

Conserver les ressources génétiques du hêtre en France : pourquoi, comment ?

La présentation des réseaux de conservation *in situ* des ressources génétiques forestières se poursuit ici avec le hêtre, essence feuillue capitale de la forêt française après les chênes. Les évolutions climatiques prévisibles plaçant le hêtre parmi les essences les plus susceptibles d'être négativement affectées, ce cas illustre parfaitement les enjeux de la conservation *in situ*.

Une composante majeure du paysage forestier européen et national

Occupant près de 17 millions d'hectares en Europe centrale, occidentale et orientale, l'aire de répartition du hêtre couvre un vaste territoire allant de la cordillère cantabrique aux Carpates et de la Sicile au sud de la Suède (figure 1a).

En France, avec 1,39 million d'hectares, le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) occupe 9,3 % de la superficie de forêts dédiées à la production de bois (IFN, 2008) et majoritairement en forêts publiques. Surtout présentes dans le Nord-Est et dans les massifs

montagneux des Alpes, du Massif Central et des Pyrénées, les hêtraies occupent également une place importante dans les zones de basse altitude du Nord-Ouest de la France (figure 1b). Si la surface totale des hêtraies françaises augmente régulièrement, cette tendance cache pourtant des phénomènes d'extension et de régression selon les conditions stationnelles et l'action humaine passée et plus récente (Sardin *et al.*, 2008 ; Ladier *et al.*, 2008 ; Bonhôte, 1998).

À une aire de répartition aussi vaste, correspondent des conditions pédoclimatiques extrêmement variées et donc une grande

diversité d'habitats naturels (Drapier *et al.*, 2008). Hêtraies acidiphiles, neutrophiles ou calcicoles, hêtraies subalpines ou subméditerranéennes témoignent de la capacité de cette espèce à occuper une large gamme de milieux et peuvent laisser supposer l'existence d'adaptations locales des diverses populations de hêtre.

Reconquête postglaciaire et répartition actuelle

De récents travaux de synthèse associant approches paléobotanique et génétique (Magri *et al.*, 2006) montrent que cette espèce a su résister aux alternances de cycles gla-

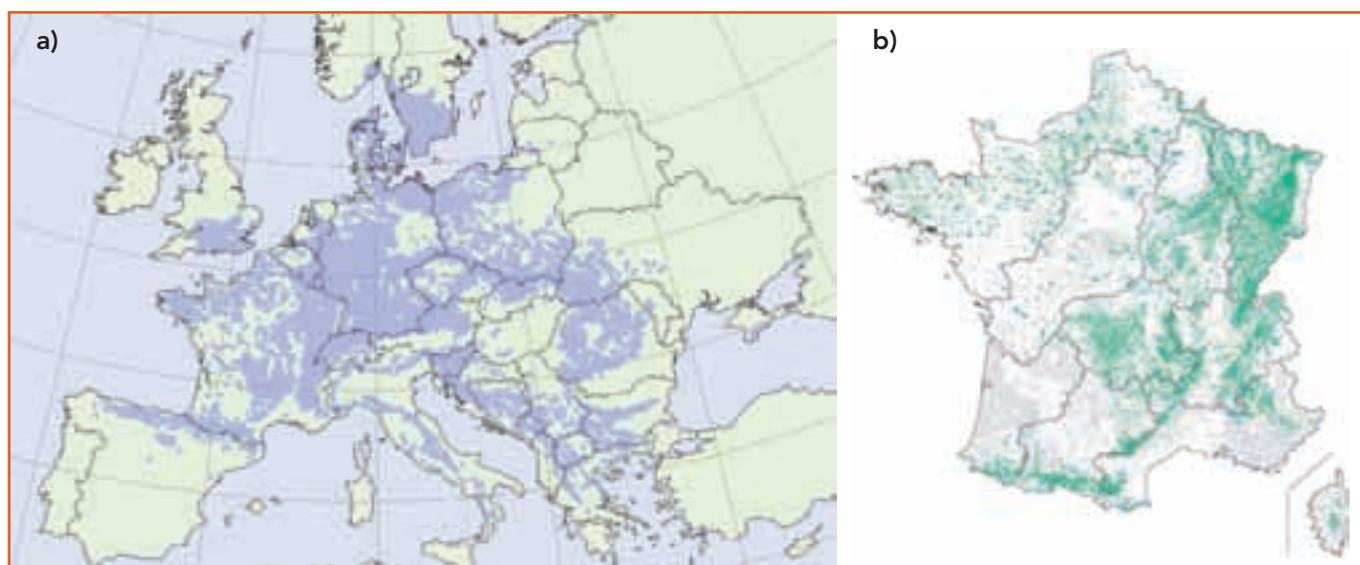


Fig. 1 : a) aire naturelle du hêtre en Europe (source : EUFORGEN) et b) répartition en France (IFN, 2008)

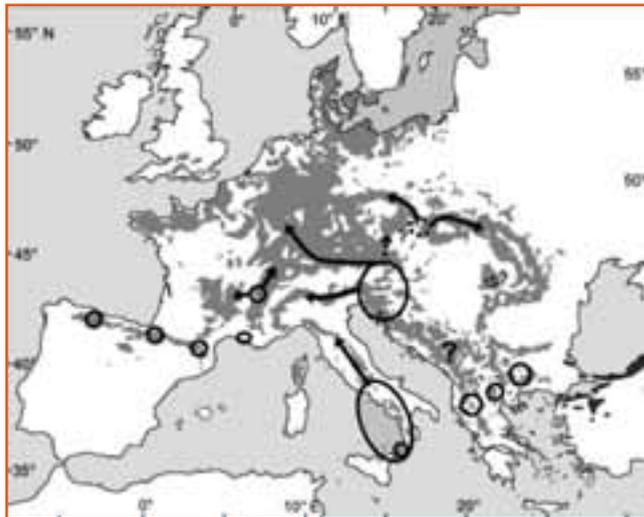


Fig. 2 : refuges du hêtre durant la dernière glaciation et principales voies de recolonisation postglaciaire (Magri et al., 2006)

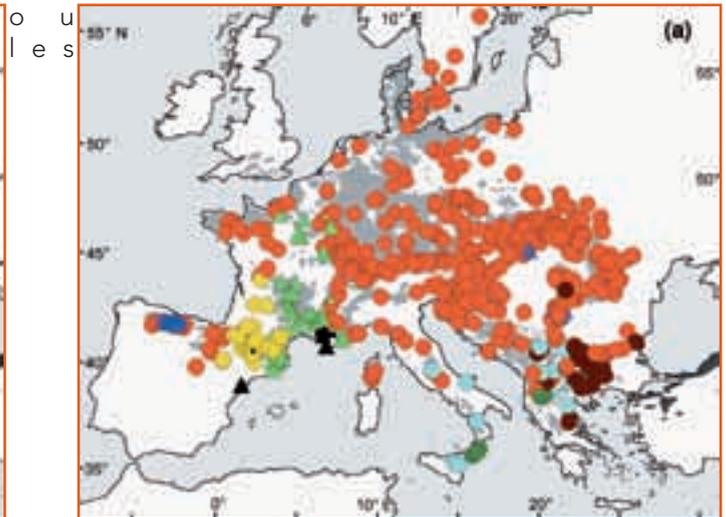


Fig. 3 : répartition géographique des 9 groupes génétiques identifiés chez le hêtre à partir de 12 systèmes isozymes (Magri et al., 2006)

ciaires et interglaciaires en se maintenant dans divers refuges montagneux (figure 2). Ces derniers ont joué un rôle variable dans la recolonisation qui a suivi le dernier épisode glaciaire il y a environ 11 000 ans BP (Before Present = avant 1950). Si le refuge de Slovaquie a très tôt recolonisé de manière dynamique de grandes surfaces, d'autres refuges (Pyrénées) n'ont eu qu'une importance locale et plus récente avec une recolonisation remontant à 4000 ans BP seulement. Les flancs des principales chaînes de montagnes (Alpes, Pyrénées) ont constitué les voies privilégiées d'expansion alors que les grandes zones de plaine ou les vallées majeures ont été un obstacle à cette expansion.

L'histoire passée du hêtre nous apporte ainsi plusieurs informations :

- les foyers de recolonisation intéressants la France ont pu rester isolés les uns des autres pendant de longues périodes, développant ainsi des caractéristiques génétiques originales ;
- une recolonisation récente du territoire occupé aujourd'hui (4000 BP pour les Pyrénées, 7000 BP pour les Alpes, le Massif Central

Vosges) et pratiquement pas de recolonisation à partir de plusieurs foyers distincts. On peut donc supposer que les éventuelles originalités propres à chaque zone refuge se retrouvent dans les nouvelles zones de conquête, générant ainsi une structuration spatiale marquée de la diversité génétique actuelle chez le hêtre.

Causes de la structuration de la diversité génétique

La recolonisation postglaciaire

Différentes approches moléculaires (marqueurs neutres non soumis à l'effet de la sélection naturelle) permettent effectivement de démontrer l'existence de cette structuration spatiale, résultat de l'histoire postglaciaire du hêtre. L'analyse de marqueurs moléculaires de type isozymes révèle ainsi la présence d'au moins 4 groupes génétiques en France, très localisés ou plus largement répandus (figure 3) : certaines parties du territoire apparaissent très homogènes (Nord-Ouest, Alpes, Massif Central, Corse), d'autres ont une structure plus complexe (Pyrénées, Nord-Est). Globalement, sur la base de tels marqueurs neu-

tres, la hêtraie française est constituée de quatre grands groupes : Alpes, Massif Central, Pyrénées, moitié nord (Comps, 1996 ; Teissier du Cros, 2006)

La sélection naturelle

La composition génétique de nos hêtraies résulte non seulement de cette empreinte postglaciaire mais aussi des conséquences de la sélection naturelle qui a pu, localement et sous la pression de facteurs pédo-climatiques, favoriser certains génotypes au détriment d'autres (Jump et al., 2006). Les tests nationaux et internationaux de comparaison de provenance mis en place par l'INRA et l'ONF il y a plus de 20 ans montrent en effet des différences de croissance, de forme et de phénologie de débourrement entre les populations testées. Sur la phénologie, un effet de l'altitude et de la longitude a été mis en évidence : les provenances d'altitude élevée ou de l'est de l'aire naturelle sont plus précoces. Les provenances d'altitude élevée présentent également une plus faible tendance à fourcher, même quand on les transfère à plus basse altitude (Teissier du Cros, 2006).

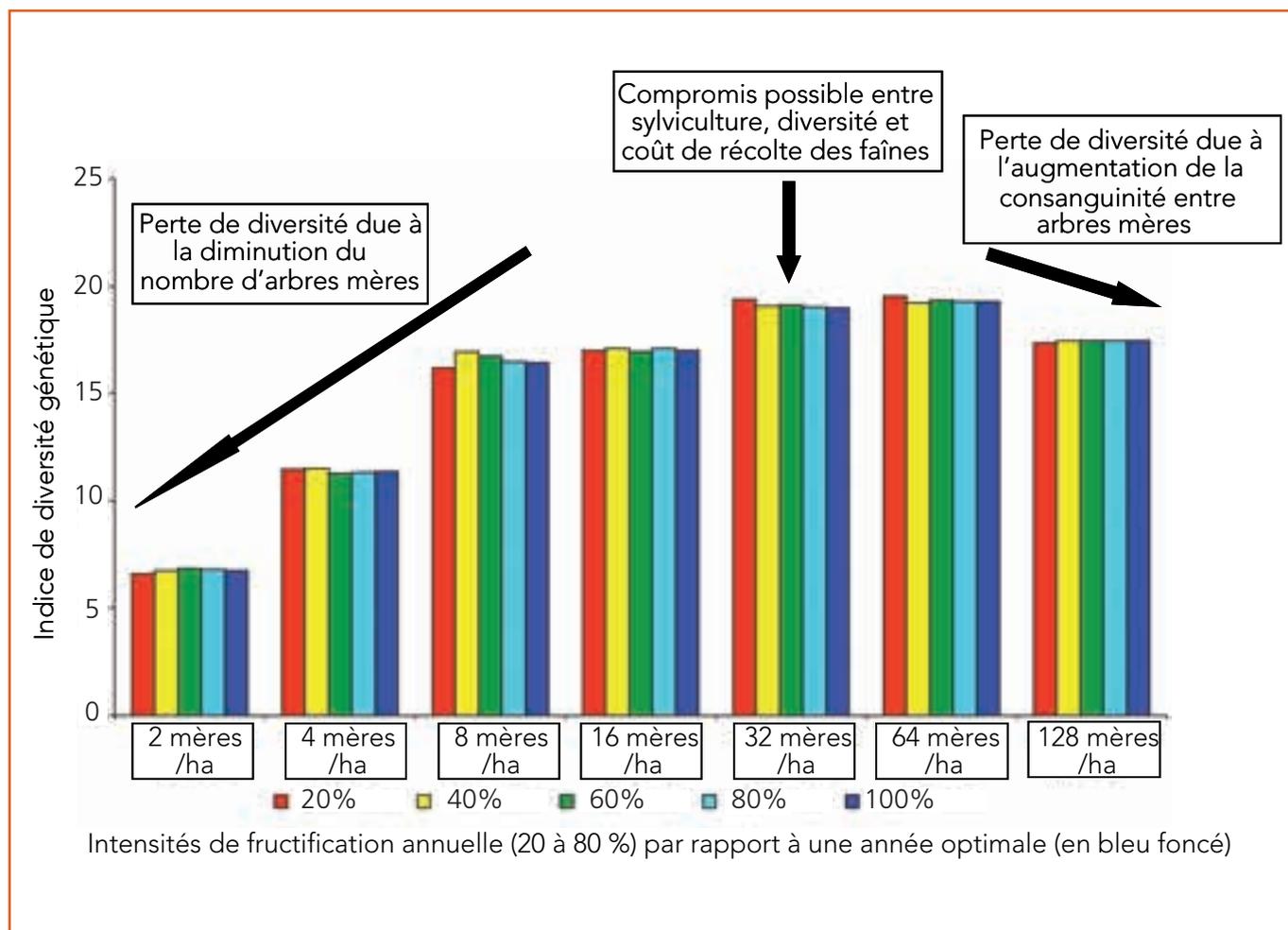


Fig. 4 : évolution simulée de la diversité génétique moyenne (en ordonnées) d'un lot de fâines selon le nombre d'arbres mères par hectare (2 à 128) et pour différents niveaux de fructification annuelle (de 20 % à 100 % d'une fâinée considérée comme complète) (Kramer, 2004)

Ce type de simulation peut être utilisé à la fois en régénération naturelle (pour raisonner le nombre de semenciers à conserver) et en peuplements porte-graines (pour optimiser les modalités de récolte).

Les interventions forestières

Les activités humaines enfin, à travers les transferts de matériel végétal lors de reboisements et la sylviculture, ont contribué à modifier cet héritage postglaciaire. Les vagues massives de plantations des années 1970 se traduisent aujourd'hui par l'existence, au sein des massifs forestiers, de jeunes peuplements d'origines diverses (Europe centrale notamment), souvent mal connues faute d'une conservation adéquate de cette information (Teissier du Cros, 2006 ; Valadon et Voccia, 2006). Certains de ces boisements présentent des variants génétiques et des caractères adaptatifs diffé-

rents de ceux des populations locales et modifient donc, à l'échelle d'une forêt ou d'un massif, les caractéristiques génétiques héritées de la recolonisation postglaciaire et de la sélection naturelle agissant localement.

Outre les transferts de matériel végétal d'une partie de l'aire naturelle à l'autre, l'action du forestier influe sur le patrimoine génétique des hêtraies, principalement dans la manière dont elles sont renouvelées. La durée des révolutions, variable selon l'intensité de la sylviculture et les objectifs de production, et le nombre de reproducteurs participant à la production de graines et de semis

constituent les facteurs principaux de modification du patrimoine génétique. Les simulations réalisées par Kramer *et al.* (2008) montrent en effet que choisir de renouveler des hêtraies de manière accélérée conduit à une perte de diversité génétique. Alors que l'intensité des fructifications annuelles n'influence pas ce niveau de diversité, la réduction du nombre de semenciers lors de la mise en place d'une régénération naturelle l'affecte négativement ; toutefois une densité de semenciers trop élevée permet à des arbres apparentés de se croiser ce qui accroît le risque de consanguinité et n'augmente pas la diversité génétique de la génération suivante. C'est ce que

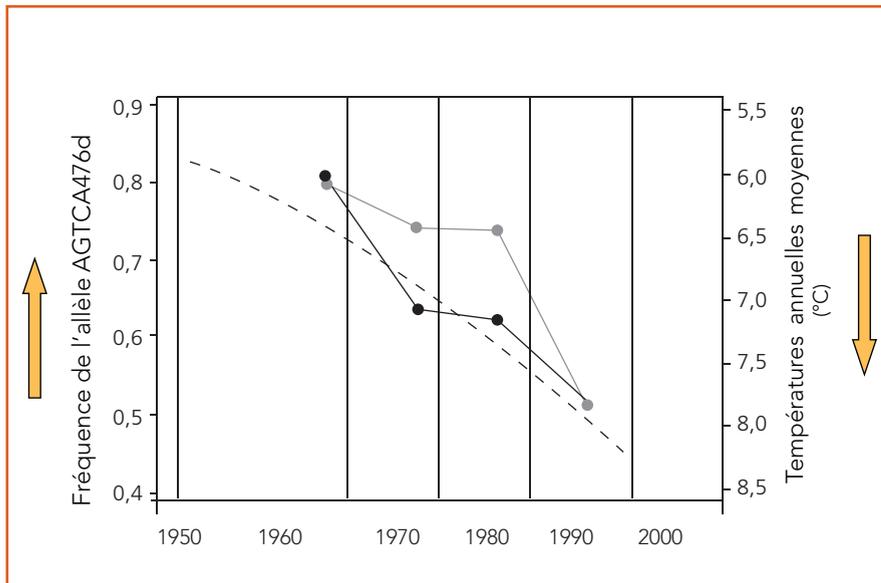


Fig. 5 : évolution comparée de la température et de la composition génétique d'une hêtraie de Catalogne (Jump et al., 2006)

L'augmentation de la température annuelle moyenne (—●—) va de pair avec la diminution observée (—●—) et prédite (—) de la fréquence de l'allèle AGTCA476d, qui est donc contre sélectionné sous l'effet du changement climatique affectant cette population. Les hêtres possédant cet allèle disparaissent donc progressivement de la population au profit de ceux possédant d'autres allèles.

présente la figure 4 : dans cette simulation, l'intensité des fructifications annuelles est supposée identique pour tous les arbres reproducteurs et seule la production annuelle de fâines est affectée. Mais il est très probable que des intensités variables de fructification entre arbres une année donnée — cas très fréquent en conditions naturelles — vont provoquer une baisse encore plus forte de la diversité à faible densité de tiges : les rares mères fortement fructifères contribuent massivement à la production d'un lot de fâines peu diversifié, auquel les autres mères n'ont qu'une contribution marginale. Une trentaine de semenciers à l'hectare apparaît comme un compromis acceptable qui mobilise l'essentiel de la diversité du peuplement initial et réduit les risques d'apparementement entre géniteurs. Par ailleurs les sélections phénotypiques pratiquées en éclaircies par les marteleurs peuvent modifier le patrimoine génétique d'un peuplement au fil des générations, pour des caractères sous contrôle génétique comme le débourrement ou la fibre torse (Teissier du Cros, 2006).

Des menaces réelles mais encore difficiles à quantifier

Dès la fin des années 1980, des menaces sont identifiées pour le hêtre : la généralisation des échanges de matériel forestier et le recours croissant, pour régénérer les hêtraies, à la plantation de MFR parfois mal adaptés (risques de gel au débourrement surtout). Des interrogations sur l'impact des sylvicultures et notamment sur les conditions d'apparition des régénérations naturelles se sont également fait jour (Kramer, 2004). Aujourd'hui, en outre, les évolutions climatiques prévisibles placent le hêtre parmi les essences les plus susceptibles d'être négativement affectées (Landmann et al., 2008). Des dépérissements liés à des facteurs biotiques et abiotiques et une réduction possible de l'aire naturelle figurent parmi les craintes affichées.

De plus, le manque de données sur les capacités d'adaptation des populations de hêtre à une évolution climatique rapide incite à examiner attentivement le comporte-

ment et l'évolution de la composition génétique de hêtraies déjà soumises à de telles pressions environnementales. Les travaux de Jump et al. (2006) sur des hêtraies de Catalogne soumises, en limite sud de l'aire naturelle de l'espèce, à une augmentation de 1,65 °C de la température annuelle moyenne depuis 50 ans, offrent des premiers résultats très intéressants. Au sein de ces peuplements il existe une variabilité génétique assez forte pour que certains génotypes soient favorisés au détriment d'autres par la sélection naturelle qu'exerce cet accroissement de température, et ce sur une durée assez courte (figure 5). La question reste toutefois posée des limites de ces capacités adaptatives face à une sévérité encore accrue des conditions climatiques.

Devant les menaces de modifications incontrôlées du patrimoine génétique de populations ou d'écotypes locaux ou de disparition pure et simple suite à des aléas climatiques violents (tempête de 1999) ou à des modifications progressives mais rapides du milieu (pollutions atmosphérique, changements globaux), la mise en œuvre d'un programme de conservation des ressources génétiques du hêtre est apparue nécessaire dès le milieu des années 1980. Le réseau de conservation *in situ* des ressources génétiques du hêtre fut ainsi le premier réseau mis en place en France, avec celui du sapin pectiné.

Un réseau national d'unités conservatoires

Le hêtre a fait l'objet du premier réseau de conservation *in situ* de ressources génétiques forestières mis en place en France dès 1986. Une démarche pragmatique conduit alors à retenir un échantillon représentatif de peuplements (ou unités conservatoires, UC), en forêt publique, considérés comme autochtones et situés dans les zones de présence majeure de



L. Lévêque, ONF

Unité conservatoire de Verzy : exemple, parmi d'autres cas recensés en Europe, d'un phénotype original de hêtre tortillard en mélange avec des hêtres à port dressé

l'espèce. Sur la base du découpage écologique correspondant à celui des régions de provenance et en ciblant le choix des peuplements sur ceux testés dans des dispositifs de comparaison de provenances, les peuplements sélectionnés porte-graines sont logiquement fortement représentés dans cette sélection. Celle-ci a été complétée par quelques sites en situation écologique marginale (altitude, latitude) et des cas de phénotypes originaux comme les hêtres tortillards (photo). Au total 27 unités conservatoires ont ainsi été retenues (figure 6).

L'apport de travaux plus récents sur la caractérisation de la diversité génétique des hêtraies françaises à l'aide d'outils moléculaires a permis de compléter ce premier réseau avec deux nouvelles unités dans les Pyrénées (Issaux et Luchon) afin que les divers variants génétiques rencontrés sur la chaîne soient représentés dans le réseau *in situ* (Comps, 1996 ; figure 6). Un autre peuplement combinant forte diversité et originalité génétiques et situation écologique atypique pourrait enrichir ce réseau : la hêtraie du Ciron, en forte régression aujourd'hui alors que ce peuplement relique a survécu au réchauffement postglaciaire grâce au microclimat frais et humide des gorges du Ciron qu'il occupe (photo).

La liste des 29 unités conservatoires officielles figure au tableau 1. Très majoritairement situées en forêts domaniales, elles appartiennent aux différents groupes génétiques identifiés, couvrent les grands domaines bioclimatiques présents sur le territoire national ainsi qu'une large palette de conditions stationnelles (figure 7).

Chaque unité est composée d'un noyau central d'une surface moyenne de 14 ha et d'une zone tampon d'une surface moyenne de

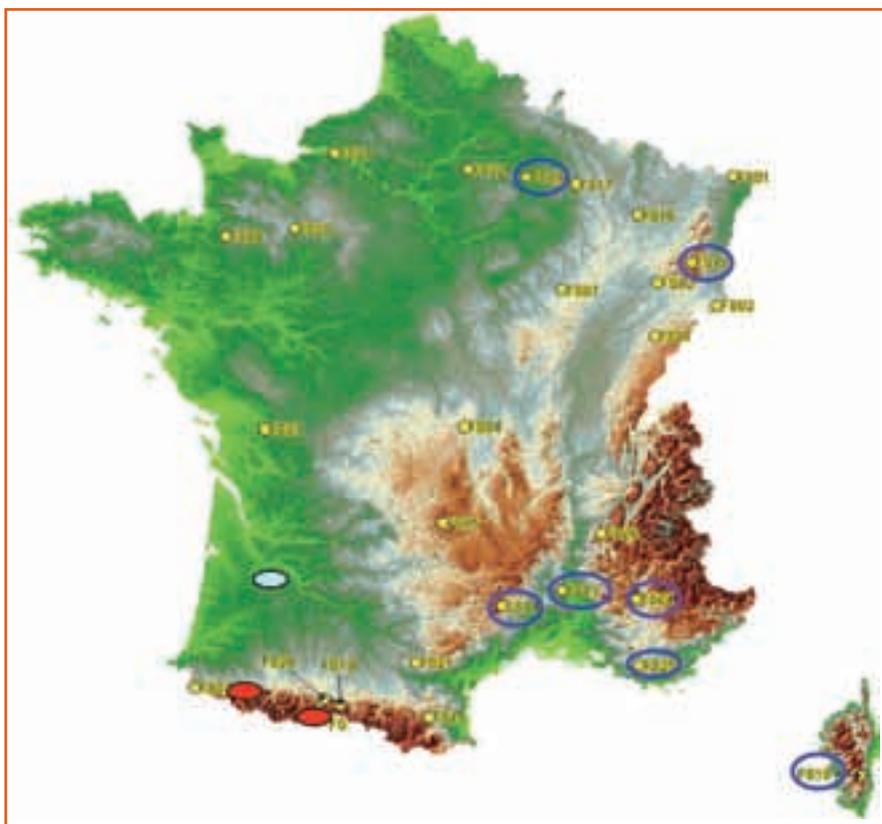


Fig. 6 : répartition géographique des unités conservatoires *in situ* du hêtre en 2008 (carte : L. Lévêque)

En jaune : UC du réseau initial (27) ; cerclées de bleu : UC en situation marginale (7) ; en rouge : UC ajoutées en 2006 (2) ; en bleu pâle : projet d'UC du Ciron



A. Durcouso, INRA

Une candidate au réseau conservatoire in situ : la hêtraie du Ciron

Forêt (domaniale/ syndicale/communale)	Dépt -	Commune	Surface noyau central (ha)	Surface zone tampon (ha)
FD Aigoual	30	Le Vigan	13,8	110
FS Aubusson la Réveillade	15	Mandailles Saint Julien	10	102
FS Baïgorry	64	Banca	7,5	146,4
FD Beaulieu	55	Beaulieu sur Argonne	8,7	122,3
FD Boucheville	66	Vira	19,9	187,7
FD Brotonne	76	La Mailleraye sur Seine	25,8	140,2
FD Châtillon	21	Villiers le Duc	10,4	154,7
FD Chizé	79	Chizé	12,6	183,9
FD Les Colettes	03	Coutansouze	8,7	96,9
FD Le Coscione	2A	Zicavo	40	34
FD Ecouves	61	Saint Nicolas des Bois	13,6	143,4
FC Fislis	68	Fislis	10	230,5
FD Fougères	35	Laignelet	10,3	207,9
FD Gar Cagire	31	Arguenos	10	151,5
FD Gérardmer	88	Xonrupt-Longemer	15,2	82,7
FD Haye	54	Chavigny	16,2	218,7
FC Issaux	64	Osse-en-Aspe	11,6	95,01
FD Léoncel	26	Léoncel	10,1	118
FC Luchon	31	Bagnères de Luchon	4	48,6
FD Lure	04	Saint Etienne-les-Orgues	5	255,4
FD Luxeuil	70	Luxeuil-les-Bains	8,1	226,9
FD Montagne Noire	81	Arfons	8,5	169,7
FD Moussaou	09	Argein	34,2	181,1
FD Retz Villers-Cotterets	02	Oigny en Valois	7,0	180,5
FD Sainte-Baume	83	Plan d'Aups	14,1	124,2
FD Valbonne	30	Saint Paulet de Caisson	23,3	118,9
FD Verrières du Grosbois	25	Verrières du Grosbois	5	175
FD Verzy	51	Verzy	33,3	0
FC Wingen	67	Wingen	11,5	92,6

Tab. 1 : liste des 29 unités conservatoires validées en 2008 par la Commission nationale des ressources génétiques forestières (CRGF). Ces UC (noyau central seul) représentent seulement 0,03 % de la surface totale des hêtraies nationales.

141 ha (figure 8). Avant sa mise en régénération, qui doit nécessairement précéder celle de la zone tampon, le noyau central doit comporter au moins 500 arbres reproducteurs, effectif estimé suffisamment conséquent pour que l'essentiel de la diversité génétique présente soit transmis à la génération suivante. La régénération naturelle est privilégiée mais, si nécessaire, des compléments par plantation sont possibles à partir du matériel local uniquement.

Ces UC ont des passés sylvicoles très variables et elles bénéficient actuellement de sylvicultures plus ou moins intensives sous différents modes de traitement sylvicole (futaie régulière ou irrégulière) combinant production de bois et objectifs multiples comme l'accueil du public (Verzy) ou le sylvopastoralisme (Baïgorry). Certaines sont incluses dans des espaces dédiés à la gestion conservatoire d'autres composants de la biodiversité : PNR (Verzy), sites Natura 2000, RBD (Gérardmer), RBI (Sainte-Baume).

Bilan et perspectives

Mieux échantillonner la variabilité génétique

Comme pour le réseau de conservation *in situ* du sapin pectiné, le choix des UC de hêtre repose encore largement sur le découpage du territoire national en régions de provenances et sur une surreprésentation des peuplements sélectionnés pour la récolte de matériels forestiers de reproduction (13 sur 29). Les quarante types d'habitats naturels de hêtraies recensés en France illustrent la diversité des pressions de sélection que peut exercer le milieu naturel mais ils ne sont pas nécessairement représentés dans le réseau de conservation actuel. Un recensement des habitats naturels présents dans les UC actuelles devrait démarrer en 2009 avec la collaboration du réseau ONF Flore-Habitats. Il permettra

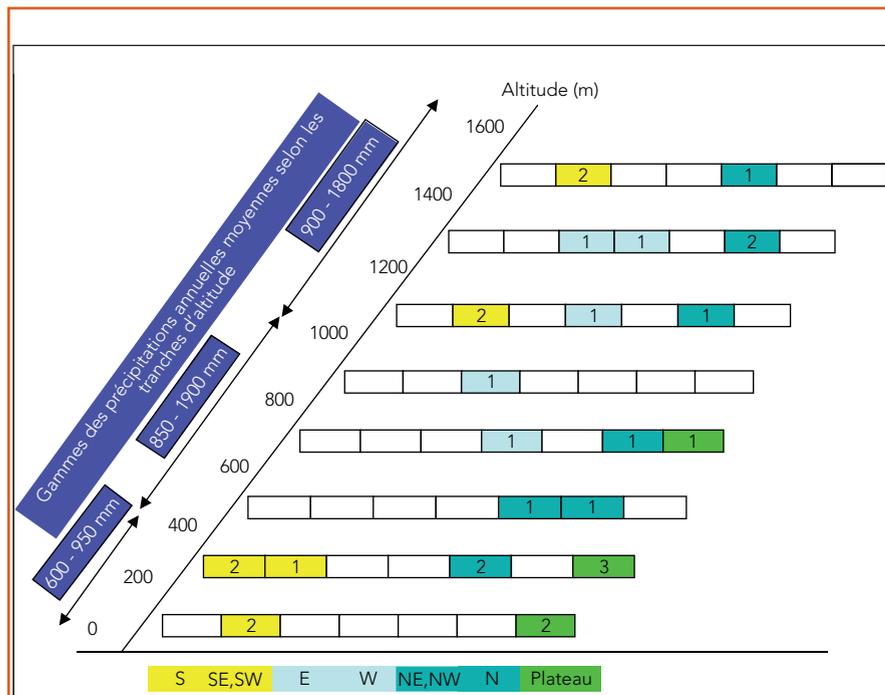


Fig. 7 : illustration de la diversité stationnelle (altitude, exposition, pluviométrie annuelle moyenne) présente au sein du réseau actuel d'unités conservatoires de hêtre

Dans chaque case colorée est indiqué le nombre d'UC pour le couple altitude – exposition correspondant (les situations sans UC restent en blanc).

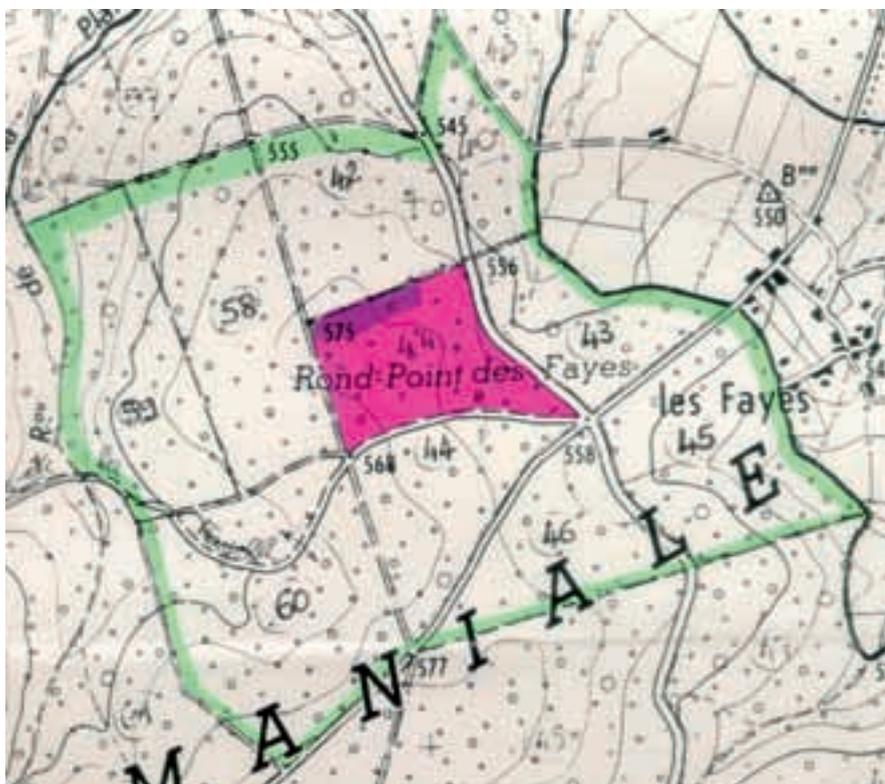


Fig. 8 : un exemple d'unité conservatoire, celle de la FD des Colettes (03)
En rouge le noyau central (8,75 ha) régénéré naturellement entre 1998 et 2007 ; en vert les limites de la zone tampon (96,91 ha) constituée de futaies adultes composées très majoritairement de hêtre.

d'identifier des types de milieu ayant pu conduire à des adaptations locales intéressantes dans une perspective de changement climatique et par conséquent à des ressources génétiques originales à préserver.

Afin d'élargir le réseau actuel, notamment pour des habitats naturels de hêtraies non échantillonnés dans le réseau *in situ* actuel mais présents dans divers espaces dédiés à la protection de la biodiversité (espèces, milieux), deux approches sont envisageables :

- enrichir le réseau existant en sélectionnant de nouvelles unités conservatoires au sein de ces habitats ;
- ajouter une dimension génétique (la diversité intraspécifique) aux règles de gestion conservatoire en vigueur dans certains de ces espaces, dès lors cependant que ces règles garantissent bien le maintien du potentiel adaptatif des populations présentes (conditions de régénération, contrôle de l'origine du matériel végétal).

Un observatoire à long terme

L'objectif même des réseaux de conservation *in situ* – constituer un échantillon représentatif de la variabilité adaptative et de la diversité génétique d'une espèce à l'échelle nationale – en fait des observatoires pertinents pour suivre l'évolution du potentiel adaptatif de chaque espèce. Sous l'action à la fois du gestionnaire (les UC ne sont pas des sanctuaires sans intervention) et d'un contexte climatique désormais changeant, ce patrimoine génétique peut évoluer. Il importe de mieux apprécier ces modifications et les unités conservatoires de hêtre constituent, à cet égard, des sites privilégiés (déjà documentés au plan génétique) d'études détaillées pour évaluer les capacités d'évolution dont disposent les hêtraies, ce qui inclut à la fois la plasticité des arbres en place mais aussi les évolutions génétiques entre populations.

Phase clé d'évolution du patrimoine génétique, le renouvellement des peuplements mérite une attention particulière. Les travaux de suivis démographiques et génétiques démarrés dans le cadre de divers projets nationaux et européens (DynaBeech, EvolTree) et s'appuyant sur plusieurs UC (Sainte Baume, Haye) ont déjà apporté des éléments de réponse intéressants (Kramer, 2004 ; Kramer *et al.* 2008 ; Teissier du Cros, 2006). Ces efforts de monitoring méritent d'être poursuivis dans la durée et élargis à diverses situations contrastées au plan climatique. Les résultats attendus bénéficieront au réseau de conservation *in situ* en contribuant à son suivi mais aussi à l'ensemble des hêtraies françaises.

Stéphane MARTIN

animateur du réseau *in situ* Hêtre ONF – Conservatoire génétique des arbres forestiers
Stephane.martin@onf.fr

Alexis DUCOUSSO

réfèrent scientifique du réseau *in situ* Hêtre
UMR BIOGECO, INRA Pierroton
ducouso@pierroton.inra.fr

Alain VALADON

ONF – Conservatoire génétique des arbres forestiers
Alain.valadon@onf.fr

Bibliographie

ARBEZ M., 1994. Fondement et organisation des réseaux européens de conservation des ressources génétiques forestières. *Genetics selection evolution*, vol. 26, supp. 1, pp. 301s-314s

BALSEMIN E., COLLIN E., 2004. Conservation *in situ* des ressources génétiques des arbres forestiers en France métropolitaine. *Ingénierie* n°40, pp. 51-60

BONHÔTE J., 1998. Forges et fo-

rêts dans les Pyrénées ariégeoises. Pour une histoire de l'environnement. PyréGraph éditions, 337 p.

COMPS B., 1996. Etude de la diversité génétique du hêtre au moyen de marqueurs alloenzymatiques et du polymorphisme de l'ADN. *In* : Rapport technique final. Convention DERF/INRA 61-21-10/94, pp. 1-5

DRAPIER N., VOIRY H., NOBLECOURT T., DENIS P. TILLON L., 2008. Le hêtre et la biodiversité. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 2 « Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises », pp. 14-21

Inventaire Forestier National, 2008. La forêt en chiffres et en cartes. 28 p. (http://www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/Memento_IFN_FR.pdf)

JUMP A. S., HUNT J.M., MARTINEZ-IZQUIERDO J.A., PENUELAS J., 2006. Natural selection and climate change : temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology* n°15, pp. 3469-3480.

KRAMER K. edit., 2004. Effects of silvicultural regimes on dynamics of genetic and ecological diversity of European beech forests. Wageningen (NL), Final report UE Project DynaBeech QLK5-CT-1999-1210. 269 p.

KRAMER K. *et al.*, 2008. Bridging the gap between ecophysiological and genetic knowledge to assess the adaptive potential of European beech. *Ecological Modelling* vol. 216 (3-4), pp. 333-353

LADIER J., DREYFUS P., REBOUL D., 2008. La place du hêtre en région méditerranéenne. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 2 « Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises », pp. 105-111

LANDMANN G., DUPOUEY J.L., NAGELEISEN L.M., CHUINE I., LEBOURGEOIS F., 2008. Le hêtre face aux changements climatiques.. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 2 « Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises », pp 29-38

MAGRI D., VENDRAMIN G.G. *et al.* 2006. A new scenario for the quaternary history of European beech populations : paleobotanical evidence and genetic consequences. *New phytologist* n° 171, pp. 199-221

SARDIN T., PILARD-LANDEAU, B., E J.M., 2008. Le hêtre : une essence majeure des forêts publiques en France. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 2 « Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises », pp 3-8

TEISSIER-DU-CROS, E., 2006. Apports de la génétique dans la gestion durable de la hêtraie. *Revue Forestière Française* vol 58 (1), pp. 13-28

VALADON A., VOCCIA M. 2006. Retrouver l'origine des peuplements : un objectif encore trop souvent inaccessible à l'ONF ! Rendez-vous Techniques de l'ONF n° 14, pp. 9-16