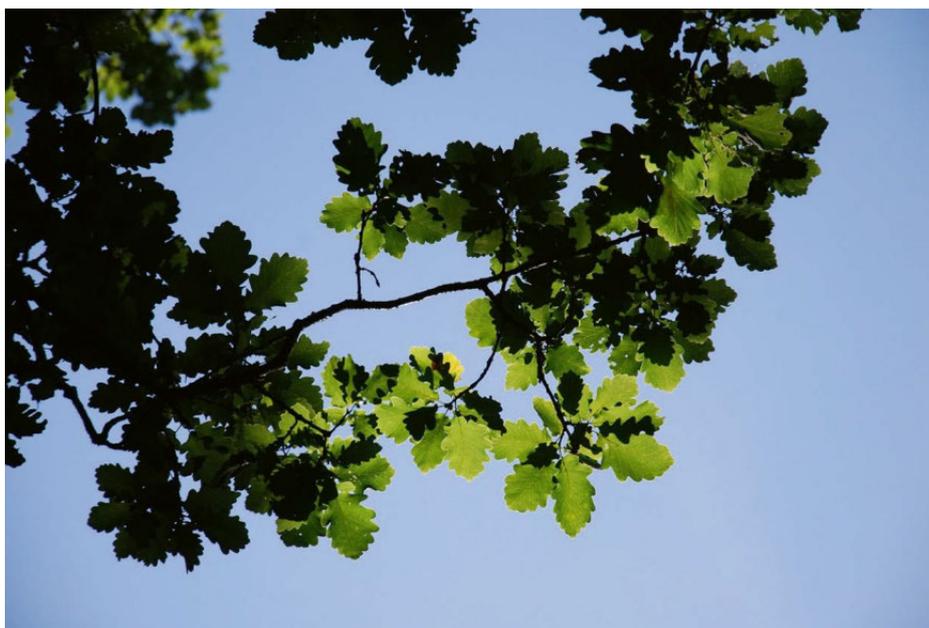


# L'empreinte génétique, un outil d'identification de l'espèce et du taux de mélange des chênes indigènes

Oliver Reutimann, Felix Gugerli, Christian Rellstab\* |

*Lorsque la détermination d'une espèce forestière reste incertaine, les méthodes génétiques permettent d'en savoir plus. Les empreintes génétiques, outre l'identification de l'espèce d'arbre, donnent un aperçu du mélange entre espèces et de la diversité génétique. Résultats d'une étude sur les trois espèces de chênes les plus fréquentes en Suisse.*



Feuilles de chêne rouvre sur la Hochwacht à Berg am Irchel (ZH). Il est souvent ardu de déterminer nos chênes indigènes avec les seules caractéristiques des feuilles. Christian Rellstab

Nos recherches sur les trois espèces de chênes les plus fréquentes en Suisse démontrent que le chêne pédonculé se mélange peu aux deux autres essences, le chêne rouvre (ou sessile) et le chêne pubescent, qu'il existe aussi bien des peuplements purs de chênes rouvres et de chênes pubescents que des peuplements fortement mélangés, et que les chênes pubescents de Suisse et du sud de l'Europe ne se distinguent pratiquement pas. Cette étude révèle la grande diversité des peuplements de chênes indigènes et elle offre un outil permettant de préciser l'espèce, applicable par exemple au matériel forestier de reproduction.

## Le chêne, objet d'étude idéal

Les espèces indigènes de chênes représentent selon l'inventaire forestier national (Abegg et al. 2014) environ 1,9% du volume

sur pied de l'ensemble des forêts suisses. Ce pourcentage se répartit entre le chêne rouvre ou sessile (*Quercus petraea*, 53%), le chêne pédonculé (*Q. robur*, 42%) et le chêne pubescent (*Q. pubescens*, 5%).

Ces espèces, dont les aires de distribution étendues se recoupent largement, ont cependant des exigences stationnelles différentes à petite échelle. Malgré la surface relativement faible qu'elles occupent dans les forêts du pays, les deux premières espèces citées sont importantes pour l'économie forestière en raison de la valeur de leur bois. Le chêne pubescent, généralement petit et tortueux, a été en revanche surtout récolté comme bois de feu il y a 100 ans encore.

Les chênes sont aussi intéressants sous l'angle écologique. Comme ils offrent une base de subsistance à de nombreux insectes et oiseaux, on leur attribue un rôle important dans l'écosystème forestier. En outre, les chênes rouvres et pubescents font preuve d'une certaine résistance à la sécheresse. Dans le cadre du réchauffement climatique,

le chêne rouvre, particulièrement, devrait jouer un rôle intéressant en sylviculture. On connaît par ailleurs la tendance des chênes à se croiser entre espèces très proches (fig. 1). Cette caractéristique fait du chêne un objet d'étude idéal dans les recherches sur les mécanismes évolutifs menant à la formation des espèces.

## Différenciation difficile

En vue d'étudier les diverses caractéristiques des trois espèces de chênes citées, et par exemple soutenir des décisions de promotion de certaines espèces, il faut pouvoir les déterminer de façon fiable.

Cette identification est cependant rendue difficile en forêt par l'hybridation continue (voir le glossaire) et par la délimitation peu claire de ces espèces (faible différenciation génétique et caractéristiques morphologiques communes). Cette identification est d'autant plus ardue si l'on n'a pas de fruits à disposition et que l'on doit s'appuyer sur les caractéristiques des feuilles. Il existe notam-

\*Oliver Reutimann, Felix Gugerli, Christian Rellstab  
Institut fédéral de recherches WSL  
Traduction: Philippe Domant, Sylvacom, Zurich

ment de nombreuses formes transitoires entre les chênes rouvres et pubescents, dont la morphologie des feuilles ne permet pas l'assignation à l'une ou l'autre espèce.

Du point de vue de leur origine, ces deux espèces sont plus proches entre elles qu'avec le chêne pédonculé, ce qui se reflète aussi dans la différenciation génétique et morphologique (Rellstab et al. 2016). Certains indices suggèrent que les trois espèces ont été longtemps séparées durant la dernière glaciation, mais qu'elles se sont jusqu'à aujourd'hui intensivement mélangées génétiquement durant les phases de réchauffement et de recolonisation postglaciaires (Leroy et al. 2017). Cela a empêché la séparation (génétique) complète des espèces (fig. 1). Cependant, la sélection naturelle propre à chaque espèce et les périodes de floraison différentes (isolation reproductive) se sont opposées à un mélange effectif par le flux génétique (voir glossaire).

### L'importance des marqueurs

Plus la séparation entre espèces a duré, plus leur différenciation génétique est marquée. Les marqueurs génétiques (voir glossaire) peuvent ainsi permettre d'attribuer des arbres à une espèce. Mais avec des espèces qui se croisent, comme les chênes, il est pratiquement impossible de trouver des endroits du bagage génétique (génome) qui sont complètement différents d'une espèce à l'autre. C'est pourquoi on utilise une combinaison de plusieurs marqueurs pour différencier de telles espèces.

Il est ainsi possible d'élaborer une empreinte génétique (voir glossaire) pour chaque arbre et de la comparer avec celle d'arbres référencés. Les empreintes génétiques d'arbres de la même espèce se ressemblent davantage qu'entre espèces différentes. Ces marqueurs peuvent en outre servir à examiner le taux de mélange d'un arbre. Le cas le plus simple est celui où les deux espèces parents ont transmis la même quantité de matériel génétique. Il peut alors s'agir d'une hybridation de première génération (fig. 1).

Nous avons développé un set de 58 marqueurs SNP (voir glossaire) en vue de déterminer les trois espèces de chênes de façon aussi fiable que possible et d'estimer le taux de mélange d'arbres ou de peuplements (Reutimann et al. 2020). Nous avons également cherché à savoir dans quelle mesure les chênes pubescents en Suisse sont purs, car la littérature contient des indications comme quoi au nord des Alpes, les chênes pubescents seraient en fait une forme

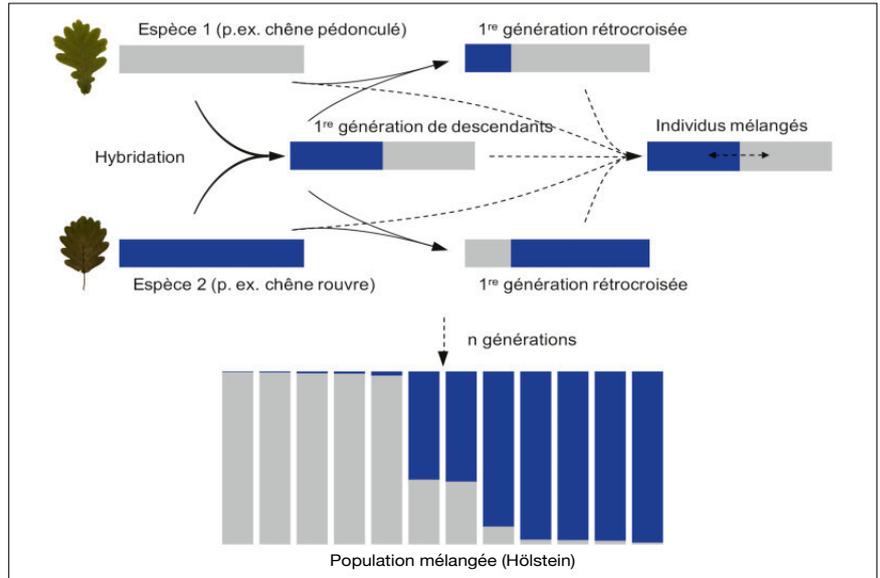
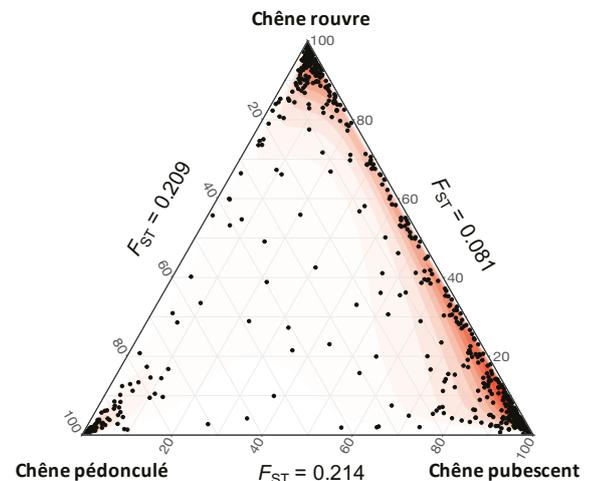


Figure 1: Conséquence de l'hybridation et du rétrocroisement entre deux espèces sur leur schéma actuel de brassage génétique (partie du haut). Chaque colonne correspond à un arbre et les couleurs représentent les parts génétiques des deux espèces auxquelles il faut s'attendre en moyenne. Les schémas naturels de brassage, tels qu'on peut les rencontrer dans les peuplements de chênes, sont représentés sur la base de quelques chênes examinés à Hölstein (BL, partie inférieure). WSL

Figure 2: Probabilités avec lesquelles les 827 chênes ont été assignés à l'une des trois espèces. Chaque point représente un arbre examiné et les axes indiquent la probabilité (en pourcent) d'appartenance à l'une des trois espèces.  $F_{ST}$  exprime le degré de différence génétique entre les espèces et varie de 0 (génétiquement identique) à 1 (génétiquement complètement différent). WSL



mélangée du chêne rouvre et du chêne pubescent (Müller 1999). Pour attribuer les arbres à une espèce, nous avons pris comme référence une étude publiée dans laquelle des peuplements de chênes répartis dans l'ensemble de la Suisse ont été déterminés à l'aide d'un faible nombre de marqueurs génétiques, comme pour une empreinte génétique classique, en combinaison avec la morphologie des feuilles (Rellstab et al. 2016). Les arbres purs de cette étude, complétés par des arbres européens référencés, ont servi de base pour développer

les nouveaux marqueurs, puis pour répartir les 827 arbres issus de plus de 30 peuplements du pays entre les espèces de chênes (fig. 2). Lors du choix des peuplements à examiner, nous avons porté notre attention sur des peuplements et des arbres que nous supposons mélangés génétiquement, afin de pouvoir estimer le taux d'hybridation et de brassage. Les peuplements ont été sélectionnés entre autres sur la base des informations transmises par les communes, les milieux forestiers et l'étude mentionnée plus haut (Rellstab et al. 2016).

### Les trois espèces pures distinguées

Les marqueurs génétiques que nous avons développés ont clairement permis de distinguer les trois espèces pures de chênes connues. L'analyse a réparti les arbres référencés correctement dans les trois groupes génétiques correspondant aux trois espèces. Les arbres référencés en Suisse ont révélé une grande similitude génétique avec les arbres de leur espèce référencés en Europe. Cette similitude permet de supposer la présence en Suisse de chênes sous leur forme pure et qui se sont peu différenciés d'autres provenances européennes.

Ceci vaut particulièrement pour les chênes pubescents, même s'ils semblent en Suisse un peu plus mélangés génétiquement que leurs congénères du sud de l'Europe. Nous avons trouvé des peuplements majoritairement purs de chênes pubescents, outre au Valais et au Tessin, également au nord des Alpes à Villigen (AG), Egerkingen (SO) et Osterfingen (SH). Malgré la forte proportion de croisements et de rétrocroisements (voir le glossaire et la fig. 1), il semble que les espèces de chênes parviennent à conserver l'intégrité de l'espèce. D'une part, les échanges génétiques dans la durée entre des peuplements européens de la même espèce conduisent à une faible différenciation intraspécifique et d'autre part, on observe une

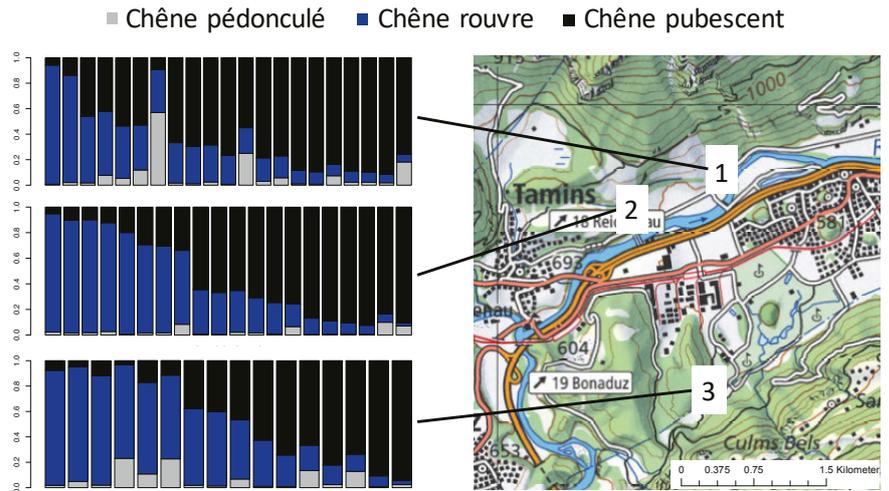


Figure 3: Assignment de l'espèce dans trois peuplements de chênes dans la région de Domat/Ems (GR). Les trois couleurs des colonnes du diagramme indiquent avec quelle probabilité un arbre a été assigné à l'une des trois espèces. Nous considérons comme purs les chênes qui contiennent plus de 90% d'une espèce et les autres comme génétiquement mélangés. Dans ces trois peuplements, on trouve de fortes indications de la présence du chêne pubescent, mais aussi un fort taux de mélange des trois espèces de chênes.

WSL/swisstopo

pression par la sélection naturelle qui agit sur chaque espèce dans son aire de répartition. Il se pourrait que la combinaison de ces deux processus contribue à la conservation de l'espèce.

### Individus purs et mélanges génétiques

Dans les peuplements étudiés, nous avons non seulement trouvé des individus purs de chaque espèce, mais aussi un fort taux de mélange génétique (voir glossaire), surtout

## GLOSSAIRE

### Empreinte génétique

Si l'on combine différents marqueurs génétiques variables, on obtient un profil génétique individuel. De tels profils sont appelés empreintes génétiques et sont entre autres utilisés pour les tests de paternité et en criminologie.

### Flux génétique

Le flux génétique désigne l'échange de matériel génétique entre ou à l'intérieur de populations ou d'espèces. Chez les arbres, ce flux a lieu par l'intermédiaire des graines (dissémination, migration) ou par le pollen (pollinisation). Lorsque des populations d'une espèce sont isolées, le flux génétique est coupé et des espèces différentes peuvent apparaître à long terme.

### Hybridation

On appelle hybridation la reproduction sexuée entre deux individus appartenant à des genres, espèces ou sous-espèces différents. Habituellement, les génomes des descendants [hybrides] de première génération contiennent la moitié du matériel génétique de chaque parent (fig. 1).

### Marqueur génétique

Les marqueurs génétiques sont des endroits généralement variables et pouvant être clairement identifiés sur l'ADN [acide désoxyribonucléique, porteur de l'information génétique]. Il existe diverses sortes de marqueurs, dont les caractéristiques varient: taille [longueur de la séquence de

gènes], localisation dans le génome, mode de transmission des gènes et taux de mutation. La caractérisation des marqueurs permet d'examiner la génétique d'individus (voir aussi «empreinte génétique»), de populations [peuplements] et d'espèces. Il est par exemple possible de reconstruire le parcours historique d'une espèce ou d'autres processus évolutifs.

### Mélange [brassage] génétique

Les hybridations et rétrocroisements répétés conduisent à un brassage génétique de deux groupes génétiquement différents. En l'absence de sélection naturelle, les parts de gènes transmises par les deux parents varient de façon aléatoire et il apparaît une

transition progressive due à la variabilité des mélanges.

### SNP

On désigne par Single-Nucleotide Polymorphism (SNP) la variation d'une seule paire de base sur l'ADN. Ces endroits variables du génome sont utilisés en tant que marqueurs génétiques, car ils peuvent être différents d'un individu à l'autre.

### Rétrocroisement

Un rétrocroisement a lieu lorsqu'un hybride se croise avec l'un de ses parents. Cela permet par exemple de transférer des variantes de gènes importantes pour l'adaptation d'une espèce à une autre et ainsi de contribuer à l'adaptation génétique de l'espèce des parents.

entre le chêne rouvre et le chêne pubescent. Ce mélange génétique est cependant plus ou moins prononcé selon le peuplement. En choisissant trois peuplements dans la région de Domat/Ems (GR), nous avons entre autres pour objectif de savoir si le chêne pubescent est présent dans cette région et, si c'est le cas, de savoir s'il s'agit d'une forme pure de l'espèce. Les résultats indiquent que si le chêne pubescent se rencontre sous sa forme pure, le mélange génétique est également très marqué avec le chêne rouvre, très présent dans la région (fig. 3).

Le chêne pédonculé est également représenté par une faible part de matériel génétique chez un petit nombre d'arbres. L'apport de gènes de chêne rouvre, acquis par hybridation et rétrocroisement, pourrait profiter aux chênes pubescents concernés, car le chêne rouvre est probablement mieux adapté au climat local dominant. Le peuplement de chênes examiné sur la chaîne du Lägern (AG/ZH, fig. 4) illustre aussi ce fort mélange génétique. Nous y avons examiné des chênes situés sur l'arête, d'ouest en est, et avons découvert un gradient de mélange génétique avec le chêne pubescent pur à l'ouest, le chêne rouvre pur à l'est et des individus mélangés entre deux. Il se pourrait que ce gradient soit dû principalement à la nature du sol du Lägern. Le chêne pubescent peut mieux se maintenir sur les sols superficiels et calcaires, à faible capacité de stockage en eau. Ces sols se trouvent notamment sur l'arête et entre le centre de la chaîne et son extrémité ouest. Au sud de l'arête ainsi qu'en direction de l'est, les sols plus profonds et plus argileux sont davantage colonisés par les chênes pédonculés et rouvres. A Hölstein (BL), sur un site d'étude de l'Université de Bâle, nous avons déterminé les espèces de plusieurs chênes supposés être des chênes pédonculés et rouvres purs. Nous avons trouvé des formes pures de ces deux espèces, ainsi que des arbres comportant une forte proportion de gènes des deux espèces (fig. 1, en bas). A proximité des ruines du château de Besserstein à Villigen (AG), nous avons découvert plusieurs chênes pubescents contenant du matériel génétique du chêne pédonculé.

Comme nous nous sommes concentrés sur les mélanges génétiques entre chênes pubescents et rouvres lors du choix des échantillons, les peuplements livrant des indications de mélanges entre chênes pubescents et pédonculés ont été plutôt rares. Nos données ne permettent pas non plus de savoir si les arbres mélangés génétiquement sont vraiment issus de croisements

entre les quelques dernières générations.

De tels schémas peuvent être dus à d'autres origines et il n'est pas totalement possible d'exclure des flux de gènes historiques (antérieurs à la dernière glaciation) ou une variation génétique très ancienne présente avant la scission ayant donné naissance aux diverses espèces et conservée jusqu'à ce jour.

#### Analyses applicables dans la recherche et dans la pratique

Notre étude a montré qu'un nombre relativement faible de marqueurs SNP suffisent pour déterminer de façon fiable le genre et le taux de mélange génétique des chênes. L'élaboration d'empreintes génétiques des chênes peut ainsi remplacer les coûteuses analyses morphologiques des feuilles et est aussi beaucoup plus exacte. En effet, la morphologie des feuilles ne dépend pas des seuls critères génétiques, mais aussi de facteurs de l'environnement et elle ne reflète en outre pas les conditions de croisement proportionnellement à la part prise par les autres espèces.

Un tel set de marqueurs est peu coûteux (quelques francs par arbre) et n'est pas seulement intéressant à des fins scientifiques: la pratique forestière peut également en profiter, par exemple pour sélectionner des peuplements semenciers ou pour certifier des semences forestières. Ce set de marqueurs ne convient pas en revanche pour

déterminer la diversité génétique intraspécifique ou l'origine des peuplements, car les marqueurs ont été optimisés en vue de différencier les trois espèces. Ce projet illustre bien les possibilités d'application d'analyses génétiques simples, mais modernes, dans la recherche et dans la pratique. ■

#### Informations

[www.wsl.ch/fr/projets/oakid2.html](http://www.wsl.ch/fr/projets/oakid2.html)

#### BIBLIOGRAPHIE

- Abegg, M., Brändli, U.-B., Cioldi, F., Fischer, C., Herold-Bonardi, A., Huber M., Keller, M., Meile, R., Rösler, E., Speich, S., Traub, B., et Vidondo, B., [2014]: *Inventaire forestier national – Tableau des résultats n° 204039*: Institut fédéral de recherches WSL, CH-8903 Birmensdorf.
- Leroy, T., Roux, C., Villate, L., Bodénès, C., Romiguié, J., Paiva, J. A. P., Dossat, C., Aury, J., et Kremer, A., [2017]: *Extensive recent secondary contacts between four European white oak species*, *New Phytologist* n° 214, pp. 865–878.
- Müller, B., [1999]: *Variation und Hybridisierung von Quercus pubescens*, Dissertation ETH Zürich. 138 S.
- Relstab, C., Bühler, A., Graf, R., Folly, C., et Gugerli, F., [2016]: *Using joint multivariate analyses of leaf morphology and molecular-genetic markers for taxon identification in three hybridizing European white oak species [Quercus spp.]*. *Annals of Forest Science* n° 173: pp. 669–679.
- Reutimann, O., Gugerli, F., et Relstab, C., [2020]: *A species-discriminatory SNP set reveals maintenance of species integrity in hybridizing European white oaks [Quercus spp.] despite high levels of admixture*. *Annals of Botany* n° 1125, pp. 663–676.



Figure 4: Le Lägern (AG/ZH) offre un exemple de présence conjointe des trois espèces de chênes et de leurs mélanges génétiques sur une aire relativement restreinte. Chaque diagramme circulaire représente un chêne et les couleurs expriment avec quelle probabilité les arbres ont été assignés à l'une des trois espèces. Les chênes qui contiennent plus de 90% d'une espèce sont considérés comme purs et les autres comme génétiquement mélangés.

WSL/swisstopo

IMPRESSUM

# LA FORÊT

Revue spécialisée dans le domaine de la forêt et du bois | paraît 11 fois par an

ISSN 0015-7597

Editeur

 **ForêtSuisse**  
Association des propriétaires forestiers

Président: Daniel Fässler  
Directeur: Markus Brunner  
Responsable d'édition: Urs Wehrl

**Rédaction/Administration:**  
Rosenweg 14  
CH-4502 Soleure  
T +41 32 625 88 00  
F +41 32 625 88 99  
laforet@foretsuisse.ch

Réd. en chef: Fabio Gilardi [fg]  
[fabio.gilardi@foretsuisse.ch](mailto:fabio.gilardi@foretsuisse.ch)

Réd. adjoint: Alain Douard [ad]  
[alain.douard@foretsuisse.ch](mailto:alain.douard@foretsuisse.ch)

Ferdinand Oberer [fo], rédacteur  
[ferdinand.oberer@waldschweiz.ch](mailto:ferdinand.oberer@waldschweiz.ch)

Walter Tschannen [wt], rédacteur  
[walter.tschannen@waldschweiz.ch](mailto:walter.tschannen@waldschweiz.ch)

Reto Rescalli [rr], rédacteur  
[reto.rescalli@waldschweiz.ch](mailto:reto.rescalli@waldschweiz.ch)

**Annonces:**  
Agripromo, Ulrich Utiger  
Sandstrasse 88  
CH-3302 Moosseedorf (BE)  
T +41 79 15 44 01  
F +41 31 859 12 29  
[agripromo@gmx.ch](mailto:agripromo@gmx.ch)  
[www.agripromo.ch](http://www.agripromo.ch)

**Abonnements:**  
Maude Schenk  
[maude.schenk\[at\]foretsuisse.ch](mailto:maude.schenk[at]foretsuisse.ch)

**Prix de vente:**  
Abonnement annuel: Fr. 89.-  
Prix pour apprentis,  
étudiants, retraités et groupes Fr. 59.-  
Pour l'étranger Fr. 118.- ou euros 98.-

**Tirage:**  
1648 ex. (REMP / CS septembre 2018)

**Impression:**  
Stämpfli SA, Wölflistrasse 1,  
CH-3001 Berne

La reproduction des articles est autorisée uniquement avec l'accord de la rédaction. Mention des sources obligatoire



imprimé en  
suisse

Label de qualité du groupe presse spécialisée de l'Association de la presse suisse

# CET ARTICLE EST TIRÉ DE

Le mensuel suisse de la forêt et du bois

# LA FORÊT



Oui, je m'abonne à LA FORÊT (onze numéros par an)

Entreprise

Nom / Prénom

Profession

Rue

NPA / Lieu

Téléphone / Courriel

Vous pouvez imprimer cette page, découper le coupon et l'envoyer par la poste à:  
**Service abonnements, LA FORÊT, ForêtSuisse, Rosenweg 14, CH-4502 Soleure**  
ou utiliser le bulletin d'abonnement en ligne sur [www.laforet.ch](http://www.laforet.ch)