

Couplage de modèles de flux de gènes et de modèles de dynamique forestière

Philippe DREYFUS^{(1)*}, Christian PICHOT⁽¹⁾, François DE COLIGNY⁽⁵⁾,
Sylvie GOURLET-FLEURY⁽²⁾, Guillaume CORNU⁽²⁾, Sébastien JÉSEL⁽²⁾,
Hélène DESSARD⁽²⁾, Sylvie ODDOU-MURATORIO⁽³⁾,
Sophie GERBER⁽⁴⁾, Henri CARON⁽⁴⁾, Céline LATOUCHE-HALLÉ⁽⁴⁾,
François LEFÈVRE⁽¹⁾, François COURBET⁽¹⁾, Ingrid SEYNAVE⁽¹⁾

⁽¹⁾ INRA, Unité de Recherches forestières méditerranéennes, Avenue Vivaldi,
84000 Avignon, France

⁽²⁾ Département Forêts du CIRAD, Programme forêts naturelles,
Équipe « Dynamique des forêts naturelles » TA 10/D, Campus International
de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France

⁽³⁾ ONF, Conservatoire génétique des arbres forestiers, Campus INRA,
45160 Ardon, France

⁽⁴⁾ INRA – UMR BIOGECO, 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas Cedex, France

⁽⁵⁾ UMR Cirad/INRA Modélisation des plantes (AMAP), TA 40/PS2
Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier Cedex 5, France

Abstract: Linking gene flow models and forest dynamics models. Forest management aims to ensure ecological, economic and social functions of forests, *i.e.* maintain permanence and diversity of forest ecosystems, sustain yield, manage and preserve genetic resources. This study was based on knowledge and available models regarding gene flow or forest dynamics. A general demogenetic model has been achieved taking into account reproduction processes (seed and pollen production and dispersal), regeneration/recruitment, tree growth, competition, and mortality. Then, this model was embedded in the simulation platform Capsis (<http://capsis.free.fr>) as well as the relationships available for five contrasting forest situations (in temperate or tropical forests, pure evenaged or mixed unevenaged stands, steady situations or forests drawn in a colonization process, social or scattered species, indigenous or introduced, with various biological and ecological traits); generic functions are pooled within a new library called “Genetics” dedicated to genetic attributes and processes (meiosis, fertilization); the software is modular, open and easy to get to for researchers and users. Then, simulations were performed for the five forest situations of interest with two purposes in mind:

* Correspondance et tirés à part : dreyfus@avignon.inra.fr

(i) to detect the most sensitive components in the demogenetic model and the processes that should be investigated further, (ii) to compare various forest management scenarios and to initiate indicators of their effects on genetic resources. Simulation has shown a high sensitiveness to dispersal, fructification and survival (especially at the seedling stage) giving indications about key improvement to be achieved in the models. Major objectives in the short term are (i) to incorporate knowledge about allele effects (the software is already set for this), (ii) to improve initial diagnosis (genetic diversity, stand structure) of real situations before simulation.

genetic diversity / dynamics / forest / modeling / simulation / management

Résumé : La gestion forestière vise des objectifs multiples : fonctions économiques, écologiques, sociales ; maintien de la diversité, du rendement ; pérennité des formations ; gestion et conservation des ressources génétiques. Sur la base de connaissances et de modèles disponibles en matière de flux de gènes et de dynamique forestière, cette étude a permis : (1) l'élaboration d'un modèle démogénétique général prenant en compte simultanément les processus de reproduction (production et dispersion des graines et du pollen en lien avec la phénologie), de régénération ou recrutement, de croissance, compétition et mortalité ; (2) l'implémentation informatique d'un tel modèle et l'intégration logicielle des relations disponibles pour cinq situations forestières diverses au sein d'une plate-forme de simulation qui mutualise des fonctionnalités génériques (création d'une bibliothèque « Genetics ») tout en étant suffisamment modulaire, ouverte, et accessible aux chercheurs et aux utilisateurs ; (3) la réalisation de simulations destinées, pour chaque situation étudiée, d'une part à identifier les éléments les plus sensibles du modèle démogénétique et les processus dont l'étude doit être approfondie et d'autre part à comparer divers modes de gestion forestière (sylviculture, exploitation forestière) pour ébaucher des indications quant à leurs effets sur les ressources génétiques.

diversité génétique / dynamique / forêt / modélisation / simulation / gestion forestière

1. INTRODUCTION

Dans divers contextes écologiques et socio-économiques, face à des demandes nombreuses et parfois contradictoires, la gestion forestière doit faire en sorte que les peuplements forestiers assurent des fonctions variées, économiques, écologiques, sociales, en maintenant biodiversité (y compris infraspécifique) et rendement, et en garantissant la pérennité

Couplage de modèles de flux de gènes et de dynamique forestière

des écosystèmes forestiers. Les pratiques sylvicoles peuvent avoir un impact sur les ressources génétiques ([5], [9], [13], [14]), mais les gestionnaires manquent d'indicateurs quantitatifs intégrant la diversité des ressources génétiques dans la gestion courante des forêts ou des réseaux de conservation.

Pour évaluer l'impact de la gestion, et notamment des coupes, sur la population de semenciers efficaces (participant effectivement à la reproduction) et sur la diversité génétique (niveau et organisation spatiale), nous avons cherché à mieux tenir compte de l'effet de la compétition sur la croissance, la mortalité, la structuration sociale des peuplements forestiers, et des interactions (schématisées à la fig. 1) avec les processus de propagation et de structuration génétique.

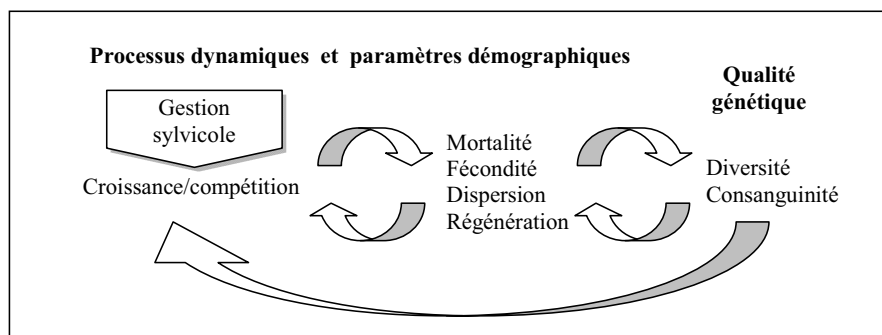


Figure 1 : Interactions entre les processus dynamiques des peuplements forestiers et leur qualité génétique *via* les paramètres démographiques. La gestion intervient sur l'équilibre « croissance-compétition » en favorisant certains individus de manière sélective (au stade « adulte » comme au stade « semis ») et en supprimant d'autres, à l'occasion des coupes d'éclaircie et de régénération, et de l'exploitation forestière.

Les connaissances mises en commun ont permis d'associer des approches écologique et génétique :

- au plan scientifique par la fusion de modèles de dynamique forestière (recrutement, croissance, mortalité) et de modèles de flux de gènes (phénologie, production et dispersion des graines et du pollen [4], fécondation) sur une base individuelle et spatialisée ;
- au plan informatique par l'incorporation de ces modèles composites dans un simulateur, point de passage obligé dans ces contextes complexes où tous les événements ne peuvent être observés ou mesurés directement à différentes échelles d'espace et de temps.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour garantir le caractère général de notre approche, l'étude s'est appuyée sur un panel de situations forestières et d'espèces, pour lesquelles nous disposons de données expérimentales et de modèles pour les champs scientifiques à connecter :

Situation forestière – Espèce étudiée au plan génétique	Équipe
Peuplements monospécifiques de pins évoluant par colonisation vers des sapinières-hêtraies (Mont-Ventoux) - Sapin pectiné (<i>Abies alba</i>)	INRA - Unité de recherches forestières méditerranéennes (Avignon)
Forêt dense tropicale humide en évolution constante, avec exploitation pour le bois d'œuvre (<i>Guyane fr.</i>) - Angélique (<i>Dicorynia guianensis</i>), Wacapou (<i>Vouacapoua americana</i>)	Cirad-forêts - Programme forêts naturelles, « Étude et modélisation de la dynamique forestière » (Montpellier)
Espèce feuillue disséminée (<i>Bassin parisien</i>) - Alisier torminal (<i>Sorbus torminalis</i>) dans Chêne sessile	ONF - Conservatoire génétique des arbres forestiers (Orléans)
Espèces feuillues sociales (<i>Sarthe</i>) - Chêne sessile (<i>Quercus petraea</i>)	INRA - UMR BIOGECO - (Bordeaux)
Peuplement monospécifique en expansion (<i>Luberon</i>) - Cèdre de l'Atlas (<i>Cedrus atlantica</i>)	INRA - Unité de recherches forestières méditerranéennes (Avignon)

Après un examen détaillé du fonctionnement des modèles de dynamique forestière, de dissémination (graines et pollen) et de brassage génétique, un modèle général, théorique, a été élaboré pour : (1) faciliter la constitution de modèles démogénétiques à partir des modèles « mono-disciplinaires » existants ; (2) définir un cahier des charges pour leur intégration logicielle.

Deux logiciels principaux sont utilisés par nos équipes : l'un (ECO-GENE, [2]) dévolu à l'origine à la simulation de flux de gènes, l'autre (Capsis, [1], <http://capsis.free.fr>) à la simulation de la croissance ou de la dynamique de peuplements forestiers. À partir de la plate-forme Capsis (programmation orientée objet, en langage Java, structure modulaire autour d'un noyau ...) intégrant divers modèles de croissance et de dynamique forestière, a été élaboré un outil évolutif et pérenne, offrant de bonnes garanties aux équipes de recherche (ouverture et développement partagé à bénéfices réciproques) et aux utilisateurs. Les processus du modèle démogénétique général ont été intégrés : enrichissement des structures de données, mise au point de nouvelles fonctionnalités génériques, adaptation des interfaces.

Les simulations réalisées ont permis (i) de tester le fonctionnement des modèles résultant du couplage démogénétique pour les modèles biologiques sélectionnés, et leur sensibilité pour certains processus (fructification, distance de dispersion, mortalité) selon un plan

permettant de tester l'effet d'une accentuation et d'une réduction - dans une proportion prédéterminée - en comparaison avec le modèle calibré, (ii) d'explorer l'effet de divers modes de gestion sylvicole (réels et alternatifs), dont l'évolution sans intervention, sur la structuration et l'évolution des ressources génétiques.

3. RÉSULTATS

3.1. Partie générique du développement informatique : la bibliothèque « Genetics »

Des allers-retours entre aspects scientifiques et informatiques ont permis de déterminer les éléments nécessaires pour la traduction informatique du couplage de modèles de flux de gènes et de dynamique forestière : processus sylvigénétiques et démogénétiques, facteurs considérés ; objets et variables mesurées et manipulées, échelles spatiales et temporelles.

La réalisation majeure consiste en une bibliothèque – « Genetics » – développée en langage Java au sein de la plate-forme Capsis et qui intègre les attributs génétiques et les processus de méiose et fécondation. S'y ajoutent des formats d'exportation vers les logiciels d'analyse génétique GENEPOP [11] et SPAGeDI [7]. Les choix fondamentaux sont les suivants :

Objets modélisés : arbres. Le simulateur prend en compte des arbres, sous forme d'objets informatiques (au sens de la programmation « orientée objet »). Ces objets « arbres » représentent soit un **individu** vrai, soit une « **cohorte** » ou « arbre moyen », c'est-à-dire une sous-population de N arbres de même espèce, même âge, mêmes dimensions. Cette notion permet d'alléger les simulations pour la croissance, la mortalité (l'effectif N diminue alors naturellement), la sylviculture (l'effectif N est alors réduit par une coupe ou des dégâts d'exploitation), ainsi que pour la dispersion et la reproduction.

Espace et temps. Les arbres ou les cohortes sont spatialisés ; leurs coordonnées sont fixes.

- Chaque arbre est ainsi attaché à une entité spatiale, c'est-à-dire à une portion de l'espace : parcelle forestière (unité de gestion) qui est cultivée différemment d'une autre, ou à toute unité

homogène du point de vue des conditions stationnelles et/ou de structure et composition du peuplement.

- Les simulations concernent le court ou le moyen terme (de quelques décennies jusqu'à quelques milliers d'années), mais pas des durées correspondant à des centaines ou milliers de générations⁴.

Modélisation de l'information génétique. L'information génétique comprend une caractérisation de l'espèce, au moins pour la zone considérée, et une caractérisation de chaque arbre ou cohorte. Ces deux composantes sont traduites comme suit :

au niveau « espèce »

- des valeurs d'apparement à la génération 0 : entre couples d'individus et/ou valeur moyenne ;
- une carte génétique : probabilités de recombinaison entre locus nucléaires ;
- indication éventuelle de la valeur additive des allèles.

au niveau « arbre »

- l'information génétique est totalement discrétisée sous forme d'allèles aux différents locus, eux-mêmes positionnés séquentiellement sur un brin d'ADN. Outre l'information génétique chargée (à partir d'un fichier) à l'initialisation, de nouveaux locus peuvent être générés par tirage aléatoire selon différentes lois de distribution des allèles.
- si l'objet « arbre » représente un individu vrai, on a ainsi un génotype individuel : allèles présents sur les ADN nucléaires, d'origine à la fois maternelle et paternelle, ADN cytoplasmiques à hérédité soit maternelle, soit paternelle.
- si l'objet « arbre » représente une cohorte (sous-population), donc N individus issus d'un même événement de reproduction, on résume l'information génétique par les effectifs alléliques de cette sous-population pour les ADN nucléaires (effectif total = 2 N) et cytoplasmiques (effectif total = N). On limite ainsi la perte d'information par rapport à une individualisation totale.

⁴ Génération : temps entre la germination et la maturité sexuelle = en général, quelques décennies pour les arbres forestiers.

Couplage de modèles de flux de gènes et de dynamique forestière

La correspondance entre tableaux d'effectifs alléliques et allèles se fait *via* le tableau de diversité allélique de l'espèce.

- compte tenu des échelles de temps correspondant aux simulations visées, le processus de mutation génétique n'a pas été implémenté.
- neutralité et/ou valeur adaptative des allèles : le contrôle génétique de « paramètres adaptatifs » est modélisé sous la forme de valeurs additives des allèles ; la valeur génétique (génotypique) d'un individu est alors calculée comme la somme, sur les locus impliqués, des valeurs additives des allèles présents chez cet individu.
- le phénotype est obtenu en ajoutant un effet environnemental avec une composante fixe (pour toute la simulation) et une composante variable (d'un pas de simulation à l'autre) : on fournit en entrée une valeur absolue ou relative de la variance environnementale, et le pourcentage de la composante variable.

À noter qu'on n'identifie pas de valeur *a priori* du taux d'autofécondation : ce taux est déterminé par la position spatiale des arbres et le jeu du processus de dispersion du pollen.

3.2. Modules spécifiques à chaque situation forestière étudiée

Pour chaque situation forestière étudiée, un module informatique intégrant les modèles correspondant a été écrit, en utilisant les fonctionnalités de la plate-forme et de la bibliothèque « Genetics ». Le caractère générique du couplage, la souplesse et l'adaptabilité de l'outil informatique ont ainsi été démontrés. Un même module peut rassembler des espèces pour lesquelles l'information génétique est prise en compte et d'autres non.

Selon les cas, ce module informatique a été mis au point à partir d'un module pré-existant sans génétique, ou bien à partir d'un module technique écrit pour la circonstance et permettant, avec des formations en accompagnement, une prise en main plus facile par les équipes non familiarisées avec la programmation dans la plate-forme Capsis.

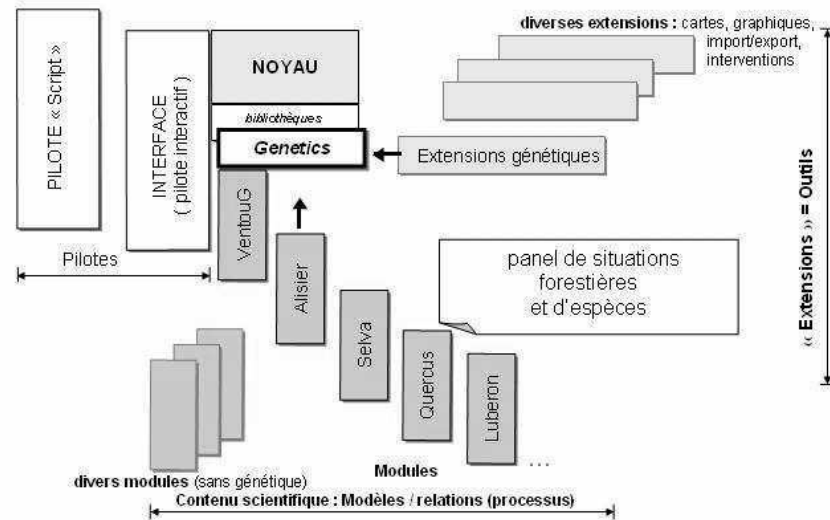


Figure 2 : Structure de la plate-forme Capsis – Position des éléments issus de la présente étude. Autour du noyau fonctionnel, sont agencés les interfaces de pilotage du logiciel, des modules contenant chacun les modèles et relations correspondant à une situation forestière (monospécifique ou plurispécifique), des extensions, des bibliothèques de fonctions et/ou d’objets génériques. Dans le cadre de cette étude, ont été ajoutés principalement la bibliothèque « Genetics », cinq modules (VentouG, Alisier, Selva, Quercus, Luberon), quelques extensions (formats d’exportation vers GENEPOP et SPAGeDi, graphiques de fréquences alléliques et génotypiques).

La figure 2 présente la structure de cette plate-forme, avec ses éléments génériques ou partagés (noyau, interfaces, bibliothèques et extensions partagées) et ses modules (contenu scientifique constitué par les modèles et relations). En simulation, le module envoie l’identité des parents à la bibliothèque « Genetics » qui, en retour, calcule le génotype, le phénotype, la consanguinité du nouvel arbre (individu ou cohorte⁵). Si un parent est une cohorte, la bibliothèque utilise aussi

⁵ Pour un « arbre » représentant une cohorte (sous-population), on définit deux coefficients de consanguinité d’intérêts complémentaires : d’une part, le coefficient de consanguinité « individuel », correspondant à la consanguinité réalisée, moyenne des coefficients de consanguinité des génotypes individuels qui le constituent ; d’autre part, le coefficient de consanguinité « globale », *i.e.* la probabilité d’identité par descendance de deux gènes du génotype de l’« arbre ». À noter que le premier intervient potentiellement dans la croissance, la mortalité, la floraison, etc.

Couplage de modèles de flux de gènes et de dynamique forestière

l'effectif de cette cohorte (nombre d'arbres qu'elle représente sur l'entité spatiale qui la porte, parcelle, ou cellule d'une grille carrée).

Chaque module mis au point comporte des spécificités liées à la nature biologique et écologique des espèces ou structures forestières concernées et à la nature des modèles et relations disponibles.

VentouG. Arrière-pays méditerranéen. Sapin pectiné, en phase de colonisation [12], et quatre autres espèces pour lesquelles les génotypes ne sont pas décrits : évolution vers des mélanges plurispécifiques variés. Surface : plus de 1 000 ha, subdivision en quelques centaines d'unités homogènes. Temps : 100 ans, par pas de 5 ans. Arbres individualisés (dans une zone cible particulière de 0,8 ha) ou en cohortes.

Modèle démographique, au niveau arbre, semi-spatialisé (comme dans un « gap model ») : croissance, mortalité, recrutement (hauteur au recrutement distribuée entre 0,30 à 1,30 m). Modèle de dispersion à longue distance : probabilité de recruter un certain nombre de semis selon la position et la puissance de fructification des sources (semenciers) passées en revue pour chaque cible, à chaque pas temporel.

Gestion forestière : choix de modes de gestion prédéfinis (y compris non-intervention) appliqués de manière automatique à chaque entité (si l'un des critères de déclenchement est atteint), à chaque pas.

Selva. Forêt guyanaise. Angélique, en agrégats dans une matrice d'espèce grise (représentant l'ensemble des autres espèces). Surface : 46,6 ha, en quatre parcelles. Temps : 3 000 ans, par pas de trois ans. Arbres tous individualisés et spatialisés, y compris l'espèce grise.

Modèle de dynamique forestière [6], avec mortalité complexe (sur pied, divers types de chablis), distinction de stades jeunes juvéniles (diamètre < 1 cm), juvéniles installés (diamètre de 1 à 10 cm) et recrutés (diamètre > 10 cm). Dissémination des graines par « lots de graines » (objets supplémentaires) soumis à prédation, mortalité ou germination.

Gestion forestière : exploitation classique en Guyane française.

Alisier. Alisier torminal disséminé dans des peuplements de Chêne sessile. Surface : environ 100 ha, sur cinq parcelles forestières. Temps : 200 ans, avec un pas annuel. Arbres individualisés (Alisier) ou en cohortes (Chêne).

Croissance et mortalité du Chêne sessile simulées à l'aide d'un modèle « arbre avec contrainte peuplement » [3], (qui fonctionne sans

utiliser la spatialisation individuelle des arbres intra-parcelle). Pour l'Alisier, faute de modèle de croissance spécifique, on utilise le même modèle que pour le Chêne avec une pondération. La régénération de l'Alisier est simulée en continu, celle du Chêne uniquement pendant une phase de régénération du peuplement, entre 150 et 180 ans d'âge.

Dispersion du pollen et des graines calibrées sur données expérimentales sur le site [10].

Gestion forestière : évolution libre + quatre scénarios plus ou moins dynamiques et favorables à l'Alisier.

Quercus. Futaie régulière de Chêne sessile. Surface : 5 ha. Temps : 1 200 ans, avec un pas annuel. Arbres tous individualisés.

Croissance et mortalité du Chêne sessile simulées à l'aide d'un modèle « arbre avec contrainte peuplement » [3]. Régénération simulée en continu. Dispersion du pollen et des graines (sans sources extérieures pour l'instant).

Gestion forestière : gestions traditionnelle et actuelle des futaies régulières de Chêne sessile.

Luberon. Forêt méditerranéenne. Cédraie artificielle, en expansion par régénération naturelle. Surface : 170 ha. Temps : 50 ans, avec un pas annuel (les simulations débutent lorsque les arbres fondateurs du peuplement deviennent fructifères, les évolutions portent donc sur trois générations partiellement chevauchantes). Arbres individualisés (dans une zone cible de 100 ha) ou en cohortes.

Croissance et mortalité du Cèdre simulées à l'aide d'un modèle « arbre avec contrainte peuplement ». Régénération simulée en continu. Fructification intégrant une variabilité individuelle et temporelle. Dispersion : probabilité de recruter un certain nombre de semis selon la position des sources (arbres semenciers) passées en revue pour chaque cible et à chaque pas.

Gestion forestière : non gestion ou exploitation des arbres fondateurs (première génération, de faible qualité sylvicole) pour favoriser la croissance des générations ultérieures.

3.3. Comportement et sensibilité des modèles démogénétiques

Des simulations ont permis de tester le fonctionnement des modèles résultant du couplage démogénétique, notamment leur sensibilité pour

Couplage de modèles de flux de gènes et de dynamique forestière

certaines processus, et de détecter ainsi ceux qui nécessitent en priorité des études plus approfondies.

Les processus retenus sont la dispersion (portée des flux), la fructification (son intensité, qui influence la puissance des flux), la mortalité par compétition (« densité-dépendante »), notamment pour la régénération. On compare la simulation avec le modèle calibré et des simulations correspondant à une intensité accentuée du processus testé, et à une intensité réduite. Fixées arbitrairement, accentuation et réduction sont du même ordre de grandeur que l'imprécision de la relation correspondante.

Dans de nombreux cas, les résultats obtenus sont influencés par la variation de certaines composantes :

- les relations de mortalité aux différents stades du cycle de vie jouent très fortement sur la prévision de la démographie dans certaines situations forestières (cas de l'Angélique, du Sapin). La mortalité densité-dépendante a influencé la démographie et surtout la structure spatiale pour l'Angélique ;
- la portée des flux estimés (distance moyenne de dispersion) détermine fortement les résultats des simulations pour la démographie, la structure spatiale (évolution des agrégats d'Angélique, fig. 3), la vitesse de colonisation (Sapin), la diversité génétique globale (Sapin : quand la distance de dissémination est diminuée, le brassage des gènes cytoplasmiques maternels est moins bon et une structuration spatiale de la diversité apparaît) ;
- l'estimation de la fructification en fonction de la dimension des semenciers influence aussi la démographie (Angélique) et la vitesse de colonisation simulée (Sapin) ;
- les variations annuelles de fécondité de chacun des arbres peuvent avoir un impact fort sur la dérive génétique et nécessitent d'être prises en compte (cas du Cèdre [8]).

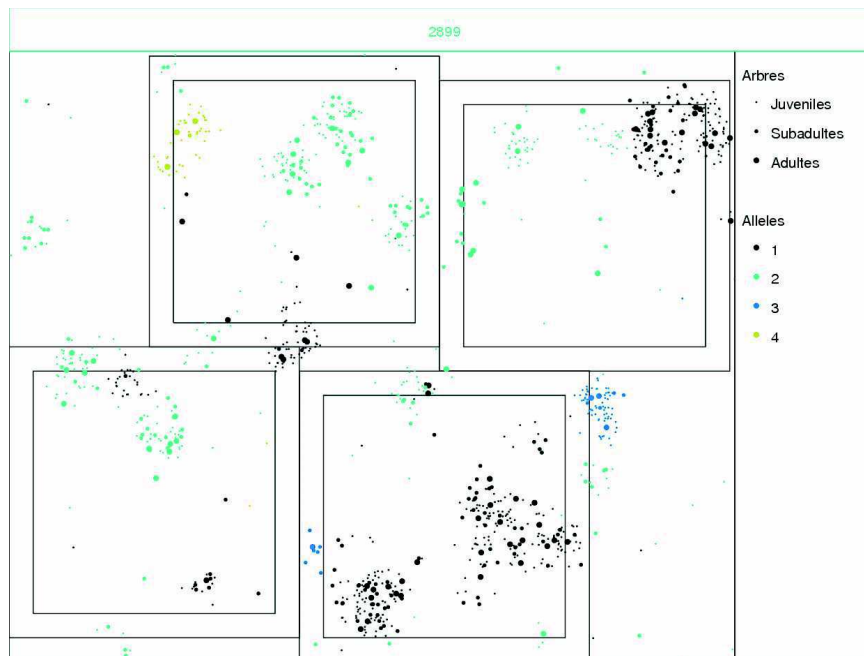


Figure 3 : Module Selva – Répartition spatiale de l'Angélique après 900 ans de simulation. Bloc sud du dispositif de Paracou, constitué de quatre parcelles expérimentales (traitements sylvicoles). Seule l'Angélique est représentée sur la carte : juvéniles (2 274 au départ de la simulation) = individus faisant entre 1 m de hauteur et 10 cm de diamètre, subadultes (181 au départ de la simulation) = individus mesurant entre 10 cm et 25 cm de diamètre, adultes (155 au départ de la simulation) = individus de plus de 25 cm de diamètre considérés ici comme fructifères. Les couleurs correspondent à quatre chlorotypes. Pour cette simulation faisant intervenir des événements rares de dispersion (redistribution équivalente à 5 % de l'effectif des adultes reproducteurs), le nombre d'individus situés en dehors des agrégats augmente.

3.4. Résultats pour l'application à la gestion des ressources génétiques forestières

Cette étude ouvre de larges perspectives pour la mise au point d'indicateurs de l'effet de la gestion sur les ressources génétiques, notamment lorsque les modèles auront bénéficié des améliorations nécessaires. Bien que cela ne soit pas l'objectif principal de cette étude, des simulations de différents modes de gestion ont été réalisées et certaines indications peuvent d'ores et déjà être données :

- **Alisier torminal disséminé en chênaie sessile** : l'absence de coupes dans la population de chênes condamne pratiquement l'Alisier (fig. 4) ; pour conserver la richesse allélique de la population d'Alisier, la sylviculture doit maintenir au moins 30 semenciers d'Alisier pour 100 ha.

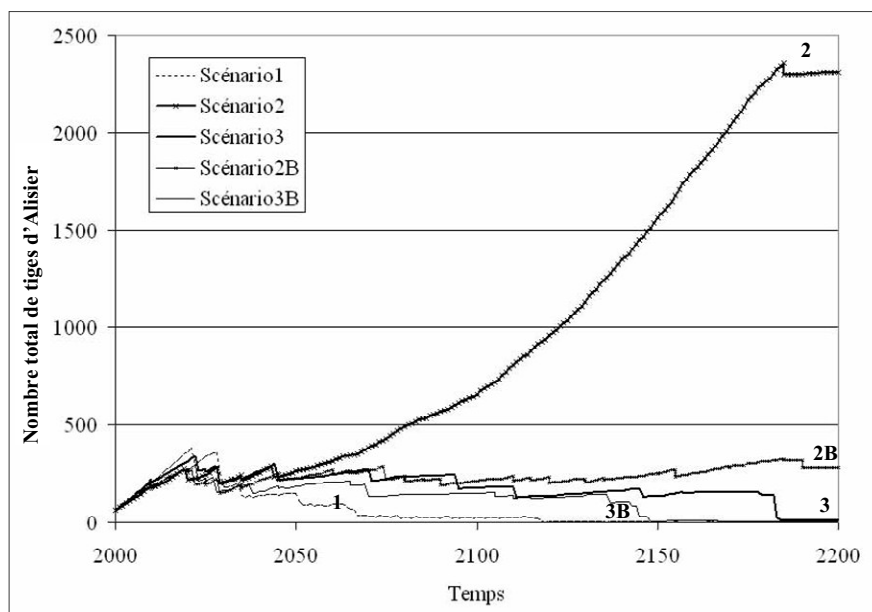


Figure 4 : Module Alisier - Évolution démographique de la population d'Alisier torminal selon cinq scénarios de gestion sylvicole : 1 : évolution libre - 2 : gestion dynamique (éclaircies tous les vingt ans) favorable à l'Alisier (épargné lors de la coupe d'ensemencement) - 3 : gestion passive (éclaircies tous les quarante ans) favorable à l'Alisier - 2B : gestion dynamique ne tenant pas compte de l'Alisier (peut être coupé, comme le Chêne, lors de la coupe d'ensemencement) - 3B : gestion passive ne tenant pas compte de l'Alisier.

- **Chêne sessile** : la sylviculture actuelle, avec une révolution raccourcie, tend à atténuer la structuration spatiale de la diversité génétique liée à l'apparentement entre arbres voisins, et ceci plus fortement que la sylviculture traditionnelle (fig. 5).

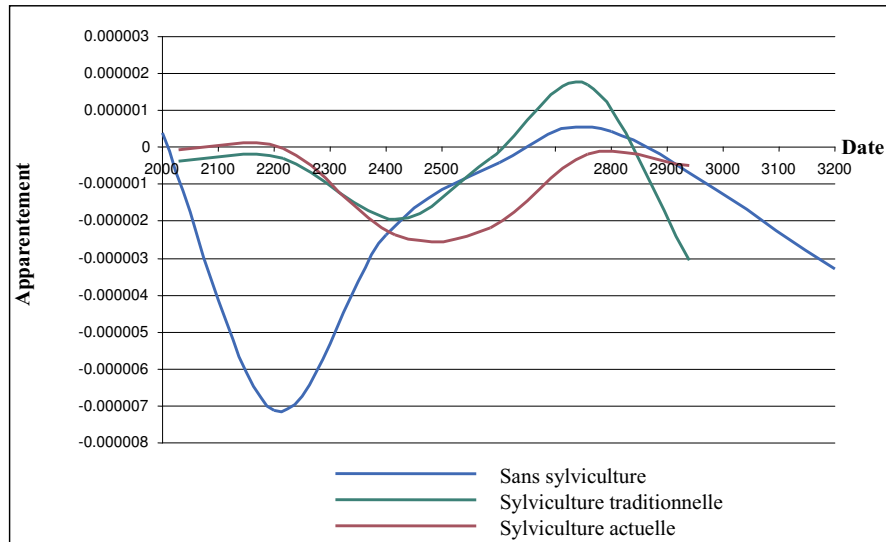


Figure 5 : Module Quercus - Évolution de l'apparement moyen sur une période de 1 200 ans en fonction du scénario sylvicole (6 points de mesure pour chaque scénario). La sylviculture actuelle, avec une révolution raccourcie (185/205, ou même 170 ans), tend à atténuer la structuration spatiale de la diversité génétique liée à l'apparement entre arbres voisins, et ceci plus fortement que la sylviculture traditionnelle (révolution de 225/250 ans).

- **Sapin pectiné :** naturellement, il tend à coloniser les peuplements de Pins (fig. 6) ; la gestion sylvicole favorise son passage des strates basses de régénération vers la strate supérieure. L'érosion génétique (perte d'allèles rares) est assez faible, particulièrement en l'absence de gestion forestière, car il s'agit d'un contexte d'accroissement démographique.
- **Angélique en forêt tropicale humide :** lorsqu'on exploite une partie des semenciers (de diamètre ≥ 60 cm, bois d'œuvre), l'impact sur la diversité génétique nucléaire de la population est indécélable à court et moyen terme (si aucune autre exploitation n'est pratiquée ensuite) mais on observe une perte régulière de la richesse allélique (à effectif identique, et hors flux de pollen exogène, sur une zone de 40 ha). Si on exploite les arbres de plus de 60 cm de diamètre tous les 40 ans (rotation observée en Guyane), la population perd la moitié de ses effectifs en 300 ans.

Couplage de modèles de flux de gènes et de dynamique forestière

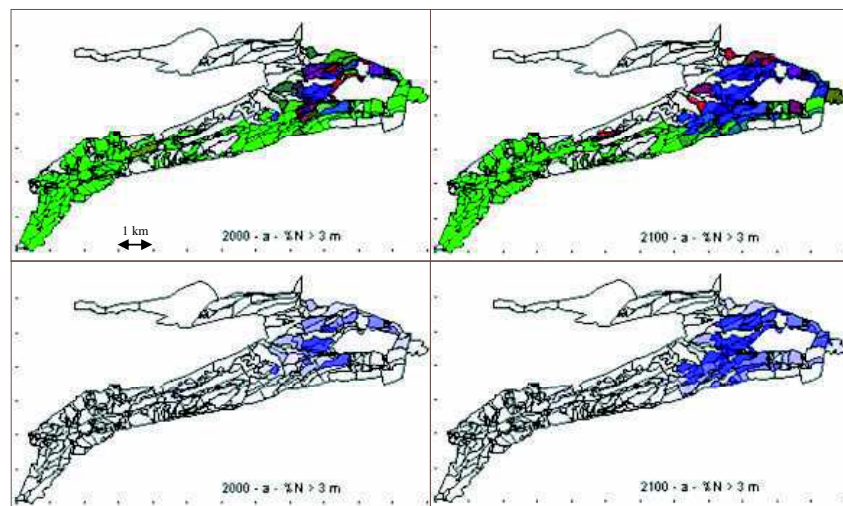


Figure 6 : Module VentouG – Simulation sur 100 ans, en absence d'intervention sylvicole, de la colonisation du Sapin (en bleu) et du Hêtre (en rouge) (année 2000 à gauche, et 2100 à droite) dans les peuplements de Pins (sylvestre, à crochets, en vert) en versant nord du Mont-Ventoux (entre 900 et 1 600 m d'altitude). Les cartes du bas ne présentent que le Sapin. La teinte est d'autant plus foncée que la proportion de l'espèce est forte, en nombre d'individus de plus de 3 m de hauteur (régénération et adultes). Le Sapin s'étend fortement à partir d'un noyau de sapinières matures ; déjà observée en 2000 (unités en bleu plus ou moins clair autour du noyau), cette évolution s'amplifie fortement, d'après la simulation, de 2000 à 2100. La partie gauche de la carte, plus éloignée des sapinières-sources et correspondant à des altitudes basses moins favorables au Sapin (et au Hêtre), n'est pratiquement pas concernée par cette colonisation.

- **Cèdre :** l'exploitation d'arbres reproducteurs (donc le raccourcissement de leur durée de vie reproductive) peut affecter la diversité génétique du peuplement (fig. 7) ; cet effet est plus marqué si l'on tient compte de la variation annuelle de fécondité.

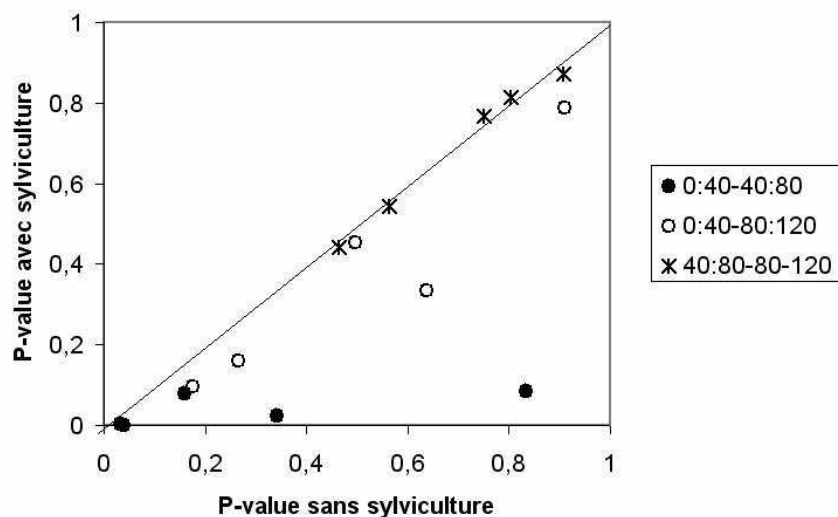


Figure 7 : Module Luberon (Cédraie) - Effet de dérive génétique consécutif à l'enlèvement des arbres fondateurs du peuplement. En partant de 856 fondateurs (notés 80:120 ans), la simulation produit 13 356 arbres de seconde génération (notée 40:80 ans) puis 38 356 arbres de 3^e génération (notée 0:40 ans) si on laisse les fondateurs se reproduire jusqu'à la fin, ou bien 19 252 arbres de trois génération si les fondateurs sont supprimés. Les fréquences alléliques pour cinq locus dans les trois générations sont comparées par un test exact de Fisher à l'aide du logiciel GENEPOP ; les « P-values » (d'autant plus faibles que les générations sont différenciées) sont données sur chaque axe du graphique pour un des deux scénarios de gestion. Dans le cas où la sylviculture supprime les fondateurs - qui ne contribuent donc plus directement à la 3^e génération -, il apparaît une différenciation génétique systématique (*i.e.* pour chacun des locus) pour la plus jeune génération. Dans cette simulation, la fécondité comporte une stochasticité interannuelle.

4. DISCUSSION

4.1. Améliorations à apporter aux modèles, notamment en vue de recommandations plus ciblées

Conformément au cahier des charges du projet, le couplage accompli se fonde sur des modèles et relations déjà disponibles, établis lors d'études antérieures (certain(e)s ont été amélioré(e)s parallèlement, dans d'autres cadres).

Couplage de modèles de flux de gènes et de dynamique forestière

La sensibilité de nos modèles aux incertitudes sur tel ou tel paramètre a été étudiée par simulation.

Des analyses de sensibilité plus poussées (nous avons seulement commencé à explorer les méthodes *ad hoc*) pourront être effectuées dès lors que les améliorations les plus cruciales auront été réalisées.

Nos simulations montrent que la validation d'orientations de gestion adaptées avec précision à différentes situations nécessite l'amélioration de plusieurs composantes des modèles :

- croissance et survie pour les stades de régénération des structures mélangées et multi-strates, qui peuvent réclamer une spatialisation plus poussée ; notamment, la phase juvénile est encore mal prise en compte par les modèles disponibles (à l'exception sans doute de celui mis en œuvre dans le module Selva) : pour le Sapin, les données de calibration d'un modèle plus solide sont en cours d'acquisition ; pour le Chêne sessile, ou le Cèdre, on ne dispose encore que de modèles adaptés aux peuplements homogènes, équiennes.
- dispersion efficace (semis recrutés résultant de la dispersion des graines, des conditions d'accueil du milieu, de la compétition, etc.) ; certaines de nos équipes se sont engagées dans la prise en compte des phases précoces de régénération.
- dispersion du pollen, afin de consolider (pour l'ensemble des espèces) la prévision de l'évolution de la richesse allélique, influencée par les flux extérieurs lorsqu'on considère une surface restreinte (une parcelle forestière).
- fluctuations annuelles de fécondité (en fonction du climat, des parasites des graines...) : couramment observées, parfois quantifiées (Cèdre, Sapin), elles semblent jouer un rôle important.

4.2. Perspectives

Les choix informatiques, qui ont été faits pour satisfaire en premier lieu aux objectifs de cette étude, pourront être affinés ou assouplis. À noter qu'il n'y a aucune limitation à la simulation conjointe de l'évolution génétique de plusieurs espèces ; c'est déjà le cas au plan démographique.

L'objectif appliqué est de prévoir l'effet de différents modes de gestion. Au plan informatique, les possibilités offertes par la plate-forme Capsis restent à compléter ou automatiser. Ceci nécessite de traduire en code informatique les interventions sylvicoles (notamment dans des structures de peuplements très irrégulières ou mélangées) ou les modes de gestion à l'échelle de la forêt.

Les outils mis au point ici permettent des simulations de type « stratégique » de l'effet d'un éventail de modes de gestion sur une gamme de situations de départ théoriques. On peut en tirer (dans la limite des performances des modèles) des recommandations d'ordre général (pour une espèce, une région). En revanche, pour des prescriptions adaptées à des situations bien déterminées (une forêt donnée, un petit massif, une parcelle précise), les méthodes de diagnostic permettant de caractériser le point de départ « réel », en vue de simulations de type « tactique », restent à mettre au point ou à perfectionner.

Notre travail a permis de rendre nettement plus réaliste la composante « démographique » en matière de couplage démogénétique en reliant les effectifs et structures d'âges à l'évolution des dimensions des arbres, évolution qui résulte de processus de croissance/survie dépendantes de la densité et de la compétition et des potentialités stationnelles. Ainsi, l'étude a surtout porté sur l'impact de la démographie sur la génétique. Mais aucun effet génétique sur le phénotype n'est encore pris en compte dans les modèles mis en œuvre ici. Tout est prêt, cependant, dans « Genetics » et dans la plate-forme Capsis en général, pour intégrer de tels effets, discrétisés en valeur des allèles. À court terme, pourraient être intégrés :

- l'effet de dépression de consanguinité dans les très jeunes régénérations de Sapin pectiné, Angélique, Cèdre, Chêne ;
- le contrôle génétique de la floraison/fructification, sur Cèdre de l'Atlas et Sapin ;
- le contrôle génétique de l'adaptation à la sécheresse (et donc sur la survie, voire la vigueur) sur Cèdre, Chêne.

La prise en compte de tels effets est un des enjeux majeurs des recherches poursuivies, en matière de couplage démogénétique, pour chacune des situations forestières étudiées par nos équipes.

5. CONCLUSION

Notre but était d'assembler des connaissances existantes et non d'établir de nouvelles relations ou modèles. Au-delà de la mise au point d'un outil de simulation efficace, cet assemblage a permis (1) de faire le point des connaissances, de manière globale et pour chaque situation étudiée, (2) de comprendre précisément et concrètement – à cause de la nécessité de formaliser en code informatique – comment articuler ce qui relève des différents domaines scientifiques concernés, (3) d'identifier les éléments les plus sensibles et les plus influents (dispersion, mortalité ...) sur la dynamique démographique et la diversité génétique ou sa structuration.

Ainsi, en plus de son intérêt premier pour évaluer des hypothèses scientifiques et pour fournir des indicateurs à la gestion, l'outil de simulation apparaît comme une aide supplémentaire pour la programmation de nouvelles recherches en pointant les priorités.

REMERCIEMENTS

Cette recherche a été cofinancée par : le Bureau des Ressources Génétiques (appel à propositions 2001/2002, projet n° 62, convention DERF/INRA/CIRAD/ONF 2001 N° 61.45.41/01) ; l'Union européenne, Contrat « Dynabeech. » CEE QLKS CT1999 01210 (2000-2003) (coord. France, É. Teissier du Cros); le GIP ECOFOR (1999-2001 : résultats utilisés pour l'Angélique) ; le Fonds commun INRA-Cirad (amélioration des relations utilisées pour le Sapin et le Cèdre 2002-2003). Merci également aux relecteurs anonymes, pour leurs remarques pertinentes et constructives.

RÉFÉRENCES

- [1] Coligny F. de, Ancelin Ph., Cornu G., Courbaud B., Dreyfus Ph., Go-reaud F., Gourlet-Fleury S., Meredieu C., Saint-André L., Capsis: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture: Advantages of a shared forest-modelling platform. IUFRO Workshop « Reality, Models and Parameters Estimation » organisé par l'Institut supérieur de gestion de Lisbonne à Sesimbra (Portugal, 2-5 juin 2002), in: Amaro A., Reed D., Soares P., (eds), Modelling Forest Systems. CABI Publishing, Wallingford, UK, 2003, pp. 319-323.

- [2] Degen B., Gregorius H.-R., Scholz F., ECO-GENE, a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structure of tree populations, *Silvae Genetica* 45 (1996) 323-329.
- [3] Dhôte J.-F., Définition de scénarios d'éclaircie pour le Hêtre et le Chêne, *Revue forestière française* 47 (1995) 106-110.
- [4] Gerber S., Latouche-Hallé C., Lourmas M., Morand-Prieur M.E., Oddou-Muratorio S., Schibler S., Bandou E., Caron H., Degen B., Frascaria-Lacoste N., Kremer A., Lefèvre F., Musch B., Mesure directe des flux de gènes en forêts. « Le patrimoine génétique : la diversité et la ressource » - Actes du 4^e colloque national BRG, La Châtre, 14-16 octobre 2002 - Publication du Bureau des Ressources Génétiques n°4, 2004, pp. 349-368.
- [5] Gillies A.C.M., Navarro C., Lowe A.J., Newton A.C., Hernandez M., Wilson J., Cornelius J.P., Genetic diversity in mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs, *Heredity* 83 (1999) 722-732.
- [6] Gourlet-Fleury S., Houllier F., Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana, *Forest Ecology and Management* 131 (2000) 269-289.
- [7] Hardy O., 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.
- [8] Krouchi F., Derridj A., Lefèvre F., Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural stand. DYGEN Conference, Dynamics and Conservation of Genetic Diversity in Forest Ecosystems. European Parliament, Strasbourg, France, 2-5 décembre 2002.
- [9] Ledig F.T., Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems, *Oikos* 63 (1992) 87-103.
- [10] Oddou-Muratorio S., Klein E.K., Austerlitz F., Real-time patterns of pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Spatial pattern of pollen flow inferred from parent-offspring analysis, soumis.
- [11] Raymond M., Rousset F., GENEPOP: population genetics software for exact tests and ecumenicism, *Journal of Heredity* 86 (1995) 248-249.
- [12] Sagnard F., Fady B., Pichot C., Dreyfus Ph., Jordano P., From seed dispersal to seedling recruitment: recolonization dynamics in an *Abies-Fagus* forest. Soumis à : *Oikos*.
- [13] Savolainen O., Karkkainen D., Effect of forest management on gene pools, *New Forests* 6 (1992) 329-345.
- [14] Zheng Y.Q., Ennos R.A., Genetic variability and structure of natural and domesticated populations of Caribbean pine (*Pinus caribbaea* Morelet), *Theor. Appl. Genet.* 98 (1999) 765-771.