

ETUDE DE L'ORGANISATION DE LA DIVERSITE GENETIQUE
INTER ET INTRAPOPULATION CHEZ LE CHENE VERT
(*Quercus ilex* L.)

Par Y A C I N E Assia
DEPARTEMENT PHYTOTECNIE

R E S U M E

Ce travail porte sur l'étude de la structure génétique du chêne vert (*Quercus ilex* L.) et de son régime de reproduction à l'aide de marqueurs enzymatiques. A l'échelle de l'aire de répartition, les résultats révèlent d'une part une absence de différenciation à l'intérieur des populations étudiées alors qu'elle existe entre celles-ci. L'analyse du régime de reproduction montre, que l'espèce est allogame stricte, qu'un individu n'est pas nécessairement pollinisé par ses voisins immédiats mais par ceux qui lui sont à la fois phénologiquement synchrones et qui auront prioritairement investi dans la fonction mâle.

Mots - clés :

- | | |
|--------------------------|--------------------------|
| . <i>Quercus ilex</i> L. | - Régime de reproduction |
| . Structure génétique | - Phénologie |
| . F. statistics | - Allozyme |

Il s'agit d'une angiosperme diploïde, monoïque, anémophile et à longue génération.

Sa répartition est circum-Méditerranéenne, elle est plus abondante dans la partie occidentale de sa répartition, elle se raréfie en méditerranée orientale, on la trouve en de rares endroits sur la côte Turque (fig. 1).

L'espèce constitue souvent des peuplements denses et continus dont l'homogénéité phytionomique n'est qu'apparente, en réalité elle présente une grande variabilité morphologique qui a d'ailleurs suscité l'intérêt particulier porté à l'espèce. Elle présente également une grande variabilité phénologique. On peut se demander comment s'exprime ce continuum au niveau génétique autrement dit est-il génétiquement subdivisé en sous-unités ou encore la distribution des allèles aux locus polymorphes se matérialise-t-elle par une organisation particulière et dans ce cas quels processus interviennent dans la mise en place d'une telle structure.

C'est à ces questions que nous avons essayé de répondre dans un premier temps par l'étude de l'organisation de la diversité génétique à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce et dans un deuxième temps par l'analyse de la distribution spatiale des génotypes à l'échelle d'une population

M E T H O D E S

Pour les deux parties de l'étude nous avons utilisé trois marqueurs enzymatiques, il s'agit des phospho-glucose isomérases où P G I codées par un locus à 7 allèles, des isocitrate deshydrogénases codées par un locus à 3 allèles et des alcool-deshydrogénases codées par un locus à 4 allèles.

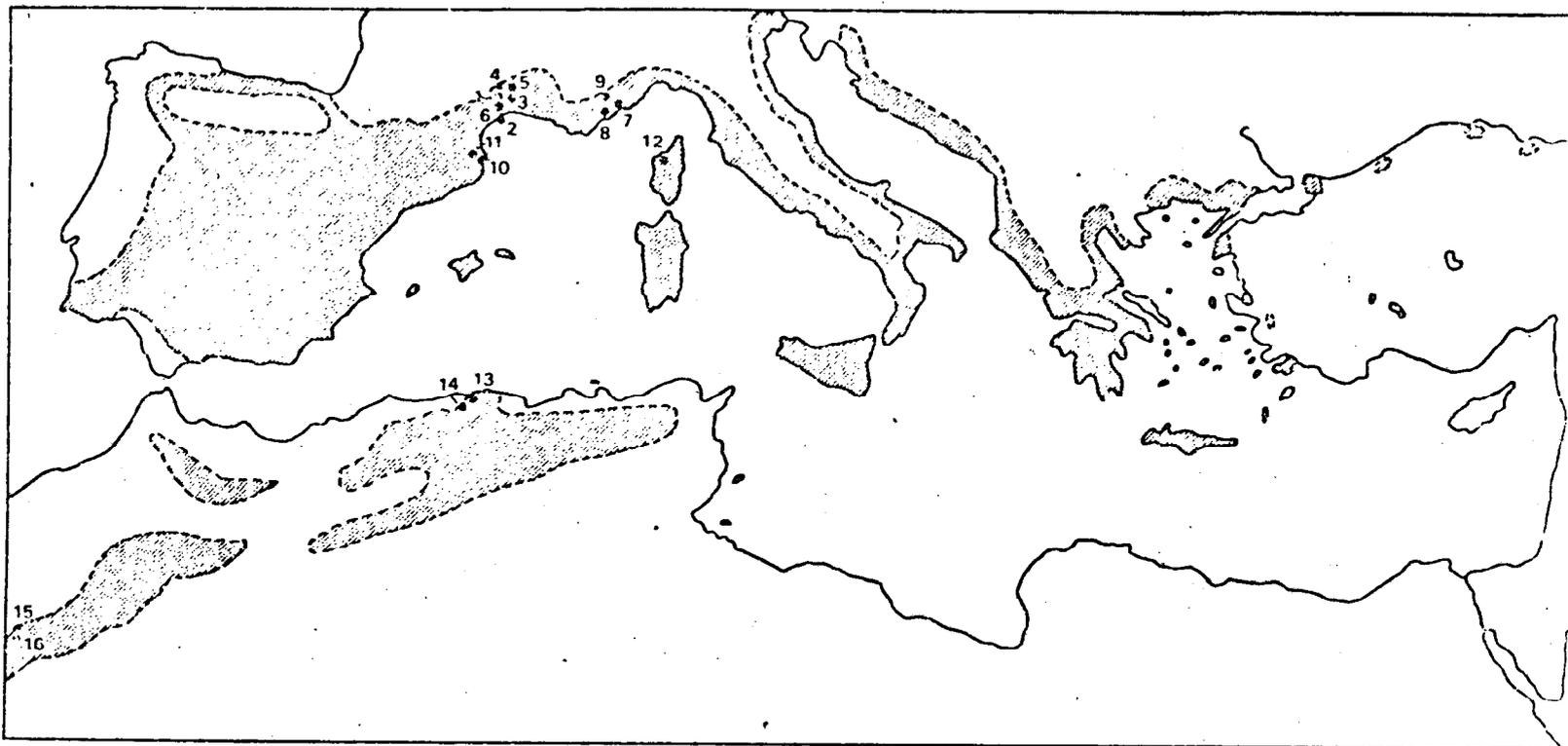


Figure 1 : Aire de répartition du chêne vert et localisation des stations étudiées.

Dans les modèles qui décrivent la structuration des populations végétales, les paramètres généralement pris en compte sont :

1. Le régime de reproduction essentiellement exprimé par le taux d'allo ou d'autofécondation.
2. L'intensité des flux géniques, flux de graines et flux polliniques, et leur mode de dispersion.
3. On prend également en compte le nombre de générations écoulées depuis la fondation des populations.
4. et enfin les pressions de sélection.

L'organisation de la variabilité génétique des populations de chêne vert a été étudiée à partir des F. statistics de Wright, ils décrivent la variabilité génétique à trois niveaux différents :

1. Chez les individus au sein de leur groupe;
2. Dans les groupes au sein d'un ensemble de groupes
3. Chez les individus au sein d'un ensemble de groupes.

Le modèle sous-jacent à l'estimation de ces paramètres et à leur interprétation comporte une hypothèse principale: La dérive est la seule pression évolutive qui joue un rôle important dans l'évolution des caractères, donc les "F. statistics" sont définis par rapport à des gènes neutres.

Chez un individu diploïde, les deux allèles d'un même gène associés au moment de la reproduction peuvent être identiques ou non, c'est à dire qu'ils peuvent être issus d'un même allèle ancestral ou non.

Dans un groupe d'individus, l'association de deux allèles identiques se produit avec une certaine fréquence, celle-ci varie d'un groupe à l'autre selon le degré de dépendance des allèles identiques au sein du groupe.

Fis représente ce degré de dépendance. Il estime la corrélation entre allèles identiques à l'intérieur des subdivisions "Populations".

$$Fis = He - Ho / He$$

He : proportion d'hétérozygotes attendus selon la loi de Hardy - Weindberg;

Ho : proportion d'Heterozygotes observés.

Fis varie entre - 1 quand les allèles identiques ne sont jamais associés et + 1 lorsqu'ils le sont toujours. Quand Fis = 0, l'association se fait au hasard, ce qui équivaut à une situation panmictique.

- Si Fis $> 0 \Rightarrow$ le déficit en hétérozygotes est dû à des causes internes aux "populations" composant l'espèce étudiée.

Fis mesure la différenciation intrapopulation.

F s.t estime la corrélation entre allèles identiques dans une subdivision par rapport au total des subdivisions

$$F s t = P / \bar{p} \bar{q}$$

\bar{p} et \bar{q} = fréquences moyennes des allèles dans l'ensemble des subdivisions

p = variance de \bar{p}

F_{st} varie entre zéro quand les allèles identiques sont aléatoirement distribués dans les subdivisions et + 1 quand les allèles identiques sont toujours dans la même subdivision, aussi quand chaque groupe est panmictique et isolé depuis longtemps: $F_{is} = 0$ et $F_{ST} > 0 \Rightarrow$ le déficit en hétérozygotes est dû à la différenciation entre subdivisions ou "population".

F_{st} mesure la différenciation interpopulation

F_{it} estime la corrélation entre allèles identiques à l'intérieur de l'ensemble des populations considérées comme une seule.

$$F_{it} = F_{is} + (1 - F_{is}) F_{st}$$

- Si $F_{it} > 0 \Rightarrow$ le déficit en hétérozygotes résulte des deux déficits précédents (F_{is} , F_{ST}) au niveau de l'ensemble des populations considérées comme une seule.

Cette différenciation entre les individus et les populations traduit la microévolution que l'on peut définir comme des changements de caractères à l'intérieur d'une espèce.

Pour l'étude de la variabilité génétique à l'échelle de l'espèce, 16 populations ont été échantillonnées avec un effectif moyen de 51 individus par population, leur localisation est illustrée dans la figure 1.

R E S U L T A T S

Les estimations moyennes des "F-statistics" sur l'ensemble des populations sont données par le tableau 1.

Tableau 1 : Estimation moyenne des "F-statistics"

Locus	Fis	Fst	Fit
PGI-1	0,120	0,018	0,136
IDH-1	-0,092	0,065	-0,021
ADH-1	-0,050	0,135	0,091
Moyenne	-0,008	0,073	0,069

1)- La moyenne des Fis sur l'ensemble des locus est proche de zéro, il y a donc absence, de différenciation à l'intérieur des populations. Ce résultat suggère: l'intervention d'un taux d'allogamie élevé, ce qui n'est pas improbable, en effet une série d'autofécondations forcées ont été réalisées sur 37 arbres et aucun fruit n'a été obtenu; néanmoins cette hypothèse ne suffit pas à elle seule à expliquer l'absence de différenciation intrapopulation .

On peut prendre l'exemple d'une espèce allogame stricte tel que *Liatris cylindracea* et qui cependant présente une grande différenciation intrapopulation avec un $Fis = 0,41$ (déficit en hétérozygotes de 41 %), ce résultat l'explique pour l'espèce par:

- . un flux de graines restreint ;
- . un flux pollinique limité qui engendre des croisements consanguins
- . un nombre important de générations se sont écoulées.

Quelles hypothèses d'interprétation sont possibles dans le cas du chêne vert ?

En supposant que :

- * l'espèce soit allogame stricte;
- * que les flux géniques soient relativement limités

Trois scénarios sont possibles:

- 1.- Nombre de générations écoulées →
- Taille du voisinage ⇒ à la taille des échantillons étudiés
2. - Nombre de générations écoulées →
- même avec un flux génique limité la différenciation n'a pas eu le temps de s'établir.
3. - Nombre de générations écoulées →
- ce qui n'exclue pas que la taille du voisinage soit ⇒ à la taille des échantillons étudiés.

Nous définirons ici le voisinage comme étant la surface dans laquelle les individus sont censés se croiser au hasard.

Pour le chêne vert qui est une espèce à longue génération et qui de surcroît régénère facilement de souche, ce qui augmente encore sa longévité, on peut effectivement supposer qu'un faible nombre de générations se soient écoulées pour la plupart des populations échantillonnées.

De plus pour celles de la région montpellieraine, des données historiques révèlent que d'importants défrichements ont été effectués à la fin du 18ème siècle ce qui laisse supposer que certaines populations de la région sont à leur première génération.

Pour la question du voisinage une étude à l'échelle d'une population peut nous donner des indications notamment par l'étude du régime de reproduction de l'espèce et par l'intensité des flux polliniques à cette même échelle, cet aspect est abordé dans la deuxième partie de notre travail.

2)- Fst

La valeur de F_{st} sur l'ensemble des locus est de 0,073 et pourrait indiquer un déficit en hétérozygotes dû à la différenciation entre populations et donc des flux génétiques limités entre populations.

Hypothèses explicatives:

- . Flux de graines limités
- . Flux polliniques efficaces limités
- . Décalage phénologique entre populations

* Les études portant sur la prédation et la dissémination des glands concluent à la fois à une prédation importante (les micromamifères sont responsables de la disparition de 78% des glands) et à une faible dissémination des glands ayant échappé à la prédation.

Les informations dont nous disposons sur la dissémination des glands dans les chênaies des régions tempérées signalent que 99 % des glands transportés au delà de 20 mètres sont consommés.

* Pour ce qui concerne la variabilité phénologique, il y a un décalage d'autant plus important entre stations que celles-ci sont plus dissemblables entre elles au niveau de leur conditions environnementales et surtout climatiques. Ce décalage va limiter les possibilités de croisement entre stations puisque les individus précoces ne pourront se croiser avec ceux qui sont tardifs donc même si le flux pollinique est important entre deux populations même proches, la fraction efficace va être limitée.

A ce sujet, ANTONOVICS et Mc NEILLY (1968) dans leurs travaux portant sur des espèces résistantes aux métaux lourds concluent de la façon suivante:

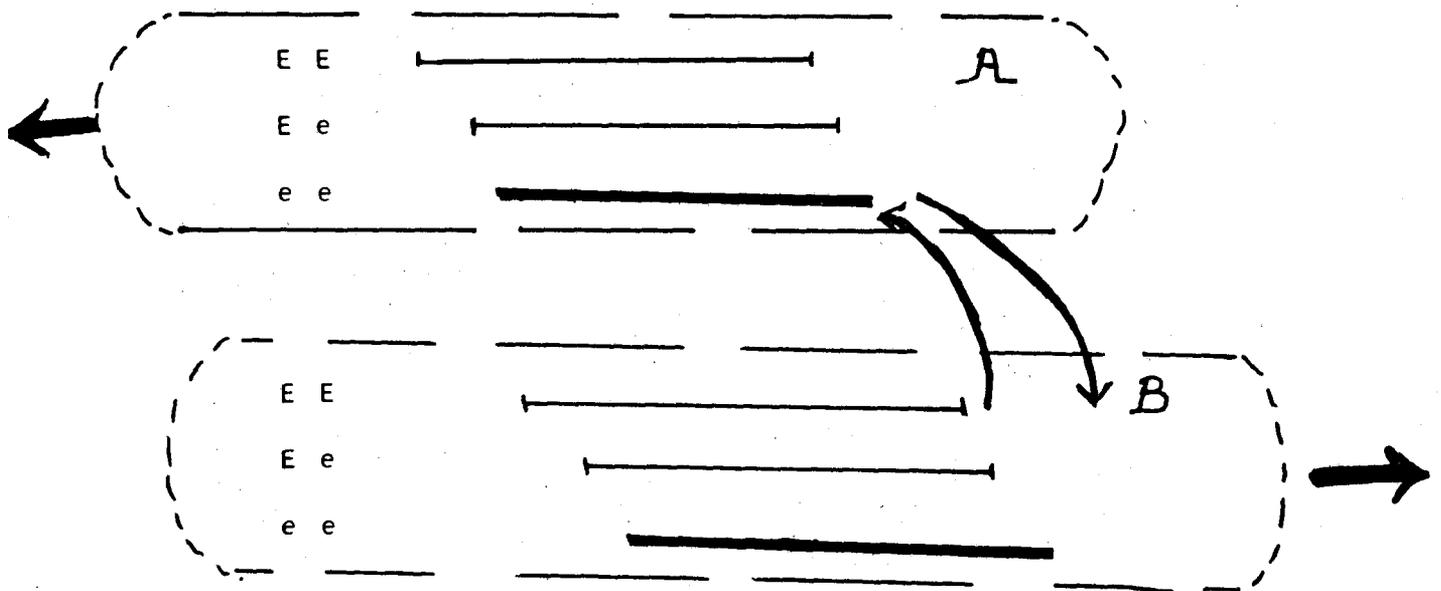
" Un décalage du temps de floraison conduit efficacement à un certain degré d'isolement réduisant l'effet homogénéisant du flux génique élevé sans pour autant complètement éliminer les possibilités de transfert de gènes entre populations".

Au niveau théorique, l'impact du décalage phénologique sur l'isolement reproductif entre deux populations adjacentes a été plus récemment étudié par STAM (1983). Il considère que le temps de floraison est un caractère codé par un locus à deux allèles avec un génotype précoce (EE), un génotype tardif (ee) et un génotype intermédiaire (eE). Les génotypes de l'habitat A sont plus précoces que ceux de l'habitat B (Fig. 2).

Les génotypes précoces de l'habitat B et qui sont plus précoces que les tardifs de l'habitat A se croiseront préférentiellement ou seront triés par l'habitat A et les génotypes tardifs de A seront triés par l'habitat B ou y seront préférentiellement efficaces.

Fig. 2 : STAM , 1983 :

Modèle relatif à l'évolution d'un isolement reproductif dans des populations végétales adjacentes, à partir d'un décalage du temps de floraison.



Conditions préalables:

- présence d'une variation génétique substantielle, peu ou pas de chevauchement de la période de floraison des génotypes précoces et tardifs.
- Flux de graines limité entre ces populations.

Au cours des générations successives, le décalage phénologique va s'accroître dans le sens d'un isolement reproductif entre les deux stations. Ce modèle a été testé par ce même auteur sur une espèce annuelle: *Brassica campestris* et au bout de la troisième génération, les résultats escomptés ont été obtenus. Ce modèle ne peut évidemment se tester sur le cas du chêne vert mais démontre néanmoins que le paramètre phénologique peut contribuer de façon déterminante dans la différenciation génétique entre populations.

A l'échelle régionale, c'est à dire en ne considérant que les populations de la région montpelliéraine distantes entre elles de 6 à 34 Km à vol d'oiseau, nous avons effectué un test de corrélation entre distance génétique du X^2 et distance géographique, le résultat obtenu est que les deux distances sont significativement corrélées entre elles au risque de 5%. Si l'on interprète le sens strict de ce résultat: plus les populations sont proches et plus elles se ressemblent génétiquement ou à l'inverse, plus les populations sont éloignées entre elles et plus important est leur degré de dissemblance.

La distance du X^2 a une propriété statistique qui mérite d'être signalée: elle est construite de façon à maximiser l'effet des allèles rares. Or, si l'on se réfère au modèle de Statkin (1981 et 1985) portant sur les allèles rares en tant qu'indicateur de flux génétiques, notre résultat traduirait l'existence d'un flux génique d'autant plus limité que les populations sont éloignées entre elles.

A un isolement spatial s'ajoute un isolement temporel qui s'exprime par le décalage phénologique qui va accentuer la tendance à la différenciation entre populations.

Nos résultats comparés à ceux obtenus sur d'autres espèces et plus spécialement à d'autres arbres anémophiles, montrent que le chêne vert présente la valeur de F_{st} la plus élevée (quoique les différences ne soient pas considérables) autrement dit une différenciation plus importante que pour les autres espèces.

Les résultats de cette première partie nous permettent de penser que d'une part les populations étudiées sont jeunes, une seule ou très peu de générations se seraient écoulées pour la plupart d'entre elles et d'autre part qu'elles se seraient séparées depuis longtemps.

Outre les caractères propres à l'espèce, les événements historiques et plus spécialement l'intervention humaine auront contribué à modeler l'image de la structure actuelle des populations de chêne vert.

La deuxième partie de notre travail a porté sur l'analyse de la distribution spatiale des génotypes à l'échelle d'une population et sur l'étude du régime de reproduction de l'espèce.

1. ANALYSE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES GENOTYPES

WRIGHT a montré l'influence de l'effectif efficace du voisinage sur la différenciation locale dans le cas d'une population continue. Sa démarche est la suivante:

Soit une population donnée d'effectif total T . On réalise plusieurs subdivisions successives de taille croissante. En calculant F_{is} et F_{st} à chaque échelle de subdivision, l'auteur a montré que si l'effectif efficace du voisinage est grand F_{is} et F_{st} sont tous les deux faibles quel que soit le type de subdivision réalisé par contre si l'effectif efficace est petit, F_{is} et F_{st} sont grands.

Fst sera d'autant plus faible et Fis d'autant plus grand que S est proche de T.

Nous avons cartographié la position respective de tous les arbres contenus dans une surface de 490 m², l'effectif total de la population étant de 158 individus.

L'analyse des trois systèmes enzymatiques a été effectuée sur tous les individus de la population.

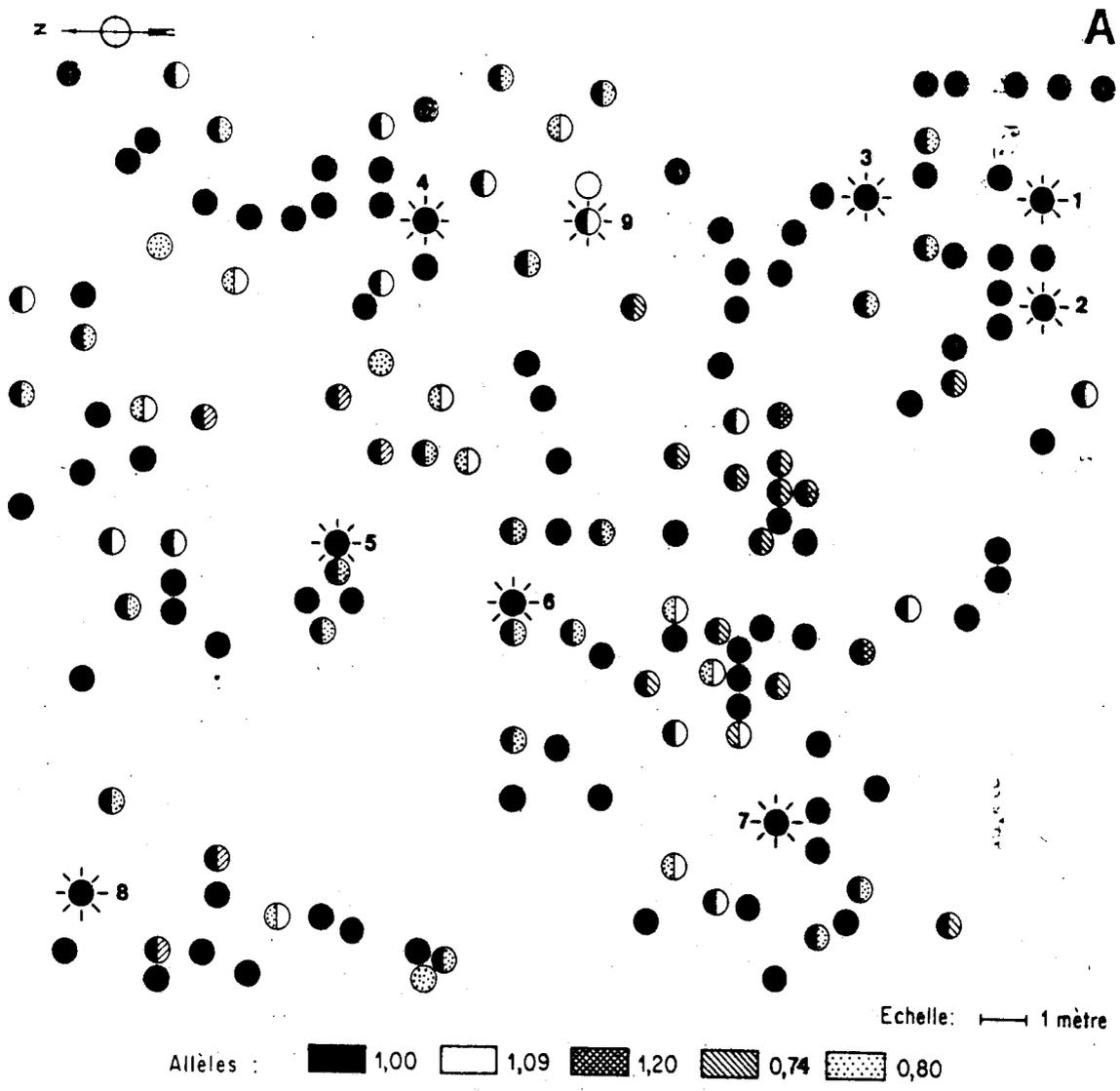
Nous avons ainsi la distribution spatiale des génotypes pour chacun des locus utilisés (Fig. 3 et 4). Des subdivisions successives de tailles croissantes ont été effectuées et pour chaque échelle de subdivision les indices Fis et Fst ont été calculés.

L'évolution des valeurs de ces indices en fonction de la taille de l'échelle de subdivision sont illustrés par des graphes (Fig. 5).

Chaque graphe correspond à un locus. Les subdivisions pour lesquelles le nombre d'individus par carré est supérieur à un effectif moyen de 5 sont illustrés par un tracé vertical au niveau des trois graphes.

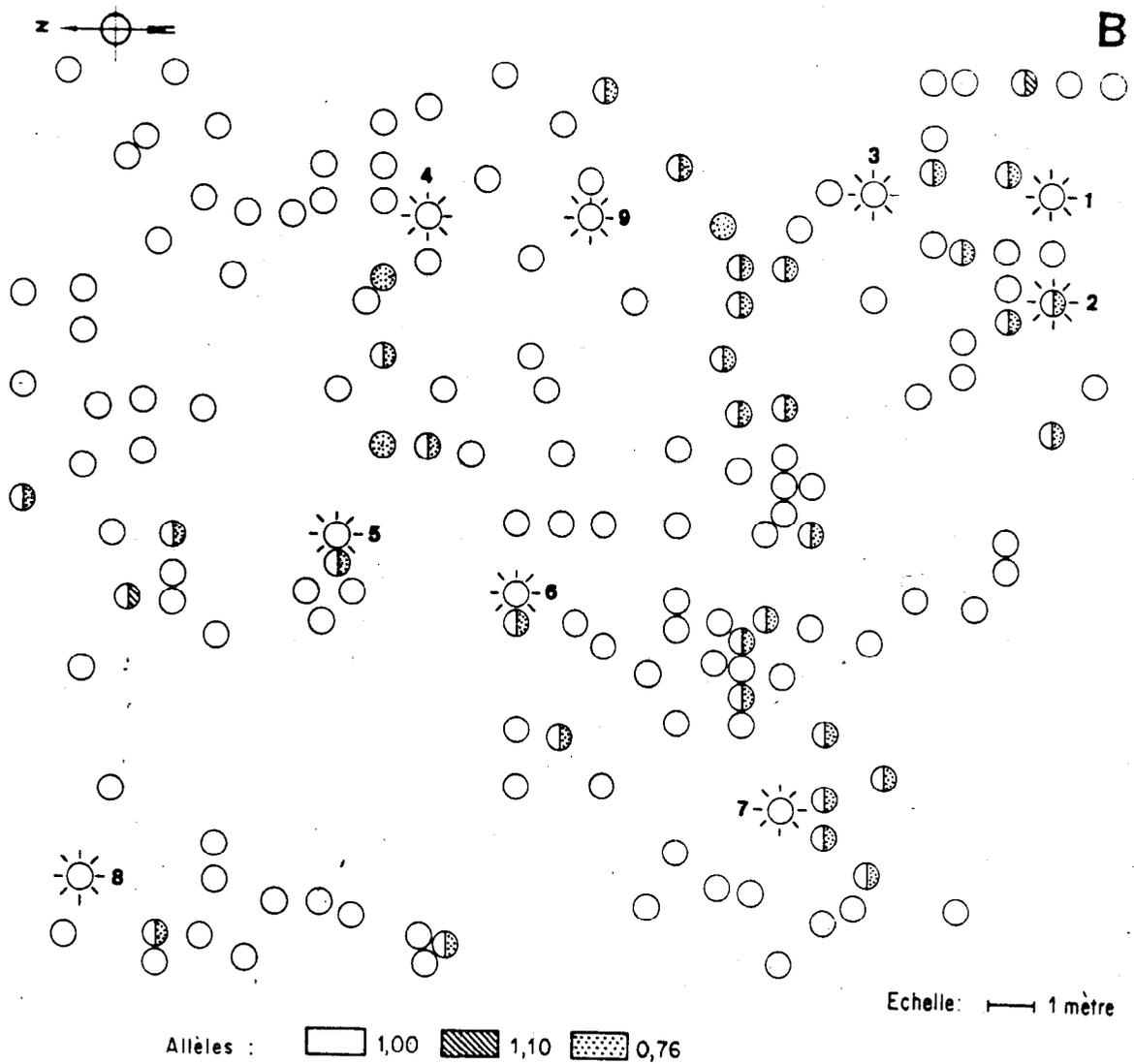
Nous remarquons que pour les trois locus, à partir de cette échelle de subdivision et pour celle de taille supérieure, les valeurs de Fis et Fst restent faibles et sont proches de zéro. Ce qui signifie que l'on n'a pas de différenciation intra et intersubdivision.

En supposant que quelques générations se sont écoulées, le résultat suggère que la taille du voisinage est supérieure à la taille de l'échantillon étudié.



☀ Individus à partir desquels ont été prélevés les descendants.

Fig. 3 : Distribution spatiale des génotypes au locus PGI-1.



☀ Individus à partir desquels ont été prélevés les descendants.

Fig. : Distribution spatiale des génotypes au locus IDH-1.

On peut également supposer que les individus de la population sont issus d'une fondation récente et que donc la structuration n'a pas eu le temps de s'établir ce qui reste probable compte tenu des données historiques relatives aux stations de la région montpelliéraine. Ceci n'exclut pas que la taille du voisinage puisse être supérieure à la taille de la population étudiée.

2. REGIME DE REPRODUCTION, FLUX POLLINIQUES

Pour le régime de reproduction de l'espèce et des flux polliniques, les glands issus de fécondation libre ont été récoltés sur 9 arbres disséminés dans la parcelle. La quantité de glands récoltés correspond environ à 70 % de la production de la parcelle. La localisation respective des 9 mères est illustrée par un cercle étoilé sur les figures 3 et 4.

Nous avons comparé les distributions allopolliniques par locus entre les descendance issues de mères homozygotes (Fig. 6).

Au locus PGI - 1, la distribution des fréquences alléliques dans le pollen de la descendance N°2 est significativement différente au risque de 5% de celles des descendance N° 1, 3 et 6. L'observation de la localisation de leur mère respective, dans la station, laisse apparaître que ces différences entre descendance ne résultent pas de la distance qui sépare les mères.

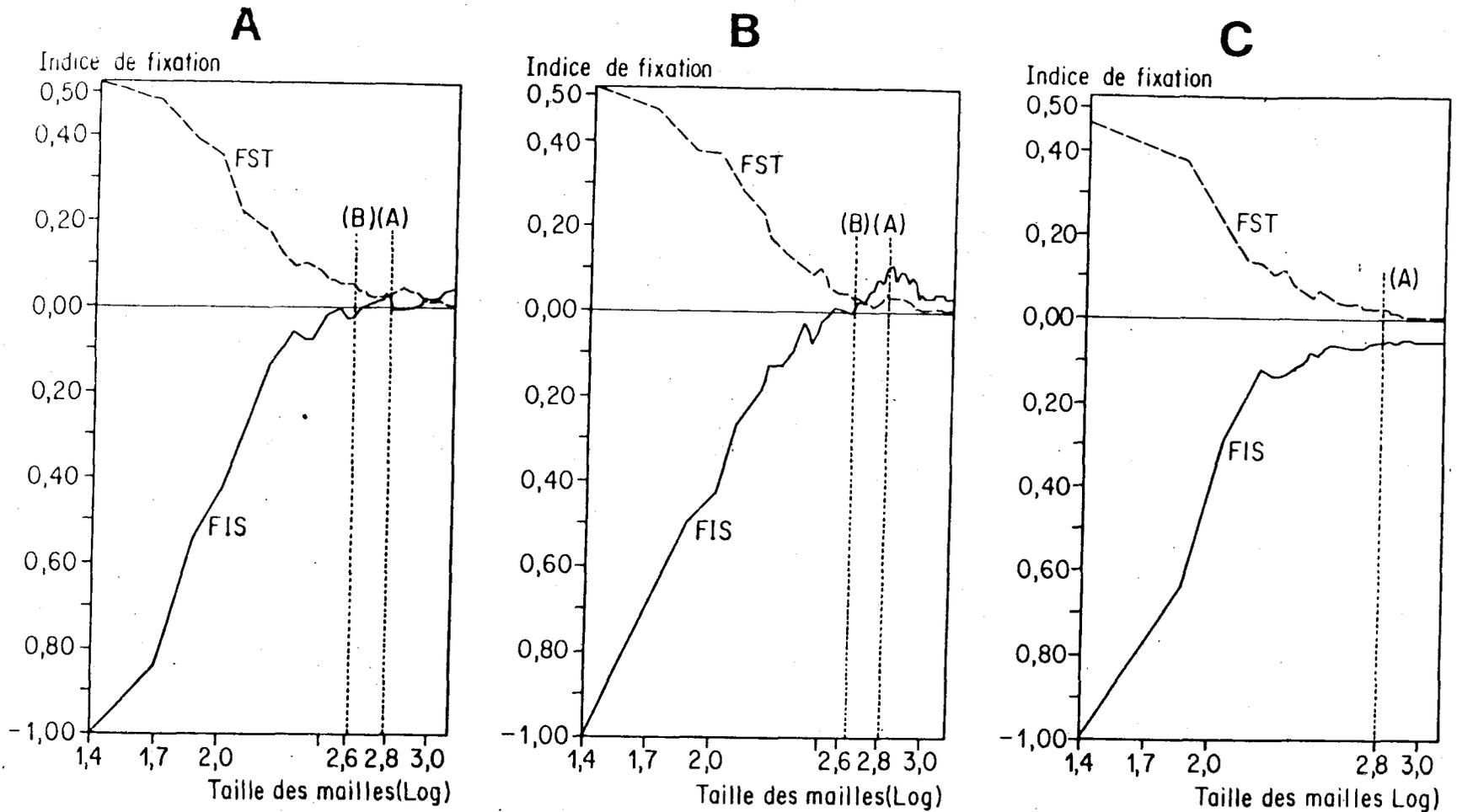


Figure 5 : Variation des indices Fis et Fst à chaque locus en fonction des diverses classes de subdivision. A : PGI-1, B : IDH-1, C : ADH-1.

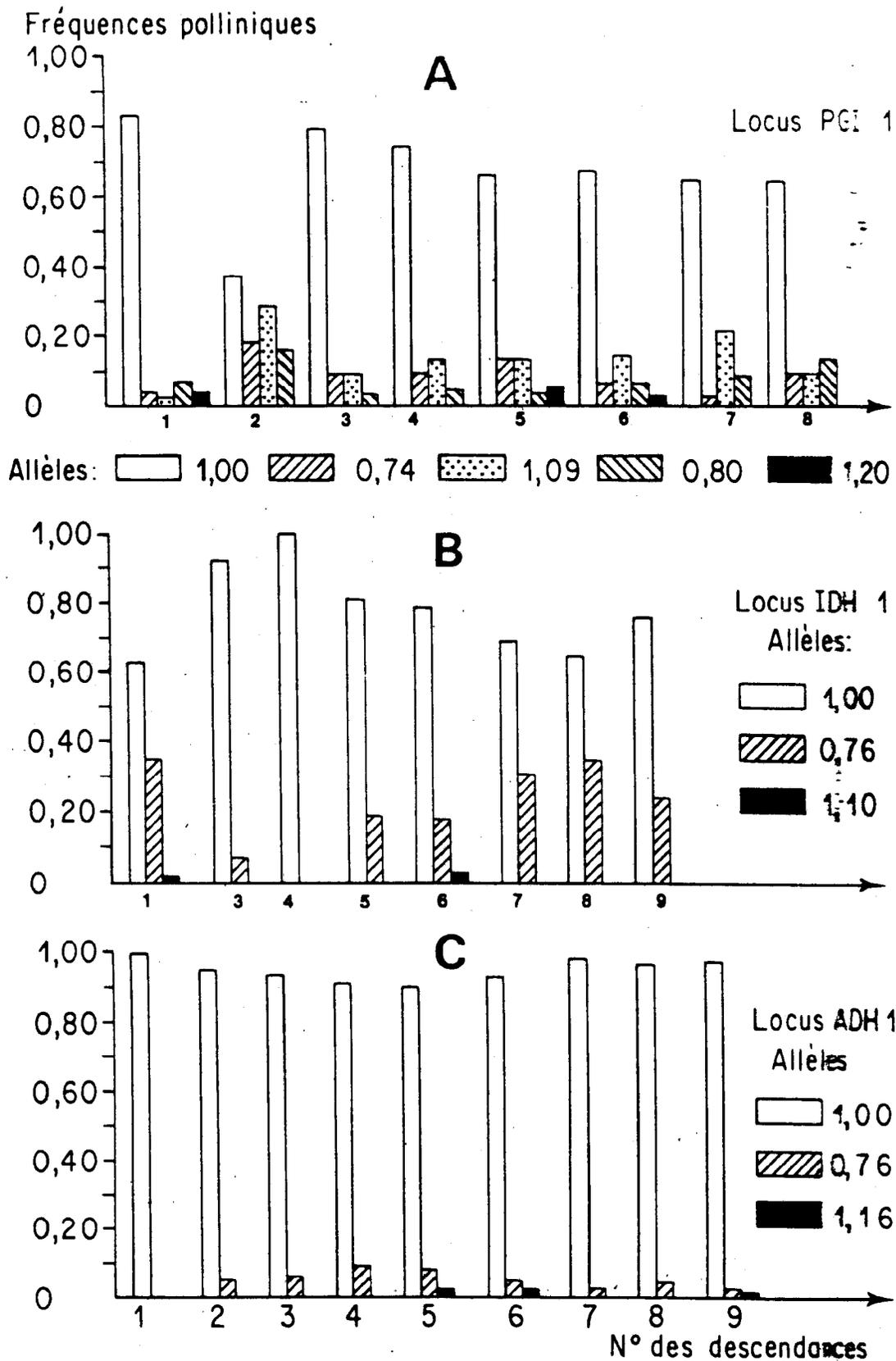


Figure 6 : Distribution des fréquences alléliques dans le pollen ayant contribué à la formation des descendants.

En effet, les mères 1 et 2 ne sont séparées entre elles que par un seul individu, elles sont de par leur localisation en limite de parcelle, soumises aux mêmes effets de bordure et au même pool pollinique potentiel.

L'allèle rare 1,20 n'est présent que dans trois descendance 1,5 et 6 et sa localisation dans la parcelle est pourtant plus proche des mères 7 et 3.

L'entourage de la mère N°6 est constitué d'arbre portant l'allèle 0,80, néanmoins, elle présente dans sa descendance une plus grande proportion de l'allèle 1,09. On remarque la encore que les arbres ne sont pas préférentiellement pollinisés par ceux qui leur sont le plus proche.

Au locus IDH-1, les descendance 3 et 4 sont significativement différentes des autres descendance, on remarquera là encore que la distance entre les arbres n'intervient pas de façon systématique dans leur pollinisation.

Les distributions entre descendance au locus ADH ne sont pas significativement différentes entre elles ce qui est certainement dû au faible degré de polymorphisme à ce locus. Ces résultats témoignent à la fois d'un flux pollinique important et de son caractère hétérogénie.

Les variations peuvent être dues au fait qu'on ne soit pas en panmixie ou encore que les taux d'allofécondation varient entre les mères.

Nous avons estimé les taux d'allofécondation pour chaque mère à partir de la méthode de SHAW (1981).

Tableau 3 : Estimation du taux d'allofécondation
pour chaque mère, selon la méthode de Shaw et al (1981).

N° de la mère	Génotypes de la mère			Ni	Oi	α_1	t1	α_2	t2
	PGI1	IDH1	ADH1						
1	AA	AA	AA	44	21	0,69	1,5	0,66	1,4
2	AA	AB	AA	38	22	0,79	2,7	0,62	1,5
3	AA	AA	AA	33	10	0,49	0,63	0,73	1,2
4	AA	AA	AA	23	7	0,61	0,88	0,75	1,2
5	AA	AA	AA	63	33	0,71	1,8	0,61	1,3
6	AA	AA	AA	133	70	0,52	1,1	0,62	1,4
7	AA	AA	AA	51	27	0,71	1,8	0,61	1,3
8	AA	AA	AA	23	12	0,64	1,4	0,58	1,2
9	AB	AA	AA	82	32	0,74	1,5	0,67	1,2

Dans la représentation des génotypes, A correspond à l'allèle le plus fréquent, soit 1,00 pour les trois locus, la lettre B correspond à l'allèle 0,76 du locus IDH-1 et à l'allèle 1,09 du locus PGI-1.

Ni = effectif des descendants par mère.

Oi = nombre de descendants comme étant issus d'allofécondation directement décelable.

α_1 = probabilité de ne pas détecter une allofécondation alors qu'elle a eu lieu, calculée à partir d'un pool pollinique supposé identique à la composition de la station.

t1 = taux d'allofécondation calculé à partir de 1.

α_2 = probabilité calculée à partir du pool pollinique ayant participé à la formation des descendants (autopollen éventuel et allopollen confondus).

t2 = taux d'allofécondation calculé à partir de 2.

Deux séries d'estimation ont été réalisées pour la première, nous avons utilisé un pool pollinique supposé identique à la composition de la station.

La deuxième série d'estimation a été calculée à partir du pool pollinique ayant participé à la formation des descendants autopollen et allopollen confondus.

Dans la 1ère série d'estimation, nous avons obtenu (tableau 3) des taux d'allofécondation différents entre mères en effet, deux d'entre elles présentent des taux inférieurs à 1 (0,63 et 0,88) pour la deuxième série d'estimation toutes les mères se sont avérées allogames strictes.

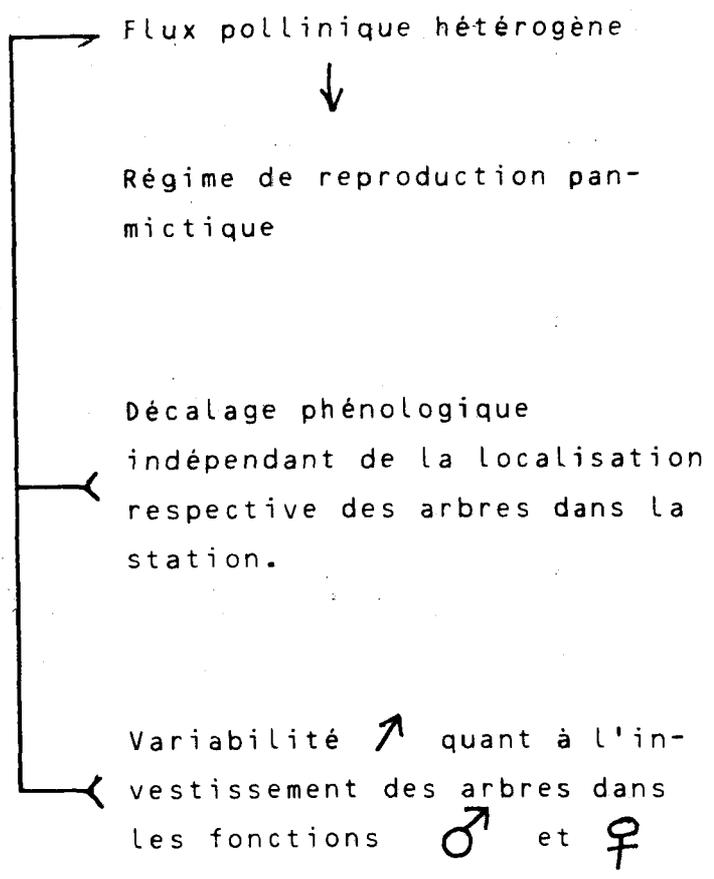
Pour vérifier la validité de la 1ère série de résultats et donc l'hypothèse de la panmixie, nous avons comparé les distributions des fréquences alléliques entre la population parentale et celle du pollen ayant contribué à la formation des descendants et les différences se sont avérées significatives ce qui signifie que l'on n'est effectivement pas en panmixie.

Ainsi l'ensemble des résultats peuvent se résumer ainsi:

Dans la station

Absence d'effet d'agrégation des diverses classes génotypiques.

Le chêne vert est une espèce allogame quasiment stricte.



Les arbres ne seront pas nécessairement pollinisés par ceux qui leur sont le plus proche mais par ceux qui leur seront à la fois phénologiquement synchrones et qui auront prioritairement investi dans la fonction mâle.

En conclusion, l'analyse de la structure génétique du chêne vert contrairement à ceux que l'on aurait pu attendre, compte tenu des résultats obtenus sur d'autres espèces forestières montre une absence de différenciation à l'intérieur des populations étudiées alors qu'elle existe entre celles-ci: les questions qui découlent d'un tel constat sont les suivantes:

- S'il n'y a effectivement pas de différenciation à l'intérieur des populations, peut-on attribuer une telle situation à la seule jeunesse des populations, Si ce n'est pas le cas, quelle est la taille du voisinage qui est à la fois spatiale et temporelle.

Les résultats de la 2ème partie de notre travail nous ont montré que nos populations ne sont certainement pas panmictiques et témoignent de la complexité du régime de reproduction et de l'organisation particulière des flux polliniques.

- Si l'on se limite au seul aspect phénologique on peut se demander s'il y a répétabilité des groupes de floraison d'une année sur l'autre et dans le cas contraire comment et pourquoi varie la composition de ces groupes.

La prise en compte à la fois du mode d'investissement des arbres dans les fonctions végétatives, mâles et femelles et de la phénologie soulève la question de la relation

entre ces deux aspects, autrement dit: comment investissent les arbres d'un même groupe de floraison dans ces différentes fonctions? ou encore, y a-t-il prédominance de l'une ou de l'autre des fonctions aux différentes étapes de la floraison ?

B I B L I O G R A P H I E

- AISSA D., 1981 - Etude expérimentale de la germination du chêne vert (*Quercus ilex* L.). Thèse de spécialité. Fac. Sc. Tech. St Jérôme. Marseille.
- BALAKRISHNAN V.; SANGHVI L.D., 1968 - Distance between populations on the basis of attribute data. *Biometrics*, 24 : 859-865.
- CUGUEN J., 1986 - Différenciation génétique inter et intrapopulations d'un arbre forestier anémophile: le cas du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Thèse de doctorat. Univ. Sc. Tech. Languedoc. Montpellier.
- CUGUEN J., THIEBAUT B., N'TSIBA F., BARRIERE G., 1985. Enzymatic variability of bechstands (*Fagus sylvatica* L.) on three sites in Europe: Genetic differentiation and dispersal in plants. eds P. Jacquard, G. Heim et J. Antonovics, NATO ASI Series, Vol. 65 : 17 - 39.
- DANCIK B.P., YEH F.C., 1983 - Allozyme variability and evolution of Lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) and Jack pine (*P. banksiana*). In Alberta. *Can. J. Genet. Cytol.*, 25 : 57 - 64.
- DUGRAND R., 1964 - La garrigue Montpelliéraine, essai d'explication d'un paysage 292 p. Presses universitaires de France.

- DU MERLE P., 1983.- Phénologies comparées du Chêne pubescent, du chêne vert et de *Mercuria virginiana* (Lep., Tortricidae). Mise en évidence chez l'insecte de deux populations sympatriques adaptées chacune à l'un des chênes. *Acta oecologia*, 4 : 55 - 74.
- LEWONTIN R.C., 1972.- The apportionnement of human diversity. P. 381-383. in DOBZANSKI T., HECHT H.K., STEERE W.C., (Edits) *Evolutionary biology*, 6 : Appleton century. Crofts. N.Y.
- LINHART Y.B., MITTON J.B., STURGEON K.B., DAVIS M.L., 1981.- Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Heredity*, 46: 407-426.
- LUMARET R., 1985.- Phenotypic and genotypic variation within and between populations of the polyploide complexe, *Dactylis glomerata* L. in J.H. HEACK and J.W. WOLDEN-DORP (Editors: Structure and functioning of plant populations. Part 2, P. 343-353. North, Holland Publishing Company. Amsterdam, Oxford, New-York.
- MC NEILLY T., ANTONOVICS J., 1968.- Evolution in closely adjacent plant populations IV Barriers to gene flow. *Heredity*, 23, 205-218.
- MITTON J.B., LINART Y.B., HAMRICK H.B., BECKMAN J.S., 1977.- Observation on the genetic structure and mating system of ponderosa pine in the Colorado front range. *Theor. Appl. Genet.*, 51 : 5-13.
- NEI M., MARUYAMA T., CHAKRABORTY R., 1975.- The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29 : 1 - 10.
- NEI M., 1977.- Statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.*, 41 : 225 - 233.

- NEI M., 1978 - Estimation of average Heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89 : 583 - 590.
- O'MALLEY D.M., ALLENDORF F.W., BLAKE G.M., 1979 - Inheritance of isozyme variation and heterozygosity in *Pinus ponderosa*. *Biochem. genet.*, 17 : 233 - 250.
- ORTON T.J., 1983 - Celery and Celeriac (*Asplum graveolus* L.) in: TANKSLEY S.D. T.J. ORTON (Editors): *Isozymes in plant genetics and breeding, Part B*, p. 351-367, Elsevier Science publishers B.V. Amsterdam.
- REYNOLDS J., WEIR B.S., COCKERHAM C.C., 1983 - Estimation of the coancestry coefficient : basis for a short-term genetic distance. *Genetics* 105 : 767 - 779.
- ROBERDS J.H. , CONKLE M.T., 1984 - Genetic structure in loblolly pine stands allozyme variation in parents and progeny. *Forest. Sci.*, 30 : 319 - 329.
- SANDER T.B., HAMRICK J.L., 1980 - Variation in the breeding system of *Elymus canadensis*. *Evolution*, 34 ; 117 - 122.
- SECOND G., 1982 - Origin of the genic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.) study of the polymorphism at 40 isozyme Loci. *Jpn. J. Genet.*, : 57 : 25 - 57.
- SHALL B.A., 1975 - population structure and local differentiation in *Liatris cylindracea*. *Amer. Natur.*, 108 : 511 -528.
- SHALL B.A., SMITH W.G., 1980 - The apportionment of genetic variation within and among populations of *Desmodium nudiflorum*. *Evolution*, 34 : 214 - 221.
- SHAW D.V., KAHLER A.L., ALLARD R.W., 1981. A multilocus estimator of mating system parameters in plant populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 78 : 1298-1302.

- SHEA K.L., 1985 - Mating system and population structure in engelmann spruce and subalpine fir. Ph. D. Thesis, University of Colorado, Boulder, 144 p.
- SLATKIN M., 1981 - Estimation levels of gene flow in natural populations. *Genetics*, 99: 323 - 335.
- SLATKIN M., 1985 - Rare alleles as indicators of gene flow *Evolution*, 39 : 53 - 65.
- SORK V.L., 1984 - Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal tagged acorns *Ecology*, 65 : 1020 - 1022.
- STAM P., 1983 - The evolution of reproductive isolation in closely adjacent plant populations through differential flowering time. *Heredity*, 50 : 105 - 118.
- TIGERSTEDT P.H.A., 1973 - Study on isozyme variation in marginal and central populations of *Picea abies*, *Hereditas*, 75: 47 - 60.
- VINCENT J.P., 1977 - Interaction entre les micromammifères et la production de semences forestières. *Ann. Sc. Forest.*, 34 : 77 - 87.
- WEIR B.S., COCKERHAM C.C., 1984 - Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 36 : 1358 - 1370.
- WRIGHT S., 1931 - Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16 : 97 - 159.
- WRIGHT S., 1946 - Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics*, 31: 39 - 59.
- WRIGHT S., 1951 - The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics.*, 15 : 323 - 354.

WRIGHT S., 1965 - The interpretation of population structure by F-Statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19: 358 - 420.

WRIGHT S., 1978 - Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations. 580 pp. University of Chicago Press, Chicago.