

Des forêts adaptées aux milieux et aux usages : qu'apporte la génétique ?

Les espèces d'arbres forestiers présentes en France, 140 environ dont 79 indigènes, recèlent une diversité génétique très importante. L'organisation de ce patrimoine génétique, son évolution, sa transmission sont de mieux en mieux connues. La création de variétés forestières améliorées et la conservation des ressources génétiques forestières en bénéficient et progressent rapidement. Ces actions sont une pièce essentielle de la gestion forestière durable dans un contexte marqué par la recherche de forêts à la fois plus résilientes vis-à-vis des conditions changeantes d'environnement biotique et abiotique (climat), et plus aptes à soutenir une économie fondée sur le vivant (bio-économie).

La domestication des arbres forestiers : une longue histoire limitée à quelques espèces

Même si les hommes ont appris depuis longtemps à utiliser et multiplier certains arbres (cryptomerias pour leur bois au Japon dès le Moyen-âge, en France chênes pour leurs glands doux comestibles et châtaigniers « arbres à pain » ...), la plupart des espèces d'arbres forestiers présentent une diversité génétique principalement modelée par leur histoire évolutive (migrations, effets de fondation, adaptation par sélection naturelle). La « domestication », création par l'homme de variétés reproductibles adaptées à ses besoins, n'a commencé que pour quelques dizaines d'espèces dans le monde, une dizaine en France.

Le patrimoine génétique des arbres forestiers est de mieux en mieux connu

La variabilité entre provenances

Les aires des espèces d'arbres forestiers peuvent être très étendues : on trouve par exemple le pin sylvestre de l'Espagne à la Mandchourie. Les conditions de milieu rencontrées par les populations d'une même espèce peuvent ainsi être très différentes : durée de la saison de végétation, pluviosité, caractéristiques du sol par exemple. Après Duhamel du Monceau (1700-1782), la mise en évidence de populations d'arbres adaptées, grâce à la sélection naturelle, aux spécificités de leur milieu d'origine a permis la définition du concept de « région de provenance ». Des expériences internationales à vaste échelle, coordonnées par l'IUFRO (Union internationale des organismes de recherche forestière) depuis les années 1930, ont permis de découvrir l'amplitude et les patrons d'organisation spatiale de la variabilité génétique de nombreuses espèces forestières et de préciser ainsi le choix des sources de graines.

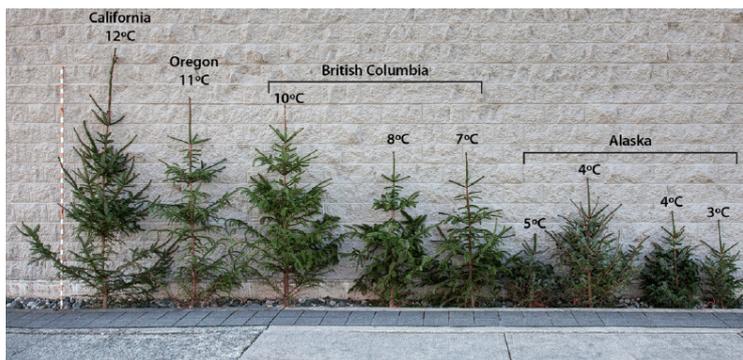


Figure 1. Exemple de variabilité génétique clinale chez l'Epicéa de Sitka (originaire de la Côte Pacifique nord-américaine) pour la hauteur à 8 ans mesurée dans une plantation comparative de provenances située à Vancouver (Canada). Chaque arbre est représentatif de la moyenne de la population à laquelle il appartient. Les populations (provenances) ont été échantillonnées le long d'un gradient latitudinal se superposant à un gradient de température moyenne annuelle. La croissance en hauteur montre une décroissance régulière du sud au nord selon la température moyenne annuelle et la latitude. (Source : Mimura et Aitken, 2007)

Provenance : population d'arbres caractérisée par sa localisation géographique où les arbres sont supposés se reproduire entre eux aléatoirement - **Région de provenance** : territoire au sein duquel les conditions écologiques (climat, types de sols ...) sont relativement homogènes. Les provenances d'une même région de provenance sont considérées comme globalement adaptées aux mêmes types de milieux.

La variabilité individuelle

Le régime de reproduction allogame (la fécondation est préférentiellement croisée) de la très grande majorité des espèces forestières et la très grande taille de leurs populations favorisent le maintien d'une très grande variabilité génétique et phénotypique entre arbres d'une même provenance. Les caractères d'intérêt pour l'adaptation et la productivité sont souvent gouvernés par de nombreux gènes et présentent une variation continue. Les travaux de recherche conduits depuis les années 1960 sur de nombreuses espèces en utilisant les méthodes de la génétique quantitative ont permis d'évaluer la variabilité génétique et l'héritabilité (part des facteurs génétiques dans la variation de l'expression d'un caractère phénotypique mesurable) de très nombreux caractères. Cette héritabilité, clé de la sélection, peut être forte (par exemple pour la précocité de débournement au printemps et la densité du bois), moyenne (souvent pour la croissance en hauteur) ou faible (par exemple pour la rectitude du fût).



Figure 2. Exemple de variabilité génétique entre individus (clones) : sensibilité à la rouille foliaire du peuplier - les individus de gauche défeuillés ou aux feuilles brunes appartiennent tous au clone Beaupré très sensible aux variants du champignon pathogène porteur de la virulence 7, très fréquente en Europe. A droite, les individus du clone I-214, résistant à ces mêmes variants portent tous des feuilles encore bien vertes, pas ou très peu attaquées. - Source : J. Pinon

L'équation de base en génétique quantitative : $P = G + E + G \times E$ avec : i) P : phénotype (observé) ; ii) G : génotype (transmis) ; iii) E : effet de l'environnement (sol, climat), dont la sylviculture ; iv) G x E : interaction entre le génotype et l'environnement. L'évaluation des effets génétiques suppose celle des effets environnementaux : cela n'est possible qu'en dispositif expérimental. La proportion de variance phénotypique expliquée par des différences de nature génétique permet d'estimer l'héritabilité du caractère.

La révolution du déchiffrement de l'ADN

En moyenne, les arbres forestiers présentent une plus grande diversité génétique que les autres organismes vivants. Cette diversité est interprétée comme un facteur essentiel de la résistance des arbres et des peuplements à de nombreux aléas, rendue nécessaire par leur longévité. A partir des années 1970, la découverte de marqueurs liés à l'activité des variantes (allèles) de certains gènes a ouvert l'essor de la génétique des populations : les connaissances en matière de diversité, dispersion, etc., se sont accrues. Depuis 1990, l'accès à l'ADN résultant des progrès de la biologie moléculaire a permis d'accéder à un nombre beaucoup plus élevé de gènes. Des cartes génétiques, localisant les gènes sur les chromosomes, ont été établies pour quelques espèces majeures d'arbres forestiers, notamment de peuplier, d'eucalyptus et de chêne chez les feuillus, pour l'épicéa commun et le pin maritime chez les conifères. Une importante diversité a aussi été découverte sur les parties non codantes des chromosomes, et sur l'ADN non inclus dans le noyau (chloroplastes, mitochondries). L'analyse désormais possible à faible coût des différentes variantes de l'ADN fournit de nouveaux outils pour étudier la diversité génétique aux différents niveaux (entre espèces, entre provenances, entre individus). Elle permet de suivre la dispersion des gènes lors de la reproduction sexuée (par le pollen ou les graines). Elle débouche aussi sur de nouvelles méthodes de sélection combinant des informations phénotypiques et des informations génétiques, du niveau du gène à l'ensemble du génome.

Une action publique équilibrant amélioration et protection

Pour le ministère chargé des forêts, la diversité génétique des arbres forestiers est un patrimoine à préserver pour assurer la stabilité et la capacité d'évolution des forêts, et à valoriser par la création de variétés améliorées répondant mieux aux besoins de la société (cf bibliographie 1). L'action de ce ministère comporte deux politiques étroitement coordonnées. La politique de **conservation** est suivie depuis 1991 par la Commission Nationale des Ressources Génétiques Forestières. Reconnue d'intérêt général, adossée au programme européen EUFORGEN, elle concerne aujourd'hui une quinzaine d'espèces. Elle a conduit à la création de collections gérées de manière délocalisée (*ex situ*) pour un petit

nombre d'espèces ou provenances très menacées (cf *bibliographie 2*). Dans la majorité des cas, elle repose sur la préservation de populations dans leur environnement forestier (on parle de « conservation *in situ* dynamique »).

La politique **d'amélioration des matériels forestiers de reproduction** (graines et plants) a débuté dans les années 1970 en application de la directive européenne 66/404. Elle s'applique en 2017 à 66 espèces. Elle s'appuie sur une réglementation qui distingue quatre catégories de matériels forestiers de reproduction correspondant à des niveaux croissants de connaissance sur l'origine de ces matériels et sur leur niveau de performances pour les caractères d'intérêt. Chaque catégorie est reconnaissable à la couleur de ses étiquettes : **Identifiée, Sélectionnée, Qualifiée, Testée** (cf *bibliographie 3*).

Ces politiques complémentaires prennent toutes deux en considération la diversité génétique : elle doit être maximale dans les unités de conservation, forte dans les variétés améliorées. Les ressources naturelles servent de matériel de base aux programmes d'amélioration. Certains supports de gestion sont communs : peuplements, vergers-à-graines ou variétés à plusieurs clones pouvant participer à la fois à la conservation et à la production commerciale de matériels de reproduction.

A chaque espèce son approche selon sa biologie et son importance écologique et économique

L'objectif de **conservation** est prioritaire pour quelques espèces : pour des raisons sanitaires pour les ormes décimés par la graphiose et les frênes communs fortement impactés par l'arrivée récente de la chalarose, ou pour des espèces d'intérêt particulier : cormier, alisier de Fontainebleau, pin de Salzmann . Dans le cas général, programme de conservation et réglementation des matériels forestiers de



Figure 3. Filets au sol pour la récolte de fâines en peuplement porte-graines de hêtre (ONF)

reproduction sont articulés. Pour 23 espèces sociales, un important ensemble de peuplements porte-graines (fig. 3), couvrant tout l'éventail écologique de leur aire de distribution structuré en régions de provenance, a été mis en place : au total environ 1 400 peuplements pour 61 000 ha. Ces peuplements constituent la source unique de semences en catégorie sélectionnée pour quelques grandes espèces sociales (sapin pectiné, chênes, hêtre, érables, ...). Dans le cas du cèdre, certains de ces peuplements sont inscrits dans la catégorie testée. Certains peuplements porte-graines ou écotypes particuliers sont inclus dans le réseau de conservation *in situ* de leur espèce : chêne sessile, hêtre, merisier, épicéa commun, sapin pectiné, pin maritime, pin sylvestre.

Pour dix espèces très utilisées en reboisement, une ou plusieurs **variétés ont été créées à partir de sélections individuelles** : frêne commun, merisier et cormier chez les feuillus, pin maritime, douglas, pin sylvestre, pins laricio de Corse et de Calabre, épicéa commun, mélèze d'Europe, sapin de Bonnmüller chez les conifères. La sélection a le plus souvent été opérée sur des critères d'adaptation (débourrement végétatif), sur la croissance, mais aussi sur la forme (rectitude du fût, branches). Ces variétés sont produites en vergers à graines (fig.4) de catégorie Qualifiée ou Testée. Certains de ces vergers assurent une large part de la consommation nationale de semences : 100 % pour le douglas, 80 à 90 % pour le pin maritime. Pour ce dernier les variétés actuellement diffusées apportent un gain de production de bois de l'ordre de 25% par rapport à une variété non améliorée. La création de nouvelles variétés se poursuit pour le pin maritime et le douglas ; elle est envisagée pour le cèdre, le sapin de Céphalonie, le robinier et plusieurs feuillus.

Qu'est-ce qu'un verger à graines ?

Plantation d'arbres sélectionnés, maximisant leurs possibilités de s'interféconder et gérée pour produire à faible coût les graines d'une variété améliorée.

Qu'est-ce qu'un clone ?

Ensemble constitué par un individu initial et toutes les copies génétiquement identiques qui en sont obtenues par multiplication végétative

Au sein des genres Peuplier, Noyer et Mélèze, les améliorateurs exploitent la vigueur que possèdent souvent les hybrides inter-spécifiques, dont certains peuvent aussi combiner des caractères intéressants séparés dans les espèces parentes. Chez le noyer et le mélèze les variétés améliorées sont multipliées par reproduction sexuée en vergers à graines. Chez le Peuplier, les individus sélectionnés sont propagés par bouturage (clones).

La longévité des arbres forestiers : un défi ardu pour le généticien.

Il doit en effet, autant que possible, armer les peuplements d'arbres cultivés contre les divers aléas qu'ils subiront pendant leur vie (sécheresses, tempêtes, fortes gelées et canicules, attaques parasitaires ...). Il doit évaluer le plus tôt possible des caractères qui s'expriment souvent à l'âge adulte (20 ans ou plus dans le cas des propriétés du bois). Compte-tenu du long intervalle de génération, il cherche à obtenir en une seule étape un gain génétique significatif sur différents caractères qui peuvent être parfois antagonistes (exemple : tardiveté du débourrement végétatif et densité du bois chez l'épicéa commun).



Figure 4. Verger à graine de clones de douglas de la Luzette (Lot) (photo : J.C. Bastien)

Le sylviculteur : un gestionnaire de patrimoine génétique

Les peuplements issus de variétés améliorées, et ceux renfermant des ressources génétiques à conserver requièrent une conduite appropriée (installation, éclaircies, régénération...). Plus généralement, le sylviculteur doit être formé pour appliquer les bonnes méthodes qui valoriseront et préserveront au mieux le patrimoine génétique de ses arbres.

Le défi du changement climatique

Une bonne gestion de la diversité génétique disponible entre les espèces forestières et en leur sein sera indispensable dans le contexte du changement climatique : Comment bien assurer la conservation (*in situ* et *ex situ*) des ressources génétiques ? Faut-il introduire de nouvelles espèces ou origines ou favoriser de nouveaux individus, espèces, ou hybrides pouvant contribuer à l'adaptation des forêts ? Faut-il « assister » la migration des espèces vers le nord ou en altitude ? Comment doser les caractères à retenir pour les nouvelles variétés cultivées ? Comment guider les utilisateurs de cette diversité génétique pour accroître la résilience des forêts et maintenir leur niveau de productivité ? (cf. fiches N° 6-03, 6-04 et 6-08).

Pour en savoir plus

1 : code forestier, notamment L 112-1 et titre V, chapitre III

2 : <http://agriculture.gouv.fr/la-politique-nationale-de-conservation-des-ressources-genetiques-forestieres>

3 : <http://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers-reglementation-contrôle-et-certification>

4 : Ministère de l'agriculture et IRSTEA, 2017 : Graines et plants forestiers : conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières.

Ce qu'il faut retenir

- Chez les arbres forestiers la diversité génétique est élevée à tous les niveaux : espèce, provenance, individu.
- Les outils de la génétique quantitative et d'analyse de l'ADN permettent d'étudier comment cette diversité est organisée, et comment elle est transmise au fil des générations.
- La France s'est dotée de politiques publiques efficaces et cohérentes de préservation et d'utilisation de la diversité génétique forestière.
- Le sylviculteur doit prendre en compte le patrimoine génétique des arbres de sa forêt.
- Les variétés améliorées d'arbres forestiers font preuve d'une bonne adaptation à des milieux diversifiés et apportent des gains significatifs pour la croissance et d'autres caractères économiquement importants.
- Une gestion raisonnée de la diversité génétique naturelle et créée par l'homme est indispensable pour adapter au mieux les forêts au changement climatique annoncé.