. Depending on their size and taxonomic relatedness, introdu-

ced populations will be able to hybridize with autochthonous ones or even take their place. Should this genetic pollution be considered as a risk or a chance for adaptation and evolution ? This is the topic of this paper

aiguilles et de pilosité des rameaux végétatifs (Fady, 1993), peut-elle vraiment être considérée comme indicatrice de l'existence de deux espèces différentes comme le laisse supposer la nomenclature ? Ce genre d'ambiguïté est fréquent notamment chez les plantes, et l'on peut se questionner sur la place à accorder à la notion d'espèce en biologie (Le Guyader, 2002 ; Kupiec, 2003)

Décrire la diversité du monde vivant n'en reste pas moins essentiel. Dans les cas où la notion d'espèce devient difficile d'utilisation, le concept de complexe d'espèces pourra être utilement introduit (Pernès, 1984). Il s'agit d'un groupe d'espèces morphologiquement distinctes et pouvant occuper des aires de répartition différentes, mais au moins partiellement interfécondes. C'est par exemple ainsi que sont considérés les pins méditerranéens du groupe *halepensis*, *Pinus halepensis* Mill., *P. brutia* Ten., et *P. eldarica* Medw.

Allochtonie et autochtonie

L'opposition entre allochtonie* et autochtonie* repose sur le rôle de l'Homme et l'ancienneté du peuplement.



D. Cadars

Fig. 4 : zone d'introgression entre *Pinus sylvestris* L. et *Pinus uncinata* Ramond in D.C. dans les Pyrénées centrales - RN du Néouvielle



B. Fady, Inra Avignon

Fig. 3 : *Cedrus atlantica* (Endl.) Carr, un allochtone naturalisé depuis le 19^e siècle dans l'arrière pays méditerranéen où il colonise les taillis de chêne vert et les garrigues

ment. Du fait de notre histoire géologique quaternaire, aucun peuplement forestier ne peut avoir été présent en une même région depuis plus de 10 000 ans. En France, la réglementation considère qu'un peuplement autochtone est originaire de la région où on le trouve sans y avoir été introduit par l'Homme (MAAPAR, 2003). Dans d'autres pays européens, un peuplement autochtone aura tout de même pu être planté par l'Homme, si des semences locales ont été utilisées et si la régénération naturelle assure sa pérennité (Directive européenne 1999/105/EC). Ainsi, le peuplement autochtone sera présent localement depuis « suffisamment » longtemps, et sera bien adapté aux conditions écologiques locales. Derrière la notion d'autochtonie (figure 2), d'existence locale depuis longtemps, transparait donc la notion de garantie d'adaptation à long terme dans un environnement donné.

Par opposition, un peuplement allochtone n'a pas une origine locale. Il est nécessairement issu d'une dynamique incluant l'Homme. L'introduction peut avoir été volontaire (plantation par exemple) ou involontaire. Ce peuplement peut avoir comme origine des

populations différentes de celles représentées localement, par exemple suite à un programme d'amélioration génétique. Ainsi, des populations allochtones de mélèze d'Europe (Sudètes, centre Pologne) sont utilisées en reboisement en plaine alors que le mélèze est autochtone dans les montagnes françaises.

Exotique, naturalisation et invasion

Les individus qui constituent un peuplement allochtone peuvent aussi appartenir à une espèce non représentée localement et on parlera alors volontiers d'exotique* (MAAPAR, 2003), bien que les termes d'exotique et d'allochtone doivent être considérés comme synonymes d'un point de vue biologique (Pysek et al., 2004). Lorsque l'introduction est réussie et que les individus survivent et se reproduisent, on parlera de naturalisation. Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), introduit de la côte ouest américaine au début du 19^e siècle, et le cèdre (*Cedrus atlantica* (Endl.) Carr., figure 3), introduit d'Algérie depuis le milieu du 19^e siècle, sont deux exemples caractéristiques de forêts françaises naturalisées. Des individus ou peuplements naturalisés

deviennent invasifs* lorsqu'ils produisent de fortes modifications des habitats* voisins par colonisation rapide à longue distance. L'exemple le plus connu est celui du robinier (*Robinia pseudoacacia* L.), introduit en France au 17^e siècle depuis l'Amérique à des fins ornementales. Il colonise des habitats perturbés grâce à un système de reproduction extrêmement efficace, combinant graines et rejet de souche et drageonnage (Pradalié et Blot, 2003). Dans une moindre mesure, le cèdre commence lui aussi à être considéré comme invasif dans certains massifs provençaux comme le Luberon (Vaucluse).

Flux de gènes* et pollution génétique

Des peuplements voisins peuvent présenter des différences héritables* pour une ou plusieurs de leurs caractéristiques. C'est particulièrement le cas lorsque des ressources allochtones sont installées à proximité de peuplements autochtones.

Si ces peuplements sont inter fertiles, parce qu'ils appartiennent soit à la

même espèce* soit à un complexe d'espèces*, les flux de gènes* issus de leurs échanges de pollen et de graines conduiront à l'apparition d'une descendance hybride intra ou interspécifique (Arnold, 1997). L'hybridation* peut conduire, par des croisements répétés, au transfert de gènes nouveaux dans une population ou une espèce, phénomène qualifié d'introgression* (figure 4). Entre 50 et 70 % des angiospermes actuelles seraient issues d'hybridation d'espèces ancestrales (Arnold, 1997). L'hybridation est donc un des moteurs de la spéciation* et permet notamment l'adaptation à de nouvelles conditions écologiques. Si l'on considère, par contre, que le résultat de cette introgression – l'apparition de formes nouvelles, hybrides – est indésirable, ces flux de gènes* introgressifs seront qualifiés de pollution génétique.

Les situations écologiques où les échanges de gènes sont possibles, sont très fréquentes chez les arbres en France. Ainsi, en Aquitaine, le pin

maritime planté, issu des programmes d'amélioration génétique, peut en théorie échanger des gènes avec le pin maritime autochtone des dunes littorales (Raffin, 1999). Il en va potentiellement de même pour le pin noir d'Autriche et le pin laricio, plantés avec le pin de Salzman autochtone des Cévennes. On peut aussi citer les sapins méditerranéens plantés à proximité de forêts de sapin pectiné autochtone comme dans la montagne de Lure (Alpes-de-Haute-Provence), ou du peuplier cultivé planté dans les vallées alluviales où est présent le peuplier noir, autochtone (figure 5).

En quoi la pollution génétique peut-elle être néfaste ?

Allochtonie, autochtonie et adaptation locale

À l'échelle de l'aire biogéographique d'une espèce, les différentes populations présentent souvent une diversité de réponse aux conditions environnementales. Cette variabilité a une base

Compartiment ornemental

Populus nigra cv Italica

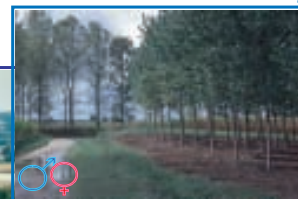


Compartiment cultivé

P. deltoides X P. nigra

P. deltoides

P. deltoides X P. trichocarpa



La ripisylve

Pollen

Pollen
Graines

Compartiment sauvage

Populus nigra

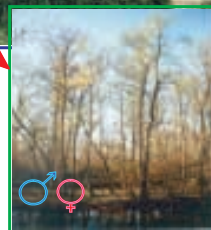


Fig. 5 : exemple d'interactions par flux de gènes entre compartiment cultivé et compartiment sauvage : le cas du peuplier noir



P. Bouvarel, Inra Orléans



JC Bastien, Inra Orléans

Fig. 6 : à gauche, dégât de gelée tardive sur jeunes pousses d'épicéa commun lié à une mauvaises adaptation à droite, variabilité de la précocité de débournement

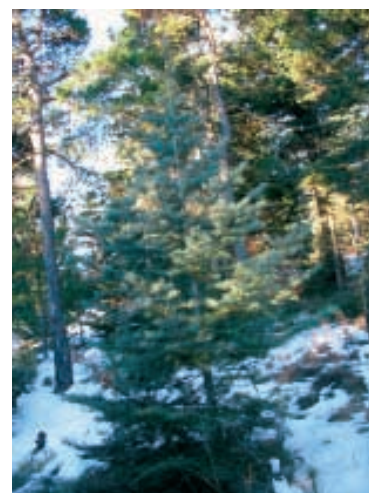
génétique (on la détecte en semant dans un environnement commun des graines issues des différentes populations) et peut être mise en relation avec la variation des conditions environnementales locales. Par exemple, chez le chêne sessile, on observe à l'échelle européenne un cline latitudinal pour le débournement végétatif (Ducousso et al., 1996). Cela résulte d'un processus adaptatif.

Si elle existe depuis longtemps en un même lieu, une population autochtone présente-t-elle pour autant la meilleure adaptation* possible aux conditions locales ? Ce postulat n'est pas nécessairement vérifié, notamment en cas de changement brutal du milieu. Ainsi, le sapin pectiné autochtone des Monts métallifères en Europe centrale a déperir sous les effets de la pollution atmosphérique dans les années 1960-1970 (Euforgen 2002). Le pin maritime, autochtone dans les massifs varois des Maures et de l'Estérel, a été dévasté au début des années 1960 par la pullulation de la cochenille *Matsucoccus feytaudi* (Schvester, 1967), qui a par ailleurs été récemment décrite en Corse où une épidémie est à craindre (Jactel et al., 1996). Le postulat n'est pas non plus forcément vérifié sans changement rapide du milieu. Une étude très large chez *Pinus contorta* Dougl. en Amérique du Nord (plus de 140 provenances testées sur 60 sites à l'âge de 20 ans) montre que ce n'est pas tou-

jours la population autochtone qui est la mieux adaptée localement (Rehfeldt et al., 2001) : l'adaptation est un processus dynamique et les populations ne sont pas toujours « à l'optimum » dans leur environnement à un moment donné, par exemple du fait de flux de gènes naturels et réguliers avec d'autres populations qui contrebalancent l'effet de la sélection. Ainsi, autochtonie n'est pas systématiquement synonyme de garantie d'adaptation à long terme.

A contrario, allochtonie n'est pas systématiquement synonyme de risque pour l'adaptation à long terme. La forte diversité génétique individuelle présente chez les arbres forestiers permet des adaptations rapides à de nouveaux environnements. Ainsi, le cèdre de l'Atlas présente-t-il une adaptation remarquable aux conditions de moyenne montagne méditerranéenne, et ce moins de 150 ans et 3 générations après son introduction en France (Fallour, 1998). De même, les tests de provenances* de sapin pectiné installés en France dans divers milieux montrent que les origines calabraises et des Balkans ont toujours une croissance en hauteur bien supérieure à celle des provenances locales. Par contre, l'épicéa commun, qui a été massivement introduit dans le Massif central où il n'est pas autochtone, présente une forte sensibilité au xylophage *Dendroctonus micans* (Grégoire, 1999). De même, le cyprès vert, pourtant naturalisé au moins

depuis l'époque romaine en Provence, présente-t-il un fort dépérissement dû à la maladie du chancre à *Seiridium cardinale* (Fady, 2000). Les tests de provenances restent un outil fort appréciable pour déterminer la structuration des caractères adaptatifs* (vigueur, résistance au froid, à la sécheresse, aux maladies et prédateurs) d'une espèce (figure 6) et pour éviter des



B. Fady, Inra Avignon

Fig. 7 : jeune semis de sapin concolor (*Abies concolor* (Gord.) Hoops) colonisant un sous-bois de pin sylvestre et chêne pubescent, versant sud de la montagne de Lure (04). Ici, pas d'hybridation possible avec la ressource locale (*Abies alba* Mill.), mais une occupation d'une niche écologique au détriment de la flore locale

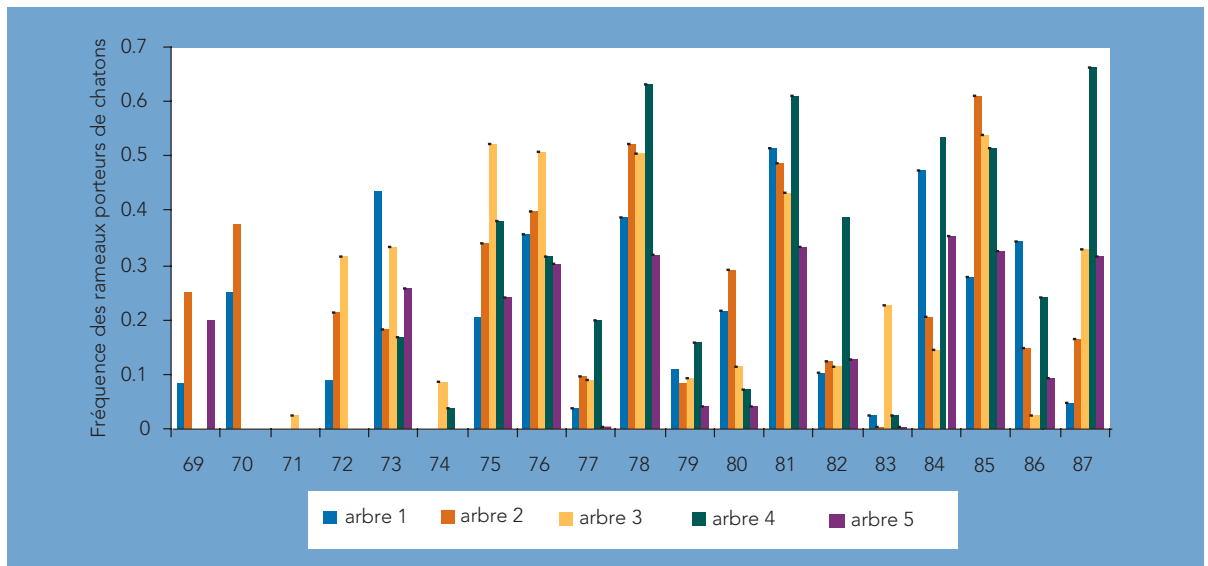


Fig. 8 : la production de pollen est très variable entre individus et d'une année sur l'autre. Un exemple pris chez le sapin pectiné à Châteauroux (Hautes-Alpes) entre 1969 et 1987 (adapté de Szabadi, 2003)

introductions catastrophiques (voir par exemple les dégâts de gel de 1985 sur les pins maritimes portugais semés en place en forêt landaise). Lorsque la variabilité adaptative d'une espèce est mal connue, les conseils pour le reboisements favorisent toujours les provenances autochtones (MAAPAR, 2003).

Les allochtones : une menace pour les autochtones ?

L'allochtonie peut compromettre la survie à long terme des peuplements autochtones. Le premier risque est le remplacement de l'autochtone par l'allochtone. Si le pollen de l'allochtone est très abondant, il peut constituer une barrière physique à la fécondation, en empêchant le pollen de l'autochtone d'arriver ou de germer sur ses propres stigmates, voire en provoquant un avortement spontané des fleurs femelles (comme cela a été montré chez le noyer). La régénération de l'allochtone peut ainsi être très abondante et occuper une niche écologique restée vacante (figure 7).

Le second risque est l'hybridation. L'introgression* de gènes ne devient efficace que si la pollinisation est suivie par la reproduction et l'obtention d'une descendance hybride, viable,

elle-même capable de se reproduire. Cette descendance hybride va pouvoir remplacer l'espèce parente autochtone dans son milieu d'origine dans plusieurs cas de figure :

- premièrement, si elle est plus vigoureuse (voir par exemple le cas des sapins hybrides, Fady et Pommery, 1998) et si elle a une meilleure aptitude à la compétition que les descendants issus de croisements non-hybrides ;
- deuxièmement, si la régénération de l'autochtone est défailante et que la densité de semis est trop faible ;
- et enfin, si la proportion de semis hybrides est trop importante et ne donne plus de chance aux juvéniles autochtones de survivre.

Toutefois, les descendants hybrides peuvent ne présenter qu'un avantage sélectif de faible durée ou lié à un milieu perturbé (Arnold, 1997).

Plus la production de pollen et de graines du peuplement allochtone sera forte, et plus les risques indirects (barrière) et directs (hybridation) de pollution génétique seront grands. Ce risque est accentué par le fait que la floraison des arbres forestiers est très irrégulière (figure 8).

Ainsi, l'impact de l'allochtone dépend de trois facteurs :

- la taille de la population reproductrice locale,
- la taille de la population reproductrice allochtone,
- le niveau de « mal adaptation » de l'allochtone (Lefèvre, 2004). Telle est sans doute la situation de Salzman autochtones dans les Cévennes et les Pyrénées françaises : les reboisements de grande ampleur en pin noir depuis le 19^e siècle concurrencent le pin de Salzman dans sa niche écologique, peuvent perturber sa reproduction et favoriser l'hybridation intra-spécifique. L'ampleur de cet impact reste encore à évaluer mais pourrait poser des problèmes réglementaires pour la récolte de graines (MAAPAR, 2003).

Conséquences pour les écosystèmes

Il existe une relation entre la diversité génétique des espèces majeures (ou clef de voûte) que sont les arbres forestiers et les communautés qui leur sont associées. L'hybridation conduisant à un changement important dans la diversité génétique, il est raisonnable de penser qu'elle

aura un impact important sur la biodiversité* de l'écosystème en général, dont il sera difficile d'évaluer simplement les effets dans ses différents compartiments (sol, avifaune, entomofaune, flore, etc.). Par exemple, le peuplier noir autochtone (*Populus nigra* L.) a co-évolué avec sa rouille foliaire (*Melampsora larici-populina*) par un mécanisme de résistance partielle qui ne favorise pas l'émergence de nouvelles races du parasite. En revanche, la création de variétés hybrides interspécifiques à résistance totale a favorisé l'émergence de nouveaux pathotypes de cette rouille (Lefèvre et al., 1998) et la diffusion à grande échelle de ces variétés a permis une colonisation extrêmement rapide de toute la peupleraie cultivée européenne par ces nouveaux isolats (Pinon et Frey, 1997).

Toujours pour le pin de Salzmann, les risques d'introgession de gènes de pin noir peuvent poser des problèmes pour la conservation de l'habitat* de ce pin noir endémique dans le cadre de la réglementation européenne (directive Habitats 92/43/CEE). On peut soulever le même genre de problème pour les pinèdes naturelles de pin sylvestre et de pin à crochets dans les Pyrénées, qui relèvent de la directive Habitats, et pour lesquelles une introgession semble possible (figure 9).

Comment détecte-t-on peuplement allochtone et pollution génétique ?

Comment être sûr qu'une population est autochtone ? Il arrive souvent qu'une espèce présente depuis longtemps dans son habitat ne soit pas autochtone bien qu'elle soit considérée comme telle (ainsi, l'indigénat du pin pignon en France est discutable) ou que les activités humaines soient responsables de la dynamique de colonisation d'espèces qui seraient sans elles restées cantonnées sur des surfaces bien plus modestes (déprise agricole et incendies favorisent le pin d'Alep autour de la Méditerranée). En l'absence d'archives, cette tâche est souvent très difficile. Les données des sécheresses (Bartoli et

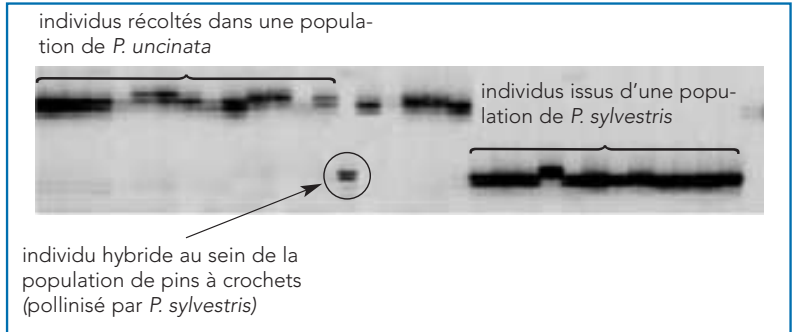


Fig. 9 : utilisation des marqueurs moléculaires pour détecter l'hybridation. Un exemple pris chez *Pinus uncinata* Ramond in D. C. et *Pinus sylvestris* L. dans une tourbière des Pyrénées, utilisant un marqueur microsatellite* chloroplastique discriminant (adapté de Bodin, 2002)

Dèmesure-Musch, 2003) nous indiquent par ailleurs que l'allochtonie, et donc les risques de pollution génétique et d'introgession, sont très fréquents chez les conifères, au moins depuis les grands travaux de restauration des terrains de montagne du 19^e siècle, mais probablement depuis plus longtemps encore. En l'absence de documents historiques, répondre à ces questions est souvent une tâche très difficile. Plusieurs outils sont disponibles.

Morphologie

La morphologie, très pertinente entre genres, est souvent peu discriminante pour différencier les espèces d'un même genre. Les sapins, par exemple, présentent une morphologie foliaire qui dépend de la luminosité et du niveau dans l'arbre : ainsi, un sapin pectiné de pleine lumière aura un apex ressemblant à un sapin de Céphalonie. Les morphologies des cèdres du Liban et de l'Atlas sont très proches dans un milieu où les conditions locales sont variables. Au sein des espèces, la tâche est encore plus ardue pour identifier des individus appartenant à un peuplement allochtone ou issus d'hybridation entre sous-espèces ou espèces d'un même complexe. Les modèles architecturaux construits actuellement ne fonctionnent souvent que pour des individus élevés dans des conditions de milieu très homogènes (Sabatier et al., 2003). Quelques cas de marqueurs morphologiques* discriminants au niveau intra spécifique existent cependant, comme le nombre de cotylédons diffé-

rent chez les pins laricio de Corse et de Calabre (Baldet, comm. pers.), ou la forme colonnaire des épicéas de montagne autochtones dans les Vosges et le Jura (Bouvarel et Jacamon, 1959). Si la signification adaptative du nombre de cotylédons reste à découvrir, la forme colonnaire des épicéas de montagne semble être liée à une adaptation à la neige permettant d'éviter le bris de branche.

Complexité écologique

Utiliser la complexité écologique peut être envisagé pour identifier des peuplements autochtones d'installation ancienne. *A priori*, plus un peuplement est anciennement installé, plus les communautés qui lui sont associées seront complexes. Cependant, la difficulté de trouver des groupes biologiques, fonctionnels ou utilisant une même ressource, pertinents au regard de l'autochtonie, ne doit pas être ignorée. À noter aussi que les forêts pionnières sont, par définition, exclues de ce type d'investigation.

Marqueurs génétiques*

Les méthodes utilisant les marqueurs génétiques s'avèrent les plus fiables pour la taxonomie infra spécifique et/ou la détection des pollutions génétiques (figure 9). Ces méthodes s'apparentent aux « tests ADN » tels qu'ils sont utilisés entre autres en criminologie. Dans le genre *Cedrus* par exemple, les marqueurs génétiques ont permis de montrer que *C. libani* A. Rich. et *C. atlantica* (Endl.) Carr. étaient facilement

identifiables. Dans les peuplements où ils sont en sympatrie*, les marqueurs génétiques ont aussi montré qu'il y avait introgression entre les deux taxons et obtention d'hybrides, le taux de pollution génétique pouvant atteindre 30 % (Fady et al., 2003). L'intérêt des marqueurs génétiques pour détecter les flux de gènes et l'hybridation a été montré chez de nombreuses espèces (par exemple chez les chênes européens, Kremer et Petit, 2001). Chez le peuplier (figure 5), contrairement à ce qu'on imaginait, les marqueurs ADN ont révélé que les clones hybrides cultivés euraméricains (*Populus nigra* L. x *P. deltoides* (Bartr.) Marsh.) ne parviennent quasiment pas à polliniser les peupliers noirs sauvages (Benetka et al., 1999). Les barrières à la reproduction mises en jeu dans ce cas sont encore inconnues, d'autant que l'introgression reste possible par d'autres voies comme le croisement entre hybrides et la pollinisation par des hybrides interaméricains (*P. deltoides* (Bartr.) Marsh. x *P. trichocarpa* Torr & Gray ex Hook.).

En conclusion et en guise de recommandation

La pollution génétique est la face indésirable d'un phénomène inéluctable et indispensable à l'adaptation et à l'évolution des communautés d'êtres vivants : les flux de gènes. Hors des zones d'autochtonie, l'utilisation de matériel allochtone, exotique*, ne pose pas de problème génétique particulier, si ce n'est de vérifier son adaptation à long terme (son caractère naturalisable) et qu'il ne devienne pas envahissant. Dans les zones d'autochtonie, où l'objectif de gestion est a priori axé sur le maintien des peuplements naturels, les flux de gènes d'origine allochtone constituent un risque potentiel. Ce risque est accentué lorsque la régénération naturelle locale est limitée, ou lorsque la ressource allochtone prend une importance significative par rapport à la ressource locale. La pollution génétique* doit alors être aussi réduite que possible. C'est le message qui est véhiculé par la réglementation en matière de matériels forestiers de reboisement (MAAPAR, 2003) qui incite à limiter les transferts de matériels d'une région de provenance à une autre. C'est aussi le

message de la Commission nationale des ressources génétiques forestières (CRGF) en France et du réseau européen des ressources génétiques forestières (EUFORGEN) en Europe qui incite à constituer des peuplements conservatoires (Lefèvre, 1999) dans les zones d'autochtonie.

La pollution génétique peut aussi permettre de créer rapidement de nouvelles adaptations. L'introgression joue un rôle fondamental dans l'évolution des espèces forestières, leur donnant à la fois une capacité d'évolution adaptative rapide et une possibilité de maintenir une forte diversité intra-peuplement, réservoir génétique pour de futures adaptations. Isoler complètement les populations d'arbres forestiers serait sans doute impossible, et assurément néfaste pour l'avenir. Une attention particulière, sous forme d'un suivi des jeunes générations, devrait être portée sur certains peuplements forestiers où les pratiques sylvicoles passées d'introductions peuvent favoriser des flux de gènes conduisant à une évolution rapide. Par exemple, les sapins méditerranéens plantés à proximité de peuplements de sapin pectiné pourraient conférer une meilleure adaptation à la sécheresse aux descendants issus des flux de gènes entre autochtones et allochtones, ce qui n'est a priori pas sans intérêt dans le cadre du réchauffement climatique global. Enfin, pour mémoire, rappelons que l'hybridation a pu être utilisée à des fins de génie écologique pour la conservation d'espèces rares et menacées. Ainsi, chez la panthère de Floride, une « pollution génétique » est volontairement pratiquée pour éviter la consanguinité due à un effectif trop limité, engrenage inexorable vers l'extinction.

Bruno FADY

Inra, unité de recherches forestières méditerranéennes
Avignon
fady@avignon.inra.fr

François LEFÈVRE

Inra, unité de recherches forestières méditerranéennes
Avignon
lefevre@avi-forets.inra.fr

Bibliographie

ARNOLD M.L., 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford University Press, New York, USA.

BARTOLI M., DEMESURE-MUSCH B., 2003. Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux des gènes des pins à crochets et sapins français. Revue Forestière Française, vol. 55, n°6, pp. 543-556

BENETKA V., MOTTI J., VACKOVA K., POSPISKOVA M., DUBSKY M., 1999. Estimation of the introgression level in *Populus nigra* L. populations by means of isozyme gene markers. Silvae Genetica, vol. 48, n° 5, pp.218-223

BODIN J., 2002. Les pins de la tourbière du Pinet : des hybrides datant de la dernière glaciation ou des pins à crochets plantés par l'homme au siècle dernier ? Rapport de stage de MST « Chimie et biologie végétales ». Lyon : Université Claude Bernard. 34 p. et annexes

BOUVAREL P., JACAMON M., 1959. Les épicéas remarquables du Kertoff. Bulletin de la Société Botanique de France, vol. 106, pp. 128-130

DUCOUSSO A., GUYON J.P., KREMER A., 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Annales des Sciences Forestières, vol. 53, n° 2-3, pp. 775-782

EUFORGEN, 2002. Compte rendu de la réunion du réseau conifères à Kostrzyca, Pologne, octobre 2002. <en ligne : http://www.ipgri.cgiar.org/networks/euforgen/euf_home.asp>

FADY B., 1993. Caractéristiques écologiques et sylvicoles des sapins de Grèce dans leur aire naturelle et en plantation dans le sud de la France : perspectives pour le reboisement en région méditerranéenne. Revue Forestière Française, vol. 45, n° 2, pp. 119-133

FADY B., 2000. Place du cyprès dans la région méditerranéenne. Allergie et Immunologie, vol. 31, n° 3, pp. 144-149

FADY B., POMMERY J., 1998. Adaptation et diversité génétique des sapins méditerranéens : bilan des tests de provenances dans le sud de la France et perspectives en matière d'hybridation. Forêt Méditerranéenne, vol. 19, n° 2, pp. 117-123

FADY B., LEFÈVRE F., REYNAUD M., VENDRAMIN G.G., BOU DAGHER-KHARRAT M., ANZIDEI M., PASTORELLI R., SAVOURÉ A., BARITEAU M., 2003. Gene flow among different taxonomic units: evidence from nuclear and cytoplasmic markers in *Cedrus* plantation forests. Theoretical Applied Genetics, vol. 107, n° 6, pp. 1132-1138

FALLOUR D., 1998. Evolution et structuration spatiale de la diversité du cèdre de l'Atlas sur le Petit Luberon : approches écologique, dendroécologique et génétique. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille III. 152 p.

GRÉGOIRE J.C., 1999. *Rhizophagus grandis* contre *Dendroctonus micans* dans les pessières françaises. Dossier de l'Environnement de l'Inra, n° 19, pp. 119-126

JACTEL H., MÉNASSIEU P., BURBAN C., 1996. Découverte en Corse de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera : Margarodidae), cochenille du pin maritime. Annales des Sciences Forestières, vol. 53, n° 1, pp. 145-152

KREMER A., PETIT R.J., 2001. L'épopée des chênes européens. La Recherche, n° 342, pp. 40-43.

KUPIEC J.J., 2003. Les espèces existent-elles ? Sciences et Avenir, n° 134, pp. 34-38

LEFÈVRE F., 1999. Gestion des réseaux de conservation dynamique. In : É. Teissier du Cros coord., Conserver les ressources génétiques en France. Paris : Ministère de l'Agriculture et de la pêche, Paris : Bureau des ressources génétiques. Commission des ressources génétiques forestières, Paris : Inra, pp. 23-27

LEFÈVRE F., 2004. Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. Forest Ecology and Management, vol. 197, n° 1-3, pp. 257-271

LEFÈVRE F., GOUÉ-MOURIER M.C., FAIVRE-RAMPANT P., VILLAR M., 1998. A single gene cluster controls incompatibility and partial resistance to various *Melampsora larici-populina* races in hybrid poplars. Phytopathology, vol. 88, n° 2, pp. 156-163

LE GUYADER H., 2002. Doit-on abandonner le concept d'espèce ? Le Courrier de l'environnement de l'Inra, n° 46, pp. 51-64

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.

PERNÈS J., 1984. Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome 2 : méthodologie. Paris : Lavoisier.

PINON J., Frey P., 1997. Structure of *Melampsora larici-populina* populations on wild and cultivated poplar. European Journal of Plant Pathology, vol. 103, n° 2, pp. 159-173

PYSEK P., RICHARDSON D.M., REJMANEK M., WEBSTER G.L., WILLIAMSON M., KIRSCHNER J., 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. Taxon, vol. 53, n° 1, pp. 31-143

PRADALIE L., BLOT E., 2003. Plantes envahissantes de la région méditerranéenne. Montpellier : Agence Méditerranéenne de l'Environnement - Languedoc-Roussillon, Aix-en-Provence : Agence Régionale Pour l'Environnement - Provence-Alpes-Côte d'Azur. 51 p. <en ligne : <http://www.ame-lr.org/plantesenvahissantes/index.html>>

RAFFIN A., 1999. Pin maritime. In : E. Teissier du Cros coord., Conserver les ressources génétiques en France. Paris : Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris : Bureau des Ressources Génétiques. Commission des Ressources Génétiques Forestières, Paris : Inra, pp. 50-51.

REHFELDT G.E., WYKOFF W.R., YING C.C., 2001. Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. Climatic Change, vol. 50, n° 3, pp. 355-376

SABATIER S., BARADAT P., BARTHÉLÉMY D., 2003. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A Rich (Pinaceae). Annals of Forest Science, vol. 60, n° 1, pp. 19-29

SCHVESTER D., 1967. Observations générales sur le dépérissement du pin maritime dans les Maures. Revue Forestière Française, vol. 19, n° 6, pp. 374-384

SZABADI I., 2003. Quels sont les facteurs écologiques responsables de la variabilité phénologique de la floraison mâle et femelle ? Analyse d'une série chronologique de 18 années chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Rapport de stage du DEA Biosciences de l'environnement et santé, option milieux continentaux, Université Aix-Marseille III. 39 p.