

Diversité et structuration génétique des chênes à l'échelle de deux paysages : impact de l'écologie, de l'histoire et de la gestion

Olivier LEPAIS⁽¹⁾, Jessica LAVABRE⁽¹⁾, Maya GONZALEZ⁽²⁾,
Jérôme WILLM⁽²⁾, Alain CABANETTES⁽²⁾, Sophie GERBER^{(1)*}

⁽¹⁾ UMR Biogeco, INRA-Université Bordeaux I, 69 route d'Arcachon,
33612 Cestas Cedex, France

⁽²⁾ UMR Dynafor INRA-INPT/ENSAT, chemin de Borde Rouge, BP 27,
31326 Castanet Tolosan cedex, France

Abstract: Genetic diversity and genetic structure of oaks in two landscapes: impact of ecology, history and management. Genetic diversity is a prerequisite for species adaptation to a changing world. We studied chloroplast and nuclear genetic diversity of oaks in two fragmented woodlands in south-western France. The chloroplast DNA polymorphism shows that oaks have a common population history, that is an Iberian postglacial maternal origin. However haplotype structures are totally different between the two studied areas due to contrasted landscape dynamics. Intense haplotype sharing between species in the Aurignac area shows that unidirectional hybridization and introgression may have led to migration by pollen swap for at least pubescent oak. The comparison of nuclear diversity between two stands, one with an even-aged management in a continuous habitat and the other with a coppice with standard management in a fragmented landscape, shows that management does not affect nuclear diversity. The overlapping generations and the frequent partial harvest in the case of coppice with standard can explain the maintenance of high diversity level. We also show that isolation by distance have no effect on the genetic diversity of the studied oaks, characterized by long generation time and high pollen flow. The ecological background seems to have a great effect on interspecific diversity in the Aurignac region, where four species of oaks are sometimes co-occurring in the same stand. Interspecific gene flow likely increases intraspecific genetic diversity, as must be the case for pubescent oaks.

genetic diversity/ oak/ forest management/ fragmentation/ landscape

Résumé : Nous avons étudié la diversité génétique chloroplastique et nucléaire des chênes appartenant à deux paysages forestiers fragmentés du sud-ouest de la France. L'histoire de ces populations a été retracée grâce au polymorphisme de l'ADN chloroplastique. Alors que ce marqueur démontre que les chênes ont une origine maternelle ibérique, sa structuration géographique contrastée entre les deux sites

* Correspondance et tirés à part : gerber@pierroton.inra.fr

témoigne de dynamiques paysagères différentes. Les diversités nucléaires des chênes d'une forêt gérée en futaie régulière en peuplement continu et de ceux d'une forêt gérée en taillis sous futaie en peuplement fragmenté sont équivalentes, le mode de gestion n'a pas ici de conséquence détectable sur la diversité intraspécifique. Le contexte écologique semble jouer un rôle prédominant dans la diversité interspécifique ce qui pourrait influencer, par l'hybridation, la diversité intraspécifique. Le chêne pubescent semble en effet avoir recolonisé les milieux par introgression récurrente, ce qui expliquerait l'importante diversité nucléaire de cette espèce.

diversité génétique/ chêne/ gestion forestière/ fragmentation/ paysage

1. INTRODUCTION

La diversité génétique est au centre des préoccupations actuelles concernant l'avenir des forêts car on prévoit pour les espèces qui les composent des pressions de sélection liées au changement climatique d'une rapidité inédite. La migration et l'adaptation sont deux stratégies permettant à des espèces longévives telles que les chênes de faire face à ces changements. Chez les chênes, les forêts étudiées concernent principalement des peuplements gérés en futaie régulière [21] dans des massifs continus. Dans le sud-ouest de la France, les populations de chênes sont souvent représentées par des petites forêts fragmentées dans le paysage. Cette fragmentation peut induire un isolement géographique réduisant les flux de gènes entre parcelles pouvant entraîner une baisse de diversité dans les populations et réduire leur capacité à s'adapter aux changements environnementaux. En outre, ces forêts régénérées naturellement sont gérées pour la plupart en taillis ou taillis sous futaie, qui associe à la futaie (reproduite par graine) une reproduction végétative par rejet de souche (le taillis). Cette gestion particulière peut avoir des conséquences sur la composition des peuplements et sur la structure génétique des populations. L'objectif de cette étude est d'observer l'effet de la fragmentation et de la gestion irrégulière sur la diversité et la structuration génétique des peuplements de chênes. Nous avons étudié deux sites composés de peuplements irréguliers comprenant plusieurs espèces de chênes. Nous avons utilisé des marqueurs chloroplastiques pour retracer l'histoire des peuplements étudiés ainsi que des marqueurs microsatellites nucléaires pour estimer la diversité des espèces. Les résultats obtenus sont comparés à ceux observés en peuplement régulier situé dans un massif continu [21].

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Zones d'études

2.1.1. Coteaux de Gascogne

La zone d'étude est localisée dans le bassin versant de la Nère, dans le canton d'Aurignac. Elle s'étend sur 8 000 ha et comprend 12 % de surface boisée sous forme de forêts communales et de nombreux bosquets gérés par des agriculteurs. Ces surfaces boisées sont insérées dans un paysage agricole de cultures et de prairies. Trois espèces de chênes sont représentées : chêne pédonculé (*Quercus robur*), chêne sessile (*Q. petraea*) et chêne pubescent (*Q. pubescens*). Ces espèces se répartissent dans les formations boisées suivant leurs préférences écologiques et la maturité des peuplements. Les chênes pédonculés préfèrent les sols profonds, riches et frais, les chênes pubescents se retrouvent préférentiellement sur sol calcaire et sec, majoritairement en lisière ou dans les milieux jeunes alors que les chênes sessiles ont une affinité pour les sols à tendance acide et se retrouvent au milieu de massifs plutôt âgés en accord avec leur caractère plus forestier. Trois échantillonnages à différentes échelles ont été effectués. Au niveau régional, 66 arbres ont été échantillonnés à raison de 3 chênes tous les 10 km dans un rayon de 30 km autour du canton d'Aurignac. A l'échelle du canton, 250 chênes ont été récoltés à raison de 3 arbres par population tous les 500 m. Enfin, dans un seul bois (la Paguères), 220 chênes ont été échantillonnés.

2.1.2. Landes de Gascogne

La zone d'étude est localisée dans le bassin versant du Tagon, dans la partie nord du Parc Naturel Régional des Landes de Gascogne. Elle s'étend sur 6 000 ha et se compose principalement de plantations de pins maritimes (*Pinus pinaster*) d'âges variés. On trouve cependant des forêts de feuillus ou des forêts mixtes dans la partie ouest le long du bassin d'Arcachon ainsi que le long des cours d'eau où ils forment des ripisylves. Certains chênes se retrouvent aussi disséminés le long des plantations de pins et des pistes forestières ainsi que dans les espaces en déprise. Deux espèces de chênes sont présentes. Le chêne tauzin (*Q. pyrenaica*) est typique des sols acides et sa répartition est limitée dans la zone par une trop forte humidité du sol. Le chêne pédonculé (*Q. robur*) se retrouve partout et constitue l'espèce typique des ripisylves. L'échantillonnage comprend 250 chênes prélevés le long d'un maillage régulier de 500 m. À chaque point de prélèvement un chêne par espèce présente a été échantillonné.

2.2. Marqueurs moléculaires chloroplastiques et nucléaires

Le génome chloroplastique transmis maternellement et de façon clonale chez les chênes [14] permet d'étudier la dispersion des graines. Une technique de PCR-RFLP [16] a été utilisée pour étudier le polymorphisme de 4 régions intergéniques du génome chloroplastique et déterminer l'haplotype de chaque chêne.

Parmi la centaine de marqueurs microsatellites nucléaires disponibles chez les chênes, 10 ont été sélectionnés sur la base de leur différenciation interspécifique (projet européen OAKFLOW) et de leur nombre d'allèles pour génotyper les 220 arbres du bois de la Paguères et environ 30 chênes de chaque espèce de l'échantillonnage régional d'Aurignac : QpZAG110, QrZAG11, QrZAG112, QrZAG39, QrZAG96, QpZAG108, QrZAG20, QrZAG5, QrZAG65 et QrZAG87 [7], [20]. L'amplification PCR a été réalisée en combinant cinq paires d'amorces marquées correspondant à cinq locus microsatellites [11]. Ces locus ont été utilisés pour compléter le génotypage des chênes de la forêt de la Petite Charnie. L'analyse des fragments ainsi amplifiés s'est faite avec un séquenceur 96 capillaires.

2.3. Analyses des données chloroplastiques et nucléaires

Pour chaque zone, une carte géographique des haplotypes chloroplastiques est construite pour chaque espèce avec le logiciel ARCVIEW. Au Tagon, la structuration spatiale des haplotypes est testée grâce à l'indice I de Moran calculé pour différentes classes de distance à l'aide du logiciel SPAGEDI [6]. La zone est composée de cinq types de milieux : milieu ouvert herbacé, milieu ouvert arbustif, bois de feuillus ou bois mixte, plantation de pin et environnement urbain. Ces habitats diffèrent en terme d'âge, de stabilité dans le temps et d'influence anthropique. Nous avons comparé les compositions haplotypiques de ces milieux afin de comprendre si la structure géographique des haplotypes est liée aux caractéristiques des différents milieux. Les coordonnées spatiales des chênes pédonculés ainsi que les données haplotypiques et des milieux ont été utilisées pour construire trois matrices de distances. Les corrélations entre les différentes matrices prises deux à deux ont été analysées par des tests de Mantel. La corrélation entre haplotypes et milieux avec contrôle des distances spatiales a été étudiée avec un test de Mantel partiel [9].

Des indices de diversité des marqueurs nucléaires (hétérozygotie H_e sans biais [11]) sont calculés grâce au logiciel GENETIX [2] pour chaque espèce et comparés selon les dispositifs. La structuration spatiale des données microsatellites est testée en calculant les coefficients de différenciation F_{st} [22] pour différentes classes de distance à l'aide du logiciel SPAGEDI [6].

Tableau I : Fréquence des haplotypes pour chaque espèce dans les deux sites étudiés.

	N	f haplo 1	f haplo 7	f haplo 10a	f haplo 10b	f haplo 11	f haplo 12
Aurignac							
<i>Q. robur</i>	136	-	0,01	0,97	0,01	-	-
<i>Q. petraea</i>	88	-	0,01	0,93	0,06	-	-
<i>Q. pubescens</i>	95	0,04	0,03	0,88	0,03	0,01	-
Total	319	0,01	0,02	0,93	0,03	0,00	-
Taçon							
<i>Q. robur</i>	177	-	-	0,21	0,03	0,66	0,10
<i>Q. pyrenaica</i>	81	-	-	0,07	0,02	0,85	0,05
Total	258	-	-	0,17	0,03	0,72	0,09

3. RÉSULTATS

3.1. Diversité chloroplastique

3.1.1. Cartes des haplotypes

À Aurignac, au niveau régional, l'haplotype 10a est le plus fréquent (tabl. I). Les trois espèces ont trois haplotypes en commun (haplotypes 10a, 10b et 7) alors que les haplotypes 1 et 11 sont spécifiques des chênes pubescents. Les haplotypes trouvés représentent tous les refuges glaciaires connus pour le chêne : haplotype 1 (péninsule italienne), haplotype 7 (Balkans), haplotypes 10a, 10b et 11 (péninsule ibérique) [16]. La partie nord-est de la zone est plus diversifiée que la partie sud-ouest, fixée pour l'haplotype 10a : un seul chêne pubescent parmi les 253 chênes analysés dans le canton ne possède pas cet haplotype (fig. 1). Cet arbre a été échantillonné dans le bois de la Paguères distant de 30 km de la plus proche population possédant le même haplotype.

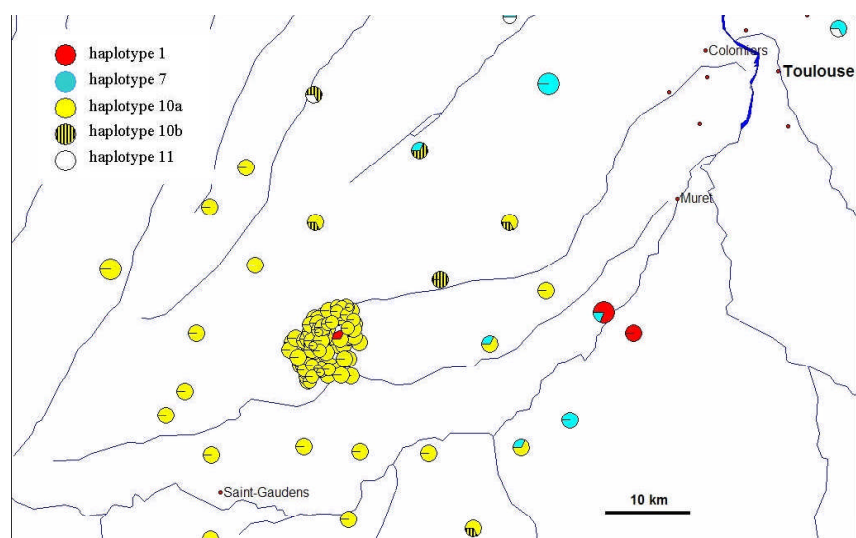


Figure 1 : Carte des haplotypes dans la région d'Aurignac toutes espèces confondues. Chaque population représentée par un cercle correspond à au moins trois chênes.

Au Tagon, quatre haplotypes présents chez les deux espèces ont été identifiés parmi les 258 chênes échantillonnés dans la zone (fig. 2). Ces haplotypes, très proches génétiquement, sont d'origine ibérique [16]. L'haplotype 11 est le plus fréquent, en particulier chez les chênes tauzins (tabl. I). Les deux espèces diffèrent pour la configuration spatiale des haplotypes, contrairement à ce qui est observé à Aurignac.

Diversité génétique des chênes

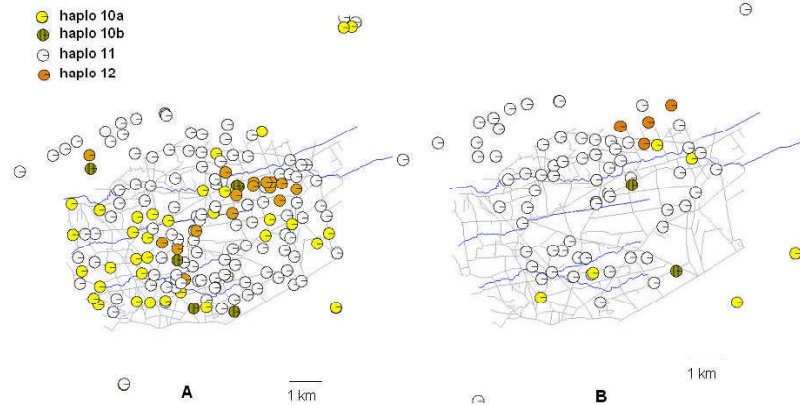


Figure 2 : Carte des haplotypes au Tagon pour les chênes pédonculés (à gauche) et les chênes tauzins (à droite). Chaque cercle correspond à un chêne.

3.1.2. Structuration spatiale des haplotypes

À Aurignac, la structuration haplotypique apparaît clairement sur la carte : l'haplotype 10a est fixé dans une zone géographique s'étalant sur au moins 40 km, indépendamment de l'espèce considérée (fig. 1). Au Tagon, les chênes pédonculés montrent une forte structure spatiale pour de faibles classes de distances, jusqu'à 1 000 m, significative pour chaque haplotype, regroupé en tache. Les chênes tauzins sont plus faiblement structurés (fig. 3).

3.1.3. Corrélation entre haplotypes et milieux au Tagon

Les résultats des tests de Mantel mettent en évidence une corrélation forte entre matrice des milieux et matrice des distances géographiques ($r = 0,087$, $P < 0,001$) ainsi qu'entre matrice des haplotypes et matrice des milieux ($r = 0,062$, $P < 0,01$). Un test de Mantel partiel, qui contrôle l'effet des distances géographiques, montre une corrélation entre haplotypes et milieux significative ($r = 0,061$, $P = 0,01$). Cette corrélation est due à trois interactions. Les haplotypes 10a et 11 sont corrélés au milieu urbain (respectivement, $r = 0,23$, $P = 0,001$ et $r = 0,01$, $P = 0,01$) et l'haplotype 12 est lié au milieu ouvert arbustif ($r = 0,16$, $P = 0,001$).

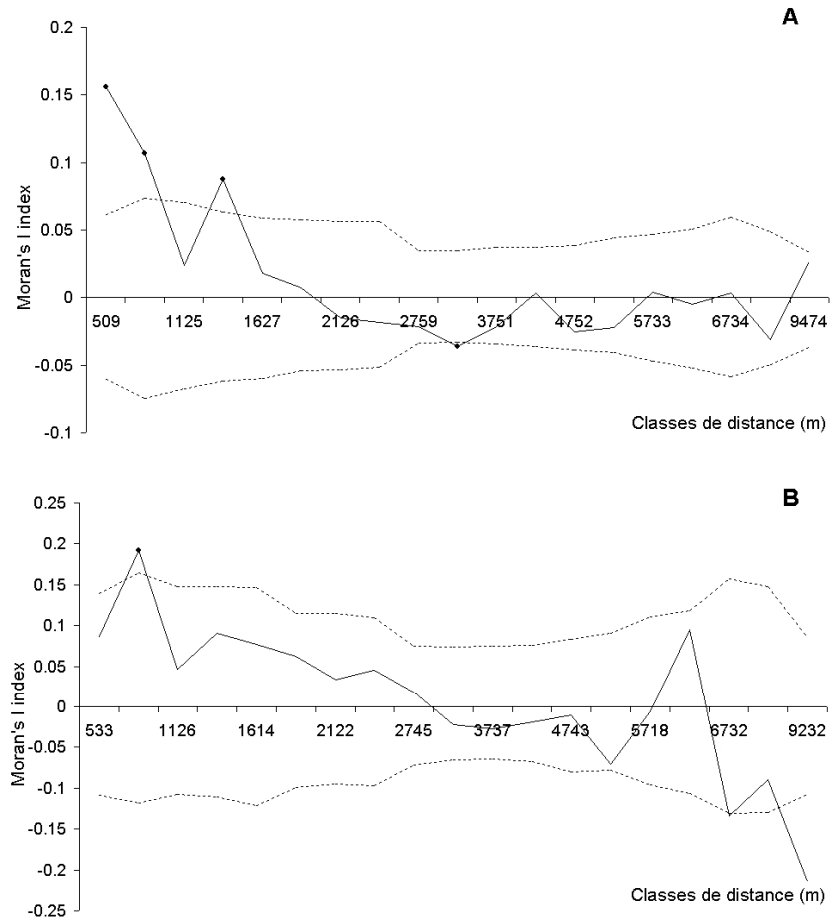


Figure 3 : Indice I de Moran calculé avec les données haplotypiques du Tagon pour les chênes pédonculés (A) et les chênes tauzins (B) pour différentes classes de distance. Les lignes pointillées montrent l'enveloppe à 95 % des valeurs de I sous l'hypothèse nulle d'absence de structuration spatiale obtenue après 1 000 permutations des données haplotypiques.

3.2. Diversité nucléaire

3.2.1. Comparaison entre espèces

Au niveau de la région d'Aurignac, les chênes renferment une diversité génétique élevée ($He = 0,88 \pm 0,07$). Les chênes pubescents sont significativement plus diversifiés que les chênes pédonculés (respectivement, $He = 0,88 \pm 0,06$ et $He = 0,78 \pm 0,17$; test F : $p < 0,01$) alors que les chênes sessiles présentent une diversité intermédiaire, non significativement

Diversité génétique des chênes

différente des deux autres espèces ($H_e = 0,86 \pm 0,010$; respectivement $p = 0,17$ et $p = 0,10$). A l'échelle de la parcelle de la Paguères, la diversité génétique des espèces est comparable à celle au niveau régional ($0,81 \pm 0,15$, $0,88 \pm 0,06$ et $0,82 \pm 0,09$ respectivement pour les chênes pédonculé, pubescent et sessile) et le chêne pubescent présente un niveau de diversité significativement supérieur au chêne pédonculé (test F : $p < 0,01$) alors que le chêne sessile a une diversité intermédiaire.

3.2.2. Comparaison entre types de gestion

La Paguères est une forêt du canton d'Aurignac gérée en taillis sous futaie, isolée d'au moins 400 m des autres bois, alors que la Petite Charnie est une parcelle gérée en futaie régulière qui appartient à un massif forestier continu de la Sarthe. La diversité de ces deux peuplements est comparée pour les dix même marqueurs microsatellites. Les chênes pédonculés des deux forêts présentent les mêmes niveaux de diversité ($H_e = 0,81 \pm 0,15$ et $H_e = 0,83 \pm 0,16$; test F, $p = 0,5$) ainsi qu'un nombre moyen d'allèles par locus et d'allèles efficaces équivalents. Le faible effectif en chênes sessiles à la Paguères ne permet pas de comparer la diversité génétique de cette espèce. Le déficit d'hétérozygotes est significatif chez toutes les espèces dans tous les sites étudiés excepté chez les chênes pédonculés d'Aurignac. Si les chênes pédonculés de la Paguères de type franc-pied (issus de graine) et cépées (issus de rejet de souche) sont distingués, l'indice de fixation pour ces deux sous-populations devient non significatif : ces deux groupes appartiennent à des générations différentes et leur mélange conduit à un déficit apparent en hétérozygotes.

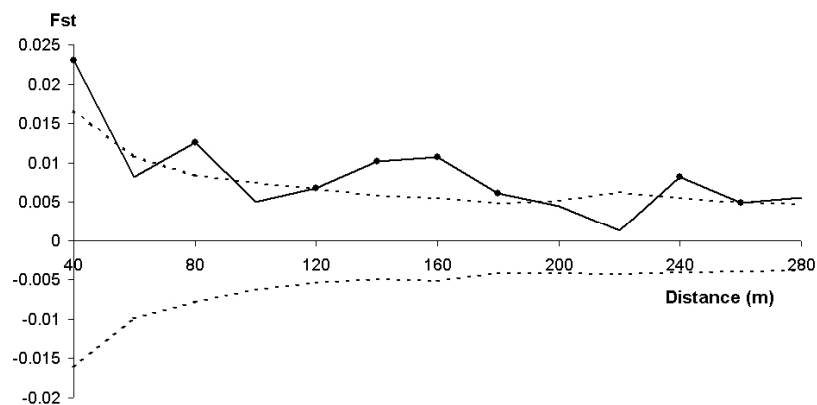


Figure 4 : Variation de F_{st} calculé à partir des génotypes de dix microsatellites pour différentes classes de distance chez les chênes pédonculés de la Paguères. Les lignes pointillées montrent l'enveloppe à 95 % des valeurs de F_{st} sous l'hypothèse nulle d'absence de structuration spatiale obtenue après 1 000 permutations des génotypes.

3.2.3. Structure génétique spatiale

Les chênes pédonculés de la Paguères présentent une structuration génétique significative pour toutes les classes de distance (fig. 4). Cette structuration diminue avec la distance même si elle reste significative. Lorsque les analyses sont effectuées séparément entre les chênes pédonculés de type franc-pied et cépée, la structuration reste significative mais faible pour les franc-pieds alors que les cépées ne montrent pas de structure (fig. 5).

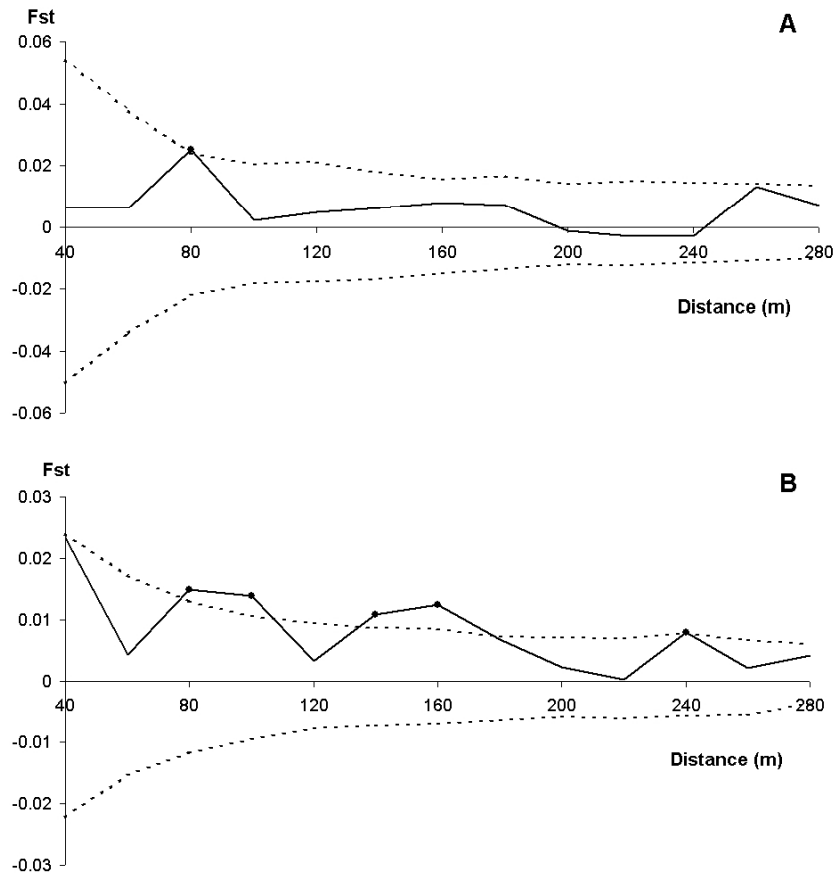


Figure 5 : Variation de F_{st} calculé à partir des génotypes de dix microsatellites pour différentes classes de distance chez les chênes pédonculés cépées (A) et franc-pieds (B) de la Paguères. Les lignes pointillées montrent l'enveloppe à 95 % des valeurs de F_{st} sous l'hypothèse nulle d'absence de structuration spatiale obtenue après 1 000 permutations des génotypes.

4. DISCUSSION

4.1. Diversité et structuration chloroplastique

Les grandes différences observées pour le génome chloroplastique entre le Tagon et Aurignac s'expliquent en grande partie par des raisons historiques. La fixation de l'haplotype 10a dans un rayon d'au moins 50 km chez toutes les espèces à Aurignac est un témoin de la recolonisation postglaciaire par les chênes [14]. Les chênes de la région sont issus des glands de quelques chênes venus des refuges glaciaires ibériques, portant l'haplotype 10a. Ces premiers chênes sont à l'origine d'un peuplement continu possédant une même lignée chloroplastique maternelle, saturant tous les sites disponibles et empêchant ainsi l'installation ultérieure de chênes provenant de refuges différents. Cette forêt a été ensuite fragmentée jusqu'à obtenir la configuration paysagère actuelle tout en conservant cette structuration haplotypique. Les bois de la région sont transmis de génération en génération [5], cette stabilité s'accompagne d'une gestion très locale basée sur la régénération naturelle. Le seul chêne ayant un haplotype différent dans notre échantillonnage d'Aurignac est certainement lié à une graine transportée naturellement à grande distance.

Le site du Tagon présente une configuration très différente avec une structuration des haplotypes à une échelle beaucoup plus fine, de l'ordre de 1 km. Tous les haplotypes appartiennent à la même lignée post-glaciaire d'origine ibérique. Cette structure fine pourrait être expliquée par une migration quasi-simultanée de ces haplotypes. L'exploitation du pin maritime au Tagon conduit à une dynamique paysagère qui se traduit par des cycles de colonisation – extinction pour les chênes, espèces non cibles de la gestion forestière dans cette région. Leur structure haplotypique dans la zone est alors constamment remaniée, comme en témoignent les corrélations entre haplotypes et milieux. Contrairement à la région d'Aurignac, le Tagon est une zone instable où la dispersion des chênes par graine est plus intense, en relation avec les perturbations anthropiques du milieu.

4.2. Relation entre haplotypes et espèces de chênes

Les trois espèces de chênes d'Aurignac partagent l'haplotype 10a. Le partage d'un même haplotype par différentes espèces de chêne d'une même population a été mis en évidence lors d'analyses de la diversité chloroplastique à l'échelle de la France entière [17] ou de l'Europe [3], [15]. Ce phénomène a été expliqué par la capacité du chêne sessile à se disséminer par introgression génétique dans les peuplements de chêne pédonculé. Le croisement du chêne sessile avec le chêne pédonculé (mère) aurait formé des hybrides interspécifiques, et des rétrocroisements successifs et dirigés (sessile

vers hybride), permettraient la redifférenciation d'individus de type sessile dans la population initiale de pédonculés [8]. Dans le cas d'Aurignac, ce partage d'haplotype est très accentué et concerne l'ensemble des espèces de chênes de la zone à haplotype 10a. Cet haplotype est absent d'une étude de l'ADN chloroplastique du chêne pubescent menée dans la péninsule ibérique [13]. L'abondance de cet haplotype parmi les chênes pubescents de notre étude pourrait s'expliquer par la colonisation de cette espèce par son pollen grâce à des hybridations récurrentes. Cette hypothèse est confortée par la diversité plus élevée de ces chênes, qui auraient profité des diversités des autres espèces. Le chêne pubescent apprécie les sols des coteaux calcaires le long des vallées (Garonne, Dordogne, Charente), zones où l'on retrouve les haplotypes 7 ou 10a qui pourraient résulter d'événements d'introgression génétique [15]. Une fois que tous les sites disponibles ont été colonisés par les chênes, la dispersion des glands devient limitée ce qui favorise la migration par pollen ([19], [18]) du chêne pubescent dans les milieux qui lui sont favorables. La coexistence de plusieurs espèces connectées par des flux de gènes est particulièrement intéressante dans la perspective d'évolution des peuplements face aux changements environnementaux biotiques comme abiotiques. En effet, ces espèces ont des préférences écologiques marquées et des sensibilités différentes aux pathogènes. Une plus grande richesse spécifique augmente alors les possibilités d'adaptation des populations de chênes directement par remplacement d'une espèce par une autre mieux adaptée ou indirectement par introgression de gènes à fort potentiel adaptatif [4].

Au Tagon, à l'opposé, lorsque les chênes pédonculés et tauzins sont présents au même endroit, ils ne partagent pas un même haplotype et il apparaît nettement que la structuration haplotypique est différente chez les deux espèces. Le potentiel d'hybridation entre ces deux espèces est peu connu mais cette absence de partage d'haplotype ne peut seule indiquer une hybridation impossible. En effet, les perturbations importantes de ce milieu pourraient effacer cette éventuelle structuration.

4.3. Effet de la fragmentation et du mode de gestion sur la diversité

La fragmentation peut avoir deux conséquences sur les populations forestières : une diminution de la taille des populations ainsi qu'un isolement géographique qui peuvent induire des baisses de diversité. Les diversités génétiques, comparables entre une parcelle comprise dans un peuplement continu (la Petite Charnie) et un bois isolé au sein d'un paysage (la Paguères), montrent que la fragmentation ne se traduit pas par une perte de diversité chez les chênes. L'effet de la réduction de la taille des populations pourrait être contre-

balancé par une augmentation de la distance des flux de gènes dans un paysage fragmenté comme cela a été montré chez le frêne [1].

Les analyses de structuration spatiale menées dans un peuplement géré en futaie régulière (Petite Charnie) montraient une structuration plus forte chez les chênes sessiles que chez le chêne pédonculé [21]. Dans la forêt de la Paguères, gérée en taillis sous futaie, une structuration génétique plus forte est observée pour les chênes pédonculés. La structuration observée à la Petite Charnie résulte d'une seule classe d'âge alors que celle mise en évidence à la Paguères résulte de la superposition de différentes classes d'âges. Les cépées regroupant des chênes plus âgés d'au moins une génération ont une structuration faible alors que les franc-pieds montrent une structuration forte. Ce chevauchement des générations dans un peuplement en taillis sous futaie ainsi que la régénération naturelle [4] renforce la structuration génétique spatiale. Néanmoins, il semble nécessaire d'analyser un bois échantillonné exhaustivement pour pouvoir comparer finement l'effet de la gestion sur la structure génétique du peuplement. Bien que la diversité génétique ne soit pas affectée par le mode de gestion au niveau intraspécifique, il pourrait avoir des conséquences sur la diversité en espèces des peuplements. Les bois gérés en taillis subissent des coupes rases partielles qui créent sporadiquement des zones ouvertes à l'intérieur du bois. Le chêne sessile, espèce typiquement forestière, se retrouve alors parfois en lisière, situation non favorable à cette espèce qui peut créer des dépérissements. Il est donc important de pérenniser les peuplements de taille importante (forêt de Fabas et Maubuisson dans la région d'Aurignac) afin de conserver une taille de population de chêne sessile suffisante. En outre, dans les bois gérés en taillis simple, les récoltes de bois se font souvent par coupe rase d'une petite partie du bois. La pression pour la ressource en bois est de plus en plus forte et a pour effet d'augmenter les surfaces récoltées. Une perte de diversité rapide pourrait alors intervenir dans le cas où la taille de la population reproductrice viendrait à sérieusement diminuer. Une gestion en taillis sous futaies qui conserve davantage d'arbres reproducteurs aurait le double avantage de réduire le temps de régénération du peuplement et de prévenir d'éventuelles pertes de diversité génétique. Néanmoins, malgré une gestion ancienne de ces bois, aucune perte de diversité n'a été mise en évidence lors de cette étude. De plus, la fragmentation n'a pas d'effet chez ces espèces à fort flux de pollen et pourrait même augmenter les flux de gènes à longues distances assurant une bonne connectivité entre fragments boisés.

La forte hétérogénéité qui caractérise la région d'Aurignac, zone de transition entre diverses influences, permet la cohabitation d'une grande diversité spécifique pour les chênes à l'intérieur d'un même peuplement. Cette caractéristique augmente les possibilités d'évolution des peuplements face à un environnement changeant. Une étude détaillée de la dynamique

d'hybridation au sein de ce complexe d'espèce dans la région aiderait à mieux comprendre la dynamique de ces populations et le lien entre diversité intra- et interspécifique.

REMERCIEMENTS

Nous souhaitons remercier ici Jean-Marc LOUVET et Jean-Pierre ROSSI pour leur aide à différentes étapes de ce travail.

RÉFÉRENCES

- [1] Bacles C.F.E., Lowe A.J., Ennos R.A., Effective seed dispersal across a fragmented landscape, *Science* 311 (2006) 628.
- [2] Belkhir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N., Bonhomme F., GENETIX, logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations, (1996), Laboratoire Génome, Populations, Interactions CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- [3] Dumolin-Lapègue S., Demesure B., Fineschi S., Le Corre V., Petit R.J., Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent, *Genetics* 146 (1997) 1475-1487.
- [4] Finkeldey R., Ziehe M., Genetic implications of silvicultural regimes, *Forest Ecology and Management* 197 (2004) 231-244.
- [5] Guyon J.P., Bessière F., Faigonaert O., Bois J.C., Evolution des formations boisées sur le territoire de deux communes du canton d'Aurignac (Haute Garonne) de 1942 à 1992, *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement* 29 (1996) 139-152.
- [6] Hardy O.J., Vekemans X., SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels, *Molecular Ecology Notes* 2 (2002) 618-620.
- [7] Kampfer S., Lexer C., Glössl J., Steinkellner H., Characterization of (GA)_n microsatellite loci from *Quercus robur*, *Hereditas* 129 (1998) 183-186.
- [8] Kremer A., Petit R.J. et Ducouso A., Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé, *Revue Forestière Française* 2 (2002) 111-130.
- [9] Legendre P., Legendre L., Causal modelling: partial Mantel analysis, in: *Numerical Ecology 2nd English edition*, Elsevier Science B. V., Amsterdam, 1998, pp. 779-783.
- [10] Lepais O., Léger V., Gerber S., High throughput microsatellite genotyping in oak species, *Silvae Genetica* (2006): sous presse.
- [11] Nei M., Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals, *Genetics* 89 (1978) 583-590.
- [12] Nei M., Chesser R.K., Estimation of fixation indices and gene diversities, *Ann Hum Genet* 47 (1983) 253-259.
- [13] Olalde M., Herran A., Espinel S., Goicoechea P.G., White oaks phylogeography in the Iberian Peninsula, *Forest Ecology and Management* 156 (2002) 89-102.

Diversité génétique des chênes

- [14] Petit R.J., Pineau E., Demesure B., Bacilieri R., Ducouso A., Kremer A., Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94 (1997) 9996-10001.
- [15] Petit R.J., Brewer S., Bordács S., *et al.*, Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence, *Forest Ecology and Management* 156 (2002b) 49-74.
- [16] Petit R.J., Csaikl U.M., Bordács S., *et al.*, Chloroplast DNA variation in European white oaks, phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations, *Forest Ecology and Management* 156 (2002a) 5-26.
- [17] Petit R.J., Latouche-Hallé C., Pemonge M.H., Kremer A., Chloroplast DNA variation of oaks in France and the influence of forest fragmentation on genetic diversity, *Forest Ecology and Management* 156 (2002c) 115-129.
- [18] Petit R.J., Bodénès C., Ducouso A., Roussel G., Kremer A., Hybridization as a mechanism of invasion in oaks, *New Phytologist* 161 (2004) 151-164.
- [19] Potts B.M., Reid J.B., Hybridization as dispersal mechanism, *Evolution* 42 (1988) 1245-1255.
- [20] Steinkellner H., Fluch S., Turetschek E., Lexer C., Streiff R., Kremer A., Burg K., Glössl J., Identification and characterization of (GA/CT)_n – microsatellite locus from *Quercus petraea*, *Plant Molecular Biology* 33 (1997) 1093-1096.
- [21] Streiff R., Labbe T., Bacilieri R., Steinkellner H., Glössl J., Kremer A., Within population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites, *Molecular Ecology* 7 (1998) 317-328.
- [22] Weir B.S., Cockerham C., Estimating F-Statistics for the analyses of population structure, *Evolution* 6 (1984) 1358-1370.