Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal =

Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 109 (1958)

Heft: 8-9

Artikel: Les repeuplements artificiels : conséquences d'ordre génétique

Autor: Bouvarel, P.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-766293

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Les repeuplements artificiels – conséquences d'ordre génétique

Par P. Bouvarel, Station de Recherches et Expériences Forestières, Nancy

If such reforestation practices are carried out, botanists of the future should be able to follow spectacular experiments on speeding up the rate of evolution on a stupendous scale. (G. L. Stebbins, Jr - Variation and Evolution in Plants)

Depuis que l'homme a dépassé, dans l'utilisation des ressources de la forêt, le stade de l'exploitation anarchique, c'est-à-dire depuis 300 ans environ, l'importance des repeuplements artificiels n'a cessé de croître. Cette évolution est peut-être moins nette dans chaque pays pris isolément; en effet, dans le cadre national, des phases de stagnation relative peuvent succéder à des phases de reboisement intense, liées aux conditions particulières de la politique forestière et de l'économie générale. Mais, sur le plan mondial, la progression est régulière et constante.

On peut distinguer trois grands modes de repeuplements artificiels, qui se sont plus ou moins succédé dans le temps, mais conservent cependant tous les trois une importance actuelle:

- 1. Substitution de la régénération artificielle à la régénération naturelle, avec des graines récoltées sur le même peuplement. Comme exemples de ce premier type, on peut citer le « piquage » des glands dans les futaies de chêne rouvre du Centre de la France, aux XVII⁰ et XVIII⁰ siècle, la régénération des futaies de hêtre du Danemark ou de pin sylvestre d'Allemagne et de l'Est de la France.
- 2. Extension de l'aire d'une essence à des régions voisines de celles qu'elle occupe naturellement: au siècle dernier, les forêts de pin maritime, qui occupaient de faibles surfaces dans les Landes de Gascogne, ont été étendues artificiellement jusqu'à former un massif dépassant largement un million d'hectares, dans le Sud-Ouest et l'Ouest de la France.
- 3. Introduction d'essences « exotiques » complètement étrangères à la région, et provenant de pays plus ou moins lointains: espèces de l'Ouest américain en Europe occidentale, Eucalyptus dans la région méditerrannéenne, pin de Monterey en Australie et Nouvelle-Zélande, pins d'Amérique centrale en Afrique du Sud, etc. . . .

A l'heure actuelle, deux aspects de ce dernier type de repeuplements artificiels sont particulièrement frappants:

— Dans les pays de vieille sylviculture traditionnelle, et notamment en Europe occidentale, les essences exotiques à croissance rapide (douglas, épicéa de Sitka, mélèze du Japon, *Abies grandis*, pins laricio, etc...) sont les auxiliaires d'une sylviculture nouvelle dont le but est la création de

peuplements à forte production, exploités à courte révolution et destinés à fournir des sciages de qualité moyenne et surtout des bois d'industrie. Il faut ajouter à cette liste, d'une part l'épicéa, qui peut être considéré comme une essence exotique lorsqu'il est — comme c'est bien souvent le cas — planté dans des stations très différentes de son habitat naturel, et d'autre part les premières acquisitions de l'amélioration des arbres, peupliers et mélèzes hybrides.

— La gamme très étendue des espèces exotiques, à exigences écologiques variées, le perfectionnement des techniques de conservation des graines, de pépinière et de préparation du terrain, permettent aux reboiseurs d'entreprendre la constitution ou la reconstitution de forêts économiquement intéressantes dans des régions du monde qui étaient autrefois hors de sa portée: zones arides de la région méditerranéenne, régions tropicales et subtropicales.

Un autre fait mérite d'être signalé: le prix des graines forestières varie beaucoup d'un pays à l'autre, suivant, notamment, le coût de la maind'œuvre; si bien que, pour une même espèce, il n'est pas rare que la graine importée revienne moins cher que celle qui pourrait être produite sur place. Les reboiseurs et les pépiniéristes sont donc constamment tentés d'importer des graines de régions ou la production est bien organisée et, le prix de la graine relativement bas, et cela même lorsqu'ils pourraient trouver sur place d'excellents peuplements porte-graines.

La répartition naturelle des espèces dans le monde, et la distribution des races d'une même espèce subissent donc, du fait des repeuplements artificiels, une transformation profonde: certaines espèces, comme le pin de Monterey, occupent maintenant une surface au moins 1000 fois supérieure à leur aire naturelle; d'autres, comme le mélèze ou l'épicéa, ont été employées dans des conditions écologiques très différentes de celles de leur région d'origine; enfin des espèces, voisines dans la classification systématique, mais géographiquement séparées, se trouvent en contact: mélèze d'Europe et mélèze du Japon, sapin pectiné et sapin de Nordmann.

Nous sommes habitués à juger les repeuplements artificiels en termes de réussite ou d'échec, au moment de l'installation ou de la récolte des produits. Mais leur existence pose des problèmes d'ordre génétique qui, s'ils nous sont moins familiers, s'ils ont une actualité économique moins immédiate, risquent de modifier de façon profonde et parfois irréversible, dans un sens favorable ou défavorable, la constitution héréditaire des massifs forestiers composés en tout ou en partie de peuplements d'origine artificielle.

Ces problèmes se posent sous deux aspects principaux:

- Altération de la constitution héréditaire d'un peuplement par hybridation avec des arbres d'une autre race ou d'une autre espèce, introduits artificiellement au sein de ce peuplement, ou à son voisinage. — Confrontation d'un peuplement avec un nouveau milieu, qui entraîne la mise en jeu de facteurs sélectifs différents de ceux qui ont modelé la constitution héréditaire de ce peuplement dans son pays d'origine, et le déclenchement d'un processus d'évolution, entièrement nouveau.

Nous venons d'employer le mot d'évolution. C'est bien de cela qu'il s'agit: en modifiant la répartition des espèces, l'homme intervient dans l'évolution et déclenche une évolution accélérée qui, grâce au mécanisme de la sélection naturelle — aidée par le forestier, avec ou sans le concours des hybrides naturels — aboutira à un nouvel état d'équilibre avec le milieu, à un nouveau type d'adaptation.

Le choix de l'origine des graines de reboisement pose également un problème d'ordre génétique, en fait le problème initial, et le plus important. Mais ce problème des provenances n'entre pas dans le cadre de cette étude, et nous l'aborderons seulement sous le biais de ses conséquences; autrement dit, nous essaierons de montrer que les conséquences de ce choix initial s'étendent souvent au delà du résultat économique du premier reboisement.

I. Altération du patrimoine héréditaire des forêts naturelles par hybridation avec des peuplements artificiels

Lorsqu'un reboisement artificiel est situé dans une forêt naturelle ou à son voisinage, s'il s'agit d'une même espèce ou de deux espèces voisines, il se produit des hybrides intra ou interspécifiques. Ces hybrides possèdent une partie des caractères du peuplement artificiel, qu'ils transmettront à leur tour à d'autres arbres de la forêt, si bien qu'ils s'y intégreront de façon durable. Traduites sur le plan génétique, ces hybridations aboutissent à l'introduction, dans le patrimoine héréditaire de la forêt, de gènes qui n'existaient pas, ou à une modification de la fréquence de gènes existants.

La «mise en contact» des deux peuplements peut avoir lieu de plusieurs façons:

- 1. Les deux peuplements sont voisins et une partie des arbres de la forêt naturelle, jusqu'à une certaine distance de la lisière, reçoivent du pollen du peuplement « contaminateur ». Celui-ci intervient donc seulement par son pollen.
- 2. Une régénération naturelle insuffisante peut être complétée par des plants d'une autre origine. Lorsque cette parcelle sera mise à nouveau en régénération, ces arbres étrangers s'interféconderont, entre eux et avec les arbres autochtones: ils interviennent donc ici à la fois par leur pollen et par leurs graines.

Si le peuplement artificiel, voisin de la forêt ou issu d'une régénération complétée artificiellement, est exploité et remplacé par des plants issus de graines récoltées dans la forêt naturelle, l'apport des gènes aura lieu une seule fois et ses conséquences ne seront pas très graves. Mais si on laisse ces peuplements se régénérer naturellement, ou si on les reconstitue à nouveau avec des graines étrangères, cet apport sera renouvelé à chaque génération et la fréquence des gènes étrangers augmentera dans les parties de la forêt voisines de ces peuplements.

Il est très difficile d'estimer quantitativement l'importance de cette altération, car on ne connaît pas le mode de transmission des caractères, favorables ou défavorables, qui nous intéressent, et qui sont sans doute pour la plupart sous la dépendance de plusieurs couples de gènes.

On peut cependant en avoir une idée, très approximative, en appliquant à ce problème les lois de la génétique des populations, et en supposant l'existence d'un défaut conditionné par un seul couple d'allèles.

- 1. Apport de pollen supposons qu'un peuplement naturel reçoive du pollen d'un peuplement étranger dans la proportion de 10% (sur 10 ovules fécondées, 9 le sont par le pollen du peuplement naturel, 1 par le pollen étranger). Supposons qu'un défaut, conditionné par un seul couple d'allèles, se manifeste chez 1% des arbres du peuplement naturel, et chez 25% des arbres du peuplement étranger. On peut, par le calcul, déterminer la fréquence de ce défaut chez les arbres du peuplement naturel issus de cette fécondation:
- si le défaut est un caractère récessif, on aura à la génération suivante 1,4 % d'arbres défectueux au lieu de 1 %.
- si le défaut est un caractère complètement dominant, on aura, pour les mêmes fréquences initiales d'arbres défectueux dans l'un et l'autre peuplement, 2,25 % d'arbres défectueux dans la population des semis.
- 2. Complément de régénération dans une parcelle dont la régénération est incomplète, on introduit 10% de plants provenant d'un peuplement où 25% des arbres présentent le défaut, alors qu'il se manifeste seulement chez 1% des arbres du peuplement principal. Les fréquences du défaut dans les semis issus du peuplement composite seront:
- 1,96 ⁰/₀ si le défaut est un caractère récessif;
- 3,5 ⁰/₀ si le défaut est un caractère complètement dominant.

On voit, d'après ces exemples théoriques, que l'altération du patrimoine héréditaire à la première génération, n'est pas extrêmement grave, surtout si l'on tient compte des faits suivants:

- 1. seule une bande étroite d'arbres, aux lisières d'une forêt, est exposée aux pollens étrangers. La quantité de pollen étranger qui peut parvenir jusqu'à quelques dizaines de mètres de la lisière est négligeable par rapport à la masse de pollen émise par le peuplement.
- 2. les arbres défectueux peuvent être éliminés en éclaircie avant qu'ils participent à la régénération. Dans le cas d'un défaut récessif, l'élimination totale en éclaircie des arbres défectueux n'entraîne pas la disparition totale du gène qui, à l'état homozygote, détermine ce défaut.

Dans le cas du complément de régénération, dans l'exemple cité plus haut, il faudra éliminer les arbres défectueux pendant 2 générations successives pour que, dans les semis de la 3e génération, on retrouve la fréquence initiale et 1% (on avait 1,96% d'arbres défectueux dans la Ière génération contaminée).

3. l'hybridation naturelle n'est pas toujours possible, même entre deux espèces très voisines, ou entre deux provenances d'une même espèce: souvent une différence dans les dates de floraison suffit à établir une barrière entre les deux populations. Dans les futaies de chêne rouvre du Centre de la France, des régénérations insuffisantes ont souvent été complétées avec des chênes pédonculés. Ces introductions sont fort anciennes, et on connaît en forêt de Tronçais des chênes pédonculés qui datent de la fin du XVIIIe siècle. Mais sous le climat du secteur ligérien, l'hybridation entre les deux espèces est à peu près nulle, en raison probablement du décalage des dates de floraison. L'intégrité génétique des forêts de chêne rouvre n'est donc pratiquement pas menacée.

Il faut conclure de tout cela que la présence, au voisinage d'une forêt naturelle importante, de quelques peuplements artificiels, l'existence, dans cette forêt, d'une parcelle où la régénération naturelle a été complétée par des plantations, ne représentent pas, pour l'avenir de la forêt, un risque très grave. Mais il est des cas particuliers, que nous allons illustrer par des exemples, où ce risque doit être pris en considération, et justifie des mesures préventives ou curatives.

- 1. Le défaut introduit dans un peuplement peut être avantagé par la sélection naturelle. Dans certaines forêts des Vosges de pin sylvestre à cime étroite, à branches courtes et fines, on a planté des pins d'une autre race, qui se caractérisent par une croissance juvénile plus forte, un fût flexueux, une cime ample et des branches fortes et longues. Ces pins, et leurs descendants qui présentent ces caractères, dominent au départ les pins autochtones, fructifient plus tôt et plus abondamment. Même si ces individus sont en nombre relativement faible, ils participent nettement plus que les autres, par leur pollen et par leurs graines, à la constitution de la génération suivante. La fréquence des arbres défectueux ira en augmentant rapidement dans les générations successives s'ils ne sont pas radicalement éliminés dès les premières éclaircies.
- 2. Dans certaines régions où existent des peuplements naturels d'une essence, les introductions d'autres provenances ont été faites sur une échelle telle que les peuplements naturels sont entrecoupés, morcelés, divisés par des peuplements artificiels qui, dans l'ensemble, occupent une part importante de la surface tôtale. C'est le cas du pin sylvestre en Auvergne: dans la seconde moitié du XIXe siècle surtout, des reboisements très importants furent réalisés avec des graines d'origines variées, où, aux graines récoltées dans la région souvent d'ailleurs sur de médiocres peuplements de haute

altitude — s'ajoutaient des lots de graines en provenance de Haguenau ou de Darmstadt. Du fait du morcellement de la propriété forestière, on a maintenant une mosaïque de massifs de faible étendue, où des peuplements autochtones et des reboisements d'origines diverses sont inextricablement enchevêtrés. Dans ces conditions, beaucoup de peuplements autochtones de quelques hectares sont en fait des zones de lisière, exposées au pollen des peuplements étrangers qui représente une masse très importante. Les risques de contamination et d'hybridation sont alors considérables. Il faut probablement attribuer à ces croisements le fait que des graines, récoltées dans cette région, sur des peuplements indiscutablement de bonne race, donnent très souvent des arbres médiocres et des populations hétérogènes.

L'ampleur des introducteurs de graines étrangères, la dispersion des peuplements issus de ces graines au sein même d'un massif risquent également d'aboutir à l'abâtardissement du pin maritime dans les Landes de Gascogne. Les grands incendies de la période 1940—1949 ont détruit environ un tiers du massif landais. Une partie a pu être reconstituée par voie naturelle, mais pour le reste, des quantités énormes de graines ont été importées d'Espagne et du Portugal, à tel point que l'on assisterait, si ces pratiques étaient poursuivies, à une véritable substitution de races étrangères à la race locale. Or, les récoltes sont faites, en Espagne, à une altitude élevée, sur des écotypes à croissance faible, et les provenances portugaises sont sous le climat des Landes, plus sensibles au froid que les pins locaux, comme on a pu le voir au cours de l'hiver exceptionnellement rude de 1956. Ces peuplements étrangers, par leur pollen et par leurs graines, constitueront une cause permanente de contamination.

3. Comme il existe de grands crus de vin, on peut dire qu'il existe aussi de « grands crus » de bois: fruit du concours harmonieux d'un climat, d'un terroir, d'une race, et de l'effort patient du forestier. Ce sont des forêts naturelles, parfaitement adaptées à leur station, traitées à des révolutions qui dépassent souvent 200 ans, et qui produisent des bois de très grande valeur, le plus souvent tranchés ou déroulés. En France, les futaies de chêne rouvre du Centre, d'épicéa du haut Jura, et quelques forêts de pin sylvestre.

Il est certain que, dans ces forêts de très grande qualité, tout risque d'abâtardissement, si minime soit-il, doit être évité. Malheureusement, il existe déjà, dans certaines de ces forêts, des peuplements artificiels réalisés, surtout comme compléments de régénération, avec des graines d'une autre provenance.

Des mesures de protection devraient être prises pour garantir l'intégrité du patrimoine génétique de ces forêts. Ces mesures pourraient être les suivantes:

- Repérage des peuplements artificiels issus de graines d'une autre

origine, ou d'une espèce susceptible de s'hybrider avec l'espèce locale, à l'intérieur des massifs de grande valeur et sur leur périmètre.

- Exploitation à court terme de ces peuplements, qui ne devront en aucun cas être régénérés naturellement. Remplacement par des plantations issues de graines locales.
- Interdiction formelle de toute plantation faite à partir de graines d'une autre origine ou d'une espèce susceptible de s'hybrider avec l'espèce locale.

La valeur d'un massif forestier naturel peut également s'exprimer par le fait qu'il représente une source très appréciée de graines pour les reboisements. C'est le cas par exemple pour les forêts de pin laricio en Corse. La pureté variétale est ici absolue, car il n'existe dans l'île aucun reboisement d'une espèce ou variété susceptible de s'hybrider avec le pin laricio de Corse. Il est évident que cet avantage considérable et rare ne peut être maintenu que si l'on proscrit de façon formelle toute importation de graines de ces espèces, et notamment de pin noir d'Autriche.

Il ne faut pas clore ce chapitre sans citer les cas où la présence de reboisements artificiels et les hybridations qui peuvent en résulter ont abouti à un résultat intéressant. Des hybrides interspécifiques qui sont apparus fortuitement lorsque deux espèces géographiquement éloignées se sont trouvées en contact, certains ont manifesté des qualités de vigueur ou d'adaptation qui ont justifié leur sélection et leur emploi comme essences de reboisement. La plupart des clones de peupliers noirs cultivés actuellement ont pour origine des hybrides spontanés entre les Populus deltoides américains introduits en Europe depuis le XVIIIe siècle, et les Populus nigra locaux. De même, les premiers hybrides entre mélèze d'Europe et mélèze du Japon ont été remarqués, en raison de leur vigueur, dans une pépinière d'Ecosse, à la fin du siècle dernier. Ils provenaient de graines récoltées sur de vieux mélèzes d'Europe, introduits au XVIIIe siècle, au voisinage desquels avaient été plantés des mélèzes du Japon. Les graines de mélèze hybride sont produites actuellement, par hybridation artificielle, dans plusieurs stations d'amélioration.

Enfin, on peut penser que les plantations d'Abies nordmanniana, faites sur les limites de l'aire du sapin pectiné, pourront donner avec ce dernier des populations naturelles d'hybrides vigoureux qui coloniseront des stations trop sèches pour le sapin pectiné.

II. Evolution des espèces introduites

Il est évident qu'une espèce ne peut réussir si elle est introduite dans une station dont les conditions écologiques sont radicalement différentes de celles de son pays d'origine. Il est non moins évident qu'un certain écart peut être admis: le climat du versant alsacien des Vosges, où prospère le douglas, est sensiblement différent de celui de la côte pacifique des EtatsUnis; de même, le pin laricio de Corse, adapté à un climat de montagne méditerranéenne, réussit fort bien dans le bassin parisien, et jusqu'en Grande-Bretagne. Cet écart, cette tolérance entre les conditions écologiques du pays d'origine et celles du lieu de plantation sont plus ou moins grands suivant l'espèce et expriment la *plasticité* de cette espèce.

Nous allons essayer de comprendre le mécanisme de cette plasticité. Chez les essences forestières, comme chez toutes les espèces hétérogames, la fécondation croisée opère, à chaque génération, un brassage des facteurs génétiques présents dans la population, et entretient la variabilité individuelle: chaque individu diffère des autres par une foule de caractères. La sélection naturelle opère un tri parmi ces individus, en éliminant, à chaque génération, ceux qui possèdent des caractères défavorables dans les conditions de milieu où se trouve la population. Ce processus, évidemment très lent, aboutit à un état d'équilibre entre la structure génétique de la population et le milieu. On dit que la population est adaptée à son milieu. On pourrait penser que l'adaptation équivaut à l'élimination totale des gènes déterminant les caractères défavorables; autrement dit, pour chaque couple d'allèles, celui qui détermine le caractère défavorable est éliminé, et l'autre allèle subsiste à l'état homozygote. Uie population parfaitement adaptée serait donc constituée d'individus homozygotes pour l'ensemble de leurs caractères.

Une telle population ne peut plus évoluer, et se trouve, suivant l'expression de l'Héritier, dans une sorte de «cul de sac évolutif». Si les conditions du milieu se modifient, à la suite, par exemple, de l'apparition d'un nouveau parasite, ou si la population est transportée dans un milieu différent, elle ne peut plus s'adapter, et n'a d'autre ressource que de disparaître. Heureusement, les choses ne se passent pas ainsi: toute population naturelle, adaptée à son milieu, conserve dans son patrimoine héréditaire, par le jeu de divers mécanismes (gènes neutres, exprimant des caractères qui ne donnent pas prise à la sélection naturelle, supériorité sélective de l'état hétérozygote pour certains caractères, apparition de mutations nouvelles) une certaine proportion d'allèles à l'état hétérozygote, qui assurent à la population une réserve de variabilité; celle-ci permet à la population de faire face aux modifications qui peuvent intervenir dans les conditions du milieu et changer le mode d'action et le sens de la sélection naturelle. La population peut alors trouver, en face d'un nouveau milieu, un nouveau type d'adaptation qui s'exprime, sur le plan génétique, par un changement dans la fréquence des gènes: la fréquence des allèles défavorisés, donc rares dans le milieu initial, augmentant d'autant plus rapidement que le changement de milieu est plus important et plus brutal.

L'importance de cette réserve de variabilité, autrement dit le « taux d'hétérozygotie » d'une population, est donc en liaison directe avec la plasticité de cette population.

Nous pouvons maintenant comprendre ce qui se passe lorsqu'une essence est introduite dans une station située hors de son aire naturelle. et se trouve soumise à des conditions écologiques sensiblement différentes de celles qu'elle rencontrait dans son pays d'origine. Supposons, par exemple, qu'une plantation de sapin pectiné soit réalisée, en plaine, à partir de graines provenant d'une forêt située à 1000 m d'altitude. En montagne, le printemps est tardif, et la température augmente rapidement et régulièrement, si bien que les risques de gelées tardives sont faibles. Les individus précoces ne sont donc pas éliminés de la population. En plaine, le printemps est plus hâtif et la période où les gelées tardives sont à craindre est longue. Les sapins montagnards, transportés en plaine, trouveront très tôt en saison la température qui déclenche le débourrage des individus les plus précoces, et ceux-ci seront éliminés par les gelées tardives qui deviennent l'élément capital de la sélection; les gènes qui commandent la précocité étaient neutres vis-à-vis de l'action de la sélection naturelle dans leur station d'origine; ils deviennent fortement sélectifs et la fréquence des gènes qui s'expriment par un phénotype tardif augmente rapidement. Les individus qui constitueront le peuplement définitif, et assureront la régénération, représentent la petite fraction de la population initiale qui groupe les individus les plus tardifs de cette population; la population des semis sera donc en moyenne plus tardive que la population initiale, et mieux adaptée à son nouveau milieu. Il s'agit donc en quelque sorte d'une « évolution accélérée ».

Il est possible, en utilisant les lois de la génétique des populations, d'avoir une idée de l'importance et de la vitesse de cette transformation. Il est probable que le caractère de précocité dépend de plusieurs couples de gènes à action cumulative: en effet, on observe une variation progressive, des individus les plus précoces aux plus tardifs. Supposons que ce caractère soit déterminé par trois couples de gènes cumulatifs, et que les individus soient d'autant plus tardifs qu'ils possèdent un plus grand nombre de gènes majeurs; les plus tardifs auront 6 gènes majeurs et 0 gènes mineurs, les plus précoces 6 gènes mineurs et 0 gènes majeurs, les divers intermédiaires de précocité étant représentés par les autres combinaisons de gènes. Dans le peuplement de sapin en montagne la sélection naturelle n'a trié aucune de ces combinaisons de gènes; les fréquences respectives des gènes majeurs et des gènes mineurs sont donc à peu près égales.

En plaine, les individus les plus précoces de cette même population sont progressivement éliminés par les gelées, soit tués en pépinière ou dans la jeune plantation, soit exploités en éclaircie parce que les gelées successives auront réduit leur croissance. Si au moment de la régénération, il reste $10\,\%$ des individus de la population initiale, ils seront les plus tardifs; on peut calculer que cette proportion comprend à peu près les individus de la population initiale qui possèdent 5 ou 6 gènes majeurs (1 ou 0 gènes

mineurs); ces individus représentent exactement 10,9% de la population initiale. La génération suivante, issue de ces seuls individus tardifs, comprendra, elle, 81,6% d'individus tardifs à 5 ou 6 gènes majeurs, ce qui suffit largement à assurer un peuplement résistant aux gelées. En une seule génération de sélection intense sur un caractère, la population aura donc subi une transformation considérable dans le sens d'une adaptation au nouveau milieu.

Cet exemple très théorique peut être appuyé par quelques faits d'observation. Monsieur le Directeur G u i n i e r a rapporté, dans ce même journal (Variation et hérédité chez les essences forestières. Conséquences sylvicoles. Journal Forestier Suisse — 1948) un cas précis concernant le douglas: «Si un peuplement d'exotiques est prospère et a donné satisfaction, on a chances de succès, à égalité de conditions, en partant de graines récoltées sur les arbres de ce peuplement. Une preuve de ce fait est fournie par une expérience faite dans la forêt domaniale de La Joux, dans le Jura français. Dans une plantation où coexistaient des lots de sapins de douglas de diverses origines, tous les sujets fournis par divers pépiniéristes ou ceux issus de graines de provenance inconnue, des Etats-Unis, ont été détruits par de fortes gelées hivernales. Ceux issus de graines récoltées sur des arbres cultivés dans les Vosges ont résisté dans la proportion de 60 % o ».

Des conclusions du même ordre peuvent être tirées des résultats des plantations comparatives de provenances; on a souvent et fort judicieusement compris dans les expériences, avec les provenances de l'aire naturelle de l'espèce, des provenances représentant les reboisements locaux existant dans la région depuis une ou plusieurs générations. Très souvent ces provenances se comportent de façon remarquable, et sont classées parmi les meilleures. Voici par exemple la conclusion de Delevoy sur une expérience belge de provenances de pin laricio: «Les pins provenant de graines récoltées en Belgique (Soignes-Louveigné) sont au moins aussi vigoureux, si pas plus, que ceux issus de graines originaires de la Corse. Par ailleurs, dans le groupe des pins de Calabre et des Flandres, les derniers paraissent donner en moyenne des plants plus vigoureux que les premiers ». Toujours en Belgique, mais pour l'épicéa, la provenance belge de Bullange se classe quatrième sur 24 provenances différentes. Au Canada, dans deux expériences comparatives de provenances, l'une de pin sylvestre, l'autre d'épicéa, les seules provenances locales, pin sylvestre de Norfolk County, Ontario, et épicéa de Petawawa, Ontario, sont en tête devant toutes les provenances européennes.

La conclusion pratique est la suivante: les reboisements locaux qui ont donné de bons résultats sont des sources de graines du plus grand intérêt pour de nouveaux reboisements dans la même région.

- Il faut que ces reboisements aient donné de bons résultats. La sélection naturelle ajuste la population à un nouveau milieu en triant les

arbres les mieux adaptés, qui ne sont pas toujours les plus intéressants pour nous. D'autre part, la sélection naturelle n'invente rien, elle peut déplacer une moyenne, mais pas au delà de ce qui existe dans la population initiale. Un peuplement de pin sylvestre de mauvaise forme et de croissance lente peut être confronté avec n'importe quel milieu, il ne donnera jamais, même après plusieurs générations, un peuplement satisfaisant.

- Ces reboisements doivent être suffisamment étendus ou suffisamment éloignés de peuplements pollinisateurs possibles. C'est le problème traité dans la première partie de cet article, vu en quelque sorte au sens inverse.
- L'utilisation des meilleurs reboisements locaux comme source de graines doit permettre une diminution des importations de graines. C'est surtout le cas pour les espèces qui ont été très largement introduites, et qui sont représentées dans la région par des surfaces importantes de peuplements adultes, peuplements issus de graines représentant un échantillonnage complet des variations raciales de l'espèce.

C'est le cas par exemple pour le douglas en Europe occidentale, dans les régions soumises au climat atlantique au sens large. Nous savons, à quelques détails près, que les meilleures provenances sont les forêts côtières du Washington et de l'Oregon, parce qu'elles ont pu être comparées à d'autres provenances, l'ensemble donnant une image assez complète de la variabilité de l'espèce; ces provenances côtières sont représentées par de beaux peuplements adultes, qui constituent des surfaces importantes et peuvent assurer une part substantielle de l'approvisionnement en graines. Cela n'empêche pas de poursuivre les études sur les provenances, mais il est indispensable de faire figurer des provenances de reboisements locaux dans les expériences comparatives.

Beaucoup d'autres essences n'ont pas été introduites sur la même échelle ou dans les mêmes conditions. Les reboisements en pin noir d'Autriche occupent en France plusieurs centaines de milliers d'hectares. Ils ont été réalisés avec des graines qui, pratiquement toutes, étaient achetées aux commerçants de Wiener Neustadt, et provenaient des forêts du Sud-Est de l'Autriche qui ne représentent qu'une petite partie de l'aire du pin noir. Nous n'avons donc pas de renseignements précis sur les possibilités de réussite des autres provenances. Sans négliger la source de graines que représentent les reboisements français, il est indispensable d'étudier les autres provenances (notamment celles de Yougoslavie) dans des expériences comparatives complètes.

Les besoins en graines de sapin de Nordmann augmentent de plus en plus, et nous ne disposons que de petits peuplements ou d'arbres de parcs, dont nous ignorons la provenance exacte. Le recours aux importations est donc nécessaire à la fois sur le plan quantitatif — les peuplements locaux ne peuvent suffire à assurer les approvisionnements — et sur le plan

qualitatif: nous savons que l'espèce sensu lato est intéressante: il faut maintenant « retourner aux sources », inventorier les diverses provenances pour exploiter au maximum la variabilité de l'espèce.

Il faut signaler enfin une autre conséquence intéressante de l'« évolution accélérée » des espèces introduites. Il s'agit des cas extrêmes: une espèce est introduite dans des conditions de milieu très différentes de celles qu'elle rencontre dans son aire naturelle. Pratiquement, le reboisement est un échec; il arrive que tous les arbres meurent; il arrive aussi que quelques arbres subsistent; ce sont probablement les rares individus de la population initiale dont la constitution génétique, grâce à des combinaisons de gènes à très faible probabilité, leur permet de subsister dans le nouveau milieu. Ces individus sont trop peu nombreux pour constituer une source directe de graines pour de nouveaux reboisements, mais ils sont d'un très grand intérêt comme point de départ d'un programme d'amélioration.

Nous ne citerons qu'un exemple: le pin maritime, essence à croissance très rapide, ne peut être utilisé comme essence de reboisement en France, en dehors du domaine méditerranéen et des secteurs aquitanien et armoricain du domaine atlantique, en raison de sa sensibilité aux froids hivernaux. Son extension au secteur ligirien a été arrêtée net par l'hiver de 1879–1880 qui a détruit la plus grande partie des reboisements de Sologne. Mais en fait, dans la deuxième moitié du XIXe siècle, le pin maritime avait été essayé dans les régions les plus inattendues: en Lorraine, en Alsace, en Franche-Comté, et jusqu'à 1000 m d'altitude sur la plateau central, régions à hiver très rude. Tous les peuplements en tant que tels ont été éliminés par le froid, mais il n'est pas rare de trouver quelques individus survivants, atteignant parfois de belles dimensions et se régénérant naturellement. La constitution de vergers à graines à partir de ces individus qui ont survécu aux froids exceptionnels de 1956, 1929, et pour certains 1879-1880 doit permettre la création d'une « variété synthétique » nettement plus résistante au froid que la moyenne de l'espèce. Cette variété pourrait, dans des régions considérées actuellement comme trop froides pour le pin maritime, concurrencer avantageusement le pin sylvestre.

Ces quelques réflexions ont seulement pour but d'attirer l'attention des forestiers sur un aspect particulier du problèmes des introductions d'essences. On sait déjà l'importance capitale du choix de l'origine des graines de reboisement. Si l'on veut bien prendre en considération les problèmes que nous venons d'évoquer, le résultat doit être un choix encore plus sévère, basé sur un examen critique des conséquences génétiques à longue échéance du reboisement que l'on envisage.

Zusammenfassung

Die Einführung von Exoten und die zunehmende Wichtigkeit künstlicher Wiederbewaldung verändern die Verbreitung von Rassen und Arten in der ganzen Welt. Diese Wanderungen, welche durch den Menschen bedingt sind, können eine Aenderung in der genetischen Zusammensetzung natürlicher Wälder oder künstlicher Bestände bedingen.

- 1. Veränderung der genetischen Zusammensetzung eines Bestandes durch Kreuzung mit Bäumen einer andern Art oder einer andern Rasse, welche im betreffenden Bestand oder in der näheren Umgebung eingebracht wurden. Ungünstige Eigenschaften können auf diese Weise dauernd in das Erbgut eines Bestandes aufgenommen werden. Diese Veränderungen sind bedeutsam, wenn die künstlichen Bestände große Flächen einnehmen und durchsetzt sind von natürlichen Wäldern. Sie sind schlimm, wenn sie Anteil haben an der Verschlechterung eines Bestandes, welcher qualitativ Außerordentliches leistet.
- 2. Veränderung eines Bestandes, welcher unter ökologischen Bedingungen begründet wird, welche verschieden sind vom Herkunftsort. Dies führt zu einer Auslese, welche ebenfalls verschieden ist von derjenigen in der ursprünglichen Population, und den neuen Standortsbedingungen besser angepaßt ist. Diese Bestände bedeuten interessante Samenerntebestände für die Aufforstung gleicher Gebiete.

Contribution à l'étude des «Races écologiques» du frêne, Fraxinus excelsior L.

Par Jacques Bovet, Institut de Botanique, Université de Neuchâtel

Introduction

On sait que le comportement écologique du frêne (Fraxinus excelsior L) en Suisse est assez particulier. D'une part cet arbre est un composant habituel des forêts qui colonisent les sols frais au bord des rivières du Plateau et dans les vallées basses du Jura (Acereto-Fraxinetum, Cariceto remotae-Fraxinetum). C'est donc une essence hygrophile. D'autre part, sa présence est fréquente dans les garides subjurassiennes, où, associé en assez grand nombre d'individus, au chêne pubescent et à l'érable à feuilles rondes, il contribue à donner au Lithospermeto-Quercetum sa physionomie caractéristique. Bien que dans ce dernier groupement, son port soit en général moins élevé, plus tortueux, il ne donne pas l'impression d'avoir une vitalité réduite, et fructifie abondamment. Or, les stations du Lithospermeto-Quercetum sont parmi les plus sèches du Jura. Il est donc curieux qu'un arbre passant pour avoir besoin d'un sol profond, frais ou même humide, puisse croître aussi bien sur le sol calcaire très superficiel et très sec qui recouvre les dalles calcaires du Malm, au dessus de Neuchâtel et de Bienne par exemple. Si l'on admet que la station normale du frêne est dans les groupements du Fraxino-Carpinion, la présence de cet arbre