

Les hêtres tortillards en Europe occidentale. Aspects génétiques

B Démesure¹, B Comps^{1*}, B Thiébaud²,
G Barrière¹, J Letouzey¹

¹ Université Bordeaux I, département de biologie des végétaux ligneux,
laboratoire d'écologie génétique, avenue des Facultés, 33405 Talence cedex ;

² Université des sciences et techniques du Languedoc, Institut de botanique,
163, rue A-Broussonet, 34000 Montpellier et CNRS, centre d'écologie fonctionnelle et évolutive,
BP 5051, 34033 Montpellier cedex, France

(Reçu le 5 octobre 1993; accepté le 8 juin 1994)

Résumé — Une forme héritable du hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) décrite sous le nom de «tortillard» (var *tortuosa* Pépin) existe actuellement dans 3 stations européennes : Verzy (France), Süntel (Allemagne) et Dalby-Söderskogs (Suède). Dans chaque station, les 2 types de hêtre cohabitent en conservant leurs caractères morphologiques respectifs malgré des échanges de gènes, vraisemblablement limités, et forment ainsi 2 sous-populations. L'analyse génétique a été réalisée à l'aide de 12 marqueurs alloenzymatiques. Les allozymes du tortillard identifiés sont les mêmes que ceux du hêtre européen alors que d'autres espèces de hêtres analysées se distinguent de ce dernier par des allozymes différents. On peut donc penser que le hêtre européen et le tortillard ont toujours une histoire évolutive commune et que leur séparation est relativement récente et même incomplète. Ces résultats confortent la décision de Pépin (1861) de créer une variété et non une espèce nouvelle pour désigner le tortillard. Diverses comparaisons inter- et intra-stationnelles permettent d'éclaircir certaines hypothèses antérieures émises sur le tortillard : i) origine géographique unique et transferts de matériel végétal, ii) prépondérance de la reproduction végétative, iii) dégénérescence par endogamie, dérive génétique et reproduction végétative, iiiii) existence d'une aire géographique ancienne plus vaste et plus continue.

hêtre tortillard / *Fagus sylvatica* L. var *tortuosa* Pépin / allozymes / marcottage

Summary — A genetic study of *Fagus sylvatica* L. var *tortuosa* Pépin. A form of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) was described as 'Tortillard' (var *tortuosa* Pépin) by Pépin (1861). We have named this form 'winding beech'. It exists at present in 3 European stands: in Verzy, near Reims (France, 49° 14'N, 3° 59'E, alt 288 m); in the Süntel mountains, near Hanover (Germany, 52° 12'N, 9° 17' E, alt 170–250 m); and in Dalby-Söderskogs in southern Sweden (55° 38'N, 13° 19'E). These stands are located within the optimal European range of the beech (fig 1). In each stand, common beech (*F. sylvatica* L.) and winding beech (*F. sylvatica* L. var *tortuosa* Pépin) coexist and, in spite of gene exchanges (surely limited) they keep their respective morphological characters and can be considered as 2 'sub-

* Correspondance et tirés à part

populations'. A genetic analysis of the 6 subpopulations was carried out using 12 polymorphic alloenzymatic markers. We also analysed: (i) individuals from populations of other beech species, using the same markers; and (ii) individuals from common beech populations located in the 3 regions where winding beeches are found. Interstand and intrastand allelic frequencies were compared. We also carried out: (i) a hierarchical analysis including the 6 subpopulations, using Nei's genetic distances; and (ii) a discriminant analysis including the 6 subpopulations and the other sampled beech stands. We then compared: (i) the heterozygote numbers of the 2 subpopulations within each stand, at each locus and for all loci together; and (ii) the homozygote and heterozygote distribution at 1, 2, 3, ... 8 loci. Multilocus F_{IS} values were also computed. All alloenzymes observed in common beech are present in winding beech, whereas some were not observed in other beech species (table I). Moreover, in these other species new alloenzymes appear. Thus it is possible to suppose that both forms of the European beech still have a common evolutive history and that their separation is rather recent and even incomplete. The comparison between the allelic frequencies of the 2 subpopulations within each stand shows a very small number of significant deviations (table II). On the other hand, the interstand comparison between winding beech subpopulations or between common beech subpopulations shows that most deviations are significant (table II). This result is confirmed by the dendrogram built from Nei's genetic distances (fig 2). The discriminant analysis divides the 6 subpopulations and the beech stands sampled within the 3 regions into 3 groups according to their geographical location (fig 3). There is no difference of F_{IS} values between the 2 subpopulations within each stand (table III). The heterozygote number at each locus (table IV) and the distribution of homozygotes (0) and heterozygotes at 1,2,3... 8 loci (table V) differ very little from one subpopulation to the other within each stand. From all these results we can discuss some previous hypotheses: (i) a geographical common origin of both beech forms and material transports from one stand to another; (ii) the preponderance of vegetative reproduction in winding beech; (iii) the degeneration of winding beeches caused by endogamy, genetic drift and vegetative reproduction; and (iv) a wider and more continual former geographical area. This study questions the transport of material from 1 station to another and the degeneration of the winding beech and minimizes the influence of vegetative reproduction (table VI, fig 4). It also leads to a discussion on the origin of the winding beech; our results do not provide enough arguments in favour of either a wider former geographical area or a multiple origin.

winding beech / *Fagus sylvatica* L var *tortuosa* Pépin / *allozyme* / *layering*

INTRODUCTION

Une forme du hêtre européen (*Fagus sylvatica* L) décrite sous le nom de tortillard existe actuellement dans 3 stations d'Europe occidentale. La première est située en forêt de Verzy (Rol, 1955 ; Laplace, 1977) à l'extrémité orientale de la montagne de Reims (France, 49°14'N - 3°59'E, alt 288 m). La seconde est localisée sur les monts de Süntel, à 30 km environ au sud de Hanovre (Allemagne, 52°12'N - 9°17'E, entre 170 et 250 m d'altitude [Wehrhahn, 1910 ; Ney, 1912 ; Lange, 1974]). La troisième est située dans l'extrême sud de la Suède, à Dalby-Söderskogs (55°38'N - 13°19'E), à une trentaine de kilomètres au nord de Malmö (revue in Sgard, 1991), sur des collines morainiques à faible altitude. Des individus iso-

lés existent çà et là dans le Jutland (Danemark) et en Lorraine (France) (Lindquist, 1932 ; Kraft, 1969).

Dans les 3 stations, les tortillards et la forme habituelle du hêtre, que nous désignerons sous le terme de «hêtre commun», cohabitent et maintiennent leurs caractères morphologiques respectifs, malgré des échanges de gènes entre eux (Lange, 1974), vraisemblablement réduits, au moment de la reproduction sexuée. Le hêtre commun est un arbre érigé, au tronc vertical et droit, souvent indivis jusqu'au sommet du houppier, alors que le tortillard est souvent prostré, avec un tronc tortueux et divisé. Leur morphologie et leur développement ont été décrits par Thiébaud *et al* (1992a, b, 1993). Dans la suite de cet exposé, nous désignerons par «sous-populations», d'une

part l'ensemble des tortillards, d'autre part l'ensemble des hêtres communs d'une même population.

Le caractère «tortillard» se transmet héréditairement entre un arbre mère et sa descendance comme l'ont montré Pépin (1861), Mathieu (1897), Lange (1974) en cultivant des graines prélevées sur des tortillards. Le déterminisme génétique du caractère tortillard n'est pas encore connu mais il justifie la création d'un taxon et Pépin (1861) l'a décrit sous le nom de la variété *tortuosa*. Ce déterminisme fait depuis peu de temps l'objet d'études génétiques (Démésure, 1991 ; Démésure *et al*, 1992a, b) et d'essais de régénération en pépinière (Gallois, 1993 ; Thiébaud *et al*, en préparation) ou *in vitro* par microbouturage (Druelle et Audran, 1992).

L'utilisation de marqueurs génétiques alloenzymatiques et les résultats obtenus doivent permettre de discuter à propos du statut taxonomique du tortillard et de 4 hypothèses émises antérieurement sur la biologie de cette variété : i) une origine géographique unique et des transferts de matériel végétal d'une station à l'autre (Metz, 1989) ; ii) une prépondérance de la reproduction végétative sur la reproduction sexuée (Dumont, 1959) ; iii) une dégénérescence du tortillard par endogamie, dérive génétique et reproduction végétative (Laplace, 1977 ; André, 1985) ; iv) l'existence d'une aire géographique ancienne plus vaste et plus continue (Lindquist, 1932).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les trois stations de tortillards sont incluses dans l'aire géographique du hêtre en Europe (fig 1).

Echantillonnage

Pour comparer les caractères génétiques du tortillard à ceux du hêtre commun dans chaque station, un échantillonnage a été réalisé par paires

d'individus comprenant chacune un tortillard et un hêtre commun situés à proximité l'un de l'autre afin de minimiser les variations intra-stationnelles. Ce mode de prélèvement a été possible à Verzy où le nombre de tortillards s'élève encore à plusieurs centaines et où les 2 formes sont étroitement mélangées. Dans les 2 autres populations, cet échantillonnage n'a pu être que très partiel : à Süntel en raison du faible effectif des tortillards lié à des coupes répétées au siècle dernier (Lange, 1974), à Dalby-Söderskogs du fait que les 2 types de hêtre sont peu mélangés.

À Verzy, certains tortillards se présentent sous forme de groupes d'individus physionomiquement homogènes, plus ou moins denses. Dans ce cas, il est difficile de dire si tous les troncs sont formés au départ à partir de plusieurs individus ou d'un seul après rejet de souche ou marcottage. Dix de ces amas ont été analysés : dans chacun, un rameau a été prélevé sur chaque tronc.

Afin d'étendre la comparaison entre les caractères génétiques du tortillard et ceux du hêtre commun, des prélèvements ont été réalisés au hasard dans quelques hêtraies situées autour des 3 stations de tortillards (respectivement 6, 6 et 3 hêtraies dans les régions de Verzy, Süntel et Dalby-Söderskogs). Enfin, pour comparer les caractères alloenzymatiques du tortillard à ceux des autres espèces de hêtre dans le monde, nous avons analysé des échantillons prélevés au hasard dans quelques populations de hêtre exotiques à répartition géographique variée : *F grandifolia* Ehrh (en Amérique du Nord), *F orientalis* Lip (au Moyen-Orient), *F longipetiolata* Seemen (en Chine), *F crenata* Bl et *F japonica* Maxim (au Japon).

Analyses biochimiques

L'extraction est effectuée à partir de bourgeons dormants et de tissus corticaux. Douze locus polymorphes ont été utilisés : chez l'espèce *F sylvatica* 6 d'entre eux présentent 2 allèles codominants (MDH1, PGM1, PX1, GOT1, PGD1, SOD1) et les 6 autres, 3 allèles codominants (PX2, APH1, IDH1, MNR1, MDH2, PGI1), soit en tout 30 allèles. Les techniques électrophorétiques sont celles décrites par Thiébaud *et al* (1982) et Merzeau *et al* (1989).

Analyses mathématiques

Sur la base de la présence ou de l'absence d'un allozyme chez les divers taxons étudiés, une

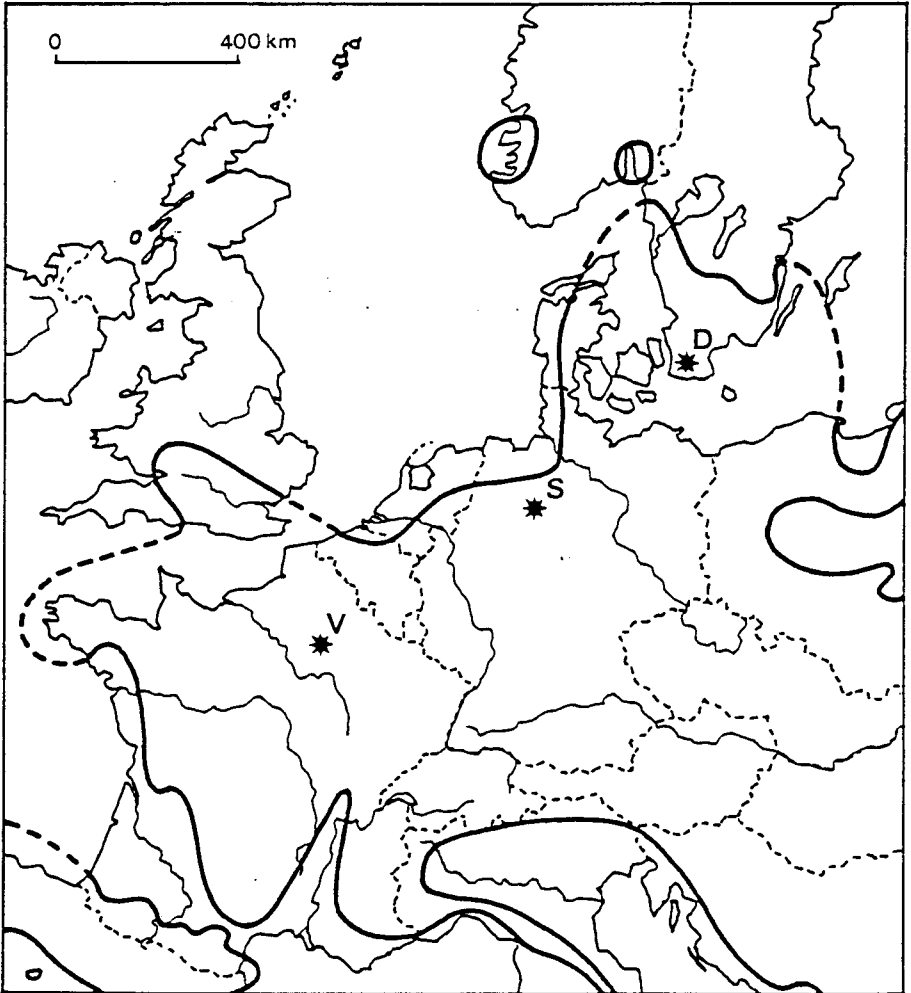


Fig 1. Localisation des 3 stations de hêtres tortillards. V : Verzy ; S : Süntel ; D : Dalby-Söderskogs. Les courbes en trait gras délimitent l'aire naturelle du hêtre commun.

matrice de similarité a été construite selon la méthode de Nei et Li (1974). L'indice utilisé est le suivant :

$$I = \frac{2 n_{xy}}{n_x + n_y}$$

avec n_{xy} = nombre de bandes communes à 2 espèces x et y ; n_x et n_y = nombre de bandes observées respectivement pour chaque espèce.

Dans un groupe physionomiquement homogène, l'analyse des génotypes de tous les troncs à l'aide de 11 gènes peut révéler l'existence de plusieurs génotypes, donc de plusieurs individus. La réciproque n'est pas vraie : en l'absence de différence qualitative, on ne peut pas conclure que 2 troncs appartiennent au même individu car le nombre de marqueurs employés n'est sans doute pas suffisant.

La diversité allélique a été calculée selon l'indice de Nei (1973, 1977) pondérée par l'effectif

de l'échantillon. La comparaison des 3 populations et de leurs sous-populations a été réalisée à l'aide d'une analyse hiérarchique (algorithme UWPGMA) basée sur les distances génétiques pondérées de Nei (1973, 1977) calculées pour les sous-populations prises 2 à 2 (Sneath et Sokal, 1973). Une analyse discriminante sur les fréquences alléliques a été réalisée sur l'ensemble des 6 sous-populations et des hêtraies régionales échantillonnées (logiciel STATITCF).

Dans l'analyse génotypique, nous avons privilégié l'étude des hétérozygotes en examinant : i) le nombre d'hétérozygotes à chaque locus et sur l'ensemble des locus, ii) le niveau d'hétérozygotie individuel qui varie de 0 à 8, 8 étant le nombre maximum de gènes hétérozygotes observés chez un individu sur les 12 locus étudiés. La valeur de F_{is} multilocus a été calculée pour les populations ou les sous-populations européennes, afin de tester l'existence d'un déficit ou un excès en hétérozygotes par rapport à une situation panmictique (Wright, 1965 ; Weir et Cockerham, 1984). La variance a été estimée en utilisant une procédure de jackknife.

RÉSULTATS

Position taxonomique du tortillard

Sur la base des observations réunies jusqu'à ce jour, tous les allozymes identifiés chez le hêtre commun (Thiébaud *et al*, 1982 ; Merzeau *et al*, 1989) et chez le tortillard

migrent à la même distance lors de l'électrophorèse et seraient les mêmes. Entre ces 2 formes de hêtre, aucune différence qualitative n'apparaît donc. En revanche, l'étude de hêtres exotiques, y compris celle de l'espèce proche orientale (*F orientalis*) dont l'aire est voisine de celle du hêtre européen, montre que, si les différentes espèces ont des allozymes communs, elles se distinguent toujours entre elles par des bandes différentes. Les indices de similarité entre les taxons pris 2 à 2 révèlent la similarité parfaite entre le hêtre commun et le tortillard ($I = 1$) et une forte ressemblance entre ces 2 arbres et l'espèce proche orientale ($I = 0,85$) (tableau I). Puis tous les indices diminuent et varient entre 0,51 et 0,64, quels que soient les taxons comparés. Notamment, selon ce critère, les 2 hêtres japonais ne se ressemblent pas davantage entre eux qu'avec les autres taxons.

Structure allélique

La diversité allélique est variable selon le locus mais elle reste élevée pour tous sauf pour PGI1 où elle est faible ; ce dernier locus n'a pas été pris en compte dans les analyses (tableau II).

La comparaison des effectifs alléliques entre les 2 sous-populations dans chaque

Tableau I. Comparaison qualitative des allozymes entre les différentes espèces de hêtres (matrice des coefficients de similitude).

	F sylvatica	F sylvatica var tortuosa	F orientalis	F longipetiolata	F crenata	F japonica
<i>F sylvatica</i> var <i>tortuosa</i>		1				
<i>F orientalis</i>	0,85	0,85				
<i>F longipetiolata</i>	0,55	0,55	0,51			
<i>F crenata</i>	0,64	0,64	0,57	0,58		
<i>F japonica</i>	0,57	0,57	0,56	0,59	0,59	
<i>F grandifolia</i>	0,59	0,59	0,58	0,59	0,62	0,51

station met en évidence un nombre d'écarts significatifs globalement faible : 0 à Dalby, 3/11 à Süntel, 4/11 à Verzy (tableau II). L'écart significatif observé pour IDH1 à Verzy est essentiellement lié à la fréquence un peu plus élevée de l'un des allèles (IDH1-84) chez les tortillards, allèle rare à Dalby et à Süntel et, d'une manière plus générale, dans beaucoup de hêtraies européennes (Comps *et al*, 1991). Les écarts significatifs entre tortillards et hêtres communs ne concernent pas les mêmes locus à Verzy et à Süntel.

En revanche, la comparaison inter-stationnelle en distinguant les sous-populations du hêtre commun et du tortillard révèle que la majorité des écarts sont significatifs : 9 pour le tortillard et 8 pour le hêtre commun (tableau II).

Le dendrogramme établi à partir des distances génétiques de Nei (fig 2) illustre de manière globale les résultats précédents. Les 3 sous-populations de hêtre commun, d'une part, et celles du tortillard, d'autre part, ne se ressemblent guère. Au contraire, les affinités les plus fortes apparaissent entre les sous-populations de hêtre commun et de tortillard situées dans la même station. La station allemande de Süntel est la plus proche de celle de Verzy selon ces critères.

L'analyse discriminante réalisée sur l'ensemble des 6 sous-populations précédentes et des hêtraies échantillonnées dans les 3 régions montre une disjonction complète en 3 groupes selon leur localisation géographique (fig 3). Ce résultat confirme et complète les précédents, à savoir l'éloignement

du groupe suédois très discriminé par l'axe 1 (inertie 89,9%) et une certaine proximité des groupes français et allemand, discriminés cependant par l'axe 2 (inertie 10,1%).

Structure génotypique

Dans les 6 sous-populations, les F_{is} multi-locus ne sont jamais significativement différents de 0, ce qui implique l'absence d'un excès ou d'un déficit en hétérozygotes (tableau III). Il n'existe pas non plus d'écarts significatifs entre les sous-populations.

À l'intérieur de chaque station, le nombre d'hétérozygotes ne varie pas de manière significative d'un locus à l'autre entre le hêtre commun et le tortillard, sauf dans 3 cas sur 11 à Verzy et 1 cas sur 11 à Süntel (tableau IV).

La distribution intra-stationnelle des homozygotes et des hétérozygotes à 1, 2, ..., 8 locus ne diffère pas d'une sous-population à l'autre dans chaque station (tableau V). À Verzy seulement, cette distribution est légèrement décalée vers les classes élevées pour le hêtre commun.

Les 11 groupes de tortillards analysés sont composés de plusieurs troncs, dont le nombre varie de 3 à 7, à l'exception de l'un d'entre eux (groupe K) qui en comporte 27 (tableau VI). La figure 4 qui représente les résultats obtenus pour ce dernier montre bien qu'il ne saurait être issu d'un seul individu par multiplication végétative puisqu'il comporte 7 génotypes différents.

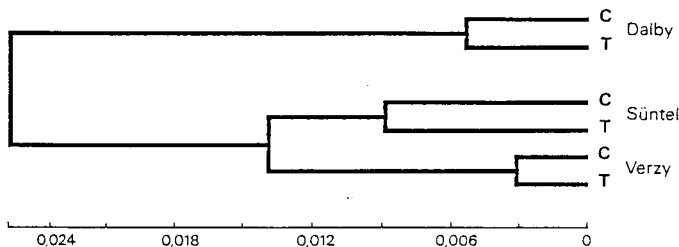


Fig 2. Dendrogramme construit à partir des distances génétiques de Nei entre les 6 sous-populations. C : hêtre commun ; T : tortillard.

Tableau II. Diversité allélique (Nei 1973, 1977) des tortillards (T) et des hêtres communs (C) dans les 3 stations et comparaison des effectifs alléliques intra- et inter-stationnels (test χ^2).

	PX1	PX2	GOT1	PGD1	SOD1	ACP1	MDH1	MDH2	MNR1	PGI1	PGM1	IDH1
Verzy	T	0,358	0,354	0,058	0,264	0,602	0,298	0,090	0,085	0,020	0,303	0,503
	C	0,358	0,311	0,156	0,245	0,644	0,362	0,148	0,121	0,058	0,388	0,438
	χ^2	ns	ns	**	ns	*	ns	ns	ns	-	*	***
Süntel	T	0,408	0,422	0,148	0,248	0,496	0,278	0,239	0,133	0	0,415	0,427
	C	0,407	0,223	0,131	0,229	0,459	0,448	0,254	0,126	0,097	0,437	0,441
	χ^2	ns	*	ns	ns	ns	**	ns	ns	-	ns	ns
Dalby	T	0,344	0,198	0,065	0,084	0,613	0,442	0,273	0,165	0	0,504	0,376
	C	0,423	0,233	0,022	0,096	0,506	0,433	0,401	0,185	0	0,495	0,228
	χ^2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
χ^2 inter-populations	T	ns	***	***	***	*	**	***	ns	-	***	**
	C	ns	***	***	ns	***	*	**	*	-	***	**

*** : $P < 0,001$; ** : $0,001 < P < 0,01$; * : $0,01 < P < 0,05$; ns : non significatif.

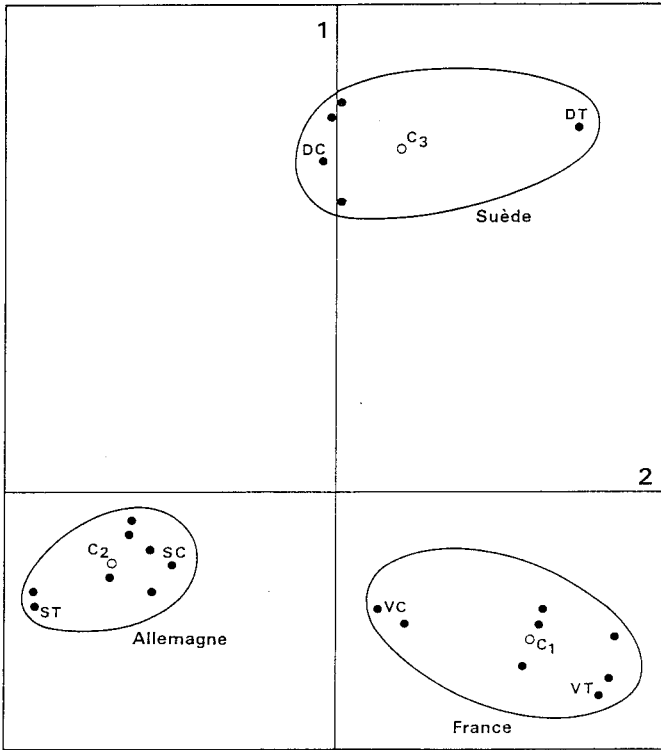


Fig 3. Analyse discriminante sur les fréquences alléliques. C1, C2, C3 : centres de gravité ; VT et VC : tortillards et hêtres communs à Verzy ; ST et SC : tortillards et hêtres communs à Süntel ; DT et DC : tortillards et hêtres communs à Dalby-Söderskogs. Les autres points représentent les hêtraies régionales autour de chaque station. Inertie axe 1 : 89,9% ; axe 2 : 10,1%.

Tableau III. Estimation des F_{is} multilocus (Weir et Cockerham, 1984).

	<i>Verzy</i>	<i>Süntel</i>	<i>Dalby</i>
Tortillards	0,044 (0,052)	0,017 (0,045)	0,053 (0,040)
Communs	0,034 (0,037)	0,001 (0,042)	-0,014 (0,062)

Les erreurs standard estimées par jackknife sont indiquées entre parenthèses.

DISCUSSION

L'héritabilité du caractère tortillard pouvait justifier la création d'un taxon dans la mesure où les 2 types de hêtre cohabitent en conservant leur morphologie respective.

Dès le début, le tortillard a été considéré comme une variété du hêtre européen, mais non comme une espèce, par Pépin (1861) puis par d'autres auteurs (Mathieu, 1897 ; Krahl-Urban, 1962 ; Lange, 1974 ; Rol, 1955 ; Mercier et Capet, 1987). Jusqu'ici,

Tableau IV. Comparaisons intra-stationnelles du nombre d'hétérozygotes (Ht).

		PX1	PX2	GOT1	PGD1	SOD1	ACP1	MDH1	MDH2	MNR1	PGM1	IDH1	Σ
<i>Verzy</i>	N	204	204	201	202	167	196	201	204	204	199	204	2186
	Ht	87	68	74	12	50	99	51	19	16	54	107	637
C	N	142	143	144	141	116	134	140	106	147	143	146	1502
	Ht	60	51	44	18	31	76	48	15	17	57	60	477
χ ²		ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	ns
<i>Süntel</i>	N	63	63	62	62	63	55	60	63	63	63	63	743
	Ht	22	23	10	18	6	27	12	13	9	27	31	198
C	N	58	57	57	57	57	56	59	59	59	59	59	696
	Ht	27	14	6	11	8	31	28	15	8	24	28	206
χ ²		ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Dalby</i>	N	46	46	45	46	41	45	51	53	51	51	51	526
	Ht	18	10	3	4	13	26	23	11	7	21	20	156
C	N	47	47	46	40	44	46	45	48	49	41	47	500
	Ht	18	11	1	4	11	26	18	7	10	25	10	141
χ ²		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

T : tortillards ; C : hêtres communs ; N : effectif total. ** : 0,001 < P < 0,01 ; * : 0,01 < P < 0,05 ; ns : non significatif.

Tableau V. Comparaison intra-station de la distribution des homozygotes (0) et des hétérozygotes à 1, 2, ... 8 locus.

Nombre de locus	0	1	2	3	4	5	6	7	8	Σ
<i>Verzy</i>										
T	4	24	38	51	47	19	12	3	0	198
C	0	7	27	36	33	24	11	3	1	142
$p(\chi^2)$					ns					
<i>Süntel</i>										
T	0	5	17	14	14	5	5	1	0	61
C	1	5	11	11	17	7	4	1	0	57
$p(\chi^2)$					ns					
<i>Dalby</i>										
T	0	6	7	17	9	8	2	0	0	49
C	3	3	9	12	14	5	2	0	0	48
$p(\chi^2)$					ns					

T : tortillards ; C : hêtres communs ; ns : non significatif.

Tableau VI. Verzy : structure des amas de tortillards.

Amas	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
Surface (m ²)	15,9	34,9	28,8	100,7	74,1	47,8	221,8	70,7	85,7	200	159,9
Nombre de pieds	3	3	3	3	4	4	5	6	6	7	27
Nombre de génotypes	2	2	2	1	2	1	3	3	3	3	7

cette analyse était fondée uniquement sur la proximité géographique des 2 formes, la ressemblance de leurs organes reproducteurs et la possibilité de croisements entre elles, mise en évidence récemment (Lange, 1974). L'utilisation de marqueurs génétiques, alloenzymatiques, montre que le polymorphisme allélique s'exprime par les mêmes bandes alloenzymatiques chez le hêtre commun et chez le tortillard, alors que des bandes différentes caractérisent les autres variétés de hêtre étudiées. Ces

premiers résultats montrent que les 2 formes de hêtre ont toujours une histoire évolutive commune et que leur séparation est relativement récente et certainement incomplète. Ces nouveaux arguments, d'ordre génétique, confortent la décision de Pépin (1861). Les analyses alloenzymatiques des hêtres dans le monde sont poursuivies pour mieux décrire leur polymorphisme génétique respectif, avant de passer à une étude systématique cladistique de leur phylogénie.

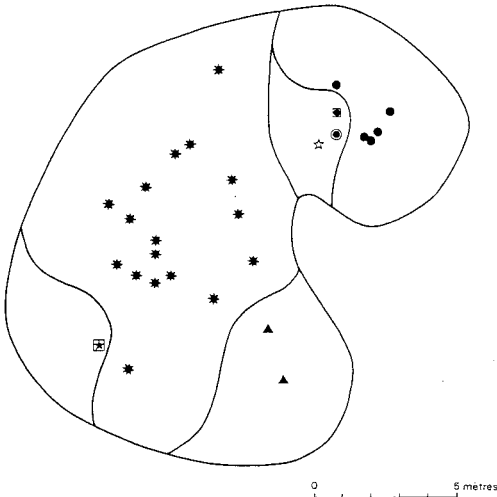


Fig 4. Verzy, structure génotypique du groupe K de hêtre tortillard. Chaque symbole correspond à un génotype différent.

Pour expliquer la distribution géographique discontinue du tortillard, certains auteurs ont suggéré des transferts d'individus au plus tôt au Moyen Âge, à partir d'une localité initiale qui pourrait être l'une des 3 stations actuelles (Laplace, 1977 ; Metz, 1989). Or, la longévité du tortillard est grande, comparable à celle du hêtre commun (150 à 300 ans, selon Henrot, 1903 ; Rol, 1955) et un très petit nombre de générations s'est donc écoulé depuis ces transports éventuels. D'autre part, le nombre d'individus transportés ne peut qu'avoir été relativement restreint. Pour ces raisons, on pourrait s'attendre à observer des écarts significatifs entre les caractères génétiques des tortillards allochtones et ceux du hêtre commun autochtone appartenant à la même station ou aux hêtraies voisines. Par ailleurs, sauf dérive génétique importante lors de la fondation des nouvelles sous-populations de tortillards, on doit s'attendre à trouver des affinités génétiques entre les tortillards d'une station à l'autre. Enfin, la fondation

d'une nouvelle population à partir d'un petit nombre d'individus s'accompagne souvent d'une diminution de la diversité génétique. Nos observations vont toutes à l'encontre de ces résultats attendus et infirment donc l'hypothèse de transferts de tortillards.

Le hêtre européen se reproduit végétativement par rejets de souche, comme en témoignent les taillis, mais aussi, plus exceptionnellement, par drageons au sommet de montagnes (Bednarz, 1971 ; Cornu, 1981 ; Koop, 1987). L'aptitude au marcottage est commune aux 2 formes de hêtre mais celui-ci est rare chez le hêtre commun au port érigé et fréquent chez le tortillard à la silhouette prostrée dont les branches reposent sur le sol (Dumont, 1959 ; Mercier et Capet, 1987). Cette différence s'explique essentiellement par les différences d'architecture des 2 arbres (Thiébaud *et al*, 1992a, b ; 1993). Considérant par ailleurs que le tortillard a une floraison rare et une production de graines faible, plusieurs auteurs ont pensé que le mode de reproduction prédominant du tortillard était le rejet de souche et le marcottage. Les analyses génétiques démontrent que le marcottage existe bien chez les tortillards mais moins fréquemment que ne le laisse supposer le regroupement physiognomique de certains individus (Démasure, 1991). Ce résultat est corroboré par le fait qu'une reproduction assurée prioritairement par voie végétative aurait entraîné, au cours du temps, une diminution de la diversité génétique, ce qui n'est pas le cas. Malgré la fréquence du marcottage chez le tortillard, la reproduction végétative ne joue donc pas forcément un rôle prépondérant pour assurer la pérennité du peuplement.

Le tortillard présente des formes variées, inhabituelles pour un arbre et cette diversité peut paraître anarchique, voire aberrante. En outre, dans chaque station où il se développe en présence d'arbres au port érigé, il paraît peut compétitif à cause de sa forme prostrée. À Verzy, son maintien a

été lié à une protection humaine à partir de la fin du XVII^e siècle (Boureau, 1992). Ces observations ont été souvent interprétées comme l'expression d'une dégénérescence biologique par endogamie, par dérive génétique et enfin par une reproduction végétative excessive (Laplace, 1977 ; Metz, 1989). Nos résultats infirment cette hypothèse. En effet, la diversité allélique et le taux d'hétérozygotie individuel sont aussi élevés chez les tortillards que chez les hêtres communs, dans chaque station. Selon nos critères génétiques, les 3 peuplements de tortillards paraissent en bon état.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer l'origine du tortillard : dérive génétique, induction virale ou mycoplasmatique, mutation ; elles font encore l'objet de nombreuses discussions (Laplace et Masson, 1979). Quelle que soit la nature des transformations génétiques responsables du phénomène, celles-ci ont pu se produire dans plusieurs localités en Europe (origine multistationnelle) ou dans une seule (origine monostationnelle). Aucun de ces 2 scénarios n'entre en contradiction avec nos résultats mais chacun d'eux présente un «coût hypothétique» plus ou moins élevé.

Origine multistationnelle

Selon ce scénario, les peuplements de tortillards et de hêtres communs peuvent présenter d'emblée un niveau équivalent de diversité allélique et de différenciation génotypique dans chaque station. Mais la probabilité pour que les mêmes transformations génétiques se soient produites en 3 lieux distincts paraît faible.

Origine monostationnelle

Selon ce scénario, la probabilité d'une transformation génétique unique est plus élevée

que celle de transformations répétées en des lieux distincts. Mais cette origine suppose que le tortillard a migré à partir d'un seul foyer de dispersion, dans l'espace et dans le temps, pour pouvoir évoluer et s'adapter comme le hêtre commun à des milieux différents et présenter finalement la même diversité et la même différenciation génotypique que ce dernier dans les 3 stations étudiées. Ainsi s'impose l'hypothèse d'une aire géographique révolue, plus ou moins étendue et plus ou moins continue. Cette hypothèse avait déjà été proposée par Lindquist (1932) à partir d'arguments paléobotaniques et en s'appuyant sur la répartition actuelle des tortillards isolés recensés au Danemark et en Scandinavie en dehors de la station de Dalby-Söderskogs. Ainsi, les 3 stations actuelles représenteraient les derniers vestiges d'une aire géographique plus vaste dans le passé. Deux questions se posent alors : comment expliquer la migration d'un arbre apparemment peu compétitif et sa disparition sur une grande partie de son aire présumée ?

Nos connaissances actuelles ne permettent pas encore de trancher entre ces 2 scénarios possibles. Les études en cours sur la reproduction sexuelle du tortillard, sur son développement morphologique, sur le déterminisme génétique de son phénotype et sur l'histoire des 3 stations actuelles permettront peut-être d'apporter des éléments nouveaux pour éclairer ce débat.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé avec l'aide du comité Écologie et Gestion du patrimoine naturel du ministère de l'Environnement, de l'Office national des forêts de la région Champagne-Ardenne et des Amis de la montagne de Reims. Les auteurs remercient tous ceux qui les ont aidés, sur le terrain ou par l'envoi d'échantillons de Suède et d'Allemagne, ainsi que RM Guilbaud et S Vodichon pour leur collaboration technique efficace.

RÉFÉRENCES

- André M (1985) *L'homme et la forêt en montagne de Reims*. Parc naturel régional de la montagne de Reims, collection «Patrimoine de la montagne de Reims», La Manufacture, Reims, France
- Bednarz Z (1971) Rooting of branches of *Fagus sylvatica*. *Rocz Dendrol Pol Tow Bot* 25, 161-164
- Boureaux JP (1992) Les faux de Verzy : naissance, développement et maintien d'une légende. In : *Sites et paysages* (parc naturel régional de la montagne de Reims, éd), Reims, France, 184-191
- Comps B, Thiébaud B, Sugar I, Trinajstić I, Plazibat M (1991) Genetic variation of the Croatian beech stands (*Fagus sylvatica* L): spatial differentiation in connection with the environment. *Ann Sc For* 48, 15-28
- Cornu D (1981) Physiologie de la reproduction végétative. In : *Le hêtre* (INRA, éd), Paris, 205-206
- Démésure B (1991) *Les faux de Verzy (Marne)*. DEA, Bordeaux, France
- Démésure B, Comps B, Thiébaud B (1992a) Les faux de Verzy, aspects génétiques. In : *Sites et paysages* (parc naturel régional de la montagne de Reims, éd), Reims, France, 139-144
- Démésure B, Comps B, Thiébaud B, Barrière G (1992b) A genetic study of *Fagus sylvatica* L var *tortuosa* Pépin. In : *Actas del Congreso Internacional del Haya, Pamplona* (R Elena Rossello, ed), Madrid, Espagne, 8 p
- Druelle JL, Audran JC (1992) Régénération *in vitro* par microbouturage des hêtres tortillards de Verzy. In : *Sites et paysages* (parc régional de la montagne de Reims, éd), Reims, France, 127-137
- Dumont R (1959) Contribution à l'étude des Faux de Saint-Basle de Verzy. *Rev Hort* 2288, 1660-1665
- Gallois A (1993) Isolement et caractérisation des ADN totaux et chloroplastiques des hêtres tortillards (*Fagus sylvatica* L var *tortuosa* Pépin). DEA, Compiègne, France
- Henrot J (1903) Contribution à l'étude des Faux de Saint-Basle ou hêtres tortillards de la montagne de Verzy. *Bull Soc Ét Sc Nat Reims*, 15 p
- Koop H (1987) Vegetative reproduction of trees in some European forests. *Vegetatio* 72, 103-110
- Kraft J (1969) Vrebokar I Skane. *Skanes Naturskyddsfören* 3, 80-85
- Krahl-Urban J (1962) Buchen-Nachkommenschaften. *All Forst U JagdZeit* 29-38
- Laplace Y (1977) Cinq semaines auprès des faux de Verzy. ENGREF, Nancy, France, 16 p
- Laplace Y, Masson M (1979) *Les faux de Verzy*. CRDP, Reims, France
- Lange F (1974) Morphologische Untersuchungen an der Süntelbuche. *Mitt Dtsch Dendrol Ges* 67, 24-44
- Lindquist B (1932) The beech forests of Sweden. In : *Die Buchenwälder Europas* (Geob Inst Rübél, ed), Zürich, Suisse, 282-293
- Mathieu A (1897) *Flore forestière*. Baillères et fils, Paris, France
- Mercier J, Capet H (1987) Les faux de Verzy. *L'écho de la forêt 1 bis*, 1-30
- Merzeau D, Di Giusto F, Comps B, Thiébaud B, Letouzey J (1989) Genetic control of isozymes systems and heterogeneity of pollen contribution in beech (*Fagus sylvatica* L). *Silvae Genet* 38, 195-201
- Metz R (1989) Des arbres pas comme les autres : les faux de Verzy. *Arborescences* 20, 9-13
- Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sc USA* 70, 3321-3323
- Nei M (1977) F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann Hum Gen* 41, 225-233
- Nei M, Li WH (1979) Mathematical model for studying variations in terms of restriction endonucleases. *Proc Natl Acad Sc USA* 76, 5269-5273
- Ney KE (1912) Die Süntelbuche. *Mitt Dtsch Dendrol Ges* 21, 110-114
- Pépin (1861) Les hêtres tortueux de Verzy. *Rev Hort* 84 p
- Rol R (1955) Les faux de Verzy. *Bull Soc Bot Fr Session extr* 102, 25-29
- Sgard J (1991) *Les faux de Verzy, sauvegarde et mise en valeur*. Ministère de l'Environnement, Paris, France
- Sneath PHA, Sokal RR (1973) *Numerical taxonomy*. WH Freeman & Co, San Francisco, États-Unis
- Thiébaud B, Lumaret R, Vernet P (1982) The bud enzymes of beech (*Fagus sylvatica* L). Genetic distinction and analysis of polymorphism in several French populations. *Silvae Genet* 31, 51-60
- Thiébaud B, Bujon P, Comps B, Mercier J (1992a) Développement itératif des hêtres tortillards (*Fagus sylvatica* L var *tortuosa* Pépin). *CR Ac Sc* 315, série III, 213-219
- Thiébaud B, Comps B, Mercier J (1992b) Forme et architecture des hêtres tortillards à Verzy (*Fagus sylvatica* L var *tortuosa* Pépin). In : *Sites et paysages* (parc naturel régional de la montagne de Reims, éd), Reims, France, 145-155
- Thiébaud B, Bujon P, Haddad S, Comps B, Mercier J (1993) Morphologie et architecture des faux de Verzy ou hêtre tortillards (*Fagus sylvatica* L var *tortuosa* Pépin). *Can J Bot* 71, 848-862
- Wehrhahn W (1910) Die Süntelbuchen. *Heimatzeitschrift Hannoverland* 33-35
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 36, 1358-1370
- Wright S (1965) The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to system of mating. *Evolution* 19, 395-420