

UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE
FACULTÉ DES SCIENCES EXACTES ET NATURELLES



MASTER RECHERCHE EN SCIENCES ET TECHNOLOGIES

BIODIVERSITÉ TROPICALE

Spécialité : Écosystèmes naturels et exploités

Effet de l'exploitation sur les caractéristiques démographiques de la régénération chez *Jacaranda copaia*

Ruppert VIMAL



Directeur (s) de stage : Ivan SCOTTI

*Unité Mixte de recherche ECOFOG
CIRAD/CNRS/ENGREF/INRA/UAG
B.P. 316 97379 Kourou Cedex*

Soutenu le : 29 Juin 2007

À Thomas Leclerc

*Que la pluie comble ta soif de vivre,
Que le soleil t'apporte force et courage,
Que le vent guide tes rêves de voyage.*

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
MATERIEL ET METHODES	5
1. Le site d'étude	5
2. Echantillonnage	6
3. Définition des dégâts causés par l'exploitation	6
4. Analyses moléculaires	7
5. Analyse des données.....	8
RESULTATS	11
1. Démographie de la régénération.....	11
2. Diversité génétique	12
3. Système de reproduction	13
4. Structure génétique spatiale.....	16
DISCUSSION	18
1. Influence de l'exploitation sur la répartition spatiale.....	18
2. Diversité génétique	19
3. Système de reproduction, dispersion et structure génétique spatiale	20
CONCLUSION	23
REMERCIEMENTS	25
Bibliographie	25

INTRODUCTION

La diversité génétique d'une population de plantes n'est pas répartie de manière aléatoire et elle est structurée dans l'espace et dans le temps (Allard 1975; Brown *et al.* 1978; Hamrick et Holden 1979; Jain 1975; Linhart *et al.* 1981; Schaal 1975). La structure génétique spatiale est la répartition non aléatoire des génotypes et des allèles et se traduit généralement par une agrégation à fine échelle (Wells et Young 2002; Vekemans et Hardy 2004). Les facteurs écologiques et démographiques affectent les patterns spatio-temporels de la mortalité des adultes ou du recrutement des plantules (Hamrick et Nason 1996) et sont donc les principaux responsables de la structuration de la diversité génétique chez les plantes. En effet, le système de reproduction, les mécanismes de pollinisation et de dispersion des graines, la dormance, la phénologie, la taille et la densité de la population et la structure spatiale (Loveless et Hamrick 1984) peuvent agir de manière isolée ou additive et engendrer des structures génétiques spatiales de forte intensité (Kittelson et Maron 2001; Jones *et al.* 2005).

Cette structure peut aussi résulter de processus microévolutifs comme la sélection dans des environnements variables, l'adaptation aux conditions édaphiques ou aux symbiotes microbiologiques et la dérive génétique après effet de fondation (Sokal 1978). Ce dernier point introduit l'importance de l'âge et de l'histoire du peuplement.

Le facteur le plus étudié influençant la structure génétique spatiale fine reste cependant le mouvement de gènes incluant les flux de pollen et la dispersion des graines (Parker *et al.* 2001). En effet, de nombreuses études ont décrit le flux restreint de gènes comme la cause principale de formation d'une structure génétique (Heywood 1991; Ennos 2001; González-Martínez *et al.* 2002; Wells & Young 2002; Chung *et al.* 2003).

La dispersion des graines et l'établissement des plantules sont notamment définis par Dow et Ashley (1996) comme des composantes critiques de l'écologie et de l'évolution génétique des populations de plantes. Par ailleurs, de nombreuses études sur des espèces tropicales (Hamrick *et al.* 1993; Boshier *et al.* 1995) et tempérées (Schnabel *et al.* 1991; Dow and Ashley 1996; Latta and Mitton 1997; Ledig 1998) ont montré que la dispersion du pollen contribue en grande partie au flux de gènes tandis que la structure génétique est principalement le résultat d'une dispersion limitée des graines. En effet, même si le pollen est dispersé sur de longues distances, le mouvement limité des graines entraîne des regroupements de génotypes identiques autour des arbres mères et une structuration chez les jeunes plantules (Berg et Hamrick 1994). Si la dispersion du pollen est aussi limitée, le degré de consanguinité augmente et provoque éventuellement, au fil des générations, l'apparition

d'une structure génétique plus marquée (Sokal et Wartenberg 1983; Hamrick et Nason 1996). Par contraste, même dans le cas d'une dispersion limitée du pollen, si les graines sont dispersées largement et indépendamment dans la population, la structure observée est faible ou correspond à une distribution aléatoire des variations génétiques (Dewey et Heywood 1988; Loiselle *et al.* 1995; Chung *et al.* 2000).

La consanguinité peut provoquer une augmentation de la structure génétique spatiale. On s'attend à ce qu'elle soit plus forte dans les petites populations et inversement corrélée à la densité de plantes (mais voir Morgante *et al.* 1991). Cependant la relation entre consanguinité et densité et sa variation dans le temps peuvent être altérées par des croisements non aléatoires, par des variations dans le succès reproducteur ou par la structure génétique spatiale elle-même (Troupin *et al.* 2006).

La diversité génétique peut être structurée spatialement à différentes échelles, au sein d'une population, d'une sous-population ou d'un groupe d'individus (Escudero *et al.* 2003) et varie selon le stade de vie. La complexité de son étude réside dans le fait qu'il y a un effet rétroactif sur les facteurs qui l'engendrent. Elle affecte donc les processus écologiques et évolutifs de la population considérée. (Heywood 1991; Ennos 2001; Vekemans et Hardy 2004). En effet, elle régule la dynamique des populations et leur persistance en influençant les patterns de reproduction (Young et Merriam 1994), l'intensité des processus densité-dépendant (Hamrick *et al.* 1993), l'effectif de la population, la consanguinité, le niveau d'adaptation aux variations microenvironnementales (Epperson 1992) et par conséquent la fitness de la progéniture (Hamrick & Nason 1996; Schnabel *et al.* 1998).

La connaissance de la structure génétique spatiale et sa variation selon le stade de vie peut nous permettre d'étudier le mode d'interaction des facteurs environnementaux, génétiques et écologiques (Escudero *et al.* 2003). Par ailleurs cette connaissance a été reconnue comme un outil nécessaire pour la conservation des ressources génétiques (Escudero *et al.* 2003). De nombreux travaux théoriques dans ce domaine sont dédiées à l'étude de structures génétiques spatiales à l'équilibre (Epperson 2003), néanmoins l'influence d'événements écologiques et démographiques limités spatialement et temporellement sur la forme de la structure génétique spatiale a été mise en évidence (Epperson et Alvarez-Buylla 1997; Epperson 2000). Ceci est particulièrement vrai pour les espèces dont les processus de régénération sont fortement influencés par des changements soudains et localisés des conditions environnementales ou plus généralement dont la démographie est sujette à des changements locaux et limités dans le temps (Scotti *et al.* soumis).

En matière de gestion, il est nécessaire de connaître l'impact des perturbations des écosystèmes forestiers sur la structure génétique des populations d'arbres. En effet, les changements dans la disponibilité des ressources vitales et de l'environnement physique mènent à une réorganisation des patches perturbés au niveau structurel et fonctionnel (McCarthy 2001).

La déforestation, la fragmentation et l'extraction de bois sous la forme de coupes sélectives peuvent avoir des effets sérieux sur la maintenance à long terme de la diversité génétique et la fitness des plantes (Young *et al.* 1996; Laikre et Ryman 1996). Dans la plupart des cas, l'exploitation à pour conséquence une réduction de la population qui peut entraîner des changements dans le pool local de gènes à travers des mécanismes variés tels que la sélection, le croisement entre consanguins et la dérive (Barnes 1989; Ledig 1992). Bien que ce phénomène soit courant dans les forêts tropicales, on connaît peu ses effets sur la diversité génétique des peuplements. (Bawa 1993; Hamrick 1993; Namkoong *et al.* 1996; Nason *et al.* 1997). Il est pourtant internationalement reconnu que la gestion durable des forêts doit permettre à long terme la maintien de cette diversité (Montréal Process Working Group 1999). Par ailleurs, les différentes modalités d'exploitation entraînent des modes de régénération variables. Connaître la composition et la structure génétique qui en découle est donc primordiale pour une gestion appropriée du peuplement forestier (Uchiyama 2006). Il s'agit bien évidemment d'établir des règles de gestion qui vont permettre de maintenir à la fois la diversité génétique des espèces naturelles et commercialisables et la viabilité économique de l'industrie forestière (Rajora 1999).

Notre étude s'est déroulée dans le cadre du projet « Influence de l'intensité d'exploitation et du degré d'ouverture de la canopée en forêt tropicale humide sur le maintien et la dynamique de la biodiversité ». Ce projet a débuté en 2006 et il est financé par le programme « Biodiversité et gestion forestière » du GIP Ecofor. Il a pour objectif l'étude de la dynamique des peuplements et des traits des espèces ainsi que la définition de règles de gestion durable. Il s'agit en effet d'analyser les conséquences des modalités d'ouverture de la canopée sur la dynamique de la communauté d'arbres, sur la richesse spécifique et sur la diversité génétique intraspécifique ainsi que les caractères écophysologiques permettant d'expliquer les différences de tempérament et de stratégie des espèces. L'étude est effectuée sur le site expérimental de Paracou en Guyane française où des parcelles ont été exploitées en 1986 et 1987 selon des traitements sylvicoles variables et d'intensité croissante.

Dans le cas de notre étude, nous étudions l'impact de l'exploitation en termes de structure et de diversité génétique en utilisant comme modèle biologique *Jacaranda copaia*

(Bignoniaceae). L'espèce étudiée a été choisie pour la grande taille des effectifs de sa population, la dormance limitée de ses graines - qui permet de faire la supposition que la régénération s'est produite à partir des graines d'arbre en âge reproductif au moment de l'exploitation - et pour la disponibilité des marqueurs génétiques hypervariables (mis au point : Jones *et al.* 2003). C'est de plus une espèce à fort potentiel de productivité qui peut être utilisée dans un but commercial (Piotto *et al.* 2003).

J. copaia est un grand arbre de canopée (taille supérieure à 45 mètres) et est classé parmi les espèces caractéristiques des forêts tropicales humides. Sa distribution s'étend de Belize au Brésil et à la Bolivie (Croat 1978). C'est une espèce pionnière héliophile qui nécessite d'importantes ouvertures de la canopée pour sa régénération (Brokaw 1985). Ses graines d'une masse de 2 mg sont produites en grand nombre et dispersées par le vent. Elles ne possèdent aucune dormance et ne constituent pas de banque de graines dans le sol (Dalling *et al.* 1997). Ces caractéristiques impliquent une germination et un établissement des plantules dépendant de la répartition des ouvertures et de leur niveau d'irradiation. (Pearson *et al.* 2002).

Nous avons travaillé sur 4 parcelles, dont une parcelle témoin et trois autres à degré d'exploitation d'intensité croissante. Au cours de l'année 2006 et jusqu'au début de l'année 2007, tous les individus appartenant à cette espèce ont été échantillonnés puis géo référencés.

Pour la caractérisation moléculaire, l'ADN génomique est extrait des échantillons et quatre loci microsatellites (SSR) hypervariables et codominants sont analysés pour chaque arbre.

Du fait de leur abondance et de leur haut niveau de variabilité (taux de mutation 10^{-3} mutation par site par génération : Jarne et Lagoda 1996), ces marqueurs sont bien adaptés à l'étude de la diversité intraspécifique et de la structure génétique (Cottrell *et al.* 2001; Streiff *et al.* 1998). Par ailleurs le fait d'extraire l'information de plusieurs marqueurs nous confère une plus grande résolution et une meilleure puissance statistique (Heywood 1991). Enfin les microsatellites sont généralement sélectivement neutres et ne sont donc pas affectés par les forces sélectives répondants à l'hétérogénéité de l'environnement. La structure génétique que l'on peut observer par leur étude reflète donc uniquement les patterns de recrutement excluant la variabilité environnementale des microsites (Escudero *et al.* 2003) et permet donc de distinguer les causes génétiques de celles environnementales (Nanos *et al.* 2004).

L'étude de Jones *et al.* (2005) met en avant un mode de dispersion relativement limitée des graines avec une distance moyenne de l'arbre mère allant de 40 à 59 mètres. Cette étude montre aussi qu'en milieu naturel et en absence de traitement sylvicole, la structure génétique

spatiale change au cours du stade de vie. En effet, on observe une structure génétique chez les graines et les adultes mais pas chez les subadultes. (Jones *et al.* 2006).

Dans le cas étudié ici, l'exploitation a entraîné l'apparition instantanée de grandes surfaces potentiellement propices à la colonisation par *J. copaia*. Nous avançons l'hypothèse que cette perturbation physique soudaine et de forte intensité du milieu, associée à la dispersion limitée des graines, a pu entraîner des modifications profondes du recrutement et de l'établissement des plantules avec des effets sur le niveau de la diversité génétique et sur sa distribution dans l'espace. La comparaison des zones exploitées et non exploitées nous a permis d'analyser comment les aspects démo-génétiques de la régénération réagissent-ils à cette perturbation et quelles en sont les conséquences sur la diversité et la structure génétique.

Dans un premier temps nous étudierons donc l'influence de l'exploitation en termes de répartition spatiale et de démographie de la population. Nous analyserons ensuite l'éventuelle perte de diversité génétique puis les paramètres propres au système de reproduction et de colonisation de l'espèce. Dans une dernière partie, nous étudierons l'impact de l'exploitation sur la distribution spatiale de la diversité génétique.

MATERIEL ET METHODES

1. Le site d'étude

L'étude a été menée sur le dispositif expérimental de Paracou mis en place en 1984 dans la forêt tropicale primaire à 45 km au nord ouest de Kourou, en Guyane Française (description en détail : Schmitt and Bariteau 1990).

Notre étude se base sur quatre parcelles de 250 m sur 250 m et d'une surface de 6.25 hectares (9 hectares au total en incluant la zone tampon) appartenant au bloc sud du dispositif. La parcelle 11 est une parcelle témoin n'ayant subi aucun traitement sylvicole. Les trois autres parcelles (9, 10, 12) ont subi respectivement trois types de traitement sylvicole d'intensité croissante entre 1986 et 1987 :

- Parcelle 9 (traitement 1) : exploitation de bois d'œuvre selon la méthode traditionnelle. Environ 10 arbres par hectare parmi une cinquantaine d'essences forestières, dont le diamètre mesuré à hauteur de poitrine (DBH) est supérieur à 50 cm.

- Parcelle 10 (traitement 2) : exploitation de bois d'œuvre comme pour le traitement 1, puis éclaircies par dévitalisation d'environ 30 arbres/ha de DBH supérieure à 40 cm appartenant à des essences sans intérêt commercial.

- Parcelle 12 (traitement 3) : exploitation de bois d'œuvre comme pour le traitement 1, prélèvement d'environ 15 arbres/ha pour le bois d'énergie puis éclaircies par dévitalisation d'environ 20 arbres/ha de DBH supérieure à 50 cm appartenant à des essences sans intérêt commercial.

2. Echantillonnage

Nous avons réalisé un échantillonnage exhaustif de tous les *Jacaranda copaia* présents sur les quatre parcelles étudiées. Les échantillons ont été classés en deux cohortes distinctes : les adultes (DBH > 10 cm), présents au moment de l'exploitation et ayant potentiellement participé à la régénération et les juvéniles (DBH < 10cm) issus de la régénération. Une partie de la cohorte des adultes est représentée par des individus qui, au moment de l'exploitation, avaient un DBH inférieur à 10 cm. Au total, 851 individus ont été échantillonnés dont 714 appartenant à la cohorte des juvéniles et 137 à celle des adultes. Seuls les adultes ont été échantillonnés en zone tampon. Pour chaque individu, un prélèvement de feuille ou de cambium a été effectué et stocké dans du silicagel jusqu'à extraction de l'ADN. Des problèmes importants d'amplification de l'ADN nous ont permis de comprendre qu'un stockage de longue durée du matériel végétal à -80°C, plutôt que dans du silicagel et à 4 °C, limitait la quantité d'impuretés dans la solution d'ADN extraite.

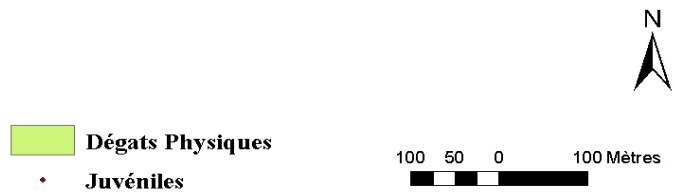
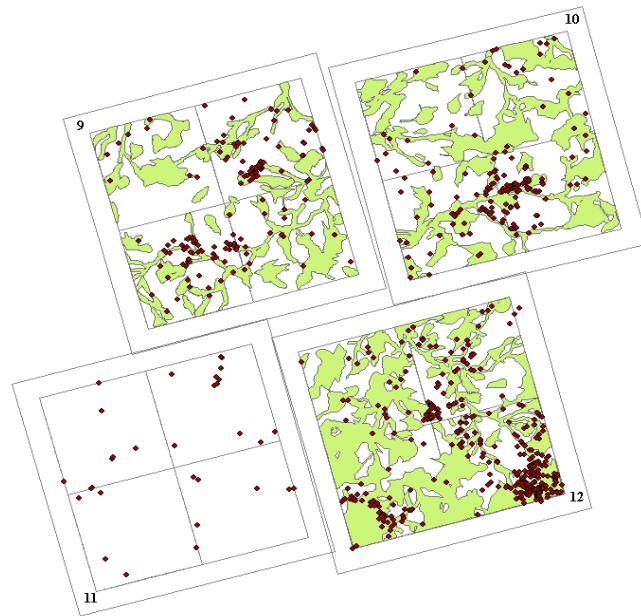
3. Définition des dégâts causés par l'exploitation

a) Définition « physique » (carte 1)

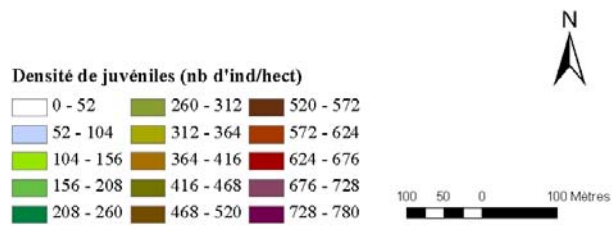
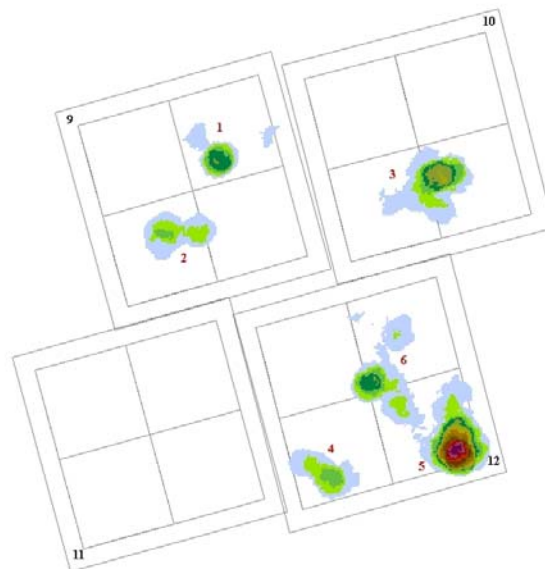
Nous avons défini comme dégâts toutes les zones ayant été perturbées par le traitement sylvicole, selon les cartes produites au moment de l'exploitation. Ceci inclue donc les trouées engendrées par la suppression directe du couvert forestier mais aussi les zones de dégâts alentours dues, entre autre, aux chutes d'arbres ainsi que les pistes de débardage.

b) Définition « démographique » (carte 2)

Par ailleurs, cette définition ne semblant pas suffisante pour intégrer les fortes concentrations d'individus autour des trouées d'exploitation, nous avons introduit une définition « démographique » basée sur la comparaison des densités de juvéniles entre la parcelle témoin et les parcelles exploitées. Ainsi nous avons réalisé un calcul de densité par quadrillage (calcul de densité pour chaque carré de 3 m de côté). La densité « témoin » (issue de la parcelle 11) est de 52 ind/ha. Nous avons ainsi défini principalement 6 zones possédant une densité supérieure à celle-ci. Ces zones appelées « Trouées » ont été superposées aux



Carte 1 Dégâts « physiques » causés par l'exploitation.



Carte 2 Trouées définies sur la base du calcul des densités de juvéniles.

dégâts physiques et les surfaces supplémentaires ont été intégrées et considérées comme faisant partie des dégâts d'exploitations.

Nous avons ainsi une estimation la plus réaliste possible des zones où les conditions du milieu modifiées ont pu entraîner une régénération différente du *Jacaranda copaia*. Celles-ci ont été nommées sous le terme général de « Zones exploitées ».

4. Analyses moléculaires

a) Extraction de l'ADN

L'extraction d'ADN de feuilles ou de cambium a été faite suivant le protocole de Doyle et Doyle (1990). Tous les échantillons d'ADN ont ensuite été testés en amplification par PCR avec la paire d'amorces chloroplastique universelle « HamA » (*trn*). Ceux dont l'amplification n'avait pas marché ont été ré-extraits.

b) Réaction de polymérisation en chaîne (PCR)

Nous avons utilisé pour cette étude quatre des dix marqueurs microsatellites nucléaires identifiés par Jones *et al.* (2003) : JACC 1_1, JACC 2, JACC 21, JACC 22. Les marqueurs ont été sélectionnés sur la base de leur polymorphisme.

La solution de PCR pour chaque marqueur (volume total : 10ul) contenait 200µM de dNTPs, 1 µl de 10X PCR Buffer (ThermoPol Biolabs), 2.5 µM de MgCl₂, 1.25µM de chaque amorce, 0.92µL d'eau, 1µL de Pvp (20%), 0.08µL de *Taq* polymérase (Biolabs) (5U/µL) et 4µL d'ADN (après dilution au 1/20 de l'ADN extrait).

Les PCR ont été réalisées (avec l'aide de Valérie Troispoux et Maurizio Citterio) sur Eppendorf Master Cycler Gradient et sur PCR System 9700 selon les conditions définies par Jones *et al.* (2003) et en utilisant les colorations suivantes : JACC 1_1 Vic, JACC 2 Pet, JACC 21 Med, JACC 22 6Fam.

c) Génotypage

Suite à l'amplification, la totalité des produits PCR de chaque marqueur ont été mélangés entre eux. Un volume de 3.2µL de cette solution a été mélangé à 6.5µL de formamide (Applied Biosystems) et 0.3µL de marqueur de taille GS500LIZ_3130 ; ce mélange a été dénaturé à 94°C pendant 5 minutes, puis conservé sur glace jusqu'au dépôt sur séquenceur ABI 3130xl pour le génotypage. Pour cette détection ont été utilisés des capillaires de 36 cm, le polymère POP7 (Applied Biosystems) et un temps de migration de 20 minutes.

d) Lecture des allèles sur Genemapper

La détection des allèles a été effectuée à l'aide du logiciel GeneMapper 4.0, selon le procédé décrit dans le guide fourni par Applied Biosystems. L'attribution de la taille moléculaire réelle des allèles a demandé une intervention manuelle sur les résultats déterminés automatiquement par l'algorithme du logiciel, à cause de l'apparition non-récurrente mais fréquente de pics « parasites » dans les électrophérogrammes, à un nucléotide d'écart par rapport aux bandes principales. Ces bandes s'ajoutent aux produits de « dérapage » (pris en compte par l'algorithme, et écartés de deux nucléotides de la bande du « vrai » allèle) et correspondent à des fragments d'ADN, produits par la PCR à partir des « vrais » allèles, mais avec une taille moléculaire supérieure d'un nucléotide à la taille de l'allèle. Ce phénomène (« *nontemplated nucleotide addition* », Smith *et al.* 1995) rend incertaine l'identification de la vraie taille des allèles. Pour contourner ce problème, nous avons procédé à une analyse manuelle des profils d'électrophorèse. Dans les cas où les pics de chaque allèle se présentaient à un écart de deux nucléotides, nous avons conclu à l'absence de pics parasites détectables. Le pic plus haut a alors été identifié comme correspondant au « vrai » allèle. Dans les cas où des pics apparaissaient avec un nucléotide d'écart, les pics ont été considérés par paires (vrai allèle plus pic parasite, plus chaque produit de dérapage et son pic parasite) ; le pic de plus petite taille moléculaire de la paire de pics plus hauts a alors été identifié comme correspondant au vrai allèle (figure 1).

5. Analyse des données

Les échantillons ont été classés en 3 groupes appelés « cohortes » : les Adultes (« AD », $N = 133$), les juvéniles présents dans les zones exploitées (comme définis en 4) (« IN », $N = 564$) et ceux présents à l'extérieur (« OUT », $N = 127$). (voir carte 3)

a) Les différentes échelles d'analyse

- Analyse en fonction de la parcelle et de la cohorte.

Les différentes analyses ont pour but la comparaison des 3 cohortes définies ci-dessus. Pour certaines analyses, nous avons pris en compte l'ensemble des parcelles alors que pour d'autres nous effectuons un découpage par parcelle pour détecter un effet du degré de l'exploitation ou pour vérifier l'occurrence d'un processus dans chacune des parcelles. Les « degrés d'exploitation » sont donc assimilables aux parcelles : Parcelle 9 (faible), Parcelle 10 (moyen), Parcelle 12 (fort), Parcelle 11 (témoin).

- Analyse en fonction de l'entité « Trouée ».

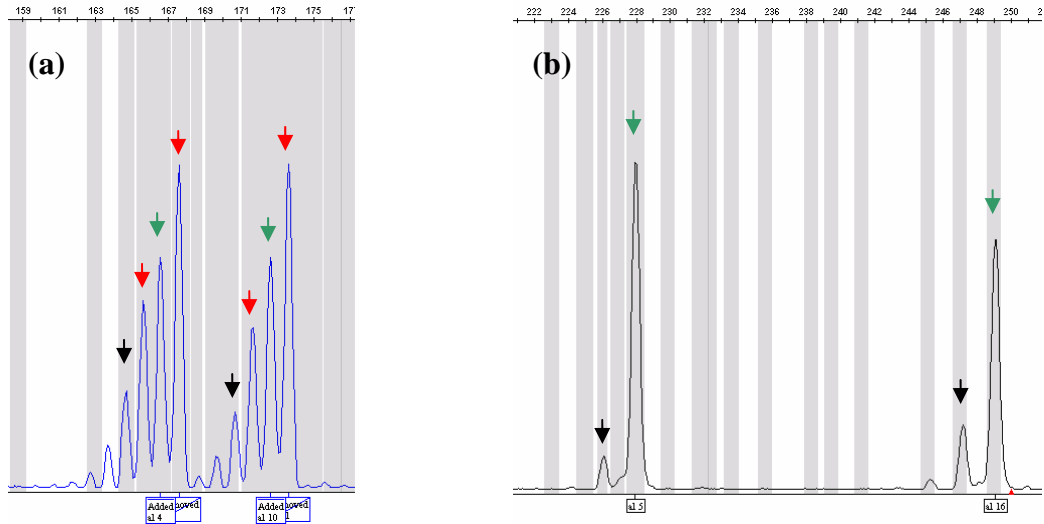
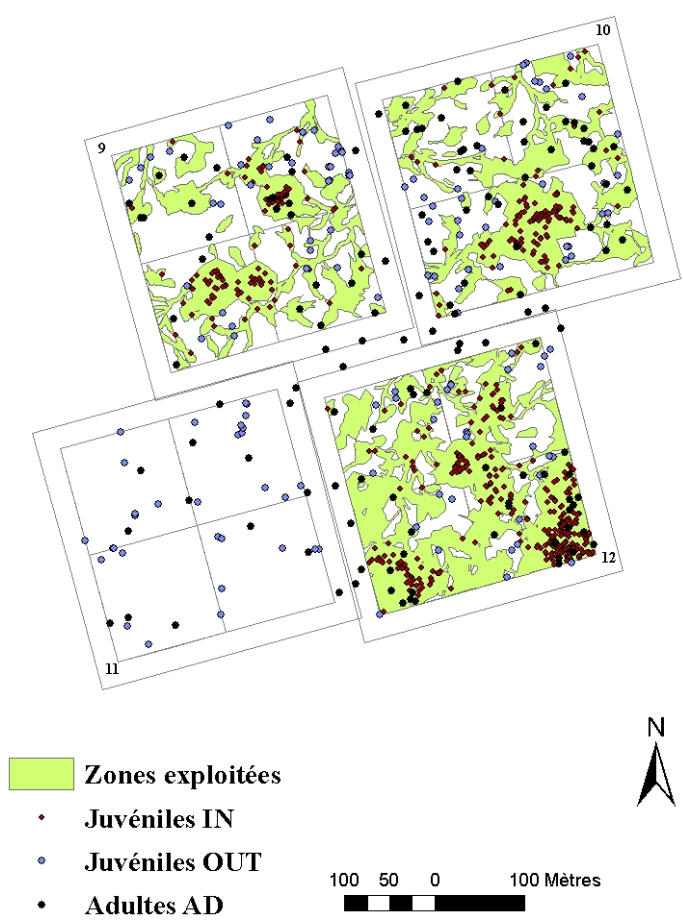


Fig.1 Electrophérogammes de marqueurs microsatellites. Les pics correspondants aux vrais allèles sont indiqués par une flèche verte. (a) Exemple d'allèles qui présentent des pics de dérapage (flèches noires) et des pics parasites (flèches rouges) (b) Exemple d'allèles qui ne montrent que des bandes de dérapage (flèches noires).



Carte 3 Zones exploitées et répartition des échantillons sur l'ensemble des quatre parcelles.

Pour les parties Résultats *III(1)*, *III(2b)* et *IV (2)* nous n'avons utilisé que les 6 trouées définies sur la base des densités de juvéniles (voir « Définition des dégâts causés par l'exploitation »). En effet la complexité en terme de taille et de distribution de la totalité des dégâts dus à l'exploitation ne nous aurait pas permis de mener à bien cette partie de l'étude.

Pour l'analyse de différenciation entre adultes et juvéniles en fonction de la distance, nous comparons les juvéniles qui sont présents dans les 6 entités « trouées » avec les adultes présents dans une zone de 0 à 50 mètres, de 50 à 100 mètres et de 100 à 300 mètres par rapport à la trouée. Ces zones ont été délimitées par création de zones tampons autour de chaque individu juvénile et fusion de celles-ci au sein de chaque entité (carte 4)

b) Cartographie

Le travail de cartographie, la définition des dégâts d'ordre biologiques, l'information sur le positionnement des juvéniles (IN ou OUT) et la création de zones tampons ont été réalisés à l'aide du logiciel Arc Gis 9.1 et grâce à la collaboration d'Audrey Jolivot.

c) Estimation de la diversité génétique

La diversité génétique de Nei (1973) (H_e ; analogue de l'indice de diversité de Simpson, appliqué à la diversité des allèles), le taux d'hétérozygotes observé (H_o), la richesse allélique (N_a) et le nombre efficace d'allèles ($N_e = 1 / (1 - H_e)$) ainsi que le nombre d'allèles « privés » (i.e. présents chez une seule cohorte) ont été calculés sur le logiciel GENALEX 6.0 (Peakall et Smouse 2006).

Les tests de χ^2 de comparaison de diversités de Nei, ont été réalisés avec les outils statistiques de base de la plateforme R (<http://www.R-project.org>).

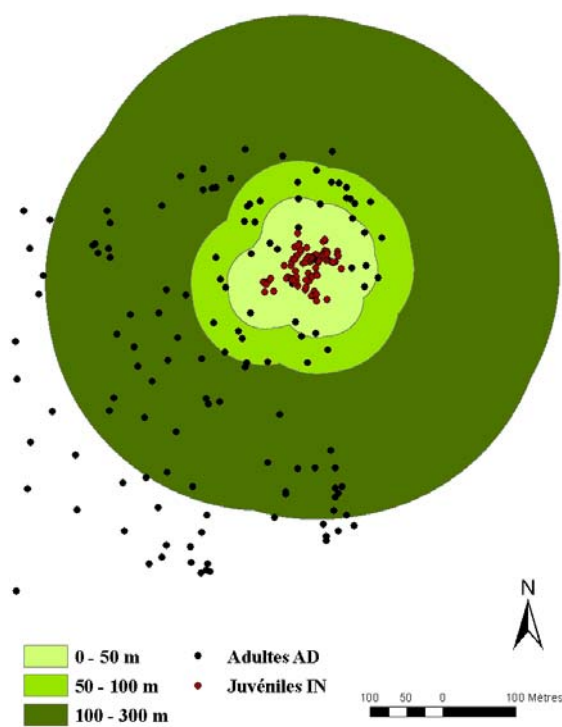
Pour l'analyse des facteurs influençant la diversité génétique (Résultat *III(1)*), nous avons utilisé la méthode de raréfaction définie par Petit et al (1998). Cette méthode permet de standardiser les estimations de la richesse allélique tirées de plusieurs populations ou échantillons de taille différentes. Nous l'utilisons donc pour évaluer l'effet des facteurs démographiques, autres que l'effectif des échantillons considérés, sur la diversité génétique. La richesse allélique par raréfaction a été calculée sur le logiciel RAREFAC (Petit et al, 1998)

d) Intervalles de confiance de la diversité génétique H_e

Les IC à 95% ont été calculés selon la méthode Grundmann et al (2001):

$$\text{Variance : } \sigma^2 = 4/n [\sum \pi_j^3 - (\sum \pi_j^2)^2]$$

$$\text{IC 95\%} = 2\sqrt{\sigma^2}$$



Carte 4 Présentation de la méthode utilisée pour définir les zones périphériques autour de chaque entité « Trouée ».

e) Différenciation entre cohortes ou entre sous-populations

Le test de différenciation est basé sur les fréquences alléliques absolues des « populations » comparées et consiste en une estimation de la P-value du test exact de Fisher comme décrit par Raymond and Rousset (1995) pour chaque locus. Une valeur de P-value inférieure au seuil $\alpha = 0.05$ indique un écart significatif de l'hypothèse nulle.

Pour les différenciations prenant en compte les quatre loci en même temps (test *multi-locus*), nous utilisons en fait la combinaison des P-values résultantes du test de Fisher pour chaque locus selon le calcul suivant :

$$-2 \sum (\text{Log (P-value)})$$

Le résultat suit une loi du χ^2 à $2 N$ degrés de liberté où N est le nombre de termes sommés.

Ces calculs ont été réalisés sur GENEPOP 1.2 (<http://wbiomed.curtin.edu.au/genepop/>).

f) Déséquilibre génotypique

Ce paramètre mesure l'association des allèles dans des paires de loci, sous l'hypothèse nulle d'absence d'association préférentielle entre les allèles. Un écart à l'hypothèse nulle indique une structuration génétique non aléatoire de la population.

Le déséquilibre génotypique a été testé selon la même méthode que pour la différenciation entre populations. Le résultat du test est la P-value associé au test exact de Fisher sur les tables de contingence créés pour chaque paire de loci et utilisant la chaîne de Markov (Guo et Thompson 1992). Une valeur de P-value inférieure au seuil $\alpha = 0.05$ indique un écart significatif de l'hypothèse nulle.

Ces calculs ont été réalisés sur GENEPOP 1.2 (<http://wbiomed.curtin.edu.au/genepop/>)

g) Coefficient d'inbreeding (F_{IS})

Les F_{IS} sont calculés selon la méthode de Weir et Cockerham (1984). Les P-value associées sont issues du test de probabilité « exact HW test » (Haldane 1954) qui mesure l'écart de la valeur à 0. Les valeurs positives significatives indiquent la présence de croisements entre consanguins (excès d'homozygotes) tandis que les valeurs négatives indiquent un excès d'hétérozygotes (croisement préférentiel entre individus non apparentés). Ces calculs ont été réalisés à l'aide du logiciel GENEPOP 1.2 (<http://wbiomed.curtin.edu.au/genepop/>).

h) Structure génétique spatiale

Nous avons utilisé la méthode de l'autocorrélation spatiale. L'autocorrélation génétique spatiale (Sokal et Oden, 1978) appliquée aux données génétiques mesure la corrélation allélique ou génotypique entre des individus séparés par des distances définies. Une autocorrélation positive et significative implique que des individus dans une classe de

distance donnée soient plus similaires génétiquement que l'attendu sous une distribution aléatoire des génotypes dans l'espace (Ennos 2001).

Le coefficient de parenté r de Ritland, est compris entre -1 et 1 et a une moyenne de 0 quand il n'y a pas d'autocorrélation. Les autocorrélogrammes ont été réalisés sous le logiciel GENALEX 6 (Peakall et Smouse 2005; voir Smouse et Peakall 1999 et Peakall *et al.* 2003 pour une description détaillée).

Le coefficient F_{IJ} définis par Loiselle *et al.* (1995) est aussi calculé et les autocorrélogrammes correspondants sont réalisés sur le logiciel SPAGEDI 1.2 (Hardy et Vekemans 2002).

Ce coefficient de parenté nous permet de prendre en compte, dans le calcul de la proximité génétique, une population de référence. Nous pouvons donc évaluer la structure observée chez les juvéniles, relativement à celle des adultes.

Dans les deux cas (coefficient de parenté r ou F_{IJ}), la significativité statistique est testée par des permutations (1000 répliques) déterminant l'enveloppe neutre (E), qui correspond à l'intervalle des valeurs observées de la statistique non significativement différentes de zéro. Pour les autocorrélogrammes réalisés avec la statistique r de Ritland, l'intervalle de confiance à 95% de la valeur observée a été généré par bootstrap (1000 répliques).

RESULTATS

1. Démographie de la régénération

La définition des cohortes, et plus précisément des tiges juvéniles issues d'une régénération influencée par l'exploitation, a demandé un travail préliminaire sur la cartographie du processus démographique. En effet, la variabilité de la dynamique démographique des juvéniles de *J. copaia* ne paraît pas suivre les contours des zones cartographiées après exploitation (voir Matériel et Méthodes « *définition physique* »). Le calcul par quadrillage des densités de tiges nous a donc permis de définir des zones où la densité est supérieure à celle de la zone témoin (i.e. $d > 52$ ind/ha ; voir Matériel et Méthodes « *définition biologique* »).

La superposition incomplète de ces zones avec les zones de dégâts physiques cartographiés se présente sous deux aspects.

- Certaines surfaces exploitées n'ont pas une densité de tiges issues de la régénération supérieure à celle de la zone témoin.
- Certaines surfaces non exploitées ont une densité supérieure à celle de la zone témoin. (Celles-ci ont été incluses aux zones exploitées).

La surface globale des zones exploitées comprend donc à la suite de cette analyse les surfaces définies comme « dégâts » dans la cartographie effectuée lors de l'exploitation ainsi que les surfaces hors dégâts, mais où la densité de juvéniles de *J. copaia* est supérieure à celle de la parcelle témoin.

La distribution et la densité de tiges adultes et issues de la régénération ont été comparées dans les différentes parcelles et entre zones exploitées et non exploitées. Les résultats de cette analyse sont présentés dans le tableau 1.

Les densités de juvéniles dans les zones exploitées sont plus fortes qu'en dehors de celles-ci, elles sont proches entre les parcelles 9 et 10 (exploitation faible et moyenne) et maximales dans la parcelle 12 (forte exploitation). La densité de juvéniles hors zones d'exploitation montre des différences entre parcelles et elle atteint son minimum dans la parcelle 11. Elle n'est pas corrélée à la densité d'adultes qui est maximale dans la parcelle 10 et minimale dans la parcelle 11.

2. Diversité génétique

Le premier niveau d'analyse concerne l'état général de la diversité génétique. La comparaison des niveaux de diversité entre cohortes et entre les niveaux d'exploitation au sein de chaque cohorte permet d'obtenir un aperçu des éventuels changements de taille efficace de la population.

a) Description générale des données moléculaires

Le génotypage de l'ensemble des individus a permis de mettre en évidence les caractéristiques de polymorphisme des loci utilisés (tableau 2). Les quatre loci sont polymorphes pour chacune des trois cohortes considérées. Le locus JACC 1_1 est le moins polymorphe, avec une valeur de diversité génétique largement inférieure aux autres marqueurs. Le locus JACC 2 est le plus diversifié en termes de richesse allélique et de diversité de Nei (H_e). Les trois cohortes ne montrent pas de différences significatives de diversité génétique (H_e) mais la richesse allélique est maximale chez les juvéniles en zones exploitées. Les intervalles de confiance des estimations de H_e montrent que les fluctuations des valeurs de H_e ne sont pas significatives.

C'est chez les juvéniles en zones exploitées que l'on trouve la plus grande proportion d'allèles absents chez les deux autres cohortes (tableau 3). C'est aussi dans ce groupe qu'il y a le plus grand nombre d'allèles privés. Ceux-ci sont représentés en faible fréquence (tableau 4).

Tab.1 Proportion des surfaces exploitées (trouées), densités et nombre d'individus dans chaque parcelle.

	Surface (%)		Densité (ind/hect)			Nombre d'individus		
	Trouées	Hors Trouées	Ad	Out	In	Ad	Out	In
Parcelle 11	0	100	1,8	5	0	11	31	0
Parcelle 9	39,6	60,4	3,9	9,8	45,9	21	37	113
Parcelle 10	46,5	53,5	6,7	10,5	43,1	42	35	125
Parcelle 12	68,4	31,6	5,8	14,7	80,7	36	29	344

« Ad » adultes ; « Out » juvéniles hors zones d'exploitation ; « In » juvéniles en zones d'exploitation.

Tab.2 Statistiques génétiques des 3 groupes étudiés sur l'ensemble des 4 parcelles.

Locus	AD						OUT						IN					
	N	N _a	N _e	H _o	H _e	IC _{95%}	N	N _a	N _e	H _o	H _e	IC _{95%}	N	N _a	N _e	H _o	H _e	IC _{95%}
JACC 1_1	131	11	1,4	0,24	0,26	0,102	125	7	1,3	0,22	0,20	0,096	541	12	1,2	0,17	0,17	0,044
JACC 2	112	34	22,7	0,86	0,96	0,008	85	29	17,0	0,79	0,94	0,015	407	39	17,3	0,87	0,94	0,006
JACC 21	114	12	2,9	0,55	0,65	0,083	113	13	2,8	0,42	0,65	0,080	516	16	2,7	0,56	0,63	0,038
JACC 22	118	12	4,9	0,76	0,79	0,045	112	13	4,7	0,79	0,79	0,046	529	23	6,0	0,84	0,83	0,017
Total	133	69	31,8	0,59	0,65	-	127	62	25,8	0,53	0,62	-	564	90	27,2	0,59	0,62	-

« AD » adultes ; « OUT » juvéniles hors zones d'exploitation ; « IN » juvéniles en zones d'exploitation.

N : Nombre d'individus, N_a : Richesse allélique, N_e : Nombre efficace d'allèles, H_o : Taux d'hétérozygotes observé, H_e : Taux d'hétérozygotes attendu ou diversité génétique de Nei, IC 95% : Intervalle de confiance à 95% de H_e.

Tab.3 Nombre d'allèles et pourcentages d'allèles non partagés entre deux cohortes.

	Ad	Out	In
Nombre d'allèles	69	62	90
Allèles absents chez (%) :			
Ad	-	15	27
Out	23	-	34
In	6	3	-

« Ad » adultes ; « Out » juvéniles hors zones d'exploitation ; « In » juvéniles en zones d'exploitation.

Tab.4 Nombre d'allèles privés dans chaque groupe.

	Nombre d'allèles	Fréquence
Ad	3	0,004
Out	1	0,006
In	17	0,001 à 0,01

« Ad » adultes ; « Out » juvéniles hors zones d'exploitation ; « In » juvéniles en zones d'exploitation.

b) Diversité génétique des cohortes en fonction du degré d'exploitation

Nous avons évalué ici l'effet du degré d'exploitation sur la diversité génétique, en croisant le classement par cohorte et par degré d'exploitation. Les résultats montrent qu'au sein des trois cohortes et pour chaque locus, il n'y a pas d'influence de la parcelle (donc du niveau d'exploitation) sur la diversité génétique (tableau 5 et figure 2).

3. Système de reproduction

Plusieurs outils de génétique statistique ont été utilisés pour appréhender l'impact de la régénération en conditions perturbées et non perturbées sur la distribution de la diversité génétique. Ces effets peuvent apparaître par le biais de l'interaction entre le système de reproduction (qui comprend la distance de pollinisation et de dissémination, le degré d'autofécondation et de croisement entre consanguins, l'éventuelle pression sélective contre les allèles délétères récessifs en phase post-zygotique) et les paramètres démographiques (tels que le taux de croissance, la taille démographique de la population, les effets d'éclaircissement dépendants de la densité).

a) Facteurs influençant la diversité génétique

Une analyse plus fine de la diversité génétique dans les zones exploitées et non exploitées a permis d'identifier les facteurs démo-génétiques qui en déterminent la répartition.

La richesse allélique non raréfiée augmente avec la surface de trouée (figure 3). En effet, le nombre de juvéniles est corrélé à la surface ($R^2 = 0.69$) et son augmentation entraîne une augmentation de la richesse allélique ($R^2 = 0.84$). L'estimation de la richesse allélique obtenue par la méthode de raréfaction permet ici de confirmer le fait que l'augmentation d'effectif est bien le seul facteur influençant la richesse dans ce modèle puisque si l'on standardise l'estimation de la richesse allélique des différentes trouées à des effectif égaux, la richesse ne varie plus ($R^2 = 0.02$; figure 3). L'augmentation du nombre d'allèles, observée avec l'augmentation de la taille démographique des groupes de juvéniles, n'est donc pas différente de l'attendu pour un tirage aléatoire d'allèles dans une population de taille croissante, mais issue d'un même *pool* génétique.

Le nombre de juvéniles présents dans les trouées est corrélé au nombre d'adultes dans la zone 0-50 m ($R^2 = 0.72$). De ce fait, on peut observer (figure 4) que la richesse allélique des juvéniles à l'intérieur des trouées est corrélée au nombre d'adultes présents dans la zone tampon de 50 mètres ($R^2 = 0.793$). Le fait qu'après raréfaction cette corrélation soit quasi-nulle indique qu'il n'y a pas d'influence réelle du nombre d'adultes sur la richesse allélique.

Tab.5 Diversité de Nei en fonction de la parcelle et de cohorte considérée pour chaque locus (les valeurs de P-value sont le résultat du test de χ^2).

Parcelle		9	10	12	11	P-value
JACC 1_1	Ad	0,34	0,31	0,23	0,00	0,073
	Out	0,11	0,24	0,20	0,26	0,435
	In	0,15	0,14	0,18	-	0,514
JACC 2	Ad	0,94	0,95	0,93	0,84	0,848
	Out	0,92	0,94	0,91	0,88	0,932
	In	0,90	0,93	0,93	-	0,639
JACC 21	Ad	0,77	0,61	0,62	0,50	0,417
	Out	0,59	0,57	0,64	0,72	0,672
	In	0,66	0,54	0,65	-	0,098
JACC 22	Ad	0,81	0,74	0,79	0,78	0,915
	Out	0,77	0,78	0,75	0,78	0,994
	In	0,83	0,80	0,82	-	0,818

* P < 0.05 ; ** P < 0.01 ; *** P < 0.001.

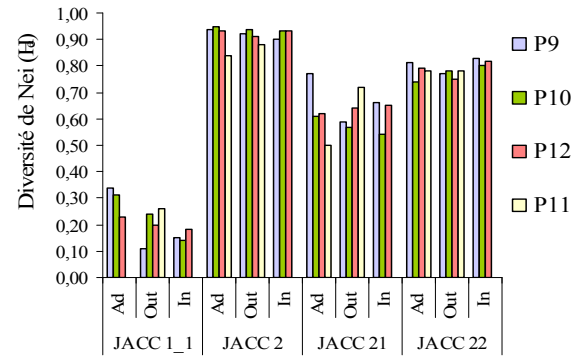


Fig.2 Diversité de Nei en fonction de la parcelle et de la cohorte considérée pour chaque locus. P9 parcelle 9 ; P10 parcelle 10 ; P11 parcelle 11 ; P12 parcelle 12.

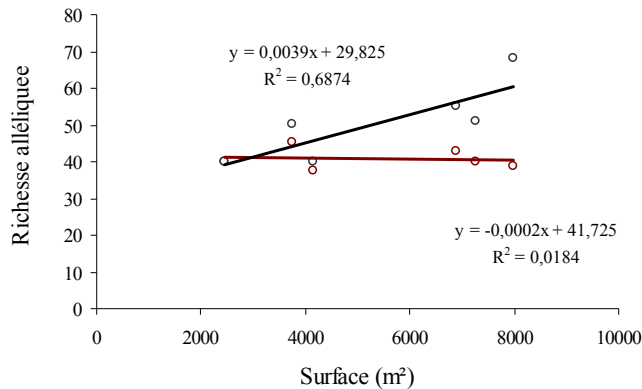


Fig.3 Evolution de la richesse allélique en fonction de la surface des trouées avec ou sans méthode de raréfaction.

R(g) : richesse allélique raréfiée, Na : richesse allélique

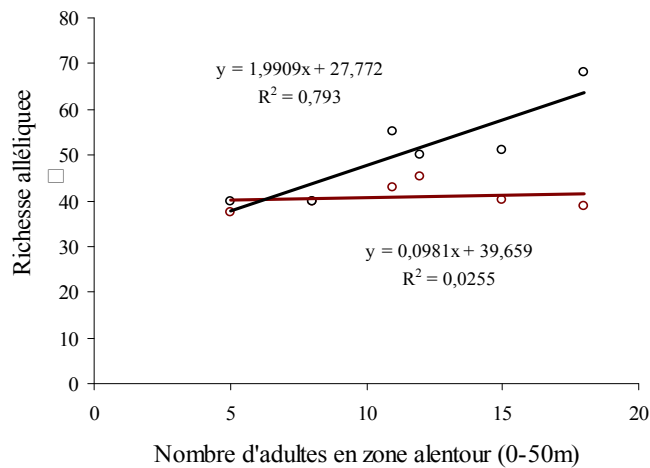


Fig.4 Evolution de la richesse allélique totale des juvéniles en trouées en fonction du nombre d'adultes en zone alentour (0-50m) avec ou sans méthode de raréfaction.

R(g) : richesse allélique raréfiée, Na : richesse allélique.

Les observations formulées ci-dessus à propos des relations entre richesse allélique et taille démographique peuvent être reprises ici.

On a ensuite testé si la plus forte richesse allélique des trouées à grands effectifs entraînait une augmentation de la diversité génétique de Nei. Une corrélation positive impliquerait que l'augmentation des effectifs soit accompagnée par l'apparition de nouveaux allèles à des fortes fréquences, alors que les allèles à faible fréquence ont très peu d'influence sur la diversité génétique de Nei. Celle-ci est indépendante du nombre de juvéniles présents dans la trouée (figure 5). En effet le test du χ^2 n'indique aucune différence significative de diversité entre les différentes trouées et pour chaque locus. Cela sous-entend que les allèles qui apparaissent avec l'augmentation de l'effectif des trouées sont en fréquence relativement faible. L'augmentation du nombre d'allèles avec l'augmentation de la taille démographique est donc due à la contribution occasionnelle de parents additionnels, soit par graine soit par pollinisation d'origine extérieure des arbres mères.

b) Coefficients de consanguinité

i) Le calcul de ce coefficient nous a permis d'analyser le système de croisement et, indirectement, la distribution des allèles dans l'espace et apporte un élément supplémentaire à la caractérisation du système de reproduction présent chez cette espèce en conditions de régénération rapide. On a effectué cette analyse en croisant le classement par cohorte et par degré d'exploitation.

On remarque que dans les parcelles exploitées, sur douze estimations de F_{IS} par cohorte au total, il n'y a que 2 valeurs positives et significatives de F_{IS} chez les adultes et 3 chez les juvéniles hors zones exploitées alors qu'il y en a 6 chez les juvéniles présents dans les zones exploitées (tableau 6) Globalement, on observe deux F_{IS} sur quinze significatifs chez les adultes, 5 sur 16 chez les juvéniles hors trouée, et 6 sur 12 en trouée, soit 13%, 31% et 50% respectivement. Le degré de consanguinité des juvéniles en zones exploitées apparaît donc plus fort que dans la génération de leurs parents potentiels et chez les juvéniles issus de la régénération en zone non exploitée. Toutefois, ces résultats ne permettent pas de déterminer quelle est la cause de ces changements de structure reproductive

ii) Il est possible que ce résultat soit la conséquence d'un effet Wahlund qui résulte d'un échantillonnage de plusieurs « sous-populations », et qui produit un écart « artificiel » de l'équilibre d'Hardy-Weinberg dans la population globale, accompagné par une situation d'équilibre dans les sous-populations. Dans le cas de notre étude, ces sous-populations correspondraient aux différentes trouées d'exploitation et cet effet indiquerait donc une

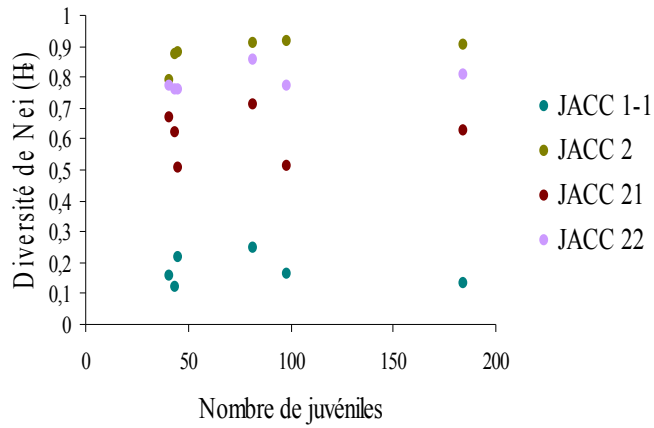


Fig.5 Evolution, pour chaque marqueur, de la diversité génétique de Nei (He) des juvéniles en trouées en fonction du nombre de juvéniles présents dans la trouée.

Tab.6 Coefficients d'inbreeding (F_{IS}) calculés pour chaque locus et chaque parcelle.

	AD				OUT				IN			
	P ₁₁	P ₉	P ₁₀	P ₁₂	P ₁₁	P ₉	P ₁₀	P ₁₂	P ₁₁	P ₉	P ₁₀	P ₁₂
JACC 1-1	-	0,105	0,102	-0,069	-0,099	-0,026	-0,078	-0,084	-	0,022	0,072	-0,016
JACC 2	0,250	0,093	0,108	0,087	0,300 **	0,092	0,080 *	0,191	-	0,099 ***	0,071 **	0,053 ***
JACC 21	-0,186	-0,028	0,343 ***	0,178 **	0,550 ***	0,465 ***	0,211	0,080	-	0,104 **	0,197 **	0,087
JACC 22	0,182	-0,213	0,085	0,123	-0,075	0,047	-0,066	0,034 *	-	0,011	-0,065	0,008 ***

« Ad » adultes ; « Out » juvéniles hors zones d'exploitation ; « In » juvéniles en zones d'exploitation.

*P < 0.05 ; ** P < 0.01 ; *** P < 0.001.

répartition non aléatoire des génotypes au sein de chaque parcelle chez les juvéniles en zones exploitées. Pour déterminer si l'effet Wahlund est présent dans notre échantillon, nous avons calculé le coefficient d'*inbreeding* (F_{IS}) dans chaque trouée d'exploitation.

Le tableau 7 montre qu'il y a un locus sur quatre par trouée pour lequel on trouve un excès significatif d'homozygotes (mis à part pour la trouée n°5). Notons que pour l'analyse précédente, on a 2 locus par parcelle qui montrent un excès d'homozygotes. Globalement, les loci pour lesquels on observe un F_{IS} significatif dans les sous-populations correspondent aux loci qui présentent un excès d'homozygotes pour l'une ou l'autre des parcelles exploitées, dans la cohorte des juvéniles en trouée (tableau 6). Ces résultats ne permettent pas d'exclure l'une ou l'autre des deux hypothèses (effet Wahlund ou vraie consanguinité) mais indiquent peut être la présence des deux phénomènes. Nous ne sommes pas en mesure de définir un découpage des deux autres cohortes qui permettrait de tester la présence de l'effet Wahlund, car la distribution des adultes et des juvéniles hors trouée est continue et toute répartition en groupes de ces individus serait artificielle. La comparaison des effets relatifs de la consanguinité et de la divergence entre sous-populations entre cohortes n'est donc pas possible.

c) Déséquilibres de liaison

Dans la même démarche que pour le coefficient de consanguinité on a testé, par le calcul des déséquilibres génotypiques, l'association préférentielle d'allèles par paire de loci, qui permet de détecter la surreprésentation éventuelle de groupes d'individus issus de gamètes apparentés.

On observe un nombre croissant de déséquilibres de liaison chez les juvéniles en fonction du degré d'exploitation, de la parcelle témoin (0 déséquilibres) à la parcelle 12 (4 déséquilibres). En revanche, aucun déséquilibre n'a été observé chez les adultes (tableau 8). Cela sous-entend la présence de génotypes multi-locus surreprésentés chez la régénération après exploitation, alors qu'un tel écart de l'équilibre est absent dans la cohorte adulte. On peut observer que le nombre de paires de loci en déséquilibre croît avec la proportion de juvéniles issus de la régénération en milieu perturbé (voir tableau 1). Cependant, les effectifs augmentent également avec le degré d'exploitation, et on peut soupçonner que cela confère une puissance plus élevée au test statistique. Les effets de l'effectif et de la proportion de juvéniles en trouée ne pouvant pas être démêlés, on ne peut pas attribuer l'augmentation du déséquilibre exclusivement aux changements éventuels dans la structure des sous-populations.

Tab.7 Coefficients d'inbreeding (F_{IS}) calculés pour chaque locus et chaque trouée d'exploitation.

Locus	Trouées d'exploitation					
	1	2	3	4	5	6
JACC 1_1	-0,030	-0,045	0,079	-0,070	0,045	-0,042
JACC 2	0,055	0,032	0,018 *	0,045	0,037	0,024 *
JACC 21	0,013 *	0,088 *	0,147	-0,090	0,085	0,055
JACC 22	-0,036	-0,159	-0,083	0,215 *	-0,078 *	-0,028

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Tab.8 Déséquilibres de liaison significatifs chez les juvéniles (en trouées et hors trouées) au sein des quatre parcelles.

	Locus 1	Locus 2	P-Value
Parcelle 9	JACC 21	JACC 22	0,003 **
Parcelle 10	JACC 1_1	JACC 21	0,000 ***
	JACC 2	JACC 21	0,000 ***
Parcelle 12	JACC 1_1	JACC 2	0,000 ***
	JACC 1_1	JACC 22	0,000 ***
	JACC 2	JACC 22	0,029 *
	JACC 21	JACC 22	0,003 **

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

4. Structure génétique spatiale

a) Différenciation génétique

Si les propriétés démo-génétiques de la régénération sont différentes entre les cohortes issues de la régénération naturelle et après exploitation, la combinaison des différences de densité de tiges et de contribution génétique à la régénération peut entraîner une différenciation des juvéniles présents dans les trouées d'exploitation par rapport aux deux autres cohortes (adultes et juvéniles hors trouées d'exploitation). On a testé l'effet de l'intensité d'exploitation en découpant l'analyse par parcelle. On remarque (tableau 9) que les juvéniles en zones exploitées et les adultes sont significativement différenciés dans chaque parcelle alors que les juvéniles en dehors de ces zones ne se différencient pas des adultes. Pour les parcelles 10 et 12, les juvéniles en zones d'exploitation se différencient aussi des juvéniles hors zones d'exploitation.

b) Différenciation génétique en fonction de la distance Adultes-Juvéniles

La contribution des arbres adultes à la régénération en trouée a été étudiée en fonction de la distance des parents potentiels à la trouée à travers l'analyse de la différenciation génétique entre adultes et juvéniles. On constate (tableau 10) un gradient croissant de différenciation entre juvéniles et adultes en fonction de la distance des adultes à la trouée, quand les adultes sont regroupés en trois classes de distance (0-50 m, 50-100 m et 100-300 m de la trouée). En effet, dans la plupart des cas, les juvéniles ne se différencient pas des adultes présents dans la zone de 0 à 50 mètres (20 valeurs de P-value non significatives sur 24 possibles). On observe de nombreux cas pour lesquels les juvéniles ne se différencient pas des adultes présents dans la zone de 50 à 100 mètres (12 valeurs non significatives) et seulement quelques comparaisons pour lesquelles les juvéniles ne se différencient pas des adultes présents dans la zone de 100 à 300 mètres (6 valeurs non significatives). Il y a donc une relation de proximité génétique globalement plus forte entre juvéniles et adultes proches géographiquement. Les adultes plus proches d'une trouée seraient donc les parents plus probables des juvéniles issus de la régénération après perturbation. Pour les mêmes raisons que pour l'analyse de l'effet Wahlund, il n'est pas possible de reproduire la même analyse sur les juvéniles hors trouée et de comparer, avec les méthodes appliquées ici, les relations entre distance géographique et différenciation pour les deux cohortes de juvéniles.

c) Autocorrélation spatiale

La corrélation entre la distance génétique entre individus, en fonction de leurs génotypes multi-locus, et la distance qui les sépare dans l'espace a été analysée par autocorrélation. En

Tab.9 Différenciation génique entre adultes, juvéniles en trouées et juvéniles hors trouées au sein des trois parcelles exploitées.

		Chi2	df	P-value
Parcelle 9	Ad/In	24,02	8	0,002 **
	Ad/Out	13,73	8	0,089
	In/Out	9,76	8	0,282
Parcelle 10	Ad/In	Infinity	8	0,000 ***
	Ad/Out	7,20	8	0,516
	In/Out	24,15	8	0,002 **
Parcelle 12	Ad/In	15,55	8	0,049 *
	Ad/Out	10,41	8	0,238
	In/Out	18,58	8	0,017 *

« Ad » adultes ; « Out » juvéniles hors zones d'exploitation ; « In » juvéniles en zones d'exploitation.
* P < 0.05 ; ** P < 0.01 ; *** P < 0.001.

Tab.10 Différenciation entre juvéniles présents dans les trouées et adultes présents dans les zones périphériques (les valeurs présentées sont les P-values issues du test exact de Fisher).

Trouées (T)	Zone alentour (Za)	Effectifs		Locus				Total
		Juveniles (T)	Adultes (Za)	JACC 1_1	JACC 2	JACC 21	JACC 22	
1	0-50		5	0,154	0,429	0,013 *	0,412	0,044 *
	50-100	44	12	0,131	0,003 **	0,034 *	0,017 *	0,000 ***
	100-300		61	0,074	0,000 ***	0,000 ***	0,000 ***	0,000 ***
2	0-50		8	0,223	0,028 *	0,235	0,744	0,091
	50-100	41	7	0,523	0,000 ***	0,032 *	0,321	0,001 *
	100-300		58	0,260	0,002 **	0,000 ***	0,016 *	0,000 ***
3	0-50		15	0,065	0,000 ***	0,230	0,073	0,000 ***
	50-100	98	28	0,010 *	0,002 **	0,130	0,000 ***	0,000 ***
	100-300		50	0,003 **	0,008 **	0,003 *	0,012 *	0,000 ***
4	0-50		12	0,299	0,936	0,451	0,624	0,749
	50-100	45	6	0,245	0,005 **	0,215	0,115	0,008 **
	100-300		50	0,373	0,001 **	0,036 *	0,054	0,000 ***
5	0-50		11	0,580	0,667	0,119	0,972	0,624
	50-100	82	23	0,002 **	0,015 *	0,184	0,268	0,001 **
	100-300		68	0,005 **	0,000 ***	0,024 *	0,140	0,000 ***
6	0-50		18	0,409	0,194	0,023 *	0,729	0,104
	50-100	184	2	1,000	0,060	0,001 **	0,403	0,007 **
	100-300		49	0,002 **	0,000 ***	0,025 *	0,697	0,000 ***

* P < 0.05 ; ** P < 0.01 ; *** P < 0.001.

effet, une fois la différenciation testée, il convenait d'analyser la structure spatiale propre à chaque cohorte et de comparer les résultats de cette analyse avec les résultats obtenus concernant le système de reproduction. Les techniques d'autocorrélation permettent d'effectuer une analyse de la structuration spatiale de la diversité génétique. Celle-ci dépend du système de reproduction et de dissémination et de l'accumulation des effets de processus de dispersion sur plusieurs générations. L'autocorrélation permet également d'évaluer la taille des « voisinages génétiques », c'est-à-dire l'échelle spatiale à l'intérieur de laquelle les individus géographiquement proches sont plus proches génétiquement que par distribution aléatoire des génotypes dans l'espace.

On observe (figure 6) une autocorrélation positive chez les adultes pour la classe de distance 0-50 mètres, ce qui indique que le peuplement adulte est spatialement structuré par groupes d'individus génétiquement proches. Aucune autocorrélation n'est observée chez les juvéniles situés hors des zones exploitées. Il y a donc un effacement, chez les juvéniles pré-reproductifs, de la structure observée chez les parents. En revanche, à l'intérieur de zones perturbées, on observe un autocorrélogramme caractéristique d'une structure en agrégats, avec passage d'une autocorrélation positive à une négative. La structure de la cohorte parentale sort renforcée du processus démographique qui conduit à la colonisation des trouées d'exploitation de la part de *J. copaia*.

Pour définir la taille des agrégats génétiques, nous avons effectué une analyse plus fine par classe de distance de 10 mètres. D'autre part, il était important de vérifier si la différence de structure spatiale entre juvéniles en zones exploitées et non exploitées n'était pas seulement le résultat de différences démographiques. En effet, la corrélation dans la classe de distance 0-50 mètres chez les juvéniles en zones exploitées peut n'être présente en réalité que pour des distances allant de 0 à 10 mètres et ne serait alors pas visible chez les juvéniles hors des trouées d'exploitation (étant donné leurs faibles effectifs dans ces classes).

Cependant, on observe une autocorrélation positive jusqu'à une distance de 70 mètres chez les juvéniles en zone exploitées (figure 7). Ceci nous permet de déduire une taille des patches de cette ampleur et confirme une véritable différence de structuration génétique entre les 2 cohortes de juvéniles.

Il est également important de souligner que la structure observée chez les juvéniles en trouée ne dépend pas de la distribution intrinsèquement agrégée des tiges de cette cohorte. En effet, le nombre stable de paires d'individus d'une classe à l'autre est montré de façon indirecte par le fait que les enveloppes neutres pour chacune de ces classes ont une étendue

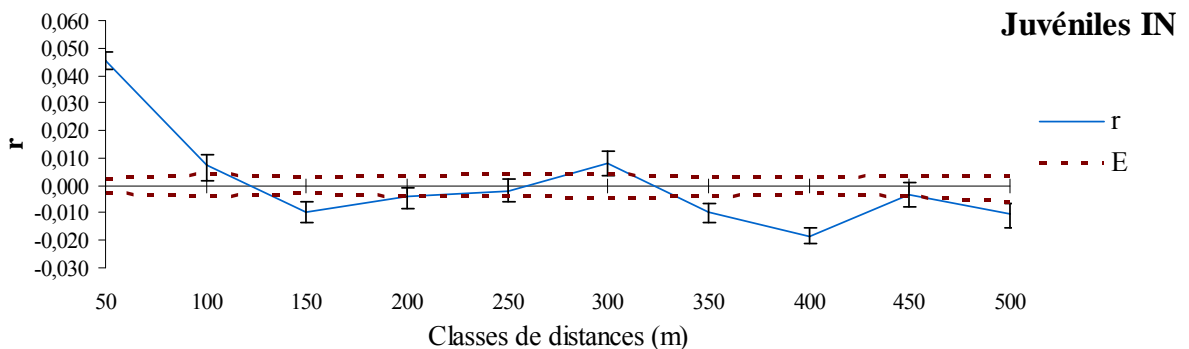
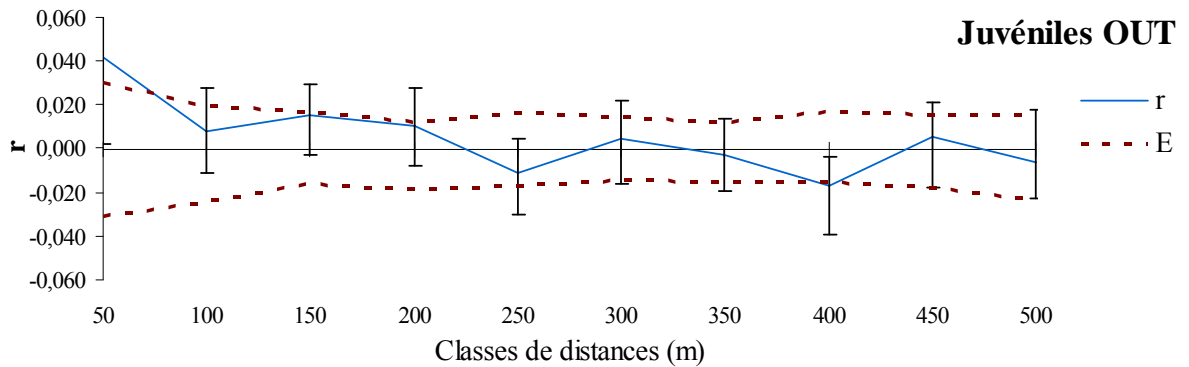
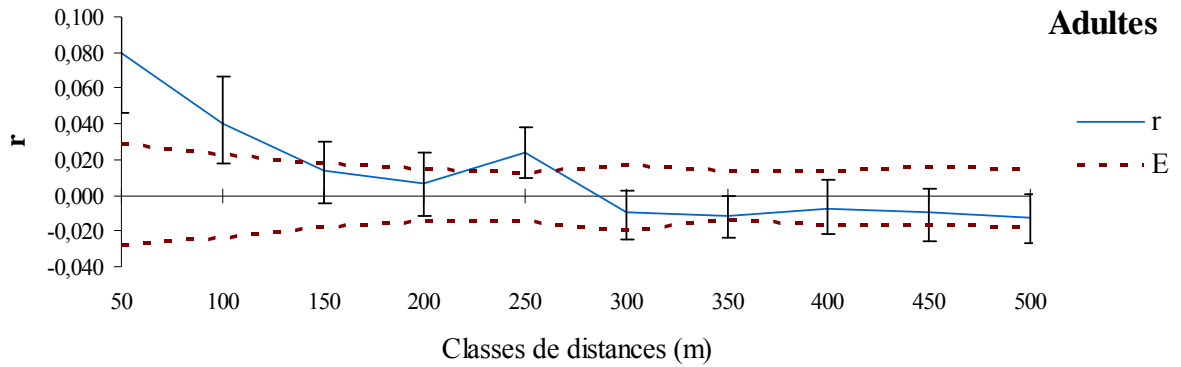


Fig.6 Autocorrelogrammes réalisés sur l'ensemble des 4 parcelles et pour chaque cohorte. r : Coefficient de parenté de Ritland, E : limites supérieures et inférieures de significativité (résultat des permutations), les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance de la valeur observée (résultat du bootstrap)

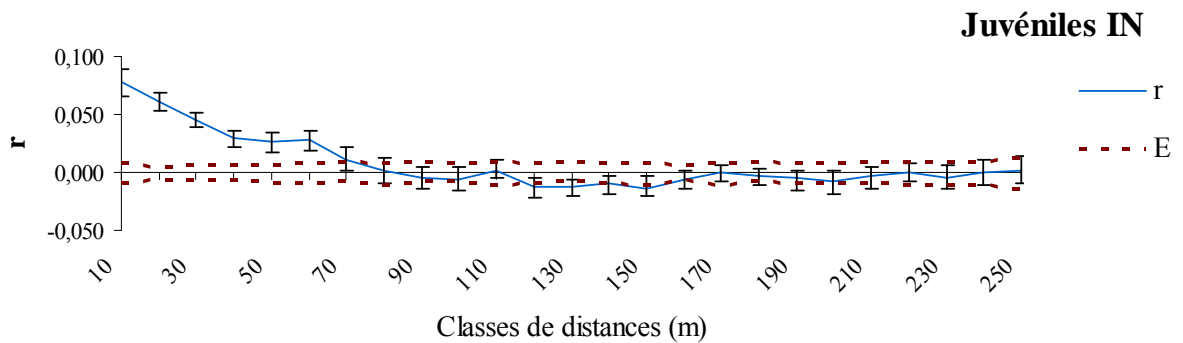


Fig.7 Autocorrélogramme des juvéniles en trouées et sur des classes de distances de 10 mètres. r : Coefficient de parenté de Ritland, E : limites supérieures et inférieures de significativité (résultat des permutations), les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance de la valeur observée (résultat du bootstrap)

identique. Or, l'intervalle neutre est approximativement inversement proportionnel au nombre de paires d'individus dans chaque classe de distances.

Enfin, nous avons utilisé, dans le contexte de l'étude de l'autocorrélation, le coefficient F_{IJ} qui prend en compte, dans le calcul de la proximité génétique, les fréquences alléliques d'une population de référence. On fait l'hypothèse que les juvéniles en zones non exploitées ont une structure de consanguinité qui ne s'écarte pas de celle des adultes, comme indiqué par l'absence de déséquilibre génotypique dans ces deux cohortes. Si cette hypothèse est vraie, la prise en compte du niveau de consanguinité des adultes comme référence ne devrait pas affecter les résultats de l'analyse d'autocorrélation (par rapport à l'analyse effectuée avec comme référence le niveau de consanguinité de la cohorte des juvéniles hors trouée elle-même). Chez les juvéniles en zones exploitées, par contre, l'effet de l'utilisation du niveau de consanguinité des adultes comme référence devrait être visible. En effet, nous supposons un changement des relations de consanguinités dans le passage de la cohorte adulte à la cohorte des juvéniles en zones exploitées.

On constate (figure 8) que chez les juvéniles hors des zones d'exploitation, l'autocorrélation varie très peu selon la méthode utilisée. Les résultats obtenus avec le F_{IJ} confirment par ailleurs la faible structuration génétique obtenue pour cette cohorte avec le paramètre r de Ritland. Chez les juvéniles issus de la régénération en trouées d'exploitation, on a une plus forte valeur attendue et observée du coefficient de consanguinité entre les individus lorsque l'on considère la population adulte comme référence. Cela confirme que la structure de consanguinité varie suite à la perturbation produite par l'exploitation. Comme pour la cohorte des juvéniles hors trouées, les résultats obtenus en utilisant les deux statistiques d'autocorrélation montrent le même pattern d'autocorrélation.

DISCUSSION

1. Influence de l'exploitation sur la répartition spatiale des individus

Nous avons pu observer une distribution non aléatoire et en agrégats des individus juvéniles sur l'ensemble des quatre parcelles. L'agrégation spatiale peut être due à une distribution en patches des sites appropriés à la régénération (Clark *et al.* 1999; Maestre *et al.* 2003). *J.copaia* est une espèce à caractère fortement héliophile et est définie comme pionnière (Brokaw, 1985). Sa répartition est donc fonction des ouvertures de canopée qui apparaissent de manière aléatoire dans l'espace. On sait que le recrutement d'une espèce n'est pas seulement fonction de la production de graines mais aussi de sa capacité de dispersion (Uriarte *et al.* 2005). La

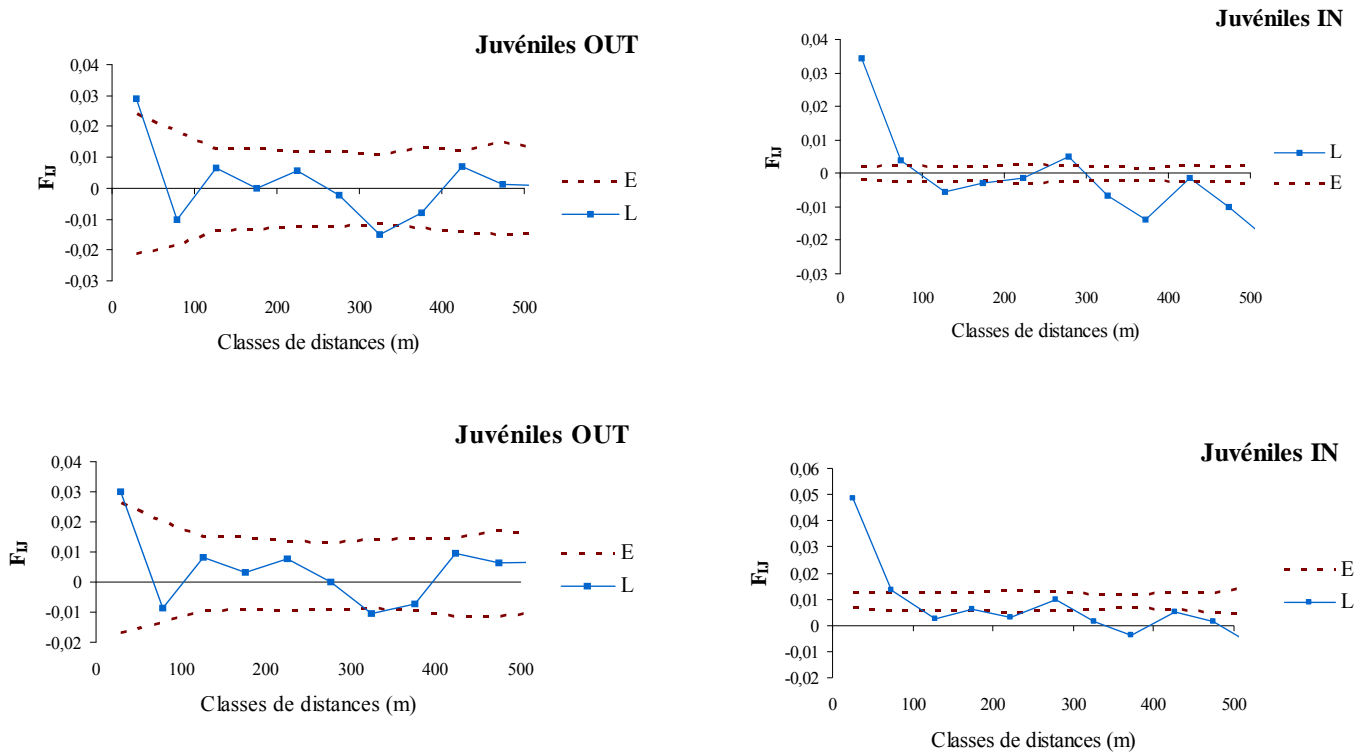


Fig.8 Autocorrélogrammes au sein des 2 cohortes de juvéniles avec ou sans utilisation de la cohorte adulte comme références. L : Coefficient de parenté de Loiselle, E : Limites supérieures et inférieures de significativité (résultat du test de permutation).

stratégie de cette espèce est de produire un grand nombre de graines et de les disperser le plus loin possible (Jones *et al.* 2005) ce qui lui confère notamment la propriété de coloniser les trouées d'exploitation où le couvert forestier a été supprimé.

L'exploitation entraîne des modifications démographiques importantes et notamment une densité de tiges plus forte qui s'explique par la création instantanée de grandes surfaces propices au recrutement et à l'établissement de cette espèce. Ces caractéristiques permettent de conclure sur un mode de régénération plus rapide de la population après exploitation. Hors de ces zones en revanche, la distribution des individus et leur densité sont limitées par la probabilité d'apparition dans le temps et dans l'espace de sites favorables, notamment des chablis naturels. De plus ces sites sont de surface plus petite que les trouées d'exploitation et l'on sait que *J. copaia* nécessite de grandes ouvertures lumineuses pour son établissement (Jones et Hubbell, 2006).

La plus faible densité de tiges issues de la régénération dans la parcelle 10 (degré moyen d'exploitation) que dans la parcelle 9 (faible exploitation) pour une proportion de surface exploitée plus importante nous amène à émettre des hypothèses quant aux facteurs régulant ce paramètre. D'une part la qualité des microsites peut varier d'une parcelle à l'autre selon leur orientation ou leur topographie et d'autre part la distribution non homogène des adultes peut provoquer une probabilité de colonisation de certains sites plus faible.

Enfin, il faut noter que la densité d'adultes moins importante dans la parcelle témoin est un aspect contraignant pour la comparaison des structures et diversités génétiques des quatre parcelles. Une situation optimale consisterait en une densité égale pour chaque parcelle.

2. Diversité génétique

Plusieurs études ont montré que la diversité génétique dans les populations régénérées après exploitation avait été réduite (Gomory 1992; Stoehr et El-Kassaby 1997; Adams *et al.* 1998; Rajora 1999; Macdonald *et al.* 2001; Lee *et al.* 2002) tandis que d'autres n'ont pas mis en avant de différences (Knowles 1985; Neale 1985; Thomas *et al.* 1999; El-Kassaby 2000; Perry and Bousquet 2001). Il est difficile de comparer ces études étant donné qu'elles varient dans le type et le nombre de marqueurs génétiques utilisés, l'abondance de l'espèce étudiée, et la puissance statistique de leurs expériences (Glaubitz *et al.* 2003).

Dans le cas de notre étude, nous n'observons pas d'influence de l'exploitation sur la diversité génétique. Cela pourrait s'expliquer par le fait que l'exploitation forestière n'a pas entraîné une réduction drastique des effectifs d'adultes de *J. copaia*. En effet ces derniers constituent un pool génique qui garantit le maintien de la diversité dans la génération

suiuante. Cependant, une éventuelle contribution inégale des parents à la régénération dans les trouées d'exploitation pourraient entraîner une perte locale de diversité. Dans ce cas, le fait d'observer un maintien de la diversité pourrait s'expliquer par un flux de pollen venant des arbres avoisinants ou de peuplements extérieurs (Glaubitz *et al.* 2003). En effet, la richesse allélique supérieure chez les individus juvéniles confirme l'occurrence de flux de gènes extérieurs d'origine pollinique. On sait de plus que les graines résultants d'un flux de gènes sont moins consanguines que celles produites par parents « locaux » et peuvent de ce fait être favorisées pour l'établissement. (Levin 1981). La faible fréquence de ces nouveaux allèles est cependant une contrainte pour leur maintien dans la population au cours des générations futures sous d'éventuels processus de dérive génétique à long terme.

3. Système de reproduction, dispersion et structure génétique spatiale

a) Agrégation et consanguinité

On a pu constater que le coefficient de consanguinité varie selon la cohorte considérée. Sa valeur positive correspondant à un excès d'homozygotes chez les juvéniles présents dans les trouées d'exploitation peut être engendrée par une haute fréquence de croisements entre arbres proches dans l'espace, qui seraient partiellement consanguins par le fait de la structuration spatiale de la similarité génétique. Un excès apparent d'homozygotes à l'échelle du peuplement peut d'ailleurs indiquer la présence d'un effet Wahlund, c'est-à-dire d'une subdivision cachée de la population en sous-populations. Cet effet résulte d'un échantillonnage de plusieurs « sous-populations » qui contribuent à une population globale, réputée constituer une seule unité reproductrice. Dans le cas de notre étude, il indiquerait donc une répartition non aléatoire des génotypes au sein de chaque parcelle et introduit la possibilité d'une répartition en agrégats génétiquement différenciés chez les juvéniles en trouées d'exploitation. L'absence de cet effet chez les adultes et les juvéniles hors des trouées pourrait alors s'expliquer par une répartition plus homogène des génotypes de ces deux cohortes dans l'espace.

La conclusion que l'on pourrait tirer de ce déficit d'hétérozygotes est donc la présence de croisements consanguins chez les parents (« biparental inbreeding») associée à une différenciation spatiale des agrégats. *J. copaia* est une espèce allogame et dans ce cas la forte consanguinité chez les plantes serait causée principalement par la proximité génétique des individus parents (Epperson 2003). Cette conclusion est cependant à prendre avec précaution étant donné que nos analyses n'ont pas permis de mettre en évidence de façon claire cet excès d'homozygotes pour chaque trouée d'exploitation.

Enfin notons qu'une étude similaire en conditions de régénération naturelle montre un excès d'homozygotes chez les juvéniles (Jones et Hubbell 2006). Ceci est en contradiction avec les résultats obtenus ici concernant les individus hors zones d'exploitation.

b) Dispersion des graines et colonisation des sites de régénération

On a mis en évidence une relation assimilable à un lien de parenté entre les juvéniles présents dans les trouées d'exploitation et les adultes situés dans une zone périphérique d'un rayon de 50 mètres puis de 100 mètres. Ces résultats sont tout à fait en cohérence avec ceux obtenus, chez la même espèce, par Jones *et al.* (2005), qui estiment la distance de dispersion moyenne des graines entre 40 et 50 mètres, avec une proportion de 76% des graines dispersées à moins de 100 mètres. Cette dispersion relativement limitée des graines est une information primordiale pour comprendre la dynamique de régénération de *J. copaia*. En effet, dans ce cas, les individus les plus efficaces en matière de reproduction sont ceux situés près d'une ouverture récente (Schnabel *et al.* 1998). De plus la dispersion limitée des gènes peut entraîner un excès de croisement entre consanguins (voir ci-dessus et Wright 1943) et une subdivision génétique de la population à une échelle locale (Sokal et Wartenberg 1983; Epperson 1990a; Heywood 1991). Cependant, la dispersion des gènes est définie à la fois par les mouvements des graines et du pollen. Dans le cas du *J. copaia* nous ne possédons pas l'information concernant la distance de dissémination des grains de pollen or celle-ci détermine fortement le niveau de parenté observé dans les classes de distance les plus proches (Sokal et Wartenberg, 1983; Hamrick et Nason, 1996).

c) Variabilité de la structure génétique spatiale selon la cohorte considérée

On a pu constater une structure génétique spatiale à courte distance chez les adultes alors qu'aucune structure n'apparaît chez les juvéniles en dehors des trouées d'exploitation. Ces résultats sont en accord avec l'étude de Jones et Hubbell (2006) qui met en avant une réduction de la structure génétique des graines aux subadultes puis une réapparition de celle-ci chez les adultes. On sait qu'il existe une forte relation de dépendance de la densité chez cette espèce, comme chez d'autres espèces pionnières au stade plantules et juvéniles (Harms *et al.* 2000; Hubbell *et al.* 2001; Wright *et al.* 2005) réduisant le nombre d'individus qui survivent après établissement dans une ouverture. Comme la plupart des graines se trouve à proximité de la mère chez cette espèce (Jones *et al.* 2005), la forte mortalité dépendante de la densité parmi les plantules réduit la proximité génétique chez les subadultes (Jones et Hubbell 2006). D'autres auteurs confirment que la croissance des arbres provoque une éclaircie par compétition entre les individus d'une même cohorte et un passage d'une distribution des

génotypes en agrégats à une aléatoire (eg *Alseis blackiana* et *Platypodium elegans* au Panama: Hamrick *et al.* 1993; *Camellia japonica*: Chung *et al.* 2003; Epperson et Alvarez-Buylla 1997).

La présence d'une structure chez les adultes en revanche est la conséquence d'une augmentation de la corrélation entre lien de parenté et distance géographique dans le passage à l'âge adulte. Ceci peut s'expliquer par le fait que la cohorte des adultes dans notre étude, contrairement aux juvéniles, est représentée par un chevauchement de plusieurs générations (Doligez *et al.* 1998; Latouche-Hallé *et al.* 2003; Jones et Hubbell 2006) ou éventuellement par une sélection environnementale par micro habitat (Jones et Hubbell 2006). Ce dernier facteur apparaît toutefois une cause improbable de différenciation locale pour des loci théoriquement neutres comme ceux qui ont été utilisés ici.

d) Impact de l'exploitation sur la structure des juvéniles

Les juvéniles issus de la régénération à l'intérieur des trouées d'exploitation montrent une structure génétique spatiale forte traduisant une distribution en patches de diamètre approximativement égal à 70 mètres. Cette structuration génétique les différencie des adultes et des juvéniles hors des trouées et met en évidence des modifications importantes de la régénération dues à l'exploitation.

On sait que les liens de parenté entre adultes spatialement proches, la densité d'adultes, leur succès reproducteur, la distance de dispersion des graines et le système reproducteur déterminent la structure génétique dans le plus jeune âge (Jones et Hubbell 2006; Troupin *et al.* 2006). Ici, La proximité génétique à courtes distances chez les adultes et la dispersion limitée de leurs graines favorisent une structuration génétique chez les juvéniles ou du moins chez les graines et les plantules. On a d'ailleurs pu observer que la richesse allélique des juvéniles en zone exploitée n'augmente pas quand le nombre d'adultes potentiellement impliqués dans la régénération croît, probablement à cause de la relative uniformité génétique des reproducteurs à courte distance.

Cependant, ceci n'explique pas la différence observée entre les deux cohortes de juvéniles. On peut donc se demander quels sont les facteurs qui permettent la persistance de la structure en patches chez les individus issus de la régénération en zone exploitée du stade graine au stade subadulte.

La densité d'adultes ou plutôt le nombre d'adultes reproducteurs participant à la régénération peut être un facteur clé pour expliquer ce phénomène. Il est possible que dans les zones exploitées, les adultes plus proches des ouvertures contribuent de façon

disproportionnée à la régénération. Connaissant la courbe de dispersion des graines chez cette espèce, on peut notamment s'interroger sur la manière avec laquelle varient le nombre d'adultes et leur participation à la colonisation des trouées d'exploitation en fonction de la surface de celles-ci. En outre, il conviendrait d'analyser d'éventuels changements dans la courbe de dispersion des graines en réponse aux modifications physiques sévères du milieu. Nos données ne nous permettent pas de répondre clairement à ces questions. Celles-ci sont cependant autant de problématiques nouvelles dans une perspective d'approfondissement de notre recherche sur ce sujet.

e) Déséquilibre génotypique

Une indication forte dans le sens d'une contribution inégale des parents potentiels à la régénération en trouée, et d'une contribution plus uniforme hors trouée, est fournie par le fort déséquilibre génotypique observé dans les parcelles exploitées et par la corrélation de son intensité avec l'intensité de l'exploitation. Le déséquilibre génotypique est une indication de la présence, chez les tiges juvéniles, d'individus issus de gamètes apparentés, ce qui correspond à une structuration par familles (avec un degré de consanguinité qui reste à déterminer). La régénération en trouée serait donc dominée par un nombre restreint de reproducteurs qui donnent chacun une forte contribution à la cohorte juvénile. Hors de ces zones en revanche, les sites de régénération correspondent à des zones de chablis, perturbation de surfaces et d'intensités bien moins importantes et qui apparaissent d'une façon diffuse dans le temps et dans l'espace. Ces sites pourraient permettre un brassage génétique plus uniforme et, à cause du plus faible *turnover* démographique, empêcher la mise en place massive de cohortes génétiquement uniformes.

CONCLUSION

Au cours de cette étude, nous avons donc pu montrer que l'exploitation forestière n'a pas eu pour conséquence une réduction de la diversité génétique. Le mode de régénération rapide, instantané et sur d'importantes surfaces des juvéniles en zones exploitées a cependant entraîné une répartition de la diversité génétique radicalement différente de celle observée en condition de régénération naturelle. Cette différence résulte de la combinaison de processus démographiques et génétiques et se traduit par une plus forte densité de tiges, un degré de consanguinité plus élevé, la présence de déséquilibres génotypiques et la persistance d'une distribution en patches de la diversité génétique. Ceci expliquerait l'écart de la composition génétique des groupes de tiges issues de la régénération en trouée par rapport au reste de la population.

L'hypothèse d'une participation inégale et notamment d'une contribution plus importante de certains adultes reproducteurs à la régénération a été émise comme possibilité d'explication de ces résultats mais nos données ne nous permettent pas, à l'heure actuelle, de la valider.

Mis à part pour les déséquilibres de liaison, nous n'avons pas mis en évidence d'effet du degré d'exploitation sur la régénération du *J. copaia*. Il conviendrait cependant de réaliser pour cela une étude plus fine et avec un grand nombre de répétitions de chaque parcelle.

Le changement de structuration de la diversité génétique chez les juvéniles peut en revanche avoir des effets profonds sur le devenir de la population. En effet, il différencie considérablement les individus appartenant à cette cohorte de ceux en condition d'équilibre naturel. L'aspect irréversible de ce changement brutal réside principalement dans l'ampleur des patches observés. On peut prévoir que la diminution des effectifs due à la croissance par éclaircie n'entraînera pas une disparition de cette structure. La persistance d'une telle structure chez les adultes peut donc mener à une augmentation de l'inbreeding biparental dans les générations futures et causer une dépression de consanguinité affaiblissant leur fitness des cohortes à venir (Schnabel *et al.* 1998). Cependant il convient de relativiser cette prévision car nous ne possédons aucune information directe quant à la distance de dispersion des grains de pollen chez cette espèce. Or, l'on sait que celle-ci peut permettre l'introduction de nouveaux gènes et donc une disparition de structure (Cottrell *et al.* 2002).

En matière de gestion, il paraît évident qu'il est plus judicieux de ne pas occasionner de trouées d'exploitation totalement dépourvues d'arbres reproducteurs (comme c'est le cas ici) afin de conserver toutes les potentialités du pool génique de la génération adulte. D'autre part, il faut avoir à l'esprit qu'étant donné la distribution génétique en patches, la conservation d'une partie de la population ne garantit pas la préservation d'un échantillon représentatif de la diversité génétique existante (Escudero *et al.* 2003). Les prochaines avancées sur ce sujet nous permettront de définir avec plus de précision des modalités de gestion appropriées. Nous pourrions notamment nous positionner clairement sur l'influence de la surface de la trouée et du nombre d'arbres en âge de se reproduire restant après exploitation. Il serait alors possible de proposer un modèle capable de prédire l'évolution de la population sous certaines conditions d'exploitation. En effet, si la connaissance des propriétés démographiques et génétiques d'une population est importante, la capacité de prévoir leur évolution à long termes est primordiale.

REMERCIEMENTS

Je remercie tous les gens qui m'ont apporté leur aide pour mener à bien cette étude et notamment : Saint-Omer Cazal pour m'avoir accompagné et guidé lors des sessions d'échantillonnage, Valérie Troispoux et Sophie Périgon pour avoir effectué le génotypage, Valérie Troispoux pour son soutien technique et la rigueur qu'elle m'a enseignée en laboratoire, Maurizio Citterio pour sa contribution au génotypage, Audrey Jolivot pour son aide en cartographie, Caroline Scotti pour les petits coups de main et pour sa bonne humeur. Merci à toute l'équipe du labo génétique écologique et de l'UMR Ecofog pour avoir participé à l'échantillonnage et pour l'atmosphère de travail agréable et collective.

Je remercie Thomas Leclerc pour tout ce qu'il m'a appris en tant que binôme de stage mais surtout en tant qu'ami.

Bien sur un toute ma reconnaissance va à Ivan Scotti pour ses nombreux enseignements, pour sa rigueur et sa précision scientifique et pour sa franchise morale, mais aussi parce qu'il a su dépasser le contexte du stage, et qu'il est ainsi devenu un ami.

Bibliographie

- Adams WT, Zuo J, Shimizu JY, Tappeiner JC (1998) Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir. *For Sci* **44**, 390-396.
- Allard, RW (1975) The mating system and microevolution. *Genetics* **79**, 115-26 (Suppl.)
- Barnes BV (1989) Old-growth forests of the northern lake states: a landscape ecosystem perspective. *Natural Areas Journal* **9**, 45-57.
- Bawa K (1993) Effects of deforestation and forest fragmentation on genetic diversity in tropical tree populations. In: *Genetic Conservation and Production of Tropical Forest Seed* (eds Drysdale R, John S, Yapa A), 10-16. ASEAN-Canada Forest.
- Berg EE, Hamrick JL (1994). Spatial and genetic structure of two sandhills oaks: *Quercus laevis* and *Quercus margaretta* (Fagaceae). *Am J Bot* **81**, 7-14.
- Boshier DH, Chase MR, Bawa KS (1995) Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 3. Gene flow, neighbourhood, and population substructure. *Am J Bot* **82**, 484-490.
- Brokaw, NVL (1985) Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* **66**, 682-687.
- Brown AH D, Zohary D, Nevo E (1978) Outcrossing rates and heterozygosity in natural populations of *Hordeum spontaneum* Koch in Israel. *Heredity* **41**, 49-62.
- Chung M, Nason J, Epperson BK, Chung M (2003) Temporal aspects of the fine-scale genetic structure in a population of *Cinnamomum insularimontanum* (Lauraceae). *Heredity* **90**, 98-106.
- Chung MG, Chung MY, Oh GS, Epperson BK (2000). Spatial genetic structure in a *Neolitsea sericea* population (Lauraceae). *Heredity* **85**, 490-497.
- Chung MY, Epperson BK, Chung MG (2003). Genetic structure of age classes in *Camellia japonica* (Theaceae). *Evolution* **57(1)**, (in press).
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* **80**, 2662-2675.
- Collins FS (1995) Approach to genotyping errors caused by nontemplated nucleotide addition by Taq DNA polymerase. *Genome Res* **5**, 312-317.
- Cottrell JE, Munro RC, Tabbener HE, Milner AD, Forrest GI, Lowe AJ (2003) Comparison of fine-scale genetic structure using nuclear microsatellites within two British oakwoods differing in population history. *Forest Ecology and Management* **176**, 287-303.
- Croat T (1978) The flora of Barro Colorado Island. Stanford University, Stanford, CA.

- Dalling JW, MD Swaine, NC Garwood (1997) Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* **13**, 659-680.
- Dewey SE, Heywood JS (1988). Spatial genetic structure in a population of *Psychotria nervosa*. I. Distribution of genotypes. *Evolution* **42**, 834-838.
- Doligez A, Baril C, Joly HI (1998) Fine-scale spatial genetic structure with nonuniform distribution of individuals. *Genetics* **148**, 905-919.
- Dow B, Ashley M (1996) Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Mol Ecol* **5**, 615-627.
- Doyle JJ, Doyle JL (1990). Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* **12**, 13-15.
- El-Kassaby YA (2000) Impacts of industrial forestry on genetic diversity of temperate forest trees. In: *Forest genetics and sustainability* (ed. Matyas C) Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp 155-169.
- Ennos RA (2001) Inferences about spatial processes in plant populations from the analysis of molecular markers. In: *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context* (eds Silvertown J, Antonovics J), pp. 45-71. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Ennos RA (2001) Inferences about spatial processes in plant populations from the analysis of molecular markers. In: *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context* (eds Silvertown J, Antonovics J), pp. 45-71. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Epperson BK (1990a) Spatial autocorrelation of genotypes under directional selection. *Genetics* **124**, 757-771.
- Epperson BK (1992) Spatial structure of genetic variation within populations of forest trees. *New Forests* **6**, 257-278.
- Epperson BK (2000) Spatial genetic structure and non-equilibrium demographics within plant populations. *Plant Species Biology* **15**, 269-279.
- Epperson BK (2003) *Geographical genetics*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Epperson BK, Alvarez-Buylla ER (1997) Limited seed dispersal and genetic structure in life stages of *Cecropia obtusifolia*. *Evolution* **51**, 275-282.
- Escudero A, Iriondo JM, Torres ME (2003) Spatial analysis of genetic diversity as a tool for plant conservation. *Biological Conservation* **113**, 351-365.
- Glaubitz JC, Murrell JC, Moran GF (2003) Effects of native forest regeneration practices on genetic diversity in *Eucalyptus consideriana*. *Theor Appl Genet* **107**, 422-431
- Gomory D (1992) Effect of stand origin on the genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* Karst) populations. *For Ecol Management* **54**, 215-223.
- González-Martínez SC, Gerber S, Cervera MT *et al.* (2002) Seed gene flow and fine-scale structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.) using nuclear microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* **104**, 1290-1297.
- Grundmann H, Hori S, Tanner G (2001) Determining confidence intervals when measuring genetic diversity and the discriminatory abilities of typing methods for microorganisms. *Journal of Clinical Microbiology* **39**, 4190-4192.
- Guo SW, Thompson EA (1992). Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* **48**, 361-372.
- Haldane JBS (1954). An exact test for randomness of mating. *J Genet* **52**, 631-635.
- Hamilton M (1999) Four primer pairs for the amplification of chloroplastic intergenic regions with intraspecific variation. *Molecular Ecology* **8**, 513-525.
- Hamrick J (1993) Genetic diversity and conservation in tropical forests. In: *Proceedings, International Symposium on Genetic Conservation and Production of Tropical Forest Seed* (eds Drysdale RM, John SET, Yapa AC), pp. 1-9. ASEAN-Canada Forest Tree Seed Center, Chiang Mai, Thailand. Tree Seed Centre, Chiang Mai, Thailand.
- Hamrick JL, Holden LR (1979) Influence of microhabitat heterogeneity on gene frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. *Evolution* **33**, 521-33.
- Hamrick JL, Murawski DA, Nason JD (1993) The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio* **107/108**, 281-297.
- Hamrick JL, Nason JD (1996) Consequences of dispersal in plants. In: *Population Dynamics in Ecological Space and Time* (eds Rhodes OEJ, Chesser RK, Smith MH), pp. 203-236. University of Chicago Press, Chicago.

- Hardy, O. J. & X. Vekemans (2002). SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* **2**, 618-620.
- Harms KE, Wright SJ, Calderon O, Hernandez A, Herre EA (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**, 493-495.
- Heywood JS (1991) Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**, 335-355.
- Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, Foster RB (2001) Local neighbourhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research* **16**, 859-875.
- Jain SK (1975) Population structure and the effects of breeding system. In *Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow* (eds OH Frankel, JG Hawks), pp. 15-36. London: Cambridge Univ. Press.
- Jarne P, Lagoda PJJ (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 424-429.
- Jones FA, Chen J, Weng, G-J, Hubbell SP (2005) A Genetic Evaluation of Seed Dispersal in the Neotropical Tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). *The American Naturalist* **166**, Electronic version.
- Jones FA, Hubbell SP (2003) Isolation and characterisation of microsatellite loci in the tropical tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). *Molecular Ecology Notes* **3**, 403-405.
- Jones FA, Hubbell SP (2006) Demographic spatial genetic structure of the Neotropical tree, *Jacaranda copaia*. *Molecular Ecology* **15**, 3205-3217.
- Kittelson PM, Maron JL (2001) Fine-scale genetically based differentiation of life-history traits in the perennial shrub *Lupinus arboreus*. *Evolution* **55**, 2429-2438.
- Knowles P (1985) Comparison of isozyme variation among natural stands and plantations: jack pine and black spruce. *Can J For Res* **15**, 902-908.
- Laikre L, Ryman N (1996) Effects on intraspecific biodiversity from harvesting and enhancing natural populations. *Ambio* **25**, 504-509.
- Latouche-Hallé C, Ramboer A, Bandou E, Caron H, Kremer A (2003) Nuclear and chloroplastic genetic structure indicate fine-scale spatial dynamics in a neotropical tree population. *Heredity* **91**, 181-190.
- Latta RG, Mitton JB (1997) A comparison of population differentiation across four classes of gene marker in limber pine (*Pinus flexilis* James). *Genetics* **146**, 1153-1163.
- Ledig FT (1992) Human impacts on genetic diversity in forest trees. *Oikos* **63**, 87-108.
- Ledig FT (1998) Genetic variation in *Pinus*. In: *Ecology and biogeography of Pinus* (ed Richardson DM), Cambridge University Press, Cambridge, pp 251-280.
- Lee CT, Wickneswari R, Mahani MC, Zakri AH (2002) Effect of selective logging on the genetic diversity of *Scaphium macropodum*. *Biol Conservation* **104**, 107-118.
- Levin DA (1981) Dispersal versus gene flow in plants. *Ann Missouri Bot Gard* **68**, 233-253.
- Linhart YB, Mitton JB, Sturgeon KB, Davis ML (1981) An analysis of genetic architecture in populations of ponderosa pine. *See Ref 51*, **48**, 53-59.
- Loiselle BA, Sork VL, Nason J, Graham C (1995). Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *Am J Bot* **82**, 1420-1425.
- Loveless MD, Hamrick JL (1984) Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**, 65-95.
- Macdonald SE, Thomas BR, Cherniawsky DM, Purdy BG (2001) Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management. *For Ecol Management* **152**, 45-58.
- Maestre FT, Cortina J, Bautista S, Bellot J, Vallejo R (2003) Small scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems* **6**, 630-643.
- McCarthy J (2002) Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Env Rev* **9**, 1-59.
- Montreal Process Working Group (1999) Criteria and indicators for the conservation and sustainable management of temperate and boreal forests, 2nd edn. The Montreal Process, <http://www.mpci.org/meetings/ci/ci-e.html>
- Morgante M, Vendramin GG, Rossi P (1991) Effects of stand density on outcrossing rate in two Norway spruce (*Picea abies*) populations. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* **69**, 2704-2708.

- Namkoong G, Boyle T, Gregorius H, Joly H, Savikaubebm O, Ratnum W, Young A (1996) Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: Genetic criteria and indicators. In: *Center for International Forestry Research, Indonesia: Working Paper 10*.
- Nanos N, González-Martínez SC, Bravo F (2004) Studying within-stand structure and dynamics with geostatistical and molecular marker tools. *Forest Ecology and Management* **189**, 223-240.
- Nason JD, Aldrich PR, Hamrick JL (1997) Dispersal and dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. In: *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (eds Laurance WF, Bierregard RO), pp. 304-320. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Neale DB (1985) Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in Southwest Oregon. *For Sci* **31**, 995-1005.
- Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. *PNAS* **70**, 3321-3323.
- Parker KC, Hamrick JL, Parker AJ, Nason JD (2001) Fine-scale genetic structure in *Pinus clausa* (Pinaceae) populations: effects of disturbance history. *Heredity* **87**, 99-113.
- Peakall R, Ruibal M, Lindenmayer DB (2003) Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the Australian bush rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution* **57**, 1182-1195.
- Peakall R, Smouse P (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* **6**, 288-295.
- Peakall R, Smouse PE (2005) GenAIEx 6: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research. The Australian National University, Canberra, Australia. Available at: <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAIEx/>.
- Pearson TR, HD Burslem, CE Mullins, JW Dalling (2002) Germination ecology of Neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* **83**, 2798-2807.
- Perry DJ, Bousquet J (2001) Genetic diversity and mating system of post-fire and post-harvest black spruce: an investigation using codominant sequence-tagged-site (STS) markers. *Can J For Res* **31**, 32-40.
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation biology* **12**, 844-855.
- Piotto D, Montagnini F, Ugalde L, Kanninen M (2003) Growth and effects of thinning of mixed and pure plantations with native trees in humid tropical Costa Rica. *Forest Ecology and Management* **177**, 427-439.
- R Development Core Team (2006) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rajora OP (1999) Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce. *Theor Appl Genet* **99**, 954-961.
- Raymond M, Rousset F (1995) An exact test for population differentiation. *Evolution* **49**, 1280-1283.
- Raymond M. & Rousset F, 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Heredity* **86**, 248-249
- Schaal, BA (1975) Population structure and local differentiation in *Liatis cylindracea*. *Am Nat* **109**, 511-28.
- Schmitt L, Bariteau M (1990). Management of the forest ecosystem of French Guiana: study of growth and natural regeneration in the Paracou research area. [French]. *Bois For Trop* **220**, 3-23.
- Schnabel A, Laushman RH, Hamrick JL (1991) Comparative analysis of population genetic structure of two co-occurring tree species, *Maclura pomifera* (Moraceae) and *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *Heredity* **67**, 357-364.
- Schnabel A, Nason JD, Hamrick JL (1998) Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. *Molecular Ecology* **7**, 819-832.
- Smith JR, Carpten JD, Brownstein MJ, Ghosh S, Magnuson VL, Gilbert DA, Trent JM, Smouse PE, Peakall R (1999) Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* **82**, 561-573.
- Sokal RR, Oden NL (1978) Spatial autocorrelation in biology. I. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society* **10**, 199-228.

- Sokal RR, Wartenberg D (1983). A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. *Genetics* **105**, 219-237.
- Sokal, RR (1978) Population differentiation: something new or more of the same? In: *The interface*, pp. 215-239. Springer-Verlag, Berlin.
- Stoehr MU, El-Kassaby YA (1997) Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *Theor Appl Genet* **94**, 83-90.
- Streiff R, Labbe T, Bacilieri R, Steinkellner H, Glossl J, Kremer A (1998). Within-population genetic structure in *Quercus robur L.* and *Quercus petraea (Matt.) Liebl.* assessed with isozymes and microsatellites. *Mol Ecol* **7**, 317-328.
- Thomas BR, Macdonald SE, Hicks M, Adams DL, Hodgetts RB (1999) Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine: an assessment using microsatellite markers and randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theor Appl Genet* **98**, 793-801.
- Troupin D, Nathan R, Vendramin GG (2006) Analysis of spatial genetic structure in an expanding *Pinus halepensis* population reveals development of fine-scale genetic clustering over time. *Molecular Ecology* **15**, 3617-3630.
- Uchiyama K, Goto S, Tsuda Y, Takahashi Y, Ide Y (2006) Genetic diversity and genetic structure of adult and buried seed populations of *Betula maximowicziana* in mixed and post-fire stands. *Forest Ecology and Management* **237**, 119-126.
- Uriarte M, Canham DC, Thompson J, Zimmerman JK, Brokaw N (2005) Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest : light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology* **93**, 291-304.
- Vekemans X, Hardy OJ (2004) New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology* **13**, 921-935.
- Weir BS, Cockerham CC (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.
- Wells GP, Young AG (2002) Effects of seed dispersal on spatial genetic structure in Populations of *Rutidosia leptorrhychoides* with different levels of correlated paternity. *Genetical Research* **79**, 219-226.
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* **28**, 114-138.
- Wright SJ, Jaramillo MA, Pavon J, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2005) Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species, and forests. *Journal of Tropical Ecology* **21**, 307-315.
- Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 413-418.
- Young AG, Merriam HG (1994) Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* **72**, 201-208.

UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

FACULTÉ DES SCIENCES EXACTES ET NATURELLES

Résumé :

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'un projet intitulé « Impact du degré d'exploitation sur la biodiversité ». Ici, nous avons analysé l'effet de cette perturbation sur les caractéristiques démogénétiques d'une espèce forestière héliophile *Jacaranda copaia*. Nous avons travaillé sur quatre parcelles (chacune de 6,25 ha) du dispositif de Paracou, dont une parcelle témoin et trois parcelles à degré d'exploitation croissant. Un échantillonnage exhaustif de tous les arbres appartenant à l'espèce a été réalisé sur les quatre parcelles. La population se répartit en deux groupes : les adultes ayant potentiellement participé à la régénération (DBH > 10 cm ; $N = 133$) et les juvéniles issus de la régénération (DBH < 10 cm). Ces derniers sont séparés en deux sous-groupes selon leur position : dans les trouées d'exploitation ($N = 564$) ou hors des trouées d'exploitation ($N = 127$). A l'aide de quatre marqueurs microsatellites SSR, nous avons donc comparé la diversité génétique, le coefficient de consanguinité, la différenciation, le déséquilibre génotypique et la proximité génétique des individus en fonction de la distance spatiale (autocorrélation génétique spatiale). Les résultats ainsi obtenus ne montrent pas d'effet de l'exploitation sur la diversité génétique globale. Cependant celle-ci est plus structurée dans l'espace et se traduit par une consanguinité plus forte, la présence de déséquilibres génotypiques et une répartition en agrégats des juvéniles présents dans les trouées d'exploitation. Ceci pourrait s'expliquer par une contribution inégale des adultes à la régénération dans les zones exploitées mais il faudra cependant tenter d'expliquer quels en sont les mécanismes et comment interagissent-ils avec les caractéristiques écologiques de l'espèce.

Mots clés : Microsatellites, forêt tropical humide, exploitation, diversité génétique, structure génétique spatiale.

Abstract :

This study has been carried out within the research program "Impact of the strength of exploitation on biodiversity". We have studied the effect of exploitation on the demo-genetic properties of the light-demanding tree *Jacaranda copaia*. Four 6.25-ha plots were chosen, out which one is a control and three underwent increasing levels of logging. A complete sampling of adults and juveniles was performed. Trees were subdivided into three cohorts: adults, which were already mature at exploitation time (DBH > 10 cm; $N = 133$), that include the potential parents of saplings, and saplings (DBH < 10 cm) outside ($N = 127$) and inside ($N = 564$) canopy gaps caused by logging. Genetic diversity (H_e , n_A), inbreeding coefficient (F_{IS}), genetic differentiation, genotypic disequilibrium and spatial autocorrelation of genotypes were assessed and compared for these three groups at four microsatellite loci. The results do not show any effect of logging on global diversity levels. Nevertheless, saplings within canopy gaps grow in high-density clusters and their spatial genetic structure, inbreeding levels and genotypic disequilibrium are stronger than for the other two cohorts. This is an indication of an uneven contribution of potential parents to the regeneration in canopy openings. Further investigation is needed in order to unveil the mechanisms underlying these processes and to understand how they interact with the species' auto-ecology.

Keywords: Microsatellites, tropical rainforest, logging, genetic diversity, spatial genetic structure.