



Université Paul Cézanne
Ecole Doctorale Sciences de l'Environnement

Mémoire présenté pour obtenir le diplôme :

Habilitation à Diriger des Recherches

Mention sciences

Bruno FADY

Chargé de Recherches à l'INRA

Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, Avignon (UR690)

**Biodiversité des populations de conifères :
existe-t-il une spécificité méditerranéenne ?**

Soutenance le 23 septembre 2005

Membres du jury :

Prof. Marcel Barbéro, Université Paul Cézanne (président)

Prof. Sally Aitken, Université de Colombie Britannique, Canada (rapporteur)

Dr. Jacques Louis de Beaulieu, CNRS Marseille (rapporteur)

Dr. Rémy J. Petit, INRA Pierroton (rapporteur)

Dr Nathalie Frascaria-Lacoste, Université d'Orsay (examineur)

Dr François Lefèvre, INRA Avignon (examineur)

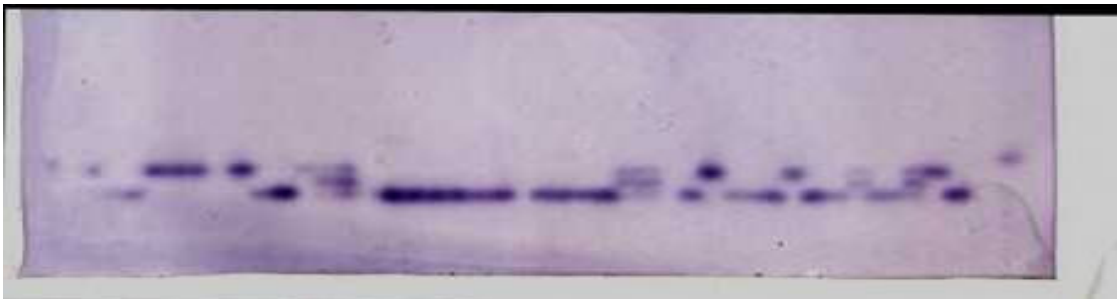
Prof. Thierry Tatoni, Université Paul Cézanne (examineur)

Remerciements

Je remercie tous mes collègues, chercheurs et techniciens, proches et lointains, ainsi que mes étudiants et stagiaires, pour de nombreuses discussions, mises au point, mesures, analyses et remises en cause.

Je leur dédie ce travail avec plaisir.

A Julia, Christopher, Alice & Jonathan.



L'isocitrate déshydrogénase (IDH), un isoenzyme di-caténaire souvent polymorphe chez les conifères

Sommaire

1^{ère} partie : Curriculum vitae détaillé.....	4
1- Affectation professionnelle et thèmes de recherche	4
2- Responsabilités scientifiques, programmes de recherches	5
3- Activités éditoriales	7
4- Contribution au transfert de connaissances	7
5- Diplômes universitaires	8
6- Formation et stages.....	8
7- Liste des principales publications	8
2^{ème} partie : synthèse de l'activité scientifique. Biodiversité des populations de conifères : existe-t-il une spécificité méditerranéenne ?	17
1- Introduction : objectif, cadre et environnement des recherches.....	17
2- La région méditerranéenne, une biodiversité génétique originale	20
2.1- Méthode d'étude de la biodiversité génétique des conifères méditerranéens	21
2.2- La biodiversité génétique des conifères méditerranéens	23
2.2.1- La biodiversité génétique des sapins méditerranéens	26
2.2.2- La biodiversité génétique des pins méditerranéens	26
2.2.3 - La biodiversité génétique des cèdres méditerranéens	27
2.2.4- La biodiversité génétique des cyprès méditerranéens	28
2.2.5- Conifères méditerranéens, biogéographie et aire de répartition	28
Encadré 1 - La forte biodiversité génétique des conifères méditerranéens : le sapin de Grèce.....	32
2.3- Les facteurs responsables de la biodiversité génétique originale des conifères méditerranéens.....	33
2.3.1- Le rôle du climat quaternaire : beaucoup de refuges glaciaires et peu de dérive	33
2.3.2- Le rôle du climat quaternaire : les refuges glaciaires et l'hybridation	35
2.3.3- Le rôle de l'histoire holocène : barrières géographiques et flux de pollen.	37
Encadré 2 - Structuration géographique et marginalité : le sapin pectiné.....	41
2.3.4- Le rôle de l'histoire holocène : contraintes écologiques et sélection.	41
2.3.4.1- Le niveau inter-populations : l'approche $G_{st} - Q_{st}$	42
2.3.4.2- Le niveau intra-population : l'approche héritabilité	44
Encadré 3 - Hybridation, endémisme et taxonomie : les cèdres méditerranéens	46
2.3.5- Le rôle de l'histoire holocène : l'impact humain et la dérive	47
Encadré 4 – Dérive et/ou sélection due à l'homme : le pin pignon ?.....	49
3- Conclusion et perspectives de recherche : biodiversité globale et variabilité locale	52
3.1- Le système de reproduction et la création de la variabilité locale.....	52
3.1- Aire de répartition, espèce et endémisme : implications pour la conservation.	55
Encadré 5 – Une politique de conservation de la biodiversité génétique : le sapin pectiné.	57
4- Bibliographie	59
Annexe 1.....	67
Résumé	69

1^{ère} partie : Curriculum vitae détaillé

Bruno Jean Etienne Fady
Né le 25 juin 1960 à Marseille
Nationalité française
Marié, 3 enfants
Docteur en sciences de l'Université Aix-Marseille III

1- Affectation professionnelle et thèmes de recherche

1.1- Fonction actuelle

Chargé de Recherches (CR1) depuis juillet 2000, INRA, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes (URFM), Avenue A. Vivaldi, 84000 Avignon, depuis septembre 1998. Courriel : fady@avignon.inra.fr.

+ *Thème de recherches 1 : diversité génétique des arbres forestiers méditerranéens à l'échelle de l'aire de répartition : structuration des caractères neutres et adaptatifs.*

+ *Thème de recherches 2 : diversité génétique locale : variabilité spatio-temporelle du système de reproduction et impact des facteurs du milieu.*

1.2- Fonction précédente

Ingénieur de Recherches (IR2), de 1992 à 2000, directeur de l'Unité Expérimentale d'Amélioration des Arbres Forestiers Méditerranéens (INRA Bormes les Mimosas, Var), puis affecté à l'URFM à partir de 1998.

+ *Thème de recherches : Amélioration génétique des espèces forestières pour le reboisement en région méditerranéenne.*

2- Responsabilités scientifiques, programmes de recherches

2.1- Responsabilités dans le cadre de programmes nationaux et régionaux

- + Programme ECLIPSE II du CNRS, 2004-2007. Participant au projet « Changements paléoclimatiques et impact sur la variabilité génétique. Etude d'un cas: *Cedrus atlantica*). Responsable de la partie génétique.
- + Programme du Bureau des Ressources Génétiques « Amélioration des processus de gestion et de conservation des ressources génétiques animales, végétales et microbiennes », 2004-2005. Participant au projet « Evolutions démographiques et génétiques durant la phase initiale de régénération des peuplements forestiers: approches expérimentales et simulations, proposition d'indicateurs pour la gestion in situ des ressources génétiques » (contrat AIP223).
- + Programme du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable « Recherches sur les invasions biologiques (Invabio) », 2003-2005. Participant au projet : « Invagraines : Surveillance et gestion des invasions d'insectes ravageurs de graines de conifères » (contrat CV02000230).
- + Programme de l'Institut Français de la Biodiversité « Dynamique de la biodiversité et modalités d'accès aux milieux et aux ressources », 2003-2006. Participant au projet : « Organisation de l'accès aux ressources et biodiversité : application aux Réserves de Biosphère françaises » (contrat AIP202).
- + Programme du Bureau des Ressources Génétiques « CRB : centre de ressources biologiques. Collections de ressources génétiques végétales, animales et de micro-organismes », 2002-2004. Participant au projet « Renforcement du dispositif de conservation et valorisation des collections nationales ex situ forestières » (contrat P00272), responsable de la collection nationale du noyer.
- + Programme du Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires Rurales « Conservation des ressources génétiques forestières », 2002-2003 (contrat 61.45.80.17/02). Responsable du projet : « Réseau national de conservation des ressources génétiques du sapin pectiné : évaluation des risques d'hybridation interspécifique ».
- + Programme du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche « Conservation des ressources génétiques forestières », 2000-2001 (contrat 61.45.42/00). Responsable du projet : « Recherches complémentaires pour le réseau national de conservation des ressources génétiques du sapin pectiné ».
- + Programme du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche « Conservation des ressources génétiques forestières », 1998-1999 (contrat 61.21.04/98). Responsable du projet : « Diversité génétique et phytoécologique du sapin pectiné en région méditerranéenne ».
- + Programme du Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation « Conservation des ressources génétiques forestières », 1996-1997 (contrat 61.21.06/96). Responsable du projet : « Structuration de la variabilité génétique du sapin pectiné en région méditerranéenne française ».
- + Programme du Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation « Conservatoire de la Forêt Méditerranéenne », 1995-1996 (contrat 61-21.03/95). Contractant du projet : « Ressources génétiques forestières : diversité, conservation, utilisation », responsable des activités de recherche sur les sapins méditerranéens et pin pignon.
- + Programme du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement « Etude de la variabilité écotypique en vue de la conservation de la biodiversité et de l'utilisation de matériel biologique mieux adapté pour le repeuplement des milieux perturbés », 1993-1996. Responsable du projet : « Etude de la variabilité génétique des populations méditerranéennes d'*Abies alba* en France » (contrat DRAEI/93159).

- + Programme régional Provence-Alpes-Côte d'Azur « Génétique et amélioration des essences forestières méditerranéennes », 1993-1996 (contrat 93/05472/00DPJ). Contractant, responsable des activités de recherche sur le pin pignon et le noyer.
- + Programme du Ministère en charge de l'Agriculture « Conservatoire de la Forêt Méditerranéenne », 1992-1994 (contrats 61-21.03/92, 61-21.07/93 et 61-21.03/94). Contractant du projet : « Sélection de matériel végétal pour le reboisement ; création de nouvelles variétés », responsable des activités de recherche sur sapins méditerranéens, pin pignon, pin maritime et arboretums.

2.2- Responsabilités dans le cadre de programmes internationaux.

- + Programme CoCop du Ministère des Affaires Etrangères, coordonnateur du projet franco-yougoslave « Caractérisation, utilisation et conservation des ressources génétiques forestières endémiques et reliques des montagnes des Balkans », 2002.
- + Programme européen FAIR, responsable français du projet "BAFE: Biodiversity in Alpine forest ecosystems : analysis, protection and management" (FAIR3-CT96-1949), 1997-2000.
- + Programme européen FAIR, contractant du projet « W-BRAINS : Walnut, production of high quality timber in Europe. Up to date tools for tree adaptation, wood standards and management" (FAIR3-CT96-1887), 1997-2000.
- + Programme européen FAIR, contractant du projet "MPC: Adaptation and selection of Mediterranean *Pinus* and *Cedrus* for sustainable afforestation of marginal lands" (FAIR3-CT95-0097), 1996-2000.
- + Programme européen « Objectif 5B, territoires ruraux à développement prioritaire », responsable des activités de recherche sur les sapins méditerranéens, les noyers et le pin pignon du projet : « amélioration génétique et conservation des espèces forestières en Languedoc Roussillon », 1996-1999.
- + Programme européen AIR, responsable français du projet « Firegene: Conservation, protection and restoration of low elevation Mediterranean coniferous forests threatened by wildfires" (AIR3-CT93-0803), 1993-1998.
- + Programme européen AIR, contractant du projet « European development of walnut trees for wood and fruit production as an alternative and extensive system to agricultural crops" (AIR3-CT92-0142), 1993-1997.
- + Programme européen AIR, contractant du projet « Cypress : A flexible tree for the protection of intensive farmland and for the production of high quality wood in marginal forest sites subject to fire risk in Mediterranean regions" (AIR3 CT93-1675), 1993-1997.

2.3- Autres responsabilités nationales et régionales

- + Membre nommé de la Commission Nationale de Conservation des Ressources Génétiques Forestières (Ministère en charge de la forêt) depuis 2002. Co-animateur de la Cellule d'Appui Méthodologique de cette commission.
- + Membre nommé du bureau exécutif de l'IFR 112 « Pôle Méditerranéen des Sciences de l'Environnement » depuis 2000.
- + Membre élu du Conseil Scientifique de l'INRA d'Avignon de 1999 à 2002, réélu en 2003.
- + Membre nommé de la Commission Locale pour la Formation Permanente de l'INRA Avignon de 1994 à 1998.
- + Concours de recrutement INRA : membre du jury (Agent technique 1998, Adjoint technique 1994, Chargé de Recherche 2001), président du jury (Adjoint technique 2004).

2.4- Autres responsabilités internationales

- + Président depuis 2005, vice-président entre 2000 et 2004, responsable français depuis 1999 du réseau « conifères » du programme européen de conservation des ressources génétiques forestières (EUFORGEN).
- + Vice-président depuis 1992 du groupe de travail « amélioration et ressources génétique des conifères méditerranéens » de l'International Union of Forest Research Organisations (IUFRO).
- + Responsable français depuis 1992 du groupe de travail « graines de conifères » du réseau FAO *Silva Mediterranea*.

3- Activités éditoriales

- + Membre du comité de lecture de la revue « *Ecologia Mediterranea* », Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, Université Aix-Marseille III, depuis 1998.
- + Lecteur arbitre pour les revues : *American Journal of Botany*, *Annals of Forest Science*, *Conservation Genetics*, *Diversity and Distributions*, *Forêt Méditerranéenne*, *Forest Genetics*, *Genetica*, *Molecular Ecology*, *New Forest*, *Theoretical and Applied Genetics*, *Tree Genetics and Genomes*.

4- Contribution au transfert de connaissances

4.1- Encadrement de jeunes chercheurs et d'étudiants

- + Depuis 1992, co-encadrement de 3 thèses de doctorat, encadrement de 9 DEA ou DESS et de 20 Maîtrises et BTS (voir la liste des publications, § 7).
- + Entre 1992 et 1997, participation annuelle au jury du DEA "Ecosystèmes continentaux, arides, méditerranéens et montagnards", Université Aix - Marseille III.

4.2- Enseignement universitaire

- + En 2004, 7 heures d'enseignement de génétique écologique dans le cadre du Master Pro EEGB «Expertise Ecologique et Gestion de la Biodiversité» de l'Université Aix-Marseille III.
- + En 2002, 10 heures d'enseignement de génétique dans le cadre du DESS «Valorisation des ressources végétales en région méditerranéenne» de l'Université Aix-Marseille III.
- + Entre 1992 et 1996, 30 heures annuelles d'enseignement de génétique dans le cadre du DEUST « Gestion des Espaces Naturels » de l'Université Aix-Marseille III.

4.3- Organisation de formations et de séminaires

- + Co-organisateur d'un colloque et d'une formation aux Systèmes d'Information Géographique, IFR 112 PMSE, Ecole Doctorale Sciences de l'Environnement, Aix en Provence, 24-27 novembre et 16-18 décembre 2003 (40 participants).
- + Co-organisateur du 7ème colloque du groupe francophone de biologie moléculaire des ligneux (BML7), Avignon, 22-24 octobre 2002 (90 participants).
- + Co-organisateur du séminaire «méthodes de sélection pour les arbres forestiers » pour le département Forêts et Milieux Naturels de l'INRA, Lozère, 27-29 juin 1994 (60 participants).

4.4- Autres activités de formation et de communication

- + En 2004, dans le cadre du collectif Sauvons la Recherche (SLR), rédaction des documents préparatoires aux Etats Généraux de la Recherche (octobre 2004).
- + En 1998, participation aux travaux du groupe « La Main à La Pâte » de l'Institut National de la Recherche Pédagogique (Ministère de l'Education Nationale).
- + Entre 1992 et 1998, accueil de scolaires dans l'arboretum INRA du Ruscas.

5- Diplômes universitaires

- + **Qualification aux fonctions de Maître de Conférences**, sections 67 (biologie des populations et écologie) et 68 (biologie des organismes) du Conseil National des Universités, Paris, février 2002
- + **Thèse de Doctorat en Sciences**, mention très honorable avec les félicitations du jury. Janvier 1990, Université Aix-Marseille 3. Titre du mémoire : "Variabilité génétique du Sapin de Grèce".
- + **DEA en Ecologie Végétale**, mention très bien. Octobre 1986. Université Aix-Marseille 3. Titre du mémoire : "Variabilité génétique et stabilité d'expression de la croissance du Sapin de Céphalonie".
- + **Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations**, mention très bien. Juin 1985. Université Aix-Marseille 3.
- + **Licence de Biologie Cellulaire et Physiologie**, mention bien. Juin 1982. Université Paris 6.

6- Formation et stages

- + Ecole Chercheurs CNRS-INRA « ADN Microsatellites », La Grande Motte, 27-31 mars 2000.
- + Ecole Chercheurs CNRS-INRA « Biologie Evolutive », Cannes, 6-10 juin 1994.
- + Séjour post-doctoral à l'Institut de Génétique Forestière (IFG) de l'USDA de Berkeley (Californie, USA), juillet à décembre 1990. Sujet de recherches : polymorphisme isoenzymatique chez *Abies cephalonica*.

7- Liste des principales publications

Les rapports de recherche de contrats ne sont pas mentionnés.

7.1- Documents de production originale et de synthèse scientifique

(I) indique les publications ou communications réalisées sur invitation, et (S) un travail de synthèse. Les noms des étudiants encadrés ou co-encadrés sont soulignés.

7.1.1- Avec comité (de lecture, de rédaction, de sélection) international

Articles, chapitres d'ouvrages, ouvrages

- 1- Fady B., Lefèvre F., Ambert A., Régnier C., Vendramin G.G., Bariteau M., 2005. Endemism and genetic diversity: the genus *Cedrus* in the Mediterranean. En préparation.
- 2- Vendramin G.G., Scotti I., Anzidei M., Petit R.J., Sagnard F., Fady B., 2005. Human impact, quaternary climate and the genetic uniformity of a widespread Mediterranean tree. En préparation.
- 3- Chaib J., Danan S., Lefèvre F., Hagen L.S., Fady B., 2005. Nuclear microsatellites in the genus *Cedrus*. En préparation.
- 4- Sagnard F., Pichot C., Dreyfus P., Vendramin G.G., Fady B., 2005. Fine-scale genetic structure within Alpine forest tree populations: Impact of demography on the genetic structure of a simulated *Abies alba* population. In : « Biodiversity in Alpine Forests Ecosystems », G. Müller-Starck, B. Fady & G.G. Vendramin eds (I). Soumis
- 5- Fady B., Breitenbach-Dorfer M., Konnert M., 2005. Biodiversity in Alpine forest ecosystems: *Abies alba* Mill. In : « Biodiversity in Alpine Forests Ecosystems », G. Müller-Starck, B. Fady & G.G. Vendramin eds (I). Soumis
- 6- Fady B., 2005. Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems? Taxon, soumis.
- 7- Sagnard F., Fady B., Pichot C., Dreyfus P., Jordano P., 2005. From seed dispersal to seedling recruitment: recolonization dynamics in an *Abies-Fagus* forest. Oikos, soumis.
- 8- Ziegenhagen B., Fady B., Kuhlenkamp V., Liepelt S., 2005. A simple molecular barcode for *Abies*. Silvae Genetica, soumis.
- 9- Fady B., Médail F., 2004. Mediterranean Forest Ecosystems. In : J. Burley, J. Evans and J.A. Youngquist edit., Encyclopedia of Forest Science. Elsevier, Londres, 1403-1414. (I)(S).

- 10- Hagen L.S., Chaib J., Fady B., Decroocq V., Bouchet J.P., Lambert P., Audergon J.M., 2004. Genomic and cDNA microsatellites from apricot (*Prunus armeniaca* L.). Mol. Ecol. Notes 4, 742-745.
- 11- Lefèvre F., Fady B., Fallour-Rubio D., Ghosn D., Bariteau M., 2004. Impact of founder population, drift and selection on the genetic diversity of a recently translocated tree population. Heredity, 93, 542-550.
- 12- Fady B., Ducci F., Aleta N., Becquey J., Diaz Vazquez R., Fernandez Lopez F., Jay-Allemand C., Lefèvre F., Ninot A., Panetsos K., Paris P., Pisanelli A. and Rumpf H., 2003. Walnut demonstrates strong genetic variability for adaptive and wood quality traits in a network of juvenile field tests across Europe. New Forests, 25 (3), 211-225.
- 13- Fady B., Lefèvre F., Reynaud M., Vendramin G.G., Bou Dagher-Kharrat M., Anzidei M., Pastorelli R., Savouré A., Bariteau M., 2003 Gene flow among different taxonomic units: evidence from nuclear and cytoplasmic markers in *Cedrus* plantation forests. Theor. Applied Genetics, 107 (6), 1132-1138
- 14- Fallour D., Fady B., Lefèvre F., 2001. Evidence of variation in segregation patterns within a *Cedrus* population. Journal of Heredity, 92(3), 260-266.
- 15- Jay-Allemand C., Charpentier J.P., Bruant B., Burtin P., Fady B, Lefèvre F., Germain E., 2001. Genetics of phenolic compounds in walnut: qualitative and quantitative variations among cultivars. Acta Horticulturae, 544, 73-81.
- 16- Sagnard F., Barberot C., Fady B., 2001. Structure of genetic diversity in *Abies alba* Mill. from southwestern Alps: multivariate analysis of adaptive and non-adaptive traits for conservation in France. For. Ecol. Manag., 157, 175-189.
- 17- Keys R.N., Autino A., Edwards K.J., Fady B., Pichot C., Vendramin G.G., 2000. Characterization of nuclear microsatellites in *Pinus halepensis* Mill. and their inheritance in *P. halepensis* and *Pinus brutia* Ten. Mol. Ecol., 9, 2157-2159.
- 18- Pichot C., Fady B., Hochu I., 2000. Lack of mother tree alleles in zymograms of *Cupressus dupreziana* A. Camus embryos. Ann. For. Sci., 57, 17-22.
- 19- Fady B., Forest I., Hochu I., Ribiollet A., de Beaulieu J.L., Pastuzska P., 1999. Genetic differentiation in *Abies alba* populations from south-eastern France. Forest Genetics, 6(3), 129-138.
- 20- Fady B., 1998. *Abies cephalonica* Loudon. Enzyklopädie der Holzgewächse, 13. Ecomed Verlag, Landsberg am Lech, 1-8. (I)(S)
- 21- Kaundun S.S., Lebreton Ph., Fady B., 1998a. Geographical variability of *Pinus halepensis* Mill. as revealed by foliar flavonoids. Bioch. Syst. Ecol., 26, 83-96.
- 22- Kaundun S.S., Lebreton Ph., Fady B., 1998b. Genetic variation in the needle flavonoid composition of *Pinus brutia* var. *brutia* populations. Bioch. Syst. Ecol., 26, 485-494.
- 23- Fady B., Westfall R.D., 1997. Mating system parameters in a natural population of *Abies borisii regis* Mattfeld. Ann. Sci. Forest., 54, 643-647.
- 24- Fallour D., Fady B., Lefèvre F., 1997. Study on isozyme variation in *Pinus pinea* L.: evidence of low polymorphism. Silvae Genet., 46(4), 201-207.
- 25- Kaundun S.S., Fady B., Lebreton Ph., 1997. Genetic differences between *Pinus halepensis*, *Pinus brutia* and *Pinus eldarica* based on needle flavonoids. Bioch. Syst. Ecol., 25(6), 553-562.
- 26- Teisseire H., Fady B., Pichot C., 1995. Allozyme variation in five French populations of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). Forest Genetics, 2(4), 225-236.
- 27- Fady B., Conkle M.T., 1993. Allozyme variation and possible phylogenetic implications in *Abies cephalonica* Loudon and some related eastern Mediterranean firs. Silvae Genet., 42(6), 351-359.
- 28- Fady B., 1992. Effect of osmotic stress on germination and radicle growth in five provenances of *Abies cephalonica* Loud. Acta Oecol., 13(1), 67-79.
- 29- Fady B., Arbez M., Marpeau A., 1992. Geographic variability of terpene composition in *Abies cephalonica* and *Abies* species around the Aegean: hypotheses for their possible phylogeny from the Miocene. Trees (Structure & Function), 6, 162-171.
- 30- Fady B., Conkle M.T., 1992. Segregation and linkage of allozymes in seed tissues of the hybrid Greek fir *Abies borisii regis* Mattfeld. Silvae Genet., 41(4/5), 273-278.
- 31- Fady B., 1991a. Variabilité du débourrement végétatif du sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon) en plantation. Ann. Sci. Forest., 48(1), 73-85.

- 32- Fady B., 1991b. Variabilité géographique et estimation des paramètres génétiques de la croissance en hauteur de jeunes sapins de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon). Ann. Sci. Forest., 48(3), 279-295.
- 33- Fady B., Arbez M., Ferrandès P., 1991. Variability of juvenile Greek firs (*Abies cephalonica* Loud.) and stability of characteristics with age. Silvae Genet., 40(3/4), 91-100.
- 34- Fady B., 1990. Variabilité génétique des composantes de la croissance en hauteur du sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loud.). Can. J. For. Res., 20(9), 1453-1460.
- 35- Fady B., 1988a. Croissance du sapin de Grèce : variabilité inter-provenances dans trois stations méditerranéennes françaises. Ann. Sci. Forest., 45(3), 239-245.

Communications dans congrès et colloques

- 36- Fady B., 2004. Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems? 9ème congrès de l'International Organization of Plant Biosystematics "Plant Evolution in Mediterranean Climate Zones", 16-19 Mai 2004, Valencia, Espagne. Communication orale. Publication à paraître dans Taxon.
- 37- Chaib J., Hagen L.S., Krichen L., Fady B., Audergon J.M., 2003. Development of apricot microsatellites for cultivar identification. EUCARPIA, symposium on fruit breeding and genetics, 1-5 septembre 2003, Angers. Poster.
- 38- Müller-Starck G., Fady B., Felber F., Geburek Th., Klumpp R., Konnerth M., Morgante M., Ramskogler K., Scholz F., Senn J., Vendramin G.G., 2002. Biodiversity in Alpine Forest Ecosystems: Analysis and Management. Conférence internationale DYGEN "Dynamics and conservation of genetic diversity in forest ecosystems », 02-05 décembre 2002, Strasbourg, France. Communication orale.
- 39- Fady B., Bou Dagher-Kharrat M., Lefèvre F., Vendramin G.G., 2002. Combining different genotyping techniques to investigate taxonomic relationships in trees. An example in *Cedrus* species. Conférence internationale DYGEN "Dynamics and conservation of genetic diversity in forest ecosystems », 02-05 décembre 2002, Strasbourg, France. Poster n° PA 7-1.
- 40- Illoul M., Derridj A., Fady B., 2002. Régénération et production grainière du sapin de Numidie (*Abies numidica* De Lannoy) dans la plantation de Serradi en Algérie. Conférence internationale DYGEN "Dynamics and conservation of genetic diversity in forest ecosystems », 02-05 décembre 2002, Strasbourg, France. Poster n° PA 6-9.
- 41- Fady B., Andizei M., Bariteau M., Bou-Dagher M., Lefèvre F., Pastorelli R., Reynaud M., Savouré A., Vendramin G.G., 2001. Validation of control crosses and detection of interspecific geneflow among Mediterranean *Cedrus* species using RAPD, AFLP and cpSSRs. Conférence internationale « Wood, breeding, biotechnology and industrial expectation », 10-14 juin 2001, Bordeaux, France. Communication orale.
- 42- Fady B., Bariteau M., Fallour D., Giroud E., Lefèvre F., 2000. Isozyme gene markers and taxonomy of Mediterranean *Cedrus* species. In: K. Panetsos ed., proceedings of the final conference of the EU project FAIR CT95-0097 "Adaptation and selection of Mediterranean *Pinus* and *Cedrus* for sustainable afforestation of marginal lands", Mytilène, Grèce, 2-6 juin 2000. Giahoudi – Giapouli, Thessaloniki, 21-26.
- 43- Sagnard F., Fady B., Pichot C., 2000. Spatial genetic structure within temperate forest tree populations : impact of seed dispersal, adult density and individual variation in seed production. In : International Symposium on modelling and experimental research on genetic processes in tropical and temperate forests, 18-22 Septembre 2000, Kourou, Guyane Française, France. Communication orale.
- 44- Pichot C., Bariteau M., Fady B., Fallour D., Lefèvre F., Sagnard F., Teissier du Cros E., 1999. Études génétiques des dynamiques d'expansion du Cèdre de l'Atlas et du Sapin pectiné dans le sud est de la France. Les journées de l'UFR «écologie et fonctionnement des écosystèmes terrestres», Marrakech, Maroc, 20-23 avril 1999. Publié en 2003 dans Naturalia Marocana, 1 (1), 157-160.
- 45- Desray P., Jay-Allemand C., Fady B., Guillaumin J.J., 1998. Susceptibility to *Armillaria mellea* of different progenies of *Juglans* ssp selected for timber. In: Delatour C., Guillaumin J.J., Lung-Escarmant B., Marçais B. eds., proceedings of the 9th international conference "Root and butt rots of forest trees", Carcans-Maubuisson, France, 1-7 septembre 1997. Les Colloques n°89, INRA éditions, Paris, 287-300.

- 46- Fady B., 1995. Geographic variation in *Abies cephalonica* and related eastern Mediterranean *Abies* species from terpene and isozyme analyses : hypotheses on the phylogeny of Aegean *Abies* species. In: Baradat Ph., Adams W.T., Müller-Starck G. eds, proceeding of the international symposium "Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees", Carcans-Maubuisson, France, 24-28 août 1992. SPB Academic Publishing, Amsterdam, 171-179.
- 47- Teissier du Cros E., Bariteau M., Fady B., 1993. Amélioration génétique des espèces forestières méditerranéennes. In : H. Oswald ed., "Rencontres forestiers-chercheurs en forêt méditerranéenne", La Grande Motte (France), 6-7 Octobre 1992. Les colloques n°63, INRA éditions, Paris, 33-54.
- 48- Fady B., Arbez M., Marpeau A., 1991. Hypothèses sur l'évolution du genre *Abies* autour de la mer Egée depuis la fin du Tertiaire : contribution de l'analyse de la variabilité terpénique. In: Ducrey M., Oswald H. eds., proceedings of the international seminar « Mediterranean Firs : Adaptation, selection and silviculture », Avignon, France, 11-15 juin 1990. Rapport EUR13491, Editions CEE, Luxembourg, 77-98.

7.1.2- Sans comité (de lecture, de rédaction, de sélection) international

Articles, chapitres d'ouvrages, ouvrages

- 49- Fady B., Lefèvre F., 2004. Exotiques et hybridation : les risques liés à la pollution génétique. RenDez-Vous techniques, Hors Série n°1, « Diversité génétique des arbres forestiers : un enjeu de gestion ordinaire », 24-32 (I)(S).
- 50- Gosselin M., Fady B., Lefèvre F., 2004. La biodiversité : définitions, enjeux et débats scientifiques. In : « Gestion forestière et biodiversité : connaître pour préserver », Gosselin M., Larroussinie O. eds. Cemagref Editions, Anthony, France, 15-39 (I)(S).
- 51- Fady B., 2000. Place du cyprès dans la région méditerranéenne. Allergie et Immunologie, 31(3), 144-149.
- 52- Fady B., 1999. La forêt. In : « Graines de Sciences », Catala I., Lena P. et Quéré Y. eds. Le Pommier - Fayard, Paris, 45-74.
- 53- Fady B., Bariteau M., 1999. Les apports de la recherche scientifique : si l'on a décidé de planter, que planter ? Forêt Médit., 20(4), 169-172.
- 54- Pichot C., Xenopoulos S., Raddi P., Papageorgiou A., Fady B., Andreoli C., Panconesi A., 1999. Choix du matériel de reproduction. In : « Le cyprès : guide pratique », E. Teissier du Cros ed., Studio Leonardo, Florence, Italie, 35-44.
- 55- Fady B., Cauvin B., 1998. *Eucalyptus* – eucalyptus. In : « Les ressources génétiques forestières en France. Tome 2 : les feuillus ». Sous la direction de M. Arbez et J.F. Lacaze, BRG et INRA éditions, Paris, 57-88.
- 56- Fady B., Pommery J., 1998. Adaptation et diversité génétique des sapins méditerranéens : bilan des tests de provenances dans le sud de la France et perspectives en matière d'hybridation. Forêt Médit., 19(2), 117-123.
- 57- Germain E., Fady B., 1998. *Juglans* et hybrides interspécifiques – noyer. In : « Les ressources génétiques forestières en France. Tome 2 : les feuillus ». Sous la direction de M. Arbez et J.F. Lacaze, BRG et INRA éditions, Paris, 109-136.
- 58- Jay-Allemand C., Fady B., Becquey J., 1996. Walnut trees for woodland use in Mediterranean countries: current situation and prospects. Nucis, 5, 10-13
- 59- Fady B., 1994. Amélioration génétique des essences forestières méditerranéennes : le sapin de Céphalonie. Forêt Entreprise 96(2-3), 93-94.
- 60- Bariteau M, Courbet F., Dreyfus P., Ducrey M., du Merle P., Fady B., Oswald H., Teissier du Cros E., 1993. Faut-il boiser en région méditerranéenne ? Forêt Entreprise, 93(6-7), 23-45.
- 61- Fady B., 1993. Caractéristiques écologiques et sylvicoles des sapins de Grèce dans leur aire naturelle et en plantation dans le sud de la France. Perspectives pour le reboisement en région méditerranéenne. Rev. For. Française , 45(2), 119-133.
- 62- Fady B., Arbez M., 1990. Amplitude et structuration de la variabilité génétique du sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon). Ecol. Medit., 16, 59-72.
- 63- Fady B., 1988b. Comparaison des stratégies de croissance en hauteur du Sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon) et du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti)". Forêt Médit., 10(2), 397-406.

Communications dans congrès et colloques

- 64- Chaib J., Fady B., Hagen L., Audergon J.M., 2002. Isolement et caractérisation de microsatellites chez le cèdre et l'abricotier. Septième rencontre du groupe de biologie moléculaire des ligneux, Avignon, 22-24 octobre 2002. Communication orale.
- 65- Fady B., Bou-Dagher M., Lefèvre F., Reynaud M., Savouré A., Vendramin G.G., 2001. Utilisation des RAPD, AFLP et microsatellites chloroplastiques pour la validation des croisements contrôlés et la détection des flux de gènes interspécifiques chez les espèces méditerranéennes du genre *Cedrus*. Sixième rencontre du groupe de Biologie Moléculaire des Ligneux, Angers, 4-6 avril 2001. Communication orale.

7.2 – Travaux de recherche encadrés

Thèse

- 66- Acheré V., 2004. Cartographie génétique et application à l'étude de l'organisation génomique de la différenciation chez l'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.). Thèse de doctorat en sciences, Université Henry Poincaré Nancy 1, 135 p et annexes. Membre du jury de thèse.
- 67- Magni C., 2004. Reconstitution de l'histoire de l'introduction de *Quercus rubra* L. en Europe avec des marqueurs nucléaires et cytoplasmiques et conséquences adaptatives. Thèse de doctorat en sciences, ENGREF, Nancy. Membre du comité de thèse.
- 68- Campagne P., en cours depuis 2003. Processus biologiques et analyse spatio-temporelle, au niveau d'un paysage de bocage de moyenne montagne (Vallée du Champsaur, Htes Alpes). Thèse de doctorat en sciences, Université Aix-Marseille III. Membre du comité de thèse.
- 69- Sheik Al Bassatneh M, en cours depuis 2002. Organisation de la biodiversité dans les systèmes forestiers supra-méditerranéens et montagnard-méditerranéens de la montagne de Lure. Thèse de doctorat en sciences, Université Aix-Marseille 3. Co-direction avec T. Taton, Université Aix-Marseille III.
- 70- Illoul M., en cours depuis 2000. Diversité génétique et système de reproduction d'un conifère rare et endémique en Algérie, *Abies numidica*. Thèse de doctorat en sciences, Université de Tizi-Ouzou, Algérie. Co-direction avec A. Deridj, Université de Tizi-Ouzou.
- 71- Sagnard F., 2001. Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie-sapinière: Etude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique des populations de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux. Thèse de doctorat en sciences, Université Aix - Marseille III, 212 p. Co-direction avec C. Pichot, INRA-URFM.
- 72- Fallour D., 1998. Evolution et structuration spatiale de la diversité du cèdre de l'Atlas sur le Petit Lubéron : approches écologique, dendroécologique et génétique. Thèse de doctorat en sciences, Université Aix - Marseille III, 152 p et annexes. Participation à l'encadrement.
- 73- Bojovic S., 1995. Biodiversité du pin noir (*Pinus nigra* Arn.) en région méditerranéenne. Thèse de doctorat en sciences, Université Aix - Marseille III, 72 p et annexes. Membre du jury.
- 74- Kaundun S.S., 1995. Contribution biochimique à la connaissance systématique et génétique du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) et du douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.). Thèse de doctorat en sciences, Université de Lyon I, 212 p. Membre du jury.

DEA, DESS et diplôme d'ingénieur

- 75- Charpentier S., 2003. Dynamique des paysages montagnards en transition de l'arrière pays méditerranéen. Diversité génétique et relation de parenté chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux et la Montagne de Lure. Rapport de stage du DEA "Biosciences de l'Environnement et Santé, option Milieux Continentaux", Université Aix - Marseille III, 41 p.
- 76- Mahfoud I., 2003. Dynamique des écosystèmes forestiers méditerranéens : structuration spatiale de semis de sapin concolor (*Abies concolor*) issus de régénération naturelle dans la montagne de Lure. Rapport de stage du DEA "Biosciences de l'Environnement et Santé, option Milieux Continentaux", Université Aix - Marseille III, 39 p.
- 77- Szabadi I., 2003. Quels sont les facteurs écologiques responsables de la variabilité phénologique de la floraison mâle et femelle ? Analyse d'une série chronologique de 18 années chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Rapport de stage du DEA "Biosciences de l'Environnement et Santé, option Milieux Continentaux", Université Aix - Marseille III, 39 p. Co-encadrement avec F. Torre, Université Aix-Marseille III, Marseille.

- 78- Chaib J., 2002. Isolement et caractérisation de microsatellites chez le cèdre et l'abricotier. Rapport de stage du DESS « Bioingénierie, option biotechnologies végétales », Université Paul Sabatier, Toulouse, 35 p et annexes. Co-encadrement avec L.S. Hagen, INRA Avignon.
- 79- Barberot C., 1998. Relation entre diversité génétique et résistance à la sécheresse en fonction de l'origine géographique intra- et inter-peuplements chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) en région méditerranéenne française. Rapport de stage du DEA "Biosciences de l'Environnement et Santé, option Milieux Continentaux", Université Aix - Marseille III, 34 p et annexes.
- 80- Sagnard F., 1997. Structure de la variabilité écologique, génétique et adaptative du sapin pectiné dans les Alpes sud-occidentales. Rapport de stage du DEA "Ecosystèmes continentaux, arides, méditerranéens et montagnards", Université Aix - Marseille III, 32 p et annexes.
- 81- Garrachon-Merino S., 1996. Variabilité génétique du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) en région méditerranéenne française. Variabilité des caractères adaptatifs en pépinière. Mémoire de fin d'études d'ingénieur, ENGREF Nancy, 71 p et annexes.
- 82- Fallour D., 1994. Etude isoenzymatique du pin pignon (*Pinus pinea* L.) : mise en évidence d'un faible polymorphisme. Rapport de stage du DEA "Ecosystèmes continentaux, arides, méditerranéens et montagnards", Université Aix - Marseille III, 51 p et annexes.
- 83- Veynante A., 1993. Variabilité génétique des caractères de croissance chez le sapin de Céphalonie en plantation. Comparaison avec les performances des sapins de Turquie du nord. Rapport de stage du DEA "Ecosystèmes continentaux, arides, méditerranéens et montagnards", Université Aix - Marseille III, 36 p et annexes.

Maîtrise

- 84- Schössig G., 2004. *Abies alba* et les sapins méditerranéens : Y a-t-il un risque de pollution génétique sur la montagne de Lure ? Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, en cours de rédaction.
- 85- Bodin J., 2002. Les pins de la tourbière du Pinet : des hybrides datant de la dernière glaciation ou des pins à crochets plantés par l'homme au siècle dernier ? Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 34 p et annexes.
- 86- Ambert A., 2000. Etude du polymorphisme des microsatellites chloroplastiques chez différentes populations de cèdre (1). Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 27 p et annexes.
- 87- Reynaud M., 1999. Mise au point d'un protocole d'étude d'hybrides de cèdres grâce à la méthode RAPD. Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 25 p et annexes.
- 88- Saintagne C., 1998. Diversité enzymatique chez le peuplier noir : standardisation des protocoles et caractérisation de la collection nationale. Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 28 p et annexes. Encadrement de la partie électrophorèse.
- 89- Cedileau E., 1997. Proposition d'un protocole de conservation des bourgeons de sapin pectiné en vue d'une analyse électrophorétique et étude de l'influence de l'altitude sur la diversité génétique de trois populations de sapin pectiné. Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 32 p et annexes.
- 90- Giroud E., 1997. Etude de la variabilité enzymatique de trois espèces de cèdre : *Cedrus libani*, *C. atlantica* et *C. brevifolia*. Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 32 p et annexes.
- 91- Dugas V., 1996. Analyse de la variabilité enzymatique de 5 provenances naturelles et 10 provenances artificielles françaises de cyprès vert (*Cupressus sempervirens* L.). Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard-Lyon I, 33 p et annexes. Encadrement de la partie électrophorèse.
- 92- Hochu I., 1996. Polymorphisme isoenzymatique du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) en région méditerranéenne française. Rapport de stage volontaire de Maîtrise, Université François Rabelais, Tours, 33 p et annexes.
- 93- Ribiollet A., 1996. Etude de la variabilité enzymatique de 23 populations de sapin pectiné en France. Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 32 p et annexes.

- 94- Cuileyrier A., 1995. Etude de la variabilité enzymatique de 5 provenances de *Cupressus sempervirens*. Rapport de stage de Maîtrise de Chimie et Biologie Végétales, Université de Perpignan, 33 p et annexes. Encadrement de la partie électrophorèse.
- 95- Forest I., 1995. Détermination et variabilité des systèmes enzymatiques du peuplement de sapin pectiné du Mont Ventoux. Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 27 p et annexes.
- 96- Teisseire H., 1994. Etude de la variabilité génétique des peuplements naturels de pin d'Alep en France. Rapport de stage de MST "Chimie et biologie végétales", Université Claude Bernard - Lyon I, 43 p et annexes. Encadrement de la partie électrophorèse.

BTS, DUT et autre diplôme

- 97- Régnier C., 2001. Etude du polymorphisme des microsattellites chloroplastiques chez différentes populations de cèdre (2). Rapport de stage du DUT "Génie biologique et agronomie", Université de Pau, 18 p et annexes.
- 98- Faissolle F., 1999. Amélioration du protocole de conservation du pollen de noyer en vue de réaliser des croisements contrôlés interspécifiques. Rapport de stage du DUT « Génie biologique, option génie de l'environnement », IUT Toulon, 27 p et annexes.
- 99- Nieuwjaer T., 1997. Interprétation génétique des zymogrammes de populations de sapin pectiné. Rapport de stage de BTS, LEGTA Le Valentin, Bourg les Valence, 34 p et annexes.
- 100- Della-Casa S., 1996. Techniques de pollinisation contrôlée et conservation de pollen chez le pin d'Alep et le pin brutia. Rapport de stage de BTS, CNPR Lempdes, 45 p et annexes.
- 101- Destenay T., 1995. Amélioration des relevés dans les plantations comparatives. Rapport de stage de BTS, CEFA Château Farine, 28p et annexes.
- 102- Triboulet B. et Fabre O., 1995. Repérage des pins maritimes résistant à *Matsucoccus feytaudi* en Provence Cristalline. Rapport de stage de BTA, CEFA Montélimar, 35 fiches.
- 103- Candaele P., 1993. Bilan des plantations comparatives d'eucalyptus dans le sud-est de la France. Rapport de stage de BTS "Production Forestière", LEGTA des Barres, Nogent sur Vernisson, 29 p et annexes.

7.3 - Documents de transfert

Documents de transfert et de contribution aux débats de société

- 104- Etats généraux de la recherche et de l'enseignement supérieur, région Provence – ouest, 2004. Textes de synthèse des groupes de travail Recherche et Société, Organisation et Financement de la Recherche, Statuts des Personnels et Evaluation (http://cip-etats-generaux.apinc.org/IMG/pdf/Synthese-EG_PACA_ouest.pdf).

Rapports d'expertise

- 105- Fady B., 1998. Installation et mise en service d'un laboratoire d'électrophorèse enzymatique à l'Institut National de Recherches en Génie Rural Eaux et Forêts, service de Génétique, de Tunis (Tunisie). Compte rendu de mission INRA n° 21034899001 dans le cadre de la coopération Franco - Tunisienne.
- 106- Fady B., 1997. Evaluation du fonctionnement du laboratoire d'électrophorèse du Centre National de la Recherche Forestière, service de Génétique, de Rabat (Maroc). Compte rendu de mission INRA n° 21199784 dans le cadre du Programme de Recherche Agronomique et de Développement n° 97-9
- 107- Fady B., Pommery J., 1996. Choix d'essences forestières méditerranéennes adaptées pour la constitution d'un arboretum dans le site de la forêt départementale de Fontblanche. Rapport d'expertise en vue de la création d'un arboretum, effectué pour le compte de l'Agence Départementale (Bouches du Rhône) pour la protection, la gestion et la mise en valeur des Espaces Sensibles (ADES), 13 p.

Documents de transfert ou à vocation pédagogique

La nature du public visé est précisée.

- 108- Fady B., Vendramin G.G., 2005. Technical guidelines for genetic conservation and use of Italian stone pine (*Pinus pinea*). EUFORGEN, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, 6p. Public visé : profession, responsables politiques, grand public.

- 109- Isajev V., Fady B., Semerci H., Andonowski V, 2005. Technical guidelines for genetic conservation and use of European black pine (*Pinus nigra*). EUFORGEN, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, 6p. Public visé : profession, responsables politiques, grand public.
- 110- Vancura K., Fady B., Koskela J., Matyas Cs. (coordinateurs), 2004. EUFORGEN conifers network, report of second (20-22 September 2001, Valsain, Spain) and third (17-19 October 2002, Kostrzyca, Poland) meetings. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, ISBN 92-9043-626-5, 71pp. Public visé : profession, responsables politiques.
- 111- Fady B., Semerci H., Vendramin G.G., 2003. Technical guidelines for genetic conservation and use for Aleppo pine (*Pinus halepensis*) and Brutia pine (*Pinus brutia*). EUFORGEN, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, 6p. Public visé : profession, responsables politiques, grand public.
- 112- Fady B., Lefèvre F., 2002. Biodiversité : Ressources génétiques : conservation, valorisation. In M. Vennetier coord. : "Usages et fonctions multiples de la forêt méditerranéenne, chapitre 8, guide technique du forestier méditerranéen français". Editions Cemagref, Antony, 30-31. Public visé : profession.
- 113- Turok J., Matyas Cs., Fady B., Borelli S., 2001. EUFORGEN conifers network, report of first meeting – 5-7 March 2000 – Brdo/Kranj, Slovenia. Euforgen, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, ISBN 92-9043-476-7, 56pp. Public visé : profession.
- 114- Fady B., Hochu I., 1998. Polymorphisme enzymatique sur gel d'amidon de quelques espèces forestières méditerranéennes : protocoles expérimentaux. Publication URFM-Gen/98.01, INRA Avignon, 25 p. et annexes. Public visé : chercheurs, techniciens de la recherche, étudiants.
- 115- Silva Mediterranea, 1997. Directory of seed sources of the Mediterranean conifers. M. Topak éditeur, B. Fady contribution pour la partie française. FAO éditeur, Rome, Italie, 118 pp. Public visé : profession.

7.4- Tableau récapitulatif des publications

Périodique ou type de production	Nombre de publications	Facteur d'impact (2003)
Acta Horticulturae	1	Non côté
Acta Oecologica	1	1,143
Allergie et Immunologie	1	Non côté
Annals of Forest Sciences	5	0,935
Biochemical Systematics & Ecology	3	0,891
Canadian Journal of Forest Research	1	1,365
Ecologia Mediterranea	1	Non côté
Forest Ecology & Management	1	1,207
Forest Genetics	2	Non côté
Forêt Entreprise	2	Non côté
Forêt Méditerranéenne	3	Non côté
Heredity	1	1,986
Journal of Heredity	1	1,707
Molecular Ecology	1	3,870
Molecular Ecology Notes	1	1,145
New Forests	1	0,500
Nucis	1	Non côté
Rendez Vous Techniques	1	Non côté
Revue Forestière Française	1	Non côté
Silvae Genetica	4	0,261
Theoretical & Applied Genetics	1	2,287
Trees (Structure & Function)	1	1,136
Chapitres d'ouvrages	7	Non côté
Communications à des colloques	15	Non côté
Documents de transfert / pédagogiques	12	Non côté
Mémoires de stages encadrés	38	Non côté
Articles et ouvrages soumis / à soumettre en 2005	8	
Total	115	



Le sapin pectiné, *Abies alba*, colonise les genévriers nains qui envahissent les milieux ouverts de la crête sommitale de la Montagne de Lure.

2^{ème} partie : synthèse de l'activité scientifique.

Biodiversité des populations de conifères : existe-t-il une spécificité méditerranéenne ?

Les références inscrites sous la forme « ref 01 » se rapportent à ma liste de publications.

1- Introduction : objectif, cadre et environnement des recherches

Ce mémoire est une synthèse et une mise en perspective de mes activités de recherches. J'y aborde le thème de la biodiversité des espèces méditerranéennes, en particulier celle des conifères. Je me suis intéressé à la diversité biologique telle qu'elle s'exprime au niveau intraspécifique. Délibérément, je qualifie ici cette diversité de « biodiversité génétique ». Par l'étude d'une synthèse bibliographique réalisée sur quatre groupes taxonomiques différents à l'échelle de leur aire de répartition, je montre tout d'abord en quoi l'ampleur et la structuration de la diversité génétique des espèces d'arbres forestiers méditerranéens est différente de celles des espèces ligneuses tempérées. J'analyse ensuite les causes possibles de cette biodiversité originale, en les illustrant par des exemples pris chez plusieurs conifères méditerranéens que j'ai étudiés. Je tenterai notamment d'analyser le rôle des contraintes écologiques méditerranéennes, de l'histoire humaine holocène et des alternances climatiques quaternaires. J'aborde le rôle du système de reproduction à l'échelle locale en perspective pour mes travaux de recherche à venir.

Le fil conducteur de mes recherches, depuis ma thèse, s'inscrit dans un champ disciplinaire à la charnière entre l'écologie et la génétique des populations, la génétique écologique, qui s'intéresse à la variabilité génétique dans et entre populations, et à son lien avec les variations du milieu (Lowe & al. 2004). Ces recherches trouvent naturellement leur place au sein de la communauté scientifique européenne et mondiale, dans le large cadre actuel de l'étude de la diversité biologique (la biodiversité). La biodiversité reçoit une attention sociétale et scientifique particulière depuis le Sommet de la Terre de Rio en 1992 (www.biodiv.org). Cette conférence constitue un tournant historique dans la reconnaissance par de très nombreux pays de l'importance éthique, sociale et fonctionnelle de la diversité biologique, et de sa fragilité. Elle reconnaît aussi le rôle des activités humaines dans son érosion et la

nécessité de mettre en place des stratégies pour sa conservation (Gaston & Spicer 2004).

J'ai d'abord accompli mes travaux de recherches alors que je dirigeais l'Unité expérimentale d'amélioration des arbres forestiers méditerranéens (UEFM) de l'INRA de Bormes les Mimosas (Var). Ma mission scientifique était d'évaluer la structure de la diversité et l'adaptabilité d'essences forestières, pour la plupart des conifères exotiques, susceptibles d'être utilisées en reboisement (ref 27-35 et ref 53-63 par exemple). Mes activités incluaient la direction administrative de l'unité et la coordination des activités d'évaluation et de gestion des ressources génétiques (multiplication végétative, croisements contrôlés, pépinière, collections, dispositifs expérimentaux) du Département Forêts et Milieux Naturels (FMN) de l'INRA en région méditerranéenne française. J'avais aussi la responsabilité du laboratoire isoenzymes (ref 114) de l'équipe de génétique de l'Unité des Recherches Forestières Méditerranéennes (URFM) de l'INRA d'Avignon.

En 1998, j'ai rejoint l'équipe de génétique de l'URFM (figure 1) dans le cadre d'une mobilité géographique et thématique. Mes travaux ont évolué pour s'insérer et contribuer à la création du projet d'unité de l'URFM (http://www.avignon.inra.fr/internet/unites/rfm/version_index.html). L'objectif de ce projet pluridisciplinaire est la compréhension du fonctionnement des écosystèmes forestiers en déséquilibre (phase de recolonisation notamment). Ces écosystèmes sont très présents en région méditerranéenne, où les perturbations naturelles (stress hydrique estival par exemple) et anthropogènes (incendies, changements d'usages des terres, gestion sylvicole par exemple) ont de tout temps conduit à des modifications des paysages et des dynamiques écologiques. Dans ce cadre, appréhender la structuration et l'amplitude de la diversité génétique des espèces forestières à diverses échelles spatio-temporelles constitue un thème de recherche majeur.

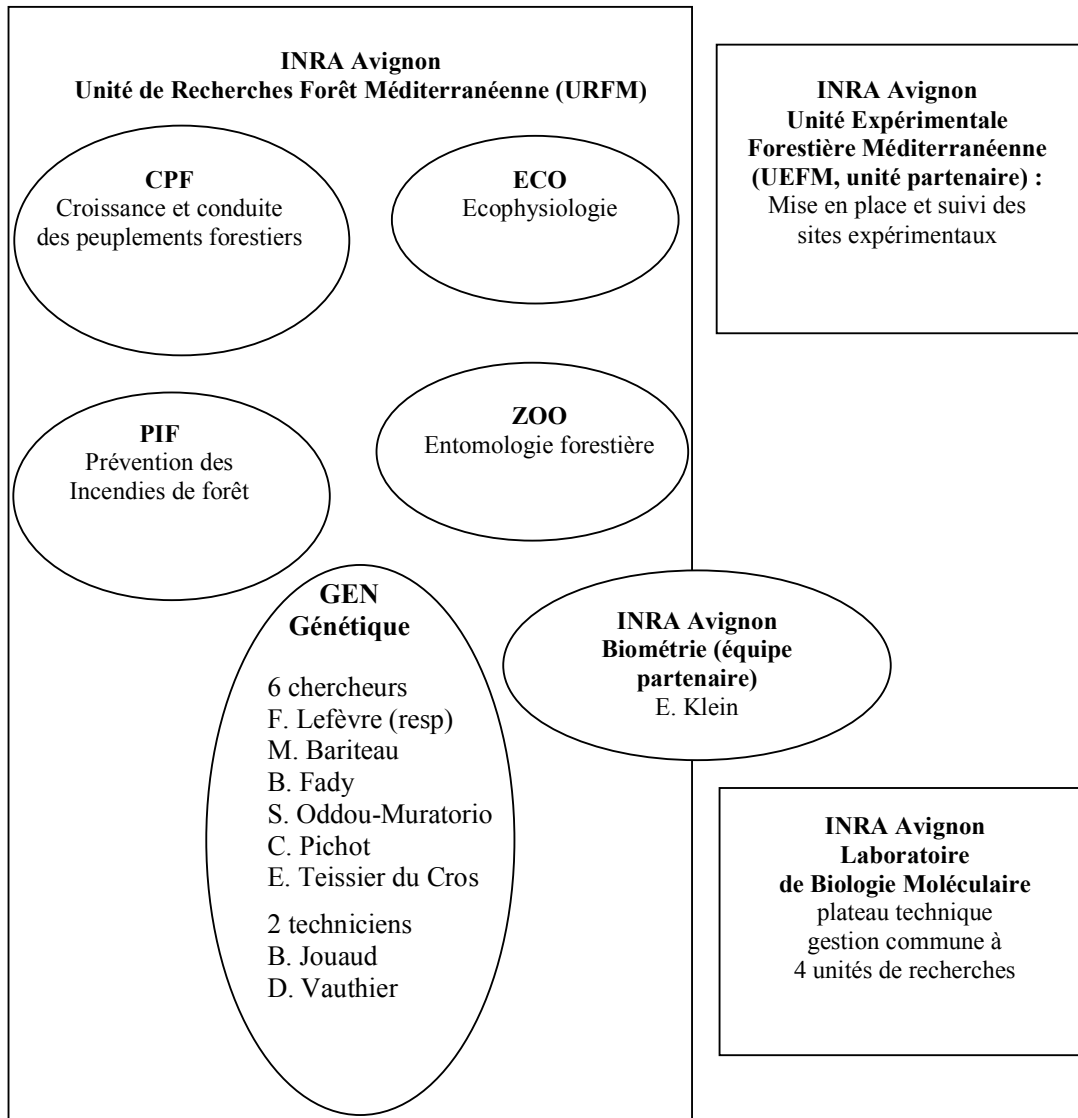


Figure 1.1- Organigramme de l'Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes : équipe de génétique, autres équipes de l'URFM et équipes et unités associées.

Débouchant sur des indications en matière de gestion et conservation des ressources forestières, mon travail répond aussi directement aux préoccupations actuelles des utilisateurs et gestionnaires de la forêt et du milieu naturel en général. L'évolution de mes thèmes de recherche, ainsi que ceux de l'URFM, et des modèles biologiques que j'ai successivement utilisés, est en partie due à une évolution des interrogations des gestionnaires par rapport au milieu naturel. La forêt, en région nord méditerranéenne, et en France en particulier, a une surface en constante augmentation. En région Provence Alpes Côte

d'Azur par exemple, sa surface s'accroît en moyenne de 10% tous les 10 ans (figure 1.2).

La gestion de ces milieux forestiers demande notamment une compréhension nouvelle de la dynamique et du fonctionnement de leur biodiversité. Cette perception s'est traduite par une évolution de ma démarche de recherche en génétique contemporaine de la création du projet d'unité de l'URFM. Au moment où j'ai commencé mes recherches à l'UEFM à Bormes, il s'agissait plutôt pour la recherche finalisée de répondre à la question : « quels génotypes pour quels milieux ? », le milieu naturel étant

considéré comme dégradé et devant être réhabilité par une action forestière volontariste de reboisement (ref 53, ref 60). Le questionnement actuel des différents acteurs du milieu forestier peut être schématisé par : « comment puis-je gérer de manière durable le milieu naturel », et, pour ce qui concerne la biodiversité : « comment puis-je conserver efficacement et durablement (pour les utiliser) les ressources génétiques autochtones et introduites dans les milieux naturels ? » (ref 49-50). C'est autour de cette question finalisée que s'articulent mes recherches actuelles.

Le financement de mes projets de recherche a été obtenu dans le cadre de contrats de recherche régionaux, nationaux et européens, que j'ai dirigé ou auxquels j'ai participé (voir C.V.). Ces contrats ont débouchés sur des collaborations scientifiques, parfois durables, toujours enrichissantes. Le support expérimental de mes recherches est double : sites expérimentaux et outils de la biologie moléculaire. Les sites expérimentaux sont constitués par le réseau de tests comparatifs de provenances et descendances mis en place en région méditerranéenne française par l'UEFM, puis l'URFM. Plus récemment, ce support expérimental s'est

enrichi de sites ateliers en milieu naturel, récemment fédérés au sein de la Zone Atelier Arrière Pays Méditerranéen (ZA APM, <http://www.cindy.ensmp.fr/PEVS2/za14.htm>). Assurer la pérennité de ces sites est un combat de longue haleine, dont l'issue est toujours incertaine !

Tout au long de mes recherches, j'ai pu utiliser des outils de génotypage, d'abord grâce au laboratoire d'électrophorèse enzymatique que j'ai mis en place à l'UEFM, et, par la suite, grâce au laboratoire commun de biologie moléculaire de l'INRA d'Avignon auquel l'URFM appartient depuis sa création en 1998.

Depuis 2002, un institut fédératif de recherche « Pôle Méditerranéen des Sciences de l'Environnement » ([IFR112 PMSE, http://ifrpmse.cerege.fr/index.htm](http://ifrpmse.cerege.fr/index.htm)) regroupe la plupart des laboratoires publics traitant de questions d'environnement de la région Aix – Marseille – Avignon. Dans ce cadre, j'ai très récemment renforcé ma collaboration avec les chercheurs de l'institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP, Université Aix-Marseille III, <http://www.imep-cnrs.com/>), pour mieux articuler les deux disciplines qui constituent le corps de ma recherche, l'écologie et la génétique.

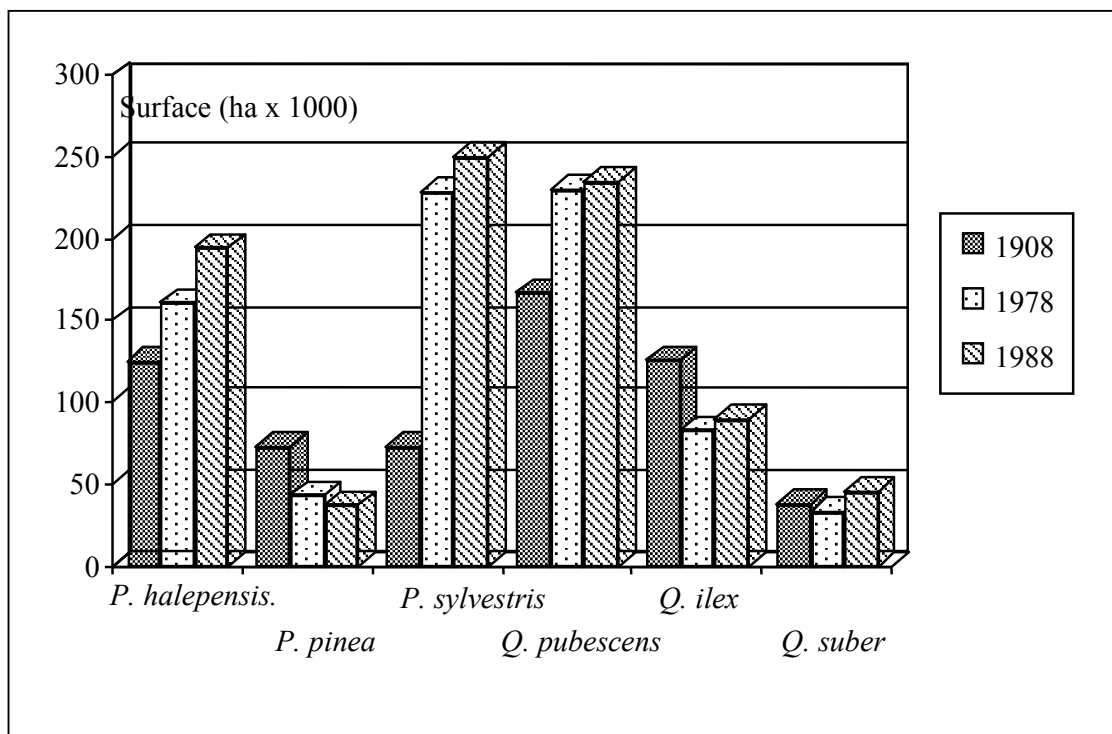


Figure 1.2- Evolution des surfaces forestières au cours du 20ème siècle en région Provence Alpes Côte d'Azur (d'après Barbéro & Quézel 1990).

2- La région méditerranéenne, une biodiversité génétique originale

La biodiversité est la diversité du monde vivant, telle qu'elle s'exprime aux niveaux écosystémique, spécifique et infraspécifique (Gaston & Spicer 2004). Autour de la Méditerranée, la diversité écologique et spécifique est très riche.

Les régions méditerranéennes du monde couvrent une surface équivalente à seulement 2% de la surface émergée, dont près de 80%

autour de la Méditerranée. Elles abritent par contre une part considérable de la biodiversité spécifique terrestre. Le bassin méditerranéen à lui seul contient plus de 10% des espèces de plantes du monde (phanérogames et ptéridophytes), dont plus de la moitié sont des endémiques. En Europe, 80% des plantes endémiques sont méditerranéennes (Blondel & Aronson 1999).

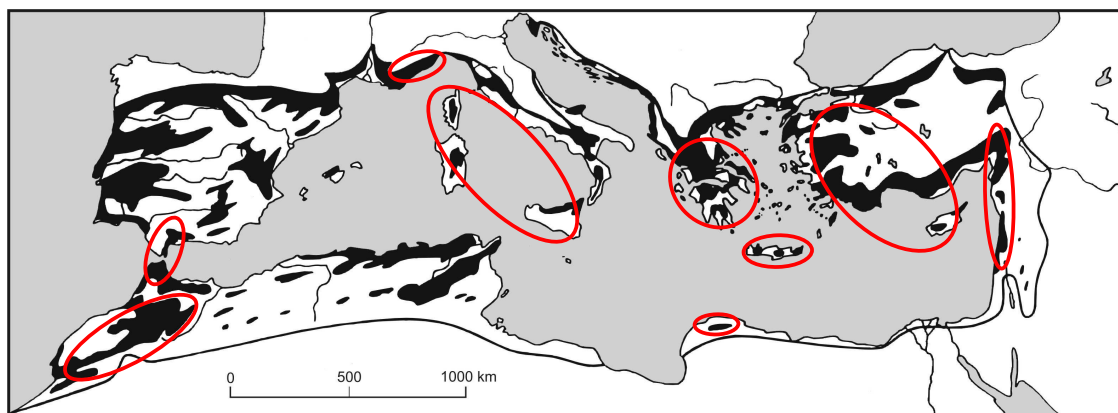


Figure 2.1- Carte de la répartition des écosystèmes forestiers autour de la Méditerranée et localisations des 9 « hot spots » de diversité végétale en Méditerranée (d'après Quézel & Médail 2003).

La région méditerranéenne dans son ensemble est ainsi qualifiée de « hot spot » d'intérêt mondial pour sa concentration exceptionnelle en biodiversité spécifique (Quézel & Médail 2003). Plus spécifiquement, 9 régions présentent de très fortes concentrations en espèces endémiques (figure 2.1). La richesse en endémiques de la forêt du bassin méditerranéen est, elle aussi, exceptionnelle, alors que sa surface ne représente que 1,8% de la surface forestière mondiale (ref 9). Sur les 290 espèces et sous espèces ligneuses qui la constituent, 201 sont exclusivement ou très préférentiellement trouvées en bioclimat méditerranéen (Quézel & Médail 2003). Parmi celles-ci, on recense plus de 100 espèces d'arbres, contre moins de 30 pour la totalité de l'Europe tempérée (Blondel & Aronson 1999).

Les régions méditerranéennes du monde sont définies par une contrainte majeure, leur climat. La pluviométrie estivale y est très faible, voire nulle, alors que les températures

sont élevées, provoquant un stress hydrique que les êtres vivants doivent tolérer ou éviter. Par opposition, l'hiver est une saison humide, plus ou moins froide selon les régions. Ce type de climat, et ses conséquences écologiques, domine le monde méditerranéen depuis plus de 2,8 millions d'années (Blondel & Aronson 1999). Ainsi, la région méditerranéenne limite l'aire de répartition de nombreuses espèces forestières tempérées qui y constituent des peuplements que l'on peut qualifier de marginaux. Les contraintes écologiques de ce climat particulier peuvent expliquer l'étonnante biodiversité des espèces qui trouvent leur distribution optimale en région méditerranéenne.

D'autres processus peuvent expliquer le très grand nombre d'espèces végétales endémiques de la région méditerranéenne. L'histoire géologique tertiaire de la région méditerranéenne, liée à la tectonique des plaques, a permis la rencontre de fonds floristiques d'origines très diverses, locaux,

septentrionaux, tropicaux et asiatiques (Quézel & Médail 2003). La dynamique quaternaire d'extinction et de recolonisation contemporaine des oscillations climatiques glaciaires et interglaciaires constitue une autre cause probable d'apparition de biodiversité (Latham & Ricklefs 1993). Enfin, depuis des millénaires qu'il est devenu agriculteur, l'homme a réduit considérablement la surface (Thirgood 1981) et la productivité (ref 9) des forêts méditerranéennes. Dans le même temps, il a contribué à l'apparition d'une biodiversité liée aux milieux ouverts (Blondel & Aronson 1999).

La biodiversité écosystémique des forêts méditerranéennes est à l'image de leur biodiversité spécifique (ref 9). Peut-on supposer que la biodiversité génétique, intraspécifique, est-elle aussi, particulièrement riche en milieu méditerranéen ?

La biodiversité spécifique observée à un moment donné rend compte des processus évolutifs passés, sous l'effet de contraintes de

milieu qui peuvent ou pas avoir disparus. En pratique, parce qu'elle est plus facilement mesurable et qu'elle leur est corrélée, la diversité spécifique est souvent utilisée comme indicateur de la diversité génétique et écologique (Gaston & Spicer 2004). Cependant, le milieu méditerranéen, et notamment la forêt, a été fortement sollicité, voire en grande partie détruit, par l'homme depuis plusieurs millénaires (Thirgood, 1981). Un tel impact conduit classiquement à la fragmentation du paysage, et en termes génétiques, à une dérive et à une perte de diversité intra-population parallèlement à une structuration spatiale de la diversité entre populations (Young et al. 1996). Ainsi, la biodiversité telle qu'elle est mesurée au niveau de l'espèce, et que l'on sait par ailleurs menacée (Blondel & Aronson 1999), pourrait n'être que le reflet de la richesse des processus évolutifs passés, sans lien avec la capacité actuelle des espèces à évoluer sous de nouvelles contraintes.

2.1- Méthode d'étude de la biodiversité génétique des conifères méditerranéens

Une des méthodes classiques pour caractériser la (bio)diversité génétique (intraspcifique) consiste à utiliser des marqueurs génétiques non soumis à la sélection (marqueurs neutres), et à analyser leur diversité dans et entre les populations. Les données de diversité génétique publiées sur les conifères méditerranéens commencent à être nombreuses depuis quelques années. En les comparant avec les très nombreuses données disponibles sur les conifères tempérés et (en moins grand nombre) tropicaux, j'ai voulu décrire les grandes tendances de la biodiversité génétique en région méditerranéenne, et tenter d'y trouver une explication.

Afin de rendre cette méta-analyse plus robuste, j'ai retenu les études de (bio)diversité intraspécifique qui utilisaient les isozymes comme marqueur de diversité génétique neutre chez les conifères. Les isozymes (ou isoenzymes) sont des protéines possédant des activités catalytiques identiques mais de composition en acides aminés et de conformation différentes, pouvant conduire à des différences de charge. Les isozymes sont essentiellement codées par le génome nucléaire. Ils sont co-dominants et facilement

révélés par électrophorèse et coloration spécifique en présence de leur substrat. Ce sont de bons marqueurs de la diversité génétique intra-population et de la différenciation entre populations. Ils se révèlent aussi d'efficaces estimateurs des flux de gènes et de l'hybridation. Etant par contre peu nombreux et possèdent rarement plus que deux allèles par locus, ils se révèlent peu efficaces pour les études de parenté et l'identification individuelle. Bien que des phylogénies entre allèles soient impossibles à construire, ces marqueurs ont un intérêt en phylogéographie. Les gènes codant pour les isozymes sont considérés comme sélectivement neutres, bien que quelques cas d'effets sélectifs aient été observés (Lowe et al. 2004). Enfin, de très nombreuses études de génétique des populations et de génétique écologique utilisant ces marqueurs ont été publiées depuis le début des années 1970.

Pour caractériser l'ampleur et la structuration de la diversité génétique des conifères méditerranéens, j'ai retenu deux mesures fréquemment utilisées dans les études de génétique écologique et de génétique des populations : l'hétérozygotie moyenne intra-

population (H_e) et la différenciation entre populations (G_{st}).

L'hétérozygotie « h » non biaisée se calcule de la façon suivante pour un locus diploïde donné : $h = (2n/2n-1)(1 - \sum p_i^2)$, où p_i est la fréquence l'allèle « i » au locus considéré dans la population de n individus diploïdes. Pour « r » locus, l'hétérozygotie moyenne de chaque population « h_e » se calcule comme : $h_e = \sum h_k(1/r)$, où h_k est la valeur de « h » pour le locus « k » (Nei 1978). L'hétérozygotie moyenne (estimée) intra-population (H_e) est la moyenne des h_e sur l'ensemble de l'échantillon. H_e est identique à la fréquence des individus hétérozygotes de la population considérée (hétérozygotie observée) lorsque la reproduction a lieu au hasard. H_e mesure l'ampleur de la diversité qui existe à l'intérieur des populations. Plus un locus présente d'allèles différents, et plus ces allèles sont équitablement répartis dans une population, plus H_e sera élevée. Cette mesure est déterminée essentiellement par la fréquence des allèles les plus communs, et est donc peu sensible à la présence d'allèles rares. Une mesure plus robuste pour qualifier la diversité intra-population est la richesse allélique raréfiée, qui mesure le nombre d'allèles présents dans une population dont l'effectif est ramené à un échantillon de taille fixe, plus petite, et commune à l'ensemble des populations de l'étude (El Mousadik & Petit 1996). Je n'ai cependant pas utilisé cette mesure dans ce travail parce qu'elle est peu souvent disponible dans la littérature et qu'il n'aurait pas toujours été possible de la calculer à partir des données disponibles.

La différenciation entre sous populations dans un échantillon peut se calculer par le paramètre G_{st} (Nei 1988). $G_{st} = (H_t - H_s)/H_t$, où H_t est la diversité génique estimée dans l'ensemble de l'échantillon sans tenir compte des subdivisions en sous populations, et H_s est la moyenne pondérée des diversités géniques de chaque sous population (l'hétérozygotie moyenne intra-population s'il y a reproduction au hasard). Le G_{st} peut être considéré comme un estimateur équivalent au F_{st} de Wright (1965) et au θ de Weir & Cockerham (1984), et ils seront mentionnés indifféremment l'un pour l'autre dans la suite du texte. La valeur G_{st} représente la quantité de diversité que l'on peut attribuer à l'existence de différences entre populations originales dans la diversité totale mesurée. C'est une mesure du degré de divergences entre populations, ou inversement, de flux de gènes entre populations. Du fait de

leur mode de calcul, H_e et G_{st} sont globalement inversement proportionnels. Plus la diversité intra-population est forte, plus on s'attend à trouver une faible structuration de cette diversité entre populations, ce qui diminue la puissance de ces indicateurs de diversité. Une façon de se sortir de cette corrélation serait d'utiliser pour la différenciation la fréquence des allèles ou variants qui ne sont pas communs entre populations prises deux à deux. Cette approche n'est pas possible avec des marqueurs comme les isoenzymes pour lesquels le nombre d'allèles par locus et le taux de mutation sont trop faibles pour espérer obtenir suffisamment de couples de populations dont la différenciation est différente de 0. Les microsatellites devraient offrir des perspectives séduisantes en la matière.

Dans l'analyse qui suit, j'ai choisi de considérer les 4 genres de conifères méditerranéens les mieux représentés dans la littérature : *Abies*, *Cedrus*, *Cupressus* et *Pinus*. Les données de diversité qui proviennent de mes travaux ou que j'ai pu réunir de la littérature pour les taxons périméditerranéens concernent 10 espèces d'*Abies*, 3 espèces de *Cedrus*, 3 espèces de *Cupressus* et 7 espèces de *Pinus*. Ces 4 genres sont aussi présents en abondance sous climats tempérés et/ou tropicaux dans de nombreuses régions du monde. Leur système de reproduction est globalement semblable : pollinisation anémophile et dispersion anémochore, bien que certaines espèces, notamment certains pins à grosses graines comme le pin pignon puissent être dispersées par les animaux (rongeurs notamment). Dans tous les cas, une dispersion secondaire zoochore n'est pas à exclure. A l'intérieur de chacun des genres, les espèces choisies forment des groupes monophylétiques.

Les données recueillies dans la littérature pour construire le tableau de l'annexe 1 concernent des populations naturelles. Sauf indication contraire, les valeurs de H_e sont calculées (ou recalculées) à partir de l'ensemble des locus détectables électrophorétiquement, polymorphes et monomorphes. Lorsque seules les données issues de locus polymorphes sont disponibles dans la littérature, elles sont mentionnées à titre indicatif et ne seront pas utilisées dans les analyses ultérieures. Les études dont le nombre minimum de locus isozymes était inférieur à 8 (6 pour *Cedrus*, du fait du peu d'études disponibles) n'ont pas été retenues pour les

calculs de moyenne de diversité intra-population. Les études dans lesquelles les populations étaient composées de moins de 10 individus diploïdes (20 copies d'un gène) n'ont pas été retenues. Lorsque les références comportaient des populations d'effectifs variables, les populations composées de moins de 10 individus ont été rejetées, et les valeurs moyennes de H_e et G_{st} recalculées. Pour le calcul des G_{st} , de faibles nombres de populations ont été tolérés, notamment pour des espèces ayant une petite aire de répartition. La significativité des comparaisons entre populations a été évaluée par test de Student.

Mon approche est comparable à celle retenue par Hamrick et al. (1992) pour

l'élaboration des estimateurs. La synthèse d'Hamrick et al. (1992), réalisée à partir d'articles originaux publiés entre 1968 et 1990, contenait très peu d'études de conifères méditerranéens. La très grande majorité des publications que j'ai utilisées pour les conifères méditerranéens a été réalisée après 1991. Ainsi, bien que les tailles de populations et les locus ne soient pas identiques d'une étude à l'autre, les précautions prises dans le calcul des estimateurs et le nombre relativement important de sources bibliographiques consultées, rendent les comparaisons des jeux de données relativement robustes (Reed & Frankham 2001).

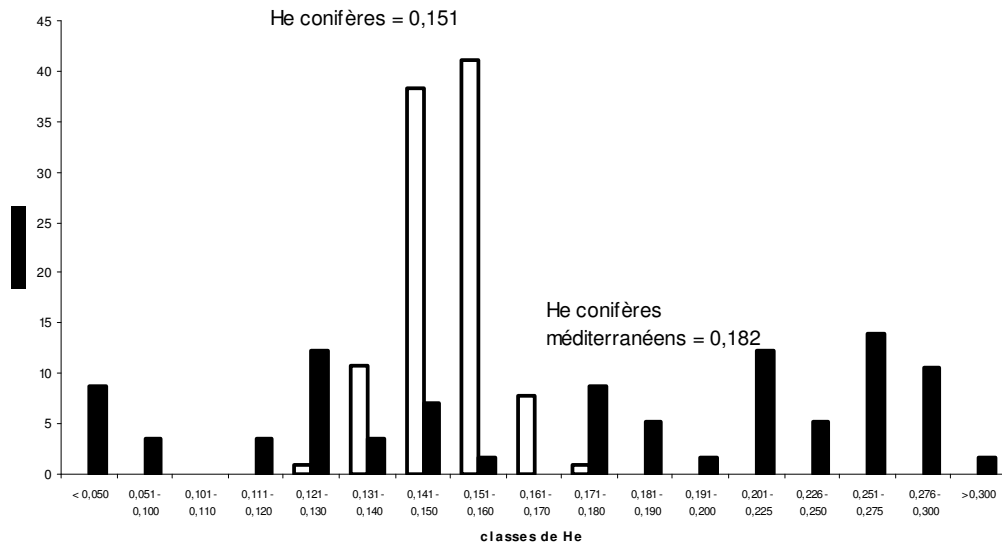


Figure 2.2- Diversité moyenne intra-population (H_e) des conifères présents dans les régions méditerranéennes du monde (histogramme noir) et hors de ces régions (histogramme blanc).

2.2- La biodiversité génétique des conifères méditerranéens

Le tableau de l'annexe 1 présente les valeurs de diversité génétique intra et inter-populations des taxons étudiés. Il présente aussi les valeurs qui auraient été obtenues en regroupant les taxons phylogénétiquement proches en une seule et même entité taxonomique (complexe d'espèces). Seules les estimations de diversité calculées à partir des

taxons classiquement acceptés ont été utilisées pour les calculs de moyennes. La diversité moyenne intra-population des conifères méditerranéens a été calculée à partir de 57 valeurs différentes (annexe 1). Elle vaut $H_e = 0,182$ et est significativement plus grande ($p < 0,01$) que celle des conifères non méditerranéens ($H_e = 0,151$). Elle varie

fortement, de 0,00 à 0,315 en moyenne par espèce, avec une surreprésentation des valeurs extrêmes (figure 2.2). La plus petite valeur de diversité moyenne intra-population connue chez les conifères non méditerranéens, est de $H_e = 0,007$ (*Pinus resinosa*, Allendorf et al. 1982). Hors région méditerranéenne, seules 2 espèces américaines de pins ont des valeurs de H_e (calculées à partir d'un ensemble non biaisé de locus et en populations naturelles) plus élevées que 0,315 : *Pinus longaeva* ($H_e = 0,327$ Hiebert & Hamrick 1983) et *Pinus taeda* ($H_e = 0,362$ Conkle 1981).

La diversité moyenne entre populations

a été calculée à partir de 49 valeurs (annexe 1). Elle vaut $G_{st} = 10,7\%$ (8,9% sans *Pinus torreyana*), avec une fourchette de variation allant de 0,3 à 100 % (0,3 à 48% sans *P. torreyana*) et une fréquence élevée de valeurs extrêmes (figure 2.3). Cette estimation est supérieure à celle des conifères non méditerranéens ($G_{st} = 7,3\%$), mais en limite de significativité ($p = 6\%$). La plus petite valeur de structuration connue chez les conifères non méditerranéens est de $G_{st} = 1,1\%$ (*Pinus sylvestris*, Szmidt & Wang 1993), et la plus grande est de $G_{st} = 22\%$ (*Pinus ayacahuite*, in Ledig 1998).

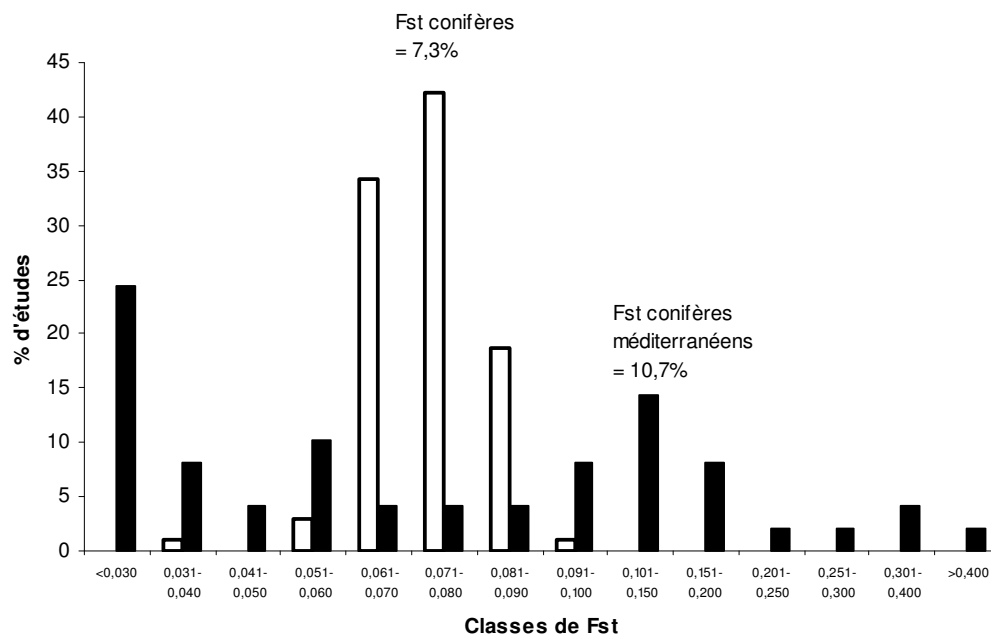


Figure 2.3- Diversité moyenne inter-populations (G_{st}) des conifères présents dans les régions méditerranéennes du monde (histogramme noir) et hors de ces régions (histogramme blanc).

Les populations de conifères méditerranéens sont donc à la fois plus diverses et plus spatialement structurées que les autres conifères du monde. Leur biodiversité intra-population est 20% plus forte, et leur structuration génétique spatiale 45% plus élevée, que celle des conifères du reste du monde (encadré 1).

Par ailleurs, cette diversité originale présente une nette structuration longitudinale (figure 2.4). La valeur moyenne de H_e pour les populations de Méditerranée occidentale est de 0,149 (identique à la valeur d'hétérozygotie moyenne d'Hamrick et al. 1992), alors qu'elle

est de 0,232 pour les populations de Méditerranée orientale. Cette différence est très significative ($p < 0,001$). Si l'on considère la structuration spatiale, la valeur moyenne pour les populations de Méditerranée occidentale est de $G_{st} = 6,6\%$, alors qu'elle est de 8,8% pour les populations de Méditerranée orientale. La forte valeur de structuration spatiale des conifères méditerranéens est en fait due aux espèces circumméditerranéennes (voir *Pinus halepensis* et *P. pinea* par exemple) et aux espèces californiennes.

La diversité génétique des conifères méditerranéens est variable d'un genre à

l'autre (figure 2.5). Les diversités moyennes intra-population les plus fortes se rencontrent chez les cyprès ($H_e = 0,246$), les cèdres ($H_e = 0,231$) et les sapins ($H_e = 0,182$). La diversité des pins ($H_e = 0,155$) est significativement ($p < 0,05$) plus faible. Les structurations entre populations les plus fortes se rencontrent chez les pins ($G_{st} = 13\%$). Viennent ensuite les cèdres ($G_{st} = 9,4\%$), les sapins ($G_{st} = 6,9\%$) et

les cyprès ($G_{st} = 4,3\%$), dont la structuration est significativement ($p < 0,05$) plus faible que celle des pins. Ces différences qui restent fortes entre genres sont sans doute dues à leurs histoires évolutives divergentes depuis des millions d'années, plus qu'à des différences écologiques ou biogéographiques (Hamrick et al. 1992).

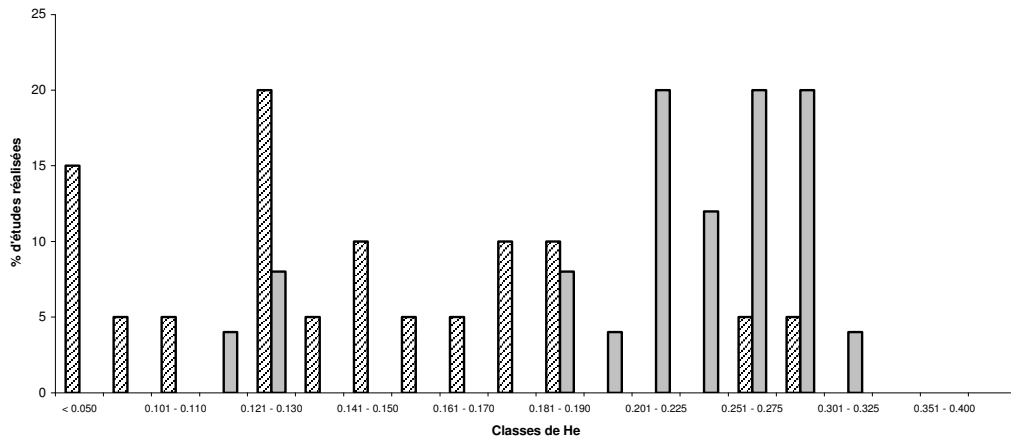


Figure 2.4- Structuration est / ouest de la diversité génétique intra-population en région méditerranéenne. Les conifères ouest méditerranéens sont en hachuré, les conifères est méditerranéens en grisé.

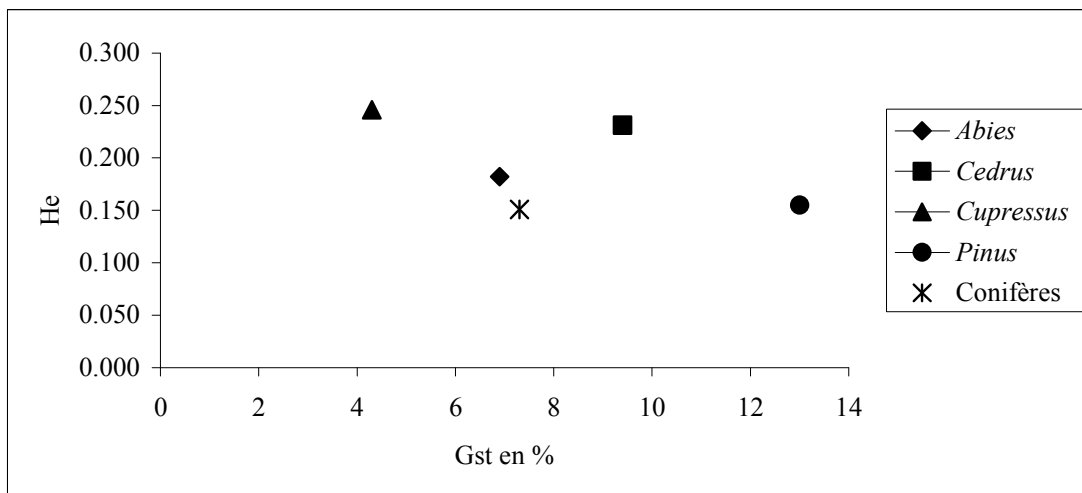


Figure 2.5- La diversité génétique (isozymes) de 4 genres de conifères méditerranéens est plus élevée que celle des autres conifères dans le monde.

2.2.1- La biodiversité génétique des sapins méditerranéens

Le genre *Abies* autour de la Méditerranée est constitué de 10 taxons habituellement considérés comme espèces différentes. Ces taxons ont une origine phylétique commune, Tertiaire, et leur différenciation est due à un isolement géographique concomitant avec les fluctuations climatiques quaternaires (Parducci 2000). Sauf *Abies alba* qui a une large aire de répartition essentiellement médio européenne avec quelques populations typiquement méditerranéennes aux marges de son aire principale, les autres espèces se développent sous bioclimat méditerranéen et peuvent toutes être considérées comme endémiques, avec des niveaux variables de rareté démographique. La diversité moyenne intra-population des sapins euro méditerranéens est de $H_e = 0,182$ (figure 2.5). Cette valeur est beaucoup plus élevée que celle obtenue pour le genre *Abies* hors région méditerranéenne (annexe 1) Leur structuration génétique inter-populations (G_{st}) représente 6,9% de la variabilité génétique totale.

Chez le sapin pectiné, la diversité moyenne intra-population ($H_e = 0,167$) est un peu plus forte que celle attendue (annexe 1, figure 2.2). En France, ce sont les populations méditerranéennes qui présentent la plus faible diversité ($H_e = 0,144$). La structuration génétique entre populations à l'échelle de

l'aire ($G_{st} = 9,6\%$) est elle aussi plus forte qu'attendue (annexe 1, figure 2.3). La structuration des populations alpines apparaît un peu plus faible que prévue ($G_{st} = 5,5\%$). La structuration inter-populations n'augmente pas en zone méditerranéenne ($G_{st} = 3,2\%$). Malgré une aire de répartition très large et discontinue, *A. alba* ne possède pas une structuration géographique plus forte que celle des sapins méditerranéens.

La diversité moyenne intra-population des sapins méditerranéens est de $H_e = 0,189$, avec des valeurs extrêmes allant de 0,01 à 0,298. Leur structuration génétique inter-populations (G_{st}) représente de 5 à 16,5 % de la variabilité génétique totale (encadré 1). Les taxons nord africains et ouest méditerranéens ont une diversité intra-population plus faible que celle des taxons méditerranéens orientaux.

Les sapins méditerranéens peuvent facilement s'hybrider en conditions expérimentales (Kormutak 1985). Ils forment donc un complexe d'espèces. En regroupant l'ensemble des sapins méditerranéens en un seul taxon, la diversité moyenne inter-populations augmente fortement ($G_{st} = 25,5\%$), indiquant une forte structuration spatiale des populations de ce groupe taxonomique supra spécifique.

2.2.2- La biodiversité génétique des pins méditerranéens

Les pins du pourtour de la Méditerranée sont constitués d'espèces strictement méditerranéennes et d'espèces qui trouvent dans cette région la limite méridionale de leur aire de répartition. Les pins euro méditerranéens appartiennent tous à la section *Pinus* du genre *Pinus*. Ils ont une origine monophylétique. Les pins strictement méditerranéens (*P. halepensis*, *P. canariensis*, *P. pinea*) appartiennent à 3 sous-sections différentes, mais sont étroitement apparentés (Price et al. 1998). La diversité moyenne intra-population (H_e) des pins euro méditerranéens est de 0,155. Leur structuration génétique inter-populations (G_{st}) représente 13% de la variabilité génétique totale.

Les pins des étages thermo-méditerranéens (*P. pinea*, *P. halepensis*) ont les diversités intra-population les plus faibles

($H_e = 0,058$). Malgré leur vaste aire de répartition, leur structuration géographique est plutôt forte ($G_{st} = 17,6\%$). Les pins californiens littoraux de la section *oocarpae*, qui occupent le même étage bioclimatique et dont l'aire de répartition est très fragmentée, présentent une diversité intra-population plus forte ($H_e = 0,130$) et une structuration géographique comparable ($G_{st} = 15,7\%$). *P. torreyana*, endémique californien strict, présente une diversité intra-population particulièrement réduite (annexe 1) alors que ses deux populations connues sont fixées pour des allèles différents. De même, le pin pignon de l'ancien monde, autre pin à grosses graines, mais à large aire de répartition, présente une diversité intra-population très faible alors que sa structuration géographique est forte (annexe 1).

Les pins à large répartition des étages méso-méditerranéen (*P. brutia*) et supra-méditerranéen (*P. nigra*) ont une diversité intra-population bien plus élevée ($H_e = 0,208$). Leur structuration inter-populations reste forte, de l'ordre de 14%. Le pin maritime, supra-méditerranéen mais aussi non méditerranéen (Landes par exemple) a des caractéristiques similaires. Le pin californien supra-méditerranéen *P. coulteri*, autre pin à grosses graines, a une diversité intra-population plus faible ($H_e = 0,148$) et une diversité inter-populations plutôt plus forte ($G_{st} = 16,5\%$).

Le pin de montagne *Pinus leucodermis*, endémique à aire de répartition morcelée, a des diversités intra-population et inter-populations plutôt faibles par rapport aux autres pins méditerranéens.

Il est à noter que, comme pour les *Abies*, la diversité moyenne intra-population des

taxons est méditerranéens est plus forte que celle des taxons ouest méditerranéens. Ce cline se retrouve aussi très nettement entre populations d'une même espèce, comme par exemple chez le pin d'Alep (figure 2.6, données d'après Schiller 1986).

Lorsque l'on regroupe les populations en un taxon de niveau hiérarchique supérieur (par exemple regroupement des sous espèces de *Pinus nigra* en une seule l'espèce), on assiste à une augmentation forte de l'estimation de la structuration génétique inter-populations : le G_{st} passe ainsi d'une moyenne de 4,1% dans chaque sous espèce à 14% chez le taxon *Pinus nigra*, valeur comparable à celle des espèces endémiques (annexe 1). C'est aussi le cas du complexe d'espèces *P. halepensis* / *P. brutia*, chez qui le G_{st} prend des valeurs extrêmement fortes (annexe 1).

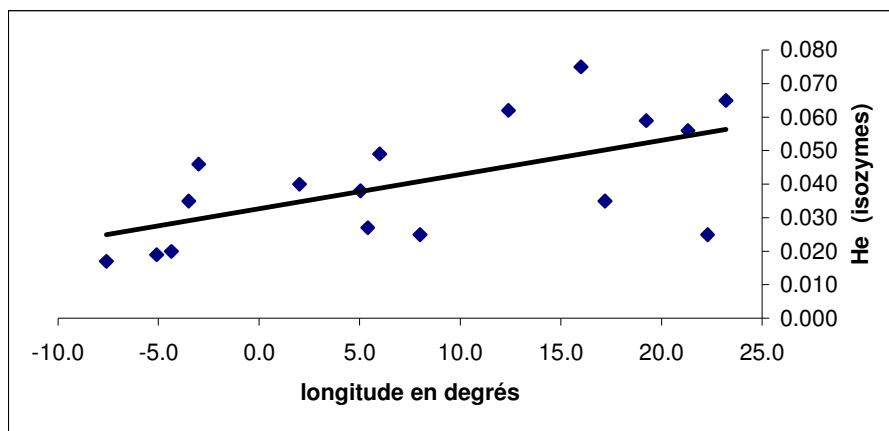


Figure 2.6- La diversité génétique moyenne intra-population est proportionnelle à la longitude chez *Pinus halepensis*.

2.2.3 - La biodiversité génétique des cèdres méditerranéens

Le genre *Cedrus* est composé d'un groupe de trois taxons méditerranéens et d'une espèce à aire de répartition himalayenne. Ces quatre taxons sont monophylétiques, issus d'un taxon ancestral Tertiaire ayant occupé une large aire de répartition dont les aires des taxons actuels sont la relique. Les trois taxons méditerranéens présentent une très grande proximité phylogénétique, d'origine Quaternaire (Bou Dagher-Kharrat 2001). Leur diversité moyenne intra-population est très élevée (H_e moyen = 0,231), et très supérieure à celle du cèdre de l'Himalaya. C'est notamment

le cas de *C. brevifolia* dont la diversité intra-population est parmi les plus élevées de tous les conifères, alors qu'il occupe une aire de répartition extrêmement réduite sur l'île de Chypre (encadré 3). *C. atlantica* possède la diversité intra-population la plus réduite des cèdres méditerranéens. Sa structuration géographique (G_{st}) explique 3,5% de la diversité totale alors que la différenciation observée chez les cèdres du Moyen Orient est bien plus forte, de l'ordre de 23% (valeurs moyennes issues du tableau de l'annexe 1). Le cèdre de l'Himalaya présente à la fois une

faible diversité intra-population et une faible structuration géographique.

De même que chez les pins et les sapins, la diversité intra-population des cèdres méditerranéens décroît avec la longitude. Il en va de même pour la structuration géographique entre populations. Les populations nord

africaines sont moins diverses et moins structurées que les populations de Turquie, du Liban et de Chypre. Les 3 taxons méditerranéens constituent un complexe d'espèces inter-fertiles (ref 13), dont la structuration géographique est très marquée (G_{st} moyen de l'ordre de 37%).

2.2.4- La biodiversité génétique des cyprès méditerranéens

L'origine du genre *Cupressus* est généralement considérée comme monophylétique (Gadek et al. 2000). Cependant, Bachelier (2003) a montré en utilisant des ITS (Internal Transcribed Spacers des régions nucléaires codant pour les ADN ribosomiques) et des AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, fragments ADN aléatoires) que cette vision était peut être à revoir, cyprès de l'Ancien et du Nouveau Monde formant, dans son étude, deux groupes très distincts. Les cyprès péri-méditerranéens restent phylogénétiquement très proches. La diversité moyenne intra-population des cyprès méditerranéens ($H_c = 0,246$) est la plus élevée des 4 genres étudiés. Or, les cyprès méditerranéens occupent soit des aires de répartition très réduites (*Cup. atlantica*), soit des aires assez morcelées (*Cup. sempervirens* en Crète par exemple). Le niveau de structuration moyen entre toutes les populations de cyprès ($G_{st} = 7,23\%$) est

comparable à celui des conifères en général. L'espèce californienne *Cup. macrocarpa*, présente une diversité intra-population qui reste forte pour une espèce endémique ($H_c = 0,177$) et les deux localités où elle est présente ne constituent pas deux populations isolées (annexe 1).

La diversité génétique intra-population des cyprès méditerranéens ne présente pas de cline est – ouest aussi marquée que les trois autres genres étudiés. Cependant, les populations de cyprès vert les plus à l'ouest (France) sont aussi celles qui ont une des plus faibles diversités intra-population (mais leur origine exotique ne fait pas beaucoup de doute). En regroupant toutes les populations de cyprès vert, la diversité génétique inter-populations augmente considérablement ($G_{st} > 15\%$, annexe 1), indication d'une forte structuration géographique à l'échelle de l'ensemble de l'aire de répartition.

2.2.5- Conifères méditerranéens, biogéographie et aire de répartition

Dans leur article de synthèse, Hamrick et al. (1992) étaient parvenu à expliquer 34% de la variabilité génétique des ligneux par des facteurs écologiques et des attributs vitaux. Ils considéraient que la part de variation non expliquée devait être liée à l'histoire évolutive propre de chaque espèce. Ainsi, pour les ligneux, quatre grands types de facteurs avaient un poids significatif sur la variabilité génétique : la biogéographie, la taille de l'aire de répartition, le mode de pollinisation et le mode de dissémination des graines. Les 4 genres de conifères que j'ai étudiés ici sont anémophiles et dispersés par le vent, comme le sont la plupart des conifères dans le monde. Le cas particulier des pins à grosses graines, comme le pin pignon et le pin (californien)

de Torrey, à dissémination barochore et zoochore, peuvent conduire à des niveaux de diversité particulier. Pour tous les autres cas, modes de pollinisation et de dissémination ne peuvent expliquer l'originalité génétique des conifères méditerranéens. Au sein de chaque genre, les espèces étudiées ont une origine monophylétique. Restent deux autres facteurs significatifs : la situation biogéographique et la taille de l'aire de répartition.

Les contraintes biogéographiques : chez les espèces ligneuses, la diversité génétique intra-population augmente des tropiques vers les régions boréales (figure 2.7), alors que l'inverse s'observe pour la structuration génétique inter-populations. Les espèces tempérées apparaissent en position

intermédiaire. Cette structuration biogéographique s'explique par un effet de fragmentation (fort G_{st}) et de goulot d'étranglement démographiques (dérive génétique et consanguinité, d'où faible H_e) dans les tropiques sous l'effet des oscillations froides/sèches et chaudes/humides du Quaternaire. Sous les latitudes plus septentrionales, ces oscillations ont donné lieu aux cycles glaciaires et interglaciaires. Les peuplements des zones tempérées sont issus de quelques refuges glaciaires distincts (G_{st} assez marqué) et d'une recolonisation sur de grandes distances (effet de fondation et perte de diversité par dérive). Sous les latitudes boréales, la perte de diversité intra-population du fait de la distance aux refuges glaciaires est compensée par une hybridation entre populations liée à la convergence des voies de recolonisation post glaciaires : ces flux de gènes entre populations d'origines différentes expliquent la forte diversité génétique intra-population et la faible structuration génétique spatiale des ligneux nordiques (voir par

exemple Hewitt 2000 et Petit et al. 2003).

La diversité génétique des espèces méditerranéennes s'intègre assez mal dans cette logique biogéographique. Alors que l'on attend les valeurs de H_e des conifères méditerranéens autour de 0,130, au niveau de l'intersection entre espèces tropicales et tempérées, la valeur observée est bien plus forte, en moyenne de 0,182 (figure 2.7, $p < 0,01$), dans l'intervalle des valeurs observées pour les espèces boréales. La valeur de G_{st} des conifères méditerranéens (10,7%) est par contre proche de la valeur attendue, entre les valeurs obtenues pour les espèces tropicales et tempérées (annexe 1). Il faut noter que les conifères californiens contribuent fortement à la structuration génétique spatiale des conifères méditerranéens analysés. Le G_{st} des conifères californiens est de 25,7% (13,3% sans *Pinus torreyana*). Le G_{st} des conifères méditerranéens sensu stricto n'est lui que de 8,9%, proche de la valeur attendue pour les ligneux tempérés.

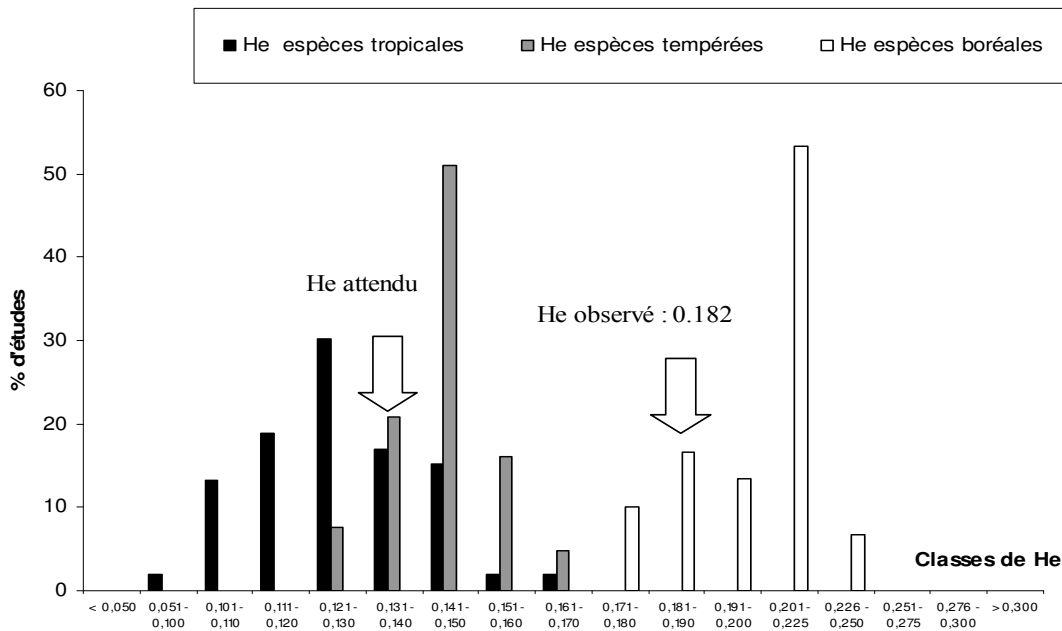


Figure 2.7- Relation entre la diversité génétique intra-population et l'origine biogéographique hors région méditerranéenne (données issues d'Hamrick et al. 1992). H_e attendu : valeur que devrait prendre la diversité génétique intra-population des conifères méditerranéens sous l'hypothèse « biogéographique » d'Hamrick et al. 1992. H_e observé : valeur réelle de la diversité génétique intra-population des conifères méditerranéens.

L'effet de la taille de l'aire de répartition : chez les espèces ligneuses, la diversité génétique intra-population augmente depuis les espèces endémiques jusqu'aux espèces à large aire de répartition (figure 2.8). L'inverse s'observe pour la structuration génétique inter-populations, bien que les espèces endémiques puissent occuper une large gamme de valeurs de G_{st} (figure 2.9). Les espèces à aire de répartition restreinte ou de taille moyenne apparaissent en position intermédiaire. La faible diversité génétique des populations de petite taille s'explique par une dérive génétique et une consanguinité, du fait du petit nombre de reproducteurs qui les composent. Leur forte structuration s'explique par la réduction des flux de gènes entre populations différentes sous l'effet de la fragmentation. Les nombreuses exceptions à cette théorie sont liées à l'existence de flux de

gènes à longue distance (par exemple Young et al. 1996). A l'inverse, chez les espèces ayant des populations de grande taille et à aire de répartition continue ou peu fragmentée, les flux de gènes sont nombreux entre populations distantes (faible G_{st}), limitant la dérive et la consanguinité (fort H_e). La diversité des espèces méditerranéennes ne s'intègre pas complètement dans cette logique de répartition spatiale. Ainsi, dans le cas d'une distribution endémique ou restreinte, la diversité génétique intra-population est de 0,165 chez les conifères méditerranéens et de 0,182 chez les conifères du seul pourtour méditerranéen (figure 2.8), alors que sa valeur attendue se situe entre 0,056 (endémiques, $p < 0,001$) et 0,143 (restreintes, $p < 0,08$). Pour les conifères à large aire de répartition, la valeur observée de H_e est conforme aux attendus d'Hamrick et al. (1992), autour de 0,195 (annexe 1).

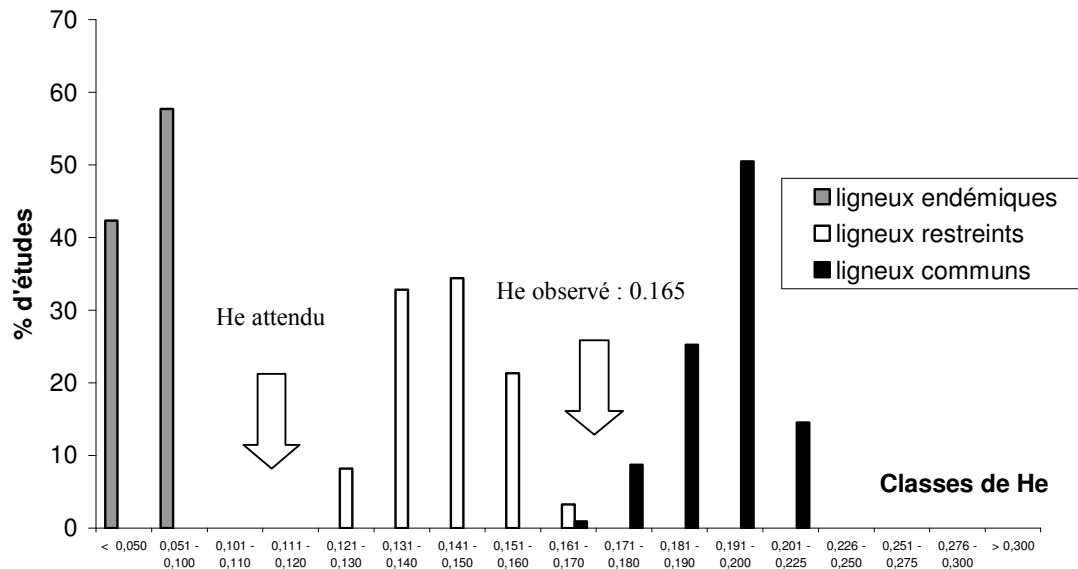


Figure 2.8- Relation entre la diversité génétique intra-population et la taille de l'aire de répartition hors région méditerranéenne (données issues d'Hamrick et al. 1992). H_e attendu : valeur que devrait prendre la diversité génétique intra-population des conifères méditerranéens à aire de répartition restreinte sous l'hypothèse de « l'aire de répartition » d'Hamrick et al. 1992. H_e observé : valeur réelle de la diversité génétique intra-population des conifères méditerranéens à aire de répartition restreinte.

La valeur de la structuration génétique spatiale observée chez les conifères méditerranéens endémiques et à petite aire de répartition est de 12,1% (5,4% sans *P. torreyana*) chez les conifères méditerranéens au sens large, et de 4,1% chez les conifères du pourtour méditerranéen (annexe 1). La valeur attendue d'après Hamrick et al. (1992) pour ces mêmes espèces est de l'ordre de 13% (12,4

à 14,1%, $p < 0,001$). Le G_{st} attendu des espèces à grande et très grande aire de répartition est de l'ordre de 5% (3,3 à 6,5%). Des valeurs beaucoup plus élevées sont observées, de 10,2% chez les conifères méditerranéens au sens large et de 9,5% chez les conifères du pourtour méditerranéen ($p < 0,01$ - figure 2.9).

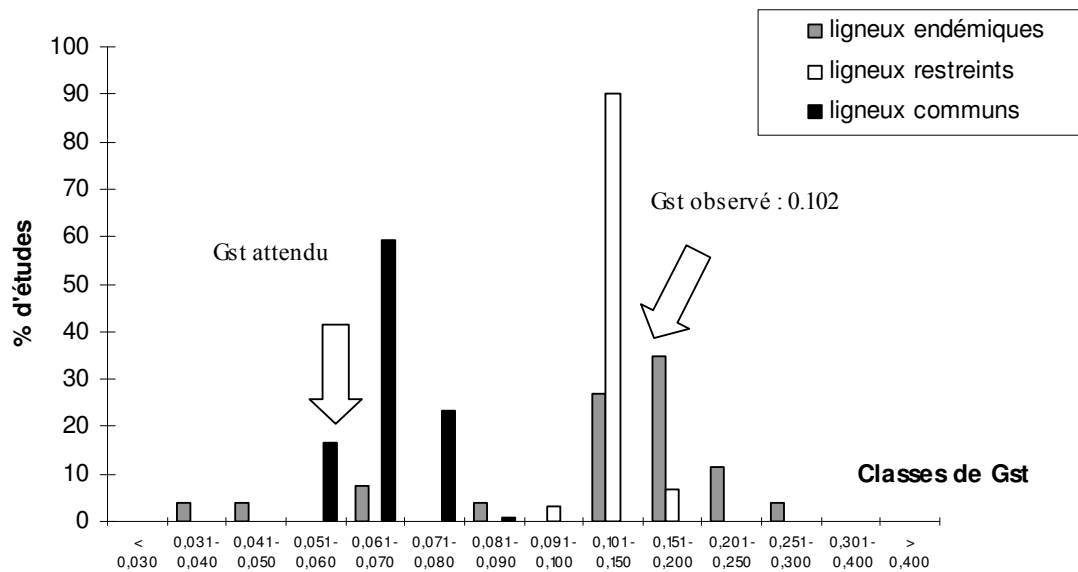


Figure 2.9- Relation entre la diversité génétique intra-population et la taille de l'aire de répartition hors région méditerranéenne (données issues d'Hamrick et al. 1992). G_{st} attendu : valeur que devrait prendre la diversité génétique inter-populations des conifères méditerranéens à large aire de répartition sous l'hypothèse de « l'aire de répartition » d'Hamrick et al. 1992. G_{st} observé : valeur réelle de la diversité génétique inter-populations des conifères méditerranéens à large aire de répartition.

Les espèces méditerranéennes présentent donc une biodiversité intraspécifique originale. Elles ont la particularité d'avoir à la fois une diversité intra-population et une structuration entre populations plus fortes que celles des autres espèces de conifères du monde (encadré 1). Cette diversité génétique n'est pas explicable de façon satisfaisante par la structuration biogéographique et la taille de l'aire de répartition. Les questions suivantes restent sans réponse avec les modèles proposés pour les espèces non méditerranéennes (Hamrick et al. 1992, Hewitt 2000, Petit et al. 2003 par exemple) :

- Les conifères méditerranéens possèdent la même forte diversité intra-population que les espèces ligneuses boréales. Faut-il supposer qu'elles sont issues d'hybridation suite à la convergence de voies de recolonisations différentes ? D'une faible dérive génétique du fait de la faible distance à parcourir entre leurs refuges glaciaires et leur aire de répartition actuelle ? De l'existence de plusieurs micro-refuges proches mais différenciés ?

- Les conifères méditerranéens ont une diversité intra-population organisée selon un cline croissant d'ouest en est. Faut-il y voir

l'effet de grands événements climatiques quaternaires ? Ou au contraire la démonstration d'un gradient de colonisation humaine ?

- Les conifères méditerranéens possèdent une forte structuration génétique inter-populations, notamment du fait des quelques espèces californiennes analysées, semblable à celle des espèces tropicales. Faut-il supposer que la fragmentation a joué un rôle plus important dans les régions méditerranéennes du monde que sous climat tempéré ?

- Certains conifères méditerranéens endémiques ou à petite aire de répartition, notamment dans le bassin méditerranéen oriental, ont une diversité intra-population très élevée, mais une diversité entre populations très faible. Faut-il supposer que ces espèces isolées ne subissent pas ou peu de dérive génétique ? Que les flux de gènes entre populations disjointes sont efficaces ? Que les espèces occidentales ont subi une plus forte dérive génétique que les orientales ?

- A contrario, certains conifères à large aire de répartition comme les pins thermo-méditerranéens ont une diversité intra-population très faible. Est-ce le résultat d'une forte dérive génétique, exceptionnelle dans ce

groupe ?

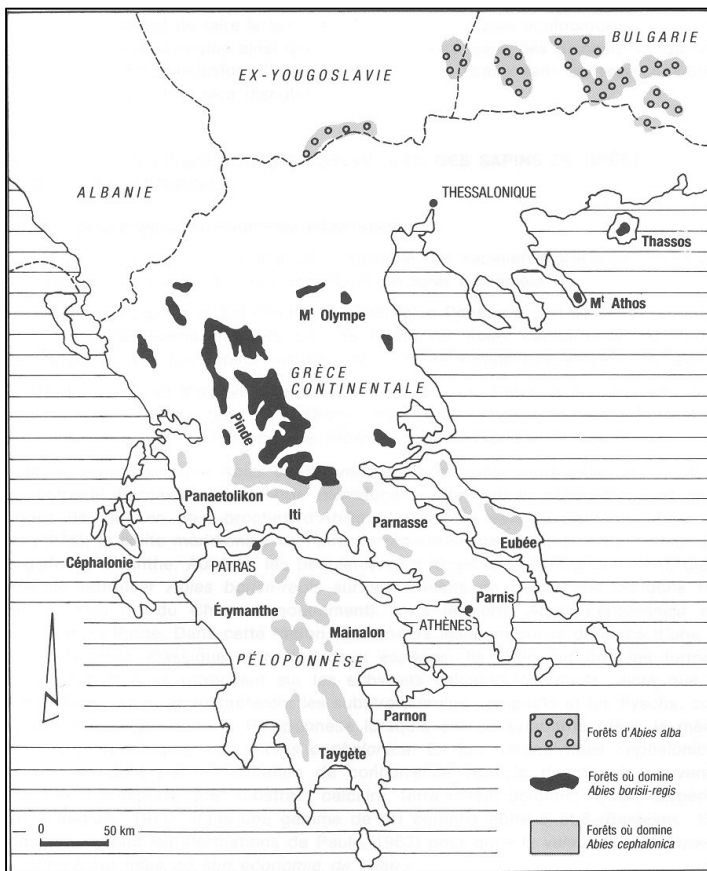
- Les conifères méditerranéens à large aire de répartition ont en général une forte diversité inter-populations. Peut-on supposer là encore un rôle de la fragmentation ? Cette fragmentation est-elle le fait de barrières aux flux de gènes ou d'adaptations locales à des

conditions de milieu très contrastées ?

Je présente ci-dessous quelques éléments de réponse possibles à ces questions, ayant trait à l'histoire des populations à l'échelle quaternaire, à l'effet du milieu méditerranéen, au rôle de l'homme et à la biologie des espèces.

Encadré 1 - La forte biodiversité génétique des conifères méditerranéens : le sapin de Grèce.

Le sapin de Grèce regroupe deux entités taxonomiques (*Abies cephalonica* Loud et *A. borisii regis* Mattfeld) qui se succèdent du sud vers le nord de la Grèce. Il colonise les montagnes entre 1000 et 2000 m d'altitude sur au moins 200 000 ha. L'aire de répartition d'*Abies cephalonica* est sous bioclimat méditerranéen. Elle est assez disjointe et certaines populations se trouvent en situation de marginalité géographique (insularité ou montagne isolée). Elle est considérée comme susceptible d'être vulnérable par l'Union Internationale pour la Protection de la Nature (IUCN, catégorie LR/nt). Le sapin de Grèce a été introduit en région méditerranéenne française pour la diversification des essences de reboisement. Il peut constituer des peuplements naturalisés aux étages méso-méditerranéen supérieur, supra-méditerranéen et montagnard-méditerranéen, sur tous types de substrats (ref 61).



Le sapin de Grèce est un bon exemple de la forte biodiversité génétique qui fait l'originalité des conifères méditerranéens. Il présente à la fois une très forte diversité intra-population ($H_e = 0,22 - 0,30$) et une forte structuration géographique ($G_{st} = 10 - 20\%$). La biodiversité intra-population est particulièrement élevée dans les îles et dans certains massifs montagneux, qui pourraient correspondre aux (nombreux) refuges glaciaires de l'espèce. Dans les îles orientales, des flux de gènes interspécifiques avec les sapins de Turquie ont sans doute été facilités par les fluctuations quaternaires du niveau de la mer Egée. Les peuplements du nord de la Grèce (*Abies borisii regis*) sont eux, à l'évidence, issus d'une dynamique d'hybridation post glaciaire avec le sapin pectiné (ref 27, ref 29).

La diversité adaptative du sapin de Grèce est aussi très marquée (ref 31-35). En Grèce continentale et dans le Péloponnèse, la variabilité de caractères comme le débourrement végétatif et la croissance est clinale traduisant une adaptation à des conditions de milieu variant progressivement avec la longitude. Il en va tout autrement des populations insulaires ou isolées de la côte orientale, qui présentent

des caractéristiques originales : un débournement précoce, une croissance plus faible et une capacité à germer et croître dans des milieux de forte pression osmotique, traduisant une adaptation très marquée à la sécheresse (ref 28). Ces populations, soumises à une forte pression anthropique (zones touristiques ou de développement urbain), présentent des attributs adaptatifs évidents qui pourraient être valorisés (plantations conservatoires *ex-situ* par exemple) dans la perspective de l'accroissement des températures et de l'aridité prévus par le changement climatique global.

Le sapin de Céphalonie fait partie des 51 essences forestières soumises à la réglementation européenne (directive 1999/105/CE) concernant la commercialisation des matériels forestiers de reproduction (MFR). A ce titre, les MFR recommandés pour les opérations de boisement artificiel dans le sud de la France proviennent d'un massif du nord du Péloponnèse, le Mainalon, qui a fait la preuve d'une adaptation supérieure aux autres régions de Grèce pour les conditions françaises (ref 61-62). A terme (vers 2010), elles pourront être récoltées dans un verger à graines composé de descendants de ces peuplements, et installé à St Lambert sur les plateaux du Vaucluse.

2.3- Les facteurs responsables de la biodiversité génétique originale des conifères méditerranéens

2.3.1- Le rôle du climat quaternaire : beaucoup de refuges glaciaires et peu de dérive

Les alternances climatiques quaternaires ont durablement affecté la biodiversité. De très nombreuses espèces ont disparu et celles qui ont survécu ont eu à subir de grandes modifications de leur répartition spatiale. Au cours des épisodes les plus froids, les espèces ont migré dans des zones refuges correspondant à leurs conditions écologiques, à partir desquelles elles ont recolonisé de nouveaux territoires au fur et à mesure de l'amélioration climatique (Hewitt 2000). Ces migrations vers et depuis les refuges ont eu lieu à une périodicité de l'ordre de 100 000 ans au cours du Quaternaire. Parce que les espèces végétales sont limitées dans leur capacité de migration, le nombre et la taille des refuges glaciaires, notamment ceux du dernier cycle glaciaire, ont affecté durablement leur diversité génétique, par le jeu de la fragmentation, agissant sur les tailles de population et les mécanismes de migration et de dérive génétique (encadré 2).

Il faut supposer que la vision « tempérée » qui explique la structuration de la diversité intra-population en Europe par l'existence de peu de refuges avec perte de diversité au cours de la recolonisation, puis hybridation après convergence des routes de recolonisation (Petit et al. 2003), ne s'applique pas en région méditerranéenne. Une des raisons pour que ce modèle ne s'applique pas est l'histoire quaternaire des formations végétales en région méditerranéenne. On supposera que la recolonisation post-glaciaire des espèces méditerranéennes est concomitante de celle des espèces tempérées (de Beaulieu, comm. pers.). Peut-être ont-elles migrées à partir de zones refuges plus thermophiles, mais on supposera de même que cela n'aura pas eu d'incidence génétique, par exemple par l'apparition de nouveaux allèles. Faut-il alors supposer que les refuges des espèces méditerranéennes ont été plus nombreux et contenant des tailles de population plus larges que celles des espèces tempérées ?

C'est ce que laisse supposer l'histoire climatique quaternaire. Au cours du Quaternaire, la Méditerranée occidentale semble avoir été exposée à des épisodes climatiques assez sévères, notamment froids et

arides (Sanchez Goni et al. 2002, van Andel 2002), qui n'ont pas existé en Méditerranée orientale. De tels événements ont pu forcer les espèces à migrer et trouver refuge plus au sud, dans des espaces vitaux réduits, en Méditerranée occidentale. Ces conditions de fragmentation, associées à des disparitions et des réductions de taille de population, sont classiquement associées à une réduction de la diversité dans les populations (dérive génétique, consanguinité) et à de la structuration entre populations si l'effectif de chaque population est suffisamment petit (Young et al. 1996). Les réductions de taille de ces populations ont du être considérables, ou la recolonisation n'a du se faire qu'à partir d'un très petit nombre de semenciers. Les simulations de F. Sagnard (ref 71) montrent en effet que seules des tailles efficaces très faibles ont un réel effet négatif sur la diversité intra-population. La longévité des arbres forestiers constitue sans doute un effet tampon efficace sur les crises démographiques et les effets de fondation (Austerlitz et al. 2000).

En région méditerranéenne orientale, les conditions climatiques étaient beaucoup plus clémentes. Des refuges glaciaires de grande taille auront pu exister, limitant la perte de diversité par dérive. Que ce soit du côté oriental ou du côté occidental, la différenciation entre populations est assez semblable, indiquant l'existence de plusieurs refuges. La forte différenciation moyenne des conifères à distribution périméditerranéenne renforce l'hypothèse de l'existence de plusieurs refuges glaciaires, indépendamment dans les deux parties de la Méditerranée, par opposition à une hypothèse de recolonisation à partir des seuls refuges orientaux. Par ailleurs, les niveaux de différenciation entre taxons est et ouest méditerranéens d'un même genre (regroupement d'espèces au sein de complexes d'espèces) sont tels que l'hypothèse d'une spéciation amorcée dès les premiers cycles glaciaires quaternaires est très probable. L'utilisation de phylogénies de gènes permettrait de le tester.

Dans le genre *Pinus* où tous les étages bioclimatiques possèdent des représentants, il est intéressant de constater que la diversité

intra-population la plus faible se rencontre chez les taxons les plus thermophiles. Ceux-ci pourraient avoir plus souffert des climats glaciaires quaternaires que les espèces mésophiles et montagnardes. Leurs exigences écologiques thermophiles leur auront imposé des migrations plus lointaines et des goulots d'étranglements démographiques plus forts, conduisant à de fortes dérives génétiques, et une très faible diversité génétique intra-population. Cette faible diversité est surtout marquée en Méditerranée occidentale. Elle est atténuée en Méditerranée orientale, et encore moins marquée en Californie où certains pins thermophiles sont aussi représentés. Outre le climat plus sévère en Méditerranée occidentale, l'absence de ponts terrestres nord-sud pourraient avoir accentué cette perte de diversité. En effet, s'il existe un continuum continental depuis la Californie vers l'Amérique Centrale, et depuis la Méditerranée orientale vers le Moyen Orient, la mer Méditerranée représente une barrière infranchissable pour les populations du rebord septentrional de la Méditerranée occidentale.

La biodiversité génétique originale des conifères méditerranéens peut être expliquée si l'on suppose qu'elle résulte de la présence d'un nombre plus conséquent de refuges glaciaires efficaces, et de plus grande taille, que ne le laisse supposer le « modèle européen » de recolonisation post-glaciaire (Petit et al. 2003). Seule une petite partie des refuges du « modèle méditerranéen » a été efficace pour la recolonisation post glaciaire européenne (figure 2.10). Les refuges ouest-méditerranéens donnent une bonne idée du type de refuge qui a contribué à la

recolonisation européenne. Ce sont les refuges situés sur les marges les plus septentrionales qui ont statistiquement eu le plus de chance de recoloniser l'Europe. L'exemple ouest-méditerranéen nous indique que c'étaient justement ceux qui avaient le plus de chance d'avoir une diversité intra-population faible : situés dans des conditions plus défavorables (froid, sécheresse) que les refuges plus méridionaux, ils ont été plus affectés par la dérive liée aux effets de goulots d'étranglement démographiques. Si les espèces européennes qui possédaient des refuges tout le long du nord du bassin méditerranéen ont une biodiversité génétique intra et inter-populations plus réduite que celle des espèces circumméditerranéenne actuelles, c'est que seul un petit nombre de refuges (les refuges efficaces) a du participer à la recolonisation post glaciaire, quelques uns des plus nordiques possédant une faible diversité intra-population.

Les hot spots de diversité (Quézel et Médail 2003), où l'endémisme et la diversité spécifique sont particulièrement élevés, pourraient constituer les emplacements les plus probables des refuges et micro-refuges méditerranéens.

L'hypothèse d'un modèle glaciaire méditerranéen comportant un plus grand nombre de refuges, de taille variable selon la longitude, pourrait être testée par simulation, puis validée sur de nouveaux groupes taxonomiques. L'intérêt de l'acquisition de nouvelles données génétiques et paléoécologiques en région méditerranéenne, et notamment dans les hot spots, reste très élevé dans cette perspective.

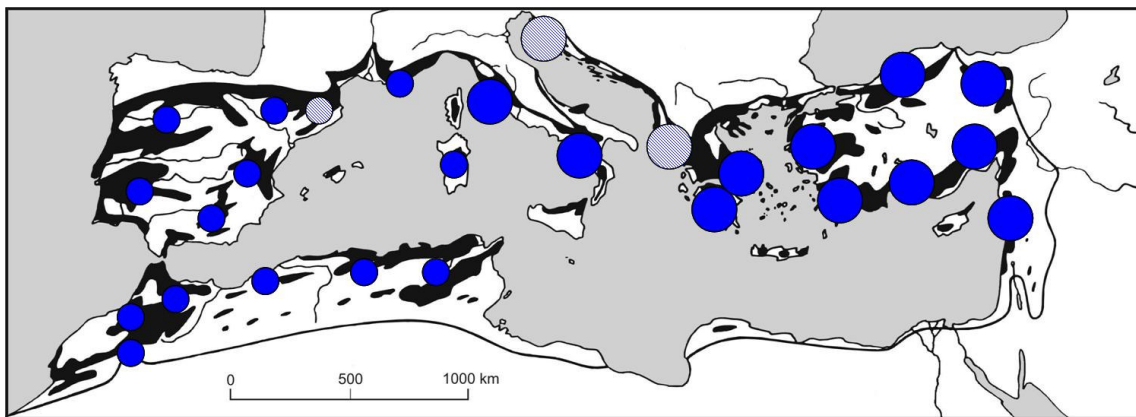


Figure 2.10- Parmi les nombreux refuges glaciaires méditerranéens à l'origine de la biodiversité actuelle, seuls un petit nombre parmi les plus septentrionaux (en hachuré) sont le point de départ d'une recolonisation européenne efficace. L'emplacement des refuges est hypothétique, la taille des cercles les représentant est proportionnelle à la diversité génétique intra-population.

2.3.2- Le rôle du climat quaternaire : les refuges glaciaires et l'hybridation

L'hybridation se définit comme la capacité que possèdent deux individus ou groupes d'individus à obtenir une descendance sexuée, alors qu'ils sont issus de populations différenciables sur la base d'au moins un caractère héréditaire (Arnold 1997). Classiquement, la notion d'hybridation est utilisée pour indiquer un échange de gènes entre espèces différentes.

Etudier l'hybridation a depuis longtemps motivé les biologistes pour au moins trois raisons importantes. Tout d'abord, c'est un phénomène extrêmement répandu dans le monde vivant, surtout chez les plantes. Plus de 50% des angiospermes seraient issues d'hybridation (Arnold 1997), mais certaines familles sont plus prédisposées que d'autres à former et maintenir des lignées évolutives d'origine hybride (Ellstrand et al. 1996). L'hybridation peut donc être l'une des causes de l'apparition de nouveautés évolutives et de la création de nouvelles lignées phylogénétiques, lorsqu'elles présentent un avantage adaptatif par rapport à leurs parents (Barton 2001), notamment lors de l'apparition de nouvelles conditions écologiques (Rieseberg et al. 2003). L'hybridation est donc un outil de choix en biologie de l'évolution et en systématique. Plus l'hybridation entre taxons est facilement réalisée, plus leur proximité phylogénétique sera grande (ref 13). L'hybridation représente enfin un outil pertinent en biologie de la reproduction pour étudier les mécanismes qui limitent les flux de gènes au cours de la spéciation.

L'hybridation entre espèces voisines se réalise plus facilement chez certaines familles de plantes parce que l'évolution des organes reproducteurs ne paraît pas être la cible principale de la spéciation. Par exemple chez les ligneux allogames, l'isolement reproducteur ne semble devoir être atteint qu'après des millions d'années d'allopatricité. Ainsi, séparés depuis l'ouverture de l'Océan Atlantique il y a environ 65 millions d'années, noyers eurasiatiques et américains ne sont plus capables de se croiser, à quelques très rares exceptions près. Seules quelques familles hybrides sont aisément obtenues actuellement en France en pollinisation libre en verger. Malgré plusieurs années d'essais répétés de croisements contrôlés dans le cadre de deux programmes européens successifs, nous n'avons jamais réussi à obtenir facilement, et

de manière répétée, de nouvelles combinaisons hybrides. La situation est identique pour les conifères. Ainsi, sapins euro-méditerranéens et sapins américains ne s'hybrident pas, alors que les sapins euro-méditerranéens, issus de la plus récente dynamique quaternaire, sont eux parfaitement inter-fertiles (Kormutak 1985). De même, les cèdres méditerranéens et himalayens présentent eux aussi un isolement reproducteur, qui n'existe pas au sein des cèdres méditerranéens issus d'une dynamique évolutive quaternaire (ref 13). Les exemples d'absence de barrière reproductrice sont donc très fréquents chez certains genres (ou sections de genres) de conifères, pour lesquels la pertinence d'une nomenclature taxonomique spécifique trop restrictive peut parfois être raisonnablement posée (10 espèces d'*Abies* ?).

L'hybridation est un mécanisme efficace pour augmenter la diversité génétique intra-population. Il est par exemple à l'origine de la diversité intra-population élevée des populations d'Europe du Nord (par rapport aux populations des mêmes espèces en Europe Centrale), aux extrémités convergentes des différentes voies de recolonisations holocènes (Petit et al. 2003). Les distances de recolonisation ont été beaucoup plus courtes pour les conifères méditerranéens, et à partir de plus nombreux refuges, probablement non isolés (voir ci-dessus). La limite septentrionale de leur aire de répartition a pu être contrainte par la présence de taxons aux exigences écologiques proches, mais plus mésophiles, ayant déjà recolonisé les niches écologiques disponibles à partir de refuges plus septentrionaux (par exemple, le sapin de Céphalonie bloqué par la reconquête du sapin pectiné). L'hybridation intraspécifique résultant de la rencontre de voies de migration différentes, comme en Europe du Nord, a sans doute été peu fréquente en Méditerranée. Par contre, la probabilité d'échange de gènes entre taxons phylogénétiquement proches, a sans doute été forte dans les zones refuges, ou à la jonction entre front de recolonisation et aire refuge pour deux taxons différents. J'ai pu étudier au moins un cas où l'hybridation peut expliquer une partie de la forte diversité génétique intra-population des conifères méditerranéens, et j'en présenterai un autre issu de données de la littérature.

Chez les sapins méditerranéens, les descendances hybrides présentent en général

une vigueur supérieure à celle de leurs parents (ref 56). Le sapin du Roi Boris (*Abies borisii regis*) est considéré comme un hybride naturel entre *A. alba* et *A. cephalonica* (ref 33). Il occupe, en Grèce centrale et septentrionale, une zone géographique intermédiaire entre ces

deux espèces. La figure 2.11 représente les valeurs d'hétérozygotie (isozymes) observées par population en fonction de la latitude, donc d'une augmentation de la probabilité d'un échange de gènes entre *Abies cephalonica* et *A. alba* (ref 27, ref 29), Parducci et al. 2001b).

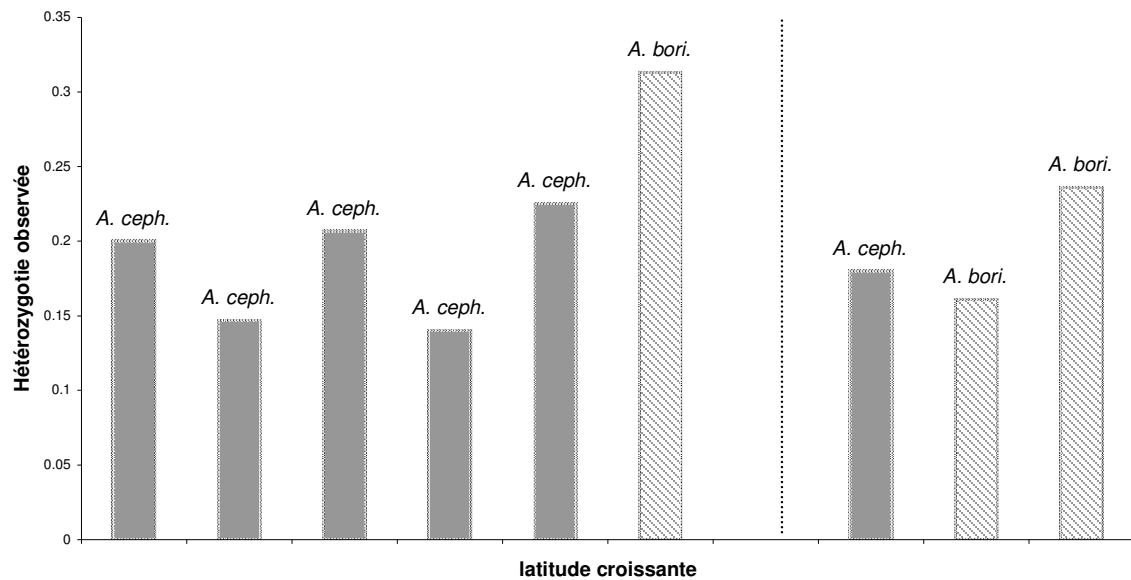


Figure 2.11- Evolution de la diversité génétique intra-population en fonction de la latitude chez les sapins de Grèce *Abies cephalonica* et *A. borisii regis*. A gauche, données issues de Fady et Conkle 1993 (ref 27) et à droite, données issues Parducci et al. (2001b).

Pour chacun des deux jeux de données présentés, la probabilité de rencontre de deux pools génétiques différents par hybridation (l'obtention du taxon *A. borisii regis*) augmente généralement la diversité génétique intra-population. Parducci et al. (2001a) montrent en utilisant les microsatellites chloroplastiques que le taxon hybride *A. borisii regis* possède bien à la fois des haplotypes exclusifs d'*A. cephalonica* et d'*A. alba*. Ce même travail montre que des haplotypes communs existent entre *Abies alba* et *A. numidica*. Les échanges de gènes par le pollen ne sont pas rares chez les arbres, même lorsqu'ils ne sont pas phylogénétiquement très proches (par exemple Belahbib et al. 2001). C'est ce qui pourrait expliquer pourquoi le sapin de Numidie, espèce de Méditerranée occidentale, occupant une faible surface en Algérie, n'a pas une diversité génétique intra-population aussi réduite que celle d'*A. pinsapo*

(annexe 1 et Parducci et al. 2001a).

Le complexe spécifique Pin Alep / Pin brutia peut aussi illustrer le rôle que l'hybridation a pu jouer pour la diversité intra-population en région méditerranéenne. Ces deux taxons ont une aire de répartition différente, l'un oriental (*P. brutia*), l'autre occidental (*P. halepensis*) de part et d'autre de la Méditerranée. Leur hybridation est possible, dans le seul sens d'un transfert de gènes depuis *Pinus halepensis* vers *P. brutia* par le pollen (Bucci et al. 1998). La figure 2.12 montre que la diversité intraspécifique (estimée à partir de la diversité haplotypique de microsatellites chloroplastiques, Bucci et al. 1998) est maximale dans les zones de latitude correspondant à la Mer Egée, à la limite est/ouest de l'aire de répartition de chacun des deux taxons. Cet « excès » de diversité pourrait être dû à l'existence de gènes introgressés. Des hybrides naturels ont été

détectés dans cette région (références dans Bucci et al. 1998, observation personnelle à Lesbos).

Sans que ce soit une spécificité méditerranéenne, l'hybridation (au cours de la

recolonisation, dans les refuges glaciaires) est un processus qui peut expliquer la forte diversité génétique de certains conifères méditerranéens.

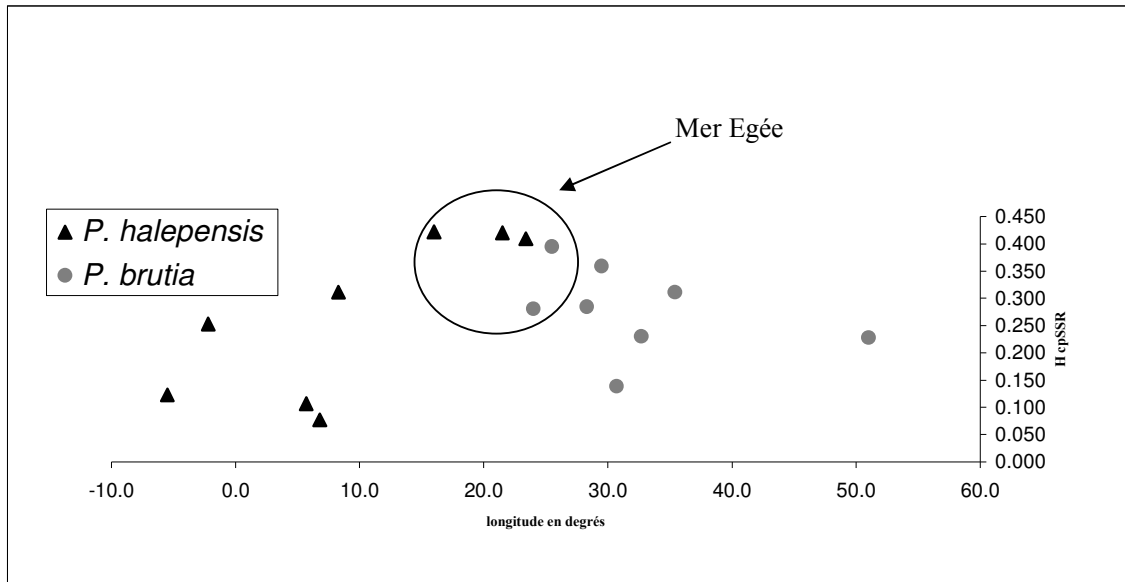


Figure 2.12- La diversité génétique moyenne intra-population chez le complexe d'espèces pin d'Alep / pin brutia est maximale à la jonction de leurs aires de répartition en mer Egée.

2.3.3- Le rôle de l'histoire holocène : barrières géographiques et flux de pollen.

La dynamique climatique quaternaire constitue un modèle satisfaisant pour expliquer la forte diversité des conifères méditerranéens. D'autres processus, ont-ils aussi pu intervenir, et notamment au cours de la recolonisation holocène ? Sélection et limitation des flux de gènes, dont on sait qu'ils affectent aussi bien la diversité intra-population que la structuration entre populations (Le Corre & Krémer 2003), ont-ils pu jouer un rôle important en région méditerranéenne ?

Le biotope méditerranéen est caractérisé par de fortes contraintes de milieu (Blondel & Aronson 1999), dont deux catégories au moins peuvent avoir un effet sur la diversité génétique : (1) géographique (barrières montagneuses, relief tourmenté, insularité) et (2) écologique (substrats variables localement, réserve en eau variable, microclimats, populations de prédateurs et parasites). Les barrières géographiques (1) peuvent conduire à une restriction accrue des flux de gènes entre populations et favoriser leur différenciation par dérive génétique. Des contraintes écologiques

(2) très divergentes vont induire des pressions de sélection accrues sur les populations. Cette sélection, agissant sur les gènes adaptatifs, pourra aussi affecter la diversité intra et inter-populations des gènes neutres (Le Corre et Krémer 2003).

Quels sont les arguments qui permettent d'envisager un rôle des barrières géographiques ou écologiques sur la biodiversité des populations de conifères méditerranéens, et notamment leur structuration spatiale ?

En Europe, au sein d'une même espèce ou d'un même complexe d'espèces, la structuration génétique spatiale des populations méditerranéennes (en marge de l'aire de répartition principale) est toujours plus grande que celle des populations tempérées du centre de l'aire, et ce aussi bien dans la partie occidentale qu'orientale du bassin méditerranéen. C'est par exemple ce que l'on observe (annexe 1) chez *Abies alba* (populations de France méditerranéenne par rapport aux populations tempérées), chez

Pinus nigra (populations de *P. n. dalmatica* en Croatie par rapport à *P. n. nigra* en Europe) et chez *Pinus sylvestris* (populations d'Espagne par rapport à celles du nord de l'Europe). Il en va de même pour le hêtre par exemple, dont les populations d'Espagne, de Corse et des Balkans montrent une structuration génétique (isozymes) entre populations significativement plus grande que celle des populations médio-européennes ou nordiques (Comps et al. 2001). Une telle structuration peut effectivement être produite par la sélection ou la restriction des flux de pollen du fait de barrières géographiques. Un argument en faveur de la sélection a trait à ce qui est observé en Californie. Région écologiquement méditerranéenne (sécheresse estivale), elle n'a pas la même histoire Quaternaire du fait de l'absence de barrière est-ouest (la Méditerranée) s'opposant aux flux migratoires. Les conifères californiens présentent bien eux aussi des structurations génétiques entre populations plus fortes qu'attendues.

Cependant, aucun de ces arguments n'est totalement convaincant en soi. La structuration génétique spatiale observée peut aussi bien avoir été produite par l'impact des glaciations quaternaires et de la recolonisation holocène, du fait de la proximité des populations méditerranéennes (et californiennes) avec les zones refuges, isolées, du dernier cycle glaciaire (voir ci-dessus). Dans les deux chapitres suivants, je vais discuter, à partir de synthèses bibliographiques et de mes propres travaux, du rôle potentiel de la restriction des flux de pollen d'une part, et de la sélection d'autre part, dans l'expression de la forte biodiversité génétique des populations de conifères méditerranéens.

Les flux de gènes entre populations d'arbres forestiers sont essentiellement dus aux échanges de gènes par le pollen (Le Corre & Kremer 2003). La complexité géomorphologique de la région méditerranéenne peut elle conduire à des restrictions significatives des flux de pollen ? Il est théoriquement possible de tester si une population est à l'équilibre migration / dérive, c'est-à-dire si son flux de gènes par le pollen est restreint ou non, lorsque l'on connaît la structuration de ses génomes d'origine maternelle, paternelle et nucléaire, comme cela est possible chez les conifères (Ennos 1994, Petit et al. 2005). Les données sur l'ADN mitochondrial, hérité maternellement chez les Pinacées (mais paternellement chez les

Cupressacées et les Taxodiacées, Petit & Vendramin 2004) ne sont que peu ou pas disponibles pour les espèces méditerranéennes.

L'existence d'une restriction récente des flux de gènes par le pollen peut cependant être testée en comparant, pour chaque taxon, la diversité génétique nucléaire à celle de marqueurs portés par le pollen. Si la géomorphologie du bassin méditerranéen a joué, ou joue actuellement, un rôle de barrière aux flux de pollen de façon significativement plus importante qu'ailleurs, la structuration des gènes chloroplastiques transmis par le pollen sera plus forte chez les espèces méditerranéennes que dans le cas général. Chez les Pinacées et les Cupressacées, l'ADN chloroplastique est hérité de façon paternelle, par opposition au génome nucléaire hérité des deux parents et transmis par l'embryon dans les graines. Il commence à exister des données de diversité de marqueurs du génome chloroplastique, notamment les microsatellites chloroplastiques (cpSSRs) chez plusieurs espèces d'arbres forestiers méditerranéens. Les données sur la diversité de marqueurs microsatellites du génome nucléaire étant encore rares pour les espèces méditerranéennes, j'ai utilisé les données isoenzymatiques du tableau de l'annexe 1 pour comparer génomes nucléaires et chloroplastiques.

Cette comparaison fait l'objet du tableau 2.1, dans lequel les paramètres de diversité des isozymes sont identiques à ceux du tableau de l'annexe 1. Pour les cpSSRs, H_{cp} est la diversité haplotypique moyenne intra-population. H_{cp} est calculé de manière analogue à H_e pour les isoenzymes, comme la moyenne sur l'ensemble des populations des valeurs de diversité haplotypique (h) de chaque population : $h = (n/n-1)(1 - \sum p_i^2)$. Ici p_i représente la fréquence de l'haplotype i dans la population haploïde d'effectif n . Un haplotype est défini comme une combinaison des variants de taille (« allèles ») à chaque zone (« locus ») du génome chloroplastique. Une mutation de longueur du motif microsatellite à un seul des locus conduit à l'apparition d'un nouvel haplotype. La structuration spatiale entre populations (G_{st}) pour les cpSSRs est calculée de manière analogue à G_{st} pour les isoenzymes : $G_{st} = (H_t - H_s) / H_t$. Ici $H_s = H_{cp}$, la diversité haplotypique moyenne intra-population, et H_t est la diversité haplotypique totale qui ne prend pas en compte la structuration de l'échantillon en populations.

Tableau 2.1- Comparaison de la diversité intra-population (H_e et H_{cp}) et de sa structuration entre populations (G_{st}) mesurée par les isoenzymes et les microsatellites chloroplastiques (cpSSRs). Les références isozymes sont celles de l'annexe 1. Les chiffres arabes dans la colonne «Référence cpSSRs» se rapportent à mes publications, et les chiffres romains aux références du § 4.

espèce et aire	Isozymes		cpSSRs		Ratio G_{st} *	Références cpSSRs
	H_e	G_{st}	H_{cp}	G_{st}		
<i>A. cephalonica</i> Grèce	0,221	9,9%	0,990	1,25%	0,13	XCVII
<i>A. nordmanniana</i>	0,225	10,0%	0,980	0,7%	0,07	CII
<i>Abies alba</i> Europe	0,180	9,6%	0,880	13,3%	1,38	CXXXIX
<i>C. libani</i> Liban	0,263	1,8%	0,930	12,1%	6,72	ref 1
<i>C. libani</i> Turquie	0,258	2,6%	0,930	6,3%	2,42	ref 1
<i>Cedrus atlantica</i>	0,156	1,0%	0,930	3,4%	3,4	ref 1
<i>Cedrus sp.</i> Méditerranée	0,236	26,9%	0,840	33,0%	1,23	ref 1
<i>Cedrus sp.</i> Moyen Orient	0,255	14,5%	0,950	24,0%	1,66	ref 1
<i>P. brutia</i> est Médit	0,118	13,8%	0,297	28,9%	2,09	XIX
<i>P. canariensis</i>	0,125	9,1%	0,780	8,5%	0,93	XLII
<i>P. leucodermis</i>	0,123	5,4%	0,940	5,4%	1,00	CII
<i>P. pinaster</i> ouest Médit.	0,177	16,1%	0,737	25,4%	1,58	CXXXVIII
<i>P. pinea</i>	0,011	28%	0,011	20,2%	0,72	ref 2
<i>Pinus halepensis</i> Médit.	0,04	35%	0,222	30,8%	0,88	XIX
conifères	0,151	7,3%	0,800	16,5%	2,05	CII, CIII

* : ratio entre G_{st} cpSSR et G_{st} isozyme. La valeur seuil est donnée par la dernière ligne du tableau (conifères, voir texte). **En gras** : valeurs plus grandes que 2 fois le seuil ou inférieures à l'inverse de 2 fois le seuil.

Diversité intra-population : Le tableau 2.1 montre que la diversité intra-population estimée par les isozymes est plus de 5 fois plus faible que celle estimée par les cpSSRs (voir dernière ligne du tableau). Les marqueurs cpSSRs ont un nombre de variants de taille par région nucléotidique beaucoup plus élevé que les marqueurs isoenzymatiques. Ceci est dû à leur taux de mutation beaucoup plus élevé : il est estimé entre $3,2$ et $7,9 \cdot 10^{-5}$ alors que le taux de substitution dans le génome nucléaire est au mieux de $5 \cdot 10^{-8}$ chez les plantes (Provan et al. 1999). Ainsi, pour le sapin pectiné par exemple, deux cpSSRs permettent de générer plus de 90 haplotypes aussi bien à l'échelle de l'aire de répartition (Vendramin et al. 1999), et quatre une centaine d'haplotypes au niveau intra-population dans le sud de la France (ref 75). Dans le cas de *Pinus resinosa*, la diversité intra-population était quasiment nulle avec des isozymes (Mosseler et al. 1991) ; elle devient observable avec les cpSSRs ($H_{cp} = 0,543$), ce qui rend les comparaisons de la structuration inter-populations possibles et, dans ce cas, significatives ($G_{st} = 12\%$, Echt 1998). Deux cas d'exception demeurent, *Pinus torreyana* (Provan et al. 1999) et *P. pinea* (ref 2) pour lesquels les cpSSRs ne permettent pas d'observer un niveau plus élevé de variabilité que les isozymes.

Structuration entre populations : à l'équilibre migration - dérive, on s'attend, chez les plantes, à ce que la structuration entre populations mesurée par des marqueurs transmis paternellement soit égale ou un peu supérieure à la structuration mesurée par des marqueurs hérités de façon biparentale (Petit et Vendramin, 2005). Gènes chloroplastiques (hérités paternellement chez les conifères) et gènes nucléaires sont tous les deux transmis par le pollen et les graines, mais pas à la même fréquence. En effet, la taille efficace des gènes cytoplasmiques hérités d'un seul parent est la moitié de celle des gènes nucléaires. Par ailleurs, la très grande stochasticité inter-annuelle de la floraison mâle (voir plus loin) peut encore réduire la taille efficace des gènes cytoplasmiques paternels. C'est effectivement ce qui est mesuré chez les conifères. Le rapport G_{st} paternel sur G_{st} bi-parental est en moyenne de 1,4 et non significatif (Petit et al. 2005). En utilisant les seuls isozymes comme marqueurs bi-parentaux, ce rapport est de 2,05 (tableau 2.1), ce qui sera considéré comme non significatif, et comme un effet des marqueurs utilisés. Cette valeur pourra donc être considérée (tableau 2.1) comme un seuil au-delà duquel des restrictions de flux de pollen sont effectives.

Dans la plupart des cas (10 sur 14), la

valeur seuil n'est pas atteinte. Le rapport entre G_{st} chloroplastique et nucléaire des conifères méditerranéens est plus faible qu'attendu. Ce cas de figure est assez souvent observé chez les plantes (Petit et al. 2005). Il est interprété comme la manifestation de situations évolutives de non équilibre. Les gènes chloroplastiques sont haploïdes, et ont une taille de population efficace plus petite que les gènes nucléaires, ce qui leur permet d'évoluer plus rapidement vers l'équilibre mutation – dérive. A un instant donné, la différence de niveau de structuration entre les deux génomes reflétera un degré d'évolution différent vers l'état d'équilibre. Ce cas de figure s'observe notamment lorsque les aires de répartition sont grandes (Latta 2004), et il en est de même pour les espèces méditerranéennes (tableau 2.1). A cette échelle, la différence de structuration entre génome nucléaire et chloroplastique est sans doute due à l'existence de refuges isolés durant des glaciations, conduisant à des restrictions des flux de graines (qui affectent plus les gènes nucléaires que les gènes chloroplastiques). Elle a pu être accentuée par le fait que les flux de pollen ont sans doute continué d'exister entre refuges isolés. Liepelt et al (2002) ont ainsi montré que ces flux de pollen ont été possibles chez *Abies alba* et qu'ils ont conduit à une homogénéisation des populations à l'échelle de l'Europe. Ce qui a été possible chez *Abies alba* qui possède un pollen relativement lourd, a du l'être chez d'autres conifères, tous anémophiles, et a fortiori chez ceux possédant un pollen plus aérodynamique. C'est ce que semble montrer le tableau 2.1 pour le genre *Pinus* en région méditerranéenne.

Chez les sapins, le G_{st} mesuré par les cpSSRs est plus faible que chez les pins. Le G_{st} paternel d'*Abies cephalonica*, par exemple, est 7 fois plus faible que le G_{st} diploïde isoenzymatique, qui n'est par ailleurs pas particulièrement élevé pour un conifère méditerranéen. Le rapport des G_{st} chloroplastiques et nucléaires de ce sapin est 15 fois plus faible que le seuil, et 10 fois plus faible que l'espèce de référence tempérée du genre *Abies*, le sapin pectiné. Une telle différence peut signifier une rupture d'équilibre récent, l'existence d'un flux de pollen récent, intense entre populations qui étaient précédemment isolées. La dynamique de recolonisation de ce genre, amorcée depuis le début du 20^{ème} siècle sur le revers nord de la Méditerranée à la suite de l'abandon des pratiques pastorales et agricoles de montagne,

pourrait en être la cause. Cette hypothèse reste à explorer plus en détail, au fur et à mesure de la disponibilité de nouveaux résultats, le tableau 2.1 ne présentant que deux cas d'espèces.

Chez les cèdres, à l'inverse, le rapport entre G_{st} paternel et bi-parental est plus grand que le seuil calculé pour les conifères en général. C'est l'indication d'une restriction significative des flux de pollen. Cette restriction est sans doute relativement récente. Elle n'apparaît pas lorsque toutes les espèces de cèdres sont artificiellement regroupées en un seul taxon méditerranéen ou moyen oriental, niveau de regroupement dont la structuration traduit bien des effets à long terme, holocènes voire quaternaires. La restriction des flux de pollen est particulièrement marquée chez les peuplements forestiers de cèdre au Liban, sans doute en relation avec une forte fragmentation liée à des pratiques de déforestation millénaires (Talhok et al. 2001) dans ce pays. Elle est aussi marquée en Afrique du Nord où la déforestation et le pâturage sont intenses (Quézel & Médail, 2003).

Une autre approche peut être envisagée pour tester l'existence d'une restriction récente des flux de gènes par le pollen en comparant, pour un même taxon, la structuration de ses populations méditerranéennes et de celles situées hors de la région méditerranéenne sur la seule base de marqueurs portés par le pollen. De même que ci-dessus, si la région méditerranéenne impose un effet de barrière aux flux de pollen, les populations méditerranéennes seront plus structurées que les populations hors de la région méditerranéennes. Peu de données sont actuellement disponibles pour ce type de conifère à large aire de répartition euro-méditerranéenne. L'analyse de Vendramin et al. (1999) sur le sapin pectiné en Europe, basée sur des distances génétiques calculées à partir de données cpSSR, présente quelques cas de groupes de populations géographiquement proches en conditions méditerranéennes (Corse, Calabre) et hors conditions méditerranéennes (Vosges, Pologne). Là encore, les groupes méditerranéens ne présentent pas de structuration génétique entre populations plus marquée que les autres. Mais ceci est peut être le cas particulier du genre *Abies* (voir ci-dessus). Acquérir des données supplémentaires reste une fois encore nécessaire pour tester le rôle des flux de pollen dans la structuration spatiale de certains

conifères méditerranéens.

En conclusion, la forte structuration géographique de la diversité génétique des conifères méditerranéens, notamment les espèces orientales et à large aire de répartition, ne trouve pas d'explication générale liée à une marginalisation accrue sous l'effet des barrières géographiques en région méditerranéenne. Comme pour les espèces tempérées, les flux de pollen semblent avoir été un vecteur d'homogénéisation puissant à l'échelle de l'Holocène. Chez certains genres,

une perturbation des flux de gènes par le pollen est observable. Chez les sapins méditerranéens, des dynamiques de recolonisation récentes peuvent s'être mises en place et conduire à de très importants flux de pollen. Chez les cèdres, à l'inverse, et notamment en Afrique du Nord et surtout au Liban, il existe une forte restriction contemporaine des flux de pollen, traduisant sans doute la forte fragmentation de ces forêts sous l'effet de déboisements récurrents.

Encadré 2 - Structuration géographique et marginalité : le sapin pectiné.

Le sapin pectiné, *Abies alba* Mill est une essence « clef de voûte » de l'étage montagnard tempéré humide en Europe. Sa structure génétique actuelle à l'échelle de l'aire s'explique par la présence de 3 zones refuges glaciaires principales (Pyrénées, Apennins, Balkans) ayant diversement contribué à la recolonisation holocène. La plus grande variabilité génétique observée dans les Alpes Centrales est le résultat d'un contact récent entre voies de recolonisation différentes (Konnert & Bergmann 1995, Vendramin et al. 1999, Liepelt et al. 2002). Le modèle de recolonisation européen développé par Petit et al. (2003) s'applique parfaitement aux populations médio-européennes de cette espèce (voir figure ci-contre, d'après Hewitt 1999).

En région Provence Alpes Côte d'Azur, à la limite sud-occidentale de sa répartition alpine, le sapin pectiné couvre moins de 20 000 ha, alors qu'il occupe 0,6 millions d'ha en France. Ces forêts méridionales constituent 3 groupes phyto-écologiques distincts sur la base de leur composition floristique et de leur variabilité terpénique (ref 16). Le sapin pectiné est aussi présent en Corse, où il constitue un quatrième groupe phyto-écologique d'affinité méditerranéenne (ref 80). L'ensemble de ces peuplement a une

origine phylogénétique commune, sans doute antérieure à la recolonisation post glaciaire à partir de refuges italiens (ref 19). Les peuplements continentaux les plus méridionaux constituent le groupe sub-méditerranéen, contenant des forêts se développant dans des conditions marginales pour le sapin. Ces peuplements sont caractérisés par une plus faible diversité génétique isoenzymatique (au Ventoux par exemple, $H_e = 0,124$, ref 19), traduisant un phénomène de dérive génétique, récent, favorisé par une dynamique de recolonisation après des siècles d'activités anthropiques (figure ci-contre), dans laquelle le nombre de semenciers efficaces peut être faible et conduire à une proportion élevée de descendants autofécondés (ref 71). Ces peuplements ne montrent pas d'adaptation particulièrement accrue à la sécheresse, par exemple, mais une très grande variété de stratégies individuelles : 80 à 90% de la variance du caractère de survie sans arrosage en pépinière se situe entre individus d'une même population (ref 79). Une telle variabilité individuelle tend à montrer que la sélection agit à l'échelle micro-géographique, favorisée par la grande variabilité locale du système de reproduction.



2.3.4- Le rôle de l'histoire holocène : contraintes écologiques et sélection.

Diversité neutre et diversité adaptative sont assez généralement corrélées (Reed & Frankham 2001). Cette corrélation reste en moyenne assez faible (Latta 2004). La raison essentielle en est que la diversité neutre est affectée par la dérive génétique et la taille des populations, alors que la variance génétique additive des caractères liés au succès

reproducteur est dépendante de la sélection (Reed & Frankham 2001). Si les populations actuelles ont subi des goulots d'étranglement démographiques sous l'effet de fortes pressions de sélection, leur diversité génétique neutre pourra en être affecté, dérive et sélection agissant alors dans le même sens (Latta 2004). Les simulations de Le Corre &

Kremer (2003) montrent que les plus fortes valeurs de différenciation (neutre) sont obtenues en situation de forte sélection divergente entre populations, alors que de fortes valeurs de diversité intra-population sont obtenues lorsque la sélection stabilisatrice est faible, de manière assez indépendante de la sélection diversifiante entre populations. La région méditerranéenne, avec sa géographie tourmentée, ses sols contrastés et ses climats variés et irréguliers (Blondel & Aronson 1999), peut elle ainsi avoir induit une augmentation de la diversité génétique sous

l'effet d'une sélection différentielle, et ce de façon plus marquée que pour des espèces soumises à un climat et une géographie moins contrastés ? La forte variabilité des conditions de milieu à l'intérieur même des populations, peut elle avoir conduit à la présence d'une plus forte diversité intra-population chez les espèces méditerranéennes ? L'effet de la sélection naturelle sur la biodiversité génétique en région méditerranéenne peut être testée par deux types de mesures aux niveaux intra et inter-populations.

2.3.4.1- Le niveau inter-populations : l'approche G_{st} – Q_{st} .

L'hypothèse de l'émergence d'une différenciation entre populations sous l'effet de la sélection peut être testée en comparant la structuration spatiale de la diversité génétique mesurée par les marqueurs neutres et les caractères adaptatifs. La structuration entre populations est en général plus forte pour les caractères adaptatifs que pour les marqueurs neutres, ce qui est attribué à l'importance des effets de la sélection diversifiante par rapport aux phénomènes de dérive (Latta 2004). Pour un même niveau de flux de gènes entre populations, un accroissement de la sélection diversifiante aura tendance à augmenter la structuration entre populations pour les caractères adaptatifs par rapport aux marqueurs neutres (Le Corre & Kremer 2003). C'est ce que l'on devrait observer chez les taxons méditerranéens en comparaison avec les espèces tempérées pour valider l'hypothèse d'un important effet sélectif diversifiant dû à la variabilité écologique en région méditerranéenne.

La structuration de la variabilité adaptative se mesure de manière comparable à celle de la diversité neutre. Nommée Q_{st} par analogie au G_{st} , elle se calcule de la façon suivante : $Q_{st} = \text{var}_{\text{inter}} / (2\text{var}_{\text{intra}} + \text{var}_{\text{inter}})$, où « var » représente la variance génétique additive et « inter » et « intra » les niveaux inter- et intra-population (Merilä & Crnokrak

2001). Q_{st} et G_{st} mesurent donc la part de la diversité génétique totale attribuable à la structuration en sous populations dans le cas de caractères adaptatifs et neutres, respectivement. Le calcul de Q_{st} nécessite de pouvoir différencier les contributions génétique et environnementale dans l'expression d'un caractère. Des dispositifs expérimentaux qui comparent les performances de populations représentées par des familles de demi-frères sont bien adaptés pour cette estimation (Latta 2003).

Le tableau 2.2 reprend des valeurs de diversité allozymique et adaptative que j'ai pu trouver dans la littérature, ou calculer moi-même au cours de mes recherches (*A. alba* sud de la France, *A. cephalonica*). La plupart du temps, pour un taxon donné, les estimations de G_{st} et Q_{st} sont issues d'études différentes, effectuées à des échelles spatiales différentes (par exemple aire de répartition et région particulière). Or, les valeurs de G_{st} et Q_{st} augmentent avec la surface d'échantillonnage pour une même espèce (Howe et al. 2003), ce qui ne semble cependant pas, *in fine*, apporter de biais particulier à leur comparaison (Latta 2004). Si les données bibliographiques comparant diversité adaptative et neutre sont de plus en plus fréquentes dans la littérature, les espèces méditerranéennes restent cependant rarement représentées.

Tableau 2.2- Comparaison de la structuration spatiale de la diversité adaptative et neutre (locus enzymatiques) chez les arbres forestiers hors et dans la zone méditerranéenne. Les chiffres arabes dans la colonne «Référence» se rapportent à mes publications, et les chiffres romains aux références du § 4.

Espèce	Caractère	G _{st}	Q _{st}	Référence
<i>Larix laricina</i>	histoire de vie	0,050	0,490	LXXX
<i>Larix occidentalis</i>	histoire de vie	0,086	0,490	LXXX
<i>Picea glauca</i>	histoire de vie	0,035	0,360	LXXX
<i>Picea sitchensis</i>	histoire de vie	0,079	0,290	LXXX
<i>Pinus contorta</i>	morphologie	0,019	0,120	LXXXI
<i>Pinus sylvestris</i>	histoire de vie	0,020	0,364	LXXXI
<i>Pseudotsuga mensiezii</i>	histoire de vie	0,022	0,420	LXXX
<i>Quercus petrea</i>	histoire de vie	0,025	0,310	LXXXI
<i>Salix viminalis</i>	multi-caractère	0,041	0,070	LXXXI
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	multi-caractère	0,097	0,180	LXXX
Moyenne des taxons non méditerranéens		0,047	0,310	
<i>Abies alba</i> sud France	résistance sécheresse :	0,032	0,070	ref 16
<i>Abies alba</i> sud France	débourrement	0,032	0,110	ref 16
<i>Abies alba</i> sud France	hauteur	0,032	0,170	ref 16
<i>Abies alba</i> sud France	élongation annuelle	0,032	0,110	ref 16
<i>Abies cephalonica</i>	débourrement	0,099	0,100	ref 61, ref 31
<i>Abies cephalonica</i>	hauteur totale	0,099	0,170	ref 61, ref 32
<i>Abies cephalonica</i>	élongation annuelle	0,099	0,185	ref 61, ref 34
<i>Cedrus atlantica</i>	hauteur totale	0,010	0,061	XLIV
<i>Pinus brutia</i>	histoire de vie	0,140	0,250	LXXX
<i>Pinus pinaster</i>	histoire de vie	0,160	0,185	LXII
Moyenne des taxons méditerranéens		0,088	0,141	

De nombreuses données du tableau 2.2 sont issus de deux articles de synthèse de Merilä & Crnokrak (2001) et McKay & Latta (2002). Ces travaux, regroupant des données issues des règnes animaux et végétaux, montrent que la structuration neutre (G_{st}) et la structuration adaptative (Q_{st}) sont faiblement, mais significativement, corrélées. C'est ce qu'observent aussi Lynch et al. (1999) sur 10 espèces animales et végétales appartenant à des groupes phylétiques très différents. Cette corrélation est attendue pour des petites tailles de population (Krémér 1994), par exemple dans le cas de populations ayant subi un ou plusieurs bottlenecks (comme lors des oscillations climatiques quaternaires).

Les travaux de Merilä & Crnokrak (2001) et McKay & Latta (2002) montrent aussi que Q_{st} est quasiment toujours plus grand que G_{st}, indiquant que la sélection diversifiante entre populations joue un rôle plus important que les flux de gènes dans la différenciation. Ils en concluent que la distance géographique peut être le facteur explicatif de cette structuration, une grande distance favorisant à la fois l'isolement (donc la dérive), et l'apparition de conditions de milieux différentes (donc une sélection diversifiante entre populations). La

différence moyenne entre Q_{st} et G_{st} calculée par Merilä et Crnokrak (2001) pour des espèces animales et végétales vaut Q_{st} - G_{st} = 0,13 à 0,15.

Pour les arbres forestiers non méditerranéens du tableau 2.2, Q_{st} - G_{st} = 0,26 (0,29 pour les seuls conifères). La corrélation observée entre Q_{st} et G_{st} (r = 0,061) est faible, et non significative. Une synthèse de Howe et al. (2003) s'intéressant au débourrement chez les arbres forestiers tempérés et boréaux montre que la différence entre le Q_{st} moyen (0,223) et le G_{st} moyen (0,054) pour ce caractère est de 0,169 (10 études), et la corrélation est de r = -0,151, non significative. Ainsi, chez les arbres forestiers, la grande différence entre Q_{st} et G_{st} indique le poids essentiel de la sélection diversifiante dans l'apparition de leur structuration génétique spatiale. La faible corrélation non significative observée entre Q_{st} et G_{st} montre que les flux de gènes qui demeurent importants n'ont pas tendance à s'opposer à la sélection diversifiante (Le Corre & Kremer 2003, Latta 2004).

Les conifères méditerranéens ont un Q_{st} plus faible que celui des autres taxons forestiers, alors qu'il n'est estimé que pour des

traits d'histoires de vie, a priori plus structurés spatialement que les caractères morphologiques (Latta 2004). La différence entre Q_{st} et G_{st} (0,053) est elle aussi plus faible (tableau 2.2). Chez *Abies cephalonica*, la différence entre Q_{st} et G_{st} varie de 0 à 0,086. Elle varie de 0,04 à 0,14 chez les populations du sud est de la France d'*Abies alba* (encadré 2). Chez les 5 espèces méditerranéennes du tableau 2.2, la corrélation Q_{st} / G_{st} est de $r = 0,882$ ($p < 0,05$). Pour le caractère « débourrement », la différence entre Q_{st} et G_{st} (0,04) est, elle aussi, très faible.

Chez les quelques conifères méditerranéens pour lesquels des données sont disponibles, la structuration géographique due à la dérive génétique (historique) et celle due à la sélection (contraintes écologiques) sont largement superposables. Les flux de gènes inter-populations n'étant pas en moyenne plus élevés chez les conifères méditerranéens (tableau 2.1), un faible différentiel entre Q_{st} et G_{st} pour des valeurs relativement faibles de Q_{st} sera atteint pour de faibles pressions de

sélection diversifiante entre populations. Dans le même temps, la sélection stabilisatrice locale, intra-population, devra demeurer relativement faible (Le Corre & Kremer 2003). Le milieu méditerranéen impose bien des contraintes écologiques fortes aux espèces qui le colonisent. Mais, contrairement à notre hypothèse de départ, il semble les imposer de façon relativement uniforme à l'échelle des aires de répartition. C'est localement que la grande variété de situations écologiques va s'imposer, en empêchant l'action de la sélection stabilisatrice et en gardant une forte diversité entre individus. On peut penser par exemple à la sécheresse estivale qui impose une contrainte écologique majeure, partout où le bioclimat méditerranéen existe. A cette échelle, la structuration pour le caractère de résistance à la sécheresse sera peu marquée. Localement, par contre, les effets de la sécheresse vont être spatialement hétérogènes, d'où une forte différenciation individuelle à cette échelle.

2.3.4.2- Le niveau intra-population : l'approche hérédité

Une autre piste pour envisager le rôle de la sélection dans l'expression de la diversité génétique neutre des conifères méditerranéens consiste à comparer les valeurs d'hérédité de caractères adaptatifs obtenues dans et hors zone méditerranéenne. L'hérédité mesure, pour un caractère quantitatif donné, la part de variabilité d'origine génétique, transmise au moment de la reproduction, par rapport à la diversité phénotypique totale (génétique et liée aux variations du milieu) : $h^2 = V_A / V_P$, où V_A est la variance génétique additive et V_P la variance phénotypique du caractère.

Une forte hérédité pourra signaler que le caractère considéré présente une forte variance génétique additive (le caractère est hérédité) et/ou qu'il varie peu quand les conditions de milieu changent. A l'inverse, une hérédité faible peut indiquer une faible variance génétique et/ou une très forte

variabilité environnementale.

Les simulations de Le Corre & Krémer (2003) montrent que pour un flux de gènes donné (et non négligeable) entre populations, l'hérédité décroît quand l'intensité de la sélection diversifiante diminue entre populations. L'hypothèse d'une faible sélection diversifiante entre populations avait été retenue plus haut pour expliquer l'absence de différence entre Q_{st} et G_{st} , et leur étroite corrélation, chez les conifères méditerranéens. On s'attend donc à trouver une hérédité des caractères adaptatifs plus faible chez les conifères méditerranéens que chez les non méditerranéens. Si la sélection stabilisatrice reste faible dans les populations (hypothèse avancée plus haut), on s'attend alors à ce que l'hérédité soit plus forte pour les populations chez qui les flux de gènes sont restreints.

Tableau 2.3- Héritabilité au sens strict (au niveau familial) de deux caractères adaptatifs (hauteur totale et débourrement végétatif) de conifères présents dans et hors de la zone méditerranéenne. Les chiffres arabes dans la colonne «Référence» se rapportent à mes publications, et les chiffres romains aux références du § 4.

Espèce	Bioclimat*	Caractère	Héritabilité	Référence
Arbres forestiers	NM	hauteur totale	0,28	XXIX
<i>Abies cephalonica</i>	M	hauteur totale	0,19 – 0,25	ref 62
<i>Cedrus atlantica</i>	M	hauteur totale	0,22	IX
<i>Cupressus sempervirens</i>	M	hauteur totale	0,30	CIV
<i>Pinus pinaster</i>	M / NM	hauteur totale	0,24 – 0,30	LXII
<i>Picea abies</i>	NM	débourrement	0,82 (0,75 – 0,89)	LII
<i>Picea glauca</i>	NM	débourrement	0,42 (0,31 – 0,70)	LII
<i>Picea sitchensis</i>	NM	débourrement	0,77 (0,45 – 1,0)	III
<i>Pinus équilibré</i>	NM	débourrement	0,66 (0,60 - 0,71)	CXIII
<i>Pseudotsuga menz. glauca</i>	NM	débourrement	0,52	LII
<i>Pseudots. menz. menziesii</i>	NM	débourrement	0,87 (0,45 – 1,0)	LII
<i>A. alba</i> (sud de la France)	M	débourrement	0,27 (0,24 – 0,31)	ref 79
<i>Abies alba</i> (Aude)	M	débourrement	0,21 (0 – 0,41)	IV
<i>Abies cephalonica</i>	M	débourrement	0,26 (0,22 – 0,29)	ref 62
<i>Cedrus atlantica</i>	M	débourrement	0,40	IX

*: NM = non méditerranéen, M = méditerranéen

Le tableau 2.3 recense les valeurs d'héritabilité de deux caractères adaptatifs de conifères méditerranéens ou non, recueillis dans la littérature et issus de mes propres travaux. La hauteur totale est un paramètre intégrateur traduisant une adaptation générale au milieu. La date de débourrement végétatif traduit quant à elle une adaptation aux conditions climatiques locales, notamment la fin des froids hivernaux et l'arrivée d'une saison de végétation propice à la croissance végétative. La valeur d'héritabilité de la hauteur totale chez les conifères non méditerranéens est issue de la synthèse de Cornelius (1994). Cette synthèse est basée sur 67 études, dont seulement 3 concernent des espèces méditerranéennes (pin de Monterrey et pin noir de Grèce) et 70% se rapporte à des espèces du genre *Pinus*, très utilisées dans les programmes d'amélioration pour la production de bois. Pour ce qui est du débourrement végétatif, les données sont plus rares. Une synthèse récente sur l'adaptation au froid des espèces tempérées froides présente quelques valeur d'héritabilité de ce caractère (Howe et al. 2003).

Le caractère de hauteur totale a une héritabilité faible. La valeur moyenne obtenue par Cornelius (1994) n'est pas significativement plus grande que celle des conifères méditerranéens du tableau 2.3. La théorie issue des lois de Fisher prédit que les caractères adaptatifs les plus impliqués dans la survie et le succès reproducteur (la fitness)

auront la plus faible variance génétique, et donc la plus faible héritabilité (Falconer 1974, Cornelius 1994). Les caractères quantitatifs associés à la fitness présentent de fortes variances de dominance et d'épistasie (Reed & Frankham 2001). La hauteur totale reste un caractère très fortement adaptatif quelque soit le milieu considéré, donc présentant une variance génétique additive faible en tout milieu.

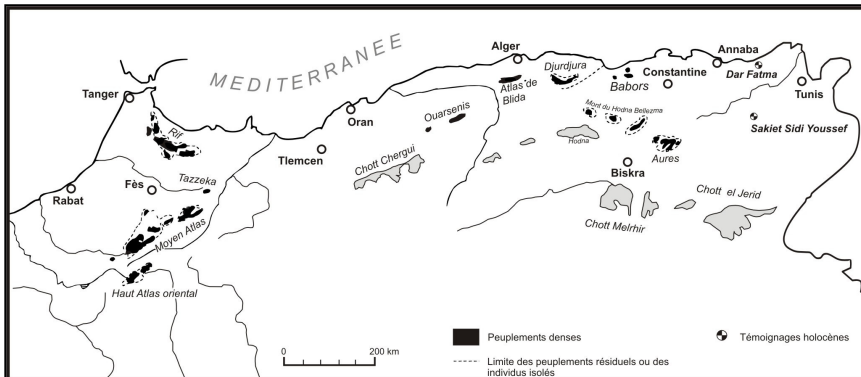
Le débourrement végétatif est considéré par les forestiers comme un caractère fortement héritable. En effet, 68% de la variation observée chez les conifères non méditerranéens est d'origine génétique (en moyenne, tableau 2.3). Par contre, le débourrement végétatif montre une héritabilité significativement plus faible (test de Student, $p < 0,01$) chez les 4 conifères méditerranéens pour lesquels des données sont disponibles ($h^2 = 0,29$). Li & Adams (1993) avaient attribué la très faible héritabilité du débourrement végétatif qu'ils trouvaient chez *Picea glauca*, un conifère nordique, à leurs conditions expérimentales très homogènes, en pépinière, ne permettant pas d'observer toute la variabilité du phénomène (étude non reprise ici dans le tableau 2.3). Si la même remarque peut être faite pour expliquer la faible héritabilité du sapin pectiné (ref 79 et Arbez & Millier 1970), ce n'est le cas ni pour le sapin de Grèce ni pour le cèdre. La faible héritabilité de ce caractère va dans le sens d'une validation de l'hypothèse d'une faible sélection diversifiante

entre populations et d'une faible sélection stabilisatrice intra-population. Par ailleurs, elle peut aussi témoigner de l'implication accrue du débourrement végétatif dans le succès reproducteur en région méditerranéenne. Une faible sélection stabilisatrice locale aura tendance à favoriser une plasticité populationnelle locale, indispensable pour

répondre efficacement à des conditions de milieux variables (présence de gelées tardives aléatoires par exemple). La sélection naturelle va avoir tendance à favoriser les génotypes plastiques, à faible variance génétique, capables de répondre dans une large gamme de dates de débourrement quand le milieu local varie.

Encadré 3 - Hybridation, endémisme et taxonomie : les cèdres méditerranéens

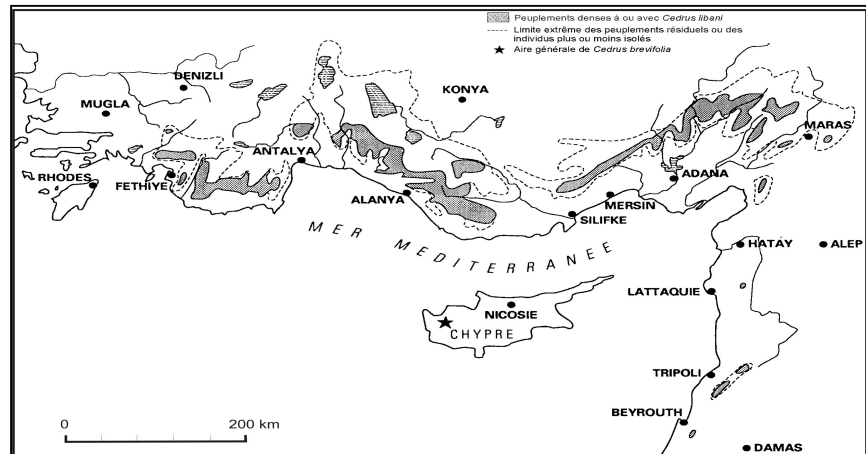
Le genre *Cedrus* regroupe, en Méditerranée, trois taxons phylogénétiquement très proches (BouDagher Kharrat 2001). Le genre *Cedrus* était largement représenté autour de la Méditerranée à la fin du Tertiaire. Sa disparition d'Europe méridionale et son évolution en isolats biogéographiques est récente, sans doute due aux alternances climatiques de l'ère Quaternaire. Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) colonise les montagnes du Maroc (90 000 ha) et de l'Algérie (20 000 ha) entre 1 500 et 2 500 m d'altitude. Il a été introduit dans les montagnes du sud de la France depuis 1860 et y occupe maintenant plus de



20 000 ha, essentiellement à l'étage supra-méditerranéen (voir carte, d'après Quézel et Médail 2003). Le cèdre du Liban (*Cedrus libani*) colonise environ 500 000 ha à l'étage montagnard-méditerranéen, essentiellement en Turquie, mais aussi en Syrie et au Liban, entre 1 500 et 2 000 m d'altitude. Il n'a pas beaucoup été introduit en France en dehors des parcs et jardins (voir carte,

d'après Quézel et Médail 2003). Le cèdre de Chypre (*Cedrus brevifolia*), occupe une aire résiduelle d'environ 700 ha de l'étage méso-méditerranéen, entre 900 et 1 200 à 1 400 m sur l'île de Chypre (voir carte, d'après Quézel et Médail 2003). Il n'a pas été introduit en reboisement en France. Il est le seul des trois cèdres méditerranéens à être répertorié par l'IUCN, dans la catégorie VU/D2 (vulnérable du fait de sa petite aire de répartition). Les fortes pressions de pâturage et les coupes abusives font pourtant peser localement de bien plus graves menaces sur les cédaies du Maroc et du Liban, notamment.

La grande proximité génétique des 3 cèdres méditerranéens est attestée par leur facilité à s'hybrider en conditions contrôlées. Leur système de reproduction est allogame et leurs graines mûrissent en deux années. Cette particularité biologique les distingue nettement d'un point de vue évolutif de la quatrième espèce de ce genre, le cèdre de l'Himalaya (*Cedrus deodara*), dont les graines arrivent à maturité en une année. Aucune barrière d'incompatibilité à la



reproduction, ni pré-zygotique, ni post-zygotique n'a pu être mise en évidence entre les trois taxons méditerranéens (ref 13). Des hybrides naturels, reproducteurs, ont aussi été identifiés dans le Lubéron. Ce type de peuplement constitue un excellent dispositif expérimental pour tester l'existence d'un déterminisme écologique sur la structuration spatiale de l'hybridation.

La capacité des cèdres méditerranéens à s'hybrider plaide pour une taxonomie de type « espèce collective ». Très proches morphologiquement (Sabatier et al. 2003), *Cedrus atlantica* et *C. libani* sont pourtant nettement distinguables génétiquement (isoenzymes, ref 42 et microsatellites chloroplastiques, ref 1), attestant d'une divergence au moins antérieure au dernier cycle glaciaire (Quézel & Médail 2003). Si une différenciation est aussi nettement visible entre cèdres du Liban et de Turquie, les marqueurs génétiques ne permettent par contre pas de différencier le cèdre de Chypre du groupe moyen-oriental (ref 1), alors qu'ils présentent de nombreuses différences dans leur morphologie et leur capacités adaptatives (Fabre et al. 2001). Les causes de cette absence de différenciation ainsi que la grande diversité intra-population de ce taxon endémique strict restent à élucider.

Lorsque les flux de gènes sont plus restreints, et lorsque la sélection diversifiante entre populations et la sélection stabilisatrice locale restent faibles, l'héritabilité augmente (Le Corre & Kremer 2003), ce qui est exactement ce que l'on observe pour le cèdre. A noter qu'un goulot d'étranglement démographique peut conduire transformer une variation génétique non additive en une variation génétique additive (Reed & Frankham 2001), ce qui aurait pour effet d'augmenter l'héritabilité. Un tel goulot d'étranglement n'est pas à exclure pour le cèdre.

En conclusion, et sur la base de données qui restent peu nombreuses, la sélection naturelle semble jouer un rôle a priori contre intuitif dans l'expression de la diversité génétique originale des conifères méditerranéens. Le meilleur compromis expliquant une forte structuration génétique neutre entre populations, une forte diversité génétique neutre intra-population, une relativement faible héritabilité et une relativement faible structuration des caractères adaptatifs entre populations, en présence de flux de gènes importants, est obtenu lorsque la sélection diversifiante entre populations est faible (homogénéité des contraintes au niveau régional) et que la sélection stabilisatrice entre individus d'une même population est elle aussi faible (diversité des contraintes au niveau local). Tout se passe comme si la sélection favorisait la plasticité plutôt qu'une spécialisation accrue.

Ce champ de recherche fondamental pour la compréhension de l'évolution des populations, pourra faire l'objet de méta-analyses pertinentes si la palette de données disponibles s'élargit. Dans cette perspective, il est aussi essentiel de continuer à collecter des données à partir de réseaux de sites expérimentaux (de type test de provenances et test de descendances) dont la pérennité est difficile à assurer dans la situation actuelle de restrictions budgétaires. Pourtant, les espèces dites mineures (du point de vue économique) dont font partie les espèces forestières méditerranéennes ont de ce point de vue un rôle crucial à jouer, du fait de leur large gamme de diversité neutre et de leur adaptation à des milieux très variés. Ainsi, la comparaison des structurations neutres et adaptatives d'espèces à très faible et très forte diversité, comme par exemple les pins thermo-méditerranéens d'une part et les cèdres, cyprès ou sapins d'autre part, serait une avancée conceptuelle importante pour comprendre le lien qui existe entre diversité neutre et adaptative (McKay & Latta 2002), et pour déterminer si la mesure de la diversité exprimée par des gènes neutres reste globalement pertinente, bien que non suffisante, pour caractériser des unités de gestion en matière de conservation. Par ailleurs, les apports de la cartographie génétique, de l'identification de QTLs, et les approches de génomique en général, sont précieux pour ce champ de recherche, permettant d'accéder à la variabilité des gènes quantitatifs eux-mêmes.

2.3.5- Le rôle de l'histoire holocène : l'impact humain et la dérive

Le bassin méditerranéen est habité par l'homme depuis très longtemps. Des campements permanents datant du dernier interglaciaire ont pu exister en Méditerranée orientale alors que l'homme était encore chasseur-cueilleur. Devenu éleveur et agriculteur il y a environ 10 000 ans, son impact sur le milieu naturel, essentiellement forestier à la fin du dernier glaciaire, s'est accru par la pratique du défrichement et l'utilisation du feu (Blondel & Aronson 1999). Les besoins en terres arables et dans le matériau stratégique que représentait le bois pour les nombreuses civilisations qui se sont disputées la suprématie du bassin méditerranéen ont augmenté au cours des siècles à partir du

néolithique, pour culminer au 19^{ème} siècle en Méditerranée septentrionale. La couverture forestière actuelle (moins de 10% de la surface terrestre méditerranéenne) représente moins du quart de ce qu'elle était à la fin du dernier glaciaire (ref 9). L'histoire holocène méditerranéenne est donc une histoire de destruction de la forêt (Thirgood 1981). Les conséquences en ont été multiples : disparition d'espèces inféodées à la forêt (éléphant d'Afrique du Nord par exemple), érosion accrue, remplacement d'espèces forestières caducifoliées par des espèces pionnières sempervirentes ou de conifères et par des stades de dégradation arbustifs ou steppiques, fragmentation des habitats forestiers épargnés

(Blondel & Aronson 1999, ref 9). A ces conséquences liées aux défrichements, il faut rajouter le fait que l'homme a aussi beaucoup transporté et planté des ressources qu'il considérait comme intéressantes pour la production de nourriture et plus récemment pour la production de bois et le contrôle de l'érosion en montagne (Bartoli & Demesure-Musch 2003).

Destruction et plantation d'exotiques conduisent à la fragmentation des habitats forestiers, ce qui a des conséquences sur la diversité génétique et sa structuration (McCauley 1991, Young et al. 1996). En cas de goulots d'étranglement démographiques importants, l'impact humain peut conduire à des pertes de diversité génétique intra-population et à une augmentation de la diversité inter-populations si la migration est réduite. Ces changements induits par l'homme ne seront pas forcément différents, en terme de conséquences génétiques, de la fragmentation induite par le climat quaternaire. Seuls des documents historiquement attestés pourront alors indiquer le rôle de l'homme. Dans le cas où l'espèce fait l'objet d'une domestication, la diffusion d'un matériel génétiquement homogène, à la fois sous l'effet de la sélection pour un ou des caractères agronomiques particuliers (par exemple espèce dont la graine est comestible, ou dont le bois a une forte valeur artisanale ou industrielle) et à cause d'effets fondateurs, peut conduire à une diminution conjointe de la diversité intra- et inter-populations (Lefèvre 2004). Cette situation est plus originale et peut difficilement être expliquée par des seuls effets naturels.

La biodiversité génétique et sa structuration géographique sont plus élevées chez les arbres forestiers de la région méditerranéenne qu'en régions tempérées, alors que l'impact de l'homme y a été plus intense et plus ancien. Cet impact a été particulièrement durable en Méditerranée orientale, justement là où les niveaux de diversité sont les plus forts. Plusieurs raisons peuvent être évoquées pour expliquer cette apparente contradiction. Les gènes impliqués dans la domestication seraient en petit nombre et leur sélection pourrait avoir peu de conséquence pour la diversité du reste du génome (Lefèvre 2004). Ensuite, les tailles de populations doivent devenir très faibles pour que la diversité intra-population devienne significativement faible chez les arbres forestiers (travail de thèse de F. Sagnard, ref 71), notamment du fait de leur longévité et la

durée de la phase de recrutement (Austerlitz et al. 2000). Ainsi, l'action de l'homme peut très bien rester sans conséquence sur les estimateurs de la diversité génétique intra-population (Lefèvre 2004). Malgré une taille de population réduite à 29 adultes et 20 semis (Ducci et al. 1999), *Abies nebrodensis*, le conifère européen le plus menacé, conserve une diversité génétique forte, comparable aux espèces de sapin qui lui sont phylogénétiquement proches (annexe 1). Enfin, l'action de l'homme peut aussi théoriquement conduire à une augmentation de la diversité génétique intra-population. Lors de transferts de graines provenant de plusieurs peuplements d'origines différentes, ou lors de la mise en présence d'espèces n'ayant pas de barrières de reproduction, la population résultante sera plus diverse que les populations d'origines prises indépendamment.

L'impact de l'homme sur l'amplitude et la structuration de la diversité génétique des arbres forestiers méditerranéens, du fait de conséquences souvent similaires à celles d'autres facteurs naturels, reste donc difficile à caractériser sans preuve historique corroborative. J'ai relevé quatre cas de figure qui peuvent être de bons modèles pour évaluer ce que peut être l'impact de l'homme sur les ressources forestières, du fait de leur histoire de domestication avérée ou supposée de façon consensuelle.

(1) Le cèdre en France.

Ce cas de figure illustre une augmentation de la diversité génétique intra-population sous l'effet de mélange de lots de graines au cours de reboisements (encadré 3). Le cèdre est un genre pour lequel l'introduction est bien documentée en France. D'abord introduit pour l'ornementation, le cèdre du Liban est présent sous forme de bouquets ou d'arbres isolés dans les parcs et les jardins. A partir de la fin du 19^{ème} siècle et au cours du 20^{ème} siècle, le cèdre de l'Atlas a été introduit en plus grande quantité dans le cadre des programmes de reboisement pour la restauration des terrains de montagne (RTM). Un des effets de ces transferts de graines est l'apparition d'une nouvelle ressource, issue de l'hybridation entre les deux espèces, là où elles sont en sympatrie (ref 13). La diversité génétique intra-population est plus importante que celle des espèces d'origine, chacune possédant des allèles exclusifs (ref 42). De même, dans le massif du Lubéron (Vaucluse), la diversité génétique intra-population est plus forte que dans l'aire d'origine algérienne de

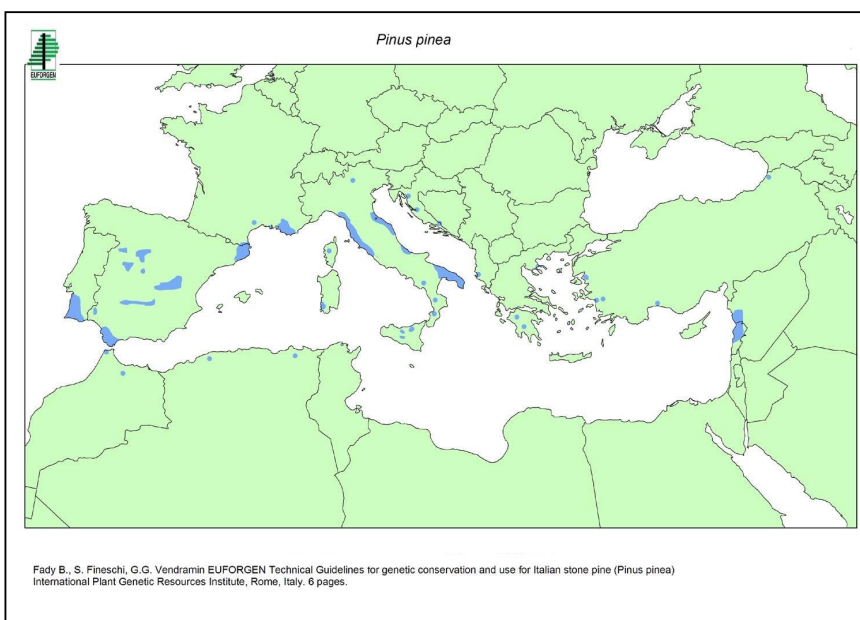
l'espèce, du fait d'un mélange de graines issues de plusieurs peuplements naturels avant plantation. Aucune dérive génétique n'a été observée dans ce massif forestier dans les deux

générations issues des fondateurs, sans doute du fait du maintien d'un effectif efficace important (ref 11).

Encadré 4 – Dérive et/ou sélection due à l'homme : le pin pignon ?

Pinus pinea est présent sur tout le pourtour du bassin méditerranéen. Il est très prisé pour sa graine comestible (d'où son nom de pin pignon), à forte teneur en protéines et lipides, et qui fait partie du régime alimentaire méditerranéen depuis la plus haute antiquité. Il est reconnaissable à son port caractéristique en ombrelle (d'où son autre nom vernaculaire de pin parasol). Il n'est pas considéré comme menacé dans son aire de répartition actuelle, si ce n'est ça et là à la suite d'incendies par exemple. Son amplitude altitudinale varie du bord de mer jusqu'à 1500 m d'altitude (au Liban notamment), mais reste cantonnée aux étages bioclimatiques thermo- et méso-méditerranéens. Il couvre plus de 380 000 ha, dont environ 75% en Espagne. Son origine phylogéographique précise est sujette à débat, mais deux zones d'autochtonie semblent bien établies : l'Espagne (présence de macro-restes) et le Moyen Orient.

Fait exceptionnel chez les arbres forestières, notamment les allogames à grande aire de distribution, le pin pignon présente une biodiversité génétique quasi-nulle. Un seul locus isoenzymatique (génome nucléaire) est polymorphe sur plus de 30



analyses dans 27 populations, et aucune structure géographique ne peut être discernée (ref 24). Sur les 12 régions microsatellites chloroplastiques qui amplifient chez cette espèce, aucune n'est polymorphe chez les 26 populations analysées, à l'exception de celles du Liban où deux haplotypes rares ont pu être identifiés en plus de l'haplotype fréquent présent chez toutes les populations (ref 2). Une telle pauvreté génétique neutre est exceptionnelle et suppose des effets quaternaires drastiques. Une hypothèse de recolonisation holocène incluant l'homme est aussi plausible. Domestication

successivement par les phéniciens, les grecs et les romains (il s'appelle *pino domestico* en italien), essentiellement pour son intérêt alimentaire, une sélection des meilleurs géniteurs (les plus productifs, ayant les pignons les plus goûteux ou les plus nutritifs) et leur transport d'est en ouest le long des voies commerciales maritimes antiques, n'est pas à exclure. Une telle sélection peut entraîner une forte réduction de la diversité des gènes neutres (dérive par goulot d'étranglement démographique par exemple). Les très importants travaux de reboisement entrepris depuis le 18ème siècle en Espagne avec du pin pignon (Prada et al. 1997), ont sans doute pu aider à avoir raison du pool génétique autochtone encore présent à l'issue de la recolonisation holocène.

Depuis 1995, il existe un test multi-sites de provenances (40 génotypes) de pin pignon. Bâti sur un même modèle expérimental (blocs incomplets à composition aléatoire), ce réseau est représenté par 2 à 4 sites dans 6 pays du pourtour méditerranéen : Espagne, France, Italie, Maroc, Tunisie, Turquie. L'objectif de ce réseau expérimental est (1) d'évaluer la diversité adaptative du pin pignon dans un but de conservation et d'utilisation, (2) de tester les hypothèses de sélection ancienne pour expliquer son extraordinaire absence de diversité neutre, (3) d'évaluer la réponse des populations aux différents climats auxquels elles sont soumises dans le réseau, et ceci en mesurant dans le temps le comportement de caractères susceptibles d'être naturellement et artificiellement sélectionnés comme la survie et la croissance, la qualité du bois (port, rectitude) et la valeur « fruitière » (production de pignons).

(2) Le cèdre au Liban et en Turquie.

Ce cas de figure illustre une perte de diversité intra-population par fragmentation et dérive suite à des activités de déboisement ou de transport de graines (encadré 3). Au Liban, le cèdre est présent en peuplements isolés,

souvent de petite taille. Deux des 5 populations libanaises dont j'ai analysé le polymorphisme microsatellite chloroplastique (ref 1) présentent une diversité génétique intra-population réduite de 1/3 par rapport à celle de *Cedrus libani*, espèce à forte diversité

génétique intra-population. En parallèle, la distance génétique entre le cèdre du Liban et les cèdres de Turquie et de Chypre est beaucoup plus forte que celle qui existe entre les cèdres isolés de Chypre et ceux de Turquie. Au Liban, le cèdre est exploité depuis plusieurs millénaires et les lambeaux forestiers restants sont les reliques des habitats forestiers post-glaciaires (Thirgood 1981). Cette exploitation sévère et durable, réduisant les effectifs en individus reproducteurs et isolants les massifs forestiers, a pu conduire à une dérive génétique et une réduction des flux de gènes inter-populations (tableau 2.1) expliquant la structure actuelle de la diversité génétique

En Turquie, un peuplement de cèdre des bords de la Mer Noire, Catalan, est issu d'une plantation dont l'histoire est bien connue. En honneur à sa jeune reine venant des bords de la Méditerranée, Farnakes, un roi Pontique, a fait venir des graines de cèdres de la région d'origine de son épouse et les a fait planter dans son royaume en l'an 230 avant J.C. (Kayihan 2000). Ce peuplement a une diversité génétique intra-population réduite de 2/3 par rapport à celle de *Cedrus libani* (ref 1). La probabilité de perdre des allèles lors d'un transfert de peu de graines issues d'une seule population est élevé (McCauley 1991) et pourrait expliquer la diversité réduite de cette population artificielle.

(3) Le sapin pectiné dans le Mont Ventoux.

Ce cas de figure illustre une perte de diversité suite à un goulot d'étranglement dans un peuplement recolonisateur, après abandon des pratiques pastorales. Au 19ème siècle, suite à un pâturage intense, le Mont Ventoux était quasiment totalement asylvatique. Le sapin pectiné, notamment, était réduit à quelques lambeaux inaccessibles aux troupeaux, ou à quelques arbres isolés au milieu des pâturages, alors que cet arbre est l'espèce potentielle de cet étage bioclimatique. Suite aux opérations de RTM, le sapin a opéré une recolonisation rapide de son milieu, en utilisant le couvert de pins plantés par l'homme pour progresser. Les individus isolés de sapin qui ont été laissés, ou qui sont arrivés sous couvert de pin par des mécanismes de dispersion à longue distance, ont servi de géniteurs pour les jeunes adultes actuellement observés dans certaines parcelles. La diversité génétique de jeunes adultes trouvés dans le champ de dispersion des graines d'un de ces semenciers, est significativement réduite par rapport à celle cumulée des vieux semenciers présents sur le massif. Au cours de son travail

de thèse, F. Sagnard a montré qu'un fort goulot d'étranglement était responsable de cette perte de diversité, une seule mère (nombre de pères non connu) étant probablement responsable de la descendance. Lorsque le nombre de semenciers augmente, la perte de diversité décroît rapidement. Par simulation, il a montré que, pour un locus bi-allélique, la perte de diversité n'est plus détectable au-delà d'un nombre de semenciers supérieur à 16 (ref 71).

(4) Le pin pignon en Méditerranée.

Ce cas de figure illustre une perte de diversité potentiellement due à la domestication (encadré 4). Cette espèce périméditerranéenne thermophile présente une diversité enzymatique quasi-nulle, et non structurée géographiquement (ref 24). Sa diversité microsatellite chloroplastique est elle aussi quasiment nulle (ref 2), ce qui constitue une exception notable chez les conifères. Le seul foyer de diversité se trouve au Liban (2 haplotypes chloroplastiques rares en plus de l'haplotype fréquent), ce qui laisse supposer qu'il s'agit là d'une aire d'autochtonie issue de la dynamique climatique Quaternaire. Les données fossiles ne contredisent pas cette hypothèse, mais indiquent qu'au moins une autre zone refuge existait, en Espagne. Un mécanisme naturel de fondation (McCauley 1991) suite à une colonisation à partir de quelques individus libanais, et de remplacement des populations autochtones, semble peu vraisemblable. Il pourrait avoir été favorisé par l'homme.

Les peuples méditerranéens ont de tout temps utilisé la graine du pin pignon dans leur alimentation. Une domestication de cette espèce, sous la forme d'une sélection et d'une diffusion des individus les plus productifs, ou produisant les meilleures qualités de graines, est probable. Il est aussi connu que des travaux de reforestation de très grande ampleur ont eu lieu en Espagne au cours des derniers siècles (Prada et al. 1997). Si l'impact humain peut ainsi avoir fortement contribué à réduire la diversité génétique intra-population de cette espèce, il ne peut à lui seul expliquer sa perte totale de diversité dans certaines régions. Le modèle le plus vraisemblable, mais qui reste à tester, pourrait faire intervenir le climat quaternaire, dont les alternances semblent avoir été particulièrement sévères pour la biodiversité des conifères thermophiles (voir ci-dessus), et l'action de l'homme, domesticateur des génotypes les plus intéressants pour son alimentation.

En conclusion, étant donné que l'histoire humaine holocène est essentiellement une histoire de destruction (Thirgood 1981), donc de fragmentation pour les écosystèmes reliques, il est difficilement concevable que la plus grande diversité génétique des arbres forestiers méditerranéens, et leur nette répartition est-ouest, puisse être essentiellement due à l'impact humain. Plus récemment, des introductions de génotypes non autochtones ont pu conduire à une augmentation de la diversité génétique. Ces introductions ne sont certainement pas l'apanage de la région méditerranéenne, et ce ne sont pas elles qui expliquent la structure de la biodiversité intraspécifique des ligneux en Europe (Petit et al. 2003). L'impact de l'homme sur l'amplitude et la structuration de la diversité génétique des arbres forestiers méditerranéens reste donc généralement modeste, du moins tel que nous sommes capables de la mesurer. Ainsi, les approches génétiques par marquage moléculaire ne peuvent être utilisées seules en biologie de la conservation. Une forte diversité génétique intra-population ne sera pas nécessairement

synonyme de maintien évolutif à long terme. Au minimum, des approches de génétique des populations, de démographie et d'écologie sont nécessaires pour mettre en place des stratégies de conservation efficaces.

Dans quelques cas, dérive génétique et/ou sélection peuvent conduire à des pertes considérables de biodiversité génétique, aux implications locales ou globales. Pour être mesurables sur les paramètres génétiques choisis, ces phénomènes de dérive doivent être extrêmes, en liaison avec de très fortes réductions des effectifs de population, de l'ordre de la vingtaine ou de la dizaine. Pour des effectifs plus élevés, les conifères présentent une forte capacité de résistance aux goulots d'étranglement, notamment du fait de leur longévité (Austerlitz et al. 2000). Les espèces domestiquées comme le pin pignon pourront nous apporter des informations précieuses quant au rôle de l'impact humain dans la perte de biodiversité génétique intra-population, si nous sommes capables de mener de front des investigations combinant approches biologiques, paléoécologiques et d'histoire des sociétés humaines.



Abies alba dans le Mont Ventoux : un semencier « candélabre », témoin d'un paysage dominé par le pastoralisme avant de 19^{ème} siècle.

3- Conclusion et perspectives de recherche : biodiversité globale et variabilité locale

L'histoire glaciaire Quaternaire est un facteur primordial dans la mise en place de la biodiversité génétique originale des conifères méditerranéens, et sans doute plus généralement des espèces végétales méditerranéennes. Un nouveau modèle de refuges glaciaires faisant intervenir de nombreux refuges, peu affectés par les goulots d'étranglement démographiques, notamment en Méditerranée orientale, est nécessaire pour expliquer cette diversité (figure 2.10). Seule une petite partie de ces refuges, les plus septentrionaux, a eu un rôle efficace pour la recolonisation holocène de l'Europe (Hewitt 2000). Les phénomènes de sélection dans le milieu particulier qu'est le climat méditerranéen, de dérive dans une géographie contrastée ou sous l'effet d'un fort impact humain, ont pu modifier, et parfois de manière inattendue, l'empreinte du climat Quaternaire (voir le cas de *Pinus pinea* par exemple, ref 2, ref 24).

La région méditerranéenne est ainsi un modèle original de mise en place de biodiversité intraspécifique, sous l'effet de stratégies évolutives soumises à une histoire et des contraintes écologiques et géographiques diverses. Cette région du monde est aussi un enjeu pour la gestion conservatoire des ressources.

Ces constatations ont au moins deux conséquences dont je veux faire la base de mon projet de recherche et de valorisation dans les années à venir. L'une est liée à l'importance de l'étude des phénomènes se déroulant à l'échelle locale. Parce que les conditions de milieux locales étaient

favorables ou non, le nombre de refuges glaciaires a varié. Parce qu'ils étaient situés dans des conditions propices de recolonisation, certains refuges ont eu une importance (refuges efficaces) alors que d'autres n'ont aucunement contribué. La diversité génétique des populations résultantes, issues de la recolonisation post-glaciaire, a été façonnée par des phénomènes démographiques locaux, qui peuvent nous apparaître comme stochastiques à cette échelle, et dont il convient de comprendre le fonctionnement.

L'autre conséquence est liée aux enjeux de conservation dont est l'objet la région méditerranéenne. La biodiversité génétique de chaque taxon reste difficile à prédire à l'échelle de l'aire de répartition. Or, la majorité des espèces de conifères que j'ai étudiées sont des espèces clefs de voûte pour les écosystèmes forestiers méditerranéens, voire pourront le devenir pour les écosystèmes tempérés dans la perspective d'un réchauffement climatique. La mise en place de stratégies de conservation passe donc nécessairement par des études au cas par cas, à l'échelle de l'aire, pour identifier les zones de forte biodiversité, en se focalisant notamment sur les territoires considérés comme des hot spots de biodiversité. Cette approche devra nécessairement se combiner avec des approches démographiques et écologiques pour la recherche d'indicateurs de diversité génétique dans une optique de conservation. On pourra ainsi espérer comprendre le rôle des processus plus contemporains que les phénomènes d'alternances glaciaires, comme la sélection et les flux de gènes.

3.1- Le système de reproduction et la création de la variabilité locale

Le pas de temps Quaternaire est bien adapté pour comprendre le rôle des grands facteurs (les facteurs catastrophiques) qui affectent la biodiversité à l'échelle de l'aire de répartition des espèces. Mais c'est bien à l'échelle locale que s'appréhendent les facteurs agissant sur la diversité génétique d'une génération à l'autre. Si le climat Quaternaire et holocène a imposé une structure en isolats (les

refuges) aux populations naturelles, à partir desquelles la recolonisation s'est opérée, ce sont bien les phénomènes locaux, de reproduction, de dérive et de sélection, qui ont conduit à l'apparition de génotypes « efficaces » (ceux qui ont laissé une descendance) au moment de la recolonisation. C'est aussi à cette échelle que le gestionnaire va agir (ref 49-50). En supprimant ou en

favorisant tel ou tel individu, il va modifier la structure locale du peuplement et influencer sur la composition génétique de sa descendance.

Une des causes de variabilité locale et de la structuration entre populations est le système de reproduction. Peut-on supposer que les conifères méditerranéens ont un système de reproduction différent de celui des autres conifères ? Ou bien, du fait de la forte variabilité spatio-temporelle des conditions climatiques méditerranéennes, est-il instable localement, changeant en fonction de l'année et des conditions de milieu ?

Le système de reproduction, chez les plantes, se définit comme l'ensemble des processus qui affectent la reproduction. A ce titre, il concerne des processus comme l'abondance de la floraison mâle et femelle, sa phénologie, la structure du nuage pollinique, les barrières reproductives (pré et post zygotiques) et le mode de dispersion des graines (Ledig 1998). De nombreux facteurs du milieu peuvent amener le système de reproduction à varier dans le temps et d'un individu à l'autre, notamment la lumière (Clarke & Malcolm 1998), le microclimat (Owens et al. 1991) ou encore la densité (Sork et al. 1999). La variabilité du système de reproduction a une importance considérable sur la structuration génétique des populations. Elle va déterminer la consanguinité, les flux de gènes entre individus et populations, et aura donc un rôle central sur la taille efficace des populations et la structuration de leur diversité génétique. De manière pratique, la mesure du taux d'autofécondation et de la consanguinité a depuis longtemps intéressé les forestiers parce qu'elle permet d'affiner le calcul de l'héritabilité des caractères adaptatifs, notamment lorsque l'on n'a accès qu'à des descendances issues de pollinisation libre en forêt (Ledig 1974). Enfin, comprendre le fonctionnement du système de reproduction est essentiel pour évaluer l'efficacité des vergers à graines (Burczyk & Prat 1997).

Le système de reproduction permet, à chaque événement de reproduction dans une population, de redistribuer, dans les génomes individuels, la diversité créée par les mutations. Hamrick et al. (1992) ont pu montrer que le niveau de diversité intra-population des espèces allogames est significativement plus grand ($0,15 < H_e < 0,16$) que celui des espèces autogames ($H_e < 0,11$). De même, les simulations de Le Corre et Krémer (2003) pour de grandes populations et des gènes neutres, montrent que l'autofécondation conduit à une

diminution de la diversité intra-population et, parallèlement, à une augmentation de la structuration entre populations. A chaque génération, les espèces autogames perdent plus rapidement des allèles par dérive, et ce de manière indépendante d'une population à l'autre.

Les conifères sont des arbres forestiers anémophiles. L'allogamie est prédominante dans leur mode de reproduction, mais l'autofécondation est possible. Ainsi, le taux d'autofécondation moyen chez les pins est de 11% (Ledig 1998). Le taux d'autofécondation est maintenu à un niveau relativement faible chez les conifères (tableau 2.4), malgré la monœcie et l'absence de système d'auto-incompatibilité pré-zygotique, grâce à des stratégies phénologiques comme la dichogamie et une monœcie structurée dans le houppier (Ledig 1998). Chez les *Abies* par exemple, les fleurs femelles sont généralement situées au sommet de l'arbre alors que les fleurs mâles occupent le milieu et le bas du houppier (ref 77).

Le mode de reproduction des conifères méditerranéens n'est, en moyenne, pas sensiblement différent de celui des autres conifères (tableau 2.4). Si le fait d'être en climat méditerranéen n'est pas une raison suffisante pour que le système de reproduction soit plus ou moins autofécondé, la variabilité des conditions de milieu dans les peuplements en est sans doute une. Cette variabilité dans l'espace et dans le temps ne peut être qu'accentuée en région méditerranéenne où hétérogénéités microclimatique et microstationnelle sont une composante structurante des forêts (ref 98). Les situations de très faible densité de population (arbre dans pelouse, arbre recolonisateur pionnier sous forêt plantée) sont très nombreuses avec les changements d'usages récents des territoires.

Une faible influence de la densité en semenciers sur le système de reproduction a été montrée dans les peuplements de conifères boréo-tempérés (El-Kassaby et al. 2003). Chez le conifère alpin *Picea abies*, des conditions de faible densité conduisent à une apparition significative de l'autofécondation (Morgante et al. 1991). Chez le sapin américain *Abies balsamea*, ce sont les marges de haute altitude, où la densité est la plus faible, qui présentent le taux d'allofécondation le plus faible (Neale & Adams 1985). Mais c'est surtout chez les espèces endémiques à aire de répartition limitée, fragmentée, dont les tailles de populations sont faibles, que les plus fortes

variabilités du taux d'autofécondation sont observées. Chez *Pinus leucodermis*, un pin méditerranéen d'altitude d'Italie et des Balkans, dont l'aire de répartition est très fragmentée, le taux d'autofécondation approche les 30% (Morgante et al. 1993). Chez l'espèce mexicaine *Pinus maximartinezii*, dont l'aire de répartition est très réduite, sans doute à la suite d'un bottleneck démographique relativement récent (Ledig et al. 1999), les taux d'autofécondation individuels peuvent atteindre jusqu'à 58% (tableau 2.4). Un autre

conifère mexicain rélictuel, l'épicéa du Chihuahua, dont les populations sont extrêmement fragmentées, présente des taux d'autofécondation encore plus significatifs. Dans une de ses population dont l'effectif adulte est de 36, le taux d'autofécondation moyen est de 85%. Chez une autre population composée de seulement 17 arbres adultes sur une surface de 0,7 ha, l'autofécondation est le seul mode de reproduction observé (Ledig et al. 1997).

Tableau 2.4- Comparaison des taux d'allofécondation (t_m) de quelques espèces méditerranéennes et non méditerranéennes de 2 genres de conifères, *Abies* et *Pinus*. Les valeurs de t_m entre parenthèses sont les extrêmes par population. Bioclimat : NM = non méditerranéen, M = méditerranéen. Les chiffres arabes dans la colonne «Référence» se rapportent à mes publications, et les chiffres romains aux références du § 4.

Taxon	Provenance de l'échantillon	Bioclimat	t_m	Méthode	Référence
<i>Abies alba</i>	France Médit.	M *	0,87 (0,05 – 0,99)	isozymes	ref 19, ref 71
<i>Abies alba</i>	Alpes bavaroises	NM	0,89 (0,68 – 1,00)	isozymes	CXXV
<i>Abies amabilis</i>	Ouest Canada	NM	0,81 (0,80 – 0,83)	isozymes	XXXII
<i>Abies balsamea</i>	Est USA	NM	0,89 (0,78 – 0,99)	isozymes	LXXXVIII
<i>Abies borisii regis</i>	Grèce	M	0,94 (0,91- 0,96 **)	isozymes	ref 23
<i>Abies lasiocarpa</i>	Rocheuses (USA)	NM	0,89 (0,65 – 0,94)	isozymes	CXXVI
<i>Abies procera</i>	Danemark	NM	0,94 (0,90 – 0,98)	isozymes	CXXVII
<i>Pinus attenuata</i>	Californie	NM	0,92 (0,89-0,98 **)	isozymes	XXII
<i>Pinus banksiana</i>	Canada – USA	NM	0,89 – 0,91	isozymes	in LXIX
<i>Pinus contorta</i>	Alberta (Canada)	NM	0,95	isozymes	in LXIX
<i>Pinus engelmannii</i>	Mexique	NM	0,72	isozymes	in LXIX
<i>Pinus leucodermis</i>	Italie	M *	0,77 (0,72-0,82)	isozymes	LXXXV
<i>P. maximartinezii</i>	Mexique	NM *	0,82 (0,42-1,00)	isozymes	LXXII
<i>Pinus ponderosa</i>	Colorado (USA)	NM	0,96	isozymes	in LXIX
<i>Pinus sylvestris</i>	Pologne	NM	0,98 (0,96 – 0,99)	isozymes	XXI
<i>Pinus sylvestris</i>	Espagne	M *	0,75 (0,08 – 1,00)	microsatellites	CXV

* : dénote une aire de répartition très morcelée ou réduite

** : valeurs recalculées à partir des données brutes

Fabrice Sagnard, dont j'ai co-encadré la thèse de doctorat (ref 71), a franchi une étape de plus dans l'appréciation de ce phénomène en travaillant à l'échelle du groupe d'individus. Il a montré, en utilisant le Mont Ventoux comme site expérimental, que la densité locale influence considérablement le système de reproduction. On passe ainsi d'un taux d'allofécondation moyen de l'ordre de 0,85 en sapinière dense ($d > 80$ adultes par hectare) et mature, à un taux d'allofécondation de 0,70 lorsque la sapinière échantillonne des individus de lisière, puis à un taux d'allofécondation de l'ordre de 0,43 en sapinière recolonisatrice où les individus sont relativement isolés ($d < 20$ adultes par hectare).

Le mécanisme en cause pourrait être qu'en peuplement peu dense, le nombre de semenciers est plus faible, et la probabilité de s'autoféconder augmente par absence de compétition pollinique. Nous avons récemment observé que cette probabilité de s'autoféconder augmente lorsque l'individu produit beaucoup de pollen (ref 84).

Par ailleurs, des phénomènes comme la participation d'un faible nombre de pères à un événement de reproduction peut encore accentuer l'apparition de structures génétiques intra-peuplement. Chez *A. borisii regis*, par exemple, dans 10 familles sur 17 étudiées, 40% des descendants proviennent de seulement 3

pères différents (ref 23). Ces pères peuvent être situés à grande distance du semencier. Chez *A. alba* par exemple, plus de 38% du pollen contribuant à une descendance une année donnée provient de plus de 100 m de distance du semencier (ref 75). La contribution significative à la reproduction de pollinisateurs distants semble une constante chez les arbres forestiers (Oddou-Muratorio 2004, Streiff et al. 1999).

En région méditerranéenne, la variance temporelle et spatiale de la floraison et de la fructification est très forte (Krouchi et al. 2004). Chez le sapin pectiné, la quantité de cônes produits par arbre peut varier d'un facteur de 10 d'une année sur l'autre (ref 71). La part de variabilité individuelle dans l'expression de la production florale reste très forte, estimée à plus de 50% chez le sapin pectiné par exemple (ref 77), remettant en cause le concept de « masting » (Koenig & Knopps 2000). Une telle stochasticité influence nécessairement le système de reproduction, notamment chez les populations de petite taille, ou encore chez les populations en phase dynamique de recolonisation parce que les densités locales et temporelles peuvent être très hétérogènes. Une année de faible production sera équivalente génétiquement à une situation de faible densité, favorisant consanguinité et autofécondation.

L'objectif du projet de recherche que je compte diriger dans les années à venir est de comprendre l'importance de facteurs du milieu

tels que la densité locale, la variabilité individuelle de floraison intra et interannuelles, dans l'expression du système de reproduction (taux d'autofécondation, forme du nuage pollinique local, contribution à longue distance). Je compte développer ce projet de recherche avec une double approche, expérimentale et de modélisation. Le sapin pectiné se prête bien à l'approche expérimentale. Son système de reproduction est mixte. J'ai mis en place depuis quelques années des sites expérimentaux dans le cadre de la zone atelier APM à laquelle participe l'URFM, dans le Mont Ventoux et en montagne de Lure. Des situations de densité très contrastées se rencontrent dans ces deux massifs provençaux. Dès et déjà, 3 années de récolte de graines et de suivi de la phénologie florale ont été réalisées sur plus de 50 semenciers chaque année. Je compte traiter la partie modélisation en collaboration avec l'équipe de biométrie de l'INRA d'Avignon, partenaire de l'URFM (figure 1.1), dans le cadre d'un co-encadrement de thèse, soutenue par le Département EFPA de l'INRA.

La reproduction est l'une des phases sur lesquelles le forestier peut agir dans le cycle de vie d'un peuplement. Dans une optique de gestion durable des forêts, ce projet pourra conduire à l'identification d'indicateurs (des densités locales en semenciers par exemple) d'une reproduction favorable au maintien de la biodiversité intraspécifique.

3.1- Aire de répartition, espèce et endémisme : implications pour la conservation.

L'importance des phénomènes locaux ne doit pas faire oublier que les stratégies de conservation se raisonnent avant tout à l'échelle de l'aire de répartition. Malgré de grandes tendances issues des empreintes glaciaires Quaternaires, il reste difficile de prédire la biodiversité intraspécifique d'un taxon sans l'avoir préalablement étudié. Continuer à acquérir des données de biodiversité génétique sur les taxons méditerranéens à l'échelle de leur aire de répartition reste donc essentiel. Je compte continuer à m'investir dans cet axe de recherche, avec comme objectifs de comprendre les processus qui président à la mise en place de l'endémisme et de confirmer le modèle de refuges glaciaires méditerranéens élaboré dans ce mémoire. Les 9 « hot spots » de biodiversité du bassin méditerranéen (Quézel & Médail 2003), riches en endémiques et correspondant à

priori aux zones refuges glaciaires du Quaternaire, pourront constituer la zone privilégiée d'échantillonnage. Une approche multi-spécifique (utilisant notamment des espèces à faible et forte capacité de dispersion), et à l'échelle locale, est indispensable pour caractériser la structure fine de ces refuges (macro-refuges isolés ou micro-refuges échangeant des gènes ?). Je compte beaucoup sur la collaboration que j'ai développée avec l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, dans le cadre de l'IFR 112 PMSE, pour cette partie de mes activités, notamment dans le cadre de co-encadrement de thèses.

La décision de protéger un taxon donné est généralement motivée par sa rareté. Il s'agit d'empêcher ce qui est rare (évolutivement isolé) de disparaître. Les approches phylogénétiques et

la détermination d'unités d'importance évolutive (ESU, Ryder 1986) sont des objectifs essentiels pour mettre en place une stratégie de conservation adaptée. L'objectif de conservation chez les arbres sociaux que sont les conifères est rarement motivé par leur rareté et leur risque de disparition. L'objectif est plutôt leur maintien dans l'ensemble de leur aire de répartition, ainsi que le maintien de leur potentiel évolutif à long terme. Ceci d'une part parce que ces espèces ont souvent une grande valeur économique, et d'autre part, parce que les arbres sont les espèces « clefs de voûte » des écosystèmes forestiers. Leur biodiversité génétique conditionne celle des autres organismes de leur biocénose (Whitham et al. 2003). Leur manque d'adaptation et leur disparition auront donc des conséquences écologiques bien au-delà de leur propre pérennité.

Une politique de conservation des ressources génétiques a été mise en place en France depuis le début des années 1990 par la Commission des Ressources Génétiques Forestières (CRGF), sous l'égide du Ministère de l'Agriculture (Teissier du Cros 2001). Elle a notamment pour objectif de conserver la diversité génétique des espèces forestières « clef de voûte ». Cette stratégie de conservation du « banal » combine l'approche ESU et la notion d'unité de gestion (MU, Management Unit, Moritz 1994). Une structuration génétique significative entre populations indiquera qu'elles doivent être considérées comme des entités à gérer indépendamment. Cette stratégie abouti à un maillage du territoire, constitué d'unités de conservation (UC) représentatives de la diversité de l'aire de répartition française du taxon considéré (encadré 5).

Que ce soit pour conserver le « rare » ou le « banal », la stratégie mise en place dépend du concept d'espèce sous entendu (voir la discussion de Fraser & Bernatchez 2001 sur les différents concepts utilisés pour définir des unités de conservation). Par exemple, des populations pourront être exclues de l'échantillonnage si elles sont considérées comme appartenant à une espèce différente. Ceci a une incidence directe sur la valeur des estimateurs de la diversité génétique. Ainsi, la mesure de la structuration génétique spatiale, le G_{st} (ou le Q_{st} d'ailleurs), sera plus élevée lorsque l'on considère l'espèce biologique au sens large, comme un ensemble de populations qui peuvent échanger des gènes (espèce collective), par opposition à des conceptions plus biogéographiques ou morphologiques (annexe 1). Par exemple, chez les pins noirs, le

G_{st} augmente de 6 à 14% (selon les études, annexe 1) quand on considère *Pinus nigra* dans son ensemble plutôt que comme une collection de sous espèces isolées génétiquement.

Or cette estimation de la structuration génétique spatiale permet notamment de décider du nombre d'UC à installer dans un réseau de conservation. Les échanges de gènes sont fréquents entre espèces du même genre chez les conifères et les arbres forestiers en général (ref 13 par exemple), ce qui, à mon sens, demande une remise en cause de la notion d'espèce chez ces organismes, souvent basée sur leur biogéographie actuelle. Or, rien ne nous garanti que la distribution actuelle des espèces n'est pas le résultat d'une fragmentation récente, due à l'homme par exemple. Le contraire même est probable (Thrigood 1981). Ne pas inclure dans un réseau de conservation des entités taxonomiques proches du taxon cible, et avec lequel elles peuvent échanger des gènes, me paraît une erreur. C'est pourtant la politique qui est généralement pratiquée en matière de conservation de la biodiversité, notamment chez les arbres forestiers, où la notion de pollution génétique (les flux de gènes potentiellement hybridogènes, indésirables) a une place centrale.

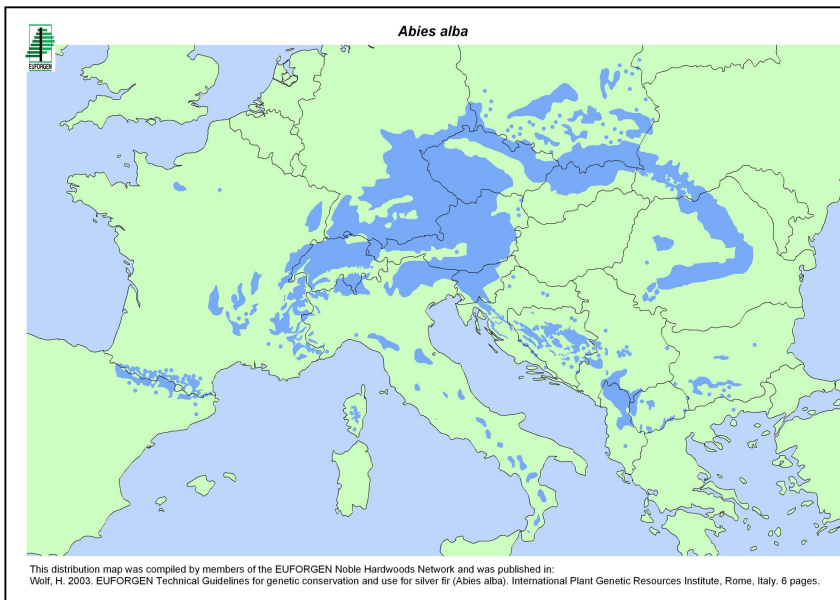
Peut être même faut il défendre l'idée, au regard de l'importance que l'hybridation a pu avoir dans l'histoire évolutive des espèces (Arnold 1997), que des taxons proches puissent être artificiellement introduits pour générer une dynamique de création de diversité. C'est ce qui s'est sans doute passé dans les refuges glaciaires. Les modifications de notre environnement (changements d'usage, réchauffement climatique) seront au moins aussi drastiques que les alternances climatiques Quaternaires. L'autochtonie n'est pas une garantie infaillible d'adaptation à long terme (ref 49). Mettre en contact des espèces phylogénétiquement proches, pour faciliter localement la création d'une diversité nouvelle, par exemple dans un but de résistance ou tolérance au stress hydrique, me semble un objectif qu'il est raisonnable, voire urgent, de tester. Dans les marges de l'aire de distribution de certaines espèces, ce peut être la seule solution pour conserver un écosystème forestier. Je pense par exemple au sapin pectiné à basse altitude en Provence, face au réchauffement climatique. Nous serons peut être dans l'alternative d'avoir des forêts de sapin pectiné « pur » dépérissantes ou d'avoir des forêts de sapin tout court. C'est cette deuxième solution qui a été choisie pour la restauration génétique de la panthère de Floride (Hedrick 2001).

Encadré 5 – Une politique de conservation de la biodiversité génétique : le sapin pectiné.

Un des points essentiels de la Convention sur la Diversité Biologique adoptée au cours du Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992 (www.biodiv.org) est l'engagement juridiquement contraignant pris par les pays signataires de mettre en oeuvre des politiques de conservation de leur biodiversité. En Europe, la conservation de la biodiversité intraspécifique des arbres forestiers est coordonnée par Euforgen (www.ipgri.cgiar.org/networks/euforgen/euf_home.asp), structure issue des résolutions des Conférences Ministérielles sur la Protection des Forêts en Europe (MCPFE). En France, cette tâche assurée par la Commission Nationale de Conservation des Ressources Génétiques Forestières (CRGF) (Teissier du Cros 2001). Pour les espèces forestières sociales majeures, la stratégie de conservation généralement choisie est l'in situ, la conservation devant s'effectuer en milieu naturel, pour permettre le maintien des processus évolutifs et des adaptations locales.

La conservation in situ de la biodiversité intra-population nécessite la constitution d'un réseau d'unités conservatoires (UC). C'est une application du principe de l'unité de gestion (management unit, ou MU) proposé par Moritz en 1994, et du principe de l'unité phylogénétique (Evolutionary Significant Unit, ou ESU) proposé par Ryder en 1986, et largement discuté depuis (Fraser & Bernatchez 2001). Dans les réseaux CRGF, les UC sont choisies pour être représentatives de la diversité phylogénétique, génétique et écologique du taxon considéré, sur un territoire donné. Le territoire doit tendre à représenter l'aire de répartition du taxon, d'où la nécessité d'une coordination supra-nationale. L'autochtonie (adaptation aux conditions locales), la taille du peuplement (flux de gènes), le nombre de leurs semenciers (effectif efficace) et le dynamisme de la régénération naturelle (potentiel évolutif) sont des conditions essentielles du choix des UC. Leur structure comprend une zone centrale, entourée d'une zone tampon. Leur gestion proscribit l'introduction de matériel exotique, et impose de laisser un nombre minimum de semenciers à l'hectare après une coupe de régénération. Afin de réduire encore d'avantage les flux de gènes à longue distance (éviter l'hybridation), la zone centrale doit être régénérée avant la zone tampon.

Le sapin pectiné, *Abies alba* Mill est la principale essence de l'étage montagnard tempéré humide en Europe. Son aire de



répartition s'étend d'Espagne en Roumanie, et de Pologne en Calabre. Son amplitude altitudinale constitue une ceinture de 600 à 1000 m de large, depuis des altitudes variant de 200 m en Europe du Nord jusqu'à plus de 2100 m dans les Alpes occidentales, voire 2900 m dans les Balkans. Le sapin pectiné n'est pas menacé à l'échelle de son aire de répartition, bien qu'il puisse l'être localement, par exemple du fait de la pollution atmosphérique (Wolf 2003).

En France, le sapin pectiné occupe environ 0,6 millions d'hectares. Le réseau de conservation français du sapin pectiné est constitué de 18 UC (www.brg.prd.fr). Le

maillage proposé repose sur sa structuration écologique et une évaluation de sa biodiversité par marquage génétique (terpènes et isozymes). Le réseau contient deux (lignée pyrénéenne et italienne) des trois ESU que compte l'espèce en Europe. Les UC du réseau ont une surface comprise entre 60 et 350 ha, le nombre de leurs semenciers à l'hectare devant toujours être supérieur à 60. La zone centrale a une surface d'au moins 10 ha. La création de 4 UC supplémentaires, représentatives de la biodiversité des peuplements des Alpes méridionales françaises (ref 16), est en cours à la CRGF.

Pour mener à bien ces réflexions prospectives pour une meilleure gestion de la biodiversité, je compte m'appuyer fortement sur le partenariat européen d'Euforgen, le Programme Européen pour les Ressources Génétiques Forestières créé en 1994 (encadré 5). Son objectif est de mettre en place une coopération scientifique et technique durable pour la conservation des ressources génétiques forestières (la biodiversité génétique) à l'échelle de l'Europe (http://www.ipgri.cgiar.org/networks/euforgen/euf_home.asp). En tant que

président du réseau de conservation des conifères d'Euforgen, je compte œuvrer pour que le maillage le plus pertinent possible de la biodiversité des conifères européens soit mis en place. Cela passera par l'évaluation de la diversité génétique d'espèces et/ou populations encore méconnues, mais aussi par la construction d'indicateurs de gestion de la biodiversité génétique. Si l'outil moléculaire est efficace, et indispensable à la mise en place de réseaux de conservation, il reste très onéreux et peu utilisable en routine pour des suivis de

terrain. Des « marqueurs » comme l'effectif, les structures d'âge, la quantité de fleurs et/ou de cônes seraient sans doute des indicateurs pertinents (Garnier-Géré & Ades 2001, Imbert & Lefèvre 2003) qui demandent des investigations de manière urgente. Au bout du compte, il s'agit de mettre en place une véritable stratégie de conservation, qui prennent en compte conjointement les gènes, les espèces et les écosystèmes (Bowen 1999).

Enfin, une politique de gestion intégrée à

l'échelle du bassin méditerranéen (peut être sous la forme d'une structure partenaire d'Euforgen, EuMedForGen !?) reste à créer. La pression anthropique (démographie et urbanisation notamment) est grandissante autour de la Méditerranée. Le réservoir évolutif que les forêts de cette région contiennent est précieux et doit être préservé, notamment (mais pas seulement) pour certaines régions de basse altitude de l'Europe tempérée, dans le cadre du réchauffement climatique qui s'annonce.



Le cône femelle de *Pinus halepensis*, un conifère pionnier majeur de l'étage thermo-méditerranéen

4- Bibliographie

- I- Aguinalgade I., Llorente F., Benito C., 1997. Relationships among five populations of European black pine (*Pinus nigra* Arn.) using morphometric and isozyme markers. *Silvae Genetica*, 46(1), 1-5.
- II- Agundez M.D., Degen B., Von Wuelisch G., Alia R., 1999. Multilocus analysis of *Pinus halepensis* Mill. from Spain: genetic diversity and clinal variation. *Silvae Genetica*, 48(3-4), 173-178.
- III- Alfaro R.I., Lewis K.G., King J.N., El-Kassaby Y.A., Brown G., Smith L.D., 2000. Budburst phenology of sitka spruce and its relationship to white pine weevil attack. *For. Ecol. Manag.* 127 (1-3), 19-29.
- IV- Arbez M, Millier C., 1970. Comparaison de deux générations successives de sapin (*Abies alba* Mill.). Structure génétique de population, hypothèses sur l'action de la sélection naturelle. *Ann. Sci. For.* 27(3), 287-301.
- V- Arnold M.L., 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford University Press, New York, USA.
- VI- Austerlitz F., Mariette S., Machon N., Gouyon P.-H., Godelle B., 2000. Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154, 1309-1321.
- VII- Bachelier J., 2003. De *Cupressus* L. : approche taxonomique du genre par l'étude de la variabilité du mode d'organisation de la ramification par l'analyse de la diversité génétique. Rapport de stage du DEA "Systématique animale et Végétale", Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), 37 p et annexes.
- VIII- Barbéro M., Quézel P., 1990. La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières dans la région Provence Alpes Côte d'Azur. *Bull. Soc. Linn. Provence* 41, 77-87.
- IX- Bariteau M., Ferrandes P., 1992. Les cèdres. In : Amélioration des espèces végétales cultivées, A. Gallais, H. Bannerot Ed., INRA éditions, Paris, 732-743.
- X- Bartoli M., Demesure-Musch B., 2003. Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux de gènes des pins à crochets et sapins français. *Rev. For. Fr.* 55(6), 543-556.
- XI- Barton N.H., 2001. The role of hybridization in evolution. *Mol. Ecol.* 10, 551-568.
- XII- Bechir A., El Mousadik A., Pichot C., 2004. Diversité allozymique de peuplements de cyprès naturels et introduits au Maroc. Conséquences pour la gestion des ressources. *Ann. For. Sci.* 61, 669-676.
- XIII- Belahbib N., Pemonge M.H., Ouassou A., Sbay H., Kremer A., Petit R.J., 2001. Frequent cytoplasmic exchanges between oak species that are not closely related: *Quercus suber* and *Q. ilex* in Morocco. *Mol. Ecol.* 10, 2003-2012.
- XIV- Bergmann F., Kownatzki D., 1987. The genetic variation pattern of silver fir (*Abies alba*) in Europe monitored from enzyme gene loci. In: Paule L. and Korpel S. (eds), IUFRO Tannensymposium, Zvolen (Slovaquie), 3-5 septembre 1987, 21-26.
- XV- Blondel J., Aronson J., 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean region. Oxford University Press, New York.
- XVI- Boscherini G., Morgante M., Rossi P., Vendramin G.G., 1994. Allozyme and chloroplast DNA variation in Italian and Greek populations of *Pinus leucodermis*. *Heredity* 73, 284-290.
- XVII- Bou Dagher-Kharrat M., 2001. Caractérisation du génome et structuration géographique de la diversité génétique du genre *Cedrus*. Thèse de Doctorat en Sciences, Université Paris 6.
- XVIII- Bowen B.W., 1999. Preserving genes, species, or ecosystems? Healing the fractured foundations of conservation policy. *Mol. Ecol.* 8(12), S5-S10 Suppl. 1.
- XIX- Bucci G., Anzidei M., Madaghiele A., Vendramin G.G., 1998. Detection of haplotypic variation and natural hybridization in halepensis-complex pine species using chloroplast simple sequence repeat (SSR) markers. *Mol. Ecol.* 7, 1633-1643.

- XX- Bucci G., Vendramin G.G., Lelli L., Vicario F., 1997. Assessing the genetic divergence of *Pinus leucodermis* Ant. endangered populations: use of molecular markers for conservation purposes. *Theor. Appl. Genetics* 95, 1138-1146.
- XXI- Burczyk J., 1998. Mating system variation in a Scots pine clonal seed orchard. *Silvae Genetica* 47(2-3), 155-158.
- XXII- Burczyk J., Adams W.T., Shimizu J.Y., 1996. Mating patterns and pollen dispersal in a natural knobcone pine (*Pinus attenuata* Lemmon.) stand. *Heredity* 77, 251-260.
- XXIII- Burczyk J., Prat D., 1997. Male reproductive success in *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco : the effects of spatial structure and flowering characteristics.
- XXIV- Clark G.C., Malcolm D.C., 1998. Location of cones in the crown and along shoots of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) and the influence of coning intensity and shoot size. *Can. J. For. Res.* 28, 1756-1772.
- XXV- Comps B., Gömöry D., Letouzey J., Thiébaud B., Petit R.J., 2001. Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics* 157, 389-397.
- XXVI- Conkle M.T. 1981. Isozyme variation and linkage in six conifer species. In M.T. Conkle (Edt.): Proceedings of a symposium on isozymes of North American forest trees and forest insects, USDA Forest Service General Technical Report PSW-48, 11-17.
- XXVII- Conkle M.T. 1987. Electrophoretic analysis of variation in native Monterey Cypress (*Cupressus macrocarpa* Hartw.). In: T.S. Elias (Edt.): Conservation and management of rare and endangered plants, Sacramento, CA, USA, 5-8 nov. 1986, Sacramento Native Plant Society, 249-256.
- XXVIII- Conkle M.T., Schiller G., Grunwald C., 1988. Electrophoretic analysis of diversity and phylogeny of *Pinus brutia* and closely related taxa. *Systematic Botany* 13(3), 411-424.
- XXIX- Cornelius J., 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Can. J. For. Res.* 24, 372-379.
- XXX- Ducci F., Proietti R., Favre J.M., 1999. Allozyme assessment of genetic diversity within the relic Sicilian fir *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei. *Ann. For. Sci.* 56, 345-355.
- XXXI- Echt C.S., De Verno L.L., Anzidei M., Vendramin G.G., 1998. Chloroplast microsatellites reveal population genetic diversity in red pine, *Pinus resinosa* Ait. *Mol. Ecol.* 7, 307-316.
- XXXII- El-Kassaby Y A., Dunsworth B.G., Krakowski J., 2003. Genetic evaluation of alternative silvicultural systems in coastal montane forests: western hemlock and amabilis fir. *Theor. Appl. Genetics* 107(4), 598 – 610.
- XXXIII- El Mousadik A., Petit R.J., 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the Argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theor. Appl. Genetics* 92, 832 – 839.
- XXXIV- Ellstrand N.C., Whitkus R., Rieseberg L.H., 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93, 5090-5093.
- XXXV- Ennos R.A., 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72, 250-259.
- XXXVI- Fabre J.P., Bariteau M., Chalon A., Thévenet J. 2001. Possibilités de multiplication du puceron *Cedrobium laportei* Remaudière, (*Homoptera, Lachnidae*) sur différentes provenances du genre *Cedrus* et sur deux hybrides d'espèces, perspectives d'utilisation en France. International Meeting on Sylviculture of cork oak (*Quercus suber* L.) and Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti), Rabat, Morocco, 22-25 October 2001, 83-94.
- XXXVII- Falconer D.S., 1974. Introduction à la génétique quantitative. Masson et Cie, Paris.
- XXXVIII- Fraser D.J., Bernatchez L., 2001. Adaptive evolutionary conservation : towards a unified concept for defining conservation units. *Mol. Ecol.* 10, 2741-2752.

- XXXIX- Gadek P.A., Alpers D.L., Heslewood M.M., Quinn C.J., 2000. Relationships within *Cupressaceae* sensu lato: A combined morphological and molecular approach. *Amer. J. Bot.* 87 (7), 1044-1057.
- XL- Garnier-Géré P.H., Ades P.K., 2001. Environmental surrogates for predicting and conserving adaptive genetic variability in tree species. *Conservation Biology* 15(6), 1632-1644.
- XLI- Gaston K.J., Spicer J.I., 2004. Biodiversity, an introduction. Blackwell publishing, 2ème édition, Oxford.
- XLII- Gómez A., González-Martínez S.C., Collada C., Climent J., Gil L., 2003. Complex population genetic structure in the endemic Canary Island pine revealed using chloroplast microsatellite markers. *Theor. Appl. Genetics*, 107, 1123-1131.
- XLIII- Goncharenko G.G., Silin A.E. and Padutov V.E., 1994. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. III. Population structure, diversity, differentiation and gene flow in central and isolated populations of *Pinus sylvestris* L. in eastern Europe and Siberia. *Sivae Genetica* 43(2-3), 119-132.
- XLIV- Graïne M., 2004. Effet de l'introduction du cèdre de l'Atlas en France sur sa diversité. Rapport de stage du DEA « Ressources phylogénétiques et interactions biologiques », Université Montpellier II, 18 p et annexes.
- XLV- Gulbaba A.G., Velioglu E., Ozer A.S., Dogan B., Doerksen A.H., Adams W.T., 1996. Population genetic structure of Kazdagi fir (*Abies equitrojani*), a narrow endemic to Turkey: implications for in situ conservation. Colloque Ressources génétiques, Antalya, Turquie.
- XLVI- Hamrick J.L., Godt M.J.W., Sherman-Broyles S.L., 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest*, 6, 95-124.
- XLVII- Hardy O.J., Vekemans X., 2002. SPAGEDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol. Ecol. Notes* 2(4), 618-620.
- XLVIII- Hedrick P.W., 2001. Conservation genetics : where are we now ? *TREE* 16(11), 629-636.
- XLIX- Hewitt G. M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota *Biological Journal of the Linnean Society* 68 (12), 87-112.
- L- Hewitt G., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907-913.
- LI- Hiebert R.D., Hamrick J.L., 1983. Patterns and level of genetic variation in Great Basin bristlecone pine, *Pinus longaeva*. *Evolution* 37, 302-310.
- LII- Howe G.T., Aitken S.N., Neale D.B., Jermstad K.D., Wheeler N.C., Chen T.H.H., 2003. From genotype to phenotype: unravelling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Can. J. Bot.* 81, 1247-1266.
- LIII- Imbert E., Lefevre F., 2003. Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system. *J. Ecology* 91(3), 447-456
- LIV- Kaya Z., Tolun A.A., Cengel B.N., Velioglu E., Tolun G.G., 2001. The pattern of genetic variation in *Pinus nigra pallasiana* natural populations from the Kazdagi and Bolkar mountains, Turkey: implications for in situ gene conservation. In: Müller-Stark G. and Schubert R. (eds.). Genetic response of forest systems to changing environmental conditions. Vol. 70, Forestry Sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 293-305.
- LV- Kayihan G.C., 2000. The genetic structure of *Cedrus libani* (A. Rich) populations determined by DNA markers. Masters thesis, Graduate school of natural and applied sciences, Middle East Technical University, Ankara, Turquie.
- LVI- Koenig W.D., Knops J.M.H., 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *American Naturalist*, 155(1), 59-69.

- LVII- Konnert M., Hussendörfer E., 2001. Genetic variation of silver fir in unevenaged forests in comparison with evenaged forests. In: Müller-Stark G. and Schubert R. (eds.). Genetic response of forest systems to changing environmental conditions. Vol. 70, Forestry Sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 307-320.
- LVIII- Kormutak A., 1985. Study on species hybridization within the genus *Abies*. (Acta dendrobiologica) Veda, Bratislava, Slovakia, 127 p.
- LIX- Korol L., Kara N., Isik K., Schiller G., 1997. Genetic differentiation among and within natural and planted *Cupressus sempervirens* eastern Mediterranean populations. *Silvae Genetica*, 46(2-3), 151-155.
- LX- Korol L., Shklar G., Schiller G., 2002. Diversity among circum-Mediterranean populations of Aleppo pine and their differentiation from Brutia pine in their isoenzymes: additional results. *Silvae Genetica*, 51(1), 35-41.
- LXI- Korol L., Shklar G., Schiller G., 2002. Genetic variation within and among *Pinus brutia* Ten. seed stands in Turkey in their isozymes. *Forest Genetics*, 9(3), 233-242.
- LXII- Kremer A., 1994. Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genet. Sel. Evol*, 26(suppl. 1), 105s-123s.
- LXIII- Krouchi F., Derridj A., Lefevre F., 2004. Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *Forest Ecol Manag.* 97(1-3), 181-189.
- LXIV- Latham R.E., Ricklefs R.E., 1993. Continental comparisons of temperate zone tree species diversity. In : Ricklefs R.E., Schluter D. (Edts), *Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives*. Chicago University Press, Chicago, 294-314.
- LXV- Latta R.G., 2003. Gene flow, adaptive population divergence and comparative population structure across loci. *New Phytologist* 161, 51-58.
- LXVI- Latta R.G., 2004. Relating processes to patterns of genetic variation across landscapes. *For. Ecol. Manag.* 197, 91-102.
- LXVII- Le Corre V., Kremer A., 2003. Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. *Genetics* 164, 1205-1219.
- LXVIII- Ledig F.T., 1974. An analysis of methods for the selection of trees from wild stands. *Forest Sci.* 20(1), 2-16.
- LXIX- Ledig F.T., 1998. Genetic variation in *Pinus*. In: D.M. Richardson (edt): *Ecology and biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, 251-280.
- LXX- Ledig F.T., 2000. Founder effects and the genetic structure of Coulter pine. *J. Heredity*, 91(4), 307-315.
- LXXI- Ledig F.T., Conkle M.T., 1983. Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic, Torrey pine (*Pinus torreyana* Parry ex Carr.). *Evolution*, 37(1), 79-85.
- LXXII- Ledig F.T. Conkle M.T., Bermejo-Velasquez B., Eguiluz-Piedra T., Hodgskiss P.D., Johnson D. R., Dvorak W.S., 1999. Evidence for an extreme bottleneck in a rare Mexican pinyon: genetic diversity, disequilibrium and the mating system in *Pinus maximartinezii*. *Evolution*, 53(1), 91-99.
- LXXIII- Ledig F.T., Jacob-Cervantes V., Hodgskiss, P.D., Eguiluz-Piedra T., 1997. Recent evolution and divergence among populations of a rare Mexican endemic, Chihuahua spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution*, 51, 1815-1827.
- LXXIV- Lefèvre F. (2004) Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. *For. Ecol. Manag.* 197, 257-271.
- LXXV- Li P., Adams W.T., 1993. Genetic control of bud phenology in pole size trees and seedlings of coastal Douglas fir. *Can. J. For. Res.* 23(6), 1043-1051.
- LXXVI- Liepelt S., Bialozyt R., Ziegenhagen B., 2002. Wind-dispersed pollen mediates postglacial gene flow among refugia. *PNAS*, 99(22), 14590-14594.

- LXXVII- Lowe A., Harris S., Ashton P., 2004. Ecological Genetics. Design, analysis and application. Blackwell publishing, Oxford.
- LXXVIII- Lynch M., Pfrender M., Spitze K., Lehman N., Hicks J., Allen D., Latta L., Ottene M., Bogue F., Colbourne J., 1999. The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species. *Evolution* 53 (1), 100-110.
- LXXIX- McCauley, 1991. Genetic consequences of local population extinction and recolonization. *Trends Ecol. Evol.* 6(1), 5-8.
- LXXX- McKay J.K., Latta R.G., 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends Ecol. Evol.* 17(6), 285-291.
- LXXXI- Merilä J., Crnokrak P., 2001. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *J. Evol. Biology* 14 (6), 892-903.
- LXXXII- Millar C.I., Strauss S.H., Conkle M.T., Westfall R.D., 1988. Allozyme differentiation and biosystematics of the Californian closed-cone pines (*Pinus* subsect. *Oocarpae*). *Systematic Botany* 13(3), 351-370.
- LXXXIII- Morgante M., Vendramin G.G., 1991. Genetic variation in Italian populations of *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus leucodermis* Ant. In: Müller-Starck G., Ziehe M. (eds.): Genetic variation in European populations of forest trees. Sauerländer's Verlag, Frankfurt Am Main, 205-227.
- LXXXIV- Morgante M., Vendramin G.G., Rossi P., 1991. Effects of stand density on outcrossing rate in 2 Norway spruce (*Picea abies*) populations. *Can. J. Botany* 69 (12): 2704-2708
- LXXXV- Morgante M., Vendramin G.G., Rossi P., Olivieri A.M. 1993. Selection against inbreds in early life-cycle phases in *Pinus leucodermis* Ant. *Heredity* 70, 622-627.
- LXXXVI- Moritz C., 1994. Defining « evolutionnary significant units » for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 373-375.
- LXXXVII- Mosseler A., Innes D.J., Roberts B.A., 1991. Lack of allozyme variation in disjunct Newfoundland populations of red pine (*Pinus resinosa*). *Can. J. For. Res.*, 21, 525-528.
- LXXXVIII- Neale D.B., Adams W.T., 1985. Allozyme and mating system variation in balsam fir (*Abies balsamea*) across a continuous elevational transect. *Can. J. Bot.* 63, 2448-2453.
- LXXXIX- Nei M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89, 583-590.
- XC- Nei M, 1988. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- XCI- Nikolic D., Tucik N., 1983. Isoenzyme variation within and among populations of European black pines (*Pinus nigra* Arnold). *Silvae Genetica*, 32(3-4), 80-89.
- XCII- Oddou-Muratorio S., Demesure-Musch B., Pelissier R., Gouyon P.H., 2004. Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. Crantz. *Mol. Ecol.* 13(12), 3689-3702.
- XCIII- Owens J.N., Colangeli A.M., Morris S.J., 1991. Factors affecting seed set in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Can. J. Bot.* 69, 229-238.
- XCIV- Panetsos K.P., Aravanopoulos F.A., Scaltsoyiannes A., 1998. Genetic variation of *Pinus brutia* from islands of the northeast Aegean Sea. *Silvae Genetica*, 47, 115-120.
- XCV- Papageorgiou A., Panetsos K.P., Hattemer H.H., 1994. Genetic differentiation of natural Mediterranean cypress (*Cupressus sempervirens* L.) populations in Greece. *Forest Genetics*, 1(1), 1-12.
- XCVI- Parducci L., 2000. Genetics and evolution of the Mediterranean *Abies* species. PhD thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria 148.
- XCVII- Parducci L., Szmidt A.E., Madaghiele A., Anzidei M., Vendramin G.G., 2001a. Genetic variation at chloroplast microsatellites (cpSSRs) in *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei and three neighboring *Abies* species. *Theoretical and Applied Genetics*, 102, 733-740.

- XCVIII- Parducci L., Szmidt A.E., Ribeiro M.M., Drouzas A.D., 2001b. Taxonomic position and origin of the endemic sicilian fir *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei based on allozyme analysis. *Forest Genetics*, 8(2), 119-127.
- XCIX- Petit R.J., Bahrman N., Baradat P., 1995. Comparison of genetic differentiation in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) estimated using isozyme, total protein and terpenic loci. *Heredity* 75, 382-389.
- C- Petit R.J., 1999. Diversité génétique et histoire des populations d'arbres forestiers. Habilitation à diriger des recherches, Université Paris-Sud, 85 p.
- CI- Petit R.J., Aguinalde I., de Beaulieu J.L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Muller-Starck G.M., Demesure-Musch B., Palme A., Martin J.P., Rendell S., Vendramin G.G., 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300 (5625), 1563-1565.
- CII- Petit R.J., Duminil J., Fineschi S., Hampe A., Salvini D. & Vendramin G.G., 2005. Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology* 14(3), 689-701.
- CIII- Petit R.J., Vendramin G.G., 2005. Phylogeography of organelle DNA in plants: an introduction. *Phylogeography of southern European refugia* (eds S. Weiss and N. Ferrand). Kluwer, Amsterdam, in press
- CIV- Pichot C., 1997. Contribution au rapport final du programme européen AIR3 CT93-1675 «Cypress : A flexible tree for the protection of intensive farmland and for the production of high quality wood in marginal forest sites subject to fire risk in Mediterranean regions», E. Teissier du Cros coordinateur.
- CV- Prada M.A., Gordo J., De Miguel J., Mutke S., Catalan-Bachiller G., Iglesias S., Gil L., 1997. Las regiones de procedencia de *Pinus pinea* en España. Organismo Autonomo Parques Nacionales, Madrid.
- CVI- Price R.A., Liston A., Strauss S.H., 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. In: D.M. Richardson (ed): *Ecology and biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, 49-68.
- CVII- Provan J., Soranzo N., Wilson N.J., Goldstein D.B., Powell W., 1999. A low mutation rate for chloroplast microsatellites. *Genetics* 153, 943-947.
- CVIII- Prus-Glowacki W., Bernard E., 1994. Allozyme variation in populations of *Pinus sylvestris* L. from a 1912 provenance trial in Pulawy (Poland). *Silvae Genetica* 43(2-3), 132-138.
- CIX- Prus-Glowacki W., Stephan B.R., 1994. Genetic variation of *Pinus sylvestris* from Spain in relation to other European populations. *Silvae Genetica* 43(1), 7-14.
- CX- Quézel P., Médail F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- CXI- Raddi S., Sümer S., 1999. Genetic diversity in natural *Cupressus sempervirens* L. populations in Turkey. *Bioch. System. Ecology* 27, 799-814.
- CXII- Reed D.H., Frankham R., 2001. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution* 55(6), 1095-1103.
- CXIII- Rehfeldt G.E., 1992. Early selection in *Pinus ponderosa* – compromise between growth potential and growth rhythm in developing breeding strategies. *Forest Science* 38 (3), 661-677.
- CXIV- Rieseberg L. H., Raymond O., Rosenthal D. M., Lai Z., Livingstone K., Nakazato T., Durphy J. L., Schwarzbach A. E., Donovan L. A., Lexer C., 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301, 1211-1216.
- CXV- Robledo-Arnuncio J.J., Alia R., Gil L., 2004. Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Mol. Ecol.* (13), 2567-2577.
- CXVI- Ryder O.A., 1986. Species conservation and systematics : the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution* 1, 9-10.

- CXVII- Sabatier S., Baradat P., Barthélémy D. (2003) Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A Rich (*Pinaceae*). *Ann. For. Sci.* 60(1) : 19-29.
- CXVIII- Salvador L., Alia R., Agundez D., Gil L., 2000. Genetic variation and migration pathways of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) in the Iberian peninsula. *Theor. Appl. Genet.* 100, 89-95.
- CXIX- Sanchez-Goni M.F., Cacho I., Turon J.L., Guiot J., Sierro F.J., Peypouquet J.P., Grimalt J.O., Shackleton N.J., 2002. Synchronicity between marine and terrestrial responses to millennial scale climatic variability during the last glacial period in the Mediterranean region. *Climate Dynamics* 19, 95-105.
- CXX- Scaltsoyiannes A., Rohr R., Panetos K.P., Tsaksira M., 1994. Allozyme frequency distribution in five European populations of black pine (*Pinus nigra* Arn.). I. Estimation of genetic variation within and among populations. II. Contribution of isozyme analysis to the taxonomic status of the species. *Silvae Genetica* 43(1), 20-30.
- CXXI- Scaltsoyiannes A., 1999. Allozyme differentiation and phylogeny of cedar species. *Silvae Genetica* 48, 61-68.
- CXXII- Scaltsoyiannes A., Tsaksira M., Drouzas A.D., 1999. Allozyme differentiation in the Mediterranean firs (*Abies*, Pinaceae). A first comparative study with phylogenetic implications. *Plant Syst. Evol.* 216, 289-307.
- CXXIII- Schiller G., Conkle M.T., Grunwald C., 1986. Local differentiation among Mediterranean populations of Aleppo pine in their isoenzymes. *Silvae Genetica* 35(1), 11-18.
- CXXIV- Schiller G., Korol L., Ungar E.D., Zehavi A., Gil S.L., Climent M.J., 1999. Canary island pine (*Pinus canariensis* Chr.Sm. ex Dc.). 1- Differentiation among native populations in their isoenzymes. *Forest Genetics*, 6(4), 257-276.
- CXXV- Schroeder S., 1989. Outcrossing rates and seed characteristics in damaged natural populations of *Abies alba* Mill. *Silvae Genetica* 38(5-6), 185-189.
- CXXVI- Shea K.L., 1987. Effects of population structure and cone production on outcrossing rates in Engelmann spruce and subalpine fir. *Evolution* 41, 124-136.
- CXXVII- Siegismund H.R., Kjaer E.D., 1997. Outcrossing rates in two stands of noble fir (*Abies procera* Rehd.) in Denmark. *Silvae Genetica* 46 (2-3), 144-146.
- CXXVIII- Silin A.E., Goncharenko G.G., 1996. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. IV. Population structure and genetic variation in geographically related and isolated populations of *Pinus nigra* Arnold on the Crimean peninsula. *Silvae Genetica*, 45(2-3), 67-75.
- CXXIX- Simsek Y., 1992. Genetische untersuchungen an tannenarten (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach., *Abies bornmuelleriana* Mattf. *Abies equitrojani* Aschers. et Sint.) aus der Turkei. Turkish forest research institute, Ankara, technical bulletin n° 221, 40pp.
- CXXX- Smouse P.E., Dyer R.J., Westfall R.D., Sork V.L., 2001. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. I. Male gamete heterogeneity among females. *Evolution* 55(2), 260-271.
- CXXXI- Sork V.L., Nason J., Campbell D.R., Fernandez J.F., 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecol. Evol.* 14(6), 219-224.
- CXXXII- Streiff R., Ducouso A., Lexer C., Steinkellner H., Gloessl J., Kremer A., 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Mol. Ecol.* 8(5), 831-841.
- CXXXIII- Szmidt A.E., Wang X.R., 1993. Molecular systematics and genetic differentiation of *Pinus sylvestris* (L.) and *P. densiflora* (Sieb. et Zucc.). *Theor. Applied Genetics*, 86, 159-165.
- CXXXIV- Teissier du Cros E. (Ed.), 2001. Forest genetic resources management and conservation. France as a case study. Ministry of Agriculture and Fisheries, Bureau of Genetic Resources, Commission of Forest Genetic Resources, INRA DIC, Paris.

CXXXV- Thahouk S.N., Zurayk R., Khuri S., 2001. Conservation of coniferous forests of Lebanon: past, present and future prospects. *Oryx* 35(3), 206-215.

CXXXVI- Thirgood J.V., 1981. *Man and the Mediterranean forest*. Academic Press, New York, USA.

CXXXVII- van Andel T.H., 2002. The climate and landscape of middle part of Weichselian glaciation in Europe: the stage 3 project. *Quat. Research* 57, 2-8.

CXXXVIII- Vendramin G.G., Anzidei M., Madaghiele A., Bucci G., 1998. Distribution of genetic diversity in *Pinus pinaster* Ait as revealed by chloroplast microsatellites. *Theor. Appl Genet*, 97, 456-463.

CXXXIX- Vendramin G.G., Degen B., Petit R.J., Anzidei M., Madaghiele A., Ziegenhagen B., 1999. High level of variation at *Abies alba* chloroplast microsatellite loci in Europe. *Mol. Ecol.* 8, 1117-1126.

CXL- Vicario F., Vendramin G.G., Rossi P., Lio P., Giannini R., 1995. Allozyme, chloroplast DNA and RAPD markers for determining genetic relationships between *Abies alba* and the relic population of *Abies nebrodensis*. *Theor. Appl Genet* 90, 1012-1018.

CXLI- Weir B.S., Cockerham C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38(6), 1358-1370.

CXLII- Whitham T.G., Young W.P., Martinsen G.D., Gehring C.A., Schweitzer J.A., Shuster S.M., Wimp G.M., Fischer D.G., Bailey J.K., Lindroth R.L., Woolbright S., Kuske C.R., 2003. Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84 (3), 559-573.

CXLIII- Wolf H., 2003. EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use for silver fir (*Abies alba*). IPGRI, Rome, Italy.

CXLIV- Wright S., 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19, 395-420.

CXLV- Young A., Boyle T., Brown T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *TREE* 11(10), 413-418.



Cônelets mâles à maturité (à gauche) et cônes femelles immatures (à droite) sur des rameaux du sapin méditerranéen *Abies nordmanniana* (mois de mai).

Annexe 1.

Diversité nucléaire dans les genres *Abies*, *Cedrus*, *Cupressus* et *Pinus*, estimée à partir de données isoenzymatiques. Le nombre d'études ayant permis de calculer les données synthétiques sont précisés : premier nombre pour le calcul de H_e et le deuxième pour le calcul de G_{st} . Les valeurs entre parenthèses sont soit les valeurs des populations extrêmes (fourchette de valeurs), soit l'écart type (une seule valeur). Référence : les chiffres arabes précédés de « ref » se rapportent à mes publications, les chiffres romains aux références du § 4.

espèce et aire	nLoc	nPop	nInd	Hétérozygotie (H)	Gst	Référence
Données synthétiques (nb d'études)						
Ligneux boréaux (30 / 40)	15,8	8	NC	0,204 (0,015)	3,8% (0,006)	XLVI
Ligneux tempérés (106 / 125)	21,3	12,2	NC	0,145 (0,008)	9,2% (0,010)	XLVI
Ligneux tropicaux (53 / 26)	21,3	2,9	NC	0,125 (0,012)	11,9% (0,025)	XLVI
Ligneux endémiques (26 / 18)	21,8	8,5	NC	0,056 (0,010)	14,1% (0,049)	XLVI
Ligneux restreints (61 / 40)	21,1	5,3	NC	0,143 (0,010)	12,4% (0,016)	XLVI
Ligneux régionaux (103 / 127)	16,8	11,6	NC	0,194 (0,009)	6,5% (0,006)	XLVI
Ligneux à large aire (9)	14	5,4	NC	0,228 (0,026)	3,3% (0,009)	XLVI
Conifères (102 / 121)	17,3	8,9	NC	0,151 (0,008)	7,3% (0,010)	XLVI
<i>Abies</i> (7)	13,6	5,4	NC	0,130 (0,007)	6,3% (0,019)	XLVI
<i>Pinus</i> (20 / 19)	> 11	18,2	48	0,169 (0,064)	6,7% (0,051)	C
<i>Pinus</i> (99 / 57) **	22	9	NC	0,158 (0,07)	8% (0,13)	LXIX
<i>Pinus</i> (93)	19,9	7,8	NC	0,136 (0,009)	6,5% (0,008)	XLVI
Genre <i>Abies</i> : sapins méditerranéens et euro-méditerranéens						
<i>A. alba</i> Alpes	16	24	70-150	0,180 (0,133-0,198)	5,5%	ref 5
<i>A. alba</i> Alpes Ligures	10	6	20-40	0,177 (0,148 – 0,213)	2% rec	ref 16
<i>A. alba</i> Europe (a)	5	17	25	0,186 (0,053) * rec	9,6% rec	XIV
<i>A. alba</i> Europe centrale	15	24	100	0,192 (0,159 – 0,222)	NC	LVII
<i>A. alba</i> France	10	19	20-40	0,170 (0,063 – 0,217)	4% rec	ref 19
<i>A. alba</i> France médit.	10	6	20-40	0,144 (0,114 – 0,178)	3,2% rec	ref 16
<i>A. alba</i> France non médit	10	4	20-40	0,138 (0,122 – 0,148)	1,2% rec	ref 19
<i>A. alba</i> Italie	12	8	14-35	0,106 (0,075 – 0,155)	11%	CXL
<i>A. alba</i> Italie	8	4	25	0,163 (0,137 – 0,227)	4,6%	CXXII
<i>A. alba</i> Vosges	22	1	37	0,209 (0,059)	NC	ref 27
<i>A. borisii regis</i> Grèce	22	1	18	0,279 (0,057)	NC	ref 27
<i>A. borisii regis</i> Grèce	12	2	60	0,220 (0,199 – 0,254)	6% rec	XCVIII
<i>A. borisii regis</i> Grèce	8	2	25	0,263 (0,242 – 0,248)	7,4% rec	CXXII
<i>A. bornmuelleriana</i> Turquie	22	2	30	0,201 (0,026) rec	7% rec	ref 27
<i>A. bornmuelleriana</i> Turquie	8	1	25	0,191	NC	CXXII
<i>A. cephalonica</i> (a) Grèce	22	5	30	0,221 (0,052)	9,9 % rec	ref 27
<i>A. cephalonica</i> Grèce	8	4	25	0,293 (0,257 – 0,314)	16,5% rec	CXXII
<i>A. cephalonica</i> et <i>borisii regis</i> Grèce	8	6	25	0,283 (0,242 – 0,314)	21,0% rec	CXXII
<i>A. cilicica</i> Turquie	8	1	50	0,258	NC	CXXII
<i>A. equi trojani</i> Turquie	8	1	25	0,282	NC	CXXII
<i>A. equi trojani</i> (a) Turquie	19	4	22-54	0,121 (0,084 – 0,152)	5% rec	XLV
<i>A. marocana</i> Maroc	8	1	25	0,099	NC	CXXII
<i>A. nebrodensis</i> (a) Sicile	12	1	19	0,150	NC	XCVIII
<i>A. nordmanniana</i> Turquie	5	6	72 \$	0,225 (0,033)* rec	10% rec	CXXIX
<i>A. numidica</i> (a) Algérie	12	1	29	0,126	NC	XCVIII
<i>A. numidica</i> (a) Algérie	8	1	25	0,137	NC	CXXII
<i>A. pinsapo</i> (a) Espagne	8	1	25	0,010	NC	CXXII
Toutes espèces méditerranéennes (a)	8	19	25	0,200 (0,089)	25,5%	CXXII
Toutes espèces de Turquie	8	4	25	0,230 (0,048)	25,8%	CXXII
Genre <i>Cedrus</i> : cèdres méditerranéens et himalayens						
<i>C. atlantica</i> Afrique et France (a)	6	6	75 \$	0,180 (0,043) rec	5,9% rec	CXXI
<i>C. atlantica</i> Algérie et France	10	3	25-83	0,156 (0,031)	1,0%	ref 1
<i>C. brevifolia</i> Chypre (a)	6	1	75 \$	0,315 (0,100) rec	NC	CXXI
<i>C. brevifolia</i> Chypre (a)	10	1	30	0,208 (0,073)	NC	ref 1
<i>C. deodara</i> Himalaya et France	6	6	75 \$	0,135 (0,025) rec	2,7% rec	CXXI
<i>C. libani</i> Moyen Orient (a)	6	11	75 \$	0,234 (0,065) rec	32% rec	CXXI
<i>C. libani</i> Moyen Orient (a)	10	13	12-63	0,255 (0,024)	14,5%	ref 1
<i>C. libani</i> Turquie	6	4	75 \$	0,182 (0,067) rec	13,4% rec	CXXI
<i>C. libani</i> Turquie	10	10	12-36	0,258 (0,023)	2,6%	ref 1
<i>C. libani</i> Liban	6	6	75 \$	0,255 (0,042) rec	4,3%rec	CXXI

espèce et aire	nLoc	nPop	nInd	Hétérozygotie (H)	Gst	Référence
<i>C. libani</i> Liban	10	2	33-63	0,263 (0,012)	1,8%	ref 1
<i>Cedrus</i> Méditerranée(a)	6	17	75 \$	0,215 (0,062) rec	47,9%	CXXI
<i>Cedrus</i> Méditerranée(a)	10	16	12-83	0,236 (0,047)	26,9%	ref 1
Genre <i>Cupressus</i> : cyprès méditerranéens et californiens						
<i>Cup. atlantica</i> Maroc (a)	10	4	35	0,290 (0,10)	1,3%	XII
<i>Cup. sempervirens</i> est Médit.	21	19	18-179	0,181 (0,119 – 0,234)	5,6%	LIX
<i>Cup. sempervirens</i> France	8	9	10-23	0,188 (0,04)	8,1%	ref 94
<i>Cup. sempervirens</i> Crète	13	14	10-28	0,287 (0,018) rec	2,4% rec	XCV
<i>Cup. sempervirens</i> mer Egée Grèce	13	4	20-21	0,285 (0,021) rec	0,9% rec	XCV
<i>Cup. sempervirens</i> Turquie	13	7	16-56	0,242	7,3%	CXI
<i>Cup. sempervirens</i> (a)	4	48	21	0,491 (0,069) *	15,8%	NP
<i>Cup. macrocarpa</i> Californie (a)	28	2	67-75	0,177 (0,167 – 0,190)	0,3%	XXVII
Genre <i>Pinus</i> : pins méditerranéens et euro-méditerranéens						
<i>P. brutia</i> Turquie	20	32	31-85	0,271 (0,233 – 0,312)	8,9%	LXI
<i>P. brutia</i> Mer Egée Grèce	7	4	59-94	0,216 (0,193 – 0,231)	2,1%	XCIV
<i>P. brutia</i> (a) est Médit	30	10	25	0,118 (0,034)	13,8% rec	XXVIII
<i>P. canariensis</i> (a) Canaries	32	21	7-33	0,125 (0,019)	9,1%	CXXIV
<i>P. halepensis</i> (a) Médit	30	19	10-35	0,04 (0,02 – 0,08)	35% rec	CXXIII
<i>P. halepensis</i> Espagne	5	15	50-60	0,304 (0,134)*	11,2%	II
<i>P. halepensis</i> France	26	5	36	0,02 (0,004 – 0,036)	4%	ref 26
<i>P. halepensis</i> Moyen Orient	25	6	27-167	0,124 (0,054 – 0,156)	10,2%rec	LX
<i>P. halepensis</i> / <i>brutia</i> (a) Médit.	30	16	25	0,102 (0,028) rec	43,5% rec	XXVIII
<i>P. leucodermis</i> (a) Italie / Grèce	16	7	17-30	NC	6,7%	XX
<i>P. leucodermis</i> (a) Italie / Grèce	23	7	17-150	0,123 (0,109 – 0,158)	5,4%	XVI
<i>P. leucodermis</i> Italie	23	5	17-29	0,128 (0,115 – 0,158)	4%	LXXXIII
<i>P. nigra austriaca</i> Croatie	4	5	80-100 \$	0,244 (0,043) rec *	5,6%	XCI
<i>P. nigra dalmatica</i> (a) Croatie	4	5	80-100 \$	0,292 (0,022) rec *	9,1%	XCI
<i>P. nigra laricio</i> (a) Corse / Calabre	16	2	80-100 \$	0,182 (0,002) rec	0,5%	CXX
<i>P. nigra pallasiana</i> (a) Turquie	22	11	42-50	0,248 (0,181 – 0,296)	6%	LIV
<i>P. nigra pallasiana</i> Crimée	24	8	10-46	0,248 (0,222 – 0,257)	2,4%	CXXVIII
<i>P. nigra salzmanni</i> Espagne	23	3	40	0,264 (0,019) rec	1,0% rec	I
<i>P. nigra</i> ssp (a) Europe	16	5	80-100 \$	0,208 (0,197 – 0,257)	6%	CXX
<i>P. nigra</i> ssp (a) Europe	4	28	80-100 \$	0,272 (0 – 0,356) *	14%	XCI
<i>P. pinaster</i> (a) ouest Médit	8	6	60	0,177 rec	16,1%	XCIX
<i>P. pinaster</i> péninsule ibérique	18	12	68	0,142	7,6%	CXVIII
<i>P. pinea</i> (a) Méditerranée	31	17	34	0,011 (0 – 0,016)	28%	ref 24
<i>P. sylvestris</i> est Europe / Turquie	8	13	12-30	0,356 (0,287 – 0,407) *	7,0%	CVIII
<i>P. sylvestris</i> Baltique	21	18	12-57	0,273	3,3%	XLIII
<i>P. sylvestris</i> (a) Europe / Asie	14	16	100-135 \$	0,235	1,1%	CXXXIII
<i>P. sylvestris</i> Espagne	11	7	40-112	0,325 * (0,284 – 0,352)	4%	CIX
<i>P. sylvestris</i> nord Europe	7	16	29-51	0,363 * (0,328 – 0,401)	2,5%	CIX
Genre <i>Pinus</i> : pins ouest américains sous climat méditerranéen						
<i>P. (oocarpa) attenuata</i> (a) Californie	32	4	15-53	0,131 (0,012)	12%	LXXXII
<i>P. (oocarpa) radiata</i> (a) Californie	32	5	15	0,141 (0,013)	13%	LXXXII
<i>P. (oocarpa) muricata</i> (a) Californie	32	7	10-56	0,118 (0,034)	22%	LXXXII
<i>P. coulteri</i> (a) Californie	33	8	26-36	0,148 (0,107 – 0,193)	16,5%	LXX
<i>P. oocarpae</i> (a) Californie	32	16	10-53	0,129 (0,025) rec	36%	LXXXII
<i>P. maximartinezii</i> (a) Mexique	33	1	96	0,122 (0,036)	NC	LXXII
<i>P. torreyana</i> (a) Californie	59	2	51-106	0	100%	LXXI

nLoc = nombre moyen de locus enzymatiques analysés par étude

nPop = nombre moyen de populations analysées par étude

nInd = nombre moyen d'individus échantillonnés par population.

(a) : toute l'aire de répartition est prise en compte

NC : non calculé (une seule population ou données non disponibles)

* : calculé à partir de locus polymorphes uniquement

** : les études utilisant moins de 6 locus ou seulement des locus polymorphes n'ont pas été considérées

\$: graines choisies au hasard dans un lot récolté sur un nombre inconnu de semenciers

rec : valeur recalculée à partir des données brutes

@ : G_{st} devient 10% si on enlève *Pinus torreyana* de la liste des espèces analysées dans cette synthèse

NP : données personnelles non publiées

Résumé

La région méditerranéenne est caractérisée par une biodiversité très élevée. Sur une surface équivalente à moins de 2% de la surface terrestre émergée, elle contient plus de 30 000 espèces de plantes vasculaires, dont 290 arbres, parmi lesquels 70% sont des endémiques strictes ou préférentielles. La biodiversité observée au niveau intraspécifique, est, elle aussi, considérable. Malgré un impact humain pluri-millénaire, les conifères méditerranéens ont une biodiversité génétique intra-population 20% plus élevée et une structuration génétique spatiale 45% plus forte que celle des conifères du reste du monde. Les causes de cette originalité génétique sont à rechercher dans les alternances climatiques Quaternaires, relativement « clémentes » en Méditerranée orientale, et qui ont favorisé l'apparition de nombreux micro-refuges. Des facteurs liés aux contraintes écologiques du climat méditerranéen (sélection), aux barrières géographiques (flux de gènes) et à l'impact humain ont pu modifier, au cours de l'holocène, les structures génétiques issues des refuges glaciaires. Localement, le rôle du système de reproduction reste à analyser. Les conifères méditerranéens sont les espèces « clef de voûte » de nombreux écosystèmes forestiers à tous les étages bioclimatiques. Garantir l'adaptation à long terme de ces écosystèmes, riches mais fragiles, est un enjeu considérable pour la gestion forestière.



Cedrus brevifolia, une espèce endémique menacée, sous haute protection dans le Parc National du Trohodos à Chypre