



HAL
open science

Migration, dispersion des pollens et des graines : interaction de processus démographiques et génétiques

Etienne E. Klein, Bruno Fady, Julie Gauzere, Francois Lefèvre, Sylvie
Oddou-Muratorio, Christian Pichot

► **To cite this version:**

Etienne E. Klein, Bruno Fady, Julie Gauzere, Francois Lefèvre, Sylvie Oddou-Muratorio, et al.. Migration, dispersion des pollens et des graines : interaction de processus démographiques et génétiques. Innovations Agronomiques, 2015, 47, pp.81-95. 10.15454/1.462268878899135E12 . hal-02635807

HAL Id: hal-02635807

<https://hal.inrae.fr/hal-02635807>

Submitted on 27 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Migration, dispersion des pollens et des graines : interaction de processus démographiques et génétiques

Klein E.K.^{1,2}, Fady B.¹, Gaüzère J.¹, Lefèvre F.¹, Oddou-Muratorio S.¹, Pichot C.¹

¹ INRA, UR 629 Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes (URFM), F-84000 Avignon

² INRA, UR 546 Unité Biostatistique et Processus Spatiaux (BioSP), F-84000 Avignon

Correspondance: etienne.klein@avignon.inra.fr

Résumé

Le réchauffement climatique engendre un déplacement spatial des enveloppes bioclimatiques des différentes espèces d'arbres. Parce que la dispersion des graines et du pollen est le processus biologique qui permet aux plantes de se déplacer ou de déplacer leurs gènes dans l'espace, celui-ci sera impliqué dans la réponse des populations à ce changement global. Cet article synthétise quelques résultats majeurs récents sur la dispersion des plantes en couvrant trois sujets principaux : (i) la dispersion des graines et sa capacité à engendrer des fronts de colonisation en marge avant des aires de répartition, (ii) la dispersion du pollen à longue distance et son interaction avec les patrons d'adaptation locale le long de gradients environnementaux, (iii) la dispersion du pollen au sein des populations, qui engendre une diversité inter-individuelle et inter-populationnelle des paramètres du régime de reproduction. Sur ces trois sujets, on montre l'importance de l'interaction entre distribution spatiale, processus de dispersion *stricto sensu* et processus démographiques ainsi que le rôle de la modélisation pour comprendre cette interaction.

Mots-clés : Noyau de dispersion, Front de colonisation, Flux de gènes, Régime de reproduction, Dispersion à longue distance

Abstract: Migration, dispersal of pollen and seeds: interaction between demographic and genetic processes

The ongoing climate change generates a spatial shift of the bioclimatic ranges of the different tree species. Since seed and pollen dispersal is the biological process by which plant species can move or disseminate their genes in space, it will play a major role in the plant population response to global warming. In this paper, we synthesized some major recent results about plant dispersal. We tackled three different topics: (i) seed dispersal and the ability to generate colonisation fronts on the leading edge of a species range, (ii) long distance pollen dispersal interacting with local adaptation along environmental gradients, (iii) pollen dispersal within populations and the large inter-individual and inter-population variabilities of mating system parameters. For these three topics, we showed the importance of the interaction of spatial distribution, dispersal processes *stricto sensu* and demographic processes. Modelling largely contributed to better understand this interaction over the last years.

Keywords: Dispersal kernel, Colonisation front, Gene flow, Mating system, Long-distance dispersal

Introduction

Dans le cadre du réchauffement et des changements climatiques, de nombreux modèles, purement statistiques ou basés sur les mécanismes physiologiques, prévoient le déplacement dans l'espace des

aires bioclimatiques des différentes espèces (Dormann et al., 2012). La relation entre le réchauffement mesuré en nombre de °C par année et la vitesse de déplacement, en m/an, qui permettrait de suivre ce réchauffement a été extensivement étudiée par Loarie et al. (2009) pour les différents biomes. On peut retenir que pour le scénario A1B du GIEC (2007), le scénario le plus en phase avec l'économie mondiale actuelle, la vitesse moyenne globale pour 14 biomes est de 420 m/an, alors que des vitesses de 350 m/an, 260 m/an et 110 m/an seront nécessaires pour les forêts tempérées décidues, les forêts méditerranéennes et les forêts tempérées de conifères. Ces vitesses sont-elles compatibles avec les capacités de migration des espèces d'arbres forestiers ?

Les premières prédictions concernant le devenir des espèces dans ce cadre reposaient soit sur l'hypothèse d'une absence de capacité de déplacement des populations de plantes soit sur l'hypothèse d'une dispersion illimitée permettant de suivre parfaitement l'aire bioclimatique (Thuillier et al., 2008). En écologie de la dispersion (ou écologie du mouvement), ces deux hypothèses sont grossières et la question est plutôt de savoir comment les processus de dispersion vont permettre d'accompagner le déplacement des aires bioclimatiques ? La dispersion et les processus démographiques permettent-ils à eux seuls d'atteindre des vitesses de migration suffisantes pour les populations d'arbres ? Les processus génétiques et évolutifs qui peuvent accompagner la migration seront-ils une aide ou un frein au déplacement ? Les interactions entre migration et adaptation génétique jouent-elles le même rôle à l'échelle globale (aire de l'espèce) et à l'échelle locale (de la région au peuplement) ? La sélection génétique et les processus démographiques peuvent-ils suffire pour s'adapter sans migrer ?

La dispersion joue de fait deux rôles majeurs dans les réponses possibles au changement climatique. D'une part, en marge avant de l'aire, là où de nouveaux habitats deviennent favorables à l'espèce, la dispersion des graines permet d'installer des individus au-delà des zones déjà occupées et donc de faire avancer le front de colonisation. Un enjeu scientifique consiste à savoir prévoir la vitesse d'avancée de ce front en fonction des connaissances sur la biologie de l'espèce. D'autre part, entre différentes populations déjà installées dans l'aire de répartition la dispersion du pollen, et dans une bien moindre mesure la dispersion des graines, créent des flux de gènes qui peuvent (i) favoriser ou empêcher l'établissement de patrons d'adaptation locale (Kawecki et Ebert, 2006 ; Lefèvre et al., 2015) et (ii) importer des gènes pré-adaptés à un nouvel environnement et ainsi accélérer l'adaptation. L'enjeu scientifique ici est de mettre en évidence l'existence de différences génétiques spatialement distribuées, de vérifier si ces différences correspondent à un état d'adaptation locale, de mesurer les flux de gènes actuels entre localisations et de vérifier si ces flux accélèrent effectivement le processus d'adaptation.

Pour répondre à ces questions, et notamment pour faire des prédictions dans le cadre d'un changement climatique anticipé, il est maintenant clair que l'interaction entre dispersion et démographie (Jongejans et al., 2008 ; Travis et al., 2011), ainsi que l'interaction entre démographie et génétique doivent être étudiées en détail. Cela passe en particulier par la construction et l'utilisation de modèles intégrateurs de mécanismes élémentaires. La plateforme CAPSIS (Dufour-Kowalski et al., 2002) figure parmi les outils précurseurs pour mettre en œuvre ces approches qui se sont largement développées ces dernières années (e.g. Bocedi et al., 2014)

1. Dispersion des graines et patrons de colonisation

La mesure et la quantification de la dispersion des graines sont un sujet qui a connu des développements importants depuis les années 1990. Par la conception de nouveaux dispositifs expérimentaux (pièges à graines, cartographie de semis installés, analyses génétiques de descendants...), par l'élargissement des échelles spatiales couvertes dans les dispositifs d'observation, et par le développement de méthodes statistiques d'analyse des données collectées, les connaissances empiriques sur le processus de dispersion des graines, et sur les patrons spatiaux en résultant, ont largement progressé (Bullock et al., 2006 ; Ashley, 2010 ; Nathan et al., 2012).

Ces études plus nombreuses et à plus grande échelle ont notamment montré que des distances extrêmes de dispersion effective¹ de plusieurs centaines de mètres à quelques kilomètres étaient possibles pour plusieurs espèces d'arbres dispersées par le vent ou les animaux (Ashley, 2010 ; Kremer et al., 2012). Les travaux sur ces événements rares montrent qu'ils sont souvent le fait de modes de dispersion atypiques (Nathan et al., 2008), difficilement modélisables et difficilement prédictibles.

Au-delà des seuls événements extrêmes, quand on s'intéresse plus globalement à la distribution des distances parcourues par les graines (qualifiée de noyau de dispersion), la très large majorité des études démontrent un déficit de distances intermédiaires (par rapport à une distribution standard comme la loi de Gauss) (Nathan et al., 2012). On parle de noyau à queue lourde ou de noyau leptokurtique, insistant sur un excès de « rares » événements de dispersion à longue distance. On oublie souvent que cela signifie aussi un excès de dispersion à très courtes distances, avec en particulier des effets importants en matière de mortalité par compétition dans les tous premiers stades semis et juvéniles.

Si des connaissances précises se sont accumulées sur le processus de dispersion, la relation entre la distance de dispersion et la vitesse de colonisation est longtemps restée essentiellement qualitative, basée sur des modèles théoriques généraux (Shigesada et al., 1996). Plus récemment, le développement de modèles de simulations mécanistes a ouvert la voie à des quantifications plus fines de la vitesse de migration pouvant s'adapter à des espèces particulières dans des environnements particuliers.

1.1 Résultats qualitatifs sur la colonisation – modèles théoriques

Le premier résultat majeur sur la vitesse d'avancée d'un front de colonisation date de 1937 (Fisher, 1937 ; Skellam, 1951) pour un modèle de réaction-diffusion à 3 paramètres (le coefficient de diffusion D pour la dispersion, le taux de reproduction r en absence de densité dépendance et la capacité de charge K). La vitesse de migration atteinte vaut $2\sqrt{rD}$ (Roques, 2013). Au-delà de la formule mathématique, ce résultat indique que la vitesse d'expansion d'une population dépend autant de la fécondité que de la distance de dispersion. Autrement dit, remplir l'espace localement est aussi important que d'investir de nouveaux territoires. Mais ce modèle de réaction-diffusion ne considère qu'une dispersion diffusive, donc purement locale et ne reproduit pas les événements de dispersion à longue distance mentionnés ci-dessus.

Le deuxième résultat majeur porte justement sur les effets de la dispersion à longue distance (LDD pour *long-distance dispersal*). En présence de LDD (en particulier quand le noyau de dispersion a une queue plus lourde qu'une fonction exponentielle), ce sont uniquement les rares événements à longue distance qui vont piloter la vitesse d'avancée du front (Neubert et Caswell, 2000), phénomène nommé « Invasion by Extremes » dans Clark et al. (2001). Des comportements de colonisation différents peuvent alors se produire comme (i) l'accélération progressive de l'avancée du front, (ii) la répartition des individus en taches (aussi appelés foyers secondaires ou populations satellites) ou (iii) l'occurrence d'événements de leap-frogging quand un individu du cœur de la population disperse un descendant en avant du front en « sautant » par-dessus celui-ci.

En fait, des développements récents ont permis de distinguer deux types de fronts de colonisation : les **fronts tirés** et les **fronts poussés**. Schématiquement, quand les individus qui contribuent à la création du front de la génération $n+1$ sont ceux qui sont à l'avant du front de la génération n , le front est tiré. Dans le cas où les contributeurs majoritaires sont en arrière du front dans une zone plus dense du cœur de la population, le front est poussé. Les conséquences sont importantes en matière de maintien de la

¹ On parle de **dispersion effective** pour des événements de dispersion de propagules qui ont conservé leur viabilité à leur arrivée, en opposition à la **dispersion basique** qui ne considère que la dispersion de la particule sans information sur sa capacité à produire un nouvel individu ou à transmettre ses gènes.

diversité au cours de l'avancée du front : celle-ci est conservée dans les fronts poussés et vite érodée dans les fronts tirés (Roques et al., 2012) (Figure 1). Parmi les mécanismes qui conduisent à un front poussé, on trouve l'existence de dispersion à longue distance, l'existence d'une phase juvénile importante et la présence d'un effet Allee² (Bonnefon et al., 2014). Les deux premiers mécanismes étant démontrés chez la plupart des arbres, il est donc probable que les fronts poussés y soient la norme.

1.2 Résultats quantitatifs - Approche mécaniste

Pour des espèces à durée de vie longue, avec des individus qui participent à plusieurs épisodes de dispersion au cours de leur vie, les nombreux paramètres démographiques et de dispersion vont interagir pour déterminer la vitesse exacte de colonisation. Comprendre quels paramètres ont les effets les plus sensibles permet de mieux réfléchir aux stratégies de gestion favorisant le déplacement des espèces (Jongejans et al., 2008). A cette fin, plusieurs modèles mécanistes ont été utilisés pour des analyses de sensibilité, dans la lignée de Neubert et Caswell (2000). Un résultat général à souligner est que la structure en classe d'âges (ou en classe de tailles selon l'espèce) d'une population a un effet sur la vitesse d'avancée du front de colonisation. C'est le cas parce que les individus des différentes classes d'âges présentent des différences de fécondité et/ou de dispersion (Neubert et Caswell, 2000). En conséquence, les paramètres qui gouvernent la structure en classes d'âges (taux de transition d'une classe vers une autre, taux de mortalité/fécondité des différentes classes) affectent indirectement la vitesse de migration (Travis et al., 2011).

Une étude spécifiquement centrée sur les arbres dispersés par le vent (Nathan et al., 2011) a confirmé ce résultat général en montrant que l'âge de maturité (début de l'émission des graines) et le taux de survie post-dispersion étaient les deux paramètres les plus influents sur la vitesse d'expansion. Ces deux paramètres démographiques arrivent devant la vitesse terminale des graines ou la vitesse du vent, qui sont directement liées à la capacité de dispersion. Il faut quand même noter que dans ce travail l'influence du taux de survie post-dispersion provient aussi de sa très grande variabilité dans les simulations car c'est un paramètre très mal connu (malgré son fort effet sur les distances extrêmes réalisées, cf. Clark et al., 2001).

Ces modèles plus mécanistes ont également produit des vitesses de migration estimées à partir de valeurs réalistes pour la dispersion et la fécondité (Nathan et al., 2011 ; Boulant et al., 2009), y compris en incluant des informations sur l'hétérogénéité de l'environnement colonisable (Travis et al., 2011 ; Schurr et al., 2008). Leurs résultats convergent progressivement vers l'idée que seule une faible minorité d'espèces seraient capables d'atteindre les vitesses de migration nécessaires pour suivre la rapidité du déplacement des aires bioclimatiques calculée par Loarie et al. (2009) (Corlett et Westcott, 2013). Par exemple, pour 12 espèces Nord-Américaines dispersées par le vent, seulement 3 pourraient dépasser 100 m/an, et seulement dans des conditions de très forte survie post-dispersion (ce paramètre restant très incertain). Cette difficulté à suivre les aires bioclimatiques sera accentuée par les effets de l'hétérogénéité environnementale et les interactions biotiques (Corlett et Westcott, 2013).

Des résultats sur les populations de sapin du Mont Ventoux, à partir d'un modèle CAPSIS spécifiquement développé et paramétré pour cette situation vont dans le même sens, montrant que « le sapin migre au maximum de plusieurs centaines de mètres en 100 ans (en distance réelle sur une pente de 25°) pour une augmentation de 2°C, 3.5°C ou 6°C, alors que le déplacement du climat est 1 km pour une augmentation de la température de 3.5 °C ou de 2 km pour une augmentation de 6 °C » (cité de Amm, 2011).

² On parle d'**effet Allee** quand le taux de reproduction diminue pour les faibles densités d'individus. Ajouté à la traditionnelle densité-dépendance, cela signifie donc que la reproduction est maximale pour une densité intermédiaire.

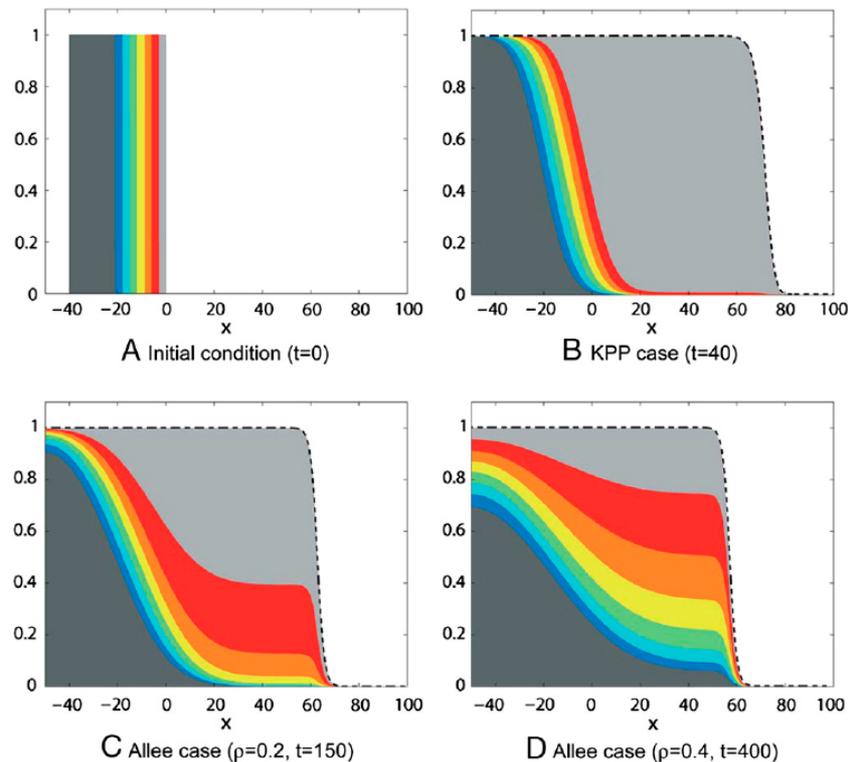


Figure 1 : Transport de la diversité génétique dans un front de colonisation : fronts tirés et fronts poussés. Différentes composantes de la population sont définies à une date initiale $t=0$ (A). Pour un front tiré (ici, en absence d'effet Allee), une composante particulière (grise claire) domine la population après un certain temps (B). Pour un front poussé (ici, en présence d'effet Allee) l'ensemble des composantes restent présentes quand le front de colonisation progresse (C, D). (Figures tirées de Roques et al., 2012).

La migration à longue distance a longtemps été considérée comme l'atout majeur dans le cadre du changement climatique, du fait des résultats de la paléocécologie. Les pollens fossiles prélevés dans les tourbières et datés au carbone 14 ont longtemps donné à penser que des vitesses de l'ordre de 500 m/an avaient été la norme lors de la colonisation Holocène en Europe et Amérique du Nord. Cette rapidité de la recolonisation post-glaciaire, nommée paradoxe de Reid car inexplicable par des mécanismes simples de diffusion, ne pouvait être expliquée que par la dispersion à longue distance (Clark et al., 1998). Récemment, de nouvelles données paléocécologiques ont révélé l'existence probable de refuges cryptiques, en avant du front de recolonisation post-glaciaire. Dans ces conditions, une dispersion de type diffusion sans longue distance avec des vitesses de dispersion de l'ordre de quelques dizaines de m/an, peut très bien conduire à la répartition actuelle des forêts de l'hémisphère nord (McLachlan et al., 2005 ; Roques et al., 2010).

2. Dispersion des pollens, flux de gènes et adaptation locale

Au sein de l'aire de répartition actuelle d'une espèce, le maintien des populations dépendra essentiellement de leur capacité à s'adapter aux conditions environnementales futures. L'émergence de patrons d'adaptation locale dépend de l'équilibre entre deux forces évolutives que sont la sélection et la dispersion. Ainsi, en environnement constant et spatialement hétérogène, la dispersion des gènes entre populations adaptées localement est supposée avoir un effet balancé sur le maintien de ces patrons. A l'inverse, dans le cas d'un changement temporel de l'environnement, les flux de gènes sont supposés favoriser les capacités d'adaptation des populations (Davis et Shaw, 2001 ; Savolainen et al., 2007). De

nombreux modèles théoriques ont exploré ces questions (Pease et al., 1989 ; Kirkpatrick et Barton, 1997). Cependant, chez les espèces à cycle de vie long, comme les arbres, pour lesquelles la manipulation expérimentale est difficile (e.g. croisements contrôlés), peu d'études empiriques ont testé ces attendus théoriques.

Chez les arbres, les flux de gènes par pollen sont supposés fortement affecter l'adaptation locale des populations. En effet, ces espèces présentent généralement de forts taux d'immigration de gènes, principalement engendrés par la dispersion pollinique : dans une revue couvrant 41 études sur 36 espèces (dont 17 pollinisées par le vent) Ashley (2010) rapporte un taux d'immigration pollinique de 44 % en moyenne chez les espèces anémophiles et un taux comparable chez les espèces dispersées par les insectes. De plus, la dispersion par le pollen se fait généralement sur de très longues distances : chez les espèces anémophiles les distances de migration peuvent facilement atteindre la centaine de mètres et de rares événements de dispersion ont été observés sur une dizaine de kilomètres chez certaines espèces (Petit et Hampe, 2006 ; Ashley, 2010). En outre, l'importance des événements de dispersion sur de très longues distances pourrait avoir été largement sous-évaluée du fait de la difficulté d'observer ou mesurer ces événements (Savolainen et al., 2007). Les distances couvertes par le pollen sont donc d'un à deux ordres de grandeur supérieures à celles parcourues par les graines (Kremer et al., 2012).

2.1 Conditions de mise en place de patrons d'adaptation locale

Dans un environnement spatialement hétérogène qui ne varie pas dans le temps, on s'attend à ce que, dans chaque population, la sélection fasse évoluer les caractères adaptatifs vers des valeurs qui augmentent la valeur adaptative moyenne de la population dans son environnement local. Idéalement, ce processus, piloté par la sélection divergente, devrait conduire à un patron d'adaptation locale, tel que des lignées locales ont de meilleures performances dans leur habitat d'origine que des individus issus d'autres localités (Kawecki et Ebert, 2004). Les modèles théoriques de génétique quantitative permettent notamment de déterminer les conditions d'existence de patrons d'adaptation locale en présence de flux de gènes dans un habitat hétérogène (Bridle et Vines, 2007).

Dans ce cadre, les flux de gènes entre populations ont deux effets antagonistes (Lenormand, 2002 ; Kremer et al., 2012).

D'une part, un effet négatif puisque les flux issus d'environnements différents apportent des gènes mal-adaptés, conduisant à un fardeau de migration qui ralentit l'adaptation (Bridle et Vines, 2007). Ce phénomène peut être particulièrement aigu dans les populations en marge de l'aire, de plus faible effectif, recevant des flux de gènes asymétriques importants issus du centre de l'aire : Kirkpatrick et Barton (1997) ont montré que ce phénomène pouvait même suffire à bloquer l'expansion des marges si la dispersion est forte et le phénotype optimal change rapidement dans l'espace. Dans deux études à très grande échelle impliquant 118 populations de *Pinus contorta* et 110 populations de *Pinus sylvestris*, Rehfeld et al. (1999, 2002) montrent ainsi que les populations des latitudes les plus nordiques sont plus éloignées de leur optimum climatique que celles du cœur de l'aire. Cependant, de nombreuses études, en jardins communs, montrent des patrons de différenciation adaptative significative le long de gradients altitudinaux ou latitudinaux (e.g. Vitasse et al., 2009 ; Savolainen et al., 2007) et attestent que l'effet homogénéisant des flux de gènes n'est pas assez fort dans les populations d'arbres pour empêcher la sélection divergente d'agir. Des niveaux de flux de gènes intermédiaires peuvent ainsi empêcher d'atteindre un état d'adaptation locale complet (i.e. chaque population est à l'optimum sélectif pour son propre environnement) tout en permettant néanmoins la mise en place d'une différenciation génétique adaptative (i.e. placée dans un environnement commun les populations montrent une différence phénotypique d'origine génétique) (Lefèvre et al., 2015).

D'autre part, un effet positif est attendu, puisque les flux de gènes apportent la diversité génétique, « carburant » de la sélection génétique (Bridle et Vines, 2007). Le modèle théorique de Barton (2001) a permis de montrer que cette augmentation des variances génétiques est attendue comme d'autant plus

forte que les populations connectées par les flux de gènes sont différenciées génétiquement. Au sein des populations d'arbres, la forte intensité des flux de gènes est d'ailleurs avancée pour expliquer les forts taux de diversité génétique mesurés (Hamrick et Godt, 1996). En réanalysant les 142 populations de *Pinus contorta* de Rehfeld et al. (1999), Yeaman et Jarvis (2006) ont démontré que l'hétérogénéité régionale des conditions climatiques expliquait les niveaux de variance génétique mesurés au sein des populations, suggestion indirecte que des flux de gènes issus de populations localement adaptées à des environnements plus variables apportent plus de variabilité adaptative.

Les modèles montrent que l'existence et l'importance de l'adaptation locale dépendent principalement de la dispersion des gènes, la variance génétique additive et l'intensité de la sélection en chaque point de l'espace, mais aussi du déterminisme génétique des caractères et des processus démographiques (une forte mortalité juvénile pourrait en particulier avoir des effets sélectifs importants).

2.2 Rôle potentiel des flux de gènes pour accélérer l'adaptation en environnement changeant

Quand un environnement spatialement hétérogène se modifie dans le temps, un fardeau temporel va s'ajouter au fardeau de migration pour réduire la valeur sélective d'une population par rapport à l'optimum (Pease et al., 1989 ; Kremer et al., 2012). Un troisième effet des flux de gènes est alors attendu dans une population donnée : l'immigration de gènes issus de populations subissant déjà les conditions nouvelles permettrait d'accélérer l'adaptation. Ce scénario a été exploré par des modèles mécanistes sur deux espèces forestières, *Pinus sylvestris* et *Betula pendula*, par Kuperinen et al. (2010). Comme pour les études sur la vitesse de migration, le résultat à retenir de cet article est que le facteur ayant le plus fort effet sur la vitesse d'adaptation était le taux de mortalité : une mortalité accrue permettant d'accélérer l'adaptation par un remplacement plus rapide de vieux arbres mal adaptés par des juvéniles sélectionnés dans les conditions nouvelles. La capacité de dispersion et l'âge de maturité apparaissent comme des facteurs moins influents. Les paramètres démographiques apparaissent donc plus importants que les paramètres de dispersion pour contrôler l'immigration efficace et la réponse à la sélection. Même si le modèle utilisé dans Kuperinen et al. (2010) n'a pas été approfondi pour fournir des prédictions quantitatives fines, dans les simulations réalisées sur 100 ans d'évolution aucune des deux espèces n'a été capable de couvrir plus de 45% de l'évolution génétique nécessaire pour rester localement adaptée à son nouvel environnement le long du gradient latitudinal.

En parallèle des modèles, rares sont les études expérimentales qui ont montré de manière directe que la dispersion pollinique à longue distance pouvait modifier la distribution des valeurs génétiques de caractères adaptatifs dans des populations d'arbres. Sur *Pinus sylvestris*, Nilsson (1995) a étudié la date de formation du bourgeon à la fin de la saison de croissance à l'échelle de la Scandinavie, caractère fortement différencié le long de ce gradient latitudinal. Ils ont trouvé que les descendants récoltés après un événement de reproduction présentaient des moyennes génétiques décalées par rapport à la moyenne de leurs mères. Ces différences de moyennes génétiques ont permis de conclure à une immigration pollinique asymétrique provenant majoritairement de populations de plus hautes latitudes.

A plus faible échelle spatiale, dans le cas d'un gradient altitudinal de hêtre sur le versant nord du Mont-Ventoux (couvrant ~1km et ~400m d'altitude), Gaüzère (2014) a montré (i) en jardin commun l'existence d'une différenciation génétique d'origine adaptative pour 8 parmi 13 caractères phénologiques (date de débourrement, date de sénescence des feuilles) et physiologiques (croissance en diamètre, croissance en hauteur, biomasse, contenu en carbone des feuilles) (Ovaskainen et al., 2011) et (ii) par des analyses de marqueurs génétiques neutres (analyse de paternité), l'existence d'un taux d'immigration pollinique proche de 50% dans les trois populations étudiées (Gaüzère et al., 2013) (Figure 2). La comparaison des moyennes des valeurs génétiques et des variances génétiques entre les descendants issus de pollens migrants et de pollens non-migrants permet de démontrer l'existence (respectivement) de flux de pollen asymétriques le long du gradient et d'apport de diversité adaptative par les flux

polliniques. Pour l'accroissement en diamètre, seul trait pour lequel une différence de moyennes entre migrants et non-migrants est trouvée significative, le patron observé contredit cependant l'attendu de flux asymétriques du bas vers le haut du versant. Cet attendu justifié par la protogynie de l'espèce et la floraison plus précoce en bas du versant était consistant avec les taux d'immigration polliniques estimés : 48%, 55% et 65% d'immigration pollinique ont été mesurés en bas (1020 m), au milieu (1140 m) et en haut du gradient (1340 m). Pour la phénologie du débourrement, la différence de variances entre migrants et non-migrants est trouvée significative et indique que les flux de gènes permettent d'accroître la variance génétique disponible pour la sélection (Figure 2).

2.3 Flux de gènes et adaptation en marge arrière

A noter que ce troisième mécanisme ne pourra pas être à l'œuvre dans les populations en marge arrière de l'aire actuelle pour lesquelles le défi évolutif est encore différent : s'adapter à des conditions dans lesquelles aucune population de l'espèce ne se trouve actuellement (Hampe et Petit, 2005). Pour ces populations, les flux de gènes peuvent (i) contraindre l'adaptation par l'apport de gènes mal-adaptés issus du cœur de l'aire (effet renforcé par des flux asymétriques entre cœur et marges, Kirkpatrick et Barton, 1997) et (ii) avoir un effet positif par apport de diversité génétique.

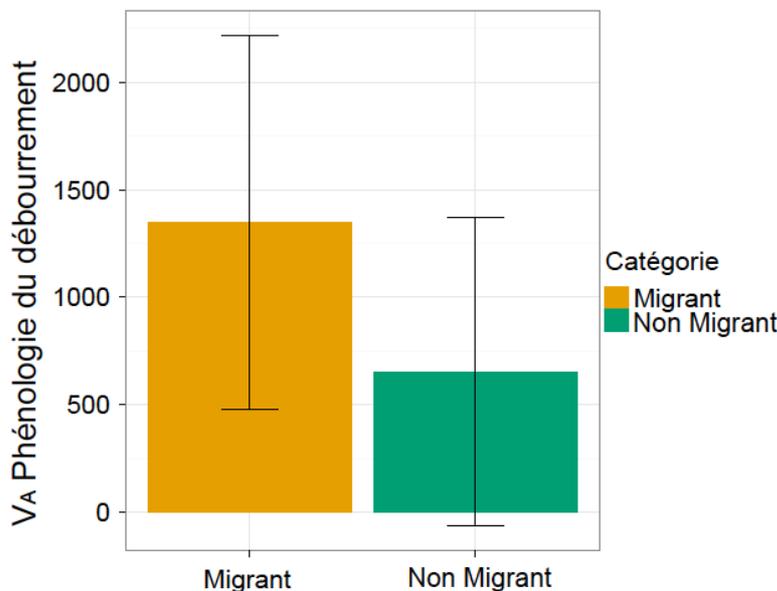


Figure 2 : Estimations de la variance génétique V_A dans les graines issues de pollen immigrant et dans les graines de pollen non-migrant dans la population intermédiaire (altitude=1140m). Un modèle mixte montre que la différence entre ces deux variances génétiques est significative. (Figure tirée de Gaüzère, 2014).

3. Dispersion du pollen et régime de reproduction : quand le local détermine le global

Si le taux d'immigration et la capacité à engendrer de nombreuses recombinaisons (i.e. à se croiser avec de nombreux individus différents) contribuent à accélérer l'adaptation (Kremer et al., 2012 ; Lefèvre et al., 2015), la question de connaître les mécanismes qui facilitent l'un et l'autre dans une population est donc importante (Lefèvre et al., 2014). Cette question se rapporte alors à la caractérisation du régime de reproduction et de ses déterminants à l'échelle des populations et/ou à l'échelle des individus à l'intérieur des populations (Sork et al., 1999). Le régime de reproduction caractérise finement les patrons d'appariements entre arbres (Sork et al., 1999). S'appuyant généralement sur l'étude de descendance maternelles, notamment par l'analyse de marqueurs moléculaires neutres, ce régime de reproduction est principalement décrit par le taux d'autofécondation (pour les espèces hermaphrodites ou monoïques), le nombre de pères efficaces dans une descendance (ou la probabilité des copaternités), le taux d'immigration observé (ou les différentes fréquences de contributions paternelles au-delà de distances seuils). Il peut être complété par des

mesures plus spécifiques pour mesurer aussi les croisements entre apparentés (biparental inbreeding) ou les excès d'autofécondation (corrélation d'autofécondation) (Ritland et al., 2002).

Ces dernières années, les études sur le régime de reproduction ont mis l'accent sur la prise en compte explicite de la spatialisation des individus et donc sur les effets de la dispersion du pollen dans l'espace sur la composition des nuages polliniques³ échantillonnés par les arbres produisant des graines (Smouse et Sork, 2006). Si les deux sections précédentes ont mis en avant les effets de la dispersion à longue distance, il est ici principalement question de dispersion entre arbres d'une même population, et même entre voisins proches. Mais un faisceau de résultats montre que c'est aussi cet environnement proche qui détermine l'immigration efficace de pollen depuis les longues distances.

3.1 Loi d'action de masse

Du point de vue de la modélisation, le modèle qui s'est imposé comme le plus explicatif et le plus opérationnel pour décrire la composition d'un nuage pollinique est la loi d'action de masse (Holsinger et al. 1991), ou autrement dit, une loi de dilution (Oddou-Muratorio et al., 2005 ; Robledo-Arnuncio et al., 2004 ; Nathan et al., 2012). Suivant cette loi, la contribution relative d'un arbre p dans le nuage pollinique d'un arbre m est calculée comme dans l'équation suivante (Eq. 1) :

$$\pi_{mp} = \frac{F_p K(d_{mp})}{\sum_{\text{tous les } q} F_q K(d_{mq})}$$

où d_{mp} est la distance entre les arbres m et p , F_p est la fécondité mâle de l'arbre p (quantité de pollen émise) et K est le noyau de dispersion qui décrit la distribution des distances parcourues par les grains de pollen. Ce modèle repose en fait sur l'hypothèse que la quantité de pollen n'est pas limitante pour la fécondation des ovules. Le dénominateur de cette équation décrit alors la quantité totale de pollen reçue par l'arbre m , égale à la somme de toutes les contributions de tous les arbres produisant du pollen.

Un résultat important obtenu de ce modèle dit que cette quantité totale de pollen est souvent constituée d'un petit nombre d'arbres « proches » qui contribuent chacun pour une part importante, et d'un grand nombre d'arbres plus lointains dont chacun apporte une quantité très faible mais dont le grand nombre permet de finalement représenter une part importante. La première contribution est à l'origine des faibles nombres efficaces de pères souvent rapportés dans les données sur les régimes de reproduction d'arbres (synthétisées par exemple dans Smouse et Sork, 2004). La deuxième contribution inclut typiquement le pollen immigrant dans une population : pouvant souvent représenter plus de 50% d'un nuage pollinique (Ashley, 2010), il est la somme des contributions d'un grand nombre d'arbres extérieurs différents.

Ce patron est d'autant plus marqué que le noyau de dispersion du pollen K est à queue lourde (ou leptokurtique) puisque dans ce cas les événements de dispersion à très courtes distances et longue distance sont bien plus fréquents, au détriment des événements de dispersion à des distances intermédiaires (Meagher et Vassiliadis, 2003). Et justement, la très large majorité des études qui ont ajusté des noyaux de dispersion sur des données *in situ*, que ce soit par des analyses de paternité, ou en utilisant les méthodes indirectes TwoGener et Kindist⁴, ont conclu à des noyaux de dispersion à

³ On parle de nuage pollinique pour décrire l'ensemble des grains de pollen viables dans lequel un arbre « échantillonne » au moment de féconder ses ovules. On décrit la composition d'un nuage pollinique (i) quand on quantifie les apports relatifs des arbres d'origine qui ont produit ces pollens ou (ii) quand on quantifie les fréquences de différents allèles ou génotypes portés par ces grains de pollen.

⁴ Ces deux méthodes proposées par Smouse, Austerlitz et Robledo-Arnuncio utilisent la différenciation génétique entre paires de nuages polliniques à différentes distances géographiques pour estimer des noyaux de dispersion à grande échelle spatiale, avec un investissement expérimental raisonnable (Robledo-Arnuncio et al., 2006).

queue lourde : le modèle exponentiel-puissance est souvent bien adapté aux données, avec des puissances faibles (souvent ≤ 0.5) signes que même les fonctions exponentielles longtemps utilisées sous-estiment la dispersion à longue distance (Oddou-Muratorio et al., 2005 ; Restoux, 2009).

3.2 Arbres isolés et taux de migration efficaces

Le deuxième résultat marquant des analyses de régimes de reproduction montre que l'on trouve généralement une variabilité très importante entre populations et surtout entre arbres d'une même population (e.g. Restoux et al., 2008 ; Gaüzère et al., 2013) (Figure 3). Puisque quelques arbres émetteurs de pollen jouent un rôle majeur dans la composition du nuage pollinique, ce résultat n'est pas surprenant. Et cette variabilité est d'autant plus marquée que la densité locale est faible et que la population est distribuée de manière irrégulière et/ou agrégée (Restoux et al., 2008 ; Meagher et Vassiliadis, 2003).

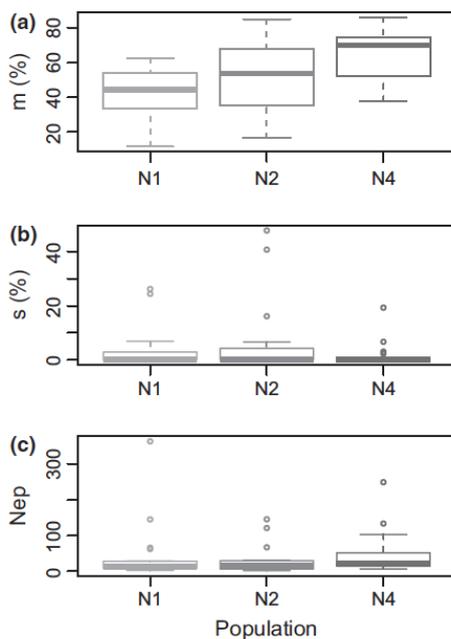


Figure 3 : Variabilité des paramètres du régime de reproduction entre individus de hêtre au sein de trois populations le long du versant nord du Mont Ventoux. Pour le taux d'immigration m , le taux d'autofécondation s , et le nombre efficace de pères Nep , la taille des intervalles au sein de chaque population et la présence d'individus « outliers » (pour s et Nep) dénote d'une forte variabilité inter-individuelle. (Figure tirée de Gaüzère et al., 2013).

Si on s'intéresse à la variabilité inter-individuelle en particulier, le modèle de loi d'action de masse prévoit qu'un individu peut produire une plus grande quantité de graines issues de pollen immigrant si (i) la quantité de pollen reçue de longues distances augmente (le numérateur de Eq. 1 croit) ou bien si (ii) la quantité de pollen reçue des conspécifiques de son voisinage diminue (le dénominateur de Eq. 1 décroît). Cette réduction de la quantité de pollen local peut effectivement être importante dans des populations peu denses quand les plus proches voisins conspécifiques se trouvent à une distance plus éloignée. Ce résultat a été clairement illustré empiriquement sur *Pinus sylvestris* en montrant que le nombre efficace de pères dans la descendance augmente nettement avec la distance au plus proche voisin (Robledo-Arnuncio et al., 2004) (Figure 4). L'isolement reproductif avec ses voisins peut-être le résultat d'un éloignement physique, mais aussi d'un éloignement reproductif (e.g. Lagache et al., 2013 pour deux espèces de chêne) ou phénologique (e.g. Gaüzère et al., 2013).

L'augmentation de la quantité de pollen reçue de longues distances (point (i) ci-dessus), si elle ne peut résulter d'une configuration spatiale particulière, peut néanmoins apparaître du fait d'une plus grande proximité phénologique d'un arbre-mère avec les émetteurs de pollen des populations éloignées, pour des arbres particulièrement précoces ou tardifs dans leur population (Gaüzère et al., 2013 ; Soularue et Kremer, 2012).

Dans les deux cas cités ci-dessus, la forte variabilité inter-individuelle conduit donc à ce que des arbres « atypiques » pour leur localisation ou leur phénologie montrent des paramètres de reproduction « atypiques » avec des taux importants d'immigration (Gaüzère et al., 2013), des taux importants

d'hybridation (Lagache et al., 2013) ou une plus forte variabilité génétique dans leur descendance. A contrario, pour des espèces au régime de reproduction mixte qui peuvent pratiquer l'autofécondation et l'allofécondation, ces individus atypiques présentent généralement des taux d'autofécondation également augmentés, accompagnés de possibles effets négatifs dus à la dépression de consanguinité (Restoux et al., 2008). Dans le cas particulier du sapin dans le Mont Ventoux, les effets négatifs de l'isolement et de l'autofécondation sont purgés au stade graine par l'élimination des graines autofécondées, peu viables, et les semis issus des graines pleines montrent une vigueur et une survie comparables, voire meilleure, à celle de descendants issus de semenciers non-isolés poussant en situation de peuplement dense.

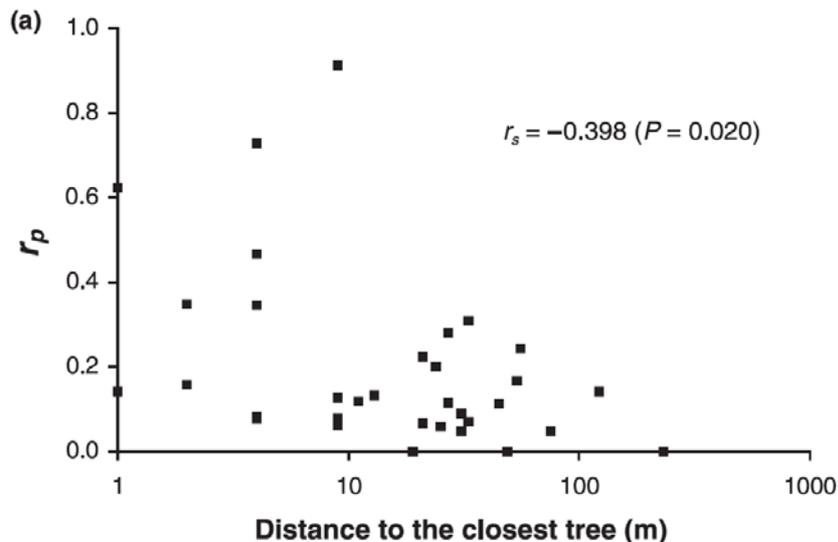


Figure 4 : Relation entre la probabilité de copaternité r_p (inversement proportionnelle au nombre efficace de pères) dans la descendance d'un arbre-mère de *Pinus sylvestris* et la distance de cet arbre-mère au plus proche voisin conspécifique. (Figure tirée de Robledo-Arnuncio et al., 2004).

Conclusions

Intrinsèquement liée à la spatialisation, la connaissance des processus de dispersion et de migration a largement bénéficié des (et contribué aux) développements récents en écologie spatiale (Tilman et Kareiva, 1997), en écologie et en génétique du paysage (Balkenhol et al., 2015). Les avancées de l'écologie de la dispersion et de l'écologie du mouvement permettent d'aborder les questions liées aux conséquences des flux d'individus et de gènes avec des approches beaucoup plus mécanistes, liant la dispersion *stricto sensu*, la démographie, la distribution spatiale des individus et des environnements, mais aussi la génétique et les capacités d'évolution (Clobert et al., 2012).

L'idée que la migration seule pourra permettre aux espèces d'arbres de suivre le déplacement de leur enveloppe bioclimatique le long de gradients altitudinaux ou latitudinaux est de plus en plus mise en défaut (Corlett et Westcott, 2013). Au delà de l'alternative controversée qui consiste à renforcer la dispersion par migration assistée, une autre question qui focalise beaucoup d'attention est donc de savoir si la dispersion et les flux de gènes, en interaction avec la sélection génétique et la plasticité phénotypique, permettront aux espèces de répondre suffisamment vite aux changements environnementaux, en marge avant, au cœur de l'aire et en marge arrière. Les capacités de flux de gènes efficace à longue distance, la diversité génétique importante et l'existence fréquente de différenciation adaptative entre environnements contrastés sont des propriétés générales chez les arbres qui devraient contrebalancer leur longue durée de génération (Kremer et al., 2012). Ces constats plaident pour la généralisation des approches démo-génétiques, ou éco-évolutives (Bocedi et al., 2014), où on considère conjointement les effets démographiques et les effets génétiques (en matière de maintien de la diversité et de capacité d'évolution future) des processus biologiques et des options de gestion. De nombreux mécanismes restent bien sûr à approfondir, comme les possibles modifications

ou évolutions génétiques futures des capacités de dispersion ou les effets des hétérogénéités environnementales à différentes échelles sur les dynamiques spatio-temporelles. Mais les résultats rapportés dans cet article montrent le rôle récurrent des structures démographiques et spatiales intra-population, très largement modifiables par la sylviculture : ceci laisse présager un impact potentiellement important des options de gestion en agissant localement sur la structure en tailles ou en âges du peuplement, en structurant le peuplement pour infléchir le régime de reproduction, ou en choisissant des semenciers particuliers en fonction de leur voisinage immédiat.

Dans cette démarche d'intégration des mécanismes, la place de la modélisation est grandissante et de nombreuses avancées de la connaissance rapportées dans cet article sont le résultat d'une analyse conjointe de modèles et de données. Que ce soit pour analyser finement des données, isoler la mécanique de certains processus majeurs, hiérarchiser des effets selon leur importance relative sur la vitesse de colonisation ou la vitesse d'adaptation, ou avancer des prédictions quantitatives pour une espèce donnée dans un environnement particulier, les différentes composantes de la modélisation (statistique, théorique, intégrative et prédictive) sont mobilisées aujourd'hui sur la question de la réponse spatiale des populations au changement climatique. Dans les années à venir, le rôle des plateformes de modélisation comme CAPSIS devrait aller grandissant pour mener plus avant l'intégration des processus à différentes échelles et généraliser les capacités de prédiction pour des espèces et des environnements divers (Oddou-Muratorio et al., 2014 ; Bocedi et al., 2014).

Références bibliographiques

- Amm A., 2011. Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Etude des capacités de migration du sapin pectiné (*Abies alba* Mill) sur le Mont Ventoux. Thèse de doctorat, U. Marseille, France.
- Ashley M.V., 2010. Plant Parentage, Pollination, and Dispersal: How DNA Microsatellites Have Altered the Landscape? *Crit. Rev. Plant Sci.* 29, 148–161.
- Balkenhol N., Cushman S., Storfer A., Waits L., 2015. *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*, Wiley-Blackwell.
- Barton N., 2001. Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context: Adaptation at the edge of a species range. Blackwell Science, New York. pp. 365-392.
- Bell G., Gonzalez A., 2009. Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecology Letters* 12, 942-948.
- Bocedi G., Palmer S.C.F., Pe'er G., Heikkinen R.K., Matsinos Y.G., Watts K., Travis J.M.J., 2014. RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 388–396.
- Bonnefon O., Coville J., Garnier J., Hamel F., Roques L., 2014. The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity. *Ecol. Complex.* 20, 282–292.
- Boulant N., Garnier A., Curt T., Lepart J., 2009. Disentangling the effects of land use, shrub cover and climate on the invasion speed of native and introduced pines in grasslands. *Divers. Distrib.* 15, 1047–1059.
- Bridle J.R., Vines T.H., 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends Ecol. Evol.* 22, 140–147.
- Bullock J.M., Shea K., Skarpaas O., 2006. Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecol.* 186, 217–234.
- Clark J.S., 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *Am. Nat.* 152, 204–224.
- Clark J.S., Lewis M., Horvath L., 2001. Invasion by extremes: population spread with variation in dispersal and reproduction. *Am. Nat.* 157, 537–554.

- Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M., Ducatez S., 2012. Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press.
- Corlett R.T., Westcott D.A., 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends Ecol. Evol.* 28, 482–488.
- Davis M.B., Shaw R.G., 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292, 673–679.
- Dormann C.F., Schymanski S.J., Cabral J., Chuine I., Graham C., Hartig F., Kearney M., Morin X., Römermann C., Schröder B., Singer A. 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography* 39, 2119–2131.
- Dufour-Kowalski S., Courbaud B., Dreyfus P., Meredieu C., de Coligny F., 2011. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Sciences* 69, 221–233.
- Fisher R.A., 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics* 7, 335–369.
- Gaüzère J., Klein E.K., Oddou-Muratorio S., 2013. Ecological determinants of mating system within and between three *Fagus sylvatica* populations along an elevational gradient. *Mol. Ecol.* 22, 5001–5015.
- Gaüzère J., 2014. Effets de la dispersion du pollen à longue distance sur les capacités d'adaptation de populations de Hêtre commun le long d'un gradient altitudinal. Thèse de Doctorat, U. Montpellier II, Montpellier, France, 268 p.
- Hampe A., Petit R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol. Lett.* 8, 461–467.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W., 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351, 1291–1298.
- Jongejans E., Skarpaas O., Shea K., 2008. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 153–170.
- Kawecki T. J., Ebert D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7, 1225–1241.
- Kirkpatrick M., Barton N.H. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist* 150, 1–23.
- Kremer A., Ronce O., Robledo-Arnuncio J.J., Guillaume F., Bohrer G., Nathan R., Bridle J.R., Gomulkiewicz R., Klein E.K., Ritland K., Kuparinen A., Gerber S., Schueler S., 2012. Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecol. Lett.* 15, 378–392.
- Kuparinen A., Savolainen O., Schurr F.M., 2010. Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *For. Ecol. Manage.* 259, 1003–1008.
- 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 C., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Ann. For. Sci.* 71, 723–739.
- Lefèvre F., Fady B., Jean F., Davi H., Pichot C., Oddou-Muratorio S., 2015. Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. *Innovations Agronomiques* 47, 63–79.
- Lagache L., Klein E.K., Guichoux E., Petit R.J., 2013. Fine-scale environmental control of hybridization in oaks. *Mol. Ecol.* 22, 423–436.
- Lenormand T., 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 17, 183–189.
- Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D., 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462, 1052–1055.
- Mclachlan J.S., Clark J.S., Manos P.S., 2008. Molecular Indicators of Tree Migration Capacity under Rapid Climate Change. *Ecology* 86, 2088–2098.
- Meagher T.R., Vassiliadis C., 2003. Spatial geometry determines gene flow in plant populations. In: Hails R.S., Beringer J.E., Godfray H.C.J. (Eds.), *Genes in the Environment*, British Ecological Society, Oxford, pp. 76–90

- Nathan R., Schurr F.M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A., Tsoar A., 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 23, 638–47.
- Nathan R., Horvitz N., He Y., Kuparinen A., Schurr F.M., Katul G.G., 2011. Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecol. Lett.* 14, 211–219.
- Nathan R., Klein E., Robledo-Arnuncio J.J., Revilla E., 2012. Dispersal kernels: review. In: Clobert J., Baguette M., Benton T., Bullock J.M. (Eds.). *Dispersal and Spatial Evolutionary Ecology*. Oxford University Press, pp. 187–210.
- Neubert M.G., Caswell H., 2000. Demography and Dispersal: Calculation and Sensitivity Analysis of Invasion Speed for Structured Populations. *Ecology* 81, 1613–1628.
- Nilsson J.E., 1995. Genetic variation in the natural pollen cloud of *Pinus sylvestris* - a study based on progeny testing. *Scand. J. For. Res.* 10, 140–148.
- 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. *Mol. Ecol.* 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.
- Ovaskainen O., Karhunen M., Zheng C., Arias J.M.C., Merilä J., 2011. A new method to uncover signatures of divergent and stabilizing selection in quantitative traits. *Genetics* 189, 621–632.
- Pease C.M., Lande R., Bull J.J., 1989. A Model of Population-Growth, Dispersal and Evolution in A Changing Environment. *Ecology* 70, 1657–1664.
- Petit R.J., Hampe A., 2006. Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 187–214.
- Rehfeldt G.E., Ying C.C., Spittlehouse D.L., Hamilton D.A.J., 1999. Genetic Responses to Climate in *Pinus contorta*: Niche Breadth, Climate Change, and Reforestation. *Ecol. Monogr.* 69, 375–407.
- Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Parfenova Y.I., Wykoff W.R., Kuzmina N.A., Milyutin L.I., 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Glob. Chang. Biol.* 8, 912–929.
- Restoux G., Silva D.E., Sagnard F., Torre F., Klein E., Fady B., 2008. Life at the margin: the mating system of Mediterranean conifers. *Web Ecol.* 8, 94–102.
- Restoux G., 2009. Variabilité spatio-temporelle de la reproduction chez une espèce pérenne monoïque: Le cas du sapin pectiné, *Abies alba* Miller, en limite sud de son aire de répartition. Thèse de doctorat, U. Marseille, France.
- Ritland K., 2002. Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci. *Heredity* 88, 221–228.
- Robledo-Arnuncio J.J., Alía R., Gil L., 2004. Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Mol. Ecol.* 13, 2567–2577.
- Robledo-Arnuncio J.J., Austerlitz F., Smouse P.E., 2006. A new method of estimating the pollen dispersal curve independently of effective density. *Genetics* 173, 1033–1045.
- Roques L., Hamel F., Fayard J., Fady B., Klein E.K., 2010. Recolonisation by diffusion can generate increasing rates of spread. *Theor. Popul. Biol.* 77, 205–12.
- Roques L., Garnier J., Hamel F., Klein E.K., 2012. Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 8828–8833.
- Roques L., 2013. *Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale*. Editions Quae. Paris.
- Shigesada N., Kawasaki K., 1997. Biological invasions: Theory and practice. In: *Oxford Series in Ecology and Evolution*, Oxford University Press, Oxford.
- Soularue J., Kremer A., 2012. Assortative mating and gene flow generate clinal phenological variation in trees. *BMC Evol. Biol.* 12, 79.
- Schurr F.M., Steinitz O., Nathan R., 2008. Plant fecundity and seed dispersal in spatially heterogeneous environments: models, mechanisms and estimation. *J. Ecol.* 96, 628–641.

- Savolainen O., Pyhäjärvi T., Knürr T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 595–619.
- Skellam J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38, 196-218.
- Smouse P.E., Sork V.L., 2004. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. *For. Ecol. Manage.* 197, 21–38.
- Sork V.L., Nason J., Campbell D., Fernandez J., 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends Ecol. Evol.* 14, 219–224.
- Sork V.L., Smouse P.E., 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landsc. Ecol.* 21, 821–836.
- Tilman D., Kareiva P.M., 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions* (Vol. 30). Princeton University Press.
- Thuiller W., Albert C., Araújo M.B., Berry P.M., Cabeza M., Guisan A., Hickler T., Midgley G.F., Paterson J., Schurr F.M., Sykes M.T., Zimmermann N.E., 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 137–152.
- Travis J.M.J., Harris C.M., Park K.J., Bullock J.M., 2011. Improving prediction and management of range expansions by combining analytical and individual-based modelling approaches. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 477–488.
- 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.
- Yeaman S., Jarvis A., 2006. Regional heterogeneity and gene flow maintain variance in a quantitative trait within populations of lodgepole pine. *Proc. Biol. Sci.* 273, 1587–1593.

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)