

Photo : A. Ducourssou

Un rameau de Chêne sessile.

UNE GRANDE LACUNE DES PROGRAMMES DE PROTECTION DE LA BIODIVERSITÉ: LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES, UN EXEMPLE: LE CHÊNE SESSILE

Alexis DUCOUSSO* & Sandrine VERGER**

RÉSUMÉ:

Les ressources génétiques font partie d'un des trois niveaux de la biodiversité. Dans cet article, nous présenterons la problématique de leur conservation en prenant l'exemple du Chêne sessile et en particulier de l'Unité de conservation des ressources génétiques de la forêt communale de Vachères.

Mots-clés:

Chêne sessile, *Quercus petraea*, ressources génétiques, conservation, forêt communale de Vachères.

ABSTRACT:

**A great gap of programs for protection of biodiversity:
genetic resources, an example: sessile oak.**

Genetics resources belong to one level of the biodiversity. In this paper, we introduce the gene conservation problematic with the example of sessile oak with a focus on the genes conservation unit of the Vachères forest.

Keywords:

sessile oak, *Quercus petraea*, genetic resources, conservation, forest of Vachères.

* Équipe de génétique, UMR BIOGECO, INRA, Université Bordeaux 1, 69 route d'Arcachon, 33 612 CESTAS CEDEX.

** Service Techniques et Recherches, ONF, 100 boulevard de la Salle, 45 760 BOIGNY-SUR-BIONNE.

L'aire de répartition des chênes est immense car ils se rencontrent depuis l'Asie en particulier le Sud-Est en passant par l'Himalaya, l'Europe, l'Afrique du Nord et l'Amérique du Nord et Centrale. Ils occupent des milieux très variés comme les forêts tropicales pluviales d'Asie, les garrigues, maquis et chaparrals, les forêts tempérées, etc.

Les chênaies sont des écosystèmes majeurs en France où elles occupent 41% de la surface forestière. Les deux espèces les plus importantes sont le Chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le Chêne sessile (*Q. petraea*). Les chênes donnent 60% des sciages feuillus et la valeur des bois peut atteindre des prix élevés (+440 €/m³ sur pied pour les meilleures qualités). Ces espèces clefs de voûte des écosystèmes forestiers hébergent une très forte biodiversité (Speight & Wainhouse, 1989).

I. GÉNÉRALITÉS

I.1. Les différents niveaux de la biodiversité

La **biodiversité** désigne la diversité du monde vivant (Lovejoy, 1980). Elle est subdivisée en trois niveaux :

- La diversité génétique.

Chaque gène code pour une protéine. Pour chacun d'eux peut exister des variants qui donneront des protéines différentes mais qui garderont la même fonction. La diversité génétique se définit par la variabilité des gènes au sein d'une même espèce ou d'une population. Elle est donc caractérisée par la différence entre individus d'une même espèce (diversité intraspécifique).

- La diversité spécifique.

Elle correspond à la diversité des espèces (diversité interspécifique). Elle se mesure par le nombre d'espèces existantes ou présentes dans une région, un écosystème...

- La diversité écosystémique.

Elle correspond à la diversité des écosystèmes sur la terre ou dans un paysage. Un écosystème est un assemblage fonctionnel d'espèces.

Si les deux derniers niveaux sont maintenant bien connus du public, celui de la diversité génétique est souvent complètement ignoré même dans les milieux naturalistes. Cette méconnaissance a de graves conséquences car elle se retrouve même dans les programmes visant à conserver la biodiversité comme le réseau européen Natura 2000¹! Cet état de fait montre l'impérieuse nécessité de développer d'importants efforts de vulgarisation sur ce sujet.

I.2. Les facteurs d'évolution

Au cours des générations, une espèce ou une population se modifie, ce phénomène est appelé évolution biologique. Elle résulte de quatre mécanismes : la mutation, les flux de gènes, la dérive et la sélection naturelle.

I.2.1. La mutation

Elle correspond à une modification irréversible de l'information génétique et héréditaire. Elle peut être due à des erreurs de copie du matériel génétique ou à l'exposition à des matières ou des rayonnements mutagènes. Les mutations spontanées, généralement rares et aléatoires, constituent donc la principale source de diversité génétique, moteur de l'évolution.

I.2.2. Les flux de gènes

Ils désignent l'échange de gènes entre différentes populations. Chez les végétaux, la dispersion des gènes utilise trois vecteurs : le pollen, les graines et des organes végétatifs (drageons, marcottes...).

I.2.3. La dérive

Dans les populations le nombre de reproducteurs est toujours limité et, par le simple fait du hasard, certains allèles seront plus ou moins représentés dans la génération suivante. Ce processus de fluctuations aléatoires est appelé dérive génétique.

¹ Pour expliquer une telle situation il faut rechercher du côté de la sociologie. La génétique apparaît comme un monde obscur et trop complexe et elle est trop souvent associée à des aspects négatifs comme les OGM.

1.2.4. La sélection naturelle

Elle se caractérise par une participation inégale des différents génotypes à la génération suivante du fait de leur différence adaptative au milieu. Ainsi, un génotype donné à un avantage sélectif sur un autre lorsque les individus possédant ce génotype laissent un plus grand nombre de descendants fertiles à la génération suivante. La valeur sélective ou « fitness » d'un génotype est définie par le nombre moyen de descendants fertiles laissés à la génération suivante par les individus porteurs de ce génotype.

2. LES CHÊNES BLANCS EUROPÉENS

2.1. Taxonomie des chênes

Les chênes appartiennent à la famille des Fagacées. Actuellement, 561 espèces sont décrites (Govaerts *et al.*, 2006). La première classification moderne des chênes a été proposée par Aimée Camus (1936-54). Elle divise le genre *Quercus* en six sections: *Lepidobalanus*, *Mesobalanus*, *Erythrobalanus*, *Cerris*, *Macrobalanus* et *Protobalanus*. Cette classification repose uniquement sur des caractères morphologiques. Aujourd'hui, la biologie moléculaire a permis d'améliorer cette classification. La figure 1 donne l'arbre phylogénétique du genre *Quercus*, il découle du séquençage des gènes ITS (Manos, 2001 ; adapté par Lepais, 2008). Cet auteur identifie 5 sections :

- **Cyclobalanopsis** : ces chênes se rencontrent uniquement dans l'Asie du Sud-Est.

- **Cerris** : cette section est plus cosmopolite car elle occupe une aire allant de l'Europe à l'Asie. Nous y trouvons des espèces européennes comme le Chêne vert (*Q. ilex*), le Chêne liège (*Quercus suber*), le Chêne kermès (*Q. coccifera*) et le Chêne chevelu (*Q. cerris*).

- **Lobatae** : ce sont les chênes rouges et noirs. Ils sont tous américains, les plus connus sont le Chêne rouge (*Q. rubra*), le Chêne des marais (*Q. palustris*), le Chêne écarlate (*Q. coccinea*), le Chêne noir (*Q. nigra*).

- **Quercus** : cette section, la plus importante, regroupe les chênes blancs. Elle occupe la plus vaste aire de répartition car elle se rencontre en Amérique du Nord, en Europe, en Afrique du Nord et en Asie. La France héberge quatre espèces : le Chêne pédonculé (*Quercus robur*), le Chêne sessile (*Q. petraea*), le Chêne pubescent (*Q. pubescens*) et le Chêne tauzin (*Q. pyrenaica*).

- **Protobalanus** : ce sont les chênes dorés dont l'aire de répartition se limite aux Etats-Unis. Le plus représentant le plus connu est *Q. chrysolepis*.

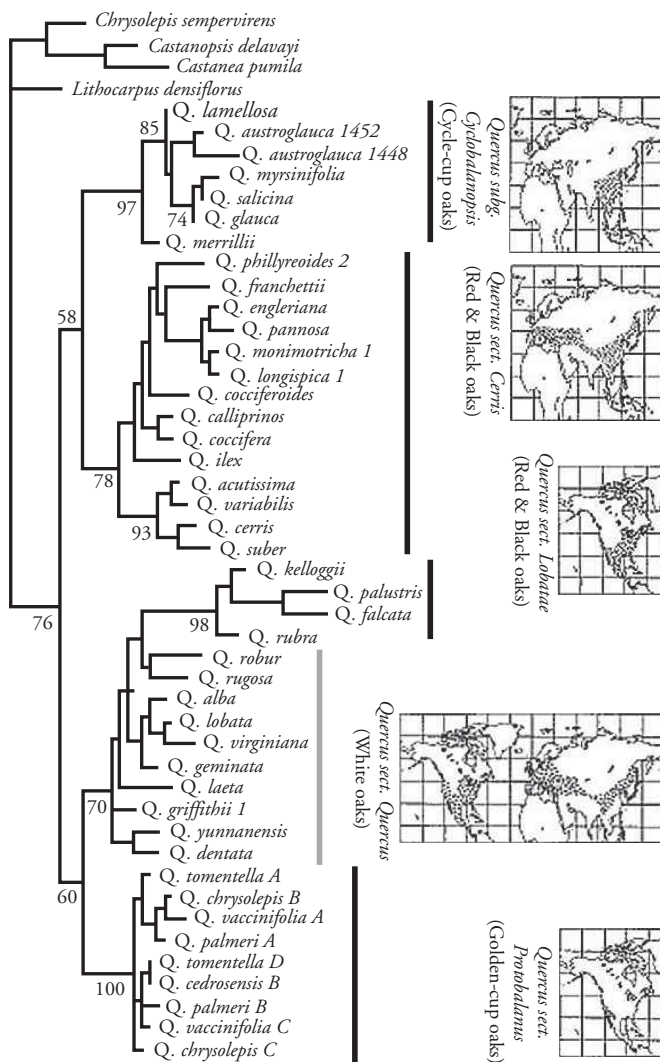


Fig. 1: arbre phylogénétique du genre *Quercus* obtenu par analyse de parcimonie des séquences ITS (Manos, 2001 ; adapté par Lepais, 2008).

2.2. Le concept d'espèce

2.2.1. Espèce morphologique

La notion d'espèce est basée sur une description morphologique impliquant une grande homogénéité. Les chênes blancs posent de sérieux problèmes. Darwin (1873, pp. 54 et ss.), dans son livre « L'origine des espèces » prend l'exemple des chênes en tant qu'espèces douteuses! En effet, les chênes présentent une très grande variabilité intra-spécifique et nécessitent l'usage de nombreux caractères pour identifier l'espèce d'un individu. De plus la présence d'individus intermédiaires est fréquente.

2.2.2. Espèce biologique

Mayr (1963) a défini une espèce comme étant un ensemble d'individus effectivement ou potentiellement interféconds. Les chênes ne répondent pas cette définition car les échanges de gènes entre espèces sont fréquents.

2.2.3. Espèce écologique

Van Valen (1976) a défini l'espèce comme étant des groupes d'organismes partageant la même niche écologique. Les différentes espèces de chênes blancs ont des niches écologiques différentes mais suffisamment proche pour que la plupart des populations soient mélangées.

2.2.4. Complexe d'espèce

Cette notion a été introduite par Pernès (1984). Un complexe d'espèces est un groupe d'espèces qui échangent activement des gènes et cela de manière évolutivement stable.

2.3. Structuration de la diversité génétique

La diversité génétique peut être évaluée avec des marqueurs moléculaires (protéines, ADN) et avec des marqueurs quantitatifs (phénologie, croissance, architecture, paramètres physiologiques, etc.). Les premiers sont étudiés au laboratoire alors que les seconds le sont dans des tests de provenance ou de descendance en

forêt. Les marqueurs moléculaires peuvent être transmis par les deux parents mais certains peuvent l'être par un seul parent. Pour les chênes, les marqueurs contenus dans l'ADN du chloroplaste ou de la mitochondrie sont transmis uniquement par la mère.

Le G_{st} analogue du F_{st} ou indice de fixation mesure la différenciation génétique des populations. Wright (1978) propose de caractériser le degré de diversification génétique entre populations par les valeurs suivantes de l'indice G_{st} : diversification faible (0 à 0,05), modérée (0,05 à 0,15), importante (0,15 à 0,25), et très importante (au dessus de 0,25). Le G_{st} est un paramètre adapté aux marqueurs moléculaires, il existe un indice dédié aux caractères quantitatifs (phénologie, croissance, architecture...) qui est nommé Q_{st} . La dérive et la sélection génétique augmentent la différenciation entre les populations alors que les flux génétiques la réduisent.

On notera dans le tableau 1, la faible différenciation observée pour les populations de chênes pour tous les marqueurs transmis par le père et la mère (transmission bi-parentale). Sur la variation génétique totale observée chez le Chêne sessile, seulement de 2,4 à 5,5% peuvent être attribuées à la différenciation entre les populations. Ceci signifie que 94,5 à 97,6% de cette diversité résident à l'intérieur d'une population. Une différenciation si faible est due à des flux de gènes très intenses entre les populations.

Pour les marqueurs à hérédité maternelle contenu dans l'ADN chloroplastique (ADNcp), la différenciation est très forte. Elle retrace les voies de recolonisation post-glaciaire.

Les marqueurs quantitatifs montrent une forte différenciation. Elle résulte des forces de sélection naturelle.

3. CONSERVATION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

Les ressources génétiques sont le niveau le plus intime de la biodiversité. Ce patrimoine est indispensable pour l'adaptation des espèces aux conditions du futur. Elles sont menacées par la destruction ou la fragmentation des habitats naturels, par des maladies épidémiques et certaines pratiques sylvicoles, notamment la généralisation des transferts de graines et plants. Les changements climatiques à venir font craindre de très

| Type de marqueurs | Marqueurs | Transmission | Gst ou Qst |
|-------------------|-----------------------------|--------------|---------------|
| Neutres | Isoenzymes (moléculaires) | Bi-parentale | 0,033 |
| | RAPD SCAR's (moléculaires) | Bi-parentale | 0,051 |
| | SSR's (moléculaires) | Bi-parentale | 0,055 |
| | ADNcp (moléculaires) | Maternelle | 0,863 |
| Sélectifs | SNP (moléculaires) | Bi-parentale | 0,036 – 0,024 |
| | Phénologie (quantitatifs) | | 0,36 – 0,55 |
| | Croissance (quantitatifs) | | 0,61 - 0,70 |
| | Architecture (quantitatifs) | | 0,10 – 0,71 |

Tableau I: Gst (marqueurs moléculaires) et Qst (marqueurs quantitatifs) pour différents marqueurs moléculaires et quantitatifs (Zanetto & Kremer, 1996; Le Corre *et al.*, 1997; Petit *et al.*, 1997; Ducouso *et al.*, 2005).

graves perturbations des écosystèmes forestiers et posent de nouvelles questions non seulement en termes de sauvegarde mais aussi d'utilisation raisonnée des ressources génétiques forestières. Face à ces défis, différents pays se sont lancés dans une politique de conservation des ressources génétiques forestières. Dans un premier temps, nous présenterons cette stratégie au niveau européen et français puis nous prendrons l'exemple du Chêne sessile.

3.1. Cadre politique

La première Conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe (MFCPE) s'est tenue en 1990 à Strasbourg. Durant celle-ci la résolution S2 a été adoptée, elle concerne la conservation des ressources génétiques forestières. Suite à cette résolution, le programme EUFORGEN a été lancé en 1994. EUFORGEN incite et coordonne les activités de conservation des ressources génétiques dans 25 pays européens.

En France, l'Etat s'est doté d'un Programme national de gestion et de conservation des ressources génétiques des arbres forestiers qui s'inscrit dans le cadre de la Stratégie nationale pour la biodiversité. Ce programme est piloté par la Commission nationale des ressources génétiques forestières (CRGF), associant chercheurs, gestionnaires forestiers publics et privés, administration et milieu associatif. La Commission propose au Ministère en charge de la forêt les grandes orientations et les priorités du programme national. Celui-ci est organisé par espèce et contribue à la mise en œuvre de méthodes *in situ* et *ex situ*.

La priorité est donnée: (i) aux grandes essences sociales (chênes, hêtre, sapin...), (ii) aux espèces faisant l'objet d'importants programmes d'amélioration (épicéa, pin maritime...) et (iii) aux espèces rares ou menacées dans leur diversité génétique (orme, rosacées sauvages, peuplier noir).

3.2. Exemple du Chêne sessile

La réflexion sur la conservation des ressources génétiques des chênes blancs a débuté dans les années 1990. Ce fut le premier réseau qui a pu reposer dès le départ sur des informations génétiques. EUFORGEN et la Commission des ressources génétiques forestières ont identifié quatre axes prioritaires.

- **Objectif 1 : échantillonnage de la diversité.** Les données disponibles sur la structuration géographique de la diversité génétique ont permis d'identifier 20 populations représentatives des ressources génétiques du Chêne sessile.

- **Objectif 2 : mécanisme de maintien de la diversité.** La très grande diversité des chênes est probablement liée à leur longévité. Des mécanismes évolutifs ont permis de la maintenir à des niveaux si élevés. Le premier d'entre eux est l'importance des flux de gènes interspécifiques (hybridation). Ces échanges peuvent se réduire par l'effet combiné de la sylvigénèse et de la sylviculture qui tendent vers des peuplements monospécifiques. Nous proposerons des parcelles mélangées pieds à pieds ayant 2, 3 voire 4 espèces de chênes blancs dans lesquels le mélange intime d'espèces sera volontairement maintenu.

- **Objectif 3: conservation des crus et des chênaies.** L'homme par sa gestion a probablement créé des ressources génétiques originales. En effet, les usages des chênes sont multiples: bois d'œuvre, bois de chauffage, tan, nourriture du bétail, etc. À chacun de ces usages est associé une gestion différente, ce qui implique un environnement différent et une sélection humaine différente. Pour remplir cet objectif, il faut en premier lieu réaliser une typologie puis un inventaire de tous ces usages.

- **Objectif 4: populations marginales et ressources en danger.** En France, nous sommes en limite sud pour les Chênes sessile et pédonculé. D'autre part, les chênes sont capables de coloniser des milieux extrêmes. Nous citerons quelques exemples :

- **Chêne sessile:** limite altitudinale (Forêt domaniale du Pégùère [64]: 1400-1800 m; Briançonnais...), limite sud (Haute Provence, Forêt domaniale de la Restonica en Corse...), dunes, podzol, coteaux calcaires, etc.

- **Chêne pédonculé:** limite géographique (Fium d'Orbu en Corse). Ces situations sont souvent à risques: effectifs faibles, incendies, aménagements touristiques, élimination du chêne du fait de la sylvigène ou par la sylviculture...

- **Chêne pubescent:** la situation des populations marginales et des ressources génétiques en danger de cette espèce est peu connue car elle est souvent combattue par le forestier du fait de sa mauvaise réputation sylvicole. La France abrite des populations marginales en limite d'aire de répartition (Picardie et Lorraine), en altitude (Corse)... Un état des lieux est à réaliser.

- **Chêne tauzin:** c'est une espèce mineure à l'échelle européenne, surtout présente en Aquitaine. Un inventaire des ressources génétiques est à entreprendre très rapidement car cette espèce régresse du fait de sa sensibilité à l'oïdium et des sylviculteurs qui l'éliminent au profit du Pin maritime. La France abrite les populations les plus nordiques de cette essence en Bretagne et en région Centre. Son habitat privilégié, les chênaies ibéro-galiciennes relève de la Directive européenne « Habitats » et donc du réseau Natura 2000.

Actuellement, 20 Unités conservatoires des ressources génétiques ont été créées (figure 2). Ce réseau sera étendu car pour le moment ces UC ont été sélectionnées dans le cadre de l'axe 1. Même si certaines d'entre-elles répondent à la fois à cet objectif et au deuxième (Compiègne: mélange Chênes sessile et pédonculé), au troisième (grands crus de Bercé, Réno-Valdieu et Tronçais) et au quatrième (Grésigne: limite géographique; Vachères: limite écologique et géographique; Bareilles: limite altitudinale).

Une Unité de conservation des ressources génétiques se compose d'un noyau dur entouré d'une zone tampon. Les règles de gestion sont relativement simples. Le noyau dur doit être régénéré avant la zone tampon afin de limiter l'arrivée de pollen étranger. La régénération naturelle est une priorité absolue en cas de déficit de semis, des plantations peuvent être envisagées si l'origine génétique des plants est bien de l'UC. Le chêne sessile est une espèce post-pionnière, il est donc nécessaire que l'homme intervienne pour maintenir sa présence durant toute la vie du peuplement et



Fig. 2: localisation des 20 Unités de conservation des ressources génétiques du Chêne sessile.

en particulier lors du processus de régénération naturelle sinon il sera remplacé par des dryades.

3.3. Le cas particulier de Vachères

Cette Unité de conservation a été retenue pour différentes raisons. C'est une population marginale car elle est en limite d'aire de répartition du Chêne sessile. Les conditions climatiques y sont particulièrement difficiles pour cette essence. La température moyenne annuelle et celle du mois le plus chaud sont parmi les plus élevées des populations de Chêne sessile connues. Seules des populations de Turquie ou du Caucase connaissent des climats plus chauds. Dans les tests de provenance, cette population présente des particularités génétiques remarquables comme sa grande précocité, sa faible marcescence et une vigueur très moyenne. Le cytotype chloroplastique de la forêt de Vachères est le n°7. Il est peu courant en France car limité au Sud-Est et, du fait de sa répartition, il est rarement associé au Chêne sessile.

À Vachères, le noyau dur n'est pas central comme dans les autres UC. Les risques de contamination pollinique par des chênes non autochtones sont en effet très faibles dans la région (figure 3). Ce noyau dur correspond ici à la zone où la densité de chênes sessiles est la plus élevée. Il couvre une surface de 17,50 ha et la zone tampon est de 37,70 ha.

Dans les vallons et sur les versants, le peuplement est constitué d'un mélange de Chêne sessile (70% à 90% des pieds selon les endroits) et de Chêne pubescent, la proportion de Chêne sessile étant plus importante en fond de vallon. Les plateaux sont occupés par des plantations de Pin laricio, quelques taillis de Chêne pubescent et des landes. Ce peuplement est donc très hétérogène, avec des variations liées au relief et/ou à l'exposition. Le peuplement de chêne, objet de l'action conservatoire, est âgé d'une soixantaine d'années. Il s'agit d'une jeune futaie sur souche issue du balivage d'un ancien taillis (opération réalisée sur le massif depuis 1980). Il s'agit bien d'un peuplement autochtone. Sa hauteur moyenne oscille entre 14 m (versant nord) et 17,50 m (fond de vallon) avec des diamètres moyens respectivement de 20 à 25 cm. Sa densité varie de 400 à 600 tiges/ha.

La gestion de ce peuplement pose le problème d'absence totale de référence. En effet, par sa spécificité géographique, cette population ne répond pas aux critères habituels des guides de sylviculture existants. On ignore notamment les règles sylvicoles à appliquer (intensité d'éclaircie, durée de maintien des semenciers...) pour assurer la régénération naturelle. La concurrence avec le Chêne pubescent, bien adapté à la station, reste également à maîtriser lors de la phase de renouvellement du peuplement. Enfin, les incendies et les changements climatiques menacent gravement la pérennité de cette population. Face à ces problèmes, plusieurs actions sont envisagées :

- Des essais de régénération : par trouées ou par éclaircie progressive, sur différentes zones de l'UC (fond de vallon, haut de pente). Un suivi démographique des semis est prévu par la suite afin de s'assurer d'un nombre suffisant d'individus et d'une proportion respectée entre les chênes sessile et pubescent. Le peuplement est une futaie jeune (60 ans) probablement sur souche. Malgré son jeune âge, des expérimentations sont lancées pour maîtriser la technique de la régénération naturelle et de la sylviculture dans le jeune âge car nous n'avons aucune idée de la durée de vie de chêne sessile dans ces conditions écologiques et sylvicoles. Nous ne sommes pas à l'abri d'un vieillissement prématuré de la population. De plus, nous aurons des résultats complets que dans 20 ou 30 ans.

- L'installation d'une copie de cette population, par plantation de semis issus de glands récoltés sur l'UC, est également prévue dans des forêts de Haute Provence ayant des caractéristiques proches de celles de Vachères.

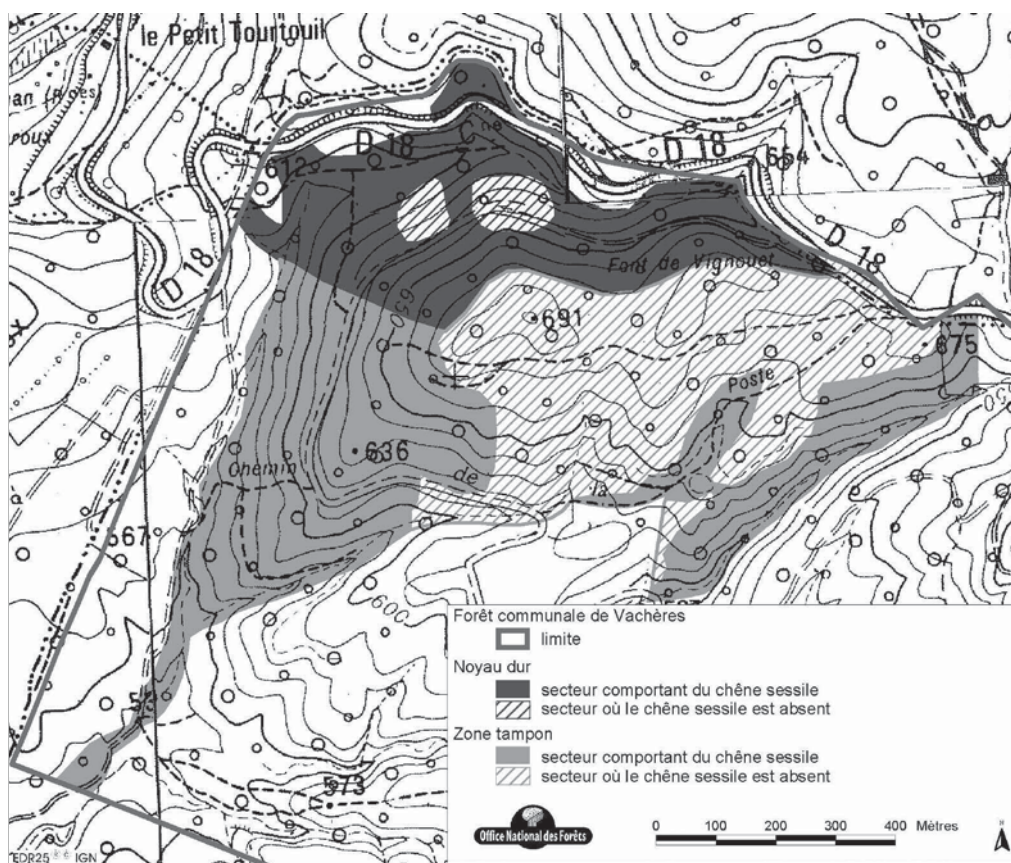


Fig. 3: carte de l'Unité de conservation des ressources génétiques du chêne sessile dans la forêt communale de Vachères.

3. CONCLUSION

Les ressources génétiques appartiennent à l'un des trois niveaux de la biodiversité (écosystèmes, espèces et ressources génétiques). Elles peuvent être maltraitées par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques et elles nécessitent donc une politique volontariste de conservation qui est mise en place par EUFORGEN au niveau européen et par la CRGF au niveau français. Les chênes font partie des espèces prioritaires et un réseau de vingt Unités conservatoires a été mis en place. L'une des ces UC est implantée dans le périmètre du Parc naturel régional du Luberon, dans la forêt communale de Vachères. Cette unité est remarquable sur plusieurs points: (i) population en marge sud de son aire de répartition, (ii) limite éco-

logique de l'espèce et (iii) ressources génétiques très originales. Actuellement, il n'existe aucune référence pour la gestion et la régénération pour ce type de situation. Pour suppléer à cette lacune, nous envisageons différentes expérimentations. La pérennité de cette population sur le long terme n'est pas assurée du fait des risques d'incendie et des changements climatiques. Une réflexion est conduite pour copier cette population dans d'autres forêts similaires de la région et aussi de la transférer dans une région plus septentrionale. Les ressources génétiques de la forêt de Vachères seront sûrement très précieuses pour permettre une meilleure adaptation des populations face aux changements climatiques de la grande zone de production du Chêne sessile qui s'étend, en France, des Pays de Loire à l'Alsace.

BIBLIOGRAPHIE

CAMUS A., 1936-54. Les Chênes: *Monographie du genre Quercus*, P. Lechevalier, Paris.

DARWIN C., 1873. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou La lutte pour l'existence dans la nature*, (Trad. J.-J. Moulinié), Reinwald et Cie Ed., Paris, 612 p.

DUCOUSSO A., LOUVET J.M., JARRET P. & KREMER A., 2005. Geographic variation of sessile oak in French provenances tests, in: "*Integration of silviculture and genetics in creating and sustaining of oak forests*", Actes du Colloque OAK 2003, Tsukuba, Japan, FFPRI ed., pp. 128-138.

GOVAERTS R., ANDREWS S., COOMBES A., GILBERT M., HUNT D., NIXON K. & THOMAS M., 2006. *World Checklist of Fagaceae*. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Publié sur Internet: <http://www.kew.org/wcsp/>

LE CORREV., DUMOLIN-LAPEGUE S. & KREMER A., 1997. Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (Matt) Liebl.: The role of history and geography, *Molecular Ecology*, T. 6, n°6, pp. 519-529.

LEPAIS O., 2008. *Dynamique d'hybridation dans le complexe d'espèces des chênes blancs européens*, Thèse Université Bordeaux I, 279 p.

LOVEJOY T.E., 1980. Foreword, in: *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective*, SOULÉ M.E. & WILSON B.A. Ed., Sinauer Associates.

MANOS P.S., 2001. The Historical Biogeography of *Fagaceae*: Tracking the Tertiary History of Temperate and Subtropical Forests of the Northern Hemisphere, *International Journal of Plant Sciences*, n°162, pp. S77-S93.

MAYR E., 1963. *Animal species and evolution*, Harvard University Press, Cambridge, (Massachusetts), 797 p.

PERNES J., 1984. *Gestion des ressources génétiques des plantes*, Tome 2: Manuel. Agence de coopération culturelle et technique, Paris, France, 346 p.

PETIT R.J., PINEAU E., DEMESURE B., BACILIERI R., DUCOUSSO A. & KREMER A., 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks, *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, T. 94, n°18, pp. 9996-10001.

SPEIGHT M.R. & WAINHOUSE D., 1989. *Ecology and management of forest insects*, Clarendon Press, Oxford, 374 p.

VANVALEN L., 1976. Ecological species, multispecies, and oaks, *Taxon*, n°25, pp. 233-239.

WRIGHT S., 1978. *Evolution and the Genetics of Populations* vol. 4, Variability Within and Among Natural Populations, University of Chicago Press, Chicago (Illinois).

ZANETTO A. & KREMER A., 1995. Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (Matt) Liebl. I. Monocus patterns of variation, *Heredity*, T. 75, n°5, pp. 506-517.