



HAL
open science

Évolution et adaptation dans les populations de Hêtre et Sapin du mont Ventoux

Sylvie Oddou-Muratorio, Aurore Bontemps, Julie Gaüzere, Anne Latreille, Francois Lefèvre, Bruno Fady, Christian Pichot, Patrice Brahic, Olivier Gilg, Bruno Jouaud, et al.

► To cite this version:

Sylvie Oddou-Muratorio, Aurore Bontemps, Julie Gaüzere, Anne Latreille, Francois Lefèvre, et al.. Évolution et adaptation dans les populations de Hêtre et Sapin du mont Ventoux. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2020, 63-64, pp.45-50. hal-03281802

HAL Id: hal-03281802

<https://hal.inrae.fr/hal-03281802>

Submitted on 8 Jul 2021

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.

9. ÉVOLUTION ET ADAPTATION DANS LES POPULATIONS DE HÊTRE ET SAPIN DU MONT VENTOUX

Lorsque les populations d'une espèce occupent un environnement* spatialement hétérogène (par exemple, le long d'un gradient d'altitude ou de latitude), les caractères impliqués dans l'adaptation peuvent éventuellement évoluer vers des valeurs qui augmentent les performances de chaque population dans son milieu local. Ce processus, piloté par la sélection divergente, conduit alors à un **patron d'adaptation locale** (voir encadré).

Largement répandus dans les populations de plantes, les patrons d'adaptation locale témoignent de la capacité des populations à répondre à la sélection passée. Ce sont les tests de **provenances*** qui ont les premiers mis en évidence l'existence chez les arbres forestiers de patrons d'adaptation locale à large échelle, par exemple en montrant que dans un environnement donné, les performances des provenances locales étaient généralement meilleures que celles de provenances plus éloignées. Ces tests de provenance ont aussi révélé que la diversité génétique des caractères adaptatifs est généralement structurée le long de gradients environnementaux, comme les gradients de latitude ou de disponibilité en eau. Ces patrons d'adaptation locale déterminent aussi les trajectoires évolutives futures des populations. Dans le contexte du changement climatique, caractériser l'échelle spatiale et la magnitude des patrons d'adaptation locale est donc crucial pour anticiper et accompagner la réponse adaptative des populations.

Nous avons abordé ces questions dans le cas de provenances de hêtre et de sapin issues du mont Ventoux et deux autres montagnes provençales (Issole, Vésubie). L'intérêt de ces montagnes est d'offrir une forte variation des conditions environnementales (température, humidité, risque de gelée tardive) sur une faible distance géographique. De tels gradients climatiques peuvent induire des pressions de sélection divergente entre les populations (provenances) distribuées le long du gradient, et donc connectées par des flux de gènes. Nous avons comparé des provenances issues de différentes altitudes en termes de **performances*** (survie, croissance). Nous avons également comparé différents **caractères fonctionnels*** morphologiques (comme la surface des feuilles), physiologiques (comme la teneur en azote) ou phénologiques (comme la date de débournement).

Les caractères fonctionnels ou de performance varient généralement de façon plastique* avec l'environnement mais une partie de leur variation peut être aussi d'origine génétique. Pour séparer les composantes plastiques et génétiques, on peut mesurer les valeurs de ces caractères sur des familles issues de lots de graines récoltés sur des arbres-mères différents et toutes élevées dans les mêmes conditions (dans un même **jardin commun***). Le niveau de ressemblance entre individus d'une même famille par rapport à des individus de familles différentes permet d'estimer la composante génétique de la variation du caractère (c'est-à-

Sylvie Oddou-Muratorio⁽¹⁾, Aurore Bontemps⁽¹⁾, Julie Gaüzere⁽¹⁾, Anne Latreille⁽¹⁾, François Lefèvre⁽¹⁾, Bruno Fady⁽¹⁾, Christian Pichot⁽¹⁾, Patrice Brahic⁽²⁾, Olivier Gilg⁽³⁾, Bruno Jouaud⁽¹⁾⁽⁴⁾, Matthieu Lingrand⁽¹⁾, Mehdi Pringarbe⁽³⁾, Frank Rei⁽³⁾, Anne Roig⁽¹⁾, Norbert Turion⁽³⁾.

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) ONF, RDI-PNRGF site pépinière de Cadarache

(3) INRAE, UE0348 Entomologie et Forêt Méditerranéenne (UEFM)

(4) INRAE - UAPV (Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse), UMR 1114 EMMAH

dire son **l'héritabilité***). Le niveau de variabilité du caractère exprimé par une même famille dans différents environnements donne accès à la **plasticité*** du caractère. Enfin, la différence entre provenances des moyennes d'un caractère donné révèle la composante génétique de la différenciation entre provenances, et suggère la présence d'adaptation locale.

Des transplantations réciproques pour tester l'adaptation locale chez le sapin

Une première étude de l'adaptation locale chez le sapin a porté sur 15 provenances issues de trois gradients altitudinaux (Ventoux, Issole, Vésubie) et réparties à des altitudes variant entre de 950 et 1 600 m. Cette étude de **transplantations réciproques*** a consisté à élever 57 descendances maternelles issues de ces 15 provenances dans neuf jardins communs, installés *in situ** sur les mêmes gradients et à 3 altitudes (1 000 à 1 600 ; Fig. 9.1).



Plantation expérimentale pour étudier l'adaptation au changement d'altitude pour les essences présentes sur le mont Ventoux (Plants prélevés à une altitude donnée et replacés à une autre).

© Photothèque INRA

Adaptation locale et flux de gènes

(Etienne Klein et Sylvie Oddou-Muratorio)

Mise en évidence de l'adaptation locale

Le test classique de l'adaptation locale est la transplantation réciproque, qui consiste à comparer les performances de provenances installées ensemble sur différents sites de transplantation, représentant leurs environnements d'origine. Par exemple sur la Figure E1, deux provenances (« orange » et « bleue ») sont plantées sur deux sites A et B, similaires aux sites d'origine des provenances orange (site A) et bleue (site B).

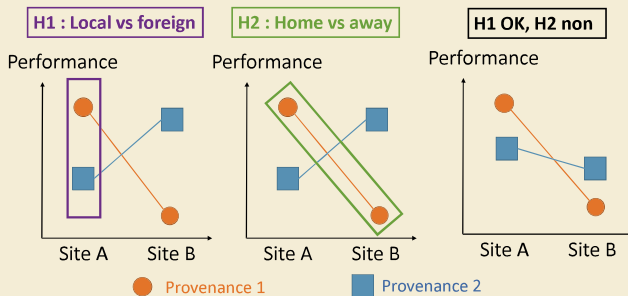


Figure E.1. Cas théoriques d'adaptation locale de deux provenances (orange ou bleue) à leur site d'origine (A ou B).

Pour qu'il y ait adaptation locale, deux hypothèses doivent être vérifiées. D'une part, sur chaque site de transplantation, les performances de la provenance locale sont supposées être supérieures à celles des provenances étrangères (hypothèse « local vs foreign » Fig E1, gauche). D'autre part, les performances de chaque provenance sont supposées décroître au fur et à mesure que les conditions du site de transplantation s'éloignent de ses conditions d'origine (hypothèse « Home vs away », Fig E1, centre). Sur la figure E1 à droite, chacune des deux provenances montre les meilleures performances sur le site proche de son environnement d'origine (H1 validée), mais les performances de la provenance bleue sont meilleures sur le site A (H2 non validée). Ce cas illustre l'effet majeur des conditions environnementales (défavorables sur le site B) sur les performances. Il est souvent considéré quand même comme reflétant une adaptation locale. La figure 9.2 illustre ce test dans le cas du sapin.

Adaptation locale et flux de gènes

Lorsque les populations d'une espèce occupent un environnement* spatialement hétérogène mais constant dans le temps, les flux de gènes entre populations adaptées localement sont supposés avoir deux effets antagonistes sur l'émergence et le maintien des patrons d'adaptation locale :

- D'une part, un effet négatif puisque les flux issus d'environnements différents apportent des gènes maladaptés, conduisant à un fardeau de migration qui ralentit l'adaptation. 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. De façon plus générale, des niveaux de flux de gènes intermédiaires peuvent empêcher d'atteindre un état d'adaptation locale complet (i.e. empêcher chaque population d'être 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).

- D'autre part, un effet positif est attendu, puisque les flux de gènes apportent la diversité génétique, « carburant » de la sélection génétique. 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.

En revanche, dans un environnement hétérogène à la fois dans l'espace et dans le temps, les flux de gènes sont supposés favoriser les capacités d'adaptation des populations. C'est ce qu'illustre la figure E2, dans le cas du changement climatique. De nombreux modèles théoriques ont exploré ces questions. Cependant, chez les espèces à cycle de vie long, comme les arbres, pour lesquelles la manipulation expérimentale est difficile (ex. croisements contrôlés), peu d'études empiriques ont testé ces attendus théoriques.

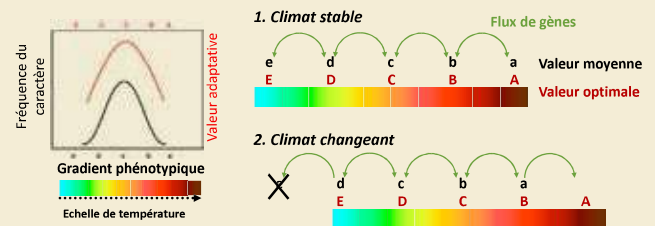


Figure E.2. Interaction entre flux de gènes et adaptation dans la réponse au changement climatique (d'après Davis et Shaw, 2001)

On considère 5 populations distribuées le long d'un gradient de température, et connectées par des flux de gènes par pollen et par graine (flèches vertes). L'adaptation des populations au gradient climatique est schématisée par la différenciation des valeurs du caractère concerné (de a à e) entre populations. Sous un climat stable, la valeur moyenne du caractère (lettre minuscule) dans chaque population est proche de la valeur optimale qui maximise la fitness* (lettre majuscule), en particulier dans la population centrale. Lorsque le climat change, les valeurs optimales de caractère se décalent dans l'espace, et les flux de gènes contribuent à apporter des gènes adaptés aux nouvelles conditions.

Dans chaque jardin, six caractères adaptatifs liés à la croissance, la phénologie et la survie ont été mesurés sur des jeunes semis issus de 57 descendances maternelles. L'analyse de ces données acquises sur presque 18 000 semis a été faite au cours de la thèse d'Anne Latreille.

Les résultats montrent que (i) les six caractères adaptatifs mesurés sur les semis sont sous contrôle génétique (les variations entre familles sont significatives), (ii) l'essentiel de la variation phénotypique est néanmoins dû à l'environnement (les variations entre jardins communs sont les plus fortes) (iii) aucun patron d'adaptation locale ne se dégage, sauf pour un trait couplant croissance et architecture : la présence de branches latérales dans le jardin commun le plus sec (Fig. 9.2). Ainsi, les provenances étudiées ne semblent pas avoir été soumises à des sélections différenciées dans le passé. Cela peut indiquer que les flux de gènes entre provenances et entre massifs ont joué un rôle homogénéisant et empêché l'adaptation locale, et/ou que les caractères impliqués dans l'adaptation locale ne sont pas ceux mesurés dans cette étude, ou sont exprimés à un stade plus tardif.

Lorsqu'on compare les performances de l'ensemble des provenances dans le jardin commun le plus sec (Fig. 9.2b), on constate que les provenances issues des environnements les plus secs y montrent une plus forte propension

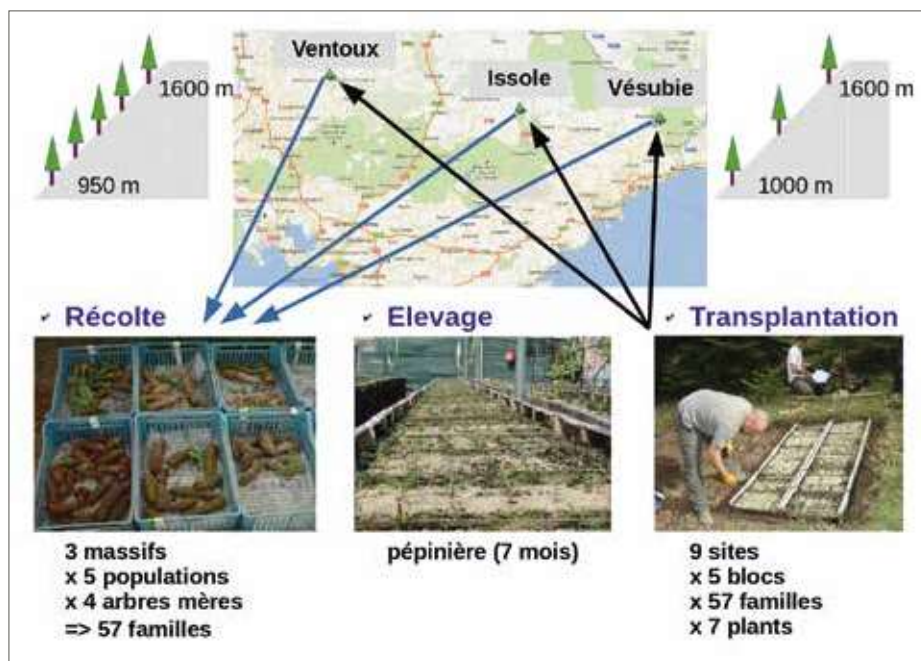


Figure 9.1. Dispositif de transplantation réciproque chez le sapin.

à produire des branches. De la même manière, lorsqu'on regarde la provenance la plus sèche dans différents environnements (Fig. 9.2a), on constate qu'elle produit plus de branches latérales dans son environnement d'origine qu'ailleurs. Ces résultats suggèrent que la présence de branches latérales est un trait adaptatif important pour le

sapin : le fait de produire des branches latérales peut créer un microclimat au niveau du semis permettant de conserver l'humidité de l'air et du sol à son pied et limitant l'effet de la sécheresse. La production de branches latérales est aussi un facteur sélectif dans la compétition entre individus proches.

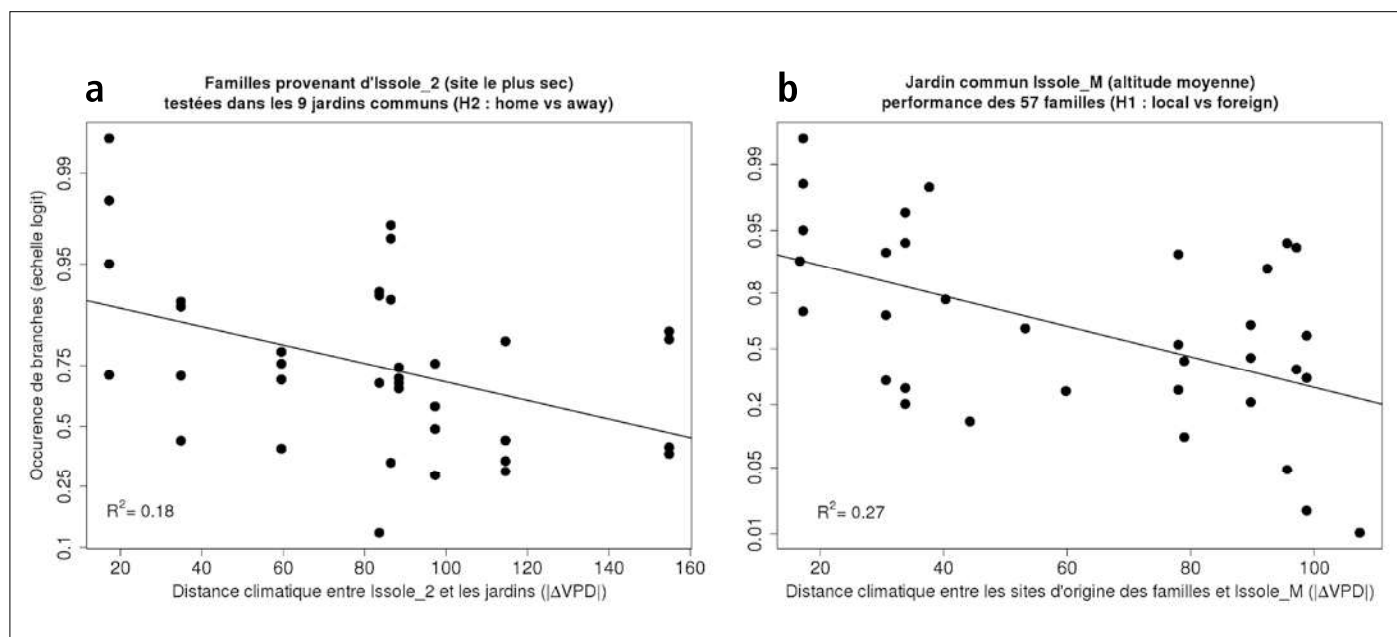


Figure 9.2. Adaptation locale des semis de sapin aux conditions de faible humidité de l'air exprimé en déficit de pression de vapeur (VPD).

Sur chaque figure est tracée la droite de régression de la présence de branche(s) latérale(s) en fonction de la distance climatique entre l'environnement d'origine et l'environnement de test.

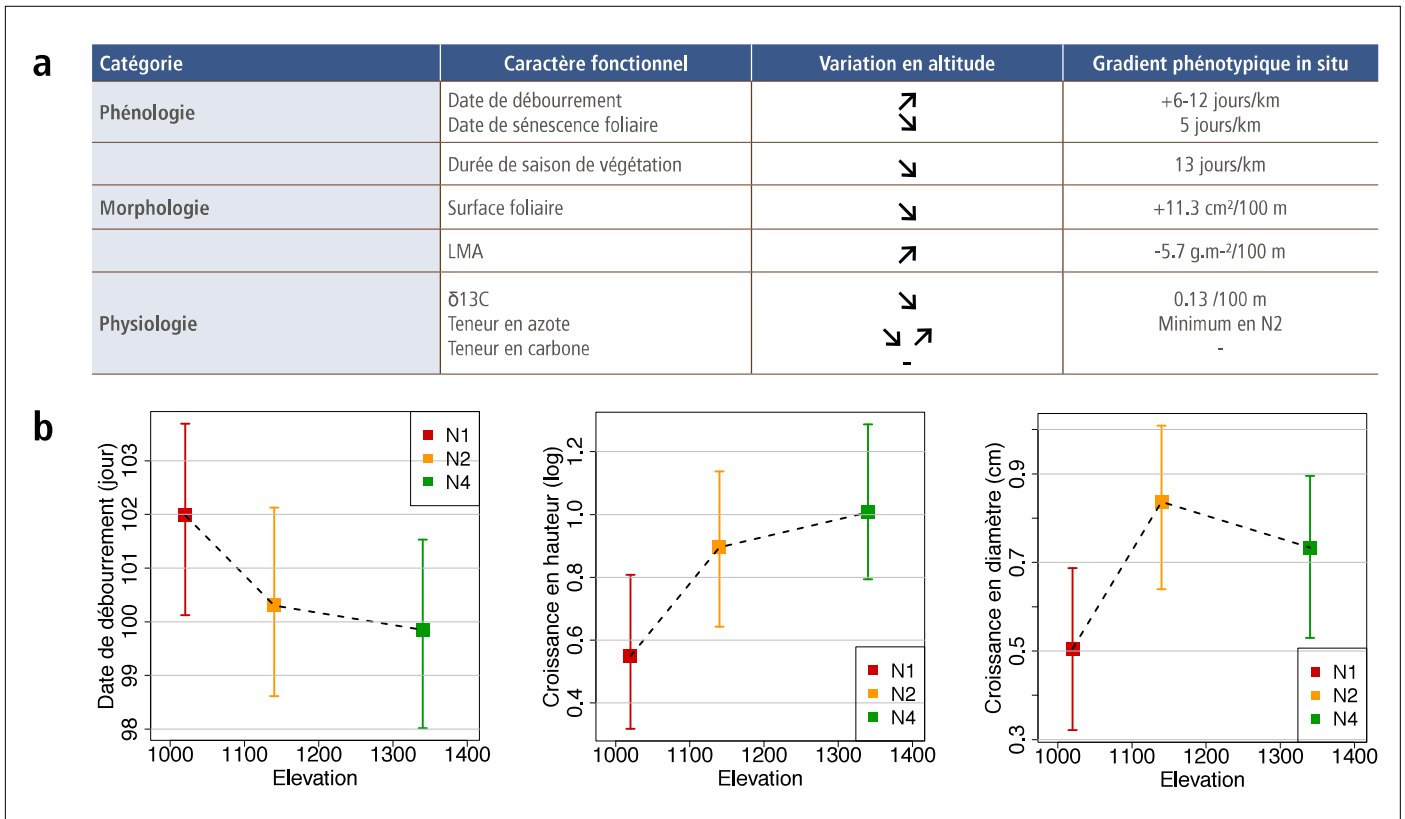


Figure 9.3. Différenciation des caractères adaptatifs du hêtre le long du gradient d'altitude : variation plastique (A) et variation génétique (B) des caractères fonctionnels le long du gradient

(a) Le LMA (Leaf Mass Area) est la masse par unité de surface des feuilles. Le δ¹³C est un proxy de l'efficacité d'utilisation de l'eau.

(b) La variation génétique des caractères a été étudiée dans un jardin commun (la pépinière d'Aix-Les-Milles) contenant 60 familles maternelles issues des 3 populations N1, N2 et N4. Seuls les caractères montrant une différenciation génétique significative entre provenances sont représentés : la date de débournement ; la croissance en hauteur et la croissance en diamètre des semis en pépinière.

La phénologie et la croissance du hêtre sont génétiquement différenciées le long du gradient altitudinal du Ventoux

Une autre étude a porté sur 3 provenances de hêtre issues d'un gradient altitudinal sur le versant Nord du Ventoux (N1, N2 et N4, de 900 à 1 400 m d'altitude). En attendant qu'un dispositif de transplantations réciproques, installé sur le Ventoux, soit assez âgé, un seul jardin commun (situé à l'ancienne pépinière d'Aix Les Milles) a été analysé. Nous y avons mesuré treize caractères liés à la croissance, la phénologie, la morphologie et la physiologie, et cela sur 60 descendances maternelles issues des provenances N1, N2, N4.

Tous les caractères mesurés sur les semis sont sous contrôle génétique. En outre, les trois caractères phénologiques (voir chapitre 5) montrent une différenciation génétique significative entre les provenances issues de différentes altitudes (Fig. 9.3). Dans le jardin commun, la provenance N4 débourre en moyenne 1,5 jour avant les provenances N1 et N2, alors que *in situ* (sur le Ventoux), cette provenance N4 est plus tardive (d'environ 9 jours). Les observations *in situ* s'expliquent facilement par le fait que la date de débournement dépend essentiellement de l'accumulation de températures chaudes, qui varient le long du gradient altitudinal (-0.8°C/100 m). En effet, à cette échelle locale, les variations de photopériode entre altitudes sont trop faibles pour

jouer sur les variations de dates de débournement. En revanche, les résultats du jardin commun suggèrent que la provenance de haute altitude a évolué vers des sommes de températures requises pour débourrer plus faibles que celles des provenances de basse altitude. Ce patron est cohérent avec celui observé à l'échelle européenne pour des provenances de hêtre de différentes latitudes/altitudes. Dans notre jardin commun, la provenance N4 montre également une sénescence légèrement plus précoce, et une saison de végétation globalement plus longue. L'ensemble de ces résultats suggère donc que les températures froides ont joué un rôle dans l'adaptation du hêtre à haute altitude, et ont conduit à des décalages phénologiques permettant d'augmenter la durée de végétation dans ces populations.

En revanche, nous n'observons pas de différenciation génétique pour les caractères fonctionnels attendus comme étant le plus liés à la réponse au stress hydrique. Enfin, nous observons une différenciation génétique significative pour l'accroissement en diamètre des semis, avec un accroissement maximal pour la provenance N2. Une différenciation génétique significative avait aussi été rapportée sur un gradient altitudinal pyrénéen, et suggérait un optimum génétique pour l'accroissement à basse altitude. Dans le cas du Ventoux, les populations aux extrêmes du gradient pourraient avoir évolué vers des stratégies coûteuses en termes de croissance, par exemple sous l'effet de contraintes comme le stress hydrique à basse altitude, ou le froid à haute altitude.

Ces résultats sur la différenciation adaptative peuvent être mis en relation avec les résultats sur les flux de gènes obtenus au chapitre 8. Des analyses avec des marqueurs génétiques neutres (analyse de paternité) avaient montré l'existence d'un taux de migration pollinique proche de 50 % dans les trois populations étudiées, et de flux de pollen préférentiels du bas vers le haut du gradient (Gaüzère *et al.*, 2013). Ces analyses de paternité nous permettent en outre d'identifier l'origine du pollen ayant donné chaque semis (pollen migrant ou non-migrant). En combinant toutes ces informations, nous avons donc comparé les moyennes et les variances des caractères mesurés dans le jardin commun entre semis migrants ou non-migrants, ce qui permet de démontrer l'apport de diversité adaptative par les flux polliniques. L'accroissement en diamètre est le seul caractère pour lequel une différence significative de moyennes entre migrants et non-migrants est observée ; toutefois, les migrants semblent avoir de meilleures performances d'accroissement en diamètre, ce qui contredit le patron de différenciation adaptative. Pour la phénologie du débournement, la différence de variances entre migrants et non-migrants est significative, ce qui indique que les flux de gènes permettent d'accroître la variance génétique disponible pour la sélection.

Les caractères adaptatifs ne varient pas indépendamment les uns des autres

La variabilité génétique intra-population des caractères fonctionnels est le carburant de l'adaptation des plantes à leur environnement. On s'attend à ce que la sélection vise des ensembles de caractères plutôt que des caractères individuels, et favorise une ou plusieurs stratégies écologiques (une stratégie étant définie comme une combinaison de caractères maximisant la **valeur adaptative***).

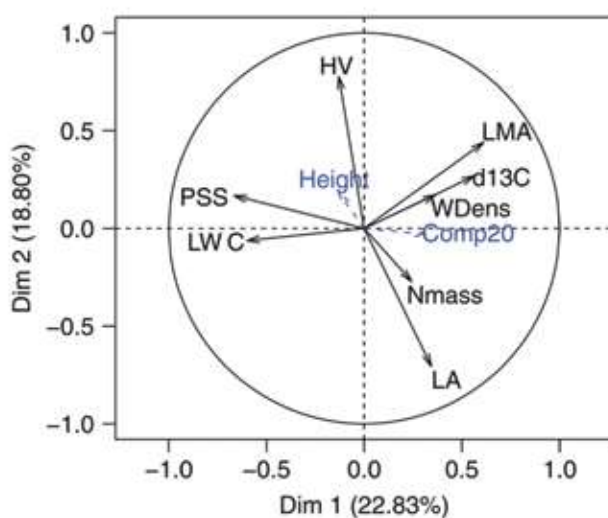
Dans une population du Ventoux soumise de façon chronique aux sécheresses estivales (provenance N1, à 900 m d'altitude), nous avons mesuré 8 caractères morphologiques, physiologiques ou phénologiques supposés adaptatifs dans la réponse au climat chez le hêtre.

Ces caractères fonctionnels ne varient pas indépendamment les uns des autres (Figure 9.4) : l'axe de variation principal oppose des individus précoces dont les feuilles ont un contenu en eau plus élevé (stratégie « dispendieuse en eau ») à des individus tardifs, plus efficaces pour l'utilisation de l'eau et à forte masse surfacique foliaire (stratégie « économe en eau »). En outre, **tous les caractères fonctionnels étudiés affectent au moins un caractère de performance** (la croissance lue dans les cernes, le nombre ou poids des fruits) et **les relations caractères-performance sont souvent non-linéaires**, impliquant des interactions entre caractères. Ces résultats suggèrent que la sélection peut favoriser à la fois des individus « dispendieux en eau » et « économes en eau » au sein d'une même population. Cette variabilité des stratégies peut être un atout pour son adaptation à un climat changeant.

Vers des approches génomiques de l'adaptation

Une autre approche pour étudier l'adaptation locale consiste à chercher une signature non pas au niveau des caractères, mais au niveau des gènes. Les nouvelles approches de séquençage permettent en effet d'accéder à la variation génomique pour un grand nombre de sites sur le génome, et ce même chez des arbres forestiers comme le hêtre ou le sapin.

Chez le sapin par exemple, l'étude pionnière de Roschanski *et al.*, utilisant des marqueurs sensibles à l'effet de la sélection naturelle, suggère l'existence d'un gradient d'adaptation à la sécheresse hivernale, culminant à l'Est, dans le Ventoux, et l'existence de pressions de sélection très locales, comme par exemple la sécheresse ou le froid, conduisant à des différences de fréquences alléliques des gènes impliqués dans ces processus entre le bas et le haut du gradient. Des études génomiques plus poussées nous permettront dans le futur de confirmer ces tendances que nous n'avions pas pu détecter sur les caractères adaptatifs eux-mêmes.



Code	Trait
PSS	Somme des notation de débournement
LMA	Masse surfacique (g/m ²)
LA	Aire foliaire (cm ²)
HV	Hubber Value
Wdens	Densité du bois
LWC	Teneur en eau (feuille, %)
Nmass	Teneur en azote (feuille, %)
d13C	Efficacité d'utilisation de l'eau
Height	Hauteur
Comp20	Compétition à 20 m

Figure 9.4. Co-variation des traits fonctionnels dans une population de hêtre du Ventoux (N1, 900 m d'altitude).

Cette analyse en composantes principales montre que les 8 traits fonctionnels ne varient pas indépendamment les uns des autres : l'axe de variation principal oppose des individus précoces (PSS) dont les feuilles sont riches en eau (LWC) (stratégie « dispendieuse en eau ») à des individus efficaces pour l'utilisation de l'eau (d13C) et à forte masse surfacique foliaire (LMA) (stratégie « économe en eau »).

Messages pour les gestionnaires

- En environnement non changeant (par exemple, sous un climat stable), la provenance locale présente généralement de meilleures performances que les autres provenances. Mais les changements climatiques, par leur rapidité, peuvent perturber ces patrons d'adaptation locale, qui résultent du processus naturel de réponse à la sélection passée.
- Il existe une forte variabilité génétique à l'intérieur des populations de hêtre comme de sapin, qui peut contribuer à l'adaptation des populations aux changements de leur environnement. Très peu d'adaptation locale a pu être détectée chez le sapin, mais les populations de hêtre semblent en revanche différenciées génétiquement le long du gradient d'altitude du Ventoux.
- En cas de constat de dépérissement, il n'y a pas d'urgence à exploiter les arbres sains dans des peuplements dépérissants. Ces arbres encore sains peuvent en effet présenter des génotypes plus adaptés aux nouvelles conditions environnementales. Les éliminer en sur-anticipant les effets attendus des changements climatiques peut donc compromettre l'adaptation de l'espèce sur le long terme. Il y a un compromis à trouver entre la récolte du capital sur pied (bénéfice à court terme), et l'adaptation des peuplements des espèces autochtones (bénéfice à long terme).
- Les adaptations locales observées chez le hêtre le long du gradient peuvent être valorisées pour anticiper le changement climatique en installant en altitude des provenances de piémont. Au-delà du Ventoux, les montagnes aux marges arrières (chaude et sèche) de la distribution des espèces forestières sont typiquement des forêts dans lesquelles de telles opérations sont souhaitables et possibles. Il faudrait donc faire évoluer la réglementation, pour qu'elle autorise les récoltes en dehors des peuplements classés dans ces contextes.

*Définitions

L'**environnement** désigne ici l'ensemble des conditions abiotiques (sol, climat) et biotiques (relations interspécifiques, telles que la compétition, facilitation etc...) auxquelles sont exposés les individus d'une population donnée.

Provenance : chez les arbres forestiers, une provenance désigne communément une population d'origine. Dans cette étude, nous avons distingué plusieurs **provenances** sur le mont Ventoux en fonction de leur altitude.

Un **jardin commun** désigne une plantation comparative de provenances et/ou de familles ; ce terme souligne que les différentes provenances/familles sont élevées dans un environnement aussi homogène que possible. Le jardin commun peut être localisé **ex situ**, par exemple dans une pépinière. Lorsque plusieurs jardins communs sont installés **in situ** dans des conditions similaires aux origines des provenances qui y sont élevées, on parle de transplantation réciproque.

Les **caractères de performance** (la survie, la croissance, la fécondité) sont directement liés à la valeur adaptative de l'individu. Généralement, leurs valeurs résultent de la combinaison d'un grand nombre de **caractères fonctionnels**, qui sont eux liés de façon plus indirecte à la valeur adaptative.

La **valeur adaptative** (ou **fitness**) d'un individu correspond au nombre de descendants qu'il produit pendant toute sa vie et qui survivent à la génération suivante. C'est une mesure qui intègre donc les capacités de survie et de reproduction.

La **plasticité** consiste en l'ajustement d'un caractère exprimé par un génotype donné en réponse à un changement de son environnement local, sans modification permanente du génome de l'espèce.

L'**héritabilité** d'un caractère décrit la part de sa variation qui est d'origine génétique.

Pour en savoir plus...

Bontemps A., Lefèvre F., Davi H, Oddou-Muratorio S., 2016. In situ marker-based assessment of leaf trait evolutionary potential in a marginal European beech population. *Journal of Evolutionary Biology* 29: 514–527

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, Université Montpellier 2 (Sciences et Techniques))

Gauzere J., Klein E.K., Brendel O., et al., 2020. Microgeographic adaptation and the effect of pollen flow on the adaptive potential of a temperate tree species. *New Phytologist*. Sous presse. doi: 10.1111/nph.16537

Latreille A., 2017. Diversité et adaptation des arbres forestiers : analyses de gradients altitudinaux et de transplantations croisées chez le sapin pectiné (thèse de doctorat, Aix-Marseille université)

Latreille A., Pichot C., 2017. Local-scale diversity and adaptation along elevational gradients assessed by reciprocal transplant experiments: lack of local adaptation in silver fir populations. *Annals of Forest Science*, 74 (4), 74-77. DOI : 10.1007/s13595-017-0673-7

Roschanski A.M., Csilléry K., Liepelt S., Oddou-Muratorio S., Ziegenhagen B., Huard F., Ullrich K.K., Postolache D., Vendramin G.G., Fady B., 2016. Evidence of divergent selection for drought and cold tolerance at landscape and local scales in *Abies alba* Mill. In: the French Mediterranean Alps. *Molecular Ecology* 25, 776–794