HAL open science

Conservation in situ des ressources génétiques forestières: réseaux de conservation et espaces protégés

Francois Lefèvre

▶ To cite this version:

Francois Lefèvre. Conservation in situ des ressources génétiques forestières: réseaux de conservation et espaces protégés. Cahiers Agricultures, 2000, 9, pp.211-222. hal-02685189

HAL Id: hal-02685189
https://hal.inrae.fr/hal-02685189v1

Submitted on 1 Jun 2020

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.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

Conservation *in situ* des ressources génétiques forestières : réseaux de conservation et espaces protégés

François Lefèvre

La conservation des ressources génétiques forestières a pour but de maintenir la capacité d'adaptation des populations et des espèces sur de nombreuses générations. Elle s'inscrit dans le cadre plus large de la gestion durable des forêts. La Conférence ministérielle d'Helsinki en 1993 définit comme durable une gestion des forêts telle « qu'elles préservent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes aux niveaux local, national et mondial, et qu'elles ne soient pas dommageables à d'autres écosystèmes ». Comme le souligne Birot [1], la notion de gestion durable figurait déjà dans les Ordonnances royales sur les forêts de... 1346 ! En France, notamment, la gestion forestière a permis de maintenir un bon « état global » des forêts malgré d'importantes variations de la surface boisée sur le territoire [1].

[1] Statistiques disponibles sur les sites Internet du ministère de l'Agriculture et de la Pêche (www.agriculture.gouv.fr) et de l'Inventaire forestier national (www.ifn.fr).

F. Lefèvre : INRA, Unité de recherches forestières méditerranéennes, avenue A.-Vivaldi, 84000 Avignon, France.
<lefevre@avignon.inra.fr>

Tirés à part : F. Lefèvre

Il y a néanmoins plusieurs raisons de se préoccuper de conservation des ressources génétiques forestières aujourd'hui. Tout d'abord il existe dans le monde des espèces forestières menacées de disparition, comme le sapin de Sicile *(Abies nebrodensis)* [2] ou le cyprès de Duprez au Sahara *(Cupressus dupreziana)* [3] qui représentent un patrimoine que l'on peut souhaiter conserver. Par ailleurs, les pratiques forestières se sont intensifiées au cours des dernières décennies : en France, plus de 2 millions d'hectares ont été nouvellement constitués entre 1950 et 1980, faisant intervenir d'importants transferts de graines [4]. Parallèlement, de grands changements dans l'environnement des forêts sont prévus à moyen terme (évolution démographique humaine, changement climatique global) et les espèces forestières, longévives, devront garder leurs capacités d'adaptation à des environnements changeants. Du point de vue de la recherche, les progrès de la génétique des populations et de la biologie moléculaire nous fournissent de nouveaux outils pour suivre et prédire l'évolution des ressources génétiques, permettant une réflexion *a priori* sur les stratégies de leur conservation.

La France a défini une politique nationale de conservation des ressources génétiques forestières dès 1991 [5]. Le programme

Tableau 1

Les réseaux de conservation des ressources génétiques forestières en cours ou en préparation en France métropolitaine (d'après Teissier du cros [8])

Espèce	Mode de conservation	
Alisier torminal *(Sorbus torminalis)*	–	Inventaire en cours
Chêne sessile *(Quercus petraea)*	*in situ*	En préparation
Cormier *(Sorbus domestica)*	–	Inventaire en cours
Epicéa commun *(Picea abies)*	*in situ*	En préparation
Hêtre *(Fagus sylvatica)*	*in situ*	Opérationnel
Merisier *(Prunus avium)*	*ex situ*	Opérationnel
Merisier *(Prunus avium)*	pseudo *in situ*	Opérationnel
Merisier *(Prunus avium)*	*in situ*	En préparation
Ormes *(Ulmus* sp.)	*ex situ*	Opérationnel
Peuplier noir *(Populus nigra)*	*ex situ*	Opérationnel
Peuplier noir *(Populus nigra)*	*in situ*	En préparation
Pin maritime *(Pinus pinaster)*	*in situ*	En préparation
Sapin pectiné *(Abies alba)*	*in situ*	Opérationnel

National programme for the conservation of forest genetic resources in France

national de gestion et de conservation des ressources génétiques des arbres forestiers s'appuie sur une charte qui précise les rôles des différents acteurs publics et privés dans ce domaine *(tableau 1)* [6-8]. Au niveau européen, le programme Euforgen sur la protection des forêts en Europe coordonne les actions entreprises dans les 28 pays signataires *(tableau 2)* [9]. La conservation des ressources génétiques forestières est aussi une préoccupation affichée au niveau mondial [10]. Diverses stratégies sont mises en œuvre [8] : la conservation *in situ*, qui consiste à gérer des populations évoluant dans leur environnement naturel, la conservation dynamique, gestion de populations évoluant dans un environnement contrôlé, et la conservation *ex situ*, fondée sur des collections de différentes formes, *in vivo* ou *in vitro*. La priorité est généralement donnée à la conservation *in situ* dans le souci de ne pas soustraire les espèces aux évolutions de leur environnement [11].

Il existe par ailleurs des espaces dévolus à la préservation des habitats prioritaires et à la conservation des espèces protégées. En France, l'observatoire du patrimoine naturel des Réserves naturelles met en évidence l'importance des surfaces forestières ainsi préservées [12]. L'Office national des forêts (ONF) a également son propre réseau de réserves biologiques [13]. Au niveau européen, le réseau Natura 2000 qui se met en place [14] comprendra de nombreux sites boisés. Les programmes de conservation des ressources génétiques et de protection des sites se sont constitués indépendamment et sous des tutelles différentes ; ils n'en sont pas moins complémentaires.

Après quelques rappels sur l'état des connaissances de la biologie des populations d'arbres forestiers, les stratégies de gestion des réseaux de conservation *in situ* et des espaces protégés seront discutées du point de vue des ressources génétiques d'espèces forestières cibles. La gestion des ressources génétiques forestières doit être considérée à différentes échelles :

– le niveau de l'aire de répartition des espèces où se situe la pertinence biologique (notons que pour la première fois un programme coordonné au niveau international, Euforgen, permet d'opérer à cette échelle) ;

– le niveau national où s'élabore la politique (les états sont comptables de leurs propres ressources génétiques) ;

– le réseau de conservation généralement multisites ;

– l'unité de conservation ou le site. L'accent sera mis sur les échelles les plus fines, l'unité de conservation et le réseau, qui sont sous la responsabilité directe du gestionnaire, sans oublier la nécessaire coordination aux niveaux supérieurs, national et international.

Tableau 2

Les réseaux de conservation des ressources génétiques forestières à l'échelle européenne. Vingt-huit pays adhèrent au programme Euforgen et participent à un ou plusieurs de ces réseaux : Allemagne, Arménie, Autriche, Belgique, Biélorussie, Croatie, Danemark, Espagne, Finlande, France, Hongrie, Italie, Lettonie, Lituanie, Luxembourg, Malte, Moldavie, Monaco, Norvège, Pays-Bas, Pologne, Portugal, République tchèque, Slovaquie, Slovénie, Suède, Suisse, Ukraine (voir le site Internet : www.cgiar.org/ipgri.euforgen)

Réseau	Principales espèces concernées
Conifères	Épicéa commun, pin sylvestre
Feuillus précieux	Châtaignier, ormes, tilleul, sorbiers et cormiers, érables, merisier, pommier, poirier
Feuillus sociaux	Hêtre, chêne pédonculé, chêne sessile, autres chênes non méditerranéens
Chênes méditerranéens	Chêne liège, autres chênes méditerranéens
Peuplier noir	Peuplier noir, peuplier blanc

European networks for the conservation of forest genetic resources in the Euforgen programme

Biologie des populations d'arbres forestiers

Une histoire récente

Pour les essences de grande longévité du Nord de l'Europe, on considère que moins de 100 générations se sont succédé depuis la fin de la dernière glaciation il y a 18 000 ans [4]. Chez certaines espèces, les épisodes glaciaires ont pu conduire à des effets de goulot d'étranglement : c'est ainsi que l'on interprète la faible diversité moléculaire (isoenzymes, RAPD) et phénotypique chez *Pinus resinosa* [15]. La recolonisation postglaciaire s'est faite rapidement : chez les chênes, des simulations ont montré l'importance des événements rares de colonisation à longue distance pour expliquer cette rapide expansion [16]. Les outils de la biologie moléculaire permettent de retrouver les *pools* géniques fondateurs à l'échelle de l'aire de distribution actuelle, c'est le cas du polymorphisme de l'ADN chloroplastique, hérité par voie purement maternelle chez la plupart des angiospermes [17]. Les événements subis par les populations d'arbres forestiers aux époques glaciaires ont laissé des traces dans l'organisation actuelle de la diversité génétique, et il est aujourd'hui possible d'en tenir compte pour l'échantillonnage des populations à conserver [18, 19]. Chez le châtaignier, une zone de convergence entre deux pools génétiques, probablement issus de deux refuges glaciaires différents, a été identifiée au nord-est de la Turquie ; ce serait aussi une zone hybride pour différents taxons, végétaux et animaux [20].

Si l'on peut parler de « domestication » des arbres forestiers, celle-ci est récente. Les variétés forestières améliorées, utilisées pour le reboisement depuis le milieu du XXe siècle, peuvent être classées selon leur niveau d'artificialisation : peuplements classés (graines issues de populations naturelles sélectionnées), vergers à graines (populations artificielles constituées d'individus sélectionnés), variétés clonales, hybrides inter-raciaux, hybrides interspécifiques. Dans quelques cas on invoque un effet de dérive liée à la domestication : chez le châtaignier, on observe une diversité moléculaire plus faible dans les populations françaises d'origine anthropique que dans le centre de diversité de l'espèce [21] ; dans le bassin méditerranéen, toutes les populations de pin pignon analysées présentent une très faible diversité isoenzymatique, suggérant un effet de goulot d'étranglement [22]. Il est intéressant de noter que ces deux exemples concernent des

arbres utilisés pour leurs fruits depuis l'antiquité.

En Europe, le cas des peupliers est un exemple typique de complexe sauvage/cultivé, c'est-à-dire que des entités génétiques distinctes sont en contact et peuvent échanger des gènes spontanément par hybridations successives. Le peuplier noir sauvage, *Populus nigra*, voit son habitat menacé, et des programmes de conservation des ressources génétiques de cette espèce sont mis en œuvre au niveau européen [23]. Les peupliers cultivés sont des variétés clonales, hybrides interspécifiques entre *P. nigra* et une espèce nord-américaine *(P. deltoides)* ou hybrides entre deux espèces nord-américaines *(P. deltoides* et *P. trichocarpa)*. On a donc bien des compartiments génétiquement différenciés. Le compartiment sauvage, *P. nigra*, est utilisé par les sélectionneurs pour conférer aux hybrides cultivés sa rusticité et ses résistances à certains parasites. Par ailleurs, les hybridations spontanées entre les compartiments sauvage et cultivé sont possibles [24]. On observe également des échanges de pathogènes : la co-évolution de *P. nigra* avec la rouille *Melampsora larici-populina* aboutit à une situation stationnaire, tandis que les hybrides cultivés, récemment sélectionnés en introduisant de nouvelles formes de résistance totale race-spécifique, ont favorisé l'apparition de nouvelles races du pathogène. Il y a une évolution des populations parasites liée à la domestication de l'hôte [25], dont on peut se demander quel sera l'impact sur les populations sauvages de *P. nigra*.

Des tailles de population généralement importantes

Les arbres forestiers présentent généralement une diversité élevée (à l'exception de quelques exemples cités précédemment). Dans une revue du polymorphisme enzymatique portant sur 662 espèces végétales, dont 213 espèces forestières [26], il apparaît que les arbres ont plus de diversité que les autres plantes (indice He de Nei), qu'ils ont également plus de diversité au niveau intrapopulation, et que la diversité est moins structurée géographiquement *(tableau 3)*. Il existe néanmoins une grande variation des paramètres de diversité et de structuration qui peut être reliée à la biologie des espèces. Les espèces à large aire de répartition ont une diversité plus grande et leurs populations sont moins différenciées que les espèces endémiques. Les espèces allogames à pollinisation entomophile ont plus de diversité que les espèces allogames à pollinisation anémophile, qui en ont elles-mêmes beaucoup plus que les espèces préférentiellement autogames. Les espèces à dissémination zoochore ont plus de diversité que les espèces dont les graines sont disséminées par le vent ou par gravité seule. Enfin, les espèces ayant un mode de reproduction asexuée en plus de la reproduction sexuée ont plus de diversité [26]. Forte diversité enzymatique et structure géographique peu marquée s'expliquent notamment par de grands effectifs de population et des flux de gènes importants qui limitent les effets de dérive. Par ailleurs, les arbres forestiers sont généralement allogames, mais le régime de reproduction doit plutôt être considéré comme une variable : pour une même espèce, il varie entre populations, entre locus, entre individus [27]. Le taux d'allofécondation dépend de la densité du peuplement, de l'âge, de l'abondance de pollen. Au sein d'un peuplement, il y a aussi une variation des contributions maternelles et paternelles à la régénération.

Pour les espèces non sociales, la notion de population reste floue. C'est le cas de feuillus précieux comme le merisier ou les sorbiers et cormiers qui font l'objet de programmes de conservation [28]. Les effectifs peuvent être très réduits à l'échelle du massif forestier, parfois seulement quelques individus isolés. Au cours du vieillissement des peuplements, ces espèces sont souvent en compétition avec des essences des stades plus avancés des successions forestières. Enfin, chez le merisier, le pommier et le poirier, il y a possibilité d'introgression par des variétés domestiques. Le cas des forêts tropicales est une situation extrême avec de très nombreuses espèces et, généralement, une faible densité de chaque espèce par unité de surface *(photo 1)*.

Enfin, on peut citer quelques espèces reliques menacées d'extinction en raison du très faible effectif de leurs popula-

Tableau 3

Diversité isoenzymatique comparée chez les arbres et les plantes annuelles (d'après Hamrick *et al.* [26])

	Arbres	Plantes annuelles
Nombre d'espèces	196	226
Nombre moyen de populations	9,2	18,1
Nombre moyen de locus	18,1	16,2
He	0,177	0,154
Hs	0,148	0,101
Gst	0,084	0,355

He : diversité de Nei ; Hs : diversité intrapopulation moyenne ; Gst : indice de différenciation de Nei.

Isozyme diversity in perennial trees as compared to annual plants

Photo 1. Diversité spécifique dans la forêt tropicale : souvent chacune des espèces n'a que peu de représentants par unité de surface (photo M. Bariteau).

Photo 1. Species diversity in a tropical forest. There are often few representatives of each species per unit area.

tions. *Abies nebrodensis*, espèce endémique de Sicile, n'est plus représentée que par 29 arbres, dont 24 florifères, répartis sur environ 100 ha entre 1 400 et 1 650 m d'altitude [2, 29]. *Cupressus dupreziana* est le seul conifère saharien ; il resterait 231 arbres vivants dans des conditions extrêmes à 1 750 m d'altitude où la pluviométrie ne dépasse pas aujourd'hui 30 mm/an : ce sont probablement des arbres millénaires reliques d'une période climatique plus favorable [3].

Développement rapide d'adaptations génétiques locales

En dépit de la faible différenciation des populations mesurée sur les marqueurs du génome nucléaire, les arbres forestiers expriment des adaptations génétiques locales marquées. Celles-ci sont mises en évidence dans les plantations comparatives de provenances, où toutes les populations sont placées côte à côte dans des réseaux multisites de dispositifs expérimentaux. Il y a cependant peu d'essais de transplantations réciproques ou de réseaux de plantations comparatives qui seraient installés dans les aires d'origine des différentes provenances testées. On peut définir un paramètre de différenciation phénotypique analogue et comparable aux paramètres de différenciation moléculaire. La différenciation phénotypique apparaît généralement supérieure à la structuration moléculaire : chez le pin maritime, la différenciation moléculaire sur la base des protéines totales, des isoenzymes ou des terpènes est proche de 17 %, tandis que la différenciation phénotypique atteint 38 % [4]. Ces adaptations locales se traduisent souvent par des clines, par exemple un cline d'altitude et de latitude pour la résistance au froid chez l'épicéa, et un débourrement plus précoce des provenances d'altitude ou de latitudes élevées [30].

Malgré la durée de vie des arbres et la longueur de leurs générations, ces adaptations génétiques locales peuvent se développer très rapidement en faisant intervenir des mécanismes complémentaires résultant de l'interaction entre le génotype et son milieu : d'une part, de nouvelles interactions symbiotiques peuvent se développer, en particulier la diversité des partenaires mycorhiziens et leur propre évolution jouent un rôle important [31] ; d'autre part, chaque génotype se caractérise par une courbe de réponse aux différents environnements, on parle de plasticité phénotypique [32] ; enfin, la fréquence des gènes peut évoluer dans les populations par divers processus évolutifs.

Chez l'épicéa, la date de fermeture des bourgeons est une adaptation au froid. En comparant en conditions contrôlées des graines récoltées sur une provenance allemande transplantée en Norvège, avec des graines de provenance norvégienne locale et des graines récoltées sur la population allemande d'origine, on a montré que les graines produites par la provenance transplantée présentent les mêmes performances que les provenances locales, très différentes de celles de la population d'origine : il y a eu adaptation en une seule génération [33]. Dans cet exemple, les auteurs proposent deux mécanismes pouvant conduire à des changements rapides des fréquences des gènes dans la population : la forte pression de sélection naturelle qui a joué sur la survie et la fécondité des arbres transplantés, mais aussi les flux de pollen issus des provenances autochtones qui ont amélioré la graine produite sur la provenance transplantée (les flux de gènes ont ici favorisé l'assimilation d'une ressource exotique). L'adaptation à de nouvelles conditions est aussi rapide dans le cas d'espèces exotiques introduites, qui ne bénéficient pas alors de flux de gènes assimilateurs : les populations de cèdres de l'Atlas introduites en France au siècle dernier sont ainsi mieux adaptées aux conditions locales que les provenances d'origine [34]. Un exemple d'adaptation à des changements temporels de l'environnement est donné par l'amélioration génétique spontanée de la tolérance à l'ozone, polluant d'origine anthropique, dans les populations de tremble américain des zones les plus polluées [35, 36].

De façon générale, on s'attend à ce que les adaptations génétiques locales se développent plutôt aux limites de l'aire des espèces ou dans des zones d'environnement changeant [37]. La capacité d'adaptation des populations, qui est l'objectif premier des programmes de conservation des ressources génétiques, est fortement régulée par les flux de gènes.

La question centrale des flux de gènes

Cette question a récemment fait l'objet d'une synthèse bibliographique [38]. En moyenne, la distance physique de dispersion du pollen des arbres forestiers se mesure en kilomètres et la dispersion des graines en dizaines de mètres ; mais ces mesures ne donnent pas d'information sur les flux de gènes efficaces. Les vergers à graines, populations artificielles qui sont utilisées pour la production de graines améliorées et dont les constituants sont connus, représentent un matériel de choix pour mesurer l'importance du pollen exogène dans un peuplement. Dans un verger à graines de 13 ha de Douglas, entouré de peuplements de la même espèce, on a observé un taux de contamination par du pollen extérieur d'environ 50 %, stable sur 5 années alors que la production de pollen endogène s'était fortement accrue durant la même période [39]. Maintenant, des études intensives sont également réalisables en peuplement naturel où tous les individus sont typés à l'aide de marqueurs très variables. On a ainsi montré, dans une parcelle de chênes de 6 ha, que le taux de pollen exogène pouvait atteindre 65 %, variant suivant les arbres mères [40]. Les études récentes révèlent des flux de pollen exogène souvent supérieurs à ce que l'on supposait.

Au niveau intrapopulation, après plusieurs générations, on pourrait attendre une structuration en voisinage liée à la faible dissémination des graines et à une pollinisation éventuellement préférentielle entre voisins. Dans la pratique, certains auteurs mentionnent une structure en voisinage [41]. Chez les chênes, il y a un équilibre entre la faible dissémination des glands et des flux de pollen 200 fois supérieurs, le résultat étant une structure peu marquée, moins nette chez le chêne pédonculé que chez le chêne sessile, ce qui peut être lié à la plus grande dissémination des glands du pédonculé [42].

On parle souvent de « risque de pollution génétique » : pourtant, du point de vue de l'objectif de la conservation des ressources génétiques, les flux de gènes entre entités génétiques distinctes ne sont pas *a priori* négatifs et différents processus évolutifs sont en jeu. Pour aborder cette question, il est intéressant de se tourner vers les zones hybrides naturelles. Ce sont souvent des régions de forte biodiversité et des centres de diversification, voire de spéciation [43]. Pour expliquer l'existence

de ces zones hybrides où les espèces parentales sont parfois absentes, le modèle d'équilibre dynamique entre contre-sélection des hybrides et flux de gènes à longue distance est souvent évoqué. Il s'agit d'espèces ayant divergé à la suite d'épisodes glaciaires mais ayant gardé leur capacité d'hybridation. La contre-sélection des formes hybrides peut avoir diverses origines : perte des associations alléliques favorables fixées chez les espèces pures [44], sensibilités accrues aux parasites ou moindre fertilité des formes hybrides comme cela a été observé chez des peupliers [45], ou, plus simplement, absence des conditions de milieu qui seraient favorables aux formes hybrides. Cet équilibre conduit généralement à des zones hybrides étroites comme on l'observe chez les aulnes [44] mais, chez *Aesculus*, l'intervention des colibris dans les pollinisations à très longue distance favoriserait l'extension de la zone hybride [46]. Si l'on sait comparer les hybrides aux espèces pures, l'évaluation de la valeur adaptative des générations plus avancées pose le problème de la détection des formes introgressées dès les premiers rétrocroisements ; et l'hypothèse d'équilibre des zones hybrides est parfois remise en cause au profit d'une situation transitoire vers l'extension d'une des espèces [47]. Dans les forêts européennes, le grisard est une forme hybride spontanée entre le peuplier blanc et le tremble, plus plastique que les espèces parentes et adaptée aux sols hydromorphes [48] : les grisards spontanés ont une meilleure résistance au chancre *Hypoxylon mammatum* que les hybrides contrôlés de 1re génération, ils se rapprochent ainsi plus du type peuplier blanc [J. Pinon, communication personnelle]. L'hybridation interspécifique peut aussi être considérée comme un mode de dispersion si les hybrides ne sont pas contre-sélectionnés [49]. Un modèle de flux de gènes récurrents a été proposé pour la recolonisation postglaciaire du continent européen par le complexe des chênes sessile et pédonculé, espèces sympatriques mais n'occupant pas les mêmes niches écologiques : la propagation du chêne sessile, en plus de la voie des graines, se serait aussi réalisée par une voie pollinique d'hybridation avec le chêne pédonculé, espèce plus pionnière, suivie de croisements en retour [50].

Réseaux de conservation *in situ* : des espaces spécifiquement dédiés à la conservation des ressources génétiques forestières

On considère classiquement trois mécanismes d'extinction des populations naturelles [51, 52] :
– les aléas démographiques sur les taux de survie et de reproduction des individus ;
– les aléas environnementaux, dans l'espace ou dans le temps, qui réfèrent à l'adaptabilité des populations ;
– les aléas génétiques tels que la dérive, qui fait perdre de la diversité, et la consanguinité, qui fait s'exprimer des mutations récessives.

La gestion de réseaux de conservation, constitués de plusieurs unités distinctes et distantes, permet de faire face aux risques catastrophiques (tempêtes, feu, épidémies...). Compte tenu du coût de ces réseaux (surfaces concernées, contraintes de gestion), on cherche aussi à minimiser les risques d'extinction de chacune des unités du réseau par la prévention des incendies, le contrôle de la pression de gibier. Pour faire face aux aléas démographiques et génétiques, on cherche à maximiser l'effectif efficace dans les populations conservatoires, en jouant sur les structures démographiques notamment. Pour répondre aux aléas environnementaux, la question des flux de gènes est essentielle mais plus difficile à gérer, si ce n'est au niveau de la surface et de l'isolement des parcelles conservatoires. L'élaboration d'un programme de conservation *in situ* demande donc de choisir les unités constituant le réseau conservatoire, puis de définir le mode de gestion de chaque unité.

Pour choisir les populations d'arganier à inclure dans un réseau de conservation au Maroc, une méthode de maximisation de la richesse allélique globale à partir de ses composantes intra et interpopulations a été proposée [19]. Une autre approche du choix des unités à conserver a été développée par un économiste : elle est

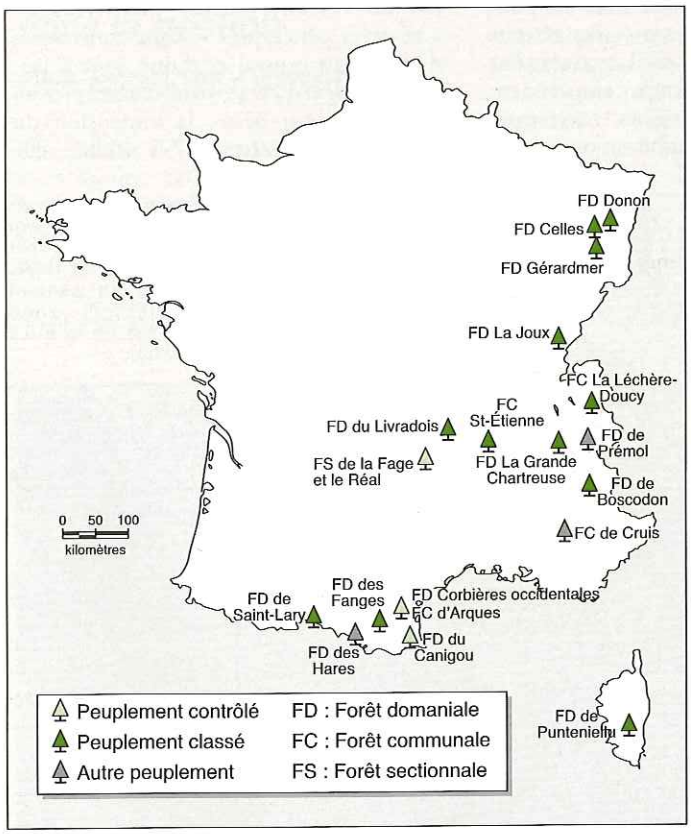

Figure 1. Réseau de conservation *in situ* du sapin pectiné en France (source : Office national des forêts).

Figure 1. *In situ* conservation networks for beech and silver fir in France.

fondée sur un modèle d'évaluation de la valeur de diversité globale, et sur l'estimation du « rendement » de l'effort de conservation porté à chaque unité [53]. Cette seconde approche, qui peut paraître discutable quand elle conduit à choisir parmi les espèces à conserver sur la seule base d'une valeur attribuée à la diversité globale, pourrait être appliquée au choix des populations constituant le réseau *in situ* : elle demande néanmoins de pouvoir évaluer la probabilité d'extinction de chaque unité, ainsi que le coût de modification de cette probabilité. Les deux stratégies précédentes portent sur la diversité *per se* (bien que les mesures soit différentes) : elles pourraient probablement être étendues à d'autres objectifs comme la capacité globale du réseau à évoluer, si l'on savait évaluer une telle variable.

En France, la mise en place des réseaux hêtre et sapin pectiné a été entreprise dès 1991 sur la base de grands principes [5]. Pour assurer un bon échantillonnage de la diversité de ces espèces sur le territoire national, tout en conservant une dimension économiquement raisonnable au réseau (bien que la question du coût réel d'un réseau ne soit pas encore résolue), le nombre d'unité de conservation ne devrait pas dépasser 30 à 40 parcelles *a priori* : 27 parcelles ont été retenues pour le hêtre et 18 pour le sapin, ces réseaux étant susceptibles d'élargissement *(figure 1)* [54]. Ces réseaux comprennent des populations autochtones, représentatives de la diversité des situations écologiques où se trouve l'espèce, et incluent des peuplements en situation marginale (limite méridionale de la hêtraie, peuplements d'altitude...). Pour l'épicéa, au niveau européen, il est même envisagé d'inclure des populations ayant développé des adaptations locales hors de l'aire d'origine ou *landraces* [11].

Photo 2. Régénération dans une forêt de hêtre par coupes successives (photo E. Teissier du Cros).

Photo 2. Regeneration in a beech forest *via* sucessive cuts.

Les réseaux français de conservation *in situ* du hêtre et du sapin sont gérés par l'ONF, et le cahier des charges de gestion des parcelles conservatoires est pris en compte dans l'aménagement des forêts [11, 55]. Classiquement, les unités du réseau, parfois qualifiées de « réserves génétiques », sont constituées d'un noyau central et d'une zone d'isolement *(figure 2)*. À titre d'exemple, au sein du réseau hêtre, la dimension du noyau central varie de 7 à 40 ha, celle de la zone d'isolement de 34 à 253 ha ; chaque unité de conservation comprend plus de 3 000 semenciers dont au moins 300 dans le noyau central [I. Bilger, communication personnelle]. La densité de reproducteurs pouvant avoir un effet sur le régime de reproduction [56], il est demandé au gestionnaire de garder une densité de 60 semenciers par hectare dans le noyau central en cas de conduite en futaie régulière [2] *(photo 2)*, mais les recommandations ne sont pas aussi précises en cas de futaie jardinée [3]. En cas d'échec de la régénération, des compléments sont envisageables par plantation de matériel exclusivement récolté dans le noyau central. Dans la zone d'isolement, les plantations sont autorisées à l'exception de provenances allochtones de l'espèce cible. En cas de régénération par coupes successives, la régénération du noyau central doit avoir lieu avant la zone d'isolement. Un schéma tout à fait similaire est préconisé pour l'épicéa, avec des parcelles d'au moins 100 ha dont un noyau central d'au moins 10 ha ; la sylviculture préconisée vise alors à favoriser la régénération, éventuellement à limiter les risques de chablis par des éclaircies [11]. La même stratégie est adoptée en Asie pour *Pinus merkusii*, avec des unités de 20 à 425 ha, pour un minimum de 2 400 arbres, et une zone tampon de plus de 200 m de large.

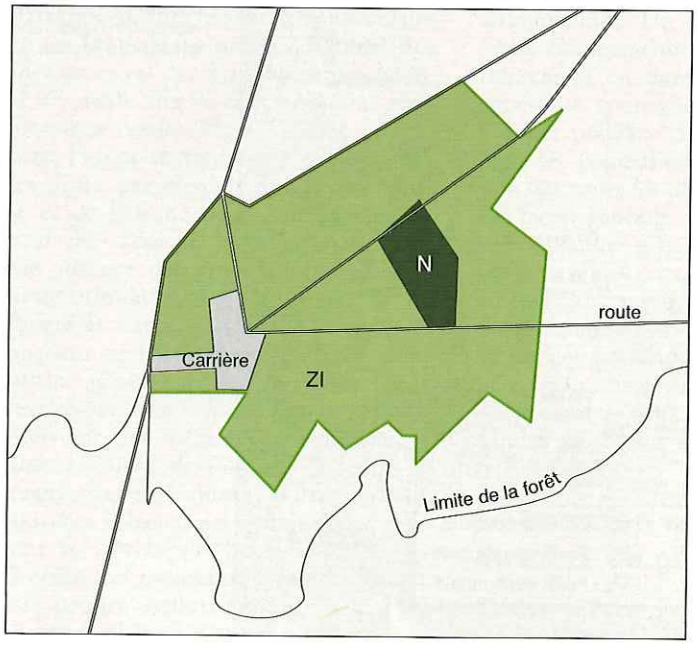

Figure 2. Parcelle de conservation *in situ* du hêtre en forêt domaniale de Haye. N : noyau central (16 ha) ; ZI : zone d'isolement (150 ha).

Figure 2. Conservation plot for beech in the Haye National Forest. N : core (16 ha) ; ZI : buffer zone (150 ha).

[2] Dans la futaie régulière, la régénération est obtenue après des coupes successives conduisant à un peuplement d'individus de même âge : il y a donc une période d'ouverture du peuplement.

[3] Dans la futaie jardinée, la régénération se fait dans les trouées au fil des prélèvements individuels : le peuplement n'est jamais ouvert.

La théorie nous dit qu'une population de 500 individus à l'équilibre entre mutation, dérive et sélection stabilisatrice, maintient la variance des caractères dont l'héritabilité est comprise entre 0,3 et 0,7 [4] : même si toutes les hypothèses de la théorie ne sont pas vérifiées, notamment les hypothèses de panmixie et d'équilibre, on peut penser que les effectifs considérés ne sont pas trop sous-estimés. La question de la zone d'isolement, de ses objectifs et de son efficacité (sans doute efficace pour les flux de graines, mais moins pour les flux de pollen alors que c'était l'objectif visé initialement) doit être re-discutée dans l'optique du maintien de la capacité d'adaptation des populations concernées. Les questions posées varient suivant les espèces : importance et échelle spatiale des flux de gènes, nature des contaminants génétiques potentiels, risque d'effet de goulot d'étranglement, nécessité éventuelle d'accroître la diversité génétique.

Suivant les caractéristiques biologiques des espèces, il existe des variantes de ce schéma général. Chez *Eucalyptus benthamii*, en Australie, le nombre de reproducteurs dans les parcelles conservatoires est accru en incorporant des copies d'arbres du voisinage qui ne produisent pas de graines du fait de leur isolement et des systèmes d'auto-incompatibilité présumés [57]. Chez le merisier, pour contourner le manque de populations naturelles de grand effectif, une stratégie de conservation dite « pseudo *in situ* » a été entreprise en France : des populations artificielles ont été installées à partir de matériel autochtone prélevé dans la même zone écologique que le site d'implantation [54]. Ces populations artificielles, installées avec plus de 2 500 plants sur au moins 5 ha pour un objectif à terme de 500 reproducteurs efficaces, pourront aussi servir de sources de graines pour l'installation d'une nouvelle génération de plantations conservatoires : on se rapproche ici de la stratégie de conservation dynamique telle qu'elle est entreprise au sein des programmes de gestion de populations d'amélioration à long terme. La conservation des ressources génétiques de telles espèces doit associer le monde forestier et celui de l'arboriculture fruitière. Chez *Abies nebrodensis*, en complément des programmes de conservation *ex situ*, des actions sont entreprises *in situ* : protection individuelle de tous les représentants de l'espèce, élimination de tous les sapins susceptibles de s'hybrider massivement, sapins pectinés et sapins de céphalonie sur la montagne y compris parmi les arbres d'ornement, aide à la dissémination des graines [2].

Historiquement, les premiers réseaux de conservation *in situ* se sont constitués en même temps que la théorie était formalisée par la recherche, voire même avant. Néanmoins, on voit que les précautions prises en termes d'effectifs, de surfaces, de règles de gestion, vont généralement au-delà de ce que la théorie nous a suggéré depuis, ce qui est rassurant : pour ces espèces, s'il y a révision des dispositifs en place, on peut penser qu'elle se fera dans le sens d'un plus grand « rendement » de l'effort de conservation et non dans le sens d'un accroissement de l'effort à consentir, ce qui doit faciliter la prise en compte d'autres espèces.

Insertion de l'objectif « Conservation des ressources génétiques forestières » dans la gestion des espaces protégés

Les réseaux de conservation *in situ* ont leurs limites. En raison de leur coût, ils ne sont applicables que pour un petit nombre d'espèces justifiant d'un effort de conservation spécifique. De plus, cette stratégie s'applique plus difficilement aux espèces non sociales ou pionnières, pour lesquelles la notion de « population » fait appel à de très grandes surfaces. On s'intéresse alors aux conditions d'évolution de la ressource plutôt qu'à la conservation de tel ou tel peuplement en particulier. C'est sur la protection des sites et des habitats que reposera la conservation de ces ressources génétiques. Les ressources génétiques des espèces tropicales sont essentiellement maintenues par cette voie. Pour la forêt tempérée européenne, le réseau Natura 2000 qui se met en place identifie des habitats prioritaires pour la Communauté ; il comprend une gamme importante d'habitats forestiers. Pour la conservation *in situ* des feuillus précieux, par exemple, certaines formations forestières sont particulièrement intéressantes : les lisières, les haies et bosquets, mais aussi les taillis sous futaie (où le faible couvert et des coupes fréquentes permettent à de nombreuses espèces de se semer en continu) et les pinèdes anciennes [28]. Pour certains pays ne disposant pas de programmes soutenus de conservation des ressources génétiques, c'est même la seule méthode de conservation *in situ* effective [58]. Alors que les réseaux de conservation *in situ* sont élaborés pour les ressources génétiques, tout en limitant les contraintes de gestion pour laisser la place à d'autres objectifs, les espaces protégés, eux, ont déjà leurs justifications propres sur lesquelles nous ne reviendrons pas. La question est de voir comment l'objectif de conservation des ressources génétiques forestières peut être pris en compte dans ces espaces « préexistants ». La démarche repose sur la définition d'objectifs, l'étude de l'impact des pratiques de gestion, et le développement d'outils de suivi du dispositif.

Il existe en France deux réseaux princi-

Photo 3. Peuplement de peuplier noir dans la ripisylve structurée par la dynamique fluviale (photo F. Lefèvre).

Photo 3. Black poplar stand in dynamic riparian ecosystem.

paux d'espaces forestiers protégés. Le réseau des réserves biologiques de l'ONF comprend des réserves biologiques intégrales (RBI), d'intérêt écologique général et sans intervention sylvicole, et des réserves biologiques dirigées (RBD), avec interventions dans le sens du maintien des espèces ou habitats ciblés. Il existe actuellement 166 réserves biologiques, soit 118 163 ha RBI et 5 145 ha RBD outre-mer, et 1 182 ha RBI et 16 820 ha RBD en métropole [13]. La réserve biologique dirigée de St-Guilhem-le-Désert a fonction de conservatoire génétique du pin de Salzmann : c'est une des dernières populations qui nous reste de cette espèce endémique de l'Espagne et du Sud de la France, population marginale donc, susceptible d'avoir développé des adaptations locales originales. L'intervention dans cette réserve se limite à une interdiction de plantation de pins pouvant s'hybrider dans un rayon de 600 m [13]. Récemment, des récoltes de graines ont été réalisées pour être conservées en cas de nécessité de compléments de régénération : cet exemple illustre bien le rôle des espaces protégés pour la conservation des espèces forestières d'intérêt économique secondaire. Parallèlement, une enquête récente [59] révèle que le réseau des Réserves naturelles de France (RNF) et Réserves naturelles volontaires (RNV) contient plus de 37 500 ha de forêts en métropole, dont 13 310 ha présentent un caractère naturel : ressource autochtone des espèces principales, pas de trace d'exploitation forestière récente, présence significative de très vieux arbres vivants et d'arbres morts de grande taille. Ce réseau est donc essentiel pour la conservation des ressources génétiques forestières en France.

Un mode de gestion des espaces forestiers protégés est la non-gestion, ou réserve intégrale : on pense notamment à certaines forêts tropicales, ou à la forêt de Bialowieza, en Pologne, une des dernières forêts primaires ou seulement très partiellement modifiée par l'homme en Europe [60]. On ne dispose pas de données concernant l'impact de cette gestion sur la diversité génétique. Mais ce n'est pas le seul mode de gestion à considérer. L'exemple du peuplier noir en est une bonne illustration. Cette espèce est strictement pionnière, inféodée aux ripisylves ou forêts riveraines des cours d'eau dynamiques *(photo 3)*. Elle fonctionne en métapopulation, c'est-à-dire un ensemble de populations locales qui se créent puis disparaissent et peuvent échanger des gènes entre elles : l'évolution génétique n'est plus abordée à l'échelle du peuplement local, considéré comme transitoire, mais à l'échelle de la métapopulation. Sa conservation *in situ* repose essentiellement sur les espaces protégés [61]. La régénération dépend du régime des crues, de ses caractéristiques temporelles (périodicité, date et durée) et spatiales [62]. Les fluctuations du niveau de la nappe, en interaction avec la texture du sol, contrôlent également la part de propagation par voie sexuée ou asexuée [63]. En l'absence de perturbation du milieu, l'espèce ne se régénère plus et laisse la place à d'autres essences comme les ormes, les érables, le frêne, le peuplier blanc, voire le chêne pédonculé. La dynamique de l'espèce est donc étroitement liée à la dynamique de l'écosystème *(figure 3)*. Globalement, les ripisylves sont des écosystèmes complexes, à forte richesse spécifique [64, 65] : la préservation ou la restauration d'une dynamique fluviale peut être une gestion qui sert à la fois des objectifs écologiques et les ressources génétiques du peuplier noir. Dans cet exemple d'espèce pionnière, la gestion porte sur l'écosystème et ses perturbations et non plus directement sur les populations d'arbres forestiers. Dans d'autres situations, la gestion des populations de pollinisateurs et/ou de disséminateurs de graines peut être primordiale.

Pour introduire la conservation des ressources génétiques forestières dans une gestion de site déjà complexe, différents auteurs ont proposé d'établir des critères et indicateurs de suivi de cet objectif particulier. La démarche générale est la suivante [66] :

– identifier les processus qui font évoluer la diversité génétique ;
– identifier les pratiques qui peuvent affecter ces processus ;
– déterminer les critères de « bonne » conservation et des indicateurs de ces critères.

Pour reprendre l'exemple des peupliers, les processus évolutifs considérés sont : la dérive, la sélection, le régime de reproduction (chez cette espèce dioïque on s'intéresse à la consanguinité), les flux de graines et de pollen (incluant les introgressions par les variétés cultivées), les structures démographiques au sein des peuplements, l'extinction de populations locales, la colonisation. On a montré l'impact des barrages et les effets du prélèvement d'eau dans la nappe sur ces processus [67] ; d'autres pratiques sont également concernées : extractions de matériaux, pratiques sylvicoles, autres usages de la ripisylve [68]. Trois types d'indicateurs sont proposés pour suivre l'impact des pratiques de gestion sur la ressource génétique de *P. nigra* [68]. Des indicateurs écologiques, qui sont obtenus au niveau de l'écosystème dans son ensemble (régime des crues, communautés floristiques, pratiques sylvicoles...), renseignent sur les processus évolutifs potentiels. Des indicateurs démographiques, obtenus au niveau des populations de peupliers (régénération, structures démographiques, floraison), renseignent sur les processus démographiques actuels et leurs tendances. Enfin, les indicateurs génétiques, qui demandent une observation du génome des individus, permettent d'inférer directement sur l'ensemble des processus évolutifs. Dans une démarche de ce type, chaque indicateur est généralement lié à plusieurs processus évolutifs : il est nécessaire de les combiner pour pouvoir étudier ces processus séparément [69].

Enfin, il faut souligner que les réserves naturelles à elles seules ne peuvent pas non plus satisfaire pleinement les objectifs de conservation des ressources génétiques forestières. Elles ont une distribution limitée, elles sont souvent localisées dans des sites sensibles en zones marginales et le centre de l'aire des espèces est mal représenté [11]. En outre, les objectifs identifiés lors de leur mise en place ne sont pas toujours compatibles avec la conservation des ressources génétiques des arbres forestiers qui y sont présents.

Conclusion

La mise en œuvre d'une conservation *in situ* des ressources génétiques est récente chez les plantes [70]. La validation des premiers dispositifs opérationnels chez les arbres forestiers reste à faire. En Europe, les arbres forestiers ne sont plus vraiment des plantes sauvages, mais leur niveau de domestication n'est pas non plus celui des plantes de grandes cultures : la conservation des ressources génétiques forestières est à l'interface de la conservation des ressources génétiques telle qu'elle est envisagée pour les plantes cultivées ou les animaux domestiques, et de la conservation des sites. Des collaborations sont nécessaires entre divers partenaires. Compte tenu des échelles de temps et des échelles spatiales considérées, la conservation *in situ* des ressources génétiques forestières ne peut être totalement déconnectée du

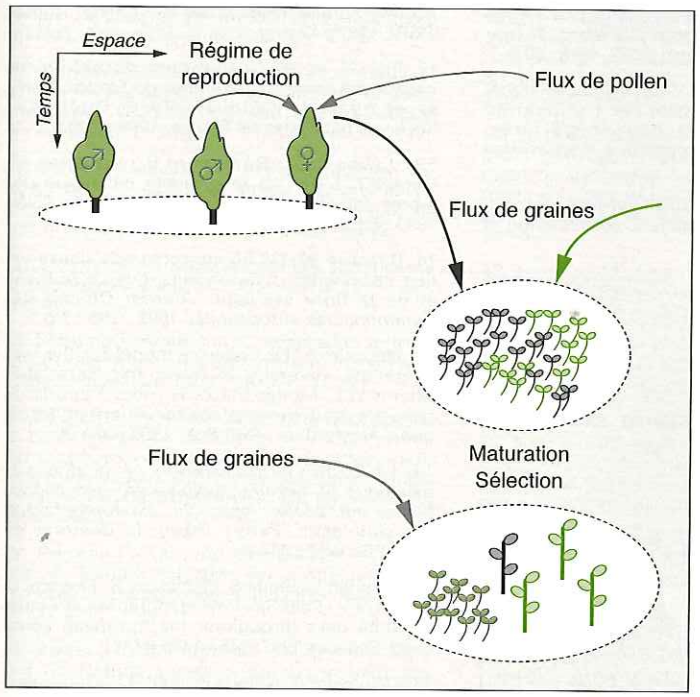

Figure 3. Dynamique du peuplier noir dans l'espace et dans le temps. La ripisylve est un écosystème ouvert favorable aux flux de graines et de pollen. Les graines produites sont véhiculées par l'eau et le vent, elles ne peuvent germer que sur un espace fraîchement perturbé. Si le régime des perturbations le permet, les régénérations s'installent pour donner des individus florifères après au moins 8-10 ans. Des perturbations de faible importance peuvent maintenir la régénération dans un état juvénile par recépages successifs des plants. Les peuplements sont souvent structurés en cohortes liées aux événements de colonisation et aux perturbations.

Figure 3. Spatiotemporal *Populus nigra* dynamics. The riparian ecosystem is generally open to seed and pollen flow. Seeds are disseminated by water and wind, and regeneration occurs only in newly disturbed areas. When the ecosystem dynamics are favourable, regeneration occurs and gives rise to reproductive individuals after a minimum of 8-10 years. Slight disturbances may maintain regeneration at a juvenile stage for years *via* successive coppicing. Poplar stands are often structured with cohorts, reflecting colonization events and disturbance.

concept de gestion durable, avec une dimension biologique mais aussi socio-économique. Les approches multidisciplinaires permettront de mieux gérer les éventuels conflits d'usage des forêts. À titre d'exemple, le réseau de conservation *in situ* du chêne liège au Portugal intègre en partie la dimension économique et prévoit même une gestion agroforestière de certaines parcelles [71].

Les échelles de temps considérées par la conservation des ressources génétiques se chiffrent en dizaines d'années, un ou deux siècles étant déjà une belle ambition. Ceci dépasse largement le mandat d'un gestionnaire et peut-être même la durée de certains dogmes de la théorie de la biologie de la conservation : la gestion conservatoire proposée aujourd'hui doit donc elle-même être capable d'évoluer. Mais cette échelle reste courte du point de vue du nombre de générations, et cela doit être pris en compte dans les modèles d'évolution des populations : les populations d'arbres sont-elles toujours plus éloignées de l'état d'équilibre que les populations d'autres plantes ? De même, les processus évolutifs sont souvent considérés comme stables au cours du temps dans les modèles, ce qui est vraisemblablement faux : quel impact cela peut-il avoir sur nos prédictions ?

Un autre enjeu concerne les échelles spatiales. Le ministère de l'Agriculture et de la Pêche a dressé une liste de critères et indicateurs de gestion durable pour la forêt française dans son ensemble. L'ONF propose une méthodologie pour développer des critères et indicateurs au niveau des forêts elles-mêmes : l'échelle considérée est ici la petite région forestière (309 en France) qui correspond à l'échelle de l'Inventaire forestier national [72]. Les biologistes se concentrent sur la notion de population, ou de métapopulation, avec les limites que l'on a mentionnées pour les espèces non sociales. La conservation *in situ* des ressources génétiques forestières doit assurément concilier ces différentes échelles : renforcer la réflexion biologique sur les modèles de métapopulations à l'échelle du massif ou du bassin versant, ajuster la gestion conservatoire à l'échelle biologiquement la plus pertinente.

La théorie de la biologie de la conservation se fonde sur des modèles purement démographiques ou purement génétiques et, aujourd'hui sur des approches combinées démo-génétiques. La prise en compte de l'impact de certaines pratiques sylvicoles sur l'évolution spatiale et temporelle de la diversité génétique est récente [73, 74]. Il existe également des modèles qui prennent en compte le coût de conservation de la biodiversité dans une gestion multi-objectifs à l'échelle du peuplement forestier, mais la dimension ressources génétiques n'est pas encore considérée [75, 76]. Pour améliorer le lien entre les sciences de la gestion des forêts et la biologie de la conservation, et en considérant que la sylviculture est aussi l'art de gérer les paramètres démographiques, il faut aller vers une plus grande convergence des modèles de croissance des peuplements [77] et des modèles démo-génétiques.

Dans cette synthèse, l'évolution du potentiel adaptatif des populations d'arbres forestiers est vue sous l'angle de sa composante génétique, en insistant sur les processus susceptibles de modifier les fréquences des gènes. Néanmoins, la conservation *in situ* des ressources génétiques ne peut pas s'affranchir de la prise en compte des évolutions du cortège des partenaires symbiotiques de l'arbre, en particulier au niveau des racines : ces aspects restent à explorer ■

Remerciements

Je tiens à remercier trois lecteurs anonymes, ainsi que M. Arbez, B. Roman Amat, E. Teissier du Cros, I. Bilger et B. Fady pour leurs remarques et suggestions qui ont permis d'enrichir cette synthèse.

Références

1. Birot Y. La gestion durable des forêts : une demande forte de la société à la communauté scientifique. In : *La gestion durable des forêts : contribution de la recherche.* Paris : INRA Dossier n° 12, 1996 : 4-5.

2. Venturella G, Mazzola P, Raimondo FM. Strategies for the conservation and restoration of the relict population of *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei. *Bocconea* 1997 ; 7 : 417-26.

3. Simonneau P, Debazac EF. Les cyprès des Ajjers. *Rev For Fr* 1961 ; 2 : 90-7.

4. Kremer A. Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genet Sel Evol* 1994 ; 26 (suppl. 1) : S105-23.

5. Steinmetz G. Les ressources génétiques forestières et leur protection. *Rev For Fr* 1991 ; XLIII (sp) : 28-31.

6. Arbez M. *Les ressources génétiques forestières en France. Tome 1 : les conifères.* Paris : INRA & BRG, 1987 ; 236 p.

7. Arbez M, Lacaze JF. *Les ressources génétiques forestières en France. Tome 2 : les feuillus.* Paris : INRA & BRG 1998 ; 408 p.

8. Teissier du Cros E (coord). *Conserver les ressources génétiques forestières en France.* Paris : ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des ressources génétiques, Commission des ressources génétiques forestières, INRA, 1999 ; 60 p.

9. Turok J, Palmberg-Lerche C, Skroppa T, Ouédraogo AS. Conservation of Forest Genetic Resources in Europe. In : *Proceedings of the European Forest Genetic Resources Workshop, 21 Nov. 1995, Sopron Hongrie.* Rome : IPGRI, 1998 ; 60 p.

10. Palmberg-Lerche C. Vers un cadre cohérent pour la conservation et l'utilisation durable des ressources génétiques forestières. *Ressources Génétiques Forestières (FAO)* 1997 ; 25 : 16-20.

11. Koski V, Skroppa T, Paule L, Wolf H, Turok J. *Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce* (Picea abies *(L.) Karst.*). Rome : IPGRI, 1997 ; 42 p.

12. Fiers V. *et al. Observatoire du patrimoine naturel des réserves naturelles de France-Analyse et bilan de l'enquête 1996.* Quétigny : Réserves naturelles de France, 1998 ; 200 p.

13. Lévêque L, Démesure B, Vallance M, Lamant T. L'ONF et la diversité génétique des arbres forestiers. *Bulletin Technique de l'ONF* 1999 : 38 ; 48 p.

14. Directive 92/43/CEE concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvage. *Journal Officiel des Communautés européennes* 1992 ; 206 : 7 p.

15. Mosseler A. Red pine : a model for the loss of genetic diversity in trees. In : Baradat P, Adams WT, Muller-Starck G, eds. *Population genetics and genetic conservation of forest trees.* Amsterdam : SPB Pub, 1995 ; 359-70.

16. Le Corre V. *Organisation de la diversité génétique et histoire postglaciaire des chênes blancs européens : approche expérimentale et par simulation.* Paris : Thèse de Doctorat de l'INA-PG, 1997 ; 114 p.

17. Dumolin-Lapègue S, Démesure B, Fineschi S, Le Corre V, Petit RJ. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 1997; 146 : 1475-87.

18. Démesure B, Comps B, Petit RJ. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 1996 ; 50 : 2515-20.

19. Petit RJ, El Mousadik A, Pons O. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* 1997 ; 12 : 844-55.

20. Villani F, Sansotta A, Cherubini M, Cesaroni D, Sbordoni V. Genetic structure of natural populations of *Castanea sativa* in Turkey : evidence of a hybrid zone. *J Evol Biol* 1999 ; 12 : 233-44.

21. Machon N, Burel L, Lefranc M, Frascaria-Lacoste N. Evidence of genetic drift in chestnut populations. *Can J For Res* 1996 ; 26 : 905-8.

22. Fallour D, Fady B, Lefèvre F. Study on isozyme variation in *Pinus pinea* L. : evidence for low polymorphism. *Silvae Genet* 1997 ; 46 : 201-7.

23. Lefèvre F, Legionnet A, de Vries S, Turok J. Strategies for the conservation of a pioneer tree species, *Populus nigra* L., in Europe. *Genet Sel Evol* 1998 ; 30 (suppl. 1) : S181-96.

24. Cagelli L, Lefèvre F. The conservation of *Populus nigra* and gene flow with cultivated poplars in Europe. *Forest Genetics* 1995 ; 2 : 135-44.

25. Pinon J, Frey P. Structure of *Melampsora larici-populina* populations on wild and cultivated poplar. *Eur J Plant Pathol* 1997 ; 103 : 159-73.

26. Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 1992 ; 6 : 95-124.

27. Mitton JB. The dynamic mating system of conifers. *New Forests* 1992 ; 6 : 197-216.

28. Rotach P. *In situ* conservation and promotion of Noble Hardwoods : silvicultural management strategies. In : Turok J, *et al.*, eds. *Noble Hardwwods Network. Report of the third meeting ; 13-16 June 1998, Sagadi, Estonia.* Rome : IPGRI, 1999 : 39-50.

29. Vendramin GG, Michelozzi M, Lelli L, Tognetti R. Genetic variation in *Abies nebro-*

Summary

In situ conservation of forest genetic resources: conservation networks and protected areas

François Lefèvre

Conservation of forest genetic resources is viewed as part of sustainable forest management. The aim is long-term preservation of the genetic adaptation capacity of populations and species. Priority is given to in situ *strategies, as is the case in the EUFORGEN programme, with coordination of national activities for conservation throughout Europe. Conservation plots, specifically dedicated to fulfilling this objective, and protected areas, globally oriented towards habitat preservation, play a complementary role. Gene resource management in both situations is discussed.*

Biological features are first reviewed. Forest tree species generally share some common biological characteristics. Genetic diversity is often higher than in other plants. This is related to the high population size. There are few examples of species with low diversity, which are interpreted as bottleneck effects. Another common feature is poor differentiation with respect to nuclear markers, which is related to high gene flow among populations. However, forest trees have a recent history from the last glacial period, and it is possible to trace recolonization pathways from different refugia, mainly via *cytoplasmic markers. There is generally high differentiation among populations for adaptive traits, along with evidence of their capacity for rapid evolution,* i.e. *by assessing transplanted gene pools or monitoring the effect of environmental changes over time (e.g. pollution). Gene flow is essential since it governs the level of genetic diversity and its structure within a population, and has a positive or negative impact on local genetic adaptation.*

Networks of in situ *conservation plots have been established in recent decades. They are traditionally based upon a set of conservation units. Management focuses on the network, the choice of units and individual management of each plot. Operational programmes generally rely on a pragmatic choice of conservation units – but this pragmatism seems quite robust as compared to the figures given by the theory. Each conservation plot usually has a core surrounded by a buffer zone. Silvicultural practices depend on the species, but the aim is always to reduce constraints to managers relative to normal silviculture. This scheme is used mainly for "major species" (economically), it is not suitable for disseminated species which do not have large enough populations in a given area, nor for species that depend closely on the ecosystem dynamics.*

Protected areas are not generally established for forest genetic resources, but they actually play an important role. The situation in France is described. Management practices concerning parts of the ecosystem have an indirect impact on the genetic diversity of target species. The example of Populus nigra *resources as a pioneer species in the dynamic riparian ecosystem is discussed. A general approach involving criteria and indicators, recently developed for tropical forest tree species, can be adapted in order to add a specific objective to the global management of an area. Protected areas alone are also insufficient,* i.e. *they are often located in marginal zones and are not always sufficiently representative of the genetic diversity of the species.*

In situ *conservation of forest genetic resources has to deal with biology and management, often on different spatiotemporal scales.*

Cahiers Agricultures 2000 ; 9 : 211-22.

densis ; a case study for a highly endagered species. *Forest Genetics* 1995 ; 2 : 171-5.

30. Danusevicius D, Persson B. Phenology of natural Sweedish populations of *Picea abies* as compared with introduced seed sources. *Forest Genetics* 1998 ; 5 : 211-20.

31. Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, *et al.* Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 1998 ; 396 : 69-72.

32. Stearns SC. The evolutionnary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 1989 ; 39 : 436-45.

33. Skroppa T, Kohmann K. Adaptation to local conditions after one generation in Norway spruce. *Forest Genetics* 1997 ; 4 : 171-7.

34. Fallour D. *Évolution et structuration spatiale de la diversité du cèdre de l'Atlas sur le Petit Luberon : approches écologique, dendroécologique et génétique.* Marseille : Thèse de doctorat de l'Université Aix-Marseille III, 1998 ; 152 p.

35. Berrang P, Karnosky DF, Mickler RA, Bennett JP. Natural selection for ozone tolerance in *Populus tremuloides. Can J For Res* 1986 ; 16 : 1214-6.

36. Berrang P, Karnosky DF, Mickler RA, Bennett JP. Natural selection for ozone tolerance in *Populus tremuloides* : field verification. *Can J For Res* 1989 ; 19 : 519-22.

37. Gauthier P, Lumaret R, Barre V. *Les adaptations locales.* Paris : ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 1999 ; 51 p.

38. Couvet D, Austerlitz F, Brachet S, *et al. Flux géniques chez les arbres forestiers. Synthèse bibliographique.* Paris : Commission des ressources génétiques forestières, 1999 ; 68 p.

39. Adams WT, Hipkins VD, Burczyk J, Randall WK. Pollen contamination trends in a maturing douglas-fir seed orchard. *Can J For Res* 1997 ; 27 : 131-4.

40. Streiff R, Ducousso A, Lexer C, Steinkellner H, Gloessl J, Kremer A. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Mol Ecol* 1998 ; 8 : 831-41.

41. Brunel D, Rodolphe F. Genetic neighbourhood structure in a population of *Picea abies* L. *Theor Appl Genet* 1985 ; 71 : 101-10.

42. Streiff R, Labbé T, Bacilieri R, Steinkelner H, Glossl J, Kremer A. Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Assessed with isozymes and microsatellites. *Mol Ecol* 1998 ; 7 : 317-28.

43. Whitham TG, Floate KD, Martinsen GD, Driebe E, Keim P. Ecological and evolutionary implications of hybridization : *Populus*-herbivore interactions. In : Stettler RF, Bradshaw HD, Heilman PE, Hinckley TM, eds. *Biology of Populus and its implications for management and conservation.* Ottawa : NRC Res Press, 1996 : 247-75.

44. Bousquet J, Cheliak WM, Wang J, Lalonde M. Genetic divergence and introgressive hybridization between *Alnus sinuata* and *A. crispa (Betulaceae). Pl Syst Evol* 1990 ; 170 : 107-24.

45. Eckenwalder JE. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus (Salicacae)* in sections Aigeiros and Tacamahaca. I. Population studies of *P. x parryi. Can J Bot* 1984 ; 62 : 317-24.

46. De Pamphilis C, Wyatt R. Electrophoretic confirmation of interspecific hybridization in *Aesculus (Hippocastanaceae)* and the genetic structure of a broad hybrid zone. *Evolution* 1990 ; 44 : 1295-317.

47. Paige KN, Capman WC. The effects of host-plant genotype, hybridization, and environment on gall-aphid attack and survival in cottonwood : the importance of genetic studies and the utility of RFLPS. *Evolution* 1993 ; 47 : 36-45.

48. Lemoine M. *Amélioration des peupliers de la section Leuce sur sols hydromorphes.* Thèse de Doctorat de l'Université de Nancy, 1973 ; 120 p.

49. Potts BM, Reid JB. Hybridization as a dispersal mechanism. *Evolution* 1988 ; 42 : 1245-55.

50. Petit RJ, Pineau E, Démesure B, Bacilieri R, Ducousso A. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proc Natl Acad Sci USA* 1997 ; 94 : 9996-10001.

51. Burgman MA, Neet CR. Analyse des risques d'extinction des populations naturelles. *Acta Oecol (Oecol Genet)* 1989 ; 10 : 233-43.

52. Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 1988 ; 241 : 1455-60.

53. Weitzman ML. What to preserve ? An application of diversity theory to crane conservation. *Q J Economics* 1993 ; Fév : 157-83.

54. Bilger I. État des réseaux conservatoires, recherches connexes. In : Teissier du Cros E. (coord). *Conserver les ressources génétiques forestières en France.* Paris : ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des ressources génétiques, Commission des ressources génétiques forestières, INRA, 1999 : 42-53.

55. Roman Amat B. Patrimoine génétique des espèces forestières autochtones françaises, connaissance-conservation. *Bulletin Technique de l'ONF* 1995 ; 30 : 1-17.

56. Savolainen O, Karkkainen D. Effect of forest management on gene pools. *New Forests* 1992 ; 6 : 329-45.

57. Thomson L. *Guidelines for* in situ *conservation of forest genetic resources.* Rome : FAO, 2000 sous presse.

58. Gencsi Z, Bordacs S 1997. Conditions of *in situ* conservation of *Populus nigra* in Hungary on the bases of the new Nature Protection Law. In : Turok J, Lefèvre F, de Vries S, Toth B, eds. Populus nigra *Network. Report of the third meeting, Sarvar, Hungary, 5-7 October 1996.* Rome : IPGRI, 1997 ; 18-20.

59. Gilg O, Schwoehrer C. *Évaluation de l'importance du patrimoine forestier dans le réseau des réserves naturelles.* Paris : ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Réserves naturelles de France, 1999 ; 35 p.

60. Falinski JB. Le parc national de la Bialowieza et le système intégral des espaces protégés en Pologne. *Rev For Fr* 1991 ; 43 (suppl) : 173-84.

61. Pont B, Pissavin S, Lefèvre F. *Enquête sur la présence du peuplier noir* (Populus nigra) *dans les Réserves naturelles et Réserves naturelles volontaires en France métropolitaine.* Quétigny : Réserves naturelles de France, 1999 ; 10 p.

62. Mahoney JM, Rood SB. Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment – an integrative model. *Wetlands* 1998 ; 18 : 634-45.

63. Barsoum N, Hughes FMR. Regeneration response of black poplar to changing river levels. In : Wheater H, Kirby C, eds. *Hydrology in a changing environment.* 1998 ; 1 : 397-412.

64. Carbiener R. La protection des forêts alluviales : un défi majeur confronté à de multiples blocages. *Rev For Fr* 1991 ; 43 (suppl.) : 72-6.

65. Michelot JL. *Gestion patrimoniale des milieux naturels fluviaux.* Quétigny : Réserves naturelles de France, 1995 ; Guide Technique ; 67 p.

66. Namkoong G, Boyle T, Gregorius GR, *et al. Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management : Genetic criteria and indicators.* Bogor : CIFOR 1996 ; Working Paper No 10 ; 15 p.

67. Braatne JH, Rood SR, Heilman PE. Life history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America. In : Stettler RF, Bradshaw HD, Heilman PE, Hinckley TM, eds. *Biology of* Populus *and its implications for management and conservation.* Ottawa : NRC Res Press, 1996 : 57-85.

68. Lefèvre F, Kajba D. Indicators for monitoring the evolution of *Populus nigra* genetic diversity *in situ.* In : Turok J, *et al.*, eds. *Guidelines for* in situ *conservation of* Populus nigra. Rome : IPGRI, 2000 (sous presse).

69. Brown A, Young A, Burdon J, *et al. Genetic indicators for state of the environment reporting.* Canberra, Department of the Environment, Sport and Territories, 1997 ; State of the Environment Technical Paper Series ; 29 p.

70. Olivier L, Chauvet M. La conservation *in situ* de la diversité des espèces végétales. In : *Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes.* Cachan : Lavoisier Technique et Documentation 1992 : 455-65.

71. Varela MC, Eriksson G. Multipurpose gene conservation in *Quercus suber* – a Portuguese example. *Silvae Genet* 1995 ; 44 : 28-37.

72. Roman Amat B, Hermeline M, Michon JM. Proposition d'indicateurs pour la gestion durable des forêts au niveau subnational dans le cas des forêts européennes – Contribution de l'Office national des forets. *Bulletin Technique de l'ONF* 1998 ; 35 : 57-70.

73. Degen B, Gregorius HR, Scholz F. ECOGENE, a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structures of tree populations. *Silvae Genet* 1996 ; 45 : 323-9.

74. Doligez A, Baril C, Joly HI. Fine-scale spatial genetic structure with nonuniform distribution of individuals. *Genetics* 1998 ; 148 : 905-19.

75. Kangas J, Pukkala T. Operationalization of biological diversity as a decision objective in tactical forest planning. *Can J For Res* 1996 ; 26 : 103-11.

76. Haight RG, Travis LE. Wildlife conservation planning using stochastic optimization and importance sampling. *For Sci* 1997 ; 43 : 129-39.

77. Dreyfus P, Bonnet FR. CAPSIS, logiciel de simulation de conduites sylvicoles. *Rev For Fr* 1995 ; 47 (suppl.) : 111-5.

Résumé

Inscrite dans le cadre de la gestion durable des forêts, la conservation des ressources génétiques forestières repose en priorité sur des stratégies *in situ*. Il existe deux réseaux complémentaires où la conservation peut être mise en œuvre : le réseaux des parcelles conservatoires, spécifiquement dédiées à la conservation de la diversité génétique d'espèces cibles, et les espaces protégés, ayant un objectif global de conservation des habitats. Bien que l'on puisse dégager certaines constantes de la biologie des arbres forestiers, en termes de diversité génétique et d'adaptation, l'intérêt respectif de ces deux réseaux varie suivant les espèces. Les modes de gestion des parcelles conservatoires existantes sont présentés et discutés. La prise en compte de la conservation de ressources génétiques dans la gestion globale des espaces protégés requiert une approche par étude d'impact : des critères et indicateurs doivent pouvoir être fournis au gestionnaire responsable. Un des enjeux de la conservation *in situ* est de concilier les échelles de la biologie et de la gestion, échelles de temps et d'espace.