

## Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique

Lefèvre F.<sup>1</sup>, Fady B.<sup>1</sup>, Jean F.<sup>1</sup>, Davi H.<sup>1</sup>, Pichot C.<sup>1</sup>, Oddou-Muratorio S.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR629, Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM), site Agroparc, F-84914 Avignon

**Correspondance** : francois.lefevre@avignon.inra.fr

### Résumé

Les aléas liés au changement climatique ont non seulement des impacts à court-terme sur les arbres forestiers en place mais aussi à plus long-terme sur le potentiel évolutif des peuplements. Il existe une grande diversité génétique adaptative entre espèces forestières, entre origines géographiques d'une même espèce et au sein même de chaque peuplement. Par ailleurs, selon les caractères considérés, chaque arbre réagit plus ou moins fortement aux fluctuations climatiques. Les arbres, individuellement, et les forêts, globalement, ont donc un potentiel de réponse non négligeable à court-terme et à long-terme. Mais ce potentiel reste limité et ne permettra peut-être pas de répondre spontanément à tous les effets du changement climatique. En décrivant les processus d'adaptation et de plasticité phénotypique, ainsi que leurs interactions, nous proposons ici une approche dynamique de la caractérisation et de la gestion des « ressources génétiques ». Nous suggérons que cette approche dynamique basée sur les processus, intégrant court-terme et long-terme, est utile pour raisonner l'adaptation des forêts et des pratiques au changement climatique.

**Mots-clés**: Ressources génétiques, Risque, Evolution, Expérimentation, Modèle

### Abstract: Biological processes that trees can use to respond to climate change: adaptation and phenotypic plasticity

Climate change related hazards not only impact existing forest trees in the short-term but also impact the evolutionary potential of forest stands in the long-term. Forest trees show a huge adaptive genetic diversity not only among species, but also within species among populations of different geographic origins and among individual trees within each forest stand. Furthermore, the response of individual trees to climatic fluctuations varies depending on the traits considered. Thus, trees, individually, and forests, globally, have an inherent response potential to climate change both in the short-term and in the long-term. But this potential remains limited and might not be sufficient to ensure spontaneous persistence of the forests facing climate change. Based on a description of the processes of adaptation and phenotypic plasticity, as well as their interactions, we propose a dynamic approach for the characterization and the management of so-called "genetic resources". We argue that this dynamic and process-based approach, which integrates short-term and long-term issues, can help reason the adaptation of forests to climate change.

**Keywords**: Genetic resources, Risk, Evolution, Experimentation, Modelling

### Introduction

Du fait de la longévité des arbres forestiers, ce sont les aléas et les extrêmes, plus que l'évolution des tendances moyennes des variables climatiques, qui impacteront les forêts par leur intensité, leur fréquence et leurs interactions. Les impacts des aléas climatiques seront directs (tempêtes, sécheresse, inondations) ou liés à d'autres facteurs (incendies, parasites). Le changement climatique n'est pas

simplement la substitution d'un climat par un autre. Plus qu'un changement d'état, le changement climatique est un état de changement dans lequel la fréquence et l'intensité des aléas évoluent en continu tout au long de la durée de vie des arbres et des peuplements forestiers. Les réponses des arbres et des forêts à ces aléas, instantanés mais multiples, se feront dans la durée.

On peut distinguer les réponses à « court-terme », à l'échelle de l'année ou de quelques décennies qui conduisent à une modification du fonctionnement des forêts en place, des réponses à « long-terme », à l'échelle de la décennie ou du siècle, voire plus, qui conduisent à une évolution de la composition génétique des peuplements. Bien évidemment, les processus de réponse à court-terme conditionnent les processus à long-terme. Il peut également arriver que les réponses à court-terme obèrent l'avenir à long-terme. Ainsi, l'absence de régénération après de multiples passages d'incendies à forte fréquence peut conduire à la transformation d'un couvert forestier en une garrigue sans arbre ou presque, comme c'est souvent le cas en région méditerranéenne. Le gestionnaire forestier doit savoir que ses propres choix à court terme peuvent aussi avoir une incidence sur les réponses à long terme des peuplements forestiers. Ainsi, le recours à des matériels forestiers de reproduction ne résistant pas au froid lors d'opérations de reboisement en pin d'Alep dans le sud de la France dans les années 1975-1980 a conduit à des mortalités massives suite aux froids hivernaux intenses de l'hiver 1984-1985. Du fait de ces mêmes froids hivernaux intenses, des reboisements en pin maritime dans les Landes utilisant des matériels forestiers de reproduction portugais, sensibles au froid, ont conduit à des mortalités encore plus massives (30 000 ha) et des pertes économiques considérables.

L'adaptation et la plasticité phénotypique sont deux processus de réponse naturelle que les arbres et les forêts ont à leur disposition pour faire face au changement climatique. La réponse à court-terme des forêts s'appuiera sur la plasticité phénotypique et l'exploitation de la diversité adaptative existante alors que la réponse à long-terme reposera sur l'évolution génétique des caractères adaptatifs par sélection. Face à l'ampleur et à la rapidité du changement climatique, la plasticité phénotypique et le potentiel évolutif seront-ils suffisants ? Les processus adaptatifs seront-ils assez rapides ? Nous dressons ici un état des connaissances permettant d'apporter des éléments de réponse à ces deux questions.

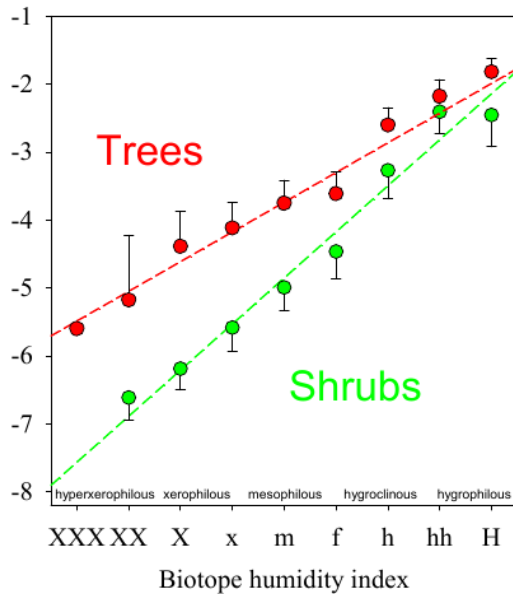
## 1. L'adaptation et la réponse à la sélection

On peut d'abord définir l'adaptation (au sens génétique du terme) comme un état, caractérisant la capacité des arbres à vivre et se reproduire dans un environnement donné : les forêts boréales, méditerranéennes, tropicales sont adaptées à leurs environnements respectifs. On utilise aussi le terme d'adaptation pour caractériser l'état d'un caractère : la modalité « précoce » du caractère « date de formation des bourgeons à la fin de la saison de végétation » est une adaptation au froid. Parce que l'environnement change, il est aussi intéressant de concevoir l'adaptation comme processus de réponse permettant à l'individu ou à la population de rester en adéquation avec les exigences écologiques de son environnement : processus de plasticité phénotypique au niveau d'un génotype (Miner et al, 2005), processus d'évolution génétique des caractères (y compris évolution de la plasticité) au niveau d'une population.

### 1.1 Une très grande diversité génétique inter- et intra-spécifique chez les arbres

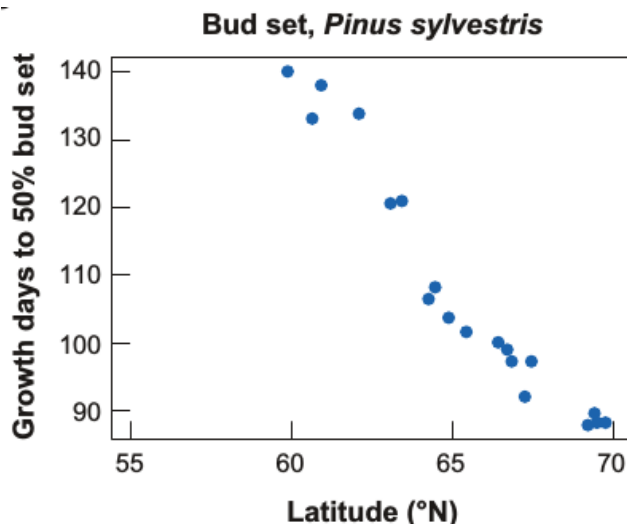
La diversité des adaptations est très grande chez les arbres. Comme chez tous les organismes vivants, cette diversité a une composante génétique et une composante environnementale (on verra au paragraphe 3 comment on peut les évaluer séparément). Le premier niveau de diversité génétique auquel on pense est celui des espèces. Ainsi, les espèces ligneuses de milieux secs ont en moyenne une plus grande résistance à la cavitation que les espèces venant d'habitats plus humides (Brendel et Cochard, 2011) (Figure 1). Néanmoins, au sein même du biome méditerranéen, il existe une grande

diversité de ce caractère entre espèces (Maherali et al. (2004) et voir Aussenac (2002) pour le cas particulier des sapins).



**Figure 1 :** Corrélation entre la vulnérabilité du xylème à la cavitation d'une centaine d'espèces ligneuses de la flore française, estimée par la pression du xylème provoquant 50 % de cavitation (P50, MPa), et l'index d'humidité de leur habitat, tiré de la Flore Forestière Française de Rameau. (D'après Brendel et Cochard, 2011).

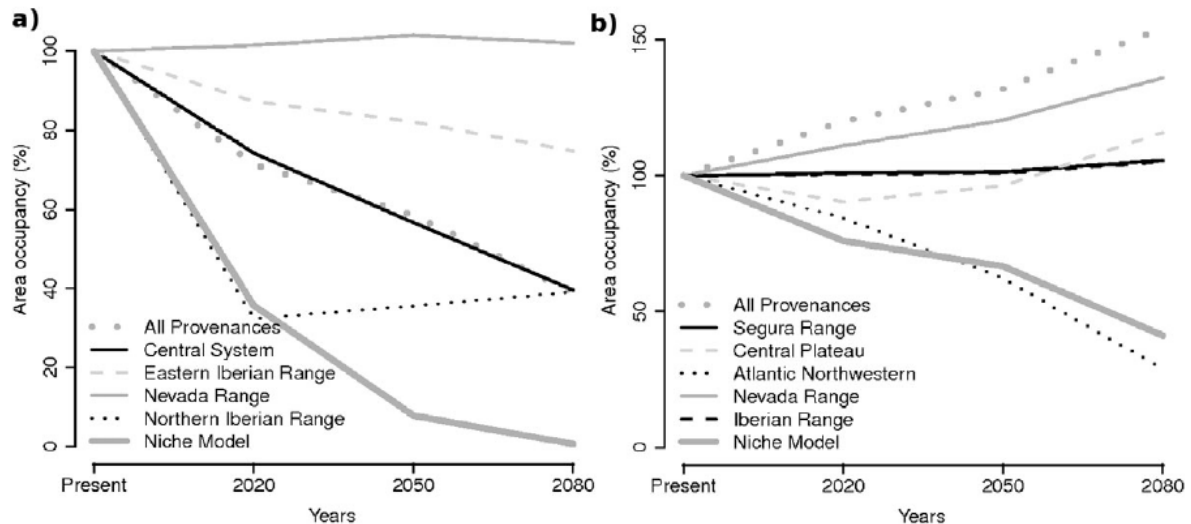
Bien que l'on ne puisse pas l'observer spontanément et directement en forêt, la diversité génétique adaptative au sein des espèces est aussi importante que la diversité entre espèces. Par exemple, si l'on considère des espèces à large aire de répartition, comme le pin sylvestre que l'on rencontre du cercle polaire (au nord) à l'Espagne (au sud), leurs populations présentent des adaptations locales marquées qui se traduisent par une corrélation entre les caractéristiques génétiques moyennes des populations et les caractéristiques environnementales de leur site d'origine : l'exemple de la corrélation entre phénologie d'arrêt de croissance et latitude d'origine des populations est particulièrement marquant (Figure 2).



**Figure 2 :** Corrélation entre la latitude d'origine de populations de pin sylvestre de Scandinavie et le nombre de jours de croissance avant formation de 50% des bourgeons en conditions contrôlées. (D'après Mikola, 1982).

Malgré l'existence d'une différenciation adaptative marquée entre populations à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce, attestant l'existence d'une adaptation locale pour de nombreux caractères adaptatifs importants pour la survie, la croissance et la reproduction des arbres, de nombreuses études montrent que pour ces caractères adaptatifs, la plus grande part de la diversité génétique se situe entre individus d'une même population (Alberto et al., 2013). Si notre œil peut aisément identifier différentes espèces en forêt, il est bien moins aisé de détecter cette diversité adaptative *in-situ* sans

expérimentation appropriée. Prendre en compte toutes les dimensions de la diversité génétique est néanmoins indispensable pour établir des scénarios futurs robustes (Benito-Garzon et al., 2013) (Figure 3) et, bien sûr, pour faire des choix de gestion.

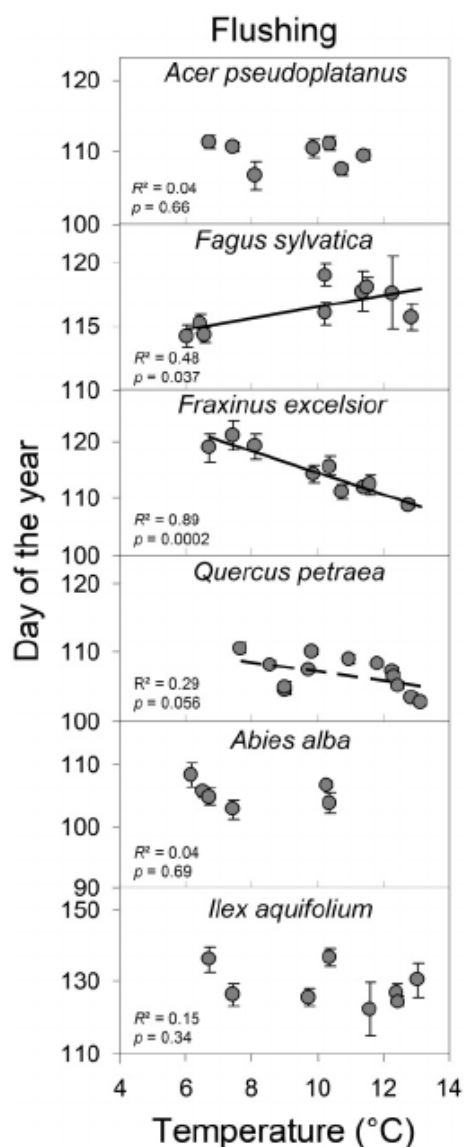


**Figure 3** : Aires potentielles de distribution du pin sylvestre (a) et du pin maritime (b) en Espagne, exprimées en pourcentage de leur aire actuelle, prédites à l'horizon 2080 sous le scénario climatique A2 HadCM3 par un modèle de niche classique (présence/absence) et des modèles intégrant une probabilité de survie estimée indistinctement pour l'ensemble des provenances, ou spécifiquement estimée pour chaque groupe de provenance. Le scénario climatique A2 HadCM3 est un des scénarios médians, ni très optimiste, ni trop pessimiste, proposé par le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) en 2007. Noter la grande divergence des prédictions et notamment l'effet de la prise en compte de la diversité entre provenances. (D'après Benito-Garzon et al., 2011).

L'existence d'une forte diversité génétique adaptative intra-peuplement peut sembler en contradiction avec la différenciation adaptative inter-peuplement. Cette contradiction apparente s'explique par quatre raisons principales. Tout d'abord, la diversité génétique adaptative observée à un instant donné n'est pas un optimum parfaitement abouti mais résulte du rapport dynamique entre des forces d'érosion (sélection, dérive aléatoire) et des forces génératrices de diversité (recombinaison, flux de gènes). La seconde raison est la diversité environnementale qui peut être suffisamment importante intra-peuplement pour générer des adaptations « micro-locales » (Audigeos et al., 2013). Les deux autres raisons du maintien d'une grande diversité adaptative intra-peuplement tiennent à la double contingence de la valeur adaptative d'un caractère : contingence aux conditions environnementales et contingence aux autres caractères. En effet, les conditions du milieu varient dans le temps, pour certaines au sein même du cycle de vie d'un arbre, et donc la valeur adaptative d'un caractère n'est pas constante.

Par ailleurs, l'adaptation à une condition environnementale particulière est généralement obtenue par une combinaison cohérente de plusieurs caractères plutôt que par un seul caractère, on parle alors de syndrome, ce qui relâche ainsi la pression de sélection sur chacun des caractères. Ainsi, l'adaptation locale sur les gradients altitudinaux révèle des stratégies différentes en terme de phénologie du débourrement chez le hêtre, le chêne et une série d'autres espèces : en conditions de test en environnement commun, chez le hêtre, les populations originaires d'altitude débourrent plus précocement que les populations de plaine mais la tendance inverse est observée chez les chênes (Vitasse et al., 2009) (Figure 4). D'autres résultats, toujours chez le hêtre, suggèrent qu'il peut

également y avoir une diversité des stratégies adaptatives au sein d'un même peuplement, contribuant ainsi au maintien de la diversité de chaque caractère (Bontemps, 2012).



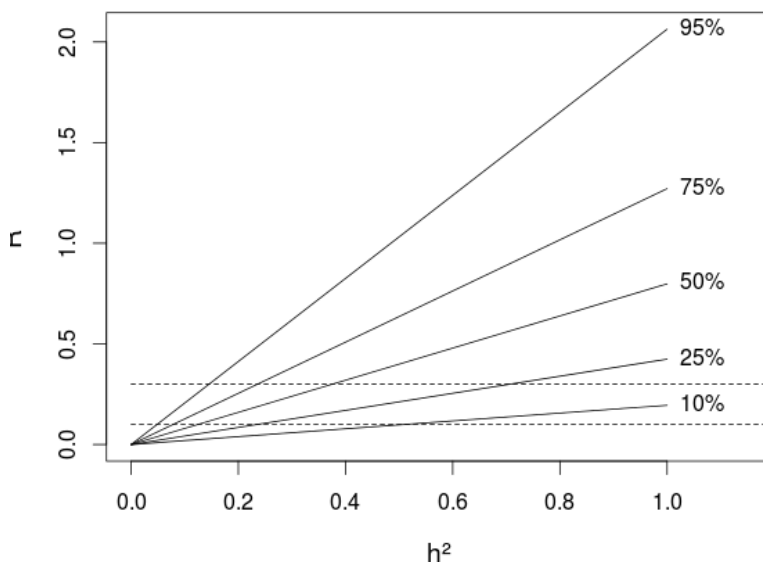
**Figure 4** : Date de débourrement végétatif de différentes populations de six espèces échantillonnées sur un gradient d'altitude pyrénéen en fonction de la température moyenne annuelle de leur altitude d'origine (les populations sont testées en jardin commun à basse altitude). Noter également la variabilité intra-population de certaines populations de hêtre (*Fagus sylvatica*) et de houx (*Ilex aquifolium*). (D'après Vitasse et al., 2009).

### 1.2 L'adaptation comme processus : les mécanismes et leurs conséquences

La diversité génétique adaptative actuelle résulte de la combinaison de trois processus opérant à différentes échelles de temps. Elle résulte d'abord d'un héritage phylogénétique aux temps géologiques : ainsi, au sein des conifères, les espèces de la famille des Cupressacées ont vraisemblablement hérité leur plus grande résistance à la cavitation d'un ancêtre commun (Maherali et al., 2004). Par ailleurs, la diversité génétique des arbres, qu'elle soit neutre ou adaptative<sup>1</sup>, est encore marquée par l'histoire récente des processus de recolonisation post-glaciaire (seulement quelques dizaines de générations d'arbres). Enfin, la diversité adaptative actuelle résulte des processus de sélection récents dans l'environnement actuel des populations. Il faut noter que les deux premiers processus sont indépendants de l'environnement actuel des populations.

<sup>1</sup> On appelle couramment diversité neutre la diversité des gènes sans effet sur la valeur sélective des individus, et diversité adaptative celle des autres gènes.

La sélection naturelle est un processus en deux étapes qui modifie la valeur moyenne d'un caractère adaptatif dans une population au fil des générations : il y a d'abord tri à la génération  $n$  des individus qui vont survivre et se reproduire, la valeur moyenne du caractère des individus triés étant alors différente de la moyenne de la population initiale (c'est ce qu'on appelle le différentiel de sélection), puis il y a inter-croisement de ces individus triés pour former la nouvelle génération  $n+1$ . La moyenne de la nouvelle génération sera différente de celle des individus triés, généralement plus proche de la moyenne initiale. Pour les espèces à générations chevauchantes comme les arbres (ou les humains), le schéma est un peu plus complexe mais le principe reste le même. Au final, la réponse à la sélection, définie comme la différence de moyenne entre deux générations, dépend de trois termes : (1) la variance dans la population initiale et (2) l'intensité de la sélection, qui déterminent conjointement le différentiel de sélection, et (3) l'héritabilité du caractère, qui détermine la différence entre la moyenne des parents sélectionnés et celle de leur descendance. Un caractère ne peut pas évoluer génétiquement s'il n'est pas variable dans la population et si sa variation n'est pas liée à un différentiel de survie ou de reproduction. L'ampleur de l'évolution entre générations est d'autant plus grande que l'intensité de la sélection est forte et que le caractère est héritable : pour un caractère fortement héritable directement sélectionné (par exemple un caractère de phénologie), le gain par génération peut atteindre plus de la moitié de l'écart-type observé entre les arbres d'une forêt, ce qui, compte-tenu de la grande diversité en forêt, peut être une évolution très significative (Figure 5).



**Figure 5 :** Taux d'évolution théorique ( $R'$ , ayant pour unité l'écart-type observé dans la population) attendu en une génération pour un caractère phénotypique de distribution gaussienne soumis à la sélection, selon l'héritabilité du caractère ( $h^2$ ) et le pourcentage d'individus éliminés par sélection. Les évaluations empiriques de taux d'évolution en populations naturelles, sans intervention de l'homme, varient entre 0,1 et 0,3 unités d'écart-type (lignes pointillées). (D'après Lefèvre et al., 2014).

Chez les arbres forestiers en particulier, mais c'est aussi vrai en général chez les organismes supérieurs, la diversité génétique des caractères adaptatifs est le plus souvent déterminée par un ensemble de gènes polymorphes. On parle de caractères polygéniques. Les travaux théoriques montrent alors que la sélection commence par retenir les bonnes combinaisons multigéniques, avant même d'éliminer les formes alléliques défavorables sur chacun des gènes individuellement (Le Corre et Kremer, 2003). Chez les organismes à long temps de génération comme les arbres, la sélection opère ainsi principalement par le tri des meilleures combinaisons multigéniques sans que suffisamment de temps ne s'écoule pour que le polymorphisme des gènes contrôlant la diversité adaptative soit perdu. Il ne faut donc pas voir la sélection comme un simple tri : la recombinaison génétique lors de chaque événement de reproduction sexuée joue ici un rôle essentiel en générant de nouveaux génotypes originaux sur la base des parents sélectionnés. De plus, les interactions fonctionnelles entre caractères (syndromes, mentionnés précédemment) contribuent également à générer une nouvelle diversité adaptative lors de ces réarrangements. La complexité du processus est encore renforcée par



l'existence d'interactions génétiques entre gènes (épistasie) ou entre formes alléliques d'un même gène (dominance), ou bien par l'effet multiple d'un même gène sur différents caractères (pléiotropie).

### 1.3 Notion de potentiel adaptatif et limites de l'évolution génétique

Ainsi, les mécanismes mêmes de la sélection, alternant des phases de tri qui érodent en partie la diversité et des phases de réarrangement génétique et fonctionnel qui génèrent une diversité nouvelle, expliquent pourquoi la réponse à la sélection, classiquement observée en forêt sur les gradients adaptatifs notamment altitudinaux ou latitudinaux, ne s'accompagne pas nécessairement d'une érosion rapide de la diversité. Bien évidemment, une sélection très forte éliminant d'un coup une grande part de la population peut réduire drastiquement la diversité génétique, obérant ainsi les capacités de réarrangement. Théoriquement, en absence d'apport de diversité nouvelle (par flux de gènes ou mutation), une sélection constante sur un grand nombre de générations, même modérée, finira également par éroder la diversité génétique ; mais l'expérience des programmes de sélection à long terme en amélioration des plantes cultivées montre que des progrès génétiques continuent d'être possibles même après de très nombreuses générations de sélection (Moose et al., 2004).

On est alors tenté d'évaluer ce que pourrait être le potentiel adaptatif d'un peuplement, d'une forêt : une mesure qui nous renseignerait sur sa capacité d'évolution à court et à long terme pour répondre à des chocs environnementaux, à des aléas climatiques ou à leurs effets induits. Les processus décrits précédemment montrent la complexité d'une telle notion. Tout d'abord, et comme on vient de le voir, le potentiel adaptatif dépend de l'intensité des pressions subies. Dans le contexte du changement climatique, ces pressions peuvent faire intervenir des interactions complexes entre facteurs biotiques et abiotiques (par exemple entre sécheresse, insectes et feu) dont l'impact final est difficilement prévisible. Ainsi, l'effet du climat de l'année 2003 n'a pas été le même sur l'évolution des dégâts de scolytes sur pin, sapin et épicéa (Rouault et al., 2006).

Face à une pression donnée, la première composante intrinsèque du potentiel adaptatif est l'existence d'une diversité génétique de la réponse à cette pression. Si la plupart des grands peuplements forestiers renferment une grande diversité génétique, c'est sans doute moins vrai pour au moins une partie des petites populations marginales aux limites des aires de distribution des espèces. Une seconde composante est la corrélation de cette diversité avec la capacité de survie ou de reproduction : en absence de sélection différentielle, le peuplement n'évolue pas et Kuparinen et al. (2010) ont montré que l'évolution génétique des peuplements forestiers peut être plus limitée par une faible mortalité différentielle que par un manque de diversité. La troisième composante intrinsèque du potentiel adaptatif est l'intensité des réarrangements génétiques, ou système de reproduction au sens large, incluant à la fois le brassage génétique entre les différents reproducteurs du peuplement et les flux de gènes venant de l'extérieur.

Au-delà de ce potentiel évolutif, il existe bien évidemment des limites à l'adaptation de chaque population. Ces limites relèvent de différents processus (Futuyma, 2010). Il y a des contraintes biologiques intrinsèques à chaque espèce : des contraintes de corrélations génétiques, associations de gènes héritées d'un passé plus ou moins lointain et longues à recombinaison ou effets pléiotropiques indépassables, et des contraintes physiologiques de développement, liées à des compromis entre différents caractères, qui font que le phénotype « optimal » retenu par la sélection n'est pas nécessairement la combinaison de toutes les valeurs optimales de chacun des caractères. Il y a aussi des limites à l'adaptation liées au contexte de chacune des populations, comme un manque de diversité génétique lié à l'histoire de la population, ou un effectif si faible qu'il puisse conduire à une extinction aléatoire de la population par défaut de reproduction.

Par ailleurs, du fait de facteurs démographiques et du système de reproduction, les processus d'évolution aléatoire (dérive génétique) peuvent limiter l'effet directionnel de la sélection et ralentir ainsi l'adaptation. Pour les populations situées aux marges de l'aire de distribution, les flux de gènes reçus par pollen ou par graines sont dits asymétriques (par exemple la population la plus septentrionale ne

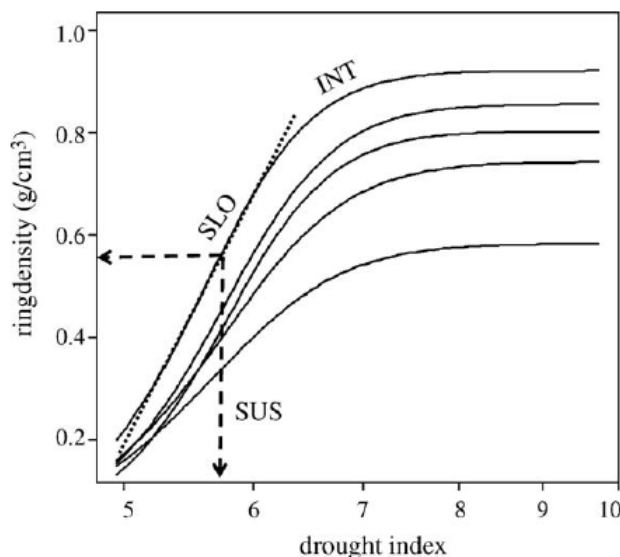
recevra que des flux de gènes venant du Sud), ce qui freine également leur adaptation locale. Rappelons également ici l'effet limitant d'une trop faible mortalité différentielle. Sans le « carburant » que représente la sélection naturelle sous la forme de mortalité différentielle en fonction de la valeur adaptative des individus, le « moteur » de l'évolution ne peut pas se mettre en marche.

## 2. La plasticité phénotypique

Le terme de plasticité phénotypique est communément employé dans les domaines de l'écologie fonctionnelle et de la biologie évolutive, deux sciences qui étudient la réponse des individus et des populations aux changements environnementaux, mais avec parfois différentes acceptions qui peuvent prêter à confusion. Il est donc important de bien définir cette notion.

### 2.1 Définition de la plasticité phénotypique

Pour un caractère donné, le phénotype observé d'un individu peut varier en fonction de certains paramètres environnementaux. On appelle plasticité phénotypique la variation d'un caractère en réponse à une variation de l'environnement pour un génotype donné. La plasticité phénotypique est généralement décrite par une fonction, appelée fonction de réponse ou norme de réaction. La plasticité n'est pas définie de façon globale pour un génotype : un génotype peut être plastique pour un caractère et non plastique pour un autre. De même, la plasticité d'un caractère est définie pour une gamme de variations environnementales donnée : dès que la fonction de réponse n'est pas strictement linéaire, la plasticité varie selon l'environnement (Figure 6). La plasticité phénotypique est donc la propriété d'un caractère, pour un génotype donné, dans une gamme d'environnements donnée. Il peut arriver que la plasticité varie d'un génotype à l'autre. Il ne faut pas confondre la plasticité *per se* (effet de l'environnement sur le caractère) et la variation génétique de plasticité (effet d'interaction génotype x environnement).



**Figure 6 :** Fonctions de réponse de la microdensité du bois à la sécheresse climatique chez cinq clones de douglas (*Pseudotsuga menziesii*). La microdensité est une propriété de densité du bois qui se mesure par rayons X sur chaque cerne de croissance annuelle. SLO, INT et SUS sont les trois paramètres qui définissent chaque fonction de réponse. Pour un indice de sécheresse inférieur à 7 le caractère est plastique, il ne l'est plus au-delà de cette valeur. (D'après Martinez-Meier et al., 2009).

D'autres notions, moins usitées, méritent d'être précisées pour clarifier le propos. Par exemple, dire qu'« en réponse au changement climatique il faut plus de plasticité » n'a pas de sens. C'est à la fois vrai et faux et, en tous cas, imprécis. Le terme d'homéostasie représente la capacité d'un génotype à maintenir un caractère stable (généralement fonctionnel) lorsque l'environnement varie : c'est en quelque sorte l'inverse de la plasticité. L'homéostasie est également définie pour un caractère, chez un génotype dans une gamme de variation environnementale donnée. Quand on cherche plus de tolérance au stress, par exemple en terme de stabilité du rendement, on cherche donc plus d'homéostasie et moins de plasticité pour le caractère d'intérêt, mais l'homéostasie du caractère



d'intérêt peut passer par une plasticité d'autres caractéristiques fonctionnelles sous-jacentes qui s'ajustent à l'environnement. Dans le cas d'une variation de la plasticité, on utilise aussi le terme d'écovalence définie comme la contribution d'un génotype à l'interaction génotype x environnement (voir par exemple Fady (1988) pour l'écovalence chez le sapin de Céphalonie, *Abies cephalonica*).

Les arbres en place subissent des changements environnementaux au cours de leur vie : la plasticité phénotypique de différents caractères sera donc un élément majeur de leur réponse au changement climatique. Mais la plasticité phénotypique est elle-même un caractère potentiellement variable, donc susceptible d'évolution génétique au fil des générations. Pour la croissance ou la production de biomasse, les résultats des plantations comparatives multi-sites montrent qu'il existe généralement une diversité génétique de la plasticité entre provenances au sein de chaque espèce. Un patron de diversité fréquemment observé différencie des provenances plastiques capables de valoriser une ressource environnementale disponible mais plus sensibles à l'absence de cette ressource (température, disponibilité en eau), et des provenances peu plastiques, plus tolérantes au stress mais moins performantes en conditions favorables.

Chez le pin maritime, De la Mata et al. (2012) ont mis en évidence un gradient de la diversité génétique de plasticité, plus forte pour les génotypes originaires des régions côtières que ceux de l'intérieur du pays. Dans la cédraie du Luberon, Fallour-Rubio et al. (2009) ont mis en évidence une diversité génétique intra-peuplement et une augmentation sur trois générations de la plasticité de croissance radiale en réponse à la pluviométrie estivale.

## 2.2 Plasticité adaptative ou maladaptative, interaction entre plasticité et sélection

La plasticité phénotypique est donc la réponse que les arbres en place peuvent apporter « à court-terme » aux modifications de leur environnement. Celle-ci va cependant également entrer en interaction avec le processus de sélection décrit précédemment et ainsi interférer avec la réponse évolutive « à long terme » (intergénérationnelle) des peuplements. Nous avons donc vu qu'il y a trois situations possibles pour un caractère, chez un génotype, dans une gamme d'environnements : absence de plasticité (pas d'effet de l'environnement), plasticité non variable génétiquement (effet de l'environnement), plasticité variable génétiquement (interaction génotype x environnement).

Du point de vue de l'interaction entre plasticité et sélection, il faut en outre distinguer deux types de plasticité : on dit que la plasticité phénotypique est adaptative quand le signal environnemental tend à faire varier le caractère plastique dans le sens qui correspond à celui de la sélection naturelle (par exemple la phénologie du débourrement est généralement retardée par des températures printanières froides, évitant ainsi le risque de dégâts de gels tardifs) ; quand l'effet de l'environnement va dans le sens opposé de celui de la sélection on parle de plasticité maladaptative (par exemple perte d'homéostasie due à un stress environnemental). Selon les situations, on attend différents effets complexes de la plasticité phénotypique sur la réponse à long terme des populations à des changements temporels de leur environnement (Tableau 1).

**Tableau 1** : Effets théoriques de l'interaction entre une plasticité adaptative et la sélection sur l'évolution d'une population soumise à un changement temporel de son environnement, sous l'hypothèse d'une fonction de réponse linéaire. (D'après Chevin et al., 2013).

Variabilité du caractère et de sa plasticité dans la population	Effets attendus de l'interaction entre sélection et plasticité sur le devenir de la population
Caractère et plasticité phénotypique invariables	Si la plasticité phénotypique est forte, les fluctuations de l'environnement peuvent induire des phénotypes extrêmes, voire de la mortalité et conduire à l'extinction de la population

Caractère variable et évolutif, plasticité phénotypique invariable	Dans le cas d'un changement continu de l'environnement, la plasticité contribue à la réponse de la population mais ralentit l'évolution adaptative. Si le changement environnemental est trop rapide, au-delà d'un seuil critique, ce ralentissement de l'évolution génétique peut conduire à l'extinction de la population.
Caractère et plasticité phénotypique variables et évolutifs	Du fait de la variation de la plasticité, tous les génotypes n'ont pas la même fonction de réponse. Si les changements environnementaux vont dans le sens d'une plus grande variance génétique du caractère, alors cela peut accélérer la réponse à la sélection et renforcer la persistance de la population. Dans ce cas la plasticité favorise la sélection.

### 2.3 Plasticité de l'expression du génome : les processus épigénétiques

En interférence avec le processus de sélection, des mécanismes épigénétiques peuvent également contribuer à l'adaptation. Les mécanismes épigénétiques sont des mécanismes moléculaires qui modulent l'expression des gènes en réponse à un signal environnemental. Il y en a de différents types et, dans certains cas, la modification de l'expression d'un gène peut être transmise à la génération suivante. On peut parler de plasticité de l'expression du génome. Pour les arbres, de tels mécanismes transmissibles ont été mis en évidence chez l'épicéa par Johnsen et al. (2005) qui ont réalisé des croisements contrôlés à partir de copies clonales des mêmes parents élevées dans différentes conditions : selon les conditions de culture des ramets (les copies clonales) utilisés pour la maturation des graines post-fécondation, la performance génétique des graines produites (testées dans un environnement commun) est différente. Yakovlev et al. (2010) ont montré que cette plasticité du génome de l'épicéa était elle-même variable d'un génotype (parent) à l'autre. Ce mécanisme est supposé avoir contribué à l'adaptation rapide au froid observée en une génération chez cette espèce, avec une différence de près de trois semaines de la date de formation des bourgeons entre la première génération de génotypes introduits en Norvège depuis l'Allemagne ou l'Autriche (pour y installer des vergers à graines) et leurs descendants (Skrøppa et al., 2010).

## 3. Comment mesure-t-on l'adaptation génétique et la plasticité ?

### 3.1 Évaluation de la diversité génétique et de la plasticité

Un des outils les plus classiques de mesure de la diversité génétique de caractères adaptatifs et de leur plasticité est la plantation comparative, encore appelée jardin commun. Il s'agit de comparer les performances de génotypes connus plantés dans un environnement commun (le jardin commun) dont les variations micro-locales sont prises en compte dans un modèle statistique. Ces génotypes peuvent être des clones, des descendants d'arbres identifiés (des familles) ou des descendants d'individus mélangés issus d'une même forêt d'origine géographique connue (des provenances). Ces dispositifs sont à la base des avancées de la génétique quantitative et de la création variétale depuis des décennies (Lacaze et Arbez, 1971) et demeurent d'une grande efficacité. Pour les forestiers, ils ont permis la sélection des provenances les plus performantes. Ces dispositifs peuvent être installés en conditions très bien contrôlées, en pépinière, sous serre ou en chambre de culture, pour étudier très finement des caractères exprimés au stade juvénile.

De façon complémentaire, les plantations comparatives en forêt permettent d'étudier des caractères à des âges plus avancés, dans des conditions moins contrôlées mais « forestières ». Ces tests en forêt sont lourds à installer, nécessitent un fort investissement scientifique et technique pour la collecte des génotypes, leur élevage en pépinière, leur installation et leur suivi dans le temps (entretien des sites,

interventions sylvicoles et mesures). Malgré leur grand intérêt, ils sont actuellement difficiles à financer, tout particulièrement dans le cas des arbres forestiers, très longévifs. Les caractères d'intérêt le plus souvent mesurés sur ces tests en forêt sont la survie, la croissance, la qualité du bois, la résistance à la sécheresse, la longueur de la saison de végétation (débourrement, chute des feuilles). La quantité de graines produites chaque année et leur cyclicité sont plus rarement mesurées, alors que c'est un caractère déterminant dans la capacité des populations à se maintenir, à évoluer et à migrer, dans le temps, sous changement climatique.

Les jardins communs permettent notamment de tester l'existence de différences génétiques entre génotypes. Les variations de l'environnement étant contrôlées dans un jardin commun, les différences observées dans l'expression d'un caractère donné (le phénotype) sont dues à la variabilité génétique qui existe entre les différents génotypes comparés. Certains caractères phénotypiques sont très bien différenciés entre provenances différentes (on dit qu'il y a une forte différenciation) alors que d'autres présentent peu de différences. Une différenciation forte pour un caractère peut révéler la signature de l'adaptation (Figure 2, et voir le chapitre 1). Lorsque les individus comparés ont des relations de parenté connues (par exemple, s'ils ont la même mère), les parts respectives de l'effet de l'environnement et de l'hérédité dans l'expression d'un caractère peuvent être mesurées. On peut ainsi démontrer que certains caractères sont très héréditaires (par exemple, la phénologie du débourrement chez les feuillus) alors que d'autres le sont peu (par exemple, l'allongement annuel). Il est à noter que l'héritabilité d'un caractère, qui est le rapport entre la variance génétique et la variance phénotypique totale (génétique + environnementale), dépend à la fois des conditions environnementales et de la population considérée.

Utiliser non plus un seul jardin commun mais un réseau de jardins communs, installés dans des environnements contrastés, permet de tester le niveau de plasticité des génotypes comparés pour les caractères phénotypiques mesurés. Lorsqu'un génotype présente des modifications dans l'expression d'un caractère donné dans les différents jardins communs, c'est une preuve de l'existence d'une plasticité phénotypique dans cette gamme d'environnements. Au contraire, une absence de variation d'un environnement à l'autre démontre une absence de plasticité phénotypique pour le caractère phénotypique considéré. Si tous les génotypes réagissent de la même façon aux différentes conditions environnementales, la plasticité est invariable. Si les génotypes ne réagissent pas tous de la même façon, il y a variabilité de la plasticité, et aussi donc possibilité d'évolution de la plasticité. Dans la Figure 6, tous les clones de douglas n'ont pas exactement la même fonction de réponse de la microdensité du bois à la sécheresse.

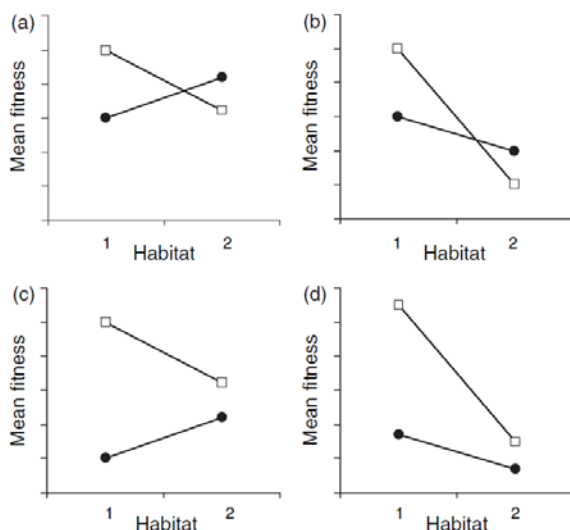
Depuis quelques années, de nouvelles approches expérimentales pour estimer la diversité génétique *in-situ* à l'intérieur d'une population commencent à se développer. L'enjeu est toujours de distinguer la part environnementale de la part génétique dans la variation observée entre deux génotypes. Les tests en jardin commun permettent de séparer ces deux composantes de la variation par le jeu des répétitions de chaque génotype dans un environnement plus ou moins contrôlé. Cela se fait donc au prix d'une expérimentation plus ou moins lourde, dans des conditions non naturelles, réservée à des stades plus ou moins juvéniles. L'alternative consiste à remplacer les répétitions « strictes » de chaque génotype par une exploration des « redondances génétiques partielles » qui peuvent exister naturellement en forêt, c'est-à-dire les différents niveaux d'apparement possibles évalués pour chaque paire d'individus à l'aide des outils moléculaires (pour revue, voir Coltman, 2005). De même, avec une approche de ce type consistant à évaluer le degré de parenté de jeunes semis d'une régénération avec l'ensemble des reproducteurs potentiels, on peut estimer une valeur qui s'approche du vrai succès reproducteur de ces derniers, c'est-à-dire de leur valeur sélective (Oddou-Muratorio et al., 2005).

### 3.2 Test de l'existence d'une adaptation locale

Pour formellement démontrer l'existence d'une adaptation locale, il faut recourir à un genre particulier de jardin commun, la transplantation réciproque. Ce type de dispositif consiste à comparer la valeur

adaptative (on parle aussi de valeur sélective ou de fitness) d'un génotype local (par exemple une provenance) avec celle de génotypes exotiques, provenant d'autres endroits dans l'aire de répartition de l'espèce, dans un jardin commun correspondant à son environnement d'origine (habitat local). Et de faire la même chose avec tous les génotypes comparés pour chacun de leur environnement d'origine, d'où le nom de transplantation réciproque (voir Figure 7 pour deux génotypes et deux habitats).

La valeur adaptative correspond à la capacité d'un génotype à survivre, se reproduire et avoir des descendants qui vont eux-mêmes survivre et se reproduire. C'est une notion centrale en écologie évolutive (voir article sur la dispersion dans ce même numéro). Difficile à mesurer formellement en particulier chez les arbres, on utilise des approximations comme les caractères de performance (survie, croissance, fécondité) pour la décrire. Un caractère phénotypique sera dit adaptatif s'il contribue à la valeur adaptative d'un génotype dans un environnement donné. La différenciation que l'on observe sur des caractères mesurés dans un jardin commun peut être une conséquence de processus de sélection passés et donc une signature de l'adaptation locale, mais elle peut avoir d'autres causes non liées à la sélection (par exemple différenciation aléatoire par isolement géographique). Ainsi, les caractères phénotypiques divers et variés que l'on peut mesurer dans un jardin commun pour comparer différents génotypes d'intérêt ne pourront être considérés comme adaptatifs que s'ils contribuent à la valeur sélective. C'est en pratique difficile à tester et, par abus de langage, un caractère phénotypique lié à la performance est souvent considéré comme adaptatif.



**Figure 7** : Variation de la valeur adaptative de deux génotypes placés réciproquement dans leur habitat d'origine et dans celui de l'autre. Les cas a) et b) offrent une démonstration formelle de l'existence d'une adaptation locale, alors que c) et d) au contraire montrent que le génotype « carré-blanc » est systématiquement supérieur quelque soit son lieu de test. Dans tous les cas, les génotypes réagissent différemment à la différence de fertilité de l'habitat : il y a variabilité de la plasticité phénotypique. (D'après Kawecki et Ebert, 2004).

Avec l'avènement de la génomique, il est devenu possible de travailler en conditions naturelles sans passer par l'utilisation de jardins communs pour tenter de détecter des traces de la sélection et de l'adaptation locale. En utilisant des gradients écologiques finement caractérisés du point de vue des variations de l'environnement (qui reste un des points d'achoppement majeurs de ces méthodes *in natura*), la comparaison de la diversité moléculaire, observée sur un très grand nombre de sites du génome, permet de chercher à distinguer les marqueurs neutres, dont la diversité est soumise aux seuls effets démographiques et aux flux de gènes mais non à la sélection, des gènes qui seraient soumis à la sélection, en plus des effets démographiques et des flux de gènes. Cela nous renseigne sur l'existence potentielle d'une adaptation locale à diverses contraintes de l'environnement qu'il sera possible d'identifier.

Les progrès fulgurants de la génomique ces dix dernières années et leurs conséquences pour le monde des arbres forestiers sont bien décrites par Plomion et al. (2015). Les défis qui restent à couvrir pour les prochaines années sont nombreux. Outre la caractérisation de l'environnement (i.e. d'un environnement qui a un effet sur la valeur sélective des génotypes d'intérêt) et la nécessité de prendre en compte toute

la gamme des possibles en matière de variabilité environnementale pour traiter correctement toute la gamme des possibles en matière d'adaptation et de plasticité phénotypique, on peut mentionner la difficulté d'établir un lien entre diversité génétique moléculaire et expression du phénotype, qui ne peut se faire sans un dispositif expérimental de type jardin commun. On voit ainsi que le jardin commun, même à l'heure de la génomique, demeure un outil incontournable pour la caractérisation des processus et des conséquences de la sélection naturelle.

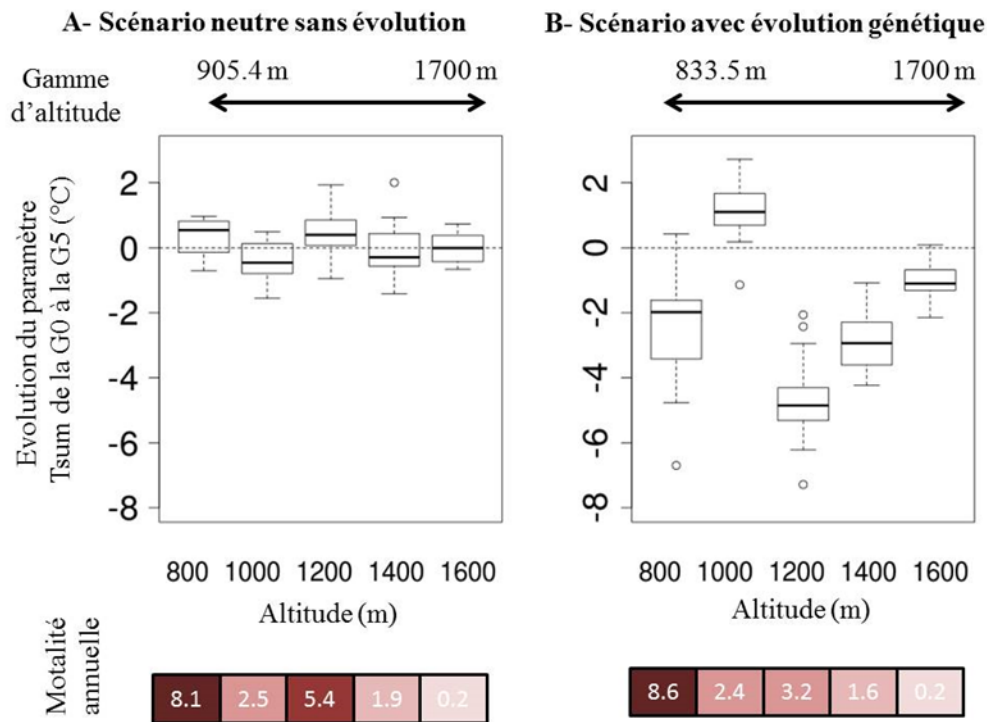
#### **4. De nouveaux modèles couplant ces processus pour élaborer des scénarios d'évolution des arbres et des forêts.**

L'expérimentation permet de quantifier la diversité génétique ou la plasticité phénotypique, de mesurer des niveaux de différenciation et ainsi de tester des hypothèses de scénarios évolutifs passés ou de mieux comprendre chacun des mécanismes adaptatifs. Mais pour tester tous les possibles, tenter d'élaborer des règles générales et construire des scénarios sur les futures évolutions des arbres et des forêts, on doit passer par la modélisation et la simulation. Les approches expérimentales et la modélisation sont complémentaires. La modélisation s'appuie sur les données expérimentales. Un des enjeux scientifiques actuels est de mieux comprendre les interactions entre les différents mécanismes adaptatifs évoqués ci-dessus, interactions insuffisamment étudiées car chacun de ces mécanismes est l'objet de différentes sous-disciplines de l'écologie. Un enjeu économique est de proposer des outils de simulation d'aide à la décision permettant sur certains cas concrets de tester différents scénarios adaptatifs. Or, les modèles purement théoriques actuellement développés par la communauté des théoriciens de l'évolution ne sont pas utilisables pour répondre à des cas concrets.

Nous avons vu précédemment l'importance de prendre en compte les différents niveaux de diversité génétique dans les modèles (Figure 3). Une approche dynamique de l'adaptation consiste à caractériser aussi précisément que possible les mécanismes impliqués dans l'adaptation puis à coupler les processus précédemment décrits dans un modèle. Au sein de la plateforme de modélisation CAPSIS (Dufour-Kowalski et al., 2012), Oddou-Muratorio et Davi (2014) ont développé un modèle couplant (i) un modèle simulant la réponse des arbres aux contraintes environnementales basé sur la physique des relations sol-plante-atmosphère et la physiologie des plantes, (ii) un modèle de dynamique prenant en compte les mécanismes de dispersion et de recrutement (iii) un modèle de génétique pour estimer l'évolution génétique des traits adaptatifs au sein des populations. Ce modèle est générique au sens où il peut être utilisé pour différentes espèces d'arbres, dans différentes conditions et pour différents traits phénotypiques. La composante dynamique du modèle peut également intégrer les traitements sylvicoles.

Les auteurs ont appliqué ce modèle pour étudier l'interaction entre les différents mécanismes impliqués dans l'adaptation de la date de débourrement d'une population de hêtres le long d'un gradient altitudinal. Ils ont montré que (i) la sélection pouvait conduire à une différenciation génétique entre les populations en moins de cinq générations, (ii) la mortalité plus que la reproduction est responsable des différences adaptatives dans le processus de sélection naturelle, (iii) l'impact de l'évolution génétique sur la variabilité phénotypique est quantitativement plus faible que celui de la plasticité phénotypique mais l'évolution génétique a des effets démographiques non négligeables, (iv) les patrons obtenus en termes d'optimum pour la date de débourrement sont non linéaires sur le gradient altitudinal (Figure 8), ce qui reflète bien ce qu'on observe expérimentalement.





**Figure 8:** Résultats de simulations utilisant un modèle couplant les processus physiologiques, démographiques et génétiques : évolution génétique sur six générations (G0-G5) d'un caractère déterminant la date de débourrement (Tsum) entre des populations situées à cinq niveaux altitudinaux le long d'un gradient altitudinal. Les paramètres environnementaux du modèle correspondent à la situation du hêtre sur le Mont Ventoux. On voit qu'un scénario avec évolution génétique conduit à une différenciation non linéaire entre les cinq niveaux altitudinaux. (D'après Oddou-Muratorio et Davi, 2014).

### Conclusion : adaptation génétique et plasticité, une assurance contre les aléas du futur ?

Les arbres forestiers présentent différentes formes de plasticité phénotypique dont certaines pourront les aider à faire face à des aléas climatiques. Par ailleurs, si les différences génétiques entre espèces sont importantes, la plupart des espèces forestières possède une grande diversité génétique intra-spécifique, non seulement entre populations mais aussi au sein même de chaque population entre individus, y compris pour des caractères adaptatifs très contraints localement comme la phénologie du débourrement ou de la formation des bourgeons. Cette diversité confère aux arbres forestiers un potentiel de réponse certain à la sélection, qu'il ne faut en aucun cas négliger.

Il n'en reste pas moins que l'on peut s'attendre à une augmentation sévère de l'intensité et de la fréquence des aléas liés au climat, qui pourrait largement surpasser le potentiel de réponse des peuplements actuellement en place. Quels sont les seuils climatiques critiques au-delà desquels les arbres et les forêts ne pourront plus répondre ? Il est certes vraisemblable qu'un scénario à +4°C s'accompagne d'aléas tellement forts qu'ils laisseront peu de chances aux forêts dans de nombreuses régions, mais où se situe le seuil de basculement ? Comment ce seuil climatique « supportable » varie-t-il entre forêts, entre régions ? Nous devons admettre qu'il reste des incertitudes et qu'il est nécessaire les aborder en tant que telles. Du fait de ces multiples incertitudes sur l'état futur des forêts, il convient de raisonner sur leurs trajectoires et sur les mécanismes de leur évolution à court et à long terme.

La diversité génétique des forêts n'est pas une caractéristique figée pour chaque espèce : elle varie selon les caractères, selon les populations et selon les environnements considérés et peut évoluer dans le temps, à court et long terme. C'est ce qu'indique le terme de ressources génétiques, qui contient



l'idée de l'existence d'une diversité génétique actuelle mais aussi d'un potentiel évolutif non encore exprimé, potentiellement d'intérêt pour les sociétés humaines, notamment via la conservation et l'utilisation dans des programmes d'amélioration et de sélection variétale (Fady et al., 2015). Une approche dynamique de la diversité est utile et nécessaire pour aborder les enjeux du changement climatique en tenant compte des incertitudes (Lefèvre, 2012).

Connaître les processus évolutifs permet d'évaluer les impacts à court et à long terme des pratiques de gestion actuelles ou des pratiques innovantes envisagées (Lefèvre et al., 2014). Ainsi les pratiques destinées à diminuer la vulnérabilité des peuplements en place ne doit pas brider leur évolution. Inversement, l'installation d'un nouveau type de peuplement supposé adapté aux conditions futures ne doit pas augmenter le risque immédiat. Aborder la question des incertitudes c'est raisonner en terme de bénéfices et risques sur le court et le long terme. Éviter les interventions à risque et diversifier les options, dans une stratégie adaptative, sont deux principes qui doivent guider les décisions.

Adaptation génétique et plasticité sont des processus biologiques que le gestionnaire doit intégrer dans sa réflexion sur les pratiques de sylvicultures adaptatives, visant plutôt l'anticipation que la réaction. Combinées à l'expertise des gestionnaires, les recherches sur les processus de réponse et leurs couplages permettent d'évaluer de plus en plus finement les stratégies de conservation et de valorisation des ressources génétiques forestières (Fady et al., 2015).

Sur la question de la diversité génétique, il reste des enjeux importants de caractérisation des ressources génétiques : par exemple sur le rôle que pourraient jouer certaines populations marginales comme ressources clefs pour des opérations de reboisement ou de renforcement génétique, ainsi que sur les menaces qui pèsent actuellement sur ces populations. Sur la question des processus d'adaptation et de plasticité, un premier axe de recherche actuel vise à mieux connaître les déterminants de l'expression du génotype sous forme du phénotype. De même que les outils de la biologie moléculaire à haut débit permettent d'avoir une approche globale du génome, il est nécessaire de développer les approches des approches également globales du phénotype intégrant un ensemble coordonné de caractères plutôt que chacun des caractères individuellement. Parallèlement, en complément des conditions contrôlées qui commencent à passer en « haut débit », les approches *in-situ* tendent à se développer tant au niveau des outils technologiques que des méthodes d'analyse. Un autre axe de recherche à poursuivre concerne la modélisation et, plus précisément, les modèles couplant différents processus opérant à diverses échelles spatiales et temporelles.

Plus que jamais, il est nécessaire de raisonner les espèces comme des entités qui évoluent, dont la diversité génétique est une source immense d'innovations pour adapter les forêts au changement climatique. Adaptation génétique et plasticité sont deux processus biologiques que le gestionnaire peut utiliser dans sa pratique de sylviculture adaptative.

### Références bibliographiques

- Alberto F., Aitken S., Alia R., González-Martínez S., Hanninen H., Kremer A., Lefèvre F., Lenormand T., Yeaman S., Whetten R., Savolainen O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from tree populations. *Global Change Biology* 19, 1645-1661.
- Audigeos D., Brousseau L., Traissac S., Scotti-Saintagne C., Scotti I., 2013. Molecular divergence in tropical tree populations occupying environmental mosaics. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 529-544.
- Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science* 59 (8), 823-832.
- Benito-Garzon M., Alia R., Robson T.M., Zavala M.A., 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20, 766-778.

- Bontemps A., 2012. Potentiel évolutif d'une population de hêtre commun sur le Mont Ventoux. Thèse de Doctorat, Université Paul Cézanne, Aix-Marseille III, Aix en Provence, 220p.
- Brendel O., Cochard H., 2011. Comment les espèces végétales s'adaptent au stress hydrique. In : Birot Y., Gracia C., Palahi M. (Eds). L'eau pour les forêts et les hommes en région Méditerranéenne. European Forest Institute, Joensuu, Finlande, coll. What Science Tell Us N°1, 84-89.
- Chevin L.M., Collins S., Lefèvre F., 2013. Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Functional Ecology* 27, 966-979.
- Coltman D.W., 2005. Testing marker-based estimates of heritability in the wild. *Molecular Ecology* 14, 2593-2599.
- De La Mata R., Voltas J., Zas R., 2012. Phenotypic plasticity and climatic adaptation in an Atlantic maritime pine breeding population. *Annals of Forest Science* 69, 477-487.
- Dufour-Kowalski S., Courbaud B., Dreyfus P., Meredieu C., de Coligny F., 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science* 69, 221-233.
- Fady B., 1988. Croissance du sapin de Grèce : variabilité inter-provenances dans trois stations méditerranéennes françaises. *Ann. Sci. Forest.* 45(3), 239-245.
- Fady B., Cottrell J., Ackzell L., Alía R., Muys B., Prada A., González-Martínez S.C., 2014. Forests and global change: what can genetics contribute to the major forest management and policy challenges of the twenty-first century? *Regional Environmental Change* 15, On line first. doi: 10.1007/s10113-015-0843-9.
- Fallour-Rubio D., Guibal F., Klein E.K., Bariteau M., Lefèvre F., 2009. Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 553-563.
- Futuyma D.J., 2010. Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution* 64, 1865-84.
- Johnsen Ø., Dæhlen O.G., Østregg G., Skrøppa T., 2005. Daylength and temperature during seed production interactively affect adaptive performance of *Picea abies* progenies. *New Phytologist* 168, 589-596.
- Kawecki T.J., Ebert D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7, 1225-1241.
- Kuparinen A., Savolainen O., Schurr F.M., 2010. Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *Forest Ecology and Management* 259, 1003-1008.
- Lacaze J.F., Arbez M., 1971. Variabilité infraspécifique de l'Épicéa (*Picea abies* Karst., partie septentrionale de l'aire française). Héritabilité et corrélations génétiques de quelques caractères au stade juvénile. *Annales des Sciences Forestières* 28, 141-183.
- Le Corre V., Kremer A., 2003. Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. *Genetics* 164, 1205-1219.
- Lefèvre F., 2012. Les ressources génétiques, un réservoir pour les services de production et une dynamique pour la gestion des incertitudes. *Revue Forestière Française*, LXIV, 235-242.
- Lefèvre F., Boivin T., Bontemps A., Courbet F., Davi H., Durand-Gillmann M., Fady B., Gauzere J., Gidoïn C., Karam M.J., Lalagüe H., Oddou-Muratorio S., Pichot S., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71, 723-739.
- Maherali H., Pockman W.T., Jackson R.B., 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85, 2184-2199.
- Martinez-Meier A., Sanchez L., Dalla-Salda G., Gallo L., Pastorino M., Rozenberg P., 2009. Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 258, 860-867.
- Mikola J., 1982. Bud-set phenology as an indicator of climatic adaptation of Scots pine in Finland. *Silva Fennica* 16, 178-184.
- Miner B.G., Sultan S.E., Morgan S.G., Padilla D.K., Relyea R.A., 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 685-692.

Moose S.P., Dudley J.W., Rocheford T.R., 2004. Maize selection passes the century mark: a unique resource for 21st century genomics. *Trends in Plant Science* 9, 358-364.

Oddou-Muratorio S., Klein E.K., Austerlitz F., 2005. Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Molecular Ecology* 14, 4441– 4452.

Oddou-Muratorio S., Davi H., 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. *Evolutionary Applications* 7, 453-467.

Plomion C., Bastien C., Bogeat-Triboulot M.-B., Bouffier L., Déjardin A., Duplessis S., Fady B., Heuertz M., Le Gac A.-L., Le Provost G., Legué V., Lelu-Walter M.-A., Leplé J.-C., Maury S., Morel A., Oddou-Muratorio S., Pilate G., Sanchez L., Scotti I., Scotti-Saintagne C., Segura V., Trontin J.-F., Vacher V., 2015. Forest tree genomics: 10 achievements from the past 10 years and future prospects. *Annals of Forest Science*. On line first. doi:10.1007/s13595-015-0488-3.

Rouault G., Candau J.N., Lieutier F., Nageleisen L.M., Martin J.C., Warzée N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science* 63, 613-624.

Savolainen O., Pyhäjärvi T., Knürr T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38, 595–619.

Skrøppa T., Tollefsrud M., Sperisen C., Johnsen Ø., 2010. Rapid change in adaptive performance from one generation to the next in *Picea abies* - Central European trees in a Nordic environment. *Tree Genetics & Genome* 6, 93–99.

Vitasse Y., Delzon S., Bresson C.C., Michalet R., Kremer A., 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 1259-1269.

Yakovlev I.A., Fossdal C.G., Johnsen Ø., 2010. MicroRNAs, the epigenetic memory and climatic adaptation in Norway spruce. *New Phytologist* 187, 1154-1169.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)