



HAL
open science

Comprendre la réponse adaptative de populations d'arbres aux variations climatiques : modélisation des processus éco-évolutifs à des échelles locales

Sylvie Oddou-Muratorio

► **To cite this version:**

Sylvie Oddou-Muratorio. Comprendre la réponse adaptative de populations d'arbres aux variations climatiques : modélisation des processus éco-évolutifs à des échelles locales. Biodiversité et Ecologie. Université Montpellier 2 (Sciences et Techniques), 2014. tel-02796395

HAL Id: tel-02796395

<https://hal.inrae.fr/tel-02796395v1>

Submitted on 5 Jun 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.

Université Montpellier II

ED SIBAGHE (Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie,
Géosciences, Hydrosociences, Environnement)

Document présenté pour l'obtention de l'Habilitation à
Diriger des Recherches

Par

Sylvie Oddou-Muratorio

Unité Ecologie des Forêt Méditerranéennes, UR 629, INRA, Avignon

HDR soutenue publiquement le 26 septembre 2014 devant le jury composé de :

Irène Till-Bottraud, Directrice de Recherche CNRS, Université J. Fourier
(Rapporteuse),

Jean-François Arnaud, Professeur, Université de Lille (Rapporteur),

Pierre-Oliver Cheptou, Directeur de Recherche CNRS, CEFÉ (Rapporteur)

Nathalie Frascaria-Lacoste, Professeur, AgroParisTech (Examinatrice)

Ophélie Ronce, Directrice de Recherche CNRS, ISEM (Examinatrice)

Philippe Rozenberg, Directeur de Recherche INRA, AGPF Orléans (Examineur)

Merci

A Aurore Bontemps, Hadrien Lalagüe & Julie Gaüzère : ce document repose largement sur vos travaux. Co-encadrer vos thèses a été une expérience riche, scientifiquement et humainement. Merci pour votre investissement, et pour votre confiance.

A Patrick Samper , Jonathan Safrana, stagiaires enthousiastes ; A Mariane Alleaume, Tonya Lander, Katalin Csillery, post-doctorantes expérimentées ; A Maria Valbuena, Rocio Rodriguez, Anna Roschanski, doctorantes de passage.

A toutes les personnes qui font que ces recherches peuvent être menées au quotidien :

A Nicolas Mariotte, William Brunetto, Henri Picot (membres des équipes techniques URFM avec lesquels j'ai travaillé directement) ; A Olivier Gil, Frédéric Jean, Mehdi Pringarbe, Frank Rei, Jean Thévenet, Norbert Turion, Denis Vauthier (Équipes techniques UEFM)

A Anne Roig & Matthieu Lingrand (Laboratoire de biologie moléculaire)

A Patrice Brahic & Marie de Castro (Pépinière d'Aix-les-Milles)

A Marianne Corréard & Didier Betored (SIG) ; A Olivier Marloie (BDD Climat)

A Marie-Claude Bouhedi, Laurent Mougin, Annie Foll (Gestionnaires d'unité):

A Valérie Reno (Informaticienne)

Et plus généralement à tous les personnels techniques de l'URFM.

Aux collègues avec qui j'ai construit, conduit ou discuté de mes projets, par ordre approximativement chronologique : Brigitte Musch, Frédéric Austerlitz, Etienne Klein, Pierre-Henri Gouyon, François Lefèvre, Bruno Fady, Christian Pichot, Philippe Dreyfus, Claude Bruchou, Philippe Rozenberg, François de Coligny , Hendrik Davi, Cristina Garcia, Beppe Vendramin, Santiago Gonzalez-Martinez, Pauline Garnier-Géré, Thomas Boivin, Oliver Brendel, Roland Huc, Eric Rigolot, Jean-Luc Dupuy, Guillaume Simioni, Ivan Scotti, Martin Lascoux, et à tous les autres....

Aux membres du jury qui ont évalué cette HDR...

Document de synthèse

Comprendre la réponse adaptative de populations d'arbres aux variations climatiques : modélisation des processus éco-évolutifs à des échelles locales.

A Manue, A Jean-Charles

Pour avoir,

chacun à leur façon,

contribué à donner au métier de chercheur

une dimension plus humaine et plus collective

Résumé

Prédire le rythme et comprendre les mécanismes de l'adaptation des populations à leur environnement est une question majeure de l'écologie évolutive, qui connaît actuellement un regain d'intérêt dans le contexte du changement climatique (CC) et global. La variation phénotypique des traits d'histoire de vie, à travers laquelle se manifeste l'adaptation, résulte à la fois de la variation génétique entre individus et de la variation environnementale dans l'espace ou dans le temps. Les arbres forestiers sont généralement considérés comme dotés de bonnes capacités d'adaptation, de par leurs hauts niveaux de diversité génétique, leurs grandes tailles de population, les forts flux de gènes entre populations, et la plasticité importante de leur traits adaptatifs. Cependant, le rythme observé et prédit du CC, bien supérieur à celui des oscillations climatiques passées, soulève la question de la rapidité de la réponse adaptative future des populations d'arbres.

Sur cette question, l'originalité de mes travaux de recherche repose sur l'estimation « en temps réel » des processus éco-évolutifs contribuant à l'adaptation, dans une démarche inter-disciplinaire, et par la combinaison d'approches expérimentales et de modélisation. J'ai tout d'abord développé des méthodes innovantes basées sur des marqueurs génétiques pour caractériser le régime de reproduction et les flux de gènes par pollen et par graine à l'échelle d'une génération, et en révéler la sensibilité à différents facteurs écologiques et anthropiques dans différentes populations d'arbres. J'ai aussi utilisé ces méthodes, en association avec des approches de génétique quantitative et d'écophysiologie, pour mesurer la variabilité génétique disponible et la sélection exercée par l'environnement abiotique sur des traits fonctionnels impliqués dans la réponse au climat dans des populations de Hêtre le long de gradient altitudinaux. Le potentiel adaptatif non négligeable des populations de Hêtre ainsi mis en évidence est corroboré par d'autres approches expérimentales, qui révèlent une différenciation génétique adaptative faible mais significative entre populations séparées de ~ 1 km, aussi bien au niveau des traits fonctionnels que des gènes candidats impliqués dans ces traits. Enfin, je développe des modèles de simulation mécanistes pour intégrer les processus écophysiologiques, démographiques et génétiques, comprendre leurs effets et leur interactions, et prédire la dynamique future des populations d'arbres en réponse au CC.

Abstract

Understanding how and how fast populations adapt to their environment is a major issue of evolutionary ecology, which is currently gaining a renewed interest in the context of climate change (CC). Phenotypic variation in life history traits, through which adaptation acts, results both from genetic variation between individuals and environmental variation in space or time. Forest trees are generally considered to have good adaptation abilities, because of their high levels of genetic diversity, their large population sizes, the strong gene flow between populations, and the high plasticity of their adaptive traits. However, the rhythm of observed and predicted CC, much higher than that of past climatic oscillations, raises the issue of how fast tree populations can respond.

On these topics, the originality of my research relies on estimating "real time" eco-evolutionary processes contributing to adaptation, using an inter-disciplinary approach, and combining experimental and modeling approaches. I first developed innovative methods based on genetic markers to characterize plant mating system and gene flow by pollen and seed across a generation, and reveal their sensitivity to various environmental and anthropogenic factors in different populations of trees. I also used these methods in combination with quantitative genetic and ecophysiology approaches to measure the available genetic variability and the selection due to the abiotic environment on functional traits involved in climate response in beech populations along an altitudinal gradient. The significant adaptive potential of beech populations highlighted by this approach is corroborated by other experimental approaches, which reveal a small but significant adaptive genetic differentiation between populations separated by ~ 1 km, both in terms of functional traits and candidate genes involved in these traits. Finally, I develop mechanistic simulation models to integrate eco-physiological, demographic and genetic processes, understand their effects and interactions, and predict future dynamics of trees population in response to CC.

Contenu

1.	Introduction	5
1.1.	Présentation personnelle	5
1.2.	Une question de société pour des questions scientifiques : Face aux changements climatiques et globaux, quelle sont les capacités d'adaptation des populations d'arbres ?	7
1.3.	Des questions scientifiques : capacité d'évolution rapide des populations et génétique des populations en déséquilibre.....	11
2.	Des sites d'études intensifs pour comprendre les dynamiques écologiques locales.....	17
3.	Dérive génétique et flux de gènes contemporains.....	23
3.1	Estimation conjointe de la dispersion du pollen et du déséquilibre des contributions paternelles à la reproduction.....	23
3.2	Variation du régime de reproduction le long du gradient altitudinal Ventoux	25
3.3	Estimation des noyaux de dispersion du pollen et des graines et des variations du succès reproducteur mâle et femelle à partir de semis installés	27
3.4	Effet de l'hétérogénéité de l'environnement sur la dispersion du pollen et des graines.....	29
3.5	Conclusion.....	29
4.	Réponse à la sélection contemporaine.....	33
4.1	Méthodologie d'estimation de l'héritabilité à partir de famille maternelles	33
4.2	Estimation de la sélection fréquence-dépendante contemporaine.....	35
4.3	Estimation <i>in situ</i> des variances génétiques additives et des gradients de sélection.....	37
4.4	Conclusion : intérêt et limites des estimations <i>in situ</i> du potentiel évolutif.....	42
5.	Divergence génétique à des échelles spatiales et temporelles fines	43
5.1	Divergence de traits adaptatifs le long du gradient altitudinal de hêtres	45
5.2	Traces de l'adaptation récente sur la divergence de gènes candidats.....	49
5.3	Conclusion : intérêt et limites des approches synchroniques à une échelle locale	51
6.	Vers une synthèse sur la capacité de micro-évolution des populations d'arbres en réponse aux variations climatiques.....	53
6.1	Cohérence entre patrons de différenciation génétique et processus contemporains	53
6.2	Intégration des composantes du potentiel évolutif dans un modèle de simulation physio-démogénétique PDG	55
6.3	Conclusion et piste de réflexion sur l'interdisciplinarité et le dialogue science société	59
7.	Perspectives	60
7.1	Scenarios de réponse au changement climatique de forêt à des échelles locales	60
7.2	Variabilité du potentiel adaptatif de populations d'arbres sur leur aire de répartition-	62
7.3	Intérêt de modèles mécanistes basés sur les processus pour comprendre la contribution de la micro-évolution à la réponse adaptative des forêts au CC.....	66

8.	Glossaire.....	68
9.	Abréviations utilisées	71
10.	Références bibliographiques.....	73

1. Introduction

1.1. Présentation personnelle

Issue d'une école d'ingénieurs forestiers, j'ai reçu une formation à la fois spécialisée en écologie et gestion forestière et plus générale en écologie évolutive (DEA Ecologie). Le sujet de ma thèse, proposé par Brigitte Musch (CGAF*, ONF*), s'inscrivait dans une problématique de gestion, l'impact de la gestion forestière sur les ressources génétiques de l'Alisier torminal. Pour cette espèce d'arbre disséminée* et post-pionnière, la diversité génétique des populations était suspectée d'être menacée par une sylviculture orientée principalement vers l'espèce dominante du peuplement (chêne ou hêtre), en particulier à l'instant critique du renouvellement du peuplement (appelé « régénération »). Partant de ce questionnement, et en collaboration avec des chercheurs de l'université d'Orsay (B. Jung-Muller et P-H-Gouyon, puis F. Austerlitz et E. Klein), j'ai développé des méthodes expérimentales pour caractériser la dispersion du pollen et des graines et l'intensité de la dérive génétique chez cette espèce, et une approche par simulation pour comprendre l'impact des coupes forestières sur la qualité génétique de sa régénération. Pour étudier la dispersion, j'ai utilisé des analyses de paternité à l'aide de marqueurs moléculaires très variables (les microsatellites), approches qui étaient alors en pleine émergence. Comme cela a, depuis, été montré chez beaucoup d'espèces d'arbres dont le pollen est transporté par les insectes et les graines par les animaux, il s'est avéré que les capacités importantes de dispersion de l'alisier torminal (à la fois en moyenne et via les événements non négligeables de dispersion à longue distance) limitent fortement les effets de la dérive génétique et contribuent à un brassage efficace des gènes à l'échelle du massif forestier, dans les conditions actuelles de gestion forestière. Sur la base de ces résultats, il n'est donc pas apparu nécessaire de prendre des mesures d'urgence de conservation des ressources génétiques de l'alisier torminal, ni d'autres espèces disséminées (merisier, pommier, poirier).

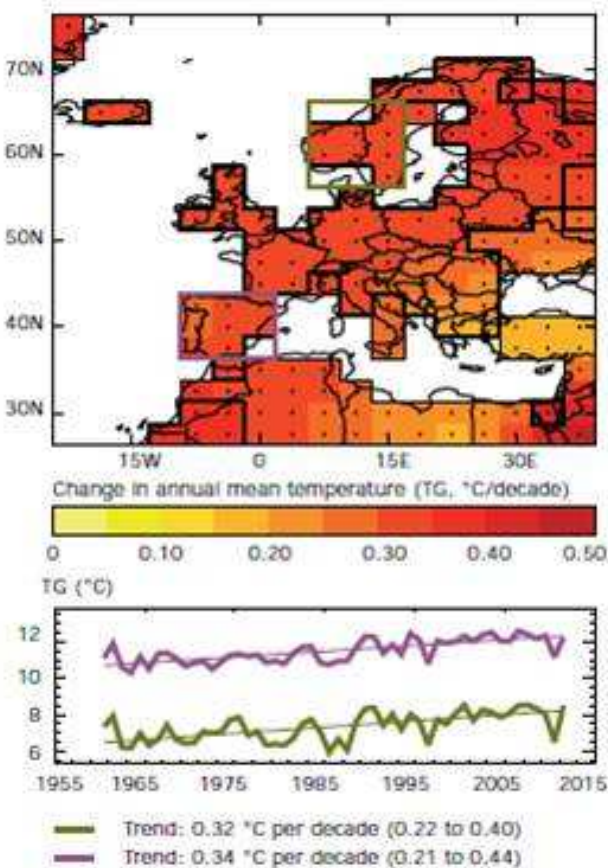
De ce cursus, **j'ai tiré un grand intérêt pour les problématiques de recherche finalisée**, issue des questions des gestionnaires de terrain, et la conviction que les réponses à ces questions passent par un dialogue de long-terme entre gestionnaires et chercheurs. Après avoir hésité sur un positionnement à l'interface entre gestion forestière et recherche qui m'était proposé au CGAF, j'ai fait le choix de candidater sur un poste de CR à l'INRA d'Avignon et de quitter l'ONF: d'une part parce que l'expérience de la thèse me motivait pour mettre moi-même en œuvre les recherches permettant de répondre aux questions des gestionnaires, et d'autre part parce que je suis convaincue que la transmission efficace des résultats de la recherche à la gestion bénéficie de trajectoires mixtes, combinant une expérience de ces deux univers.

Depuis mon recrutement à l'INRA d'Avignon, mes activités de recherche visent à évaluer comment l'adaptation génétique peut contribuer à la réponse des populations d'arbres forestiers à des variations spatiales et temporelles de leur environnement sur un petit nombre de générations. Sur ce thème, largement partagé par la communauté scientifique, **l'originalité de mes travaux repose sur l'estimation « en temps réel » des processus éco-évolutifs contribuant à l'adaptation, et sur l'interdisciplinarité des approches que je mets en œuvre**. Je suis une généticienne des populations qui s'appuie principalement sur des outils de modélisation pour estimer et comprendre les processus évolutifs à l'œuvre dans des populations d'arbres forestiers, et prédire leurs résultats combinés sur la dynamique micro-évolutive des populations. Mes recherches ont également un intérêt plus général pour les écologues travaillant sur les populations de plantes, voire d'organismes animaux à long cycle de vie. Bien que traditionnellement ce soit plutôt cette dimension générale du travail de recherche que l'on mette en avant dans un document d'HDR,

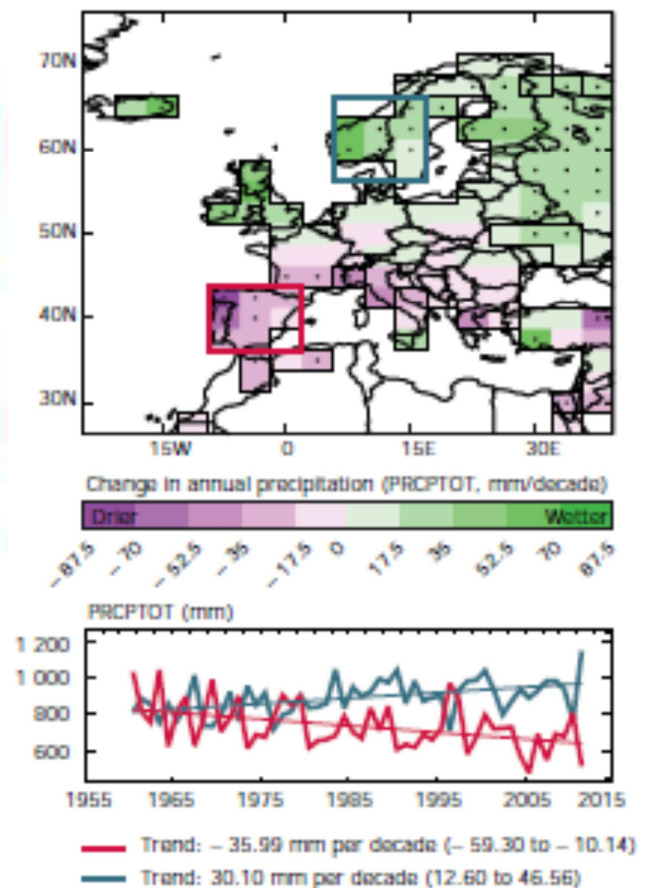
Encadré 1 : Changements climatiques – éléments de synthèse (EEA, 2012; IPCC, 2013)

- Chacune des trois décennies entre 1983 et 2012 a été successivement la décennie la plus chaude enregistrée depuis 1850, et cette séquence est la période de 30 ans la plus chaude depuis les derniers 1400 ans.
- En moyenne la température globale annuelle a augmenté de $+0.2^{\circ}\text{C}/\text{décade}$ sur la période 1901-2012, l'Europe se réchauffant un peu plus vite ($>0.3^{\circ}\text{C}/\text{décade}$, **A**). En Europe, les froids extrêmes sont devenus moins fréquents tandis que les chauds extrêmes sont devenus plus fréquents. Depuis 1880, la durée moyenne des vagues de chaleur de l'été sur l'Europe occidentale a doublé et la fréquence des jours chauds a presque triplé.
- Les changements de précipitation montrent une variabilité spatiale et temporelle plus forte que ceux des températures. En Europe (**B**), depuis le milieu du 20^{ème} siècle, les précipitations ont généralement augmenté au Nord ($+30\text{mm}/\text{décade}$) et diminué au Sud ($-36\text{mm}/\text{décade}$)

A



B



j'ai choisi de détailler dans les paragraphes suivants le contexte d'abord sociétal puis scientifique de mes recherches, parce que ce sont les questions de société liées au changement climatique et global qui ont façonné mon parcours scientifique, et qui lui donnent son sens.

1.2. Une question de société pour des questions scientifiques : Face aux changements climatiques et globaux, quelle sont les capacités d'adaptation des populations d'arbres ?

Les observations des changements du climat et de l'usage des terres sont sans équivoque (IPCC, 2013).

Le climat se réchauffe indubitablement et, depuis 1950, les températures de l'atmosphère et des océans, les quantités de neige et de glace continentale, le niveau des océans et la concentration des gaz à effet de serre ont varié avec des amplitudes sans précédent sur des périodes de plusieurs décennies à plusieurs millénaires (Encadré 1). La prédiction de l'évolution du climat est tributaire des incertitudes des modèles climatiques, mais aussi des incertitudes sur les scénarios socio-économiques qui déterminent fortement les émissions de gaz à effet de serre. Les nouveaux scénarios RCP*, développés par l'IPCC* pour améliorer l'intégration entre ces différentes composantes du système climatique (Moss *et al.*, 2010), prédisent que la température globale annuelle dépassera probablement celle de 1850-1900 d'au moins 1.5°C pour tous les scénarios RCP (sauf RCP 2.6). En outre, l'IPCC* prévoit des changements notables dans les précipitations et la fréquence et l'intensité des événements extrêmes (sécheresse, vagues de chaleur, fortes pluies).

Les conséquences observées et attendues de ces variations climatiques sur la distribution et le fonctionnement des populations naturelles de plantes et d'arbres sont multiples (Encadré 2). L'aire de distribution des plantes d'Europe occidentale s'est par exemple déplacée en altitude à la vitesse moyenne de 20 m par décennie du début à la fin du 20e siècle, mais ces déplacements sont réduits pour les espèces à long cycle de vie comme les arbres (Lenoir *et al.*, 2008). Les tendances globales du changement du fonctionnement des arbres sont difficiles à prédire car les facteurs climatiques impliqués sont nombreux et peuvent avoir des effets antagonistes. Par exemple, des températures de printemps plus élevées allongent la durée de la saison de végétation, mais des températures d'été plus élevées augmentent le stress hydrique et la respiration. Les principales tendances générales attendues sont l'allongement de la durée de la saison de végétation (EFIMED, 2009), une fréquence accrue des événements extrêmes tels que les gelées tardives, les sécheresses estivales et les pluies torrentielles, en particulier dans les régions méditerranéennes, et une augmentation des risques de feux de forêts et d'épidémies de ravageurs. Par ailleurs, les **changements d'usage des terres**, en particulier dans les régions densément peuplées comme le pourtour méditerranéen affectent rapidement les aires de distribution locales, que ce soit par la fermeture des espaces agricoles laissés en friches (expansion-colonisation des espèces forestières pionnières) ou par la fragmentation des surfaces forestières dans les milieux en phase d'urbanisation ou de diversification des usages.

Adapter la gestion des forêts à ces changements climatiques (CC) et plus généralement aux changements globaux (CG) est un enjeu sociétal majeur. Les conséquences observées et attendues des changements du climat et de l'usage des terres sur les forêts posent des défis importants pour leur **gestion durable**. Ce concept, introduit lors de la conférence de Rio (1992), définit comme durable une gestion susceptible de fournir à nos contemporains les biens et services qu'ils attendent de la forêt, sans remettre en cause la possibilité, pour les générations futures, de faire de même. En Europe, la gestion forestière durable doit respecter les critères fixés lors de la conférence d'Helsinki : maintien des capacités de production et du bon état sanitaire, satisfaction de la fonction de production, respect de la biodiversité, protection du sol et

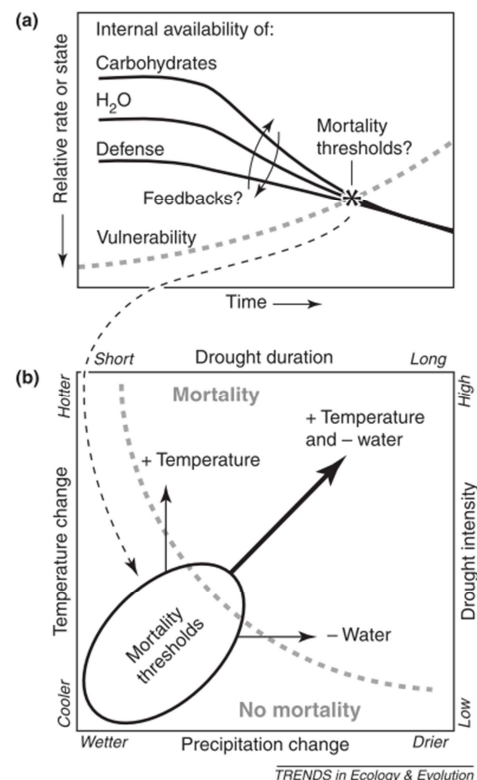
Encadré 2 : Conséquences du CC sur les écosystèmes terrestre et la biodiversité- observations et prédictions (EEA, 2012)

Le rapport 2012 de l'Agence européenne pour l'environnement (AEE) est une synthèse des éléments de connaissance sur le CC observé et prédit en Europe, sur la base de différentes sources d'information, dont les projets de recherche financés par l'UE. Le tableau A. synthétise les changements observés et prédit pour les plantes terrestres et les forêts.

A

	Observés	Prédits
Phénologie-plantes et champignon	Avancement de la phénologie végétative et reproductive (pour 78% des enregistrements, et seulement 3% montrant un retard significatif). Début de l'émission du pollen en moyenne 10 jours plus tôt qu'il y a 50 ans.	Avancement du calendrier des événements saisonniers.
Distribution des espèces de plantes	Déplacement en latitude et en altitude de la distribution de nombreuses espèces Changement de la végétation de montagne.	Disparition d'espèces adaptées aux milieux froids
Croissance des forêts	Augmentation de la biomasse forestière et de la surface occupée par la forêt Diminution de la croissance de certaines forêts (Centre, Ouest Europe) sur 10 dernières années, en raison de tempêtes, des ravageurs et des maladies.	Augmentation de la croissance forestière au Nord de l'Europe Diminution de la croissance forestière au Sud de l'Europe
Incendie de forêt	Augmentation du nombre d'incendies sur la période 1980 à 2000 (puis diminution)	Expansion des surfaces susceptibles de brûler, extension des périodes de risque

Il est intéressant de noter que la mortalité des arbres, un phénomène majeur focalisant toujours plus l'attention des scientifiques (en particulier éco-physiologistes) depuis 10 ans n'est pas mentionnée explicitement dans cette synthèse, qui s'intéresse exclusivement à la croissance des forêts. De multiples observations attestent néanmoins de taux de mortalité des arbres significativement plus élevés que les taux habituels (Allen *et al.*, 2010). Un enjeu majeur des recherches sur ce phénomène est de comprendre l'importance respective des différentes causes de mortalité « ordinaire » i.e. (1) le manque de carbone, (2) le manque d'eau et/ou (3) les attaques des ravageurs/pestes, et le lien entre ces facteurs causaux et le climat (McDowell *et al.*, 2011) B.



des eaux, fournitures des diverses "aménités" (accueil, qualité du paysage...). La notion de **service écosystémique*** popularisée plus récemment (Millenium Ecosystems Assessment, 2005) permet de regrouper les biens et services rendus par les écosystèmes forestiers en quatre grandes catégories : les services d'approvisionnement (production de bois, comme matériau et source d'énergie), les services de support et de régulation (rôle dans les cycles de l'eau et des nutriments, stabilisation des sols, stockage de carbone et stabilisation du climat), et les services culturels (dits « aménités»). **Ces concepts de gestion durable et de services écosystémiques fixent aujourd'hui le cadre et les objectifs de la gestion forestière.** Ce cadre conceptuel fait l'objet de diverses critiques générales, portant par exemple sur les limites de la vision éminemment économique et anthropocentrique des services écosystémiques pour penser notre rapport à la nature et notre responsabilité vis-à-vis de sa protection (Marris, 2014). Le contexte actuel du CG remet également ce cadre en question, d'une part parce que le CG menace directement certains services rendus par les écosystèmes forestiers (par exemple la fonction de protection d'habitats ou d'espèces sensibles voués à disparaître à cause du CC), et d'autre part parce que le CG exacerbe les antagonismes entre certains services. Le projet de conversion de l'ancienne centrale thermique au charbon de Gardanne en une unité de production d'énergie alimentée par la biomasse forestière illustre bien ces conflits : indépendamment du débat sur son efficacité énergétique (contestée) et de ses conséquences (positives) sur l'emploi local, un tel projet favoriserait certains services (production d'énergie et stabilisation du climat) au détriment d'autres (fonction de protection et services culturels).

Dans ce contexte, les principales attentes vis-à-vis de la recherche des parties prenantes* concernées par la forêt portent sur la production et la mise à disposition des connaissances scientifiques sur les effets du CC/CG sur les forêts, permettant de guider le choix de mesures de gestion adaptative, et d'en mesurer l'effet. En France, les organismes gouvernementaux en charge de la gestion des forêts publiques (ONF*) et privées (CRPF*) ainsi que les ministères en charge des politiques forestières affichent depuis les années 2000 la nécessité de prendre en compte le CC dans la gestion ordinaire des forêts. Cette prise en compte passe à la fois par la mise en place d'observatoire du CC (via des réseaux existants, RENECOFOR*...) et par l'anticipation et l'adaptation à la nouvelle donne climatique par des mesures actives de gestion. **Diverses mesures de gestion adaptative ont été proposées ces dernières années à partir de de résultats ou d'hypothèse de recherche.** Par exemple, les **sylvicultures dites dynamiques** reposent sur la réduction de la densité locale des peuplements forestiers (pour diminuer la demande en eau et la sensibilité à la sécheresse) ou la réduction de l'âge d'exploitation du peuplement (qui réduit la durée d'exposition à l'aléa, et peut aussi accélérer l'adaptation locale des populations). Un second type de mesure adaptative est la **migration assistée** de populations à l'intérieur ou à l'avant de l'aire de répartition des espèces. Cette mesure est directement inspirée des prédictions de changements d'aire de répartition des arbres forestiers basées sur les modèles de niche bioclimatique, notamment ceux tenant compte de la variabilité intra-spécifique (Benito Garzon *et al.*, 2011; Oney *et al.*, 2013). La migration assistée à l'intérieur de l'aire de répartition est déjà mise en œuvre dans certains états (Colombie britannique), et s'appuie sur les connaissances scientifiques issues des dispositifs de comparaison de provenances (Wang *et al.*, 2006). En France, les mesures de gestion adaptative citées en sont au stade de la réflexion et de l'expérimentation, chez les gestionnaires (par exemple projet GIONO à l'ONF) et chez les chercheurs (et parfois ensemble, par exemple au sein du RMT* AFORCE*). Plus généralement, la réflexion sur la gestion adaptative des forêts face au CG associe d'autres parties prenantes : les pouvoirs publics décisionnaires, les ONG* impliquées dans la protection des écosystèmes forestiers, et les différentes instances impliquées dans la protection de la biodiversité, comme

la CRGF*. Cette dernière (largement composée de chercheurs) est chargée de proposer et de mettre en œuvre la stratégie nationale de conservation des ressources génétiques forestières, au titre de la Stratégie Nationale pour la Biodiversité (SNB*). L'ensemble de ces acteurs sont aujourd'hui impliqués dans l'évaluation des risques auxquels sont confrontées les forêts dans le contexte du CG, mais aussi dans l'évaluation des risques liées aux mesures adaptatives au CG, notamment à l'échelle de l'écosystème.

Ce contexte sociétal induit et rencontre un ensemble de questions majeures pour la recherche, portant sur les capacités d'adaptation des forêts en réponse au CC/CG. Les capacités d'adaptation peuvent être étudiées à différents niveaux (l'écosystème, l'espèce). Les capacités d'adaptation des populations d'arbres sont en particulier déterminantes, car ces espèces dites « clé de voute » ou « parapluie » ont un impact majeur sur la diversité et le fonctionnement des communautés forestières. En plus de suivre leur niche bioclimatique par migration, les populations d'arbres peuvent aussi s'adapter sur place au CC à court-terme grâce à la tolérance physiologique individuelle (plasticité phénotypique) et à long-terme par une réponse évolutive à la pression de sélection exercée par le climat (adaptation génétique). Les tests de provenances ont démontré qu'il existe dans les populations d'arbres forestiers une diversité génétique et une plasticité importante pour différents traits supposés adaptatifs dans la réponse aux stress (Savolainen *et al.*, 2007). **Cependant, le rythme observé et prédit du CC, bien supérieur à celui des oscillations climatiques passées, soulève la question de la rapidité de la réponse des populations d'arbres.** Les températures à la surface de la terre devraient par exemple se déplacer à une vitesse moyenne de 80-430 m/an pendant le 21^{ème} siècle pour les forêts tropicales, méditerranéennes et boréales, provoquant un déplacement des enveloppes bioclimatiques de l'ordre de 300 à 800 km sur un siècle (Loarie *et al.*, 2009). Cette vitesse de déplacement excède-t-elle les capacités de migration et/ou d'évolution phénotypique des populations d'arbres ? Les réponses de la recherche sont pour l'instant partielles, et les incertitudes nombreuses (Aitken & Whitlock, 2013; Aitken *et al.*, 2008; Kremer *et al.*, 2012). L'évaluation des capacités de plasticité et d'évolution des multiples traits impliqués dans la réponse au climat, ainsi que des capacités de migration des différentes espèces d'arbres existantes est un véritable défi. En outre, le processus global d'adaptation dépend de différents mécanismes adaptatifs, couplés, qui relèvent de différentes disciplines (écologie fonctionnelle ou évolutive, génétique quantitative, dynamique des populations). Prendre en compte ce couplage pour prédire les capacités d'adaptation semble donc incontournable.

En tant qu'institut de recherche finalisée, **l'INRA s'est engagé dans une démarche d'écologie prédictive de la réponse des forêts au changement climatique et global.** Un objectif majeur de l'Unité « Ecologie des Forêts Méditerranéennes » (URFM*) de l'INRA d'Avignon est d'évaluer les capacités de réponse des populations d'arbres au CC/CG dans un contexte Méditerranéen. L'originalité de notre approche scientifique tient à : (1) **l'interdisciplinarité en écologie**, par exemple la mise en œuvre de recherches aux interfaces entre écologie fonctionnelle et évolutive ; (2) **le dialogue avec les différentes parties prenantes** (gestionnaires, politiques, société civile) pour transmettre le résultat de nos recherches avec un souci de déontologie (processus complexes), tout en répondant dans la mesure du possible aux attentes de ces parties prenantes. Au cours des 11 années (14 avec la thèse) que j'ai passées dans le système de recherche français, et en particulier au cours des 9 années passées à l'URFM, j'ai contribué à ces points, en tant qu'élément d'un collectif de recherche interdisciplinaire incluant de nombreux chercheurs, doctorants, et techniciens. Au sein de ce collectif, mon projet personnel de recherche s'inscrit dans le contexte scientifique de l'adaptation génétique des espèces aux variations environnementales.

1.3. Des questions scientifiques : capacité d'évolution rapide des populations et génétique des populations en déséquilibre

Les questions liées à la capacité d'évolution génétique rapide (micro-évolution) des populations et à l'effet du CC/CG sur les régimes de sélection sont devenues majeures en écologie évolutive, comme l'attestent de nombreuses études expérimentales, revues et conférences récentes. Pour aborder ces questions, l'idéal est de quantifier les changements évolutifs et leur contribution à l'évolution phénotypique, via des mesures répétées dans le temps de la variabilité génétique adaptative dans les mêmes populations au cours des générations successives (approche diachronique*, Hansen *et al.*, 2012). La variabilité génétique adaptative peut être caractérisée par des méthodes moléculaires (typiquement via la variabilité des gènes codants des traits adaptatifs) ou phénotypiques (typiquement via la variabilité des caractères mesurés en plantation comparative), chaque approche ayant des avantages et des inconvénients. Chez différents organismes modèles à court cycle de vie, ces approches ont permis de détecter des changements évolutifs sur quelques générations, et ainsi de démontrer que le processus d'évolution peut être rapide. Par exemple, Franks *et al.* (2007) montre que la date de floraison chez *Brassica rapa* avance de 1.9 à 8.6 jours en une génération suite à une forte sécheresse. Dans une étude de sélection expérimentale portant sur la résistance à un parasitoïde chez *Drosophila melanogaster*, Jalvingh *et al.* (2014) montre que la survie larvaire est multipliée par deux après seulement 5 générations de sélection ; en outre, les régions génomiques impliquées dans la réponse à la sélection, identifiées par séquençage, couvrent moins de 5% du génome et correspondent à 42 gènes potentiellement cibles de la sélection.

L'approche diachronique prônée par Hansen *et al.* (2012) pose toutefois un problème de mise en œuvre dans les populations d'arbres : du fait de leur long cycle de vie (avec un temps de génération* de plusieurs dizaines d'années), il est inenvisageable de quantifier les changements évolutifs à l'échelle de la génération. Tout au plus pourra-t-on instaurer une « veille génétique » dans des populations ciblées pour obtenir une estimation de ce changement évolutif sur quelques années du cycle de vie.

D'une approche synchronique pour mesurer la réponse à la sélection passée...

Parmi les stratégies alternatives possibles, l'approche synchronique*, classique en écologie, consiste à utiliser la distance environnementale dans l'espace comme substitut de la distance environnementale dans le temps. L'idée est de caractériser la variabilité et la différenciation génétique adaptative à un même instant *t* dans plusieurs populations le long de gradients environnementaux, puis d'attribuer la structure observée au résultat des processus évolutifs d'intérêt (la sélection et les flux de gènes passés) et de « nuisance » (l'histoire des populations). Dans un tel environnement spatialement hétérogène, on s'attend à ce que, dans chaque population, les traits adaptatifs* évoluent vers des valeurs qui augmentent la fitness* moyenne de la population dans son environnement local (aussi appelé habitat). Ce processus d'adaptation, piloté par la sélection divergente, devrait conduire à un patron dit 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 & 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 (Encadré 3). Ces modèles montrent que l'existence et la magnitude de l'adaptation locale dépendent principalement de trois paramètres : la dispersion des gènes, la variance génétique additive et l'intensité de la sélection en chaque point de l'espace. Quand la sélection est faible, c'est seulement si la dispersion n'est pas trop forte que l'adaptation locale pourra apparaître et se traduire par une variation clinale de la valeur génétique additive des populations dans l'espace.

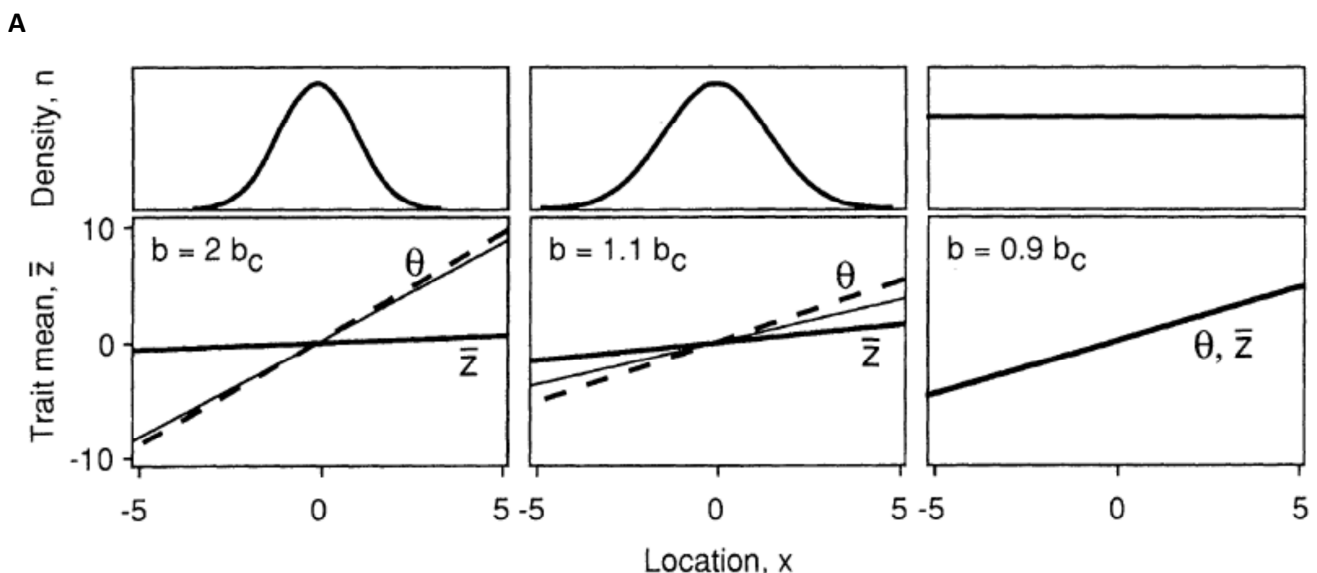
Encadré 3 : Modèles théoriques d'équilibre migration-sélection dans un environnement spatialement hétérogène et stable dans le temps.

Différents modèles théoriques étudient les conditions dans lesquelles la sélection spatialement hétérogène peut conduire à l'adaptation locale et la différenciation génétique en présence de flux de gènes (e.g. (Alleaume-Benharira *et al.*, 2006; Garcia-Ramos & Kirkpatrick, 1997; Kirkpatrick & Barton, 1997; Slatkin, 1978). Ces modèles considèrent en général l'évolution conjointe de la densité de population et d'un trait phénotypique Z le long d'un gradient environnemental. La valeur de Z détermine la valeur sélective d'un individu $W(Z)$ à la position x du gradient à travers la fonction gaussienne :

$$w(Z) = e^{-\frac{(Z-\theta(x))^2}{2\omega^2}} \quad (\text{eq. 1})$$

où $\theta(x)$ est la valeur optimale du phénotype (celle qui confère la plus forte valeur sélective) au point x du gradient environnemental et ω est inversement relié à l'intensité de la sélection stabilisante autour de ce phénotype optimal.

Pour caractériser les rôles conjoints de l'adaptation et des flux de gènes sur la taille de l'aire de répartition d'une espèce, Kirkpatrick et Barton (1997) considère par exemple un modèle simple dans lequel la densité de population à l'équilibre augmente avec la fitness moyenne de la population. Outre l'extinction, il existe deux solutions à l'équilibre, illustrées sur la figure A, où la ligne pointillée montre l'optimum pour le trait, $\theta(x)=bx$, avec b la pente du gradient environnemental, et où la ligne épaisse continue montre la valeur moyenne du phénotype \bar{Z} . La première solution, dite « adaptation « uniforme » (ou parfaite) est telle que la valeur moyenne du trait coïncide précisément avec l'optimum sur toute la distribution de l'espèce (A, panneau de droite) ; la densité de population n est alors égale à la capacité de charge k sur toute l'aire. La deuxième solution est l'adaptation limitée, telle que la pente du cline du phénotype réalisé est plus faible que celle du cline de l'optimum, de sorte que la mal adaptation augmente quand on s'éloigne du centre de l'aire, et que cette aire est limitée (A, les 2 panneaux à gauche). Cette deuxième solution existe si la pente du gradient environnemental est supérieure à la valeur critique b_c .



Dans certaines conditions, l'adaptation n'est pas parfaite, i.e. la pente du cline des phénotypes observés est plus faible que celle du cline des optimums phénotypiques ; la mal adaptation, définie comme l'inadéquation entre le phénotype exprimé par les individus et l'environnement où ils se trouvent augmente alors quand on s'éloigne du centre de l'aire. Les flux de gènes asymétriques des populations centrales, à forte densité, vers les populations périphériques, à faible densité, peuvent être une source de mal adaptation permanente pour les populations en limite d'aire de répartition.

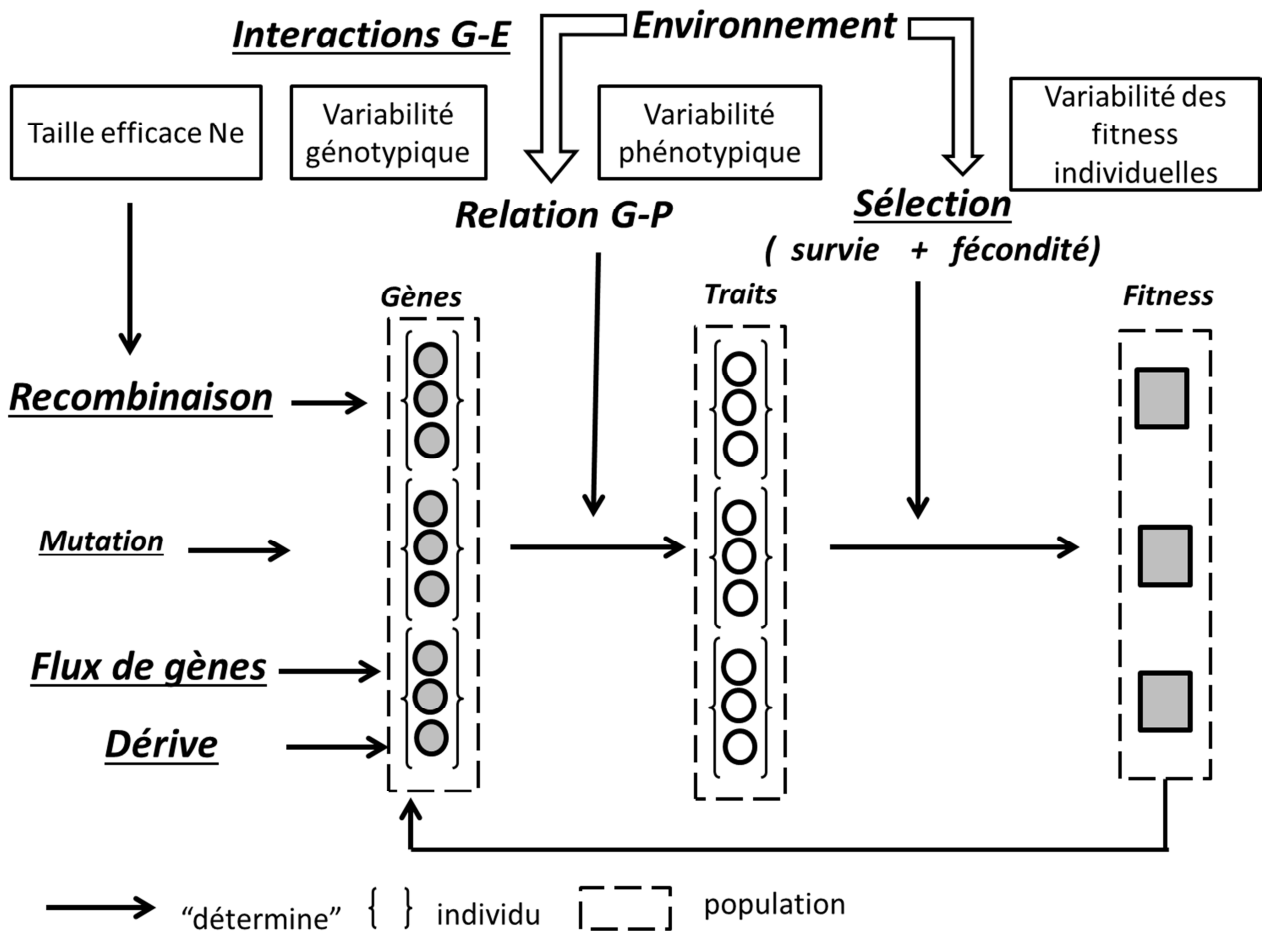
Les approches synchroniques classiques pour caractériser la capacité de populations à répondre à la sélection (passée) consistent donc à mettre en évidence l'existence de patrons d'adaptation locale, et/ou la variation clinale des traits adaptatifs ou des fréquences des gènes le long de gradient environnementaux. La mise en évidence d'adaptation locale s'appuie sur la transplantation réciproque*, c'est à dire sur la comparaison des performances d'individus locaux et d'autres localités de façon réciproque dans des paires de localités (Kawecki & Ebert, 2004). La méta-analyse des études de transplantation réciproque publiées chez de nombreuses espèces de plantes montre que les lignées locales ont généralement une meilleure survie et une meilleure fécondité dans leur habitat d'origine que des individus d'autres localités (dans 71% des 1032 comparaisons considérées par (Leimu & Fischer, 2008), et dans 71% des 892 comparaisons considérées par (Hereford, 2009). Néanmoins, il ne faut pas surestimer l'importance de l'adaptation locale chez les plantes. Tout d'abord, les méta-analyses peuvent être biaisées par la non-publication de résultats négatifs. D'autre part, Leimu & Fischer (2008) souligne que seulement 45% des cas montrent rigoureusement l'existence d'adaptation locale réciproque. Les faibles tailles de population (<1000 individus reproducteurs) apparaissent comme un principal facteur limitant la mise en place d'adaptation locale.

Le long cycle de vie des arbres est une contrainte pour la détection d'adaptation locale (qui requiert idéalement d'évaluer la performance sur tout le cycle de vie) ou la caractérisation de cline de traits adaptatifs (la valeur exprimée du trait pouvant varier au cours du cycle de vie). Les tests de provenance, mis en place par les forestiers depuis plusieurs dizaines d'années peuvent néanmoins être interprétés comme des expériences de transplantation réciproque à large échelle (Savolainen *et al.*, 2007). **Les résultats issus de ces tests sont qualitativement en accord avec les prédictions des modèles théoriques d'adaptation locale** (Savolainen *et al.*, 2007). Pour les espèces pour lesquelles de multiples tests de provenance existent en diverses localités de leur aire de répartition, la population locale montre généralement les meilleures performances (survie, croissance). Ces tests suggèrent aussi l'existence de mal adaptation dans les populations en marge d'aire de répartition. Enfin, divers traits adaptatifs montrent une variation génétique clinale le long de gradients environnementaux. De même un nombre croissant d'étude de génomique des populations montrent une variation clinale des fréquences de gènes candidats impliqué dans la réponse aux stress (Eckert *et al.*, 2010; Eveno *et al.*, 2008) ou dans la phénologie (Holliday *et al.*, 2010; Ma *et al.*, 2010).

Néanmoins, une première limite de ces études **à large échelle** est la difficulté d'estimer **quantitativement** la capacité de réponse de populations à la sélection passée à partir de mesures d'adaptation locale et de différenciation génétiques **entre populations très éloignées**. D'une part à ces grandes échelles spatiales, d'autres processus comme la dérive génétique (liée à l'histoire complexe des populations d'arbres) ou les effets non additifs des gènes jouent probablement sur les structures observées mais ne sont pas pris en compte dans les modèles. Ensuite, on peut difficilement estimer précisément les paramètres clé des modèles (variance de dispersion, intensité de la sélection) à de grandes échelles spatiales ou temporelles

Figure 1 : Représentation simplifiée des mécanismes et paramètres déterminant le potentiel adaptatif contemporain d'une population

Ce schéma fait apparaître les principaux *mécanismes* (et leur paramètres) qui produisent la variabilité phénotypique et permettent éventuellement à une population d'évoluer génétiquement, d'une génération à l'autre, vers un nouvel état adaptatif (une nouvelle composition génétique et phénotypique augmentant la fitness moyenne de la population).



(Savolainen *et al.*, 2007). **Pour pallier cette limite, une première solution est de mettre en œuvre des approches synchroniques à des échelles spatiales fines. Une partie de mes recherches vise ainsi à mesurer la différenciation génétique de traits adaptatifs ou de gènes le long de gradient environnementaux locaux (paragraphe 2&5).**

... à une approche mécaniste de la réponse à la sélection contemporaine.

Mais les approches synchroniques décrites ci-dessus posent plus généralement d'autres problèmes pour caractériser la capacité de populations à répondre à la sélection. Les modèles reliant les structures génétiques spatiales aux processus évolutifs décrivent des relations analytiques attendues à l'équilibre, et ne rendent généralement pas compte de la dynamique transitoire qui conduit à cet équilibre. C'est particulièrement problématique pour des espèces à long cycle de vie comme les arbres, pour lesquelles les populations sont sans doute fréquemment hors-équilibre. En outre, les approches synchronique et diachronique peuvent difficilement se substituer lorsqu'on s'intéresse à des changements (Hansen *et al.*, 2012) : on ne peut en effet comparer aisément l'effet d'un facteur environnemental lui-même variable au fil des générations (approche diachronique) et l'effet d'un facteur environnemental pris à différents niveaux, mais supposé constant en chaque localité (approche synchronique).

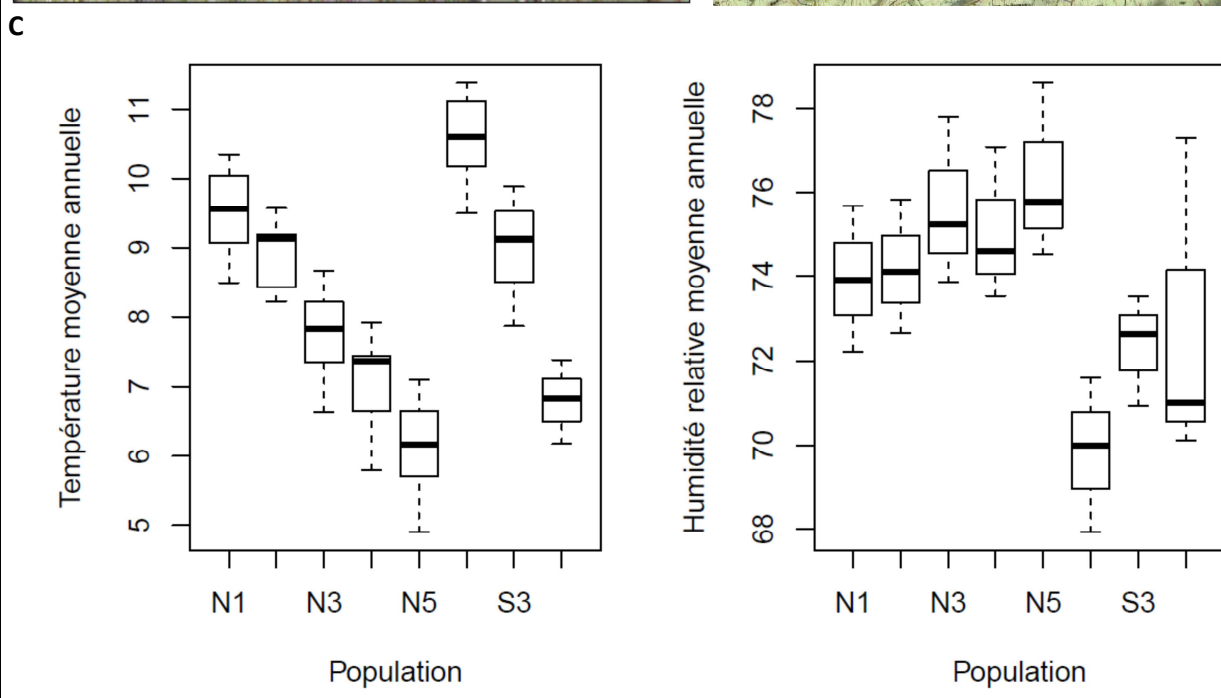
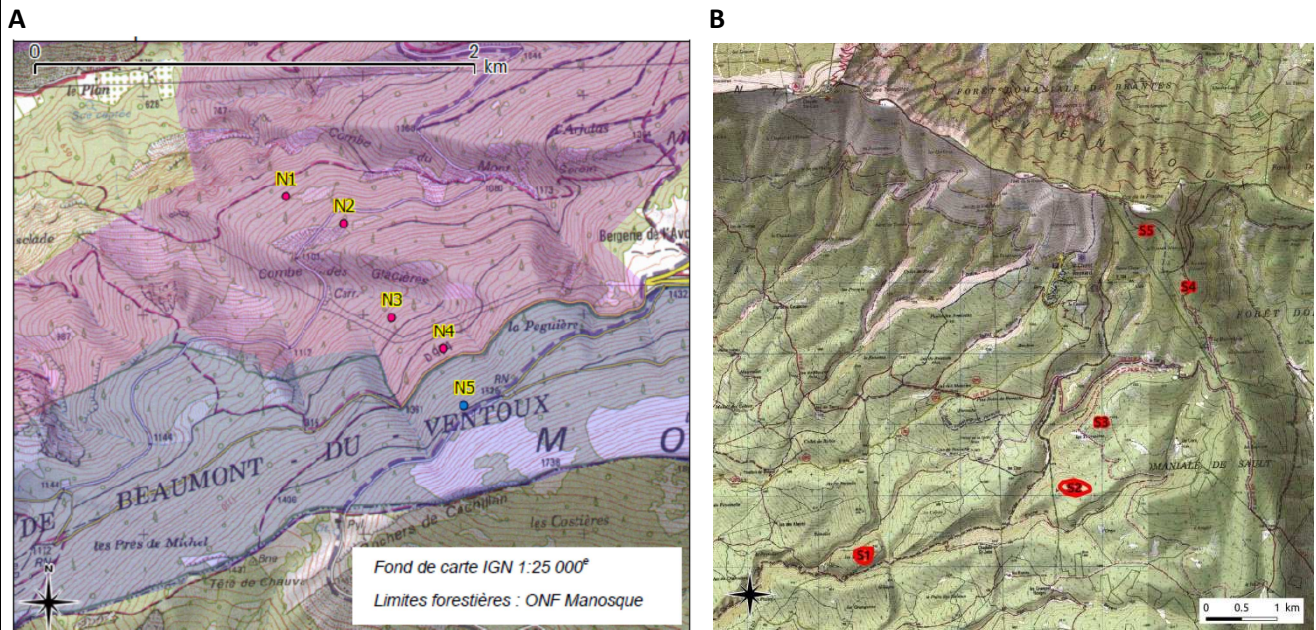
Pour surmonter ces limites, je privilégie dans mes recherches une autre approche, qui consiste à comprendre les mécanismes déterminant le potentiel adaptatif contemporain*, ie la capacité d'une population à survivre et à répondre aux changements environnementaux qu'elle est en train de subir. Caractériser en temps réel les processus contribuant à la réponse adaptative permet notamment de s'affranchir des hypothèses sous-jacentes aux approches synchroniques. Le potentiel adaptatif correspond à la capacité d'une population d'évoluer (en réponse à la sélection) vers un nouvel état ontogénique stable via un ou plusieurs mécanismes produisant de la variabilité phénotypique (Pigliucci, 2008), ce qui inclue principalement les mécanismes produisant la variabilité génétique (mutation et recombinaison à partir de la variabilité génétique existante), les interactions génotype-environnement (Nussey *et al.*, 2007), et les flux de gènes (Fig. 1).

Les flux de gènes sont une composante majeure du potentiel adaptatif des populations, parce qu'ils augmentent de façon générale la variance génétique disponible pour la sélection, et qu'ils peuvent en outre, dans un environnement changeant, apporter des gènes pré-adaptés aux nouvelles conditions (Kremer *et al.*, 2012). Lorsque j'ai commencé ma thèse, beaucoup d'études de flux de gènes s'appuyaient sur des approches dites indirectes, c'est-à-dire basée sur une mesure de structure génétique (typiquement la différenciation entre populations), et un modèle (le modèle en île ou d'isolement par la distance) reliant cette structure au paramètre d'intérêt (le taux de migration, ou la variance axiale de dispersion des gènes). Ces approches indirectes permettent d'estimer les flux de gènes historiques, c'est-à-dire cumulés sur un grand nombre de générations (Sork *et al.*, 1999). Mais elles reposent également sur des hypothèses fortes, rarement réalisées dans les populations naturelles (notamment l'équilibre migration-dérive). Depuis la fin des années 1990, de nouvelles méthodes dites directes s'affranchissant de ces hypothèses ont été largement proposées (voir par exemple les revues de Manel *et al.*, 2005 ; Broquet & Petit, 2009; Marko & Hart, 2011). Au cours de mes travaux de recherche, j'ai développé des méthodes directes, basées sur des modèles, pour estimer les flux de gènes contemporains par pollen et par graine, et la contribution des variations de fertilité à la dérive génétique, ainsi que de caractériser ces processus chez différentes espèces d'arbres (paragraphe 3).

Encadré 4 : Le site d'étude intensif du Mont Ventoux et les gradients altitudinaux

Le Mont Ventoux est recouvert de forêts de prairies typiques du milieu Méditerranéen sur sol calcaire. Ces formations végétales sont distribuées entre 400 et 1900m d'altitude, avec deux expositions Nord et Sud très contrastées. Elles sont largement dominées par les arbres, avec un gradient depuis des écosystèmes Méditerranéens xérothermiques à basses altitude (dominé par *Pinus halepensis*, *Quercus coccifera* et espèces arbustives et herbacées typiques de la garrigue) jusqu'à des écosystèmes de type montagnard et alpin à haute altitude (dominé par *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus uncinata*).

En 2006 deux réseaux de placettes instrumentées (mini-centrales météorologiques et pluviomètres.) ont été installés, l'un en versant Nord (**A** : 5 placettes N1, N2, N3, N4, N5) et l'autre en versant Sud (**B** : 5 placettes S1, S2, S3, S4, S5). Les données climatiques mesurées sur 6 ans (2008-2013) mettent en évidence un gradient de température marqué ($-0.7^{\circ}\text{C}/100\text{m}$) et un gradient d'humidité relative plus ténu ($+6\%/100\text{m}$ côté Nord et $+4.4\%/100\text{m}$ côté Sud) sur les deux versants (**C**).



C'est une longue tradition en génétique évolutive de mesurer les **composantes de la réponse à la sélection**, c'est-à-dire les composantes plastique et génétique de la variabilité des traits adaptatifs, et la relation entre trait adaptatif et fitness. Les approches méthodologiques sont bien établies (voir paragraphe 4) et largement utilisées chez les plantes. Chez les arbres en particulier, ces approches ont permis d'estimer les niveaux de variabilité génétique de divers traits supposés adaptatifs (Alberto *et al.*, 2013a; Cornelius, 1994 ; Howe *et al.*, 2003). En revanche, à ma connaissance, les relations entre traits supposés adaptatifs et fitness restent largement méconnues, en partie parce que la fitness d'organismes à long cycle de vie comme les arbres est difficile à mesurer. Une contrainte supplémentaire est que ces composantes de la réponse à la sélection varient généralement avec l'environnement et donc entre populations. Les méthodes permettant d'étudier aisément les composantes de la réponse à la sélection, idéalement avec le moins de manipulations possible (in situ), sont donc particulièrement séduisantes. Depuis mon recrutement à l'URFM, mes recherches ont exploré l'utilisation de ces méthodes pour caractériser la variabilité génétique et les gradients de sélection contemporains (paragraphe 4).

Une fois les composantes du potentiel adaptatif estimées, un enjeu majeur de l'approche mécaniste est celui de **l'intégration de l'effet des différent processus évolutifs pour prédire la dynamique de la population dans un environnement changeant**. Cette étape s'appuie généralement sur la modélisation ; comme classiquement en écologie, deux grandes catégories de modèles peuvent être distinguées (Levins, 1966) : (1) les modèles théoriques, qui visent à une compréhension générale des causes gouvernant les états d'un système et peuvent pour cela intégrer un certain réalisme écologique, mais sacrifient néanmoins la précision de la prédiction pour une situation donnée, et (2) les modèles d'écologie des systèmes, qui favorisent le réalisme et la précision dans l'analyse de l'état d'un système écologique et de ses lois de fonctionnement, au détriment de la compréhension générale de ces lois. Mes travaux de recherche m'ont conduit à développer des modèles entrant dans la deuxième catégorie (paragraphe 6). Le modèle PDG vise par exemple à décomposer l'effet des mécanismes éco-évolutifs impliqués dans la réponse d'une population au climat, pour en prédire la dynamique.

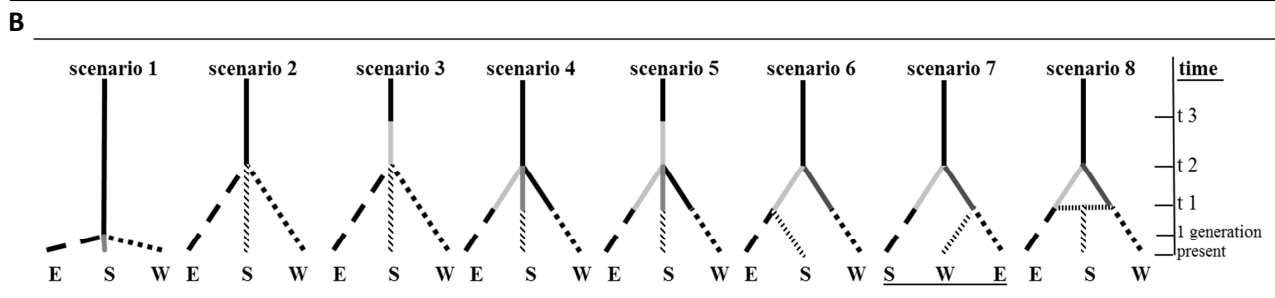
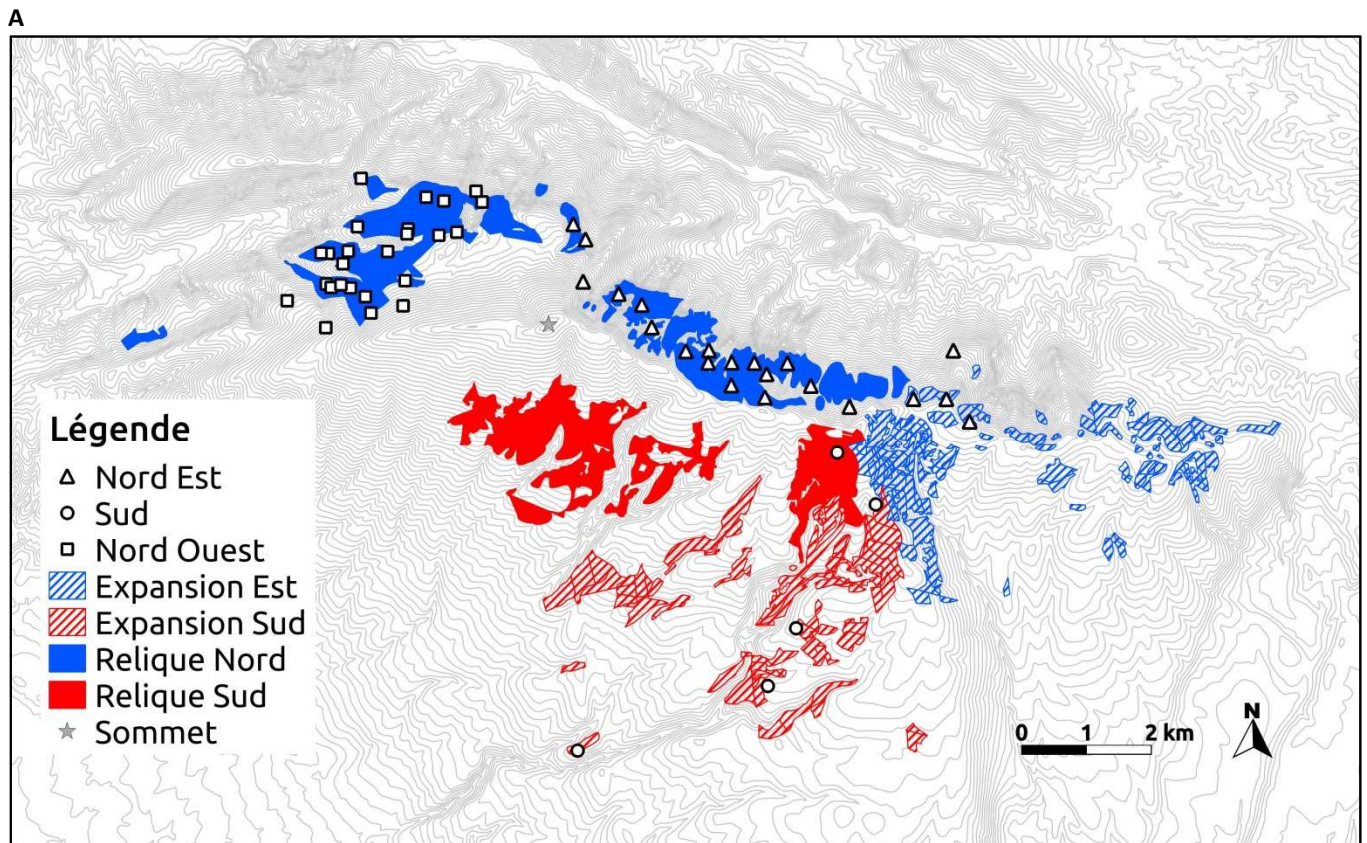
2. Des sites d'études intensifs pour comprendre les dynamiques écologiques locales

Comprendre quels processus éco-évolutifs façonnent la dynamique des espèces dans leur aire de répartition requiert des approches régionales, mais aussi des approches locales qui leur sont complémentaires. **En effet, c'est d'abord à une échelle locale (de la parcelle au massif forestier) que l'influence de l'hétérogénéité environnementale et des pratiques de gestion sur les processus de la dynamique écologique peut être étudiée.** Depuis quelques années, plusieurs équipes de recherche (notamment au sein du département EFPA* de l'INRA) ont mis en place des sites d'études « intensifs » (ISS* en anglais) le long de gradient environnementaux locaux, dans différents écosystèmes. L'intégration de ces sites à des infrastructures de recherche collaboratives (en cours par exemple au sein d'ANAE- France*, ou dans le réseau EVOLTREE* porté par EFI*) permettra de comparer les processus éco-évolutifs à l'œuvre dans les populations entre régions écologiques.

Figure 2 : Scénario de recolonisation du Mont Ventoux par la hêtraie [P17]

La diversité et la différenciation génétique pour des marqueurs moléculaires (13 microsatellites) a été caractérisée à l'échelle du Mont Ventoux (48 placettes de 30 arbres et 3 placettes de 150 arbres, soit ~1900 arbres au total, **A**). En parallèle, une étude des archives documentant la présence et l'étendue des hêtraies depuis 1838 a permis d'identifier (1) les zones reliques où le hêtre a toujours été présent depuis 1845 ; (2) des zones d'expansion récentes au Sud et à l'Est et (3) des zones où le hêtre a disparu (à l'ouest), non figurées sur la carte **A**. La surface de la hêtraie a atteint son minimum en 1845, avec un taux d'extension de 65% entre 1845 et 2001.

Nous avons ensuite utilisé une approche ABC* pour comparer 8 scénarios démographiques (**B**), à partir des données de diversité et de différenciation génétique et des données historiques (pour informer les distributions a priori des tailles de populations et dates de divergences). Outre le scénario 1 de référence, les scénarios testés diffèrent par le fait que certains incluent seulement des événements de divergence et d'expansion (2, 6, 7) ou aussi des goulets d'étranglement (scénarios 3, 4, 5). Selon le scénario sélectionné (7), la divergence des sous-populations Nord et Sud a précédé celles des sous-populations Est et Ouest sur le versant Nord, et les tailles de populations ont globalement augmenté à chaque étape.



Mes recherches se sont appuyées sur différents sites d'études intensifs (Rambouillet, Fig. 3 ; Neuillé Pont-Pierre, Fig. 6). J'ai choisi de privilégier ici les recherches menées depuis mon recrutement à l'INRA et qui visent à comprendre **quelles sont les capacités d'adaptation de populations de hêtres aux variations spatiales et temporelles du climat**. Ces travaux s'appuient largement sur le site atelier du Mont Ventoux (ISS du réseau EVOLTREE). Le Mont Ventoux est situé au Sud de l'aire de distribution du Hêtre. Les populations de Hêtre s'y étendent entre 750 and 1700 m d'altitude (versant nord) et 840 and 1615 m d'altitude (versant sud). Cette espèce majeure des forêts Européennes est décrite comme tolérante à l'ombre, et sensible à la sécheresse en particulier estivale (Michelot *et al.*, 2012). Le haut du Mont Ventoux, entièrement rocaillieux, limite probablement fortement les flux de gènes entre versant Nord et Sud. L'intérêt principal de ce site est de montrer une forte variation des conditions environnementales (température, humidité, risque de gelée tardive), sur une faible distance géographique (de ~1km à 3km de bas en haut des gradients Nord et Sud respectivement, Encadré 4). **Il s'agit d'une situation particulièrement intéressante pour étudier la variabilité de trait adaptatifs impliqués dans la réponse au climat, en caractériser les composantes environnementales et génétique, et mesurer la capacité d'évolution de ces traits.**

Un prérequis majeur pour comprendre la variabilité génétique actuelle des populations est de connaître leur histoire évolutive. Pendant le dernier épisode glaciaire (110 à 10 ka BP*), des populations reliques de hêtres ont probablement persisté dans les Balkans et au sud de l'Italie, à l'est des Alpes (Slovénie-Istrie) et à l'ouest des Alpes (Suisse), dans le sud-est de la France (côte Méditerranéenne), et enfin en Espagne le long des Pyrénées (Magri *et al.*, 2006). La présence du Hêtre à proximité du Ventoux est documentée depuis 5000 BP (Barbero & Quezel, 1987), et les individus fondateurs proviennent probablement du refuge Méditerranéen et des Alpes de l'ouest, mais sûrement pas des autres refuges (Magri *et al.*, 2006) [P17]. Néanmoins, les populations de hêtres montrent une différenciation génétique relativement faible à l'échelle de l'Europe pour des marqueurs neutres à hérédité biparentale ($F_{ST} = 0.059$ sur des isozymes et 389 populations, Comps *et al.*, 2001 ; $F_{ST} = 0.058$ sur des microsatellites et 10 populations Buiteveld *et al.*, 2007). Cela suggère que les flux de gènes par pollen ont largement homogénéisé les pools génétiques issus des différents refuges. En ce qui concerne leur histoire récente, les forêts du Ventoux ont ensuite fortement régressé de la fin du Moyen Age à la révolution industrielle. La hêtraie actuelle du Ventoux résulte en partie d'une re-colonisation récente à partir de populations reliques, favorisée par les plantations de Pin noir au 19ème siècle.

C'est cette histoire récente et ses conséquences sur la diversité génétique des populations de hêtres que nous nous sommes attachés à reconstituer avec T. Lander, H. Prouillet-Leplat et E. Klein (Fig. 2, [P17]). Les archives depuis 1838 attestent de la réduction de la surface occupée par la hêtraie, avec un minimum en 1845. L'histoire démographique a été étudiée par calcul bayésien approché (ABC), à partir du génotypage de 51 placettes avec 13 marqueurs moléculaires microsatellites. Le scénario démographique le plus probable (parmi les scénarios testés) montre une expansion démographique récente de la hêtraie sur le Mont Ventoux (à une vitesse de ~30 m /an), mais pas de goulets d'étranglement anciens ou récents. Les paramètres démographiques (taille de population, date de divergence) sont estimés avec une faible précision; par exemple, la taille efficace N_{e-hist} pour le secteur Ouest est estimée à 4150 individus (IC : [197 ; 20400]). Enfin, la structure génétique actuelle révèle une forte diversité génétique à l'intérieur des placettes, et une différenciation entre populations faible, mais significative ($F_{ST} = 0.026$). Ces résultats suggèrent que la taille efficace des populations de hêtres a toujours été suffisamment importante pour limiter la différenciation par dérive à l'échelle du massif.



Le versant Nord du Mont Ventoux depuis Saint-Léger



La combe de Fonfiolle en versant Nord



Un hêtre

En ce qui concerne l'aire de répartition du Hêtre sur les prochaines décennies, de nombreux modèles ont été utilisés pour prédire son évolution (Cheaib *et al.*, 2012; Kramer *et al.*, 2010). Globalement, à l'échelle de l'Europe, les modèles de niche bioclimatique (BIOMOD, N-NBM) prédisent une réduction majeure de l'aire bioclimatique potentielle du Hêtre aux marges Sud, incluant le Ventoux, et une extension aux marges Nord, notamment en Europe centrale. Les modèles biophysiques et écophysiologiques (CASTANEA, LPJ) sont plus optimistes sur la réduction aux marges Sud, et prédisent parfois l'extension de l'aire potentielle en région de montagne. La précision de ces prédictions régionales est néanmoins limitée quand on considère une localité précise comme le Mont Ventoux. Mais leur comparaison illustre néanmoins bien l'incertitude sur l'aire potentielle du Hêtre dans les régions de montagne en marge Sud, où l'existence de gradients altitudinaux peut permettre de retenir une partie de la niche bioclimatique potentielle. Plus généralement, les populations des marges arrières de distribution comme le Ventoux pour le Hêtre sont particulièrement intéressantes en termes de dynamique d'adaptation au CC et de conservation des ressources génétiques (Hampe & Petit, 2005). Cet intérêt tient d'une part à la longue histoire des populations, qui leur confère une originalité génétique et écologique, et d'autre part aux conditions climatiques qui peuvent devenir limitantes pour la survie de ces populations dans le contexte du changement climatique.

L'ensemble de ces éléments illustre que la hêtraie du Ventoux offre une situation privilégiée pour étudier les capacités d'adaptation génétique des arbres au climat. Plus précisément, mon hypothèse est que les principaux facteurs limitant la croissance et la reproduction du Hêtre varient avec l'altitude, et sont respectivement les températures chaudes et le stress hydrique à basse altitude, et la durée de la saison de végétation et le risque de gelée tardive à haute altitude. Ces différences peuvent induire une variation de la forme et de l'intensité de la sélection sur les différents traits adaptatifs et éventuellement se traduire par une pression de sélection divergente le long du gradient d'altitude. Les flux de gènes potentiellement importants entre ces populations proches peuvent néanmoins être un obstacle à la mise en place d'adaptation locale en réponse à ces pressions de sélection divergente. Quelles sont les capacités de dispersion des gènes sur le Ventoux ? Est-ce que des traits potentiellement adaptatifs montrent une différenciation génétique le long des gradients d'altitude, signature d'une réponse à la sélection divergente ? Ces traits sont-ils variables, héréditaires et soumis à sélection ? Mes recherches ont exploré ces questions par des approches méthodologiques variées, en s'appuyant sur le réseau de placettes instrumentées mis en place par l'URFM le long de gradients d'altitudes sur les versants Nord et Sud (Encadré 4).

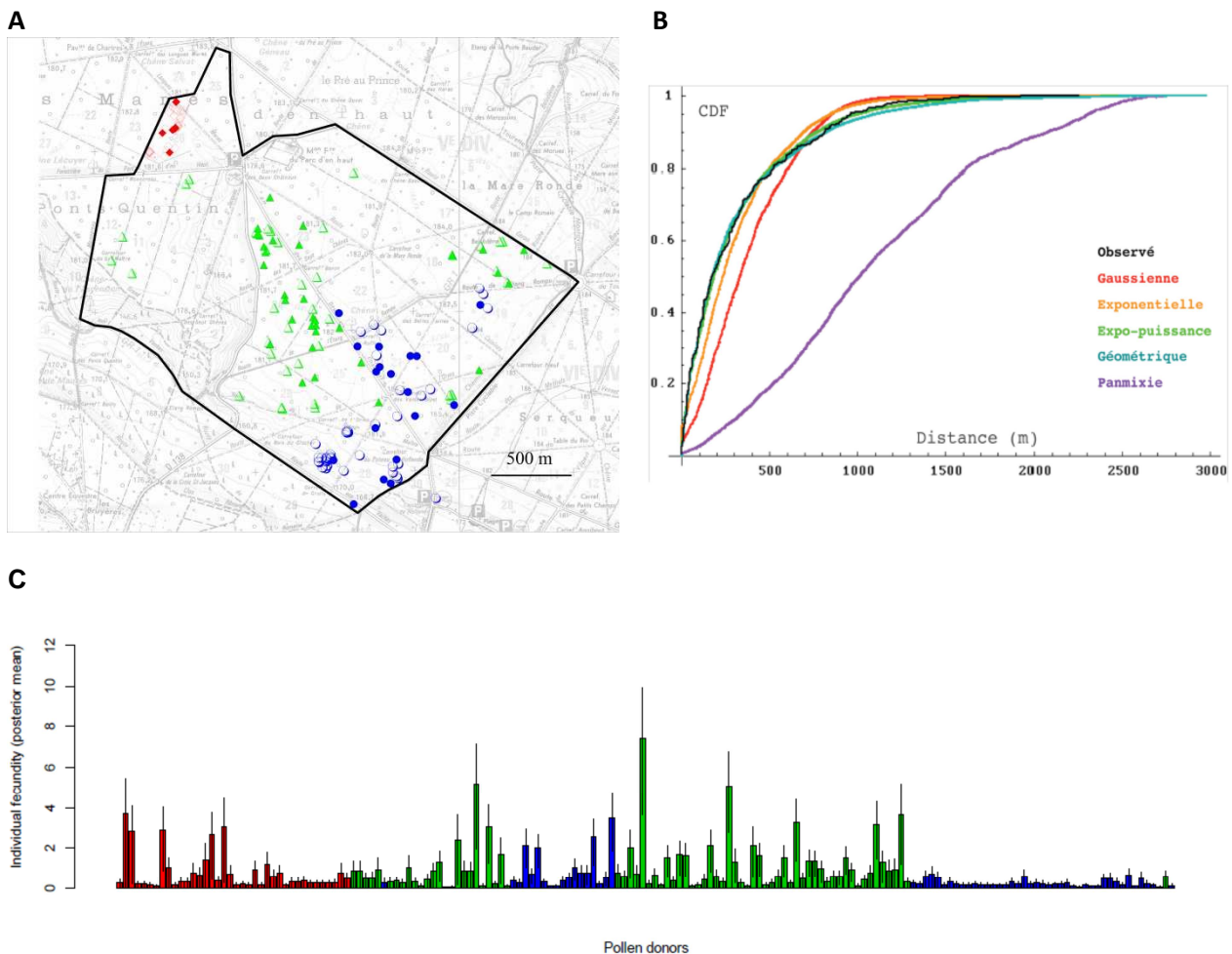
Figure 3. Dispersion du pollen d'alisier et succès reproducteur mâle [P5]

Sur un site de 470 ha, 172 adultes florifères d'Alisier torminal (*Sorbus torminalis*) ont été cartographiés et génotypés pour 6 marqueurs microsatellites (avec 6 à 24 allèles par locus). 60 arbres-mères ont été échantillonnées (figurés pleins sur **A**) et 1095 de leurs graines ont été génotypées. Le nuage pollinique de chaque mère j est modélisé par une loi d'action de masse, i.e. la proportion de pollen venant de chaque père k est donnée par :

$$\pi_{jk} = \frac{Fert_k \times f(dist_{jk})}{\sum_{Tous\ les\ p\eres\ l} Fert_l \times f(dist_{jl})} \quad (\text{eq. 1})$$

où $Fert_k$ est la fertilité du père k et f le noyau de dispersion

En utilisant un modèle statistique pour les données de marqueurs microsatellites et des estimateurs du maximum de vraisemblance, nous avons estimé la fonction de dispersion du pollen et montré une dispersion limitée dans l'espace : on retrouve beaucoup plus de faibles distances père-mère dans la distribution des distances réalisées (**B**, noir) que dans la distribution attendue sous hypothèse de panmixie (**B**, violet). Nous montrons également qu'un noyau de dispersion à queue lourde (**B**, vert, bleu) explique bien mieux les données que les noyaux gaussiens ou exponentiels souvent utilisés (**B**, rouge, orange). Finalement, en utilisant une approche bayésienne, nous avons également estimé la fertilité mâle de chaque arbre de la parcelle, corrigée de l'effet de sa position dans la parcelle relativement aux mères échantillonnées (**C**. la couleur des barres représente la zone dans laquelle se trouve l'arbre, voir figure **A**).



3. Dérive génétique et flux de gènes contemporains.

L'étude des capacités de dispersion du pollen et des graines revêt un intérêt particulier dans le contexte du CG. D'une part, la dispersion des graines est l'une des composantes du processus de migration, qui détermine la capacité des populations à suivre leur optimum bioclimatique (Nathan *et al.*, 2011).

D'autre part, le régime de reproduction au sens large (taux d'autofécondation, immigration pollinique, variances de fécondité des individus) affecte la dérive génétique et le niveau de consanguinité des descendants, et par le biais de la dépression de consanguinité, la dynamique de la régénération naturelle (Angeloni *et al.*, 2011; Charlesworth & Willis, 2009). La dispersion du pollen a aussi des impacts démographiques quand la limitation pollinique réduit le nombre de graines produites (Knight *et al.*, 2005). Enfin, la migration du pollen et des graines a aussi des impacts génétiques car les flux de gènes entre populations déterminent les patrons d'adaptation locale (Lopez *et al.*, 2008).

3.1 Estimation conjointe de la dispersion du pollen et du déséquilibre des contributions paternelles à la reproduction

C'est d'abord à l'estimation de la fonction de dispersion du pollen à partir de données de marqueurs microsatellites que je me suis intéressée pendant ma thèse, en collaboration avec E. Klein et F. Austerlitz. Nous avons développé une méthode [P6] permettant **d'estimer conjointement (1) le noyau de dispersion du pollen** (la densité de probabilité qu'un grain de pollen émis au point (0,0) aille fertiliser un ovule en position (x,y)) et (2) les **variations interindividuelles de fertilité mâle** liées à des covariables mesurées sur les arbres adultes (e.g. hauteur, diamètre, production de graine ou voisinage de l'arbre source). Le modèle de croisement dans un voisinage spatialement explicite (SEMM*) sur lequel repose cette méthode est un modèle d'action de masse décrivant la composition du nuage pollinique au-dessus de chaque point de l'espace (plus particulièrement les positions occupées par les arbres-mères). La méthode requiert le génotypage d'un échantillon de graines récoltées sur ces arbres-mères et de la totalité des pères potentiels dans une zone donnée, ainsi que la localisation spatiale de ces pères potentiels. Formellement, elle repose sur des assignations de paternité fractionnelles à partir des marqueurs moléculaires, qui entrent en jeu dans le calcul de la probabilité d'observer un descendant de génotype G_o sur une mère de génotype G_M connaissant ses voisins de génotypes $\{G_{p1}, G_{p2}, \dots, G_{pn}\}$. Par rapport aux méthodes existantes à l'époque (Adams & Birkes, 1991; Burczyk *et al.*, 2002), celle que nous avons proposée permet d'estimer précisément la forme du noyau de dispersion du pollen, et de comparer différents noyaux de dispersion. Elle permet aussi d'estimer différents paramètres du régime de reproduction au sens large (taux d'autofécondation, immigration polliniques, variances de fécondité mâle des individus). Ces différents paramètres sont estimés par maximum de vraisemblance, à partir des données génotypiques des descendants.

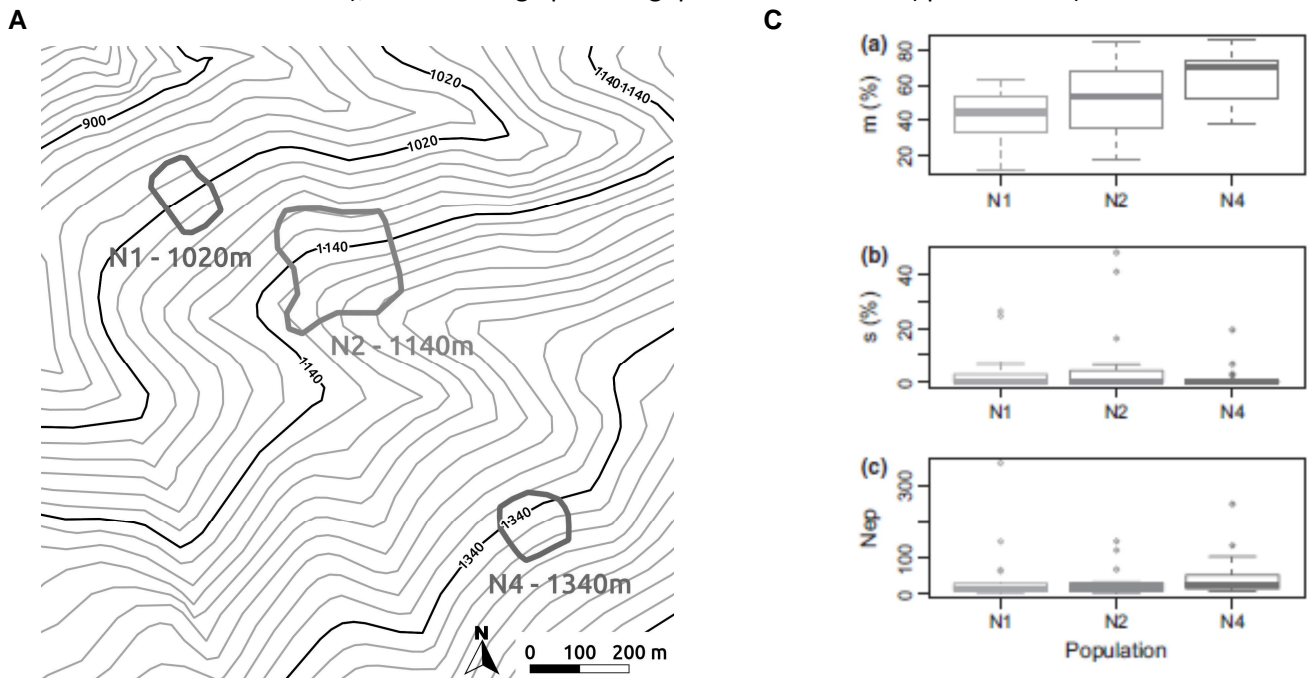
Nous avons appliqué cette méthode à l'analyse de **données d'alisier torminal** (Fig. 3), une espèce entomophile et disséminée. La faible densité de cette espèce (<1 arbre/ha) nous a permis de travailler sur un grand site d'étude (470 ha) pour un nombre modeste d'arbres adultes à génotyper (185). Cette configuration était particulièrement adéquate pour estimer précisément la forme et l'étendue de la dispersion du pollen, et a mis en évidence l'importance des flux de pollen à longue distance, avec un noyau de dispersion de forme exponentielle puissance (donc à queue lourde) et une distance moyenne de dispersion de 750 mètres.

En interaction avec la dispersion, la variation de fécondité intrinsèque mâle entre arbres est l'autre facteur majeur déterminant les succès reproducteurs mâles réalisés, et le nombre efficace de pères contribuant à la reproduction (N_{ep}^* , ou d_{ep}^*). Dans l'implémentation initiale du SEMM, la variation de fertilité

Figure 4. Dispersion du pollen de hêtre et variabilité du régime de reproduction entre population le long du gradient Nord [P21].

Dans trois populations le long du gradient Nord (N1, N2, N4 ; en rouge sur **A**), tous les hêtres adultes (N1 : 137 ; N2 : 170 et N4 : 194) ont été cartographiés et génotypés pour 13 marqueurs microsatellites. 60 arbres-mères (20 dans chaque population) ont été échantillonnés et 1378 de leurs graines ont été génotypées. Nous avons utilisé MEMMi pour estimer les taux de migration (m_i) et d'autofécondation (s_i) individuels, ainsi que le noyau de dispersion du pollen (distance moyenne de dispersion δ_p et paramètre de forme du noyau b_p), et KINDIST pour estimer le nombre de pères efficaces (N_{epi}) (tableau **B**).

Entre arbres, s varie entre 0% et 48%, m varie de 12% à 86% et N_{ep} de 2 à 364 individus (**C**). Nous avons testé les différences de régime de reproduction entre populations en tenant compte de cette variabilité inter-individuelle. La population N4 montre un plus fort taux d'immigration, un plus faible taux d'autofécondation et un nombre de pères efficaces plus élevé que les deux populations N1 et N2. Ces différences entre populations persistent lorsqu'on tient compte de l'effet de variables écologiques dans le voisinage des arbres mères, comme la densité de compétiteurs (qui agit comme une barrière pollinique, en diminuant m et accroissant s), ou le décalage phénologique avec les voisins (qui accroît m).



Population	N1	N2	N4
Distance moyenne de dispersion (δ_p)	39 [31 ; 60]	63 [37 ; 294]	35 [22 ; 232]
Paramètre de forme du noyau (b_p)	0.52 [0.38 ; 0.73]	0.27 [0.11 ; 0.51]	0.43 [0.14 ; 0.8]
Moyenne (m_i)	0.43	0.53	0.64
Moyenne (s_i)	0.03	0.06	0.02
Médiane (N_{ep_i})	12.3	15.1	29.2

mâle est appréhendée de façon indirecte, via l'estimation des gradients de sélection, i.e. du (ou des) paramètres de la relation entre chaque covariable explicative et la fécondité mâle. Dans le cas de l'alisier torminal, les 3 covariables mesurées (le diamètre, la floribondité et le statut social) ont un effet significatif sur la fécondité mâle et se traduisent par une réduction de 50% de la densité efficace de pères (d_{ep}) par rapport à la densité observée. En outre, la dispersion limitée dans l'espace du pollen d'une part et la variation de fécondité mâle entre arbres d'autre part contribuent dans des proportions similaires à la variation des succès reproducteurs réalisés [P6].

Estimer les variations de fertilités mâles à partir de la mesure de quelques traits qui la déterminent pose néanmoins divers problèmes (relation traits-fertilité, interaction entre traits, impacts des traits majeurs non mesurés). Par la suite, nous avons étendu la méthode à **l'estimation des fertilités mâles individuelles** simultanément avec le noyau de dispersion du pollen ([P9], [P14]), et indépendamment des covariables explicatives mesurées sur les adultes. Pour cela, les fertilités mâles individuelles relatives sont modélisées comme un effet aléatoire affectant les contributions de chaque male au nuage pollinique. Cette méthode repose sur une approche Bayésienne, bien adaptée à la nature hiérarchique du modèle de fécondité. Elle a été implémentée dans le logiciel MEMM* (Mixed-Effect Mating Model, [P14]).

3.2 Variation du régime de reproduction le long du gradient altitudinal Ventoux

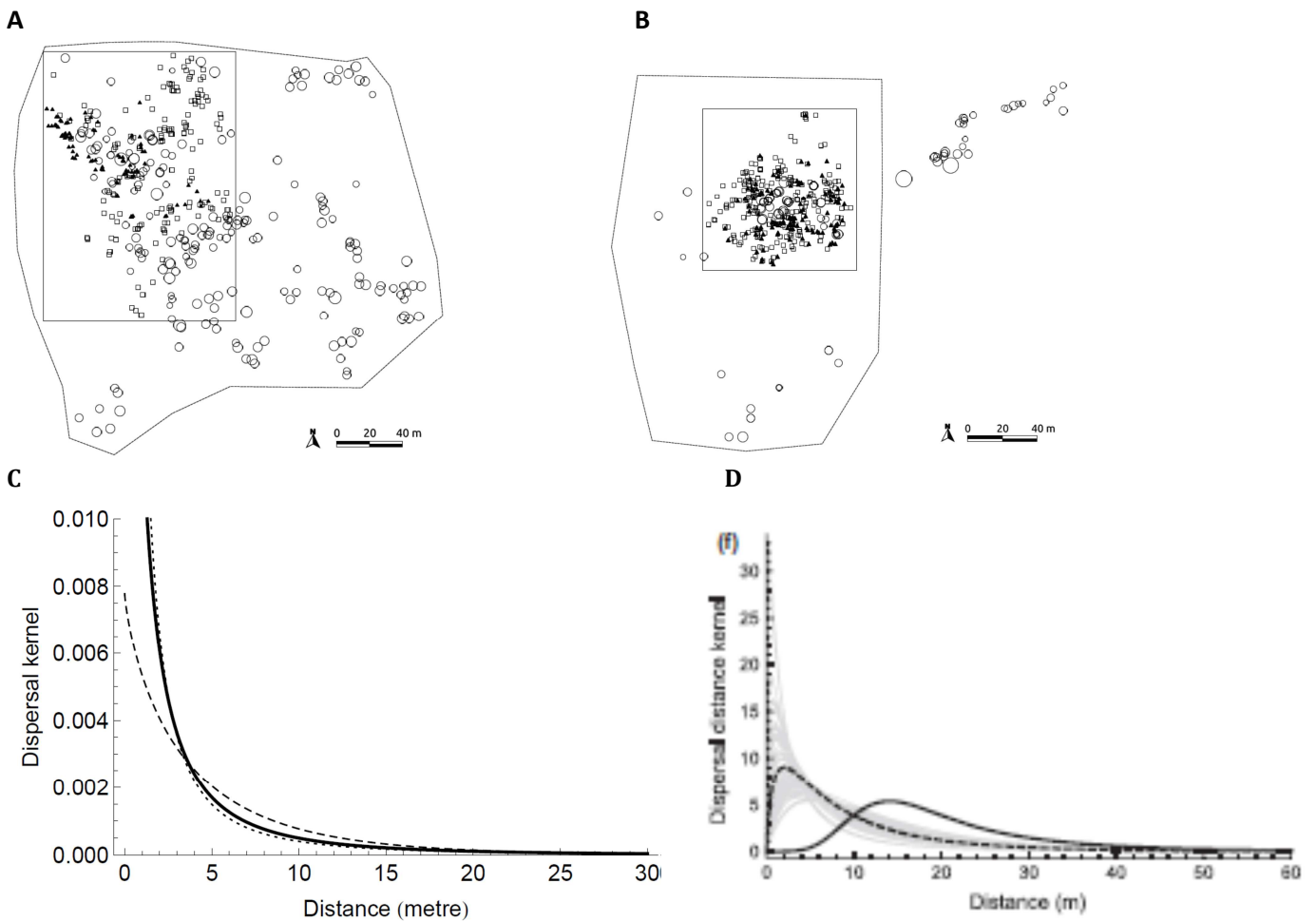
Un autre verrou de l'approche proposée dans [P6] est que le noyau de dispersion du pollen, et les paramètres du régime de reproduction (taux d'autofécondation, immigration pollinique) sont supposés identiques pour tous les individus de la population. Dans le cadre du Master 2 de J. Gaüzère nous avons étendu la méthode à l'estimation des **taux individuels de migration pollinique (m_i) et d'autofécondation (s_i)**, conjointement avec le noyau de dispersion du pollen [P21]. Nous avons utilisé cette approche (appelée MEMMi) pour caractériser la dispersion du pollen et la variation du régime de reproduction le long du gradient altitudinal de hêtres sur le Nord du Ventoux (Fig. 4). Nous avons tout d'abord montré que le noyau de dispersion du pollen (modélisé par une exponentielle puissance) ne varie pas significativement entre populations et correspond à une distance moyenne de dispersion ($\delta_p = 45$ m en moyenne) plus faible que celle observée chez l'alisier, et que celles rapportées pour d'autres espèces anémophiles (Ashley, 2010). Néanmoins, la queue plus lourde qu'une exponentielle ($b_p = 0.40$ en moyenne) indique une capacité de dispersion à longue distance non négligeable.

Par ailleurs, la comparaison des taux de migration pollinique entre populations met en évidence un effet majeur de la phénologie reproductive sur l'intensité et le sens des flux de pollen le long du gradient. La population N4 à haute altitude présente un taux de migration plus fort ($m_{N4} = 64\%$) que les populations de basses altitudes ($m_{N1} = 43\%$, $m_{N2} = 53\%$). Ces variations s'expliquent par la combinaison de deux phénomènes liés à la phénologie. Premièrement, les populations de basse altitude fleurissent plus tôt que celle de haute altitude car le débourrement* (végétatif et reproducteur) est principalement déterminé par la somme des températures ; ainsi, Davi *et al.* (2011) rapportent un décalage de 1.8 jours pour 100 m pour la date de débourrement. Deuxièmement, les fleurs femelles du Hêtre sont réceptives en moyenne 5 jours avant l'émission de pollen par les anthères (un phénomène appelé protogynie, Merzeau *et al.*, 1994). Ainsi, la protogynie induit mécaniquement un flux de gènes directionnel des populations de basses altitudes vers les populations de haute altitude le long d'un gradient local, et pourrait favoriser la réponse adaptative en injectant à haute altitudes des gènes pré-adaptés à des températures plus chaudes.

Figure 5. Séparer les effets de la dispersion des graines de celui de la mortalité densité-dépendante à partir de semis recrutés.

Dans deux populations (**A** :N2, **B** :Contrat), les hêtres adultes (figurés vides sur **A** et **B**) ont été génotypés pour 10 marqueurs microsatellites en 2008. Nous avons aussi génotypé sur chaque site une cohorte de **jeunes semis** âgés de moins de 4 ans en 2008 (N2 : 110 et Contrat : 131) et une cohorte de **semis âgés** de 4 à 40 ans (N2 : 131 et Contrat : 215). Nous avons d'abord utilisé le SEMM pour estimer pour chaque cohorte le **noyau de dispersion primaire des graines**, qui intègre seulement le mouvement des graines pendant la dispersion [P22]. Sur le site N2, ces noyaux diffèrent significativement entre cohortes (**C**) : les jeunes semis (pointillés longs sur **C**) montrent une distance de dispersion plus faible ($\delta_{prim}=11.87$ m) que les semis âgés ($\delta_{prim}=21.63$ m, pointillés courts sur **C**). Ces résultats suggèrent que le noyau de dispersion peut varier entre année sur un même site, et/ou que le noyau de dispersion cumulé sur plusieurs années de recrutement (~35 pour les semis âgés versus seulement 4 pour les jeunes semis) reflète plus les années de dispersion à longue distance que les autres.

Nous avons ensuite utilisé des analyses de parenté pour estimer la distance de **dispersion efficace** des graines (δ_{eff}), qui intègre, en plus de la dispersion primaire, **les processus post-dispersion de germination et de mortalité**. Sur les deux sites, la distance de dispersion efficace des graines est plus faible pour les jeunes semis que pour les semis âgés : en N2, δ_{eff} augmente de ~33m à 48m ; sur le Contrat, δ_{eff} augmente de ~23 m à 33 m. Sur le Contrat, où δ_{prim} ne diffère pas entre semis jeune et âgés, cette variation de δ_{eff} entre cohortes reflète donc l'effet des processus de mortalité pendant le recrutement. Une augmentation de δ_{eff} au cours du recrutement est notamment attendue sous l'hypothèse de Janzen-Connell : quand le noyau de dispersion primaire (en pointillé sur **D**) conduit à une densité de graine maximale sous l'arbre mère, si la survie des graines est maximale à une distance d_{max} de l'arbre mère, alors la combinaison des fonctions de densité et de survie résulte dans un pic de semis recrutés à une distance $\sim d_{max}$ de l'arbre-mère, et fait que le noyau efficace (D, trait plein) diffère du noyau primaire .



Nos résultats dépendent notamment de l'hypothèse du calage des phénologies végétative et reproductive, qui repose sur le fait que l'ouverture des bourgeons et la mise en place des organes reproducteurs est quasiment synchrone chez le Hêtre (F. Jean, O. Gilg, pers. obs). Néanmoins, il serait intéressant de mieux caractériser ce calage ainsi que la durée des stades effectifs d'émission et de réception du pollen.

3.3 Estimation des noyaux de dispersion du pollen et des graines et des variations du succès reproducteur mâle et femelle à partir de semis installés

Avec E Klein, nous avons généralisé le SEMM à l'estimation simultanée des noyaux de dispersion du pollen et des graines et de la variance du succès reproducteur mâle et femelle à partir de données génétiques issues de semis recrutés et de leurs parents potentiels [P10]. Nous l'avons utilisé pour caractériser la dispersion des graines de Hêtre dans le cadre du Master 2 d'Aurore Bontemps, à partir de semis recrutés dont l'âge estimé variait entre 1 et 40 ans ([P12], [P19], Fig. 5). Nous avons montré que la dispersion des graines de Hêtre se fait majoritairement à courte distance, avec une distance moyenne de dispersion δ_s entre 17 et 19.5 m (deux populations). Néanmoins, les capacités de dispersion des graines à longue distance sont non négligeables, avec un noyau de dispersion (modélisé par une exponentielle puissance) à queue lourde pour les deux populations ($b_s \sim 0.31$). En outre, les estimateurs de flux de gènes contemporains (basés sur le SEMM) et historiques (basés sur la structure génétique spatiale et le modèle d'isolement par la distance) sont du même ordre de grandeur [P12]. Cette convergence suggère que la distance de dispersion efficace des gènes est relativement stable à l'échelle de quelques générations, même si nous avons aussi mis en évidence une variabilité inter-annuelle des processus de dispersion des graines et du pollen (Fig. 5). Cette stabilité de la dispersion efficace cumulée sur plusieurs événements de reproduction est par ailleurs cohérente avec la faible variabilité des noyaux de dispersion du pollen et des graines que nous avons observée chez le Hêtre à l'échelle Européenne, en utilisant le SEMM dans 7 peuplements différents couvrant l'aire de distribution du Hêtre en Europe [C22]. Cette stabilité suggère que les contraintes physiologiques sur la structure des organes reproducteurs déterminent plus les capacités de dispersion primaire que d'autres facteurs environnementaux (la structure des peuplements, le vent) qui peuvent varier entre sites ou entre années.

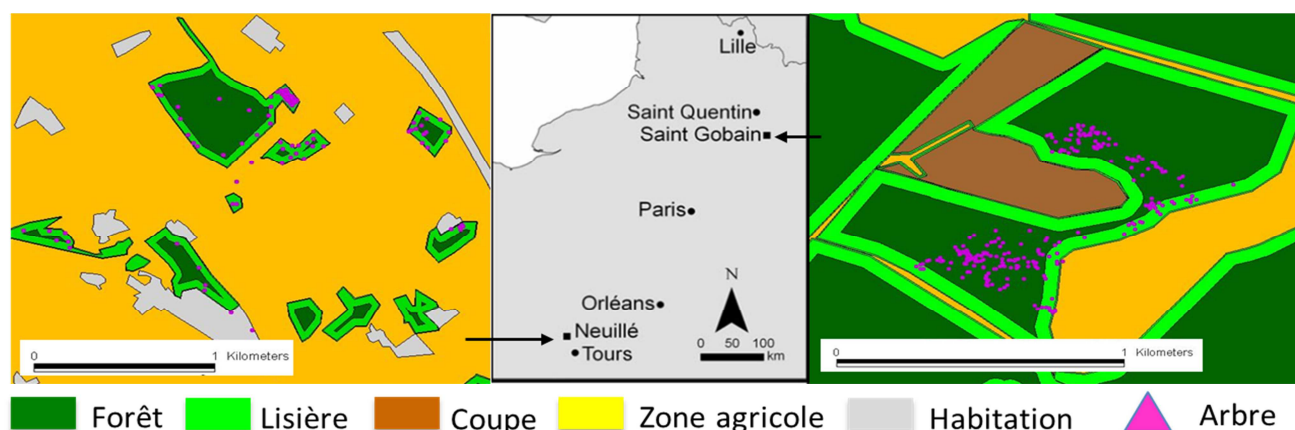
Une caractéristique contre-intuitive du SEMM utilisé dans ces études est que les paramètres de dispersion des graines sont inférés à partir de semis recrutés, ayant donc survécu depuis leur germination. Il était donc légitime de se demander dans quelle mesure le noyau de dispersion estimé intègre l'effet des processus écologiques post-dispersion. En particulier, une idée communément admise dans la littérature est que la comparaison des noyaux de dispersion estimés à partir de graines d'une part et de semis recrutés d'autre part permet de mesurer l'effet de la mortalité post-dispersion. Une telle comparaison permet de capturer par exemple la signature des processus de mortalité densité-dépendante de type Janzen-Connell, qui tendent à augmenter la distance efficace de dispersion mère-descendant au cours du recrutement (Augsburger, 1983). Nous avons montré [P22] que cette idée est vraie pour toutes les méthodes basées sur des modèles qui utilisent des **nombre**s de graines ou de semis issus de chaque géniteur comptés en divers points de l'espace pour estimer le noyau de dispersion des graines ; c'est le cas des méthodes démographiques de modélisation inverse (Ribbens *et al.*, 1994), ou des méthodes génétiques comme le GSM* (Jones *et al.*, 2005). Ces méthodes estiment le noyau de dispersion de graine **efficace**, qui intègre l'effet des processus de mortalité post-dispersion.

Figure 6. Utiliser les flux de pollen efficaces pour comprendre les trajectoires des pollinisateurs et la perméabilité des habitats dans un paysage hétérogène [P23]

Cette étude a été conduite dans deux populations de merisier (*Prunus avium*) : Saint-Gobain, une population en forêt peu fragmentée (A, droite) et Neuillé dans un paysage agricole fragmenté (A, gauche). En 2002 (à Neuillé et Saint-Gobain) et en 2003 (St Gobain seulement) des descendance maternelles ont été récoltées et génotypées (avec les arbres adultes, voir Fig. 8). Les flux de pollen ont été caractérisés avec le SEMM, avec une approche originale consistant à incorporer, à la place de la distance en ligne droite entre deux points A et B du paysage (d dans eq 1, Fig. 3), trois types de modèles redéfinissant la notion de distance pour prendre en compte l'hétérogénéité du paysage et la perméabilité différentielle des habitats le composant. Le modèle de « ligne droite pondérée » considère les perméabilités des différents habitats rencontrés sur la ligne droite reliant les deux points (Schurr *et al.*, 2008) ; le modèle de « chemin de moindre coût » cherche le chemin A-B qui minimise le coût de transport ; le modèle de « circuit » (McRae & Beier, 2007) intègre les coûts sur tous les chemins possibles entre A et B. Nous avons comparé les performances des différents modèles de distance sur la base de l'AIC (B).

Nos résultats montrent que les modèles de distance en ligne droite (pondérée ou non) sont plus performants que les chemins de moindre coût ou les modèles de circuit (B). Dans certains cas, la plus grande performance du modèle de ligne droite pondérée montre que les différents habitats et leur arrangement spatial affecte la trajectoire des pollinisateurs. Nos résultats suggèrent que les paysages dominés par un seul habitat sont plus souvent traversés par des trajectoires en ligne droite simple. Un aspect méthodologique majeur de notre approche est qu'elle permet d'estimer la résistance (l'inverse de la perméabilité) des différents habitats du paysage (B) simultanément avec les flux de gènes réalisés (et donc sans a priori sur ces valeurs). Enfin, les résistances relatives des différents habitats varient entre sites et entre années.

A.



B. Comparaison des AIC des différents modèles de distance incorporés dans le SEMM.

Site	Ligne droite	Ligne droite pondérée	Chemin de moindre coût	Circuit
St-Gobain 2002	-23766.8*	-23766.0*	-24135.9	-24047.2
St-Gobain 2003	-21601.4*	-21605	-21605.5*	-21643.9
Neuillé	-43349	-43333.2*	-43354.6	-43470.8

C. Valeur de résistance des différents éléments du paysage (et intervalle de confiance) sur chaque site.

Site	Habitat				
	Forêt	Lisière	Coupe	Zone Agricole	Habitation
St-Gobain 2002	1	1.03 (0.25, 4.20)	0.00 (0.00, 0.55)	5.27 (0.53, 52.2)	
St-Gobain 2003	1	0.41 (0.04, 4.63)	0.42 (0.03, 6.22)	0.93 (0.11, 8.21)	
Neuillé	1	0.46 (0.09, 2.49)	0.11 (0.01, 1.27)	2.11 (0.19, 23.5)	

En revanche, d'autres méthodes utilisent des **fréquences** de graines ou de semis issus de chaque géniteur ; c'est le cas du SEMM* ou du CSM* proposé par Robledo-Arnuncio *et al.* (2006). Nous avons montré que ces méthodes estiment toujours le noyau de dispersion de graine **primaire**, indépendamment des processus de mortalité post-dispersion, même quand elles sont appliquées sur des semis ayant subi ces processus démographiques. Cette propriété est vraie tant que les processus de mortalité affectent la densité de semis indépendamment de leur génotype. Ces propriétés des différentes méthodes suggèrent de nouvelles pistes pour séparer les effets de la dispersion des graines de celui de la mortalité densité-dépendante à partir de l'étude de semis recrutés, que nous avons exploré dans le cas du Hêtre (Fig. 5). Nos résultats suggèrent un effet de la mortalité type Janzen-Connell qui tend à augmenter modestement la distance de dispersion efficace au cours du recrutement. Ces résultats ont fait l'objet d'un article sur le portail national INRA (canal chercheurs) [P34].

3.4 Effet de l'hétérogénéité de l'environnement sur la dispersion du pollen et des graines

Comprendre l'impact du paysage sur les processus écologiques assurant la connectivité des populations est devenu un enjeu des politiques de conservation et de gestion des milieux naturels. Les flux de gènes sont considérés comme un processus majeur de la connectivité, du fait de leur rôle dans la persistance des petites populations, ou dans l'expansion de variants adaptatifs favorables dans un environnement changeant. La prise en compte de l'hétérogénéité du paysage et de la distribution précise de ses éléments sur les flux de gènes est au cœur de la génétique du paysage, une discipline récente combinant des outils d'analyse statistique spatiale, de génétique des populations et d'écologie du paysage (Manel *et al.*, 2003; Storfer *et al.*, 2006). De nombreuses études récentes soulignent l'importance de considérer l'effet de l'occupation des sols sur les trajectoires de dispersion, en particulier pour les animaux (Coulon *et al.*, 2006). Mais les approches de génétique du paysage actuelles sont restreintes à l'étude de flux de gènes historiques, travaillant sur la classification d'individus en populations panmictiques, la structure génétique perceptible dans les F_{ST} entre populations, ou les patrons d'IBD mesurables à partir des autocorrélations génétiques spatiales.

J'ai abordé la question de la prise en compte de l'hétérogénéité du paysage dans l'estimation des flux de gènes instantanés (par le SEMM ou d'autres méthodes), et de son impact sur des vitesses de colonisation d'espaces favorables en collaboration avec T. Lander, E. Klein et T. Boivin. Dans le cadre du post-doctorat de T. Lander, nous avons notamment adapté des approches de génétique du paysage à l'estimation des flux de gènes instantanés, en particulier pour ce qui concerne la dispersion du pollen [P23] (Fig. 6) et des insectes [P33] dans un paysage hétérogène. Dans le cadre d'une collaboration avec C. Garcia, nous nous intéressons aussi à l'effet de l'hétérogénéité du paysage sur l'estimation de la dispersion des graines assistée par les frugivores, et sur la mise en place de structure génétique spatiale dans les populations d'arbres [C27].

3.5 Conclusion

Mes différents travaux ont permis de caractériser les flux de gènes contemporains, le régime de reproduction et la dérive génétique dans différentes populations d'arbres, en particulier les populations de hêtres sur le Ventoux (Encadré 5). Je synthétise ici brièvement ces résultats, utiles pour comprendre les patrons de différenciation génétique présentés dans les paragraphes suivants. Tout d'abord, la dispersion des graines et du pollen de Hêtre se fait préférentiellement à courte distance (en moyenne : $\delta_p \sim 45$ m, $\delta_s \sim 18$ m). Concernant les capacités de dispersion du pollen, ces distances sont du même ordre de grandeur que celles estimées chez d'autres Fagacées anémophiles (Ashley, 2010). La distance de dispersion des graines apparaît en particulier limitée en regard de la vitesse de déplacement des températures le long du gradient

Encadré 5. Synthèse sur les estimations des capacités de dispersion et de la dérive dans les populations de hêtre du gradient Nord.

Le tableau synthétise les estimations des capacités de dispersion par pollen et par graine et des variances de fécondité mâles et femelles estimées pour le hêtre dans les 3 populations N1, N2 et N4 le long du gradient Nord du Mont Ventoux (Fig.4A). Les variables estimées sont le taux d'autofécondation (s), les taux de migration par pollen et par graine (m_p et m_s), les distances moyennes de dispersion par pollen et par graine (δ_p et δ_s) et le paramètres de forme du noyau (b_p et b_s), ainsi que les rapports d_e/d_{obs} empirique (calculé à partir des variances de fécondité dans la population) ou théorique (calculé d'après le paramètre de la distribution des fécondités, ici une loi Gamma). Ces deux ratio mesurent la force de la dérive génétique due aux variations de fertilité entre arbres reproducteurs ; il faut noter qu'ils ne mesurent pas la variance des succès reproducteurs réalisés (après dispersion du pollen ou des graines). La variance axiale totale de dispersion des gènes entre parents et descendants (σ_T) est calculée à partir de δ_p, δ_s, b_p et b_s selon l'équation 10 dans [P4]. Les noyaux de dispersion ont été modélisés avec une fonction exponentielle puissance. Ces résultats ont été obtenues avec la méthode Bayésienne et le modèle mixte incluant les fécondités comme un effet aléatoire. Pour les populations N1 et N4, nous avons utilisé les descendance récoltées en 2009 (cf Fig. 4) ou les semis recrutés en 2010, les deux résultant du même événement de dispersion. Pour la population N2, nous avons utilisé des descendance récoltées en 2009 ou des semis recrutés sur plusieurs années jusqu'à 2008.

Population	N1	N2	N4
<i>Descendances maternelles</i>			
δ_p (m)	49.9 [34 ; 157]	71 [40 ; 343]	35 [22 ; 232]
b_p	0.38 [0.18 ; 0.60]	0.23 [0.10 ; 0.45]	0.43 [0.14 ; 0.8]
$d_{obs}/d_{eP} \text{ ♂ empirique}$	2.9 [2.4 ; 3.6]	3.6 [2.7 ; 5.1]	6.5 [5.2 ; 8.4]
$d_{obs}/d_{eP} \text{ ♂ théorique}$	2 [1.4 ; 2.9]	2.3 [1.5 ; 3.7]	3.8 [2.4 ; 6]
m_p	0.43	0.53	0.64
s	0.03	0.06	0.02
<i>Semis recrutés</i>			
δ_p (m)	28 [24 ; 36]	413 [33 ; 6044]	570 [42 ; 6828]
b_p	1.5 [0.83 ; 2.8]	0.13 [0.1 ; 0.51]	0.13 [0.1 ; 0.34]
$d_{obs}/d_{eP} \text{ ♂ empirique}$	3.1 [2 ; 5]	5.6 [3.2 ; 16]	7.6 [5 ; 14.2]
$d_{obs}/d_{eP} \text{ ♂ théorique}$	2.3 [1 ; 4.8]	2.8 [1 ; 6.7]	7.9 [4.3 ; 14]
m_p	0.52 [0.45 ; 0.59]	0.62 [0.54 ; 0.7]	0.61 [0.54 ; 0.67]
s	0.005 [$2 \cdot 10^{-3}$, 0.02]	0.006 [$3 \cdot 10^{-4}$, 0.27]	0.011 [$2 \cdot 10^{-3}$, 0.03]
δ_s (m)	16 [16 ; 31]	21 [16 ; 28]	17 [15 ; 20]
b_s	0.67 [0.41 ; 0.98]	0.53 [0.47 ; 0.71]	1.2 [0.8 ; 1.6]
$d_{obs}/d_{eS} \text{ ♀ empirique}$	7.2 [5.4 ; 10.2]	9.8 [6 ; 24]	10.2 [7.2 ; 14.6]
$d_{obs}/d_{eS} \text{ ♀ théorique}$	6.9 [4.2 ; 11]	7.9 [4.3 ; 15]	9.1 [5.6 ; 15]
m_s	0.11 [0.1 ; 0.15]	0.25 [0.2 ; 0.31]	0.11 [0.1 ; 0.13]
σ_T (m)	48.3	92.3	43.0

altitudinal (estimé à 10 m/an, (Amm, 2011)). Néanmoins, les évènements rares de dispersion à longue distance ne sont négligeables ni pour le pollen, ni pour les graines.

Le régime de reproduction est majoritairement allogame, et la variation du taux d'autofécondation estimé au stade graine ($s \sim 3.8\%$) ou semis recrutés ($s \sim 0.7\%$) suggère une purge des individus autofécondés.

L'approche contemporaine permet de caractériser l'intensité de la dérive génétique due à la variance interindividuelle des fertilités males/femelles intrinsèques (avant dispersion du pollen/des graines) ou des succès reproducteurs réalisés (après dispersion). Pour cela, la méthode Bayésienne MEMM estime le rapport de la densité observée de reproducteurs à la densité efficace (d_{obs}/d_e) : un rapport proche de 1 traduit que les fertilités intrinsèques sont équilibrées. L'encadré 5 synthétise les estimations du rapport d_{obs}/d_e (qui varient entre 2 et 10) obtenues dans les trois populations de hêtres du versant Nord avec la méthode MEMM appliqués respectivement aux graines et aux semis. Nos résultats suggèrent que la variance des contributions augmente avec la densité de la population (population N4 plus dense que N1 et N2), et que la variance des contributions femelles à la reproduction est plus forte que celle des contributions mâles. Ces résultats peuvent être comparés à ceux issus de l'approche d'inférence démographique par ABC [P17], qui a permis d'estimer une taille efficace historique (sur ~ 3 générations) de $N_{e-hist} = 1820$ individus (avec un large IC de [197 ; 20400]), pour l'ensemble de la hêtraie sur le côté Ouest du versant Nord (couvrant une surface de 572 ha et incluant les trois populations N1, N2 et N4). En considérant une densité moyenne observée de 250 arbres /ha, ces valeurs de N_{e-hist} correspondent à un ratio $d_{obs}/d_e = 79$ (IC = [7 ; 726]). **Les estimations contemporaines tendent donc à révéler une intensité de la dérive plus faible que les estimations historiques.** En considérant les densités de hêtres et la surface de la zone du Ventoux qui nous intéresse, la taille efficace de population contemporaine serait entre $N_{e-contemp} = 15000$ et 70000 individus (pour d_{obs}/d_e entre 2 et 10). Cette différence entre N_{e-hist} et $N_{e-contemp}$ est cohérente avec l'expansion démographique de la hêtraie sur les 3 dernières générations. Néanmoins, on ne peut pas exclure que ces différences soient aussi dues en partie aux différentes méthodes utilisées. D'une part, N_e est notoirement sensible à la mesure génétique utilisée pour l'estimer (H_e et F_{ST} avec les approches historiques dans l'ABC et les variances de fertilité intrinsèques dans MEMM). Entre outre, les estimations contemporaines issues de MEMM ne tiennent pas compte de la variance des succès reproducteurs réalisés (après dispersion)

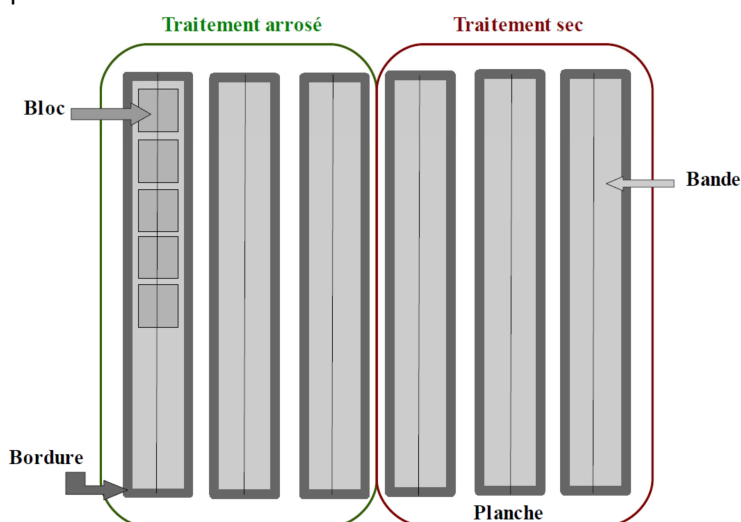
Ces méthodes que j'ai contribué à développer pour mieux caractériser les flux de gènes contemporains et la dérive génétique dans les populations d'arbres ont un aussi intérêt plus large pour les populations de plantes (Devaux *et al.*, 2007; Dornier & Cheptou, 2013; Fénart *et al.*, 2007; Llaurens *et al.*, 2008). En effet, ces méthodes ouvrent de nouvelles perspectives pour caractériser des processus écologiques majeurs (dispersion, sélection, voir paragraphe 4.3c) de la dynamique des populations. Dans mes travaux, c'est naturellement l'exploration de ces processus écologiques qui me passionne le plus. J'ai eu la chance de trouver en E. Klein, lui-même plus intéressé par les aspects de méthodologie statistique d'estimation, un biostatisticien particulièrement sensible à ces questions d'écologie. Notre collaboration atteste de la richesse de la confrontation de ces centres d'intérêt ([P4,6,7,9,10,12,13,14,16,18,19,20,22,24]. L'exemple présenté sur la figure 5 en est une bonne illustration ; la question de départ portait sur la comparaison des noyaux de dispersion de graines estimés à différentes étapes du recrutement [P19], et elle nous a conduits à explorer les propriétés générales des méthodes d'estimation des noyaux de dispersion basées sur des modèles [P22].

Figure 7 : Description de la plantation comparative de descendance de Hêtre

En automne 2009, 60 descendance maternelles issues de croisements libres ont été récoltées sur trois placettes (N1, N2 et N4) du versant Nord du Mont Ventoux (Fig. 4A). Sur 20 arbres-mère par placette, l'objectif était d'obtenir 100 graines par arbre-mère. En Mai 2010, les 5457 semis ayant germé ont été placés dans un dispositif en blocs complets randomisés à la pépinière d'état d'Aix les Milles. Ce test est divisé en 2 modalités de stress hydrique (A) : la modalité « arrosée » correspond à une absence de stress hydrique (arrosage quotidien pour maintenir le point de flétrissement, pf, à 1) ; dans la modalité « stressée », les plants sont amenés à pf 2.5 puis arrosés à nouveau (point de flétrissement permanent = 4.2). Les effets « bordure » ont été supprimés par l'installation de semis « neutres » au bord de chaque planche. Les semis ont été randomisés au sein de 50 blocs/modalité. Un bloc est une unité constituée de deux individus par familles (60x2 individus par bloc).

Un sous-échantillon des semis (~1800) ont été génotypés pour 13 marqueurs microsatellites. Différents traits fonctionnels et traits de performance ont été mesurés sur ce dispositif (B), dans le cadre de la thèse Julie Gaüzère et avec l'aide du personnel de l'ex pépinière d'Aix-les-Milles.

A. Schéma du dispositif



B. Récapitulatif des traits mesurés sur les semis en pépinière entre 2010 et 2012.

Type de trait	Trait	Date	Échantillonnage	Effectifs	
Performance	Accroissement en Hauteur/Diamètre	septembre-10	Tout le dispositif	5457	
		mai-11	Tout le dispositif	5457	
		novembre-12	Tout le dispositif	4692	
Fonctionnel (Phénologie)	Débourrement végétatif	avril-11	Tout le dispositif	5457	
		avril-12	Tout le dispositif	2333	
		novembre-11	Modalité arrosée	2413	
	Durée végétation	novembre-11	Modalité arrosée	2413	
Fonctionnel (Morphologie)	Surface foliaire	septembre-11	Tout le dispositif	4815	
		Masse sèche foliaire	janvier-12	Tout le dispositif	4815
		LMA [§]	janvier-12	Tout le dispositif	4815
Fonctionnel (Physiologie)	$\delta^{13}C^*$	février-14	Modalité arrosée	1347	
		Teneur en azote	février-14	Modalité arrosée	1347
		Teneur en carbone	février-14	Modalité arrosée	1347

[§] Masse surfacique foliaire = rapport de la masse foliaire sèche sur la surface foliaire

* proxy de l'efficacité d'utilisation de l'eau

4. Réponse à la sélection contemporaine

La réponse d'un trait à la sélection naturelle dépend de façon générale de la variance génétique additive de ce trait (V_A) et de son héritabilité (h^2), du gradient de sélection (la covariance génétique additive entre ce trait et la fitness), et des interactions avec les autres traits affectant la fitness (Falconer, 1960).

Pour estimer V_A et h^2 l'approche classique consiste à mesurer le(s) trait(s) d'intérêt dans des groupes d'individus dont le niveau d'apparement est connu (par exemple, des familles de demi-frères) placés en environnement contrôlé (plantation comparative, exemple sur la Fig. 7). Les dernières années ont ainsi vu croître un engouement pour les méthodes permettant soit de reconstruire a posteriori les relations d'apparement (i.e. les pédigrées) dans les populations naturelles, soit de s'affranchir de la nécessité de connaître ces pédigrées (en mesurant simplement les corrélations génétiques entre individus avec des marqueurs génétiques), pour ensuite utiliser ces informations (pédigrées ou corrélation génétiques) pour estimer V_A et h^2 .

Pour l'estimation des gradients de sélection, Lande & Arnold (1983) ont introduit un cadre formel de génétique quantitative décrivant l'évolution de plusieurs traits affectant simultanément la fitness, et développé une méthode générale d'estimation des gradients de sélection (directionnels, stabilisant/disruptifs et corrélés). Comme cette méthode ne nécessite « que » de mesurer *in situ* les traits potentiellement adaptatifs d'intérêt et les composantes de la fitness, elle a largement été utilisée et permis de caractériser l'importance respective de la sélection directionnelle et stabilisante chez un ensemble d'organismes (Kingsolver *et al.*, 2001). Néanmoins, des limitations ont rapidement été identifiées : tout d'abord, chez des organismes à long cycle de vie, les composantes de la fitness « totale » (cumulée sur tout le cycle de vie) sont difficilement accessibles. Plus généralement, l'approche de Lande & Arnold (1983) peut surestimer l'intensité de la sélection quand les traits adaptatifs d'intérêt et les composantes de la fitness sont simultanément affectés par l'environnement (Rausher, 1992).

Les recherches que j'ai développées ont utilisé ces approches classiques d'estimation des composantes de la réponse à la sélection, en explorant leur biais dans l'objectif de les minimiser.

4.1 Méthodologie d'estimation de l'héritabilité à partir de famille maternelles

Dans le cadre de la thèse de J. Gaüzere co-encadrée par E. Klein, nous nous sommes intéressés à la **méthodologie d'estimation de V_A et h^2 à partir de descendances maternelles en plantation comparative**. Dans ce type d'expérimentation, l'estimation de l'héritabilité repose généralement sur un modèle « famille » reliant la variance génétique additive (V_A) à la variance inter-famille (V_F), sous l'hypothèse classique que tous les descendants issus d'une même mère sont demi-frères (apparement génétique intra-famille $\rho_{\text{intra}}=0.25$) alors que ceux issus de mères différentes sont non apparentés (apparement génétique inter-famille $\rho_{\text{inter}}=0$). Dans ce modèle, $V_A=V_F \times 1/\rho_{\text{intra}}=4V_F$, et $h^2=V_A/V_p$. Or, comme illustré dans le paragraphe 3, **le régime de reproduction des arbres en général peut induire des écarts à ces hypothèses**. En particulier, la variance des succès reproducteurs mâles, et la différenciation spatiale ou temporelle des nuages polliniques peuvent conduire à surestimer l'héritabilité (par exemple si $\rho_{\text{intra}}>0.25$) ou à la sous-estimer (si $\rho_{\text{inter}}>0$) [P21].

Par ailleurs, d'autres modèles comme le modèle animal offrent la possibilité d'intégrer dans l'estimation des paramètres de génétique quantitative l'information détaillée sur le pédigrée. Pour le cas de descendances en famille, le modèle animal peut être utilisé pour prendre en compte le pédigrée paternel, reconstruit par exemple via des analyses de paternité.

Figure 8. Améliorer l'estimation de l'héritabilité à partir de dispositifs de familles maternelles par l'utilisation de l'information partielle sur les pédigrées ou les apparentements [P32]

Nous avons utilisé une approche de simulations pour évaluer le biais et la précision de l'estimation de h^2 dans des dispositifs de familles maternelles pour lesquels il existe une information partielle sur le pédigrée paternel des descendants. Nous avons comparé deux grands types de méthodes :

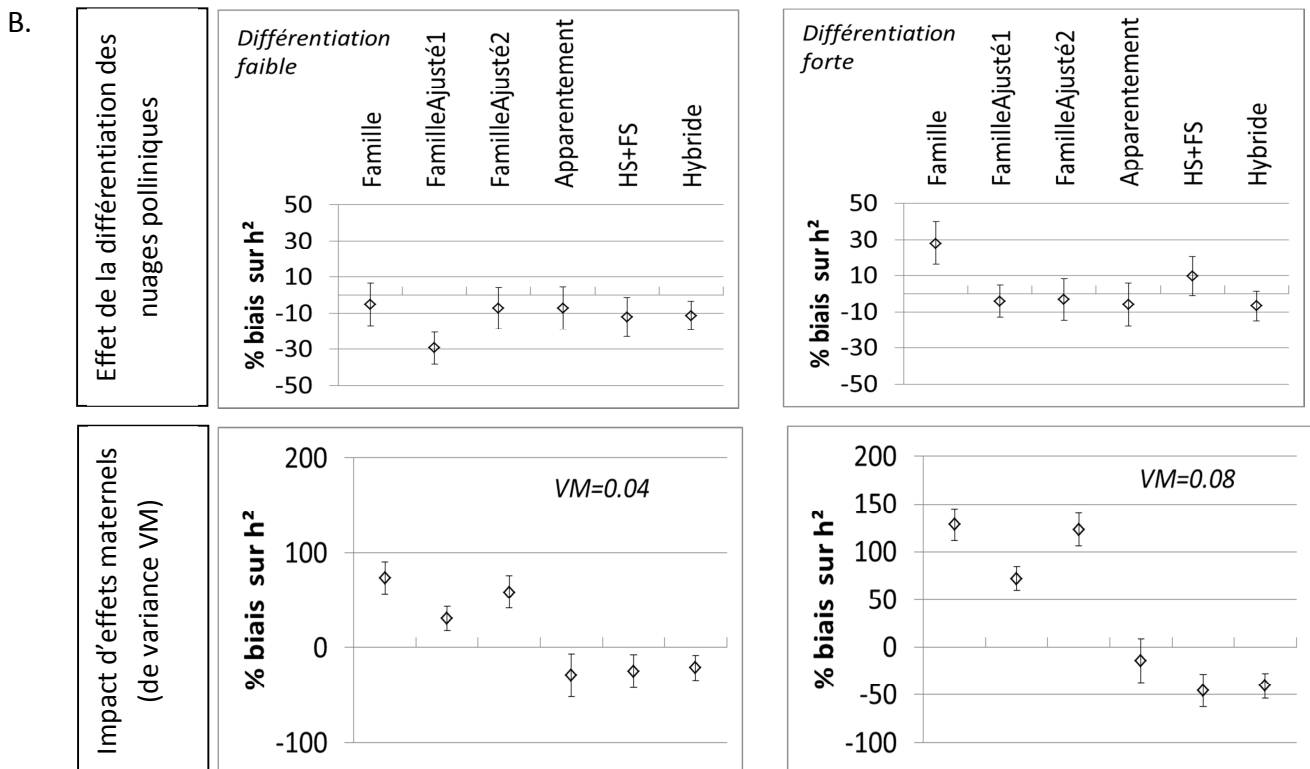
- I. le **modèle famille** (et 2 variantes de ce modèle) dans lequel tous les descendants issus d'une même mère sont considérés comme demi-frères (mais les variantes peuvent tenir compte d'un niveau moyen de $\rho_{intra} > 0.25$) alors que ceux issus de mère différentes sont non apparentés (mais la variante2 peut tenir compte d'un niveau moyen de $\rho_{inter} > 0$)
- II. différents **modèles mixtes** (modèle animal), utilisant soit

IIa. **l'information moyenne sur l'apparentement au niveau famille** (via les différentes valeurs de ρ_{intra} et ρ_{inter} pour chaque famille/paire de famille) (méthode « Apparentement »)

IIb. la combinaison de **l'information partielle sur le pédigrée paternel connu pour certains descendants**, et d'autre information (A). Une méthode repose sur une matrice HS-FS (A, gauche) inspirée de (El-Kassaby *et al.*, 2011). Nous proposons également une nouvelle méthode « hybride » reposant sur une matrice incluant les apparentements issus du pédigrée et les apparentements estimés par marqueurs (A, droite)

A. Représentation de la matrice HS-FS (gauche) et de la matrice hybride (droite), avec 2 familles, 5 descendants / famille et 3 descendants génotypés / famille (en gras)

$\begin{pmatrix} 1 & 0.5 & 0.5 & 0.25 & 0.25 & 0 & 0.25 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 1 & 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.25 & 1 & 0.25 & 0.25 & 0 & 0 & 0.25 & 0 & 0 \\ 0.25 & 0.25 & 0.25 & 1 & 0.25 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0.25 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0.25 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0.25 & 0.5 & 0.25 & 0.25 \\ 0.25 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.25 & 1 & 0.25 & 0.25 & 0.25 \\ 0 & 0 & 0.25 & 0 & 0 & 0.5 & 0.25 & 1 & 0.25 & 0.25 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.25 & 0.25 & 0.25 & 1 & 0.25 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0.25 & 1 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 1 & 0.5 & 0.5 & 0.41 & 0.41 & 0 & 0.25 & 0 & 0.08 & 0.08 \\ 0.5 & 1 & 0.25 & 0.41 & 0.41 & 0.25 & 0 & 0 & 0.08 & 0.08 \\ 0.5 & 0.25 & 1 & 0.41 & 0.41 & 0 & 0 & 0.25 & 0.08 & 0.08 \\ 0.41 & 0.41 & 0.41 & 1 & 0.41 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 \\ 0.41 & 0.41 & 0.41 & 0.41 & 1 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 \\ \hline 0 & 0.25 & 0 & 0.08 & 0.08 & 1 & 0.25 & 0.5 & 0.33 & 0.33 \\ 0.25 & 0 & 0 & 0.08 & 0.08 & 0.25 & 1 & 0.25 & 0.33 & 0.33 \\ 0 & 0 & 0.25 & 0.08 & 0.08 & 0.5 & 0.25 & 1 & 0.33 & 0.33 \\ 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.33 & 0.33 & 0.33 & 1 & 0.33 \\ 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.08 & 0.33 & 0.33 & 0.33 & 0.33 & 1 \end{pmatrix}$
---	---



Néanmoins, outre les coûts associés au génotypage de l'ensemble des descendants, le régime de reproduction des arbres rend difficile l'obtention d'un pédigrée paternel complet pour des descendances maternelles collectées en population naturelle : comme observé chez le Hêtre, une grande proportion de descendants (~50% en général) ne peut généralement pas être assignée à un père de la population. Une solution alternative (« pedigree free ») permettant de s'affranchir de la connaissance du pédigrée consiste à utiliser comme données d'entrée dans le modèle animal non pas le pédigrée mais l'apparentement génétique entre individus mesuré par marqueur (ρ_{ij} individuels). Mais la puissance de telles approches « pedigree free » est notoirement plus faible que celles d'approches basées sur le pédigrée.

Il est donc légitime de chercher la méthode permettant d'optimiser l'estimation de V_A et h^2 à partir de familles maternelles de descendants pour lesquels l'information sur le pédigrée paternel est hétérogène (avec typiquement un mélange de descendants avec un pédigrée paternel connu, de descendants dont seul l'apparentement génétique estimé par marqueurs est connu, et enfin de descendants non génotypés pour lesquels seule une information moyenne « famille » est connue). Nous avons abordé cette question par simulations [P32] (Fig. 8). Nous nous sommes intéressés à l'effet de différents processus à l'œuvre dans les populations naturelles (le déséquilibre des contributions paternelles à la reproduction, la consanguinité, les effets maternels) susceptible de générer des biais dans l'estimation de V_A et h^2 . Nous avons comparé les performances d'un large panel de méthodes basés soit un modèle famille classique, soit sur un modèle animal (Fig. 8), en considérant un dispositif en famille maternelle typique de celui mise en œuvre chez les arbres (15 familles maternelles, de 40 descendants, avec 15 descendants génotypés pour 20 marqueurs microsatellite). Nous montrons **qu'une approche hybride intégrant le pédigrée paternel pour les descendants assignés et l'information moyenne sur l'apparentement intra- et inter-famille (ρ_{intra} et ρ_{inter}) pour les autres descendants est la plus efficace pour tenir compte des écarts à l'hypothèse classique.** Agréger l'information sur l'apparentement génétique entre individus au niveau famille est notamment plus efficace que d'utiliser l'information sur les apparentements par paires (ρ_{ij} individuels), du fait de la faible précision des ρ_{ij} individuels. Par ailleurs, nous montrons que l'écart aux hypothèses du modèle famille ($\rho_{intra}=0.25$, $\rho_{inter}=0$) peut être pris en compte par les deux grand type d'approche, et que ses effets restent donc modérés (Fig. 8. B haut). En particulier, pour les gammes de ρ_{intra} et ρ_{inter} mesurées dans les populations de hêtre sur lequel cette synthèse met l'accent, les performances des différentes méthodes prenant en compte l'information sur l'apparentement (modèle famille corrigé, ou modèles mixtes) sont relativement similaires. En revanche, nos simulations confirment que les effets maternels peuvent introduire des biais notables dans l'estimation de V_A et h^2 , et que même les méthodes les plus performantes pouvant tenir compte explicitement de ces effets (méthodes hybrides) restent significativement affectées (Fig. 8. B bas).

4.2 Estimation de la sélection fréquence-dépendante contemporaine

Avec S. Stoeckel, S. Mariette, E. Klein et B. Musch [P18], nous avons mis en œuvre une approche originale pour caractériser la sélection contemporaine due aux processus d'auto-incompatibilité lors de la reproduction. Comme 50% des plantes, le merisier (*Prunus avium*) présente un système d'auto-incompatibilité. Ce système gamétophytique (GSI) est fonctionnellement bien connu et repose sur l'interaction entre une RNase produite par le pistil, et une protéine portée par le grain de pollen, ces deux protéines étant déterminées par la séquence du locus d'auto-incompatibilité (le locus S). Généralement, un grain de pollen portant l'un des S-allèles du style ne peut pas fertiliser l'ovule.

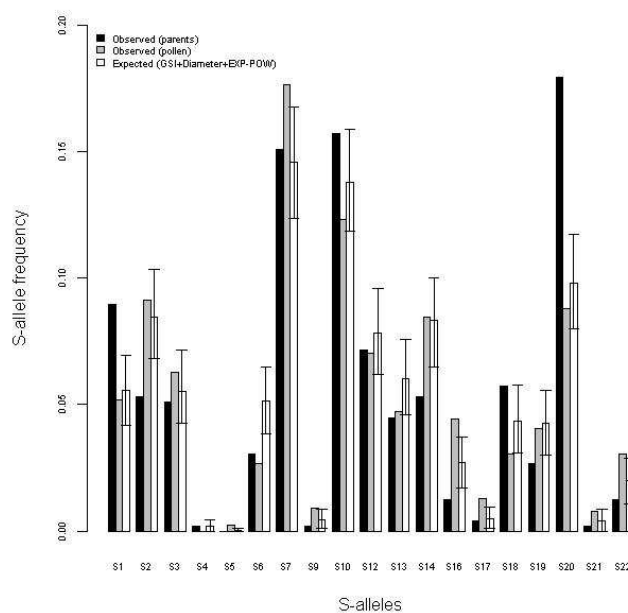
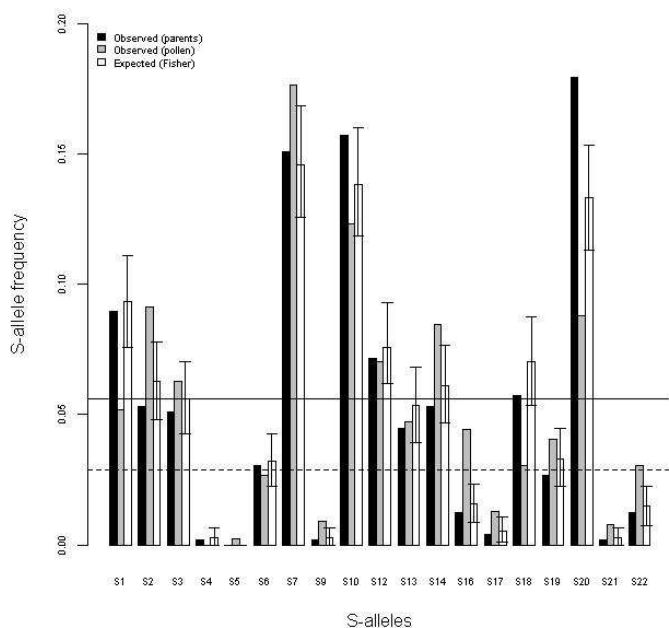
Figure 9. Evolution des fréquences alléliques au locus d'incompatibilité sous l'effet de la sélection fréquence-dépendante et de la dérive génétique [P18]

Dans deux populations de merisier (Fig. 6) correspondant à 3 événements de reproduction, des descendances maternelles, et des adultes mères et/ou pères potentiels (A) ont été génotypés avec 7 marqueurs microsatellites et un marqueur du locus S d'auto-incompatibilité (22 allèles connus).

Nous avons d'abord évalué le nombre d'allèles dont les variations de fréquences étaient **qualitativement** conformes à l'attendu (augmentation de fréquences des allèles S rares et diminution des allèles S fréquents), avec comme seuil soit celui défini par l'isopléthie (fréquences égales à l'équilibre), soit le seuil corrigé proposé par Nagilaki. Pour les trois jeux de données, les variations de fréquences sont conformes dans 90% des cas avec celles attendues en considérant le seuil défini par Nagilaki (A).

Nous avons ensuite évalué quantitativement les variations de fréquences. Fisher (1958) avait proposé un modèle déterministe pour les fréquences au locus S attendues chez les descendants dans une population panmictique avec dérive. Nous avons aussi utilisé le SEMM pour prédire les fréquences attendues connaissant le noyau de dispersion du pollen, les variations de fertilité dues au diamètre, et le génotype au locus S. Globalement, les variations de fréquences des allèles S sont peu conformes aux prédictions quantitatives, mais le SEMM est quand même en moyenne plus performant (A). Pour certains allèles, nos résultats illustrent que du fait de la dispersion du pollen limitée, de la structure génétique du voisinage et des variations de fécondité, la dérive génétique peut devenir suffisamment importante pour contrecarrer l'effet de la sélection fréquence-dépendante sur l'évolution des fréquences au locus S.

	Nombres					Prédictions qualitatives		Prédictions quantitative	
	Adultes	Mères	Descendants	Allèles S descendants	Allèles S adultes	Isopléthie	Nagilaki	Fisher	SEMM
Saint-Gobain 2002	249	24	937	19	18	16	18	7	10
						84%	95%	39%	56%
Saint-Gobain 2003	249	24	794	18	18	9	17	8	8
						50%	94%	44%	44%
Neuillé 2003	189	31	631	15	12	11	12	6	7
						73%	80%	50%	58%
Moyenne						69%	90%	44%	53%



Ainsi, l'auto-fécondation est impossible ; et le succès reproducteur d'un arbre-père partageant un allèle au locus S avec un arbre-mère est mécaniquement réduit de moitié (celui d'un arbre-père partageant deux S-allèles avec l'arbre-mère étant nul). Les conséquences attendues du GSI sont bien connues : dans une population infinie et panmictique, un allèle S rare peut « se croiser » avec plus d'arbres-mère qu'un allèle S fréquent et devrait donc augmenter en fréquence. A l'équilibre, les fréquences des allèles S devraient aussi être égales (isopléthie). Néanmoins, les croisements ne sont généralement pas panmictiques, et deux sources d'écart à la panmixie sont la dispersion du pollen limitée dans l'espace, qui favorise les croisements entre arbres voisins, et les variations de fertilité mâle entre individus, qui réduisent la taille efficace.

Nous avons proposé une approche permettant de détecter la sélection fréquence-dépendante au locus S entre deux générations, en utilisant des données génétiques (incluant les génotypes au locus S) de descendances maternelles et de leurs parents, et le SEMM pour tenir compte des écarts à la panmixie (Fig. 9). Les variations de fréquences observées pour 90% des allèles S sont en accord avec les prédictions qualitatives sur la sélection fréquence-dépendante. Ce travail était ainsi le premier à **démontrer l'action « en temps réel » (i.e. entre parents et descendants) de la sélection au système d'auto-incompatibilité**. Par ailleurs, nous avons montré l'intérêt du SEMM pour prédire la part des variations de fréquences des allèles du locus S dues aux effets de dérive locale.

Dans ce cas particulier où la sélection fréquence-dépendante affecte directement les fréquences alléliques au locus d'auto-incompatibilité, il est donc possible **d'estimer l'intensité de la sélection contemporaine à partir des variations de fréquences alléliques entre deux générations successives**. Mais l'approche est difficilement généralisable au cas de la réponse de traits adaptatifs à la sélection exercée par l'environnement abiotique et biotique. En effet, ces traits adaptatifs sont généralement polygéniques, ce qui rend délicate la détection de variations de fréquences alléliques dues à la sélection (Le Corre & Kremer, 2003).

4.3 Estimation *in situ* des variances génétiques additives et des gradients de sélection

Dans le cadre de la thèse d'A. Bontemps, co-encadrée par F. Lefèvre et H. Davi, nous avons abordé la question de l'estimation *in situ* des composantes de la réponse à la sélection naturelle dans une population naturelle de Hêtre soumise de façon chronique à la sécheresse estivale [P29, P30]. Notre hypothèse était que dans cette population (N1, au bas du gradient Nord), **la fitness individuelle est largement déterminée par les traits fonctionnels permettant de limiter les effets négatifs du stress hydrique sur la capacité photosynthétique**. De façon générale, deux stratégies extrêmes d'adaptation à la sécheresse sont décrites à l'échelle de la plante et au niveau inter-spécifique (Arntz & Delph, 2001) : (1) **la tolérance à la sécheresse**, pour les espèces (généralement des pérennes sempervirentes) qui sont capables de maintenir des taux de croissance et d'échanges gazeux (même faibles) pendant la sécheresse ; et (2) **l'évitement de la sécheresse**, pour les espèces (généralement annuelles) qui ont un taux de croissance rapide grâce à des échanges gazeux importants au moment où l'eau est disponible, ce qui leur permet de finir leur cycle de vie avant la sécheresse. **Les traits foliaires sont de bons marqueurs de ces stratégies**, dans la mesure où l'essentiel de la photosynthèse se produit au niveau des feuilles. En outre la comparaison des traits foliaires entre espèces met en évidence un continuum de stratégies foliaires pilotées par un compromis (trade-off) entre vitesse d'acquisition versus capacité de conservation des ressources (Wright *et al.*, 2004). Ce compromis se traduit notamment par un taux de croissance et de turnover des feuilles contrasté entre stratégies foliaires, qui fait écho à celui observé à l'échelle de la plante pour les stratégies d'adaptation à la sécheresse.

Figure 10. Variabilité et co-variation des traits fonctionnels foliaires dans une population de hêtre soumise à la sécheresse [P29]

Nous avons mesuré 7 traits fonctionnels sur 149 individus de la population N1 (altitude ~ 1020 m). Sur l'ACP (B), l'axe principal de variation (69.3 % de la variance) oppose des individus précoces (fort PSS) à des individus efficaces pour l'utilisation de l'eau (fort $\delta^{13}C$), et la corrélation PSS- $\delta^{13}C$ est négative ($r=-0.28$, A). En outre, $\delta^{13}C$ et masse surfacique (LMA) sont corrélés positivement ($r=0.27$), la corrélation négative PSS-LMA étant moins forte ($r=-0.16$). Les individus précoces ont aussi des teneurs en eau (LWC) plus élevées, et la corrélation positive LWC-PSS est forte ($r=0.25$), comme la corrélation négative LWC-LMA ($r=-0.40$) ; la corrélation négative LWC- $\delta^{13}C$ est moins forte ($r=-0.06$).

A

Trait fonctionnel	Abr.	Moy.	s.d.	AS	PSS	LMA	LA	LM	LWC	N _{mass}
PSS *	PSS	46.93	5.27	NS						
Masse surfacique foliaire (g.m ²) [§]	LMA	97.71	14.69	45	-0.16					
Surface foliaire (cm ²)	LA	8.59	2.6	NS	-0.23	-0.07				
Masse foliaire (g)	LM	0.085	0.027	15	-0.34	0.41	0.82			
Contenu en eau (%)	LWC	0.55	0.03	20	0.25	-0.40	-0.11	-0.31		
Teneur en azote	N _{mass}	2.23	0.27	10	-0.07	0.01	0.15	0.11	0.05	
$\delta^{13}C^{**}$	$\delta^{13}C$	-27.3	0.78	NS	-0.28	0.27	-0.03	0.15	-0.06	0.16

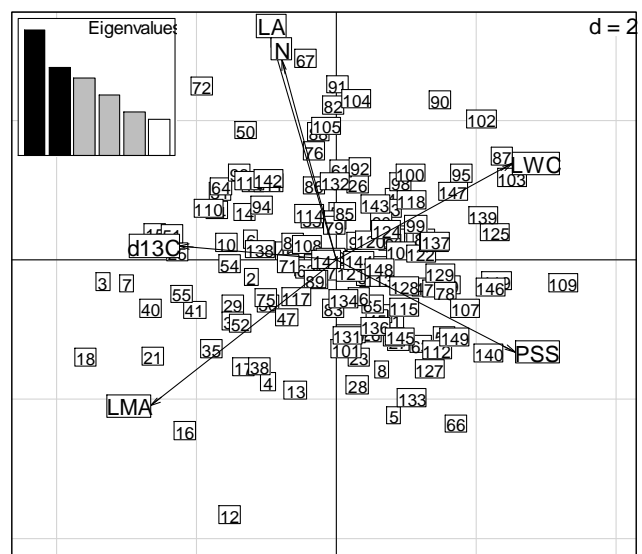
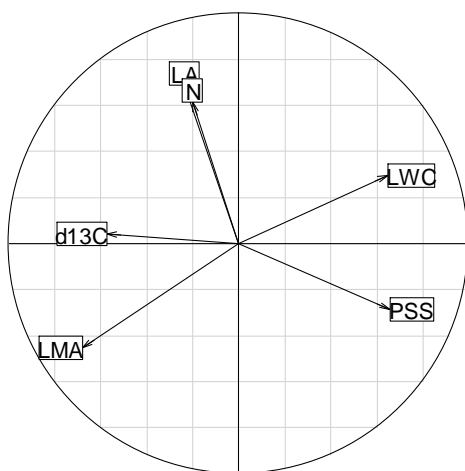
*PSS= Somme des notations phénologiques ; résume la phénologie du débournement végétatif : les arbres précoces et/ou rapides ont des PSS plus fort que les arbres tardifs ou lents

§ rapport de la masse foliaire sèche (LM) sur la surface foliaire (LA)

** proxy de l'efficacité d'utilisation de l'eau

AS = autocorrélation spatiale du trait, NS= non significative, sinon la distance maximale d'autocorrélation positive

B



Mais la variabilité intra-spécifique des traits et des stratégies foliaires chez les arbres en général et le Hêtre en particulier reste largement méconnue.

a) Variabilité et co-variation des traits fonctionnels foliaires

En 2009, nous avons mesuré sur 149 individus un ensemble de 7 traits foliaires morphologiques (la surface, la masse et la masse surfacique foliaire-LMA), physiologiques (la teneur en azote et en eau des feuilles, et l'efficacité d'utilisation de l'eau via la discrimination isotopique du carbone- $\delta^{13}\text{C}$) et phénologiques (le débourrement végétatif; Fig. 10). **Ces traits fonctionnels ne varient pas indépendamment les uns des autres, comme le montrent les corrélations phénotypiques entre traits.** En résumé, on observe d'une part un axe de variation liée à l'économie d'eau, opposant des individus précoces (fort PSS, Fig. 10) dont les feuilles sont riches en eau (fort LWC, Fig. 10) à des individus efficaces pour l'utilisation de l'eau (fort $\delta^{13}\text{C}$) et à fort LMA. Un autre axe indépendant et possiblement lié à l'économie de l'azote associe les individus à larges feuilles (fort LA) et teneur élevée en azote (N_{mass}). **Ces covariations phénotypiques mesurées in situ peuvent être déterminées par l'environnement**, en particulier par les variations micro-locales de la réserve utile en eau du sol (connues sur sol karstique) : sur les zones à réserve utile faible, on attend une efficacité d'utilisation de l'eau plus forte, et éventuellement un débourrement plus tardif que sur les zones à réserve utile forte (Misson *et al.*, 2011; Penuelas *et al.*, 2004). **Mais ces corrélations phénotypiques peuvent aussi refléter l'existence de corrélations génétiques entre traits, dues soit au résultat de la sélection passée, soit aux contraintes physiologiques.** En particulier, des corrélations génétiques négatives peuvent correspondre à la coexistence dans la même population des deux stratégies antagonistes décrites plus haut : (1) la stratégie d'évitement visant à maximiser la durée de la saison de végétation avant la sécheresse estivale (juin) via un débourrement précoce ; et (2) la stratégie de tolérance visant à limiter les pertes en eau pendant la sécheresse estivale, via une fermeture précoce des stomates et une efficacité d'utilisation de l'eau plus élevée. Par ailleurs, des corrélations génétiques négatives peuvent aussi indiquer l'existence de contraintes physiologiques sur les traits qui ne permettent pas de maximiser la croissance ou la reproduction à la fois en dehors et pendant les périodes de sécheresse. Il faut enfin noter que d'autres mécanismes (reposant sur l'ajustement de la conductivité hydraulique en situation de stress hydrique par exemple) peuvent être impliqués dans la réponse à la sécheresse. Mais les traits impliqués dans ces mécanismes sont plus difficiles à caractériser *in situ* sur un grand nombre d'individus.

Pour comprendre l'origine des corrélations phénotypiques entre traits, l'idéal serait de caractériser l'effet de l'environnement sur la variabilité des traits. Du fait de contraintes pratiques, nous n'avons pu mesurer que la compétition autour de chaque arbre et son impact sur les traits foliaires. Nos résultats montrent une variabilité plastique de la plupart des traits foliaires (sauf $\delta^{13}\text{C}$) en réponse à la compétition. Pour résumer, les arbres soumis à une compétition intense ont tendance à débourrer tardivement, à avoir une masse surfacique foliaire forte (LMA), et une faible teneur en eau des feuilles (LWC). En outre, l'échelle spatiale à laquelle les effets de la compétition sont observés jusqu'à 20m suggère que cette compétition n'est pas seulement due à la compétition pour la lumière mais que celle pour les ressources du sol en eau y joue un rôle clé ; mais d'autres facteurs affectent probablement la disponibilité en eau du sol. Par ailleurs, les différents traits montrent des patrons très variables d'autocorrélation spatiales : le LMA est fortement auto corrélé jusqu'à 45m, alors que PSS, LA et $\delta^{13}\text{C}$ ne sont pas auto corrélés spatialement (Fig. 10).

Figure 11. Héritabilité de traits fonctionnels foliaires et gradients de sélection dans une population de hêtre soumise à la sécheresse [P30]

Pour estimer l'héritabilité des 7 traits fonctionnels (Fig 10A) dans la population N1, nous avons d'abord utilisé l'approche de Ritland (1996). L'apparentement génétique entre les 144 hêtres adultes (non clonaux) de la placette N1 a été estimé avec 21 marqueurs microsatellites et l'estimateur de Lynch et Ritland (1999). Le modèle de régression suivant a été utilisé pour estimer l'héritabilité h^2 :

$$Z_{ij} = h^2 r_{ij} + b_e d_{ij}$$

où Z_{ij} est la similarité phénotypique du trait entre individus i et j , r_{ij} leur apparentement, d_{ij} la distance les séparant. En outre, Ritland (1996) suggère de n'inclure dans ce modèle que les paires d'individus séparés d'une distance d_{ij} inférieure à un seuil (cutoff). La valeur estimée d'héritabilité dépend de ce seuil (**B**)

Des valeurs significatives d'héritabilité sont détectées pour PSS, $\delta^{13}C$ et N_{mass} (valeurs pour cutoff=100m, **A**). Les valeurs estimées dans les 3 populations N1, N2, N4 avec une approche plus classique de test de descendances en jardin commun sont cohérentes avec les valeurs estimées in situ (**A**).

A

Trait fonctionnel	In situ (adultes)		Plantation comparative (semis)	
	h^2	IC	h^2	
PSS	0.91	[0.55 ;1.29]	0.38	[0.37 ;0.39]
$\delta^{13}C$	0.52	[0.20 ;0.84]	0.43	[0.0 ;0.96]
LMA	-0.19	[-0.5 ;0.16]	0.35 [#]	[0.349 ;0.35]
N_{mass}	0.81	[0.44 ;1.19]	0.30	[0 ;1]

[#] l'héritabilité du LMA pour les semis n'est plus significative en N1 si on prend en compte les effets maternels

Pour estimer les gradients de sélection, avons utilisé la méthode de régression multi-trait proposée par Lande et Arnold (1983), à partir du modèle :

$$P_n = \alpha + \sum_i \beta_i X_i + \sum_i \gamma_i X_i^2 + \sum_i \sum_j \beta_{ij} X_i X_j$$

où P est le trait de performance utilisé comme proxy de la fitness, X_i et X_j deux traits fonctionnels. β_i est le gradient de sélection directionnel sur le trait X_i (traduisant l'effet direct du trait X_i sur P), et β_{ij} le gradient de sélection corrélé (traduisant l'effet d'interaction entre les traits X_i et X_j sur P) ; γ_i est le gradient de sélection stabilisant ou disruptif. Nous avons mesuré 4 traits de performance sur chaque individu (**B**), dont le succès reproducteur mesuré par le SEMM (voir paragraphe 3.3).

B

Trait de performance	Croissance		Nombre de Fruits		Poids des Fruits		Succès reproducteur	
	Direct	Stab	Direct	Stab	Direct	Stab	Direct	Stab
PSS			0.065	-0.050	-0.015	-0.020		
LWC			71.500		144.000	-21.000		
$\delta^{13}C$	0.340		-0.105			0.700	3.675	
LMA		-0.005	0.006	-0.005	0.003	-0.005	-0.050	
N_{mass}			3.510		6.000			-14.793
LA	-0.340		0.325		-0.500		0.246	-0.854

b) Estimation in situ des variances génétique additives

Pour estimer l'héritabilité des traits, nous avons utilisé l'approche de Ritland (1996), basée sur la régression des similarités phénotypiques entre paires d'individus sur les coefficients d'apparentement génétique estimés par les marqueurs (Fig. 11, [P30]). Une limitation majeure de cette approche est la précision de l'estimation de l'héritabilité, qui diminue (large variance d'estimation) quand la vraie variance des apparentements dans la population et la puissance du jeu de marqueurs (fonction du nombre de marqueurs et d'allèles par marqueur) diminuent. Par conséquent, les héritabilités faibles peuvent ne pas être détectées. Une autre limitation importante est le biais possible dû à la mauvaise estimation de la vraie variance d'apparentement et aux processus qui peuvent difficilement être pris en compte dans le modèle comme le partage d'environnements communs. Nous avons utilisé différentes options suggérées par Ritland (1996) pour minimiser ces biais.

La population étudiée présentait une forte variance d'apparentement, favorable à l'application de la méthode de Ritland (Fig. 11). La somme des notations phénologiques (PSS) présente une héritabilité de 0.52, proche de l'héritabilité de la date de débourrement mesurée en plantation comparative chez le Hêtre (0.6, (Kramer *et al.*, 2008). L'efficacité d'utilisation de l'eau ($\delta C13$) présente une héritabilité de 0.56, proche de celle mesurée en plantation comparative chez le Chêne. Le LMA apparait comme un trait purement plastique ($h^2=0$), alors que ses composantes (LM et LA) ont une héritabilité non nulle mais faible. La teneur en azote foliaire (Nmass) présente en revanche une héritabilité élevée de 0.62.

L'héritabilité de ces traits a par ailleurs été estimée à partir des traits mesurés sur les semis en plantation comparative (Fig. 7) dans le cadre de la thèse de J. Gaüzere. L'ensemble des traits mesurés (Fig 7.B) montre une héritabilité significative, avec peu de variation entre catégories de traits. Pour les 4 traits fonctionnels dont l'héritabilité a été estimée à la fois par l'approche *in situ* de Ritland (population N1 adulte) et par l'approche *ex-situ* (semis issus des graines des populations N1, N2 et N4), on peut noter tout d'abord que les deux approches donnent des résultats cohérents en terme de significativité de l'héritabilité ; en effet, pour le LMA ($h_{RitlandN1}^2=0$), l'utilisation d'un modèle animal intégrant les effets maternels montre que dans la population N1, l'héritabilité n'est pas significative. Ainsi, la méthode de Ritland semble détecter correctement les traits hértables et non hértables. En revanche, les valeurs de h^2 estimées *in situ* et *ex situ* diffèrent quantitativement, ce qui peut être dû à différentes explications (biais spécifique à chaque méthode, différence entre les traits exprimés aux stades juvéniles et adulte ...). Globalement, **les trois combinaisons de traits fonctionnels identifiées par l'ACP reposent chacune sur des traits hértables (respectivement PSS, $\delta C13$ et Nmass).**

c) Estimation in situ des gradients de sélection phénotypiques

Pour caractériser la valeur adaptative des traits foliaires, nous avons tout d'abord mesuré sur chaque arbre des traits dits « de performance », liés à la fitness [P29]. Nous avons mesuré des traits « classiques », liés soit à la croissance (accroissement lu dans le cerne), soit à la reproduction (nombre ou poids des fruits). Puis, nous avons estimé les effets linéaires et quadratiques des traits fonctionnels sur ces traits de performance (en ajustant des effets de la compétition), pour caractériser les gradients de sélection phénotypiques directionnels et stabilisant/disruptif (Fig. 11). De façon plus originale [P30], nous avons aussi utilisé le cadre du SEMM*, décrit plus haut, pour estimer les paramètres de la relation entre chaque trait fonctionnel et la fécondité femelle, à partir de données phénotypiques, génétiques et spatiales d'arbres adultes et de semis installés. Cela revient à estimer les gradients de sélection phénotypiques directionnels

sur les traits foliaires (Fig. 11), mais via **une composante de la fitness (le succès reproducteur réalisé au stade semis) plus intégratrice que la quantité ou la qualité de graines produites.**

Nos résultats montrent que les combinaisons de traits fonctionnels identifiées par l'ACP maximisent des composantes différentes de la fitness. La combinaison de traits caractérisant la stratégie d'évitement de la sécheresse est associée à une production de fruits plus importante en quantité et en qualité (essentiellement via le fort LWC) alors que la combinaison de traits caractérisant la stratégie de tolérance à la sécheresse est associée à un fort accroissement et à un fort succès reproducteur réalisé (via un fort $\delta^{13}\text{C}$). Sur l'autre axe de l'ACP, une surface foliaire importante est associée à une croissance réduite, mais à une production de fruits plus importante et un succès reproducteur plus grand. Les effets du LMA et de PSS sont moins clairs : un fort LMA augmente le nombre et le poids des fruits, mais diminue le succès reproducteur, et ce sont des valeurs intermédiaires de LMA qui maximisent l'accroissement. La sélection stabilisante sur PSS via le nombre et la qualité des fruits suggère que les individus les plus synchrones avec la population maximisent leur reproduction ; un débourrement précoce est aussi associé à un plus grand nombre de fruits, mais moins lourds, ce qui peut indiquer de la limitation pollinique. **En outre, les corrélations phénotypiques existantes entre paires de traits s'opposent généralement à la sélection.** Ainsi, les individus précoces sont aussi ceux qui ont un faible LMA alors que ce serait un fort LMA qui maximiserait leur croissance (et réciproquement pour les individus tardifs, car $\beta_{\text{PSS-LMA}} > 0$). De forte teneurs en azote et des contenus élevés en eau sont associés indépendamment à une forte production de fruits (en quantité et en qualité), mais ces traits corrélés positivement interagissent négativement sur le nombre et le poids de fruits ($\beta_{\text{Nmass-LWC}} > 0$).

4.4 Conclusion : intérêt et limites des estimations *in situ* du potentiel évolutif

Mes différents travaux ont d'abord permis de caractériser les composantes du potentiel évolutif des populations de Hêtre du Ventoux, avec le souci majeur de minimiser les biais potentiels des approches ex-situ. Considérés ensemble, nos résultats suggèrent que les combinaisons de traits fonctionnels identifiées par l'ACP peuvent être interprétées en terme de stratégies car elles reposent sur des traits héréditaires et soumis à sélection. Entre les deux stratégies antagonistes d'évitement ou de tolérance à la sécheresse, les gradients de sélection estimés montrent plutôt un **avantage à la stratégie de tolérance**. Par ailleurs, une autre stratégie indépendante est aussi favorisée, celle qui consiste à investir ses ressources dans des feuilles plus larges et plus riches en azote. Le potentiel micro-évolutif de la population N1 apparaît donc important.

Sur un plan méthodologique, ces travaux ouvrent plus généralement de nouvelles perspectives pour optimiser l'estimation de paramètres de génétique quantitative dans les populations d'arbre. La démarche mise en œuvre dans le cadre de la thèse d'A. Bontemps illustre l'intérêt de **combinaison de différentes approches *in situ* pour estimer conjointement les composantes du potentiel évolutif** à partir de traits phénotypiques et de marqueurs génétiques neutres (microsatellites). Combiner en particulier l'approche de Ritland (1996) et le SEMM permet d'estimer à partir des mêmes données génétiques et phénotypiques : l'héritabilité et les corrélations génétiques (Ritland) d'une part, et les gradients de sélection et les flux de gènes d'autre part (SEMM).

En ce qui concerne l'estimation de l'héritabilité de traits adaptatifs, nos résultats mettent en évidence une **cohérence des estimations moyennes de h^2 obtenues par (1) des approches *in situ* (Ritland, 1996) et (2) des approches *ex-situ* reposant sur des descendances maternelles en plantation comparative (Fig 11 A).** Chaque approche a bien sûr ses avantages et inconvénients. L'approche de Ritland (1996), fort critiquée, requiert des niveaux élevés d'apparentement génétique entre individus, que l'on ne trouve pas

nécessairement dans toutes les populations naturelles ; les estimations obtenues restent souvent fortement imprécises, même si des tailles d'échantillon et des jeux de marqueurs moléculaires plus importants pourraient pallier ces problèmes. Les avantages majeurs de cette approche *in situ* est que les traits sont mesurés à l'âge adulte et en minimisant les manipulations ; d'autre part, l'approche peut être aisément couplée avec l'étude des gradients de sélection. Des mesures précises de la variabilité environnementale (ou son inférence par des approches indirectes) sont certainement une voie d'amélioration majeure de ces approches.

Les limites générales de l'approche classique *ex-situ* en tests de descendance sont bien connues (par exemple la sensibilité des paramètres estimés à l'environnement contrôlé). Pour les organismes à long cycle de vie comme les arbres, des limites supplémentaires apparaissent ; d'abord, il est généralement impossible d'obtenir une génération en plantation comparative (F2) pour éliminer les effets maternels. Ensuite, les traits sont souvent évalués en plantation comparative au stade juvénile, bien que la corrélation des traits entre stade juvénile et adulte soit mal connue dans la plupart des espèces (sauf celles étudiées en amélioration, comme l'Eucalyptus ou le Peuplier). Néanmoins, nos résultats illustrent l'intérêt de l'analyse de ces dispositifs avec des modèles statistiques plus puissants que le modèle famille classique, notamment pour la prise en compte des effets maternels. Outre le développement de jeux de marqueurs plus importants pour reconstituer les pédigrées ou estimer l'apparentement, des pistes d'amélioration majeures de ces méthodes peuvent probablement être trouvées à la lumière des développements récents en génétique quantitative sur des organismes animaux.

5. Divergence génétique à des échelles spatiales et temporelles fines

La structure de la variabilité génétique entre populations subdivisées le long de gradient environnementaux intègre le résultat de l'histoire passée des populations, ainsi que des forces évolutives (flux gènes, dérive et sélection) « historiques », i.e. cumulées sur les dernières générations (Pannell & Fields, 2014). Une différenciation forte entre populations sur l'ensemble du génome peut indiquer des flux de gènes historiques faibles et une forte dérive, alors que des niveaux de différenciation contrastés entre traits ou locus peuvent indiquer l'action de la sélection divergente et l'existence d'adaptation locale. Ces niveaux de différenciation déterminent en outre la dynamique évolutive future des populations.

La démonstration que la différenciation entre populations d'un trait d'intérêt résulte de l'action de la sélection divergente et pas de la dérive génétique s'appuie classiquement sur la **comparaison de la différenciation génétique pour ce trait (mesurée par Q_{ST} , Spitze, 1993) par rapport à la différenciation neutre sur l'ensemble du génome (mesurée par F_{ST})**. La mesure du trait *in situ* ne permet pas de distinguer la composante génétique additive de la divergence phénotypique (celle d'intérêt) de celle due à la plasticité du trait (Leinonen *et al.*, 2013; Pujol *et al.*, 2008). Les plantations comparatives sont le moyen le plus courant pour estimer Q_{ST} , bien que des alternatives *in situ* aient été proposées (Leinonen *et al.*, 2013). Un enjeu majeur est de mesurer un ensemble de traits pertinents (i.e. liés à la fitness), et héréditaires, et d'en caractériser les corrélations. Récemment, différentes équipes en France et à l'étranger ont mis en place des plantations comparatives à partir de populations d'arbres issues de différentes positions le long de gradients environnementaux locaux. Parce que les effets de l'histoire des populations et de la dérive sont vraisemblablement négligeables à ces échelles locales, ces expérimentations permettent potentiellement de caractériser les structures génétiques façonnées par l'interaction entre sélection et flux de gènes.

Figure 12. Différenciation entre populations des traits adaptatifs mesurés sur les semis du test de descendance de Hêtre

La variation phénotypique des traits fonctionnels le long du gradient altitudinal du Ventoux Nord a été caractérisée par des mesures sur des arbres adultes in situ. Le tableau A synthétise la variation plastique des traits fonctionnels observée dans les populations naturelles (N1, N2, N4).

A. Variation plastique des traits fonctionnels le long du gradient d'altitude.

Catégorie	Trait fonctionnel	Variation en altitude	Gradient phénotypique in situ
Phénologie	Date de débourrement	↗	+6-12 jours/km
	Date de sénescence foliaire	↘	5 jours/km
	Durée de saison de végétation	↘	13 jours/km
Morphologie	Surface foliaire	↗	+11.3 cm ² /100 m
	LMA [§]	↘	-5.7 g.m ⁻² /100 m
Physiologie	δ13C*	↘	0.13 /100 m
	Teneur en azote	↘↗	Minimum en N2
	Teneur en carbone	-	-

[§] rapport de la masse foliaire sèche sur la surface foliaire

* proxy de l'efficacité d'utilisation de l'eau

Par ailleurs, les **approches de génomique des populations** se sont imposées sur ces dernières années comme un outil de choix pour **détecter les traces d'adaptation locale dans les populations naturelles**. Leur avantage est de ne nécessiter aucune manipulation, et d'être donc généralisables à un large panel d'espèces et de populations, notamment pour permettre le suivi de la réponse aux changements environnementaux en cours. Les approches de type gènes candidats sont couramment utilisées chez les arbres car elles permettent d'échantillonner le large génome de la plupart des espèces, et de présélectionner des zones génomiques codant potentiellement pour des traits sous sélection (Neale & Kremer, 2011). Néanmoins, un inconvénient majeur de ces approches en particulier chez les espèces non modèles est la connaissance limitée de l'architecture génétique des traits adaptatifs. Chez les arbres, de nombreuses études récentes ont tenté de mettre en évidence les traces de la sélection sur des gènes candidats à partir de données sur leur variation en populations naturelles le long de gradient environnementaux (Alberto *et al.*, 2013b; Ma *et al.*, 2010; Mosca *et al.*, 2013). **Certaines études chez des espèces modèles ont produit des résultats particulièrement convaincants, en mettant en évidence des variations clinales pour quelques gènes majeurs (caractérisés fonctionnellement)**, par exemple pour la cessation de croissance chez l'épicéa (Ma *et al.*, 2010). Mais beaucoup des gènes candidats analysés ne montrent pas de signature de sélection, et les quelques signatures identifiées sont rarement conservées entre gradients répliqués. Il n'est toutefois pas surprenant que les gènes montrent des variations clinales moins fréquentes et moins marquées que les traits adaptatifs qu'ils déterminent. La plupart des traits adaptatifs étant polygéniques, l'évolution de chaque population vers un optimum local ne passe pas nécessairement par le changement des fréquences alléliques aux QTLs. Dans un premier temps, le simple réarrangement des combinaisons alléliques peut conduire à l'adaptation locale, et se traduit par une augmentation de la covariance des fréquences alléliques entre QTLs entre populations. En conséquence, on attend d'une part un effet plus faible de la sélection divergente au niveau moléculaire qu'au niveau phénotypique et d'autre part une augmentation du déséquilibre de liaison entre QTLs entre populations (Le Corre & Kremer, 2003).

Mes recherches ont utilisé les deux approches (« phénotypique » et « génomique »), dans une démarche exploratoire, visant à détecter la signature d'adaptation locale à des échelles géographiques très locales (entre populations séparées de moins d'un kilomètre sur le versant Nord du Mont Ventoux).

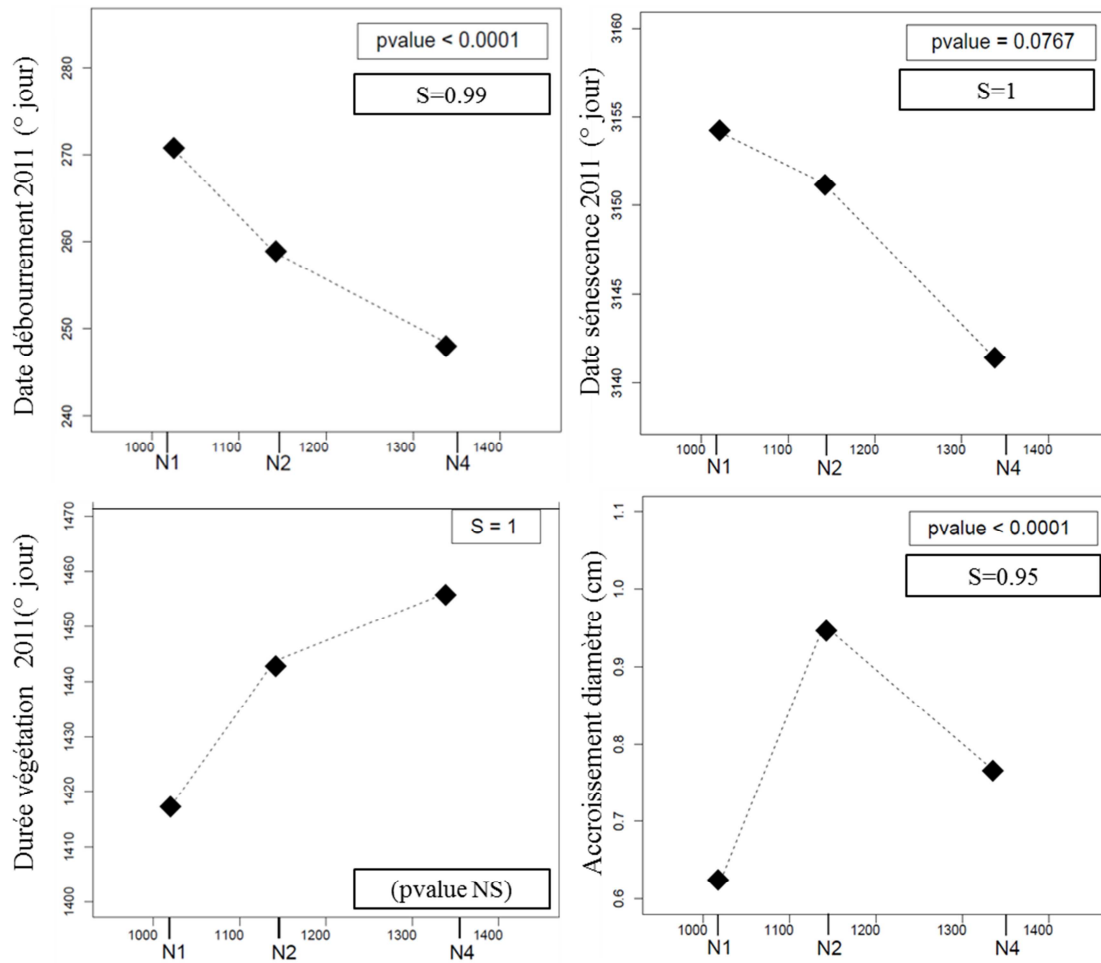
5.1 Divergence de traits adaptatifs le long du gradient altitudinal de hêtres

Dans le cadre de la thèse de J. Gauzère, nous avons analysé la variation de traits fonctionnels le long du gradient altitudinal Nord du Ventoux, à la fois dans les populations naturelles in situ, et dans la plantation comparative d'Aix-Les-Milles (Fig. 7). La plupart des traits fonctionnels étudiés montrent une réponse plastique au gradient d'altitude (Fig. 12A). Concernant les traits phénologiques, la date du débourrement végétatif recule alors que la date de senescence avance avec l'altitude, ce qui résulte dans une durée de saison de végétation réduite à haute altitude ; ces patrons de variation plastique, pilotés par la somme des températures et la photopériode, sont bien décrits chez le Hêtre (Vitasse *et al.* 2009b). Concernant les traits morphologiques, l'augmentation du LMA dans les populations de haute altitude sur le Ventoux est aussi cohérente avec les résultats obtenus sur un autre gradient (Bresson *et al.* 2012). Enfin, le proxy de l'efficacité de l'utilisation de l'eau ($\delta^{13}C$) montre également une variation plastique cohérente avec l'observation classique que les populations de milieux secs et chauds montrent une meilleure efficacité dans leur environnement naturel.

Figure 12 (suite). Différentiation entre populations des traits adaptatifs mesurés sur les semis du test de descendance de Hêtre

La variation génétique des traits a été étudiée dans la plantation comparative de 60 familles maternelles issues des 3 populations N1, N2 et N4 (Fig. 7). Un modèle de génétique quantitative a permis d'évaluer l'effet du facteur « population » sur la variation phénotypique (significativité mesurée par la pvalue sur la figure B). Nous avons aussi utilisé l'approche proposée par Ovaskainen *et al.* (2011) pour détecter la signature de la sélection divergente sur les traits (significativité mesurée par la valeur S sur la figure B).

B. Variation génétique des traits fonctionnels le long du gradient d'altitude



L'analyse de la variation génétique des traits fonctionnels montre des résultats contrastés selon les catégories de traits. **Pour les trois traits phénologiques, nous observons des clines génétiques significatifs** : en plantation comparative, la population N4 débourre en moyenne 1.5 jours avant les populations (N1+N2) ; elle montre également une senescence plus précoce, et une saison de végétation plus longue. La variation génétique de la date de débourrement révèle donc un cline génétique de type « contre-gradient » : les populations de hautes altitudes (qui débourrent le plus tard dans leur environnement) ont évolué vers des sommes de températures requises pour débourrer plus faibles. Ce contre-gradient est communément observé à l'échelle Européenne pour des populations de Hêtre de différentes latitudes/altitudes (Gomory & Paule, 2011; Teissier du Cros & Thiebaut, 1988), et également été observé le long de gradient environnementaux locaux (Alberto *et al.*, 2011; Vitasse *et al.*, 2009a). Il faut néanmoins noter que la différence génétique de date de débourrement (1.5 jours entre populations N1 et N4) est faible par rapport à la différence de date de débourrement observée in situ (~9 jours). Pour la date de senescence, le cline génétique observé, de type co-gradient, avait aussi été mis en évidence (marginale) par Vitasse *et al.* (2009a). Enfin, le cline de type contre-gradient pour la durée de la saison de végétation n'avait à ma connaissance jamais été mis en évidence le long d'un gradient altitudinal chez le Hêtre. **Ainsi, malgré leur divergence récente et la faible distance les séparant, les populations de hautes et basses altitudes ont évolué vers des optimums phénotypiques différents pour les traits phénologiques.** L'ensemble de ces résultats suggèrent donc que les **températures froides limitent effectivement la croissance et la reproduction du Hêtre à haute altitude, et peuvent induire une pression de sélection sur les traits phénologiques permettant d'augmenter la durée de végétation.**

En revanche, nous n'observons pas de cline génétique les traits fonctionnels attendus comme étant le plus liés à la réponse au stress hydrique, notamment le LMA, ou le $\delta^{13}C$. Bresson *et al.* (2012) n'avaient aussi observé aucun cline génétique significatif sur les composantes de l'efficacité d'utilisation de l'eau (assimilation et conductance stomatique). En revanche ces auteurs observaient un cline génétique de type co-gradient pour le LMA (peut-être parce que leur gradient couvrait une gamme altitudinale plus large que le nôtre).

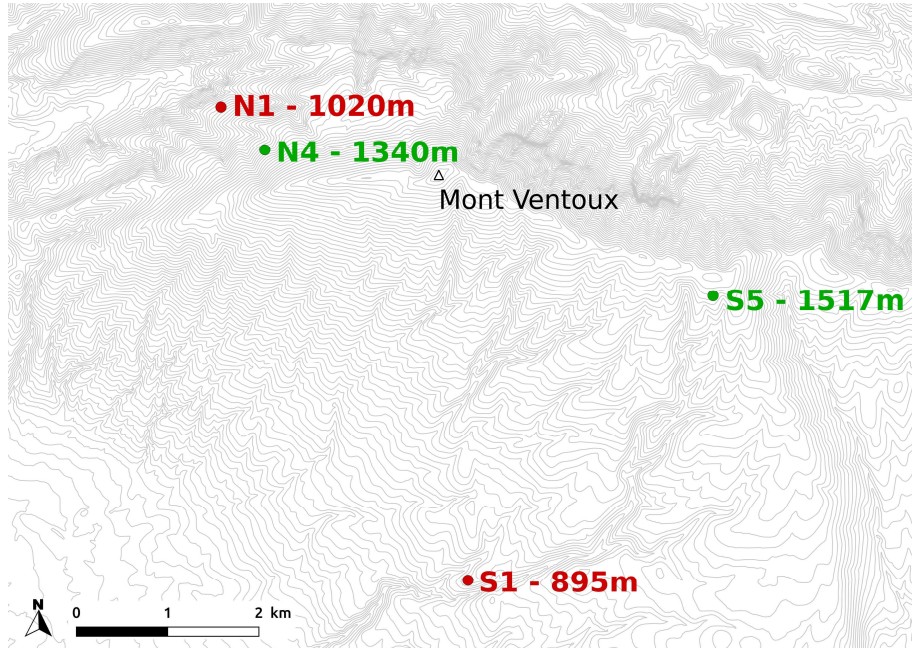
Enfin, nous observons une différenciation génétique significative pour l'accroissement en diamètre des semis, avec un accroissement maximal en population N2. Une différenciation génétique significative avait aussi été rapportée par Vitasse *et al.* (2009a), qui suggérait un optimum génétique pour l'accroissement à basse altitude. Dans notre cas, les résultats suggèrent que les populations aux extrêmes du gradient pour avoir évolué vers des stratégies couteuses en termes de croissance, possiblement sous l'effet de contrainte comme le stress hydrique.

Sur un plan méthodologique, il faut noter que nous nous sommes appuyés sur une approche récemment proposée par Ovaskainen *et al.* (2011) pour montrer que les patrons de différenciation génétique observés étaient bien le résultat de la sélection et pas de la dérive. En effet, les faibles niveaux de F_{ST}/Q_{ST} observés à l'échelle locale à laquelle nous avons travaillé, et le faible nombre de population étudiée (3) ne permettent pas d'utiliser les approches classiques reposent sur la comparaison F_{ST}/Q_{ST} . En revanche, l'approche d'Ovaskainen *et al.* (2011) nous a permis de détecter les traces de la sélection pour tous les traits pour lesquels un effet significatif du facteur population sur la variation phénotypique avait été mis en évidence, et même sur deux traits (dont la durée de saison de végétation) sur lequel ce facteur population n'était pas significatif.

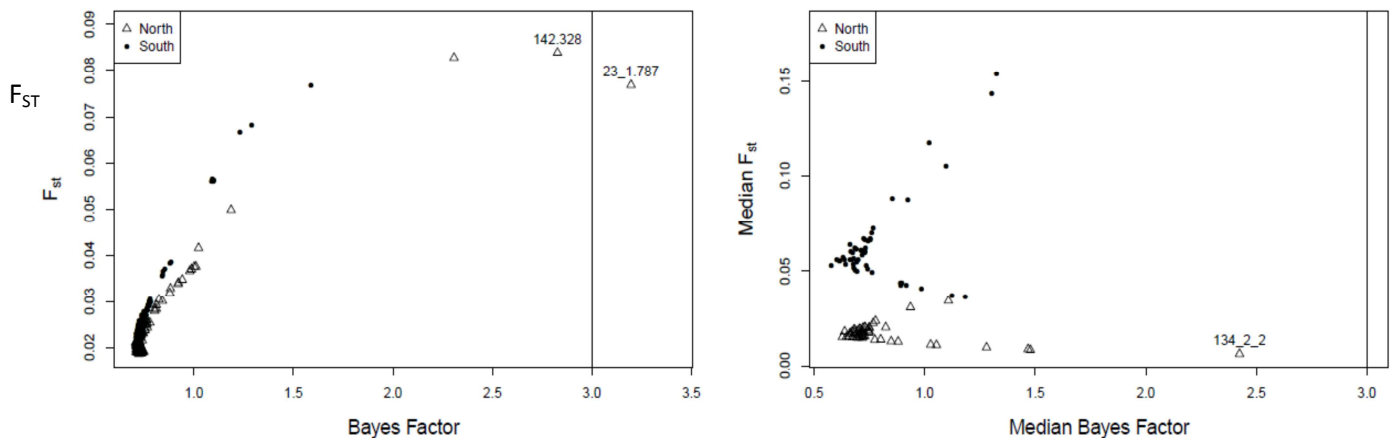
Figure 13. Traces de la sélection divergente, homogénéisante et épistatique sur la variation de gènes candidats le long de gradients d'altitude [P31].

Nous avons échantillonné 96 individus adultes dans 4 populations (N1 et N4 sur le gradient Nord, S1 et S5 sur le gradient Sud, A). Le séquençage de 57 gènes candidats pour la réponse aux stress abiotiques et pour la phénologie a révélé 573 SNPs. Un sous-ensemble de 52 gènes (et 320 SNPs) a été utilisé pour détecter les traces moléculaires de la sélection.

A. Carte des sites étudiés



B. Approche classique de détection de SNPs outliers basée sur le F_{ST} (Bayescan, Foll et Gaggiotti 2008). A gauche, l'approche a été appliquée à l'ensemble des 320 SNPs ; à droite, une approche haplotypique a été appliquée à 52 gènes.



5.2 Traces de l'adaptation récente sur la divergence de gènes candidats

Dans le cadre de la thèse d'H. Lalagüe co-encadrée par G. Vendramin (CNR Florence), et avec S. Gonzalez-Martinez (INIA Madrid), B. Fady et K. Csillery, nous avons mis en œuvre une approche de génomique des populations visant à caractériser la différenciation de gènes candidats potentiellement impliqués dans la réponse au climat entre populations de hautes et basses altitude sur le Mont Ventoux.

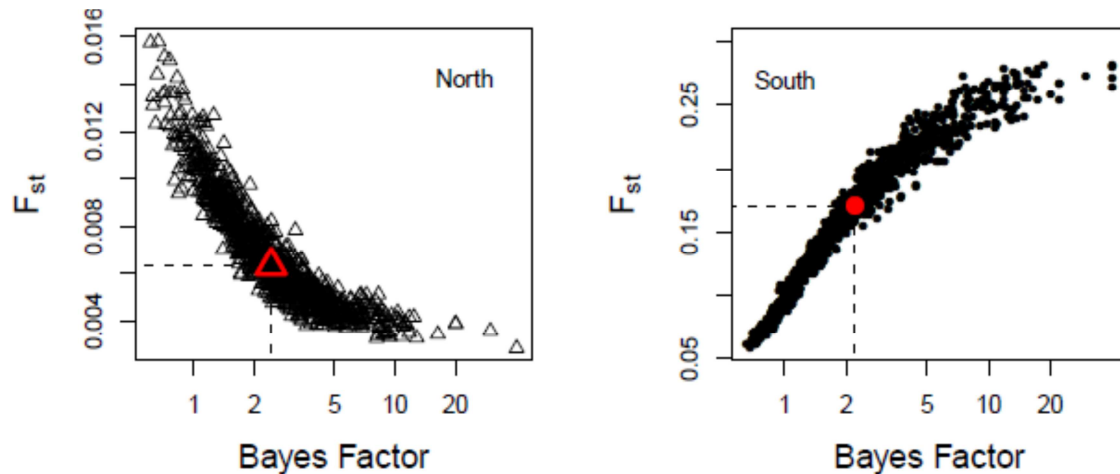
Chez le Hêtre, peu de ressources génomiques étaient disponibles encore récemment, et les recherches de traces de sélection au niveau moléculaires étaient principalement conduites à partir de marqueurs anonymes de type AFLP (Jump *et al.*, 2006; Pluess & Weber, 2012). **Nous avons développé un jeu de 58 gènes candidats potentiellement impliqués dans la phénologie ou la réponse aux stress biotiques [P25]**, à partir d'informations issues d'espèces d'arbres (les chênes) ou autres. Un panel de 96 individus de 4 populations faiblement différenciées du Ventoux a révélé 573 SNPs, et montré une diversité nucléotidique plutôt faible ($\theta\pi=2.2\times 10^{-3}$) et une décroissance du déséquilibre de liaison plutôt lente, en accord avec le taux de recombinaison moyen à l'échelle de la population ($\rho=5.4\times 10^{-3}$).

Nous avons ensuite utilisé ces ressources génomiques pour **rechercher la signature de la sélection liée aux variations d'altitude sur deux paires de populations de basse et haute altitude sur le Ventoux** (face Nord : N1 et N4 ; et face Sud : S1 et S5, Fig. 13A) [P31]. Nous avons utilisé un jeu de données de 546 SNPs détectés dans 53 gènes. Nous avons d'abord utilisé des **approches classiques de détection de loci outliers**, i.e. montrant une différenciation génétique entre populations plus forte ou faible que celle attendue sous l'effet des processus neutres (Foll & Gaggiotti, 2008). Avec l'approche Bayésienne entre populations à l'intérieur d'un versant, seulement 2 SNPs outliers sur les 320 testés sont identifiés, et montrent une signature de sélection divergente sur le versant Nord (Fig. 13B, gauche). Un SNP outlier supplémentaire est identifié avec une approche fréquentiste hiérarchique, et correspond à un signal de sélection divergente entre versant Nord et Sud. Nous avons ensuite appliqué le test d'outlier Bayésien en considérant chaque gène comme un locus multi-allélique (les différents haplotypes étant les différents allèles), en tenant compte de l'incertitude lors de l'inférence de la phase (Fig. 13B, droite). Cette approche est en évidence une extrême sensibilité du test d'outlier à la reconstruction de phase. Un test d'outlier très conservatif, moyennant les probabilités de chaque gène d'être sous sélection (le facteur de Bayes) sur un grand nombre de reconstructions de phase a permis d'identifier un gène montrant un signal faible de sélection divergente (côté Sud, Fig. 13C, droite) et un autre gène montrant un signal faible de sélection homogénéisante (côté Nord, Fig. 13C, gauche). Pour les SNP comme pour les gènes, les signatures ne sont pas conservées entre versant Nord et Sud.

Par ailleurs, en suivant une approche proposée par Ohta (1982), nous avons aussi analysé les variations entre locus du déséquilibre de liaison (DL) entre altitudes pour **identifier les paires de gènes sélectionnés conjointement, ie les traces de la sélection épistatique**. L'idée générale d'Ohta (1982) est que si le DL ne résulte que de processus neutres (dérive génétique forte et flux de gènes limité entre populations), alors la variance du DL résulte principalement de la corrélation des allèles ou des types gamétiques à l'intérieur des populations par rapport à la population totale. Au contraire, si la sélection épistatique est à l'origine du DL, alors les gamètes associant les allèles favorables devraient augmenter dans toutes les populations. Ohta (1982) propose donc un test de sélection épistatique détectant les locus montrant une **variance du DL inter-population particulièrement faible par rapport à la variance du DL classique intra-population**.

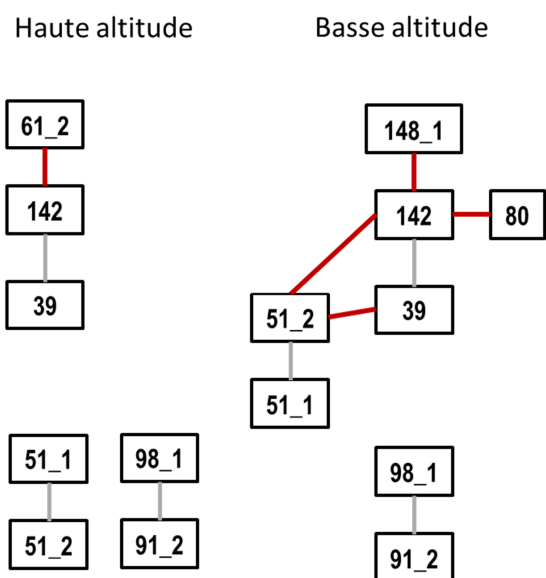
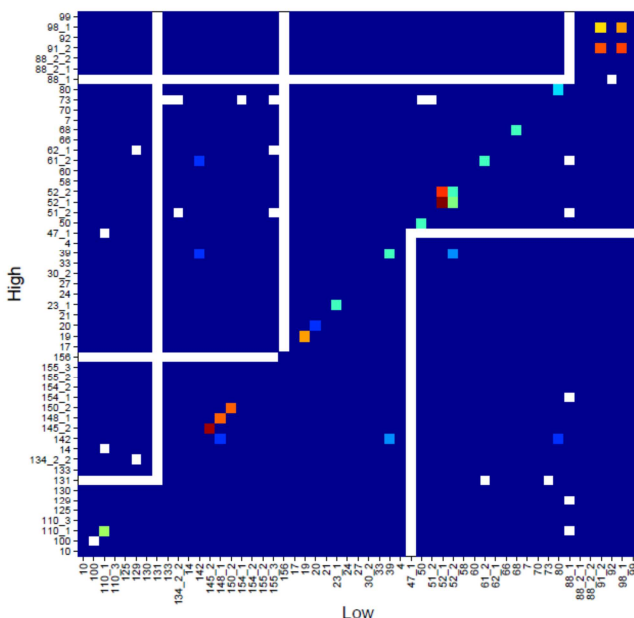
Figure 13 (suite). Traces de la sélection divergente, homogénéisante et épistatique sur la variation de gènes candidats le long de gradients d'altitude [P31].

C. Sensibilité de l'approche haplotypique de détection de gènes outliers basée sur le F_{ST} (Bayescan, Foll et Gaggiotti 2008). Les graphiques montrent la distribution conjointe des facteurs de Bayes et F_{ST} obtenu pour 10,000 reconstructions d'haplotypes (gauche : gène 134_2_2 et droite : gène 58) inférées par le logiciel PHASE.



D. Nombre de paires de SNP pour chaque gène montrant un signal de sélection selon le test d'Ohta (triangle haut/bas : population de haute/basse altitude). Les cellules blanches indiquent les cas où les données ne permettaient pas de calculer les 4 composantes du DL.

E Représentation schématique du réseau des gènes en interaction dans les populations à haute/basse altitude: Les lignes rouges correspondent aux interactions spécifiques à chaque groupe de populations.



Ce test s'appuie sur la décomposition de la variance du déséquilibre de liaison (DL) en plusieurs composantes : d'une part D_{IS}^2 (la variance moyenne du DL intra-population) et D_{ST}^2 (la variance de la corrélation des fréquences entre locus dans une population par rapport à la population totale) ; et d'autre part D'_{IS}^2 (la variance de la corrélation des fréquences entre locus dans un gamète dans une population par rapport à la population totale) et D'_{ST}^2 (la variance du DL dans la population totale). D'après Ohta, **la sélection épistatique est à l'origine du DL si $D_{ST}^2 < D_{IS}^2$ et $D'_{IS}^2 < D'_{ST}^2$** . Dans notre jeu de données, nous avons identifié 184 paires de SNPs dans les populations de haute altitude, et 211 paires de SNPs dans les populations de basse altitude montrant un tel signal de sélection (Fig. 13D). Entre 28% (haute altitude) et 23% (basse altitude) des interactions impliquent des SNPs entre gènes différents, ces gènes en interaction étant schématisés sur la Figure 13E. Nos résultats suggèrent donc que la sélection génère des associations entre gènes spécifiques des hautes/basses altitudes. Ces associations peuvent être directement confrontées aux connaissances issues de la génomique fonctionnelle [P31].

Cette étude confirme **l'intérêt de la combinaison d'approche monocus et multi-locus pour détecter les traces moléculaires de la sélection**, et plus généralement comprendre l'architecture moléculaire de l'adaptation locale. Il n'est pas surprenant d'observer un nombre aussi faible de locus montrant individuellement un signal de sélection divergente à une telle échelle spatiale (moins de 1km entre les populations N1 et N4 du versant Nord). Le test d'Ohta repose sur une approche multi-locus permettant d'identifier les combinaisons avantageuses dans toutes les populations. Il est donc complémentaire d'autres tests proposés pour identifier les traces multilocus de la sélection divergente (Ma et al., 2010; Storz & Kelly, 2008), à travers l'augmentation du DL entre locus entre populations démontrée par des approches théoriques (Le Corre & Kremer, 2003). L'avantage du test d'Ohta (en particulier pour les espèces non modèle) est qu'il ne requiert pas un jeu de locus neutres utilisés comme « contrôle » pour tester l'hypothèse de sélection. Ses performances et notamment sa robustesse aux effets démographiques restent toutefois à étudier plus en détail par des approches de simulations.

5.3 Conclusion : intérêt et limites des approches synchroniques à une échelle locale

De façon générale, nous avons détecté de faibles signaux de la sélection divergente ou homogénéisante entre les populations de hêtres des gradients altitudinaux Ventoux, que ce soit par l'approche phénotypique ou génomique. L'approche phénotypique montre que les traits phénologiques ont évolué vers des valeurs différentes dans les populations le long du gradient. L'approche génomique classique mono-locus identifie comme outlier un gène lié à la phénologie, mais il montre un signal de sélection homogénéisante entre populations N1 et N4. L'approche multi-locus de détection de la sélection épistatique que nous avons utilisée identifie des combinaisons d'allèles entre locus favorables dans toutes les populations (donc les traces multi-locus d'une sélection de type homogénéisante).

Ces résultats confirment globalement que la variabilité environnementale peut conduire à la divergence génétique (ici de traits phénologiques) entre sous-populations largement connectées par des flux de gènes. Toutefois, la divergence est moins marquée chez le Hêtre sur le Ventoux que celle qui avait pu être observée à des échelles spatiales similaire pour l'arbre tropical *Eperua falcata* (Audigeos et al., 2013; Brousseau et al., 2013).

Encadré 6 : Conclusions principales des approches expérimentales basées soit sur les patrons de différenciation génétique soit sur les processus contemporains

Question générale	Approche(s) utilisée(s)	Réponse chez le hêtre
Quels sont les niveaux de flux de gènes par pollen et par graine entre populations le long du gradient environnemental ?	Estimation des noyaux de dispersion du pollen et des graines (SEMM)	La dispersion des graines et du pollen se fait préférentiellement à courte distance ($\delta_p \sim 45$ m, $\delta_s \sim 18$ m). Mais les capacités de dispersion à longue distance du pollen et des graines sont non négligeables ($b_p=0.40$; $b_s \sim 0.31$)
Quelle est l'intensité de la dérive dans les différentes populations ?	Estimation de la taille efficace par ABC (Ne historique) Estimation du ratio densité efficace sur densité observée par le SEMM.	La taille efficace de population (Ne) serait entre 15,000 et 70,000 individus (estimation contemporaine) et autour de 4,000 individus (estimation historique)
Les traits d'intérêt sont-ils variables et héritable dans chaque population ?	Estimation des variances phénotypiques et génétiques in situ ou en plantation comparative	Les traits fonctionnels d'intérêt sont variables génétiquement dans les différentes populations, et leur co-variation est structurée à la fois par l'environnement et par les corrélations génétiques entre traits
Les traits fonctionnels d'intérêt sont-ils soumis à sélection ?	Estimation des gradients de sélection via différentes composantes de la fitness	Des gradients de sélection directionnels et stabilisant ont été mis en évidence sur certains traits, qui sont cohérents avec des attendus physiologiques et écologiques.
Quel est le niveau de différenciation génétique sur l'ensemble du génome ?	Estimation de la diversité génétique et de sa structure pour des marqueurs neutres	La diversité est principalement au sein des populations, avec une différenciation entre populations faible mais significative ($F_{ST} = 0.026$),
Certain traits montrent-ils une différenciation génétique plus forte qu'attendue sous l'effet des processus neutres ?	Estimation de la divergence entre traits en plantation comparative	Seule la phénologie du débournement montrent une différenciation plus forte qu'attendue ($Q_{ST} = 0.037$), avec un contre-gradient (les populations de hautes altitudes sont plus précoces que celles de basse altitude).
Et questions prioritaires à explorer par des approches expérimentales....		
Comment les composantes génétiques et plastiques de la variabilité phénotypiques contribuent à la variabilité phénotypique entre environnements ?		Voir 7.2
Comment interagissent la sélection et flux de gènes sur le gradient d'adaptation locale ?		Voir 7.2

6. Vers une synthèse sur la capacité de micro-évolution des populations d'arbres en réponse aux variations climatiques

6.1 Cohérence entre patrons de différenciation génétique et processus contemporains

Les différents résultats sur les capacités d'adaptation du Hêtre sur le Mont Ventoux mettent en évidence l'intérêt de conjuguer des approches visant à détecter la sélection à partir des structures génétiques observées (paragraphe 5) et des approches visant à caractériser les processus éco-évolutifs contemporains (paragraphe 3 et 4). L'encadré 6 résume les conclusions principales des études expérimentales menées sur le gradient altitudinal en face Nord du Ventoux.

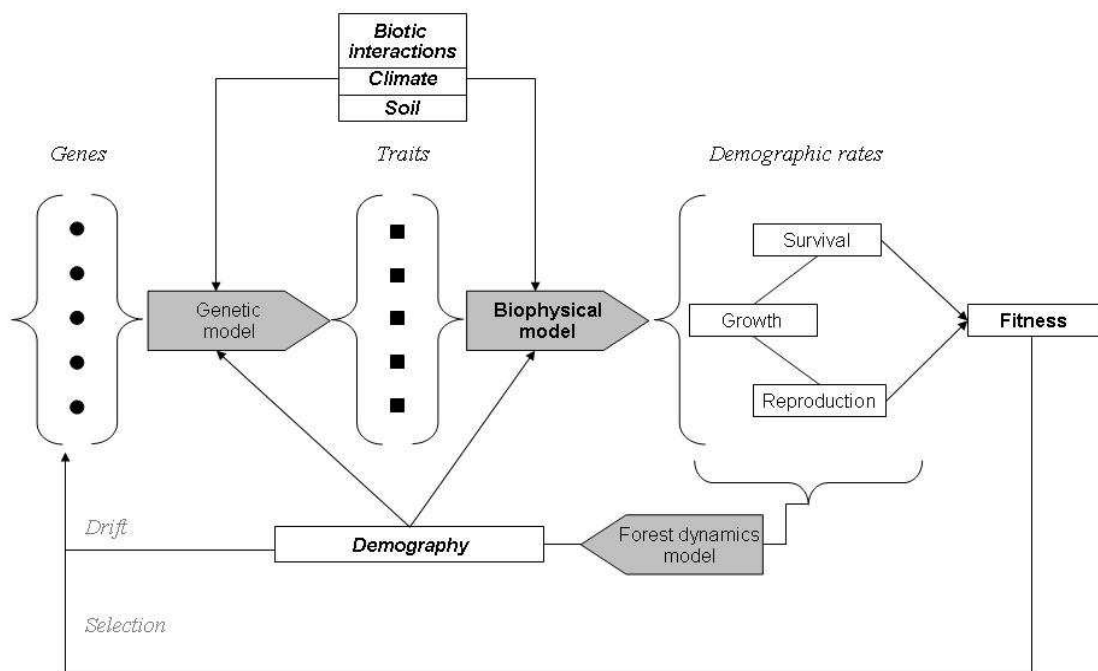
Tout d'abord en ce qui concerne la différenciation génétique moyenne entre populations à l'échelle du génome, nos résultats montrent une différenciation faible mais significative ($F_{ST}=0.026$ pour les microsatellites, et $F_{ST}=0.015$ pour les SNPs). Ces valeurs sont relativement proche de celles mesurées à l'échelle de l'Europe ($F_{ST} = 0.059$ sur des isozymes et 389 populations ; Comps *et al.* 2001 ; $F_{ST} = 0.058$ sur des microsatellites et 10 populations ; Buiteveld *et al.*, 2007). Contrastant avec cette faible différenciation, nous avons mesuré de faibles distances de dispersion par pollen et par graine ($\delta_p \sim 45$ m, $\delta_s \sim 18$ m). Néanmoins, les événements de dispersion à longue distance, éventuellement favorisés par la variation intra- et inter-altitude de la date d'émission du pollen et de réceptivité des fleurs femelles, pourrait contribuer à un taux de migration entre populations non négligeable. Par ailleurs, la taille efficace de population (N_e) estimée dans les populations de Hêtre du Ventoux est relativement faible par rapport aux attendus les populations d'arbres (Petit & Hampe, 2006) : entre 15,000 et 70,000 individus (estimation contemporaine) et autour de 4,000 individus (estimation historique). Les estimations historiques basées sur le niveau de polymorphisme et des modèles d'équilibre mutation-dérive sont typiquement de l'ordre de $N_e \sim 10^6$ (par exemple pour *Picea abies*, Heuertz *et al.*, 2006). Mais l'estimation d'un paramètre aussi synthétique que N_e est néanmoins sensible à la mesure génétique d'intérêt qui est utilisée (Pannell & Fields, 2014). Il est donc délicat de comparer quantitativement les niveaux de différenciation reflété par F_{ST} d'une part, et les estimations des paramètres de dispersion et de taille efficace d'autre part. En considérant l'imprécision autour des mesures, un simple modèle en îles avec $N_e=40,000$ et $m= 0.0001$ serait cohérent avec les paramètres estimés. Néanmoins, il serait plus intéressant de tenir compte explicitement de l'histoire démographique complexe de la population pour expliquer les patrons observés (Marko & Hart, 2011).

Concernant le potentiel adaptatif contemporain des populations, nous montrons d'une part que la plupart des traits fonctionnels étudiés sont variables, héréditaires et pour certains soumis à sélection. D'autre part, nos résultats montrent une différenciation génétique significative de la phénologie du débourrement, de la senescence, de la durée de la saison de végétation, et de la croissance avec l'altitude. L'ensemble des résultats en termes de processus et de structure est donc globalement cohérent, et suggèrent que ces différentes forces ont conduit à la mise en place d'une différenciation adaptative. Ainsi, les flux de gènes ne sont pas suffisamment forts pour s'opposer à la divergence. Ils ne sont pas suffisamment faibles pour que la dérive explique les patrons de différenciation observés entre les populations N1, N2 et N4.

Figure 14. Schéma des relations entre gènes, traits, taux démographiques et fitness considérées dans le modèle PDG

Le schéma conceptuel ci-dessous illustre la principale originalité du modèle mécaniste PDG par rapport au modèle de génétique quantitative théorique. Dans PDG, **les variations de fitness entre individus ne sont pas prescrites, mais elles émergent dynamiquement du modèle**. Les interactions entre le génotype et l'environnement déterminent le phénotype d'un individu, puis des interactions entre l'ensemble des traits fonctionnels et l'environnement déterminent les réserves carbonées produites par un individu, qui sont converties en probabilité de survie, en taux de croissance et en investissement à la reproduction. Les variations de ces taux démographiques entre individus se traduisent par des variations de fitness, qui affectent la composition génétique à la génération suivante.

Un tel modèle est une illustration du cadre conceptuel introduit par Lande (1982) puis plus récemment repris par Coulson et al. (2006), qui propose de tenir compte explicitement des relations entre les différents niveaux d'organisation de la diversité biologique (les gènes et les traits des individus, la population) pour analyser les interactions entre gènes et dynamique démographique de la population.



Néanmoins, dans les détails, la comparaison des processus de réponse à la sélection et des patrons de différenciation adaptative ouvre de nouvelles interrogations. Ainsi, nous avons mis en évidence une sélection directionnelle pour un débourrement précoce en population N1. Néanmoins, cette population montre aussi un débourrement plus tardif en plantation comparative que la population N4. Par ailleurs, des gradients de sélection directionnels ont été mesurés sur d'autres traits fonctionnels (en particulier $\delta^{13}\text{C}$), pour lesquels aucune différenciation génétique entre populations n'est détectée. Ces contradictions suggèrent qu'il n'existe pas de relation simple entre processus éco-évolutifs intra-population et divergence inter-populations. Cela peut être dû à différents phénomènes :

- La forme et l'intensité de la sélection contemporaine sur ces traits fonctionnels mesurée en N1 peuvent différer de celles de la sélection historique.
- La forme et l'intensité de la sélection sur ces traits fonctionnels peuvent ne pas être suffisamment différentes le long du gradient pour conduire à de la sélection divergente.
- Des contraintes peuvent limiter la réponse à la sélection. Il s'agirait probablement plus des corrélations phénotypiques que du niveau de variance disponible, car ces niveaux de variance intra-population sont importants.

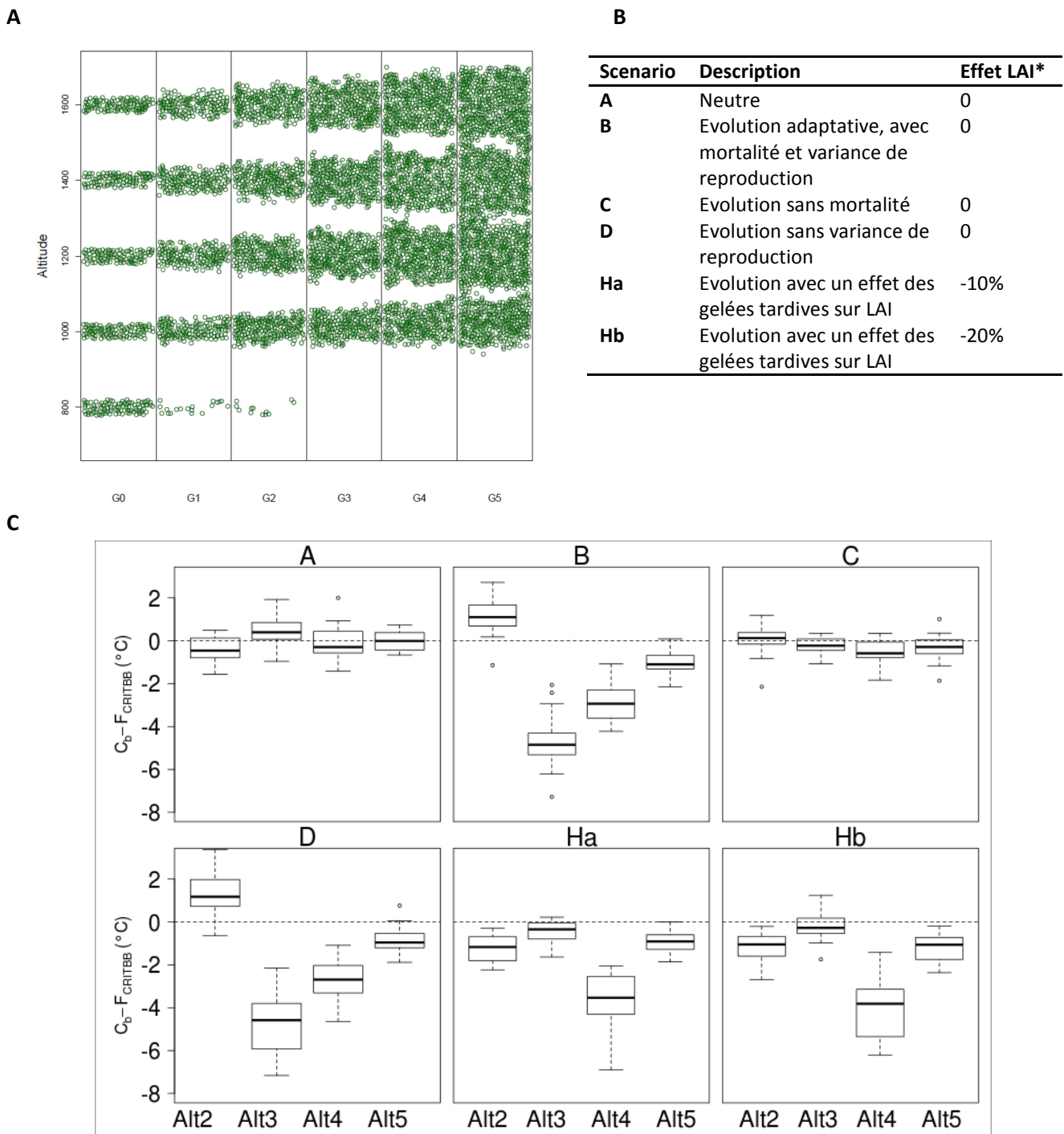
6.2 Intégration des composantes du potentiel évolutif dans un modèle de simulation physio-démo-génétique PDG

La volonté de mieux comprendre nos résultats expérimentaux et notamment la sélection induite par les variations climatiques nous a poussé à entreprendre une démarche de modélisation basée sur les processus avec H. Davi. La plupart des modèles théoriques de génétique quantitative traitant de l'évolution phénotypique dans un environnement spatialement (et éventuellement temporellement hétérogène) partagent l'hypothèse que la fitness est directement déterminée par un ou deux traits adaptatifs d'intérêt, et que cette relation ne dépend que de la valeur optimale du phénotype et de la sélection stabilisante autour de ce phénotype optimal (Encadré 3), et éventuellement de la plasticité du trait (Chevin *et al.*, 2013). Cette hypothèse simplificatrice présente plusieurs limites pour étudier l'adaptation locale de populations le long de gradients climatiques et la dynamique de populations sous un climat changeant. Les traits adaptatifs déterminant la réponse fonctionnelle d'un arbre au climat (ie les flux de carbone et d'eau) sont nombreux, et différentes combinaisons de traits peuvent maximiser la fitness pour un climat donné. Le climat lui-même est décrit par plusieurs variables, qui peuvent avoir des effets antagonistes sur le fonctionnement de l'arbre. Enfin, quand le climat change, la relation trait-fitness peut aussi changer. Ce sont typiquement les modèles physiques et écophysiologiques qui décrivent ces effets complexes du climat sur le fonctionnement des arbres, mais généralement sans tenir compte de la variabilité entre individus des traits fonctionnels.

Pour pallier ces limites, nous avons développé un nouveau modèle Physio-Démo-Génétique (PDG) couplant : (1) un **module fonctionnel** dérivé de CASTANEA (Dufrêne *et al.*, 2005) **simulant les flux d'eau et de carbone à l'échelle de l'arbre à partir de données climatiques journalières** ; (2) un **module de dynamique convertissant les réserves carbonées en taux de survie et de reproduction pour les arbres adultes** et (3) un **module de génétique quantitative reliant la valeur d'un ou plusieurs traits fonctionnels au génotype d'un arbre**. Ce modèle individu-centré et spatialement explicite simule l'évolution de traits phénotypiques dans des populations d'arbres où les différences phénotypiques entre individus sont déterminées à la fois par leur génotype et leur réponse physiologique au climat (Fig. 14). Ce modèle est implémenté sur la plateforme CAPSIS (Dufour-Kowalski *et al.*, 2012), et a bénéficié de nombreux travaux antérieurs avec François de Coligny.

Figure 15. Simulation d'équilibre migration-sélection dans une population de hêtre le long d'un gradient d'altitude sous un climat stable dans le temps

Nous avons utilisé PDG pour simuler l'évolution sur 5 générations d'une population de hêtre fragmentée en 5 sous-populations (Alt1 à Alt5) le long d'un gradient d'altitude mimant celui du Ventoux (A). Au départ (génération G0), les populations (composée chacune de 100 hêtres adultes) sont à l'équilibre migration-dérive. Pendant 5 générations, les variations de croissance, survie et reproduction entre adultes sont déterminés par le climat (leur position sur le gradient d'altitude) et leur génotype aux locus contrôlant F_{CRITBB} (la somme des températures requises pour débourrer). Nous avons comparé pour plusieurs scénarios (B) le changement dans chaque population Alt2 à Alt3 le changement de la valeur de F_{CRITBB} entre les générations G0 et G5 (ie la réponse à la sélection sur 5 générations, C).



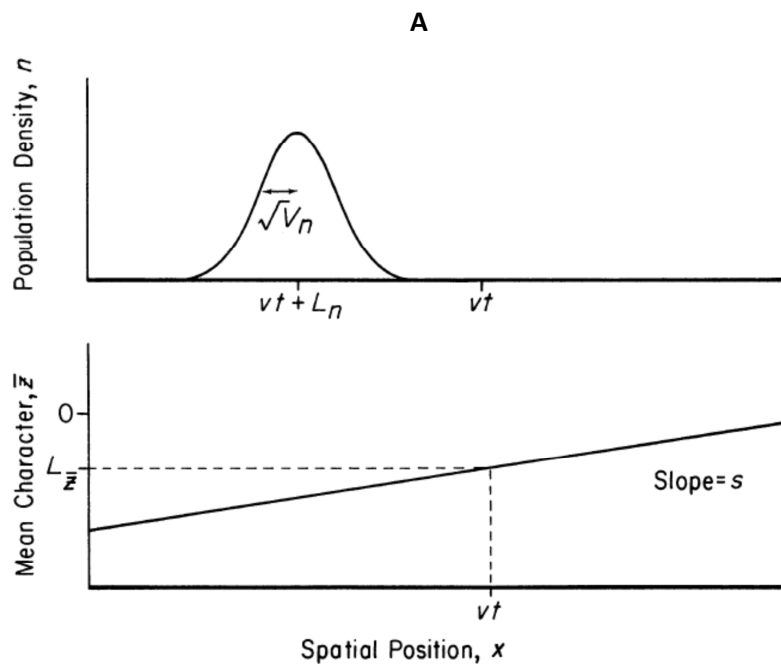
Nous avons utilisé PDG pour étudier les composantes plastiques et génétiques de la variation de la date de débourrement dans des populations de hêtres le long d'un gradient altitudinal correspondant aux conditions climatiques observées sur le Ventoux (Fig. 15). Notre hypothèse principale dans cette étude est que la date de débourrement (TBB) est un trait quantitatif dont la variabilité dépend seulement de (1) la variabilité génétique pour la somme des températures requises pour débourrer (F_{CRITBB} , un des paramètres de CASTANEA) et (2) la variabilité environnementale des températures le long du gradient d'altitude. F_{CRITBB} est déterminé par le génotype à 10 locus bialléliques. Sous climat constant, les simulations montrent que 5 générations suffisent à mettre en place une différenciation génétique significative F_{CRITBB} pour le long du gradient d'altitude (scénario A versus B, Fig. 15). Mais la variabilité phénotypique de la date de débourrement due à la réponse plastique à l'altitude (35.2 jours entre les deux extrêmes altitudinaux) ou à l'année climatique (7.2 jours entre deux années extrêmes) est plus importante que celle due à la différenciation génétique (2 jours au maximum entre les populations les plus différenciées). **Un résultat majeur est que le cline génétique pour la date de débourrement est de façon générale non monotone le long du gradient d'altitude, et que la direction et l'intensité de la sélection varient fortement entre altitudes.** Ces variations s'expliquent en partie par les effets combinés des processus écologiques sur la valeur adaptative, qui varient entre altitude (notamment la sensibilité aux gelées tardives, scénarios B, Ha, Hb, Fig 15). Dans les simulations effectuées, on trouve que l'évolution est pilotée principalement par la mortalité (résultats très similaires des scénarios D et B, Fig 15), et peu par les différences de contributions à la reproduction entre arbres (pas de différenciation adaptative sous le scénario C, Fig 15). Cela confirme le rôle majeur de la mortalité déjà mis en lumière par des études de simulations précédentes (Kuparinen *et al.*, 2010).

Ce modèle intégratif ouvre des vastes perspectives notamment pour (1) comprendre l'effet du climat sur la mise en place d'adaptation locale dans des populations d'arbre, (2) prédire l'effet des processus micro-évolutifs sur la réponse aux variations climatiques futures et (3) étudier le rôle de pratiques de gestion sur la réponse des populations d'arbres au climat futur. Ces questions sont au cœur du projet Tiptree, et abordées dans le paragraphe 7.1. Deux inconvénients majeurs de ce modèle mécaniste sont néanmoins la quantité importante de données qu'il nécessite pour être calibré, et la difficulté de sa validation. Nous travaillons actuellement à cette étape de validation (voir paragraphe 7.1).

Plus généralement, les modèles théoriques et mécanistes abordant les mêmes questions sont étroitement complémentaires. Les modèles théoriques fournissent notamment un cadre conceptuel général pour **identifier les paramètres évolutifs qui déterminent de façon critique la dynamique et l'adaptation locale de populations dont l'environnement varie dans l'espace et dans le temps** (Encadré 7). Les effets réciproques de la distribution des traits sur les taux démographiques (et vice-versa) dans un environnement constant étaient pris en compte dans les modèles de génétique quantitative évolutive depuis Lande (1982). Mais c'est plus récemment que l'hétérogénéité à la fois temporelle et spatiale de l'environnement a été considérée (Duputié *et al.*, 2012; Pease *et al.*, 1989; Polechová *et al.*, 2009), avec généralement l'hypothèse simplificatrice que l'environnement se déplace dans l'espace à une vitesse constante au cours du temps. Ces modèles montrent qu'il existe une vitesse critique de changement temporel de l'environnement au-delà de laquelle l'espèce s'éteint ; en dessous du seuil, la distribution de l'espèce se déplace dans l'espace à vitesse constante pour suivre sa niche. Plus la variance génétique est forte, plus l'espèce se maintient facilement.

Encadré 7 : Modèles théoriques d'équilibre migration-sélection dans un environnement spatialement et temporellement hétérogène.

Différents modèles étudient l'effet de l'adaptation génétique sur le déplacement des aires de répartition et les clines phénotypiques dans le cas où l'environnement varie à la fois dans l'espace (le long d'un cline unidimensionnel) et dans le temps (à vitesse constante) (Duputié *et al.*, 2012; Pease *et al.*, 1989; Polechová *et al.*, 2009). Pease *et al.* (1989) considère simultanément les fonctions décrivant la variation dans l'espace de la densité de population n (une Gaussienne de largeur relative $2\sqrt{V_n}$) et de la valeur moyenne du trait z (un cline de pente s) (A). L'optimum du trait varie également linéairement dans l'espace, et les pentes des clines des phénotypes réalisés et optimaux peuvent différer (Kirkpatrick & Barton, 1997). Au cours du temps, si le changement environnemental n'est pas trop rapide, le gradient environnemental se déplace vers la droite à une vitesse v , et les deux fonctions d'intérêt (celle de la densité de population et de la valeur moyenne du trait) gardent la même forme, mais se déplacent également à vitesse constante v .



Polechová *et al.* (2009) généralise ces résultats, et montre notamment qu'ils sont robustes par rapport aux mécanismes régulant la densité de population. Duputié *et al.* (2012) généralise ces résultats au cas où la réponse adaptative implique plusieurs traits évoluant en réponse à des pressions de sélection locales et des flux de gènes. Cette étude montre que certains traits peuvent développer des clines dans des directions opposées aux prédictions univariées, et que tous les clines se déplacent dans le temps au fur et à mesure que l'espèce suit son optimum environnemental, avec un décalage constant. Le potentiel adaptatif est élevé quand la sélection non linéaire (stabilisante) est faible dans la direction du changement d'optimum, et quand la variabilité génétique multi variée est grande dans la direction du gradient de sélection.

Trois sources de mal adaptation génétique peuvent être distinguées : le fardeau de variance génétique (la diminution de fitness due à la variance génétique autour de l'optimum), le fardeau de dispersion sur le gradient spatial (la diminution de fitness due à la migration d'une population adaptée) ; et le fardeau lié au changement dans le temps de l'optimum phénotypique (i.e. la perte de fitness quand l'environnement d'une population adaptée se déplace d'une unité de temps). **Une perspective majeure du développement de PDG est d'explorer si la trajectoire micro-évolutive des populations simulées par le modèle mécaniste met en évidence les mêmes sources de mal adaptation que celles identifiées par les modèles théoriques.** L'analyse qualitative et quantitative des divergences entre les prédictions de ces deux types de modèles permettra notamment de mieux comprendre les spécificités de la sélection induite par les facteurs climatiques, et l'effet d'autres contraintes non prise en compte dans les modèles théoriques.

6.3 Conclusion et piste de réflexion sur l'interdisciplinarité et le dialogue science société

Mes différents travaux de recherche s'inscrivent dans un projet de recherche cohérent (i.e. axé sur une question centrale, par ex. celle la capacité de microévolution de populations de Hêtre), interdisciplinaire (i.e. associant différentes disciplines de l'écologie), orienté vers à la réponse à des questions de société et néanmoins soucieux de produire des résultats et des méthodes intéressant la communauté scientifique des écologues de l'évolution. Je profite ici de cette synthèse pour livrer quelques réflexions générales sur les principales richesses et limites de ce type d'approche, qui cherchent à concilier des objectifs parfois contradictoires.

Développer des recherches orientées vers à la réponse à des questions de société est une ambition qui s'inscrit dans la durée. Comme exposé dans le premier paragraphe de cette synthèse les questionnements généraux issus de diverses parties prenantes sur l'adaptation des forêts au CC sont nombreux (par exemple : « quel sera le devenir des forêts actuelles sous le CC ? existe-t'il des modes de de gestion favorisant l'adaptation des communautés en place ? Quelle est la part du choix des provenances dans les adaptations possibles ?). C'est pour moi une part majeure du travail du chercheur (1) d'entendre ces questionnements généraux émanant des parties prenantes, (2) de transmettre à la société les connaissances déjà existantes permettant d'y répondre et enfin (3) d'identifier quelles connaissances manquent, et les pistes de recherches permettant de les acquérir dans un délai raisonnable. Un premier verrou au dialogue science société tient pour moi au fait que les étapes 1 et 2 de ce processus sont souvent négligées, pour diverses raisons (temps, complexité, structuration et culture commune des communautés de recherche et des celles des parties prenantes). Dans le domaine forestier, les relations des chercheurs avec les certaines parties prenantes (par exemple les gestionnaires) sont ainsi plus développées qu'avec d'autres (par exemple les associations de protection de l'environnement).

Sur les questions d'adaptation des forêts au CC, de nombreuses connaissances manquent, et identifier les celles qui sont « prioritaires » est une première étape. Les acquérir nécessite la mise en œuvre de programmes expérimentaux souvent interdisciplinaires, mobilisant des moyens humains et financiers conséquents sur plusieurs années. Une source de tension majeure et bien connue vient du fait que les financements sur projet couvrent souvent des durées courtes (3-4 ans), et que les financeurs attendent en plus des projets retenus qu'ils répondent à des questions scientifiques ambitieuses sur des fronts de science (même si beaucoup d'appels d'offre sont aussi articulés autour de questionnement issus de la société). Dans la réponse aux appels d'offre, il faut alors arriver à lutter contre la « facilité » qui consiste à simplifier les questions de recherche souvent complexes, pour garantir qu'à l'issue du projet, des réponses claires seront

obtenues à des questions qui nécessitent en réalité bien plus de temps. En particulier, c'est un enjeu majeur de convaincre nos financeurs et nos instances que les programmes de recherche interdisciplinaires requièrent du temps pour arriver en phase de croisière, et n'ont pas forcément la même « productivité scientifique » initiale que des projets ancrés dans une seule discipline.

La tension entre la complexité des recherches nécessaires pour compléter les connaissances « prioritaires », et l'évaluation actuelle de la production scientifique se répercute au niveau des sujets de thèse proposés dans nos laboratoires. Une facilité est de privilégier des sujets de thèses explorant des questions « à bon rendement » plutôt que des questions « à risque ». Il faut néanmoins que doctorants et chercheurs assument aussi un investissement sur ces dernières (par exemple mettre en œuvre des approches interdisciplinaires sur l'adaptation des arbres au climat) pour espérer produire les connaissances identifiées comme « prioritaires ».

A l'échelle d'une unité de recherche, ces tensions peuvent être en partie résolues grâce à un collectif de recherche efficace. Ce collectif est un moyen de « débroussailler » les questions complexes, et de les rendre abordables dans le cadre d'une thèse par exemple, et de favoriser l'interdisciplinarité. C'est ainsi que l'interaction avec H. Davi (écophysiologie), E. Klein (biostatistiques), et F. Lefèvre (génétique quantitative) nous a permis de mener à bien les thèses d'A. Bontemps ou de J. Gaüzère, ou que celle avec G. Vendramin, S. Gonzalez Martinez ou B. Fady (génomique) nous a permis de mener à bien celle d'H. Lalagüe. Nous (les doctorants et moi !) avons eu la chance d'arriver à mobiliser des collectifs de recherche opérationnels, notamment au sein de notre unité de recherche, et il me tient particulièrement à cœur de continuer à les faire vivre.

7. Perspectives

Mes recherches ont permis de mieux comprendre la contribution des processus évolutifs à la réponse adaptative de populations d'arbres au climat, et de développer plusieurs outils permettant de prédire la réponse future de populations d'arbres au changement climatique. Mes projets futurs s'appuient sur ces résultats et ces outils, et visent dans une première étape (déjà engagée) à intégrer les connaissances acquises pour produire des scénarios de réponse des forêts au changement climatique futur sur le Ventoux (paragraphe 7.1). Je souhaite aussi développer des approches expérimentales collaboratives pour mieux comprendre la variabilité du potentiel adaptatif de populations d'arbres à l'échelle de leur aire de répartition, ou le rôle des flux de gènes par pollen dans la réponse à l'hétérogénéité spatiale et temporelle du climat (paragraphe 7.2). Enfin, les modèles que j'ai contribués à développer pour la simulation de dynamiques micro-évolutives en climat changeant ont de larges applications en écologie, que je souhaite mettre en œuvre dans les projets détaillés dans le paragraphe 7.3.

7.1 Scénarios de réponse au changement climatique de forêt à des échelles locales

Collaborateurs : Hendrik Davi, Katalin Csillery, Philippe Dreyfus

Ce projet est au cœur du projet ERANET TipTree (2013-2015). Notre hypothèse dans ce projet est qu'il existe un niveau critique de diversité génétique pour la réponse aux stress environnementaux, qui détermine en interaction avec l'impact démographique du stress la probabilité d'adaptation ou d'extinction. L'objectif principal de TipTree est d'identifier si le changement climatique conduit à des points de basculement* dans les dynamiques démographiques de populations d'arbres, et d'évaluer comment la variabilité intra-

spécifique des traits fonctionnels d'une part et les activités humaines d'autre part peuvent affecter les dynamiques démographiques sous différents scénarios de changement global (CG).

a) Identifier les traits fonctionnels clé impliqué dans la réponse au climat

Une première étape est de caractériser les **valeurs critiques de traits fonctionnels clé** qui conduisent à des points de basculement* en différents points de l'aire de distribution d'une espèce et sous différents scénarios climatiques. Nous considérons ici comme points de basculement les changements majeurs dans la dynamique démographique de la population, comme la mortalité massive, ou l'arrêt de reproduction, qui vont conduire à une réduction de taille de population, voire à son extinction locale. Nous focalisons ici sur les traits morphologiques (LMA), physiologiques (efficacité d'utilisation de l'eau) ou phénologiques (date de débournement) qui affectent la dynamique démographique (survie, reproduction), sachant que ces relations peuvent varier entre populations. Notre approche repose sur le modèle biophysique et écophysique CASTANEA, qui utilise des paramètres spécifiques du site et de l'espèce, ainsi que des données climatiques journalières, pour calculer les flux de d'eau et les réserves carbonées à l'échelle de la population, et simuler certaines variables de la dynamique démographique (largeur de cernes, reproduction). Notre approche consiste à **calibrer le modèle CASTANEA dans différentes populations d'une espèce le long de gradients locaux (par exemple en différentes altitudes), en estimant les valeurs de paramètres qui expliquent le mieux les variables démographiques observés**. Nous développons en ce moment une approche d'ABC* pour aborder cette question. Pour les populations où la mortalité est déjà observée, cette approche devrait permettre d'identifier les mécanismes et les traits fonctionnels clé qui pilotent la mortalité. En outre, des simulations sous différents scénarios climatiques futurs seront effectuées pour identifier les mécanismes et les traits fonctionnels qui piloteront la mortalité. **Cette étape peut aussi fournir des indications sur les paramètres spécifiques du modèle qui diffèrent entre populations**. Dans CASTANEA, la plupart des traits fonctionnels d'intérêt (par ex la date de débournement) sont considérés comme des variables dépendant de paramètres (par ex. la somme des températures requises pour débourrer) et de l'environnement (les températures). On peut ainsi généralement faire l'hypothèse que le paramètre lui-même dépend peu de l'environnement (i.e. sa plasticité est nulle). Notre approche devrait permettre d'identifier les paramètres spécifiques du modèle montrant une variation entre populations, et, sous l'hypothèse que cette variation est essentiellement génétique, d'identifier des traits fonctionnels « candidats » dont la variabilité intra-spécifique est non négligeable.

b) Rôle de la micro-évolution dans la réponse des populations d'arbres au climat futur

Une deuxième étape est d'étudier si **l'évolution génétique des traits fonctionnels clé impliqués dans la réponse au climat peut affecter la réponse des populations d'arbres au climat futur (et notamment se traduire par des points de basculement différent de ceux prédits sans tenir compte des capacités de microévolution)**. Nous utiliserons le modèle PDG pour simuler les dynamiques micro-évolutives sous différents scénarios de changement climatique fournis par le GIEC. Un avantage de ce modèle basé sur les processus par rapport aux modèles théoriques est qu'il peut tenir compte de l'effet de combinaisons climatiques nouvelles sur l'évolution phénotypique.

c) Rôle de pratiques de gestion sur la réponse des populations d'arbres au climat futur

Une troisième étape est de modéliser l'effet des scénarios de gestion forestière sur la dynamique micro-évolutive des populations d'arbres. Les pratiques de gestion peuvent agir de façon diverse sur les processus micro-évolutifs [P24]. L'étude détaillée de situations locales précises peut éclairer l'effet des pratiques de

gestion adaptative. Une originalité du projet TipTree est d'associer des gestionnaires avec lesquels nous établirons des scénarios de gestion adaptative pour les situations que nous modélisons (par exemple l'effet du changement climatique sur les forêts du Mont Ventoux). Pour cette situation, nous utiliserons le modèle PDG pour tester l'effet des scénarios de gestion adaptative sur la dynamique future des forêts (sur 2-3 générations), et aussi sur une gamme de services écosystémiques pertinents par rapport aux enjeux locaux (par exemple stockage de carbone...). La restitution de ces résultats aux gestionnaires permettra d'extraire et de formuler des éléments opérationnels pour guider la gestion des forêts sous un climat changeant.

7.2 Variabilité du potentiel adaptatif de populations d'arbres sur leur aire de répartition-

Les travaux expérimentaux que j'ai menés pour caractériser le potentiel adaptatif s'appuient sur des approches phénotypiques de génétique quantitative in situ, et des approches de génomique des populations. Ces recherches ont conforté mon intérêt pour les approches phénotypiques, notamment parce qu'elles permettent de faire le lien avec d'autres disciplines en écologie (éco-physiologie), et de tester des hypothèses sur les mécanismes écologiques ou physiologiques impliqués dans l'adaptation.

Les approches de génomique en sont encore à leur balbutiement pour les espèces non modèles. Les avancées récentes des études génomiques incitent à la modestie ; il faudra sans doute encore beaucoup de travaux de recherche pour comprendre les bases moléculaires de la sélection sur les traits quantitatifs ou expliquer la variation des traits quantitatifs d'intérêt (Marjoram *et al.*, 2014; Rockman, 2012). Les approches mixtes intégrant en plus des génotypes l'information sur l'environnement, les traits, ou les réseaux métaboliques semblent prometteuses.

Mes divers projets futurs détaillés ci-dessous s'appuient aussi sur une combinaison d'approches phénotypiques et génomiques. Une première série de projets (**a**, **b**) visent ainsi à mieux comprendre l'impact de l'environnement sur l'expression du phénotype, et sur les composantes plastiques et génétiques de la variabilité phénotypique. Le projet **c** est un test expérimental original d'une hypothèse issue de la littérature théorique sur l'interaction entre flux de gènes et adaptation, toujours par des approches phénotypiques. Enfin, différents projets listés dans **d**) visent à utiliser les outils de la génomique pour comprendre l'impact de l'environnement sur les régimes de sélection.

a) Impact de l'environnement sur l'expression phénotypique et la variance génétique

Collaborateurs : Julie Gaüzère, Oliver Brendel, Hendrik Davi, Christian Pichot, Philippe Rozenberg

L'évolution phénotypique en environnement changeant dépend notamment à un niveau individuel de la variation de l'expression du phénotype en fonction de l'environnement et au niveau de la population de la variation de l'héritabilité (h^2) et de la variance génétique (V_A) additive en fonction de l'environnement. La capacité d'un génotype à produire différents phénotypes (différentes valeurs d'un trait donné) quand l'environnement varie définit sa plasticité, qui est traditionnellement mesurée par la norme de réaction*. Les interactions génotype-environnement (qui se manifestent par des normes de réaction des différents génotypes non parallèles) expriment les variations de plasticité entre génotypes, et suggèrent que cette plasticité peut être héritable. Seule la plasticité héritable peut éventuellement évoluer et ainsi contribuer au potentiel adaptatif (Nicotra *et al.*, 2010; Van Kleunen & Fischer, 2005). La plasticité non héritable peut néanmoins affecter le potentiel adaptatif ; par exemple la plasticité adaptative peut tamponner les effets du changement environnemental sur les variations démographiques et ralentir l'évolution (Chevin *et al.*, 2013).

Diverses hypothèses ont été formulées sur la variation de l'héritabilité (h^2) et de la variance génétique (V_A) additive entre environnements favorables et défavorables (Charmantier & Garant, 2005; Hoffmann & Merilä, 1999). Les hypothèses qui prédisent l'augmentation de h^2 en environnement contraint reposent soit sur la diminution attendue de V_A (due à l'élimination des allèles de faibles fitness, ou à la canalisation) dans les environnements favorables (les moins nouveaux pour l'espèce), soit sur l'augmentation de l'expression phénotypique de V_A dans les environnements contraignants (due à la limitation des ressources). A l'opposé les hypothèses qui prédisent la diminution de h^2 lorsque l'environnement se dégrade reposent sur plus forte expression de la variance environnementale V_E attendue dans les environnements contraignants, ou sur le fait que le potentiel génétique des individus ne s'y exprime pas pleinement à cause de la limitation des ressources. Les études expérimentales vont dans les sens des deux attendus, sans qu'aucune tendance nette ne se dégage. Les variations de h^2 et V_A dépendent vraisemblablement des traits étudiés et de la gamme d'environnements favorables et contraignants considérés. Ces variations sont importantes à caractériser car elles conditionnent la généralisation des estimations obtenues en plantations comparatives (où l'environnement est généralement supposé favorable), et aussi l'évolution attendue sous un environnement changeant.

J'ai commencé à aborder expérimentalement ces questions dans le cadre de la thèse de J. Gaüzère, où il s'agit de comprendre l'effet de l'environnement (avec ou sans stress hydrique) sur la variabilité des variances et corrélations génétiques additives de différents traits fonctionnels, estimée en plantation comparative. L'originalité de notre approche tient à la gamme importante de traits considérés, qui permettra d'évaluer dans quelle mesure les variations de h^2 en fonction de l'environnement peuvent être différentes pour des traits différents, et comment les corrélations génétiques entre traits sont affectées par l'environnement. L'inconvénient majeur de cette expérimentation est que les conditions défavorables (comme favorables) sont difficilement comparables aux conditions expérimentées en population naturelle.

Les expérimentations de transplantation réciproques le long de gradients environnementaux locaux (typiquement des gradients d'altitude compacts) sont un outil de choix pour caractériser les composantes plastiques et génétiques de la variabilité phénotypique mesurée en population naturelle. Nous avons mis en place à l'URFM de tels dispositifs pour le Hêtre (2 sites de transplantation sur un gradient altitudinal au Ventoux). Ce dispositif permettra de caractériser les patrons d'adaptation locale, la différenciation génétique des traits adaptatifs et les normes de réaction des génotypes à l'environnement pour les environnements testés. En particulier, les extrémités inférieures et supérieures des gradients altitudinaux sont des milieux privilégiés pour observer l'impact d'événements climatiques et biotiques extrêmes sur des populations représentant une large gamme de potentiels d'adaptation dans l'espèce.

Plus généralement, d'autres dispositifs de transplantation croisées sur des gradients locaux existent pour différentes espèces d'arbres tempérés : à l'URFM pour le Sapin (3 sites de transplantations sur 3 gradients altitudinaux - Ventoux, Isole et Vésubie, que C Pichot supervise). D'autres équipes ont installés des dispositifs similaires sur les mêmes espèces (gradient Pyrénéens sur Chêne, Hêtre et Sapin étudiés par A Kremer et S Delzon) ou sur d'autres espèces (gradient de Mélèze dans le Briançonnais, Ph Rozenberg). Il serait intéressant de synthétiser les informations apportées par ces dispositifs, et de comparer leurs résultats avec ceux issus de plantations comparatives plus classiques (incluant des provenances échantillonnées sur l'aire de distribution des espèces). Une telle synthèse permettrait de répondre à de nombreuses questions :

- **Sur un plan scientifique** : Existe-t-il des tendances communes (entre espèces et environnement, ou intra-espèce pour différents environnements) pour l'effet de l'environnement (hautes/basses température, intensité du stress hydrique) sur les patrons d'adaptation locale et la différenciation des traits adaptatifs ? Ces tendances à une échelle locale sont-elles cohérentes avec les tendances à l'échelle de l'aire, et sinon, quelle peut être le rôle de la dérive dans les patrons observés à large échelle ? Quelle est l'importance respective de la distance géographique (via les flux de gènes et la dérive) et de la distance environnementale sur la mise en place de patrons d'adaptation locale ?
- **Sur un plan méthodologique** : Qu'est-ce qui limite notre capacité à détecter l'adaptation locale quand elle existe ? Quels traits de performance rendent le mieux compte de l'adaptation locale ? Comment lier les résultats issus de ce type d'expérimentation aux bases de données de variabilité des traits fonctionnels au niveau spécifique (Kattge *et al.*, 2011) ? Chez des espèces à long cycle de vie, quelle est l'importance de la durée du suivi, et les tendances changent-elles au cours du cycle de vie ? Les quelques transplantations réciproques de long-terme existantes (Ishizuka & Goto, 2012) peuvent éclairer ces questions.
- **Sur un plan appliqué** : les dispositifs de transplantation permettent d'observer des réponses presque instantanées pour des caractères de survie, de phénologie et de croissance mesurés. Il serait intéressant de synthétiser quelles préconisations peuvent être déduites de ces résultats pour la migration assistée des espèces, et quelles informations manquent pour ces préconisations (Schreiber *et al.*, 2013).

Un avantage est que ces dispositifs de long terme sont inclus dans des projets communs avec les différentes personnes mentionnés (projets GICC-GRAAL, ANR-FLAG & MeCC...). Mais une synthèse complète nécessitera sans doute un effort spécifique.

b) Variabilité temporelle de l'expression phénotypique

Collaborateurs : Hendrik Davi, Christian Pichot, Philippe Rozenberg

En complément des réponses instantanées (survie, croissance) observée dans les transplantations réciproques, l'étude des profils de cernes des individus des populations en place est un outil exceptionnel pour **l'analyse rétrospective de la réponse sur plusieurs dizaines d'années des populations d'arbres au climat**. Certes, ce signal est très intégrateur, et ne concerne que quelques traits de performance (la croissance) ou fonctionnel (la densité du bois). Si l'on tient compte explicitement des facteurs confondants (compétition, âge, climat), la croissance est un prédicteur majeur de la fitness individuelle. En outre, la densité du bois est aussi un indicateur du diamètre intérieur des vaisseaux conducteurs, qui a un impact important sur le flux de sève dans l'arbre et donc la réponse à la sécheresse. Enfin, chaque profil de cernes permet d'accéder à l'expression de ces caractères phénotypiques dans plusieurs environnements climatiques (les années) pour un même génotype (l'arbre), ce qui fait de l'étude des profils de cernes un outil particulièrement pertinent pour évaluer les composantes génétiques et plastique de la variabilité phénotypique.

Ces approches sont notamment développées par Ph. Rozenberg (INRA Orléans). Nous avons initié une collaboration sur le Hêtre dans le cadre de la thèse d'A. Bontemps avec des difficultés majeures liées à l'analyse des profils de cernes chez le Hêtre. Ces approches sont par ailleurs au cœur de la thèse d'A. Latreille (focalisée sur le sapin) qui commence. Je souhaite dans le futur développer ce type d'approche, qui permet notamment de faire le lien avec l'écophysiologie.

c) Interaction entre sélection et flux de gènes sur un gradient d'adaptation locale

Collaborateurs : Etienne Klein, Julie Gaüzère, Frank Schurr

Quand l'environnement varie à la fois dans le temps et dans l'espace, les flux de gènes entre populations existantes peuvent introduire des gènes favorables issus de sites déjà soumis aux conditions environnementales nouvellement appliquées à la population focale (Kremer *et al.*, 2012). Les populations les plus éloignées géographiquement étant en général également les plus éloignées génétiquement, ce sont les flux de gènes à «longue distance» qui ont la probabilité la plus forte d'introduire un nouveau gène «avantageux» dans une population.

Pour mieux comprendre si la dispersion à longue distance du pollen est susceptible de transporter des gènes adaptés à des conditions environnementales très différentes et donc d'accélérer l'adaptation génétique à un changement d'environnement, nous avons engagé une approche expérimentale originale avec J. Gaüzère et avec E. Klein. Après avoir mesuré la dispersion par pollen, et caractérisé la divergence génétique pour la phénologie du débourrement, nous nous proposons d'abord de caractériser les phénotypes des descendants issus de pollen immigrant. Cette étape originale permettra de déterminer si le pollen immigrant est effectivement une source de phénotypes plus «originaux» susceptibles d'alimenter la population en diversité génétique sélectionnable. En parallèle, un modèle sera développé pour intégrer (i) les taux de migration mesurés à partir des marqueurs, (ii) la distribution des valeurs génétiques sur le gradient, (iii) l'héritabilité des caractères étudiés et (iv) les synchronismes de floraison, dans le but d'inférer les taux de dispersion efficace et leur impact sur la variabilité phénotypique entre deux générations sur les différentes parties du gradient. Ce projet s'inscrit dans le cadre du projet ANR MeCC.

d) Signatures moléculaires de la sélection

Collaborateurs : Andréa Pluess GG Vendramin, Katalin Csillery, Anna Rochanski, Ivan Scotti, Philippe Cubry

Une première approche possible pour mieux comprendre les bases moléculaires de l'adaptation locale est d'analyser **la variabilité de gènes candidats le long de nombreux gradients locaux répliqués**, et de **tester explicitement quels facteurs environnementaux pilotent cette variabilité**. C'est ainsi que nous avons engagé le génotypage de ~170 SNPs issus de la thèse d'H. Lalagüe dans différentes populations de hêtres distribuées sur plusieurs gradients d'altitude ou de disponibilité en eau chez le Hêtre. De même, le génotypage de ~200 SNPs sur le sapin a été effectué sur les trois gradients (Ventoux, Issole, Vésubie) dans le cadre de la thèse d'A. Rochanski. Ces données seront analysées dans le cadre du projet TipTree, d'une part avec des méthodes « mono-locus » de corrélation génotype-environnement (Coop *et al.*, 2010; Frichot *et al.*, 2013) et d'autre part avec des approches « multi-locus » (analyse des patrons de DL, paragraphe 5.2).

Une autre approche plus récente consiste à **détecter les traces de la sélection à l'échelle du génome entier**, par des approches de « génotypage par séquençage » particulièrement séduisantes pour des espèces non modèles (ie les zones de divergences génomique sont identifiées simultanément avec leur séquençage de novo). Ces approches sont au cœur du projet ANR FLAG. Ma contribution est plus méthodologique : je m'intéresse en particulier à la question de la capacité de détection de la réponse à la sélection à des échelles fines en utilisant ces approches contrastées, ie d'une part les approches « gènes candidats », dans lesquelles typiquement un petit nombre de gènes candidats et de SNPs sont génotypés dans de nombreuses populations/environnement et d'autre part les approches « genome-wide », dans lesquelles un grand nombre de locus sont génotypés pour un petit nombre d'individus.

Enfin, une autre approche intéressante pour comprendre les bases moléculaires de la variabilité phénotypique chez des espèces non-modèle peut s'appuyer sur les dispositifs de transplantation réciproques

ou de plantations comparatives que nous avons mis en place chez différentes espèces. Ces dispositifs permettent de caractériser la distribution des valeurs génétiques des caractères d'intérêt, et notamment d'identifier les individus extrêmes de ces distributions. Le génotypage de ces individus extrêmes pour les locus candidats est une stratégie originale pour caractériser la relation génotype phénotype, qui est au cœur du projet FLAG.

7.3 Intérêt de modèles mécanistes basés sur les processus pour comprendre la contribution de la micro-évolution à la réponse adaptative des forêts au CC

Les interactions réciproques entre démographie et génétique, prises en compte dans les modèles de génétique quantitative évolutive depuis Lande (1982) (voir aussi Fig. 14), ont pris un nouvel intérêt dans le contexte du changement climatique. Il y a en particulier deux situations liées au CC qui focalisent l'attention des modèles d'écologie évolutive : celle (A) **des populations en déclin démographique** du fait de la dégradation des conditions environnementales, et celle des **populations en phase d'expansion démographique** dans des milieux devenus favorables. Les défis adaptatifs rencontrés par les populations dans ces deux situations sont très différents. Dans la situation A (déclin) l'adaptation consiste en une course entre déclin et changement évolutif : si des modifications génétiques sont trop lentes, la population risque de s'éteindre avant de pouvoir s'adapter aux nouvelles conditions environnementales. Ce n'est que lorsque les changements environnementaux ne sont ni trop rapides ni trop forts, lorsque la taille initiale de la population est grande, et lorsque le potentiel évolutif est élevé qu'une population peut être sauvée par l'adaptation génétique (Gomulkiewicz & Holt, 1995). Cette situation est aggravée par le fait que le potentiel évolutif est réduit lorsque la taille de la population diminue, avec d'autres circonstances aggravantes comme l'augmentation de la consanguinité ou les effets d'Allee qui limitent encore la fécondité dans les petites populations. La simple existence d'une abondante variation génétique ne garantit donc pas l'adaptation : il existe un niveau critique de la diversité génétique pour les traits impliqués dans la réponse au stress, qui, en interaction avec l'impact démographique du stress, permet de prédire la probabilité d'adaptation ou d'extinction (Gomulkiewicz & Houle, 2009).

Dans la situation B (expansion), le front de colonisation est un point chaud évolutif, car la faible densité de population accroît la dérive génétique (gene surfing) et amplifie les effets sélectifs (Excoffier *et al.*, 2009). Un premier défi est celui du maintien d'une diversité génétique sur le front, qui dépend surtout de processus démographiques, comme la dispersion à longue distance (Fayard *et al.*, 2009), ou la présence d'effet Allee (Roques *et al.*, 2012). L'évolution rapide des traits d'histoire de vie de l'espèce pose un second type de défi. Les modèles théoriques suggèrent que pendant l'expansion, il y a une forte sélection pour des capacités de dispersion et de reproduction importantes, alors que les traits qui sont généralement adaptatifs dans des situations d'équilibre (par exemple les capacités de compétition) peuvent être fortement contre-sélectionnés (Burton *et al.*, 2010). Les patrons d'évolution dépendent fortement des compromis évolutifs (trade-off) entre ces différents traits adaptatifs.

Les modèles de simulation individus centrés et mécanistes comme PDG, ou d'autres modèles démogénétique auxquels j'ai contribué sur la plateforme Capsis peuvent éclairer ces questions en complément des modèles théoriques. Ces modèles mécanistes ont notamment l'avantage de tenir compte explicitement des processus écologiques et évolutifs de la dynamique. Ainsi, ils permettent de mieux comprendre la relation entre le phénotype et la valeur sélective (ie le gradient de sélection) lorsque l'environnement varie. Pour prendre l'exemple du modèle PDG, il peut être utilisé pour caractériser la variation des gradients de

sélection entre les traits fonctionnels impliqués dans la réponse au climat (date de débourrement, efficacité d'utilisation de l'eau) lorsque le climat change dans l'espace ou dans le temps. La confrontation des modèles théoriques et mécanistes est une thématique de recherche qui me tient à cœur depuis longtemps (cf projet VARIADAPT, soutenu par la FRB). Cette pratique est au cœur du projet MeCC (qui considère plutôt des situations de type A, déclin démographique) et du projet EXPANDTREE (qui considère plutôt des situations de type B, expansion démographique). Parmi les multiples conclusions qui peuvent découler de ces confrontations, je m'intéresse en particulier à :

- Identifier les limites à l'adaptation que les modèles théoriques ne prennent pas en compte, et notamment celles liées au cycle de vie des arbres. Retourner ensuite vers des modèles théoriques généraux pour l'évolution phénotypique chez les espèces à long cycle de vie.
- Utiliser les modèles mécanistes pour mieux comprendre pourquoi des réponses adaptatives peuvent ne pas être détectées par des approches statistiques qui sont généralement validées sur des modèles théoriques simples.

8. Glossaire

Approche diachronique (ou allochronique): approche basée sur des mesures de la variable d'intérêt répétées dans le temps pour une même population ; s'oppose à l'approche synchronique, où la variable d'intérêt est mesurée à un même instant t dans différentes populations. Par exemple, pour caractériser l'évolution de la distance moyenne entre parents et descendants (d_{PO}) au cours du processus de recrutement, l'approche diachronique consistera à mesurer d_{PO} pour une même cohorte à plusieurs reprises au cours du processus de recrutement (idéalement à germination, puis tous les ans jusqu'à un âge A où l'on considère le semis recruté) alors que l'approche synchronique consistera à mesurer d_{PO} à un seul moment pour différentes cohortes d'âge différents (Hendry & Kinnison, 1999).

Débourrement: développement des bourgeons végétatifs et floraux des arbres qui conduit à l'éclatement du bourgeon (laissant apparaître sa bourre, ie le duvet et les jeunes feuilles et fleurs enfouies) puis à l'étalement de feuilles et des fleurs.

Densité efficace de pères (dep) : nombre de donneurs de pollen équi-fertiles par unité de surface qui conduirait à une probabilité de copaternité égale à celle observée.

Espèce disséminée : par opposition aux espèces dites sociales, se dit d'espèce dont les populations ont une faible densité à l'échelle du massif forestier. C'est typiquement le cas des feuillus précieux (pommier, poirier, merisier, alisier...).

Héritabilité d'un trait : paramètre statistique (propre à un trait donné et une population donnée) décrivant la part de variance phénotypique interindividuelle qui est d'origine génotypique. L'héritabilité au sens étroit se mesure comme le rapport de la variance génétique additive et de la variance phénotypique : $h^2 = V_A / V_P$, où V_A (la variance génétique additive) est la variance des valeurs génétiques additives* des individus de la population, et V_P la variance des valeurs phénotypiques. L'héritabilité au sens large se mesure comme le rapport de la variance génotypique et de la variance phénotypique : $H^2 = V_G / V_P$, où V_G (la variance génotypique) est la variance des valeurs génotypiques* des individus de la population, et V_P la variance des valeurs phénotypiques. Ces deux paramètres statistiques (h^2 et H^2) sont définis par rapport au modèle classique de la génétique quantitative qui exprime que la variance phénotypique d'un trait dans une population donnée est la somme de la variance génotypique et de la variance environnementale : $V_P = V_G + V_E$ où V_E (la variance environnementale) est la variance des valeurs environnementales dues au effet de micro-milieu. La valeur environnementale (E) est considérée comme un résidu aléatoire, d'espérance nulle, et on fait l'hypothèse de sa distribution (et notamment sa variance) est la même quel que soit le génotype. Si l'on pouvait placer tous les individus d'une population strictement dans les mêmes conditions environnementales (ce qui est impossible), V_P n'aurait plus qu'une composante (V_G) et H^2 serait égale à 1. A l'opposé un trait qui ne dépendrait absolument pas du génotype des individus aurait une valeur $H^2=0$.

Fitness (valeur adaptative, ou valeur sélective) d'un individu, d'un génotype, ou d'une population : la fitness d'un individu correspond au nombre de descendants qu'il produit pendant toute sa vie et qui survivent à la génération suivante. La fitness d'un génotype correspond au nombre de descendants viables et fertiles que produit en moyenne chaque individu de ce génotype à la génération suivante. La fitness d'un individu ou d'un génotype dépend principalement de sa survie entre le stade zygote (œuf) et le stade adulte, et de sa fertilité (nombre de descendants viables capables de se reproduire). Ces deux paramètres (survie et fertilité) déterminent donc le nombre de descendants produits en moyenne par chaque génotype. Par extension, la fitness d'une population est souvent mesurée par son taux de croissance intrinsèque. La fitness

est un concept central de la théorie de l'évolution par sélection naturelle de Darwin. La sélection naturelle est présentée par Huxley comme la « survie des plus aptes » (survival of the fittest). Formulé ainsi, ce concept est tautologique : qui sont les plus aptes ? ceux qui survivent ; donc la sélection naturelle est la survie de ce ceux qui survivent. Pour sortir de ce piège tautologique, il faut revenir à la valeur prédictive de la fitness.

Nombre efficace de pères (Nep): le nombre de donneurs de pollen équi-fertiles qui conduirait à une probabilité de copaternité égale à celle observée.

Norme de réaction : fonction décrivant le changement dans la valeur génétique d'un phénotype en fonction de la valeur de l'environnement (Nussey *et al.*, 2007).

Noyau de dispersion primaire et efficace : le noyau de dispersion primaire d'une propagule (pollen ou graine) décrit la densité de probabilité qu'une propagule émise au point (0,0) aille germer en position (x,y) ; il intègre « seulement » le mouvement et la survie des propagules pendant la dispersion. Le noyau de dispersion efficace d'une propagule intègre, en plus de la dispersion primaire, les processus post-dispersion de germination et de mortalité.

Partie prenante (stakeholder en anglais) : d'après wikipédia, un acteur, individuel ou collectif, activement ou passivement concerné par une décision ou un projet ; c'est-à-dire dont les intérêts peuvent être affectés positivement ou négativement à la suite de son exécution. Pour la forêt, on distingue différentes parties prenantes : les propriétaires forestiers (en France, 70% privés et 30% état et collectivités), les gestionnaires forestiers, les décideurs politiques et les instances chargées de mettre en œuvre les politiques publiques, les associations de protection de la nature et plus généralement les citoyens bénéficiant de services rendus par la forêt (pour la chasse, la promenade, etc...).

Point de basculement : changements dans les écosystèmes assez significatifs pour avoir des impacts importants sur la biodiversité ou les services écosystémiques à l'échelle mondiale et régionale, avec 4 critères : (1) Il existe un seuil au-delà duquel survient un changement abrupt entre plusieurs états écologiques stables (ex: mortalité) ; (2) L'effet général d'un facteur du changement global est amplifié par des boucles de rétroaction positive (ex: parasites, ravageurs) ; (3) Les changements provoqués par un facteur sont de longue durée et difficiles à inverser (ex: dynamique post-incendie) et (4) Il existe un délai significatif entre la dynamique des facteurs et l'expression des impacts, ce qui complique grandement la gestion écologique (ex: absence de régénération alors que les arbres adultes survivent). Voir rapport de la CBD n°50.

Potentiel adaptatif : Selon les définitions, le potentiel adaptatif recouvre la plasticité et les interactions génotype-environnement pour les principaux traits adaptatifs (Nussey *et al.*, 2007), ou correspond à la capacité héritable d'évoluer un nouvel état ontogénique stable via un ou plusieurs mécanismes produisant de la variabilité phénotypique (Pigliucci, 2008).

SEMM ou Spatially Explicit Mating Model : Modèle de croisement explicite dans un voisinage. Ce modèle utilise la loi d'action de masse (Holsinger, 1991) pour décrire la composition du nuage pollinique ou de la pluie de graine en un point donné de l'espace en fonction des contributions des différents donneurs de pollen ou de graines. Ce modèle est aussi appelé modèle de voisinage (neighborhood model) dans l'étude fondatrice de Adams et Birkes (1991), puis dans la celle de Burczyk et al. (2002)

Services écosystémiques : bénéfiques que les êtres humains tirent du fonctionnement des écosystèmes. Popularisée dans le rapport du Millenium Ecosystem Assessment (2005) et de plus en plus utilisée dans des situations concrètes de gestion, cette notion suscite toutefois des critiques dues notamment à son caractère réducteur et aux partis pris idéologiques qu'elle sous-tend (Marris, 2014)

Temps de génération : le temps moyen de graine à graine (ie entre l'année de germination de l'arbre et l'année de germination moyenne de ses descendants par graine). Typiquement, sa valeur est intermédiaire entre l'âge à la première reproduction, et la durée de vie. Estimé à 101 ans chez le palmier *Euterpe globosa* par Van Valen (1975), cité dans Petit et Hampe (Petit & Hampe, 2006).

Trait adaptatif : un trait variable, héritable* et fonctionnel*.

Trait fonctionnel : trait morphologique, physiologique ou phénologique qui a un effet sur la fitness (Violle et al., 2007).

Valeur génotypique : effet moyen du génotype sur le trait considéré. S'exprime en unité du trait mesuré. Se mesure comme la moyenne phénotypique de nombreux individus du même génotype, exprimée en écart à la moyenne de la population.

Valeur génétique additive d'un individu : la somme des effets moyens des gènes paternel et maternel qu'il possède. Le terme « additif » traduit simplement le fait que les effets moyens des gènes s'ajoutent. L'effet moyen d'un allèle particulier est l'espérance de la valeur génotypique conditionnée par la présence de cet allèle dans le génotype. Cette valeur est celle qui minimise l'espérance du carré du résidu de dominance. La valeur génétique additive est la fraction de la valeur génotypique dont on peut aisément prédire la transmission.

9. Abréviations utilisées

AFORCE = RMT * consacré à l'adaptation des forêts au changement climatique.

ANAEE-France : infrastructure « Analyse et Expérimentation sur les Ecosystèmes – France », coordonnée par le CNRS, l'INRA et l'Université Joseph Fourier, et constituant la contribution française au projet européen ANAEE. ANAEE France réunit dans un réseau intégré un ensemble unique de plateformes expérimentales (Noeuds 1, 2 et 3), de plateformes analytiques (Noeud 4) et de systèmes d'information et plateformes de modélisation (Noeud 5) tous dédiés à la biologie des écosystèmes continentaux.

BP (Before Present) signifie que les dates sont exprimées en nombre d'années comptées vers le passé à partir de l'année 1950.

CGAF = Conservatoire Génétique des Arbres Forestiers, Unité Sous Contrat INRA

CRGF = Commission des Ressources Génétiques Forestières

EFI = European Forest Institute (<http://www.efi.int/portal/>). Cette organisation internationale rassemblant 25 pays européens a comme objectif d'appuyer la recherche et la définition de politiques publiques dans le domaine des forêts, en facilitant la mise en réseau des équipes de recherche et la dissémination des résultats scientifiques.

EFPA = Département d'Ecologie des Forêts, Prairie et Milieux Aquatiques de l'INRA

EVOLTREE = Réseau d'excellence lancé en Avril 2006 dans le cadre du 6^{ème} projet cadre de l'Union Européenne, en maintenant porté par EFI.

CRPF = Centres Régionaux de la Propriété Forestière = établissements publics rassemblés au sein du CNPF (Centre National de la Propriété Forestière) et visant à Regrouper les forestiers privés, développer les méthodes de sylviculture, développer et améliorer la gestion.

GIEC = Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPCC en anglais).

GSM = Gene Shadow Model

IPCC : Intergovernmental Panel on Climate Change, ou GIECC* en français

MEMM = Mixed-Effect Mating Model et MEMMi = Mixed-Effect Mating Model individual

MAAF = ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt.

MEDDTL = Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement

ONF = Office National des Forêts

ONG = Organisation(s) Non Gouvernementale(s)

Réseau RENECOFOR = Réseau National de suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers, piloté par l'ONF depuis 1992 pour détecter d'éventuels changements à long terme dans le fonctionnement d'une grande variété d'écosystèmes forestiers et de mieux comprendre les raisons de ces changements.

RMT = Réseau Mixte Technologique

Scenario RCP (pour Representative Concentration Pathway) : les quatre scénarios relatifs à l'évolution de la concentration en gaz à effet de serre au cours du XXI^e siècle, établis par le GIEC pour son cinquième rapport, AR5 (5th Assessment Report.)

SEMM = Spatially Explicit Mating Model, ou Modèle de croisement spatialement explicite

URFM = Unité « Ecologie des Forêts Méditerranéennes » de l'INRA d'Avignon

10. Références bibliographiques

- Adams, W. & Birkes, D. (1991). Estimating mating patterns in forest tree populations. In *Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees* (eds S. Fineschi, M. Malvolti, F. Cannata & H. Hattemer), pp. 157-172. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Aitken, S.N. & Whitlock, M.C. (2013) Assisted Gene Flow to Facilitate Local Adaptation to Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **44**, 367-388.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, **1**, 95-111.
- Alberto, F., Bouffier, L., Louvet, J.-M., Lamy, J.-B., Delzon, S., & Kremer, A. (2011) Adaptive responses for seed and leaf phenology in natural populations of sessile oak along an altitudinal gradient. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 1442-1454.
- Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., & Savolainen, O. (2013a) Potential for evolutionary responses to climate change: evidence from tree populations. *Global Change Biology*, **19**, 1645-1661.
- Alberto, F.J., Derory, J., Boury, C., Frigerio, J.-M., Zimmermann, N.E., & Kremer, A. (2013b) Imprints of Natural Selection Along Environmental Gradients in Phenology-Related Genes of *Quercus petraea*. *Genetics*, **195**, 495-512.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H.T., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660-684.
- Amm, A. (2011) Contribution à l'estimation des potentialités de migration des essences forestières face au changement climatique : Le cas du sapin pectiné (*Abies alba* Miller) sur le Mont Ventoux, Aix Marseille 3.
- Angeloni, F., Ouborg, N.J., & Leimu, R. (2011) Meta-analysis on the association of population size and life history with inbreeding depression in plants. *Biological Conservation*, **144**, 35-43.
- Arntz, M. & Delph, L. (2001) Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia*, **127**, 455-467.
- Ashley, M. (2010) Plant Parentage, Pollination, and Dispersal: How DNA Microsatellites Have Altered the Landscape. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **29**, 148-161.
- 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.
- Augspurger, C.K. (1983) Offspring Recruitment around Tropical Trees: Changes in Cohort Distance with Time. *Oikos*, **40**, 189-196.
- Barbero, M. & Quezel, P. (1987) La végétation du Ventoux, diversité, stabilité actuelles des écosystèmes. *Etudes Vaclusiennes*, **3**, 79-84.
- Benito Garzon, M., Alía, 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.
- Breda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625-644.
- Bresson, C.C., Vitasse, Y., Kremer, A., & Delzon, S. (2012) To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiology*, **31**, 1164-1174.
- Brousseau, L., Bonal, D., Cigna, J., & Scotti, I. (2013) Highly local environmental variability promotes intrapopulation divergence of quantitative traits: an example from tropical rain forest trees. *Annals of Botany*, **112**, 1169-1179.

- Buiteveld, J., Vendramin, G.G., Leonardi, S., Kamer, K., & Geburek, T. (2007) Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *Forest Ecology and Management*, **247**, 98-106.
- Burczyk, J., Adams, W.T., Moran, G.F., & Griffin, A.R. (2002) Complex patterns of mating revealed in a *Eucalyptus regnans* seed orchard using allozyme markers and the neighborhood model. *Molecular Ecology*, **11**, 2379-2391.
- Burton, O.J., Phillips, B.L., & Travis, J.M.J. (2010) Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters*, **13**, 1210-1220.
- Charlesworth, D. & Willis, J.H. (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics*, **10**, 783-796.
- Charmantier, A. & Garant, D. (2005) Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 1415-1425.
- Cheab, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrêne, E., François, C., Gritti, E.S., Legay, M., Page, C., Thuiller, W., Viovy, N., & Leadley, P. (2012) Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters*, **15**, 533-544.
- 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**, 967-979.
- Comps, B., Gomory, D., Letouzey, J., Thiebaut, B., & Petit, R.J. (2001) Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European Beech. *Genetics*, **157**, 389-397.
- Coop, G., Witonsky, D., Di Rienzo, A., & Pritchard, J.K. (2010) Using Environmental Correlations to Identify Loci Underlying Local Adaptation. *Genetics*, **185**, 1411-1423.
- Cornelius, J. (1994) Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**, 372-379.
- Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.-F., Angibault, J.M.A., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M., & Hewison, A.J.M. (2006) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*, **15**, 1669-1679.
- Davi, H., Gillmann, M., Ibanez, T., Cailleret, M., Bontemps, A., Fady, B., & Lefèvre, F. (2011) Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 1504-1513.
- Devaux, C., Lavigne, C., Austerlitz, F., & Klein, E.K. (2007) Modelling and estimating pollen movement in oilseed rape (*Brassica napus*) at the landscape scale using genetic markers. *Molecular Ecology*, **16**, 487-499.
- Dornier, A. & Cheptou, P.-O. (2013) Inferring contemporary dispersal processes in plant metapopulations: comparison of direct and indirect estimates of dispersal for the annual species *Crepis sancta*. **111**, 1-7.
- 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.
- Dufrêne, E., Davi, H., François, C., le Maire, G., Le Dantec, V., & Granier, A. (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*, **185**, 407-436.
- Duputié, A., Massol, F., Chuine, I., Kirkpatrick, M., & Ronce, O. (2012) How do genetic correlations affect species range shifts in a changing environment? *Ecology Letters*, **15**, 251-259.
- Eckert, A.J., van Heerwaarden, J., Wegrzyn, J.L., Nelson, C.D., Ross-Ibarra, J., Gonzalez-Martinez, S.C., & Neale, D.B. (2010) Patterns of Population Structure and Environmental Associations to Aridity Across the Range of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L., Pinaceae). *Genetics*, **185**, 969-982.
- EEA, E.E.A. (2012). Climate change, impacts and vulnerability in Europe 2012. An indicator-based report. doi:10.2800/66071.
- EFIMED (2009). A Mediterranean Forest Research Agenda – MFRA 2010–2020.

- Eveno, E., Collada, C., Guevara, M.A., Leger, V., Soto, A., Diaz, L., Leger, P., Gonzalez-Martinez, S.C., Cervera, M.T., Plomion, C., & Garnier-Gere, P.H. (2008) Contrasting Patterns of Selection at *Pinus pinaster* Ait. Drought Stress Candidate Genes as Revealed by Genetic Differentiation Analyses. *Mol Biol Evol*, **25**, 417-437.
- Excoffier, L., Foll, M., & Petit, R.J. (2009) Genetic Consequences of Range Expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 481-501.
- Falconer, D.S. (1960) *Introduction to Quantitative Genetics*, Edinburgh and London.
- Fayard, J., Klein, E.K., & Lefèvre, F. (2009) Long distance dispersal and the fate of a gene from the colonization front. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 2171-2182.
- Fénart, S., Austerlitz, F., Cuguen, J., & Arnaud, J.-F. (2007) Long distance pollen-mediated gene flow at a landscape level: the weed beet as a case study. *Molecular Ecology*, **16**, 3801-3813.
- Foll, M. & Gaggiotti, O. (2008) A Genome-Scan Method to Identify Selected Loci Appropriate for Both Dominant and Codominant Markers: A Bayesian Perspective. *Genetics*, **180**, 977-993.
- Franks, S.J., Sim, S., & Weis, A.E. (2007) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 1278-1282.
- Frichot, E., Schoville, S.D., Bouchard, G., & François, O. (2013) Testing for associations between loci and environmental gradients using latent factor mixed models. *Molecular Biology and Evolution*.
- Gomory, D. & Paule, L. (2011) Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, **68**, 975-984.
- Gomulkiewicz, R. & Holt, R.D. (1995) When does Evolution by Natural Selection Prevent Extinction? *Evolution*, **49**, 201-207 CR - Copyright © 1995 Society for the Study of Evolution.
- Gomulkiewicz, R. & Houle, D. (2009) Demographic and Genetic Constraints on Evolution. *The American Naturalist*, **174**, E218-E229.
- Hampe, A. & Petit, R.J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Hansen, M.M., Olivieri, I., Waller, D.M., Nielsen, E.E., & Group, T.G.W. (2012) Monitoring adaptive genetic responses to environmental change. *Molecular Ecology*, **21**, 1311-1329.
- Hendry, A. & Kinnison, M. (1999) The Pace of Modern Life: Measuring Rates of Contemporary Microevolution. *Evolution*, **53**, 1637-1653.
- Hereford, J. (2009) A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *The American Naturalist*, **173**, 579-88.
- Heuertz, M., De Paoli, E., Kallman, T., Larsson, H., Jurman, I., Morgante, M., Lascoux, M., & Gyllenstrand, N. (2006) Multilocus Patterns of Nucleotide Diversity, Linkage Disequilibrium and Demographic History of Norway Spruce [*Picea abies* (L.) Karst]. *Genetics*, **174**, 2095-2105.
- Hoffmann, A.A. & Merilä, J. (1999) Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **14**, 96-101.
- Holliday, J.A., Yuen, M., Ritland, K., & Aitken, S.N. (2010) Postglacial history of a widespread conifer produces inverse clines in selective neutrality tests. *Molecular Ecology*, **19**, 3857-3864.
- Holsinger, K.E. (1991) Mass-Action Models of Plant Mating Systems: The Evolutionary Stability of Mixed Mating Systems. *The American Naturalist*, **138**, 606-622.
- Howe, G.T., Aitken, S.N., Neale, D.B., Jermstad, K.D., Wheeler, N.C., & Chen, T.H. (2003) From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany*, **81**, 1247-1266.
- IPCC (2013). Summary for Policymakers. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley). Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, USA.
- Ishizuka, W. & Goto, S. (2012) Modeling intraspecific adaptation of *Abies sachalinensis* to local altitude and responses to global warming, based on a 36-year reciprocal transplant experiment. *Evolutionary Applications*, **5**, 229-244.

- Jalvingh, K.M., Chang, P.L., Nuzhdin, S.V., & Wertheim, B. (2014) Genomic changes under rapid evolution: selection for parasitoid resistance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**.
- Jones, F.A., Chen, J., Weng, G.-J., & Hubbell, S.P. (2005) A genetic evaluation of seed dispersal in the Neotropical tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). **166**, 543–555.
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Martinez-Izquierdo, J.A., & Penuelas, J. (2006) Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, **15**, 3469-3480.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bonisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., & et al (2011) TRY: a global database of plant traits. *Global Change Biology*, **17**, 2905-2935.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225-1241.
- Kingsolver, J., Hoekstra, H., Hoekstra, J., Berrigan, D., Vignieri, S., Hill, C., Hoang, A., Gibert, P., & Beerli, P. (2001) The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist*, **157**, 245–261.
- Knight, T.M., Steets, J.A., Vamosi, J.C., Mazer, S.J., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mitchell, R.J., & Ashman, T.-L. (2005) Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and Process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 467-497.
- Kramer, K., Buiteveld, J., Forstreuter, M., Geburek, T., Leonardi, S., Menozzi, P., Povillon, F., Schelhaas, M.J., Teissier du Cros, E., Vendramin, G.G., & van der Werf, D.C. (2008) Bridging the gap between ecophysiological and genetic knowledge to assess the adaptive potential of European beech. *Ecological Modelling*, **216**, 333-353.
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M.T., & de Winter, W. (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change--Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management*, **259**, 2213-2222.
- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J.J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, J.R., Gomulkiewicz, R., Klein, E.K., Ritland, K., Kuperinen, A., Gerber, S., & Schueler, S. (2012) Long distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters*, **15**, 378-392.
- Kuperinen, 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.
- Lande, R. (1982) A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology*, **63**, 607-615.
- Lande, R. & Arnold, S.J. (1983) The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution*, **37**, 1210-1226.
- 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.
- Leimu, R. & Fischer, M. (2008) A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants. *Plos One*, **3**, e4010 EP -.
- Leinonen, T., McCairns, R.J.S., O'Hara, R.B., & Merila, J. (2013) QST-FST comparisons: evolutionary and ecological insights from genomic heterogeneity. **14**, 179-190.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., & Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768-1771.
- Levins, R. (1966) The strategy of model building in population biology. *American scientist*, **54**, 421-431.
- Llaurens, V., Castric, V., Austerlitz, F., & Vekemans, X. (2008) High paternal diversity in the self-incompatible herb *Arabidopsis halleri* despite clonal reproduction and spatially restricted pollen dispersal. *Molecular Ecology*, **17**, 1577-1588.
- 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.
- Lopez, S., Rousset, F., Shaw, F.H., Shaw, R.G., & Ronce, O. (2008) Migration load in plants: role of pollen and seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 294-309.

- Ma, X.-F., Hall, D., Onge, K.R.S., Jansson, S., & Ingvarsson, P.K. (2010) Genetic Differentiation, Clinal Variation and Phenotypic Associations With Growth Cessation Across the *Populus tremula* Photoperiodic Pathway. *Genetics*, **186**, 1033-1044.
- Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gomory, D., Latalowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I., van der Knaap, W.O., Petit, R.J., & de Beaulieu, J.-L. (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, **171**, 199-221.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *TREE*, **18**, 189-197.
- Marjoram, P., Zubair, A., & Nuzhdin, S.V. (2014) Post-GWAS: where next ? More samples, more SNPs or more biology? , **112**, 79-88.
- Marko, P.B. & Hart, M.W. (2011) The complex analytical landscape of gene flow inference. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 448-456.
- Marris, V. (2014) *Nature à vendre. Les limites des services écosystémiques*, Versailles, France.
- McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., & Stitt, M. (2011) The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 523-532.
- Merzeau, D., Comps, B., Thiébaud, & J, L. (1994) Estimation of *Fagus sylvatica* L mating system parameters in natural populations. *Annals of Forest Science*, **51**, 163-173.
- Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., & Dufrêne, E. (2012) Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, **265**, 161-171.
- Millenium Ecosystems Assessment, M. (2005). *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*, Washington D.C.
- Misson, L., Degueldre, D., Collin, C., Rodriguez, R., Rocheteau, A., Ourcival, J.-M., & Rambal, S. (2011) Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest. *Global Change Biology*, **17**, 1036-1048.
- Mosca, E., González-Martínez, S.C., & Neale, D.B. (2013) Environmental versus geographical determinants of genetic structure in two subalpine conifers. *New Phytologist*, n/a.
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P., & Wilbanks, T.J. (2010) The next generation of scenarios for climate change research and assessment. **463**, 747-756.
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kuparinen, A., Schurr, F., & Katul, G. (2011) Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecol Letters*, **14**, 211-219.
- Neale, D.B. & Kremer, A. (2011) Forest tree genomics: growing resources and applications. *Nat Rev Genet*, **12**, 111-122.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., & van Kleunen, M. (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, **15**, 684-692.
- Nussey, D.H., Wilson, A.J., & Brommer, J.E. (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 831-844.
- Ohta, T. (1982) Linkage disequilibrium due to random genetic drift in finite subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **79** 1940-1944
- Oney, B., Reineking, B., O'Neill, G., & Kreyling, J. (2013) Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecology and Evolution*, **3**, 437-449.
- 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.
- Pannell, J.R. & Fields, P.D. (2014) Evolution in subdivided plant populations: concepts, recent advances and future directions. *New Phytologist*, **201**, 417-432.

- 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.
- Penuelas, J., Filella, I., Zhang, X., Llorens, L., Ogaya, R., Lloret, F., Comas, P., Estiarte, M., & Terradas, J. (2004) Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist*, **161**, 837-846.
- Petit, R.J. & Hampe, A. (2006) Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 187-214.
- Pigliucci, M. (2008) Is evolvability evolvable? , **9**, 75-82.
- Pluess, A.R. & Weber, P. (2012) Drought-Adaptation Potential in *Fagus sylvatica*: Linking Moisture Availability with Genetic Diversity and Dendrochronology. *Plos One*, **7**.
- Polechová, J., Barton, N., & Marion, G. (2009) Species' Range: Adaptation in Space and Time. *American Naturalist*, **174**, 186-204.
- Pujol, B., Wilson, A.J., Ross, R.I.C., & Pannell, J.R. (2008) Are QST-FST comparisons for natural populations meaningful? *Molecular Ecology*, **17**, 4782-4785.
- Rausher, M. (1992) The measurement of selection on quantitative traits: biases due to environmental covariances between traits and fitness. *Evolution*, **46**, 616-626.
- Ribbens, E., Silander, J.A., & Pacala, S.W. (1994) Seedlings recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedlings dispersal. *Ecology*, **75**, 1794-1806.
- Ritland, K. (1996) A marker-based method for inferences about quantitative inheritance in natural populations. *Evolution*, **50**, 1062-1073.
- Robledo-Arnuncio, J., Austerlitz, F., & Smouse, P. (2006) A new method of estimating the pollen dispersal curve independently of the effective density. *Genetics*, **173**, 1033 - 1045.
- Rockman, M.V. (2012) The QTN program and the alleles that matter for evolution: all that's gold does not glitter. *Evolution*, **66**, 1-17.
- Roques, L., Garnier, J., Hamel, F.o., & Klein, E.K. (2012) Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 8828-8833.
- Savolainen, O., Pyhajarvi, T., & Knurr, T. (2007) Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 595-619.
- Schreiber, S.G., Ding, C., Hamann, A., Hacke, U.G., Thomas, B.R., & Brouard, J.S. (2013) Frost hardiness vs. growth performance in trembling aspen: an experimental test of assisted migration. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 939-949.
- Sork, V., Nason, J., Campbell, D., & Fernandez, J. (1999) Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 219-224.
- Spitze, K. (1993) Population structure in *Daphnia obtusa*: quantitative genetic and allozymic variation. *Genetics* **135** 367-74
- Storfer, A., Murphy, M.A., Evans, J.S., Goldberg, C.S., Robinson, S., Spear, S.F., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L., & Waits, L.P. (2006) Putting the "landscape" in landscape genetics. **98**, 128-142.
- Teissier du Cros, E. & Thiebaut, B. (1988) Variability in beech : budding, height growth and tree form. *Ann. Sci. For.* **4**, 383-398.
- Van Kleunen, M. & Fischer, M. (2005) Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, **166**, 49-60.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C.C., Michalet, R., & Kremer, A. (2009a) 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.
- Vitasse, Y., Porté, A., Kremer, A., Michalet, R., & Delzon, S. (2009b) Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia*, **161**, 187-198.
- Wang, T., Hamann, A., Yanchuk, A., O'neill, G.A., & Aitken, S.N. (2006) Use of response functions in selecting lodgepole pine populations for future climates. *Global Change Biology*, **12**, 2404-2416.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827.

Curriculum Vitae

Sylvie ODDOU-MURATORIO

Née le 10 avril 1975, nationalité française, 2 enfants.

INRA Domaine Saint Paul, Site
Agroparc
84914 Avignon, France

Email : oddou@avignon.inra.fr,
Téléphone : 04 32 72 29 04
Fax : 04 32 72 29 02

POSTES ET FONCTIONS

-
- 03/04- **Chargée de Recherches** à l'Unité d'Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM), Equipe Biologie des Populations et Evolution. CR1 depuis 2008.
- 10/98-02/04 **Ingénieur des Travaux des Eaux et Forêts (I.T.E.F.), chargée de recherche et développement** au Conservatoire Génétique des Arbres Forestiers (CGAF) de l'Office National des Forêts (ONF).
- 09/95-09/98 **Elève fonctionnaire** de la Formation des Ingénieurs Forestiers (ENGREF Nancy).

FORMATIONS ET TITRES

-
- 10/98-05/02 **Thèse** de doctorat co-encadrée par PH Gouyon (Université Paris-Sud) et B Musch (CGAF): « *Impact des processus démographiques et spatiaux sur la diversité génétique des arbres forestiers ; le cas d'une espèce nomade, l'Alisier torminal* ». Mention « Très Honorable », avec les Félicitations du Jury.
- 09/97-09/98 **DEA**. « *Ecologie* » (Universités Paris VI, Paris XI et INA-PG) Filière B (Biologie des Populations) Mention Bien.
- 09/98 Diplôme de la **Formation des Ingénieurs Forestiers** (ENGREF Nancy).
Spécialité Gestion des Milieux Naturels
- 09/93-07/95 **Classes Préparatoires** -Biologie Mathématiques Supérieures et Spéciales (BioMath Sup et Spé) au lycée du Parc (Lyon, 69)
- 1993 **Baccalauréat C** (Aubagne, 13). Mention Très bien, Félicitations du Jury.

Production Scientifique

Publications dans des revues à comité de lecture (étudiants que je co-encadre)

- [P1] Oddou-Muratorio S, Petit RJ, Le Guerroué B, Guesnet D, Demesure B (2001) Pollen- versus seed-mediated gene flow in a scattered woody species. *Evolution* 55, 1123-1135.
- [P2] Oddou-Muratorio S, Aligon C, Decroocq S, et al. (2001) Microsatellite primers for *Sorbus torminalis* and related species. *Molecular Ecology Notes* 1, 297-299.
- [P3] Oddou-Muratorio S, Houot M-I, Demesure-Musch B, Austerlitz F (2003) Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. I. Evaluating the paternity analysis procedure in continuous populations. *Molecular Ecology* 12, 3427-3439.
- [P4] Austerlitz F, Dick CW, Dutech C, Klein EK, Oddou-Muratorio S, Smouse P, Sork, VL. (2004) Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve. *Molecular Ecology* 13, 937-954.
- [P5] Oddou-Muratorio S, Demesure-Musch B, Pélissier R, Gouyon P-H (2004) The roles of colonization and history in the local genetic structure of a scattered temperate tree species. *Molecular Ecology* 13, 3689-3702.
- [P6] Oddou-Muratorio S, Klein EK, 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.
- [P7] Oddou-Muratorio S, Klein EK, Austerlitz F (2006) Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. III. Mating patterns and the ecological maternal neighborhood. *American Journal of Botany* 93, 1650-1659.
- [P8] Wernsdörfer H, Rossi V, Cornu G, Oddou-Muratorio S, Gourlet-Fleury S (2008) Sensitivity analysis of a complex forest dynamics model. *Ecological Modelling*, **218**, 290–306.
- [P9] Klein EK, Desassis N, Oddou-Muratorio S (2008) Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. IV. Whole inter-individual variance of male fecundity estimated jointly with the dispersal kernel. *Molecular Ecology*, **17**, 3323-3336.
- [P10] Oddou-Muratorio S, Klein EK (2008) Comparing direct vs. indirect estimates of gene flow within a population of a scattered tree species. *Molecular Ecology*, **17**, 2743-2754.
- [P11] Oddou-Muratorio S, Vendramin GG, Buiteveld J, Fady B (2009) Population estimators or progeny tests: what is the best method to assess null allele frequencies at SSR loci? *Conservation Genetics* **10**, 1343-1347.
- [P12] Oddou-Muratorio S, Bontemps A, Klein EK, et al. (2010) Comparison of direct and indirect genetic methods for estimating seed and pollen dispersal in *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. *Forest Ecology and Management* **259**, 2151–2159.
- [P13] Klein EK, Oddou-Muratorio S (2011) Pollen and seed dispersal inferred from seedling genotypes: the Bayesian revolution has passed here too. *Molecular Ecology*, **20**, 1077-1079.
- [P14] Klein EK, Carpentier F, Oddou-Muratorio S (2011) Estimating the variance of male fecundity from genotypes of progeny arrays: evaluation of the bayesian forward approach. *Methods in ecology and Evolution*, **2**, 349-361.
- [P15] Sagnard F, Oddou-Muratorio S, Pichot C, Vendramin GG, Fady B (2011) Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics and Genome*, **7**, 37-48.
- [P16] Oddou-Muratorio S, Klein EK, Vendramin GG, Fady B (2011) Spatial .vs. temporal effects on demographic and genetic structure: the roles of dispersal, masting and differential mortality on patterns of recruitment in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology* **20**, 1997-2010.

- [P17] Lander TA, Oddou-Muratorio S, Prouillet-Leplat H, Klein EK (2011) Reconstruction of a beech population bottleneck history using archival demographic information and Bayesian analysis of genetic data. *Molecular Ecology*, **20**, 5182-5196.
- [P18] Stoeckel S, Klein EK, Oddou-Muratorio S, Musch B, Mariette S (2012) Negative frequency dependent selection is not the only force to drive gametophytic S-allele evolution between two generations in wild cherry populations. *Evolution*, **66**, 486–504.
- [P19] Bontemps, A., Klein, E.K., & Oddou-Muratorio, S. (2013) Shift of spatial patterns during early recruitment in *Fagus sylvatica*: evidence from seed dispersal estimates based on genotypic data. *Forest Ecology and Management*, **305**, 67-76.
- [P20] Gauzère, J., Klein, E.K., & Oddou-Muratorio, S. (2013) Ecological determinants of mating system within and between three *Fagus sylvatica* populations along an elevational gradient. *Molecular Ecology*, **22**, 5001-5015.
- [P21] Gauzère, J., Oddou-Muratorio, S., Lefèvre, F., Pichot, C., & Klein, E.K. (2013) Biases in quantitative genetic analyses using open-pollinated progeny tests from natural tree populations. *Acta Botanica Gallica*. **4**, 225-236
- [P22] Klein, E.K., Bontemps, A., & Oddou-Muratorio, S. (2013) Seed dispersal kernels estimated from genotypes of established seedlings: does density-dependent mortality matter? *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 1059–1069
- [P23] Lander, T.A., Klein, E.K., Stoeckel, S., Mariette, S., Musch, B., & Oddou-Muratorio, S. (2013) Interpreting realized pollen flow in terms of pollinator travel paths and land-use resistance in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, **28**, 1769-1783
- [P24] Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzère, J., Gidoïn, C., Karam, M.-J., Lalague, H., Oddou-Muratorio, S., & Pichot, C. (2013) Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science*. DOI 10.1007/s13595-013-0272-1.
- [P25] Lalague, H., Csillery, K., Oddou-Muratorio, S., Safrana, J., de Quattro, S., Fady, B., Gonzalez-Martinez, S.C., & Vendramin, G.G. (2014) Nucleotide diversity and linkage disequilibrium at 58 stress-response and phenology candidate genes in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) population from south-eastern France. *Tree Genetics and Genome*, **10**, 15-26.
- [P26] 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.

* ces auteurs ont contribué également à l'étude.

Actes de colloque

- [P27] Klein, E., Bontemps, A., Amm, A., Pichot, C., & Oddou-Muratorio, S. (2011) Inférer les capacités de dispersion et de migration : de l'échelle locale à l'échelle globale / Inferences about the capacity to disperse and migrate: from a local scale to the wider landscape. Forêt Méditerranéenne, XXXII, 391-406.
- [P28] Oddou-Muratorio, S., Guesnet, D., Ozdemir, E., Petit, R.J., & Demesure, B. (2001). Patterns of seed dispersal in a scattered forest tree (*Sorbus torminalis*) based on multi-scale investigation of population genetic structure for chloroplast DNA. In Genetic response of forest systems to changing environmental conditions. (eds G. Müller-Starck & R. Shubert). Kluwer Academic Press, Dordrecht.

Chapitre d'ouvrage invité

- [P1] Bagnoli F, Fady B, Fineschi S, Oddou-Muratorio S, Piotti A, Sebastiani F, Vendramin GG (2011) Neutral patterns of genetic variation and applications to conservation in conifer species. In: *Genetics, Genomics and Breeding of Conifers* (eds. Plomion C, Bousquet J, Kole C), pp. 141-194. CRC Press Science Publishers, Enfield.

Manuscrits soumis ou en préparation mentionnés dans le document

- [P29] Bontemps, A., Davi, H., Lefevre, F., & Oddou-Muratorio, S. Adaptive value of leaf functional traits in response to competition and water stress in a Mediterranean population of *Fagus sylvatica*. En préparation.
- [P30] Bontemps, A., Lefevre, F., Davi, H., Klein, E.K., & Oddou-Muratorio, S. (in prep) Adaptive potential of a Mediterranean population of *Fagus sylvatica*: insights from a pure in-situ approach. En préparation.
- [P31] Csillery, K.*, Lalagüe, H.*, Vendramin, G.G., Gonzalez-Martinez, S.C., Fady, B., & Oddou-Muratorio, S. Detecting short spatial scale local adaptation and epistatic selection in climate-related candidate genes in European beech (*Fagus sylvatica*) populations. En révision pour *Molecular Ecology*.
- [P32] Gauzère, J., Oddou-Muratorio, S., Gay, L., & Klein, E.K. Improving heritability estimates in family designs by using incomplete molecular information. Soumis à *Methods in Ecology and Evolution*.
- [P33] Lander, T.A., Candau, J.-N., Gidoïn, C., Chalon, A., Roig, A., Oddou-Muratorio, S., Klein, E.K., Auger-Rozenberg, M.-A., & Boivin, T. Reconstruction of the invasion of a seed chalcid wasp in south-eastern France using modelled wind dispersal and Bayesian analysis of genetic data. Soumis à *Ecology and Evolution*

* ces auteurs ont contribué également à l'étude.

Articles de vulgarisation

- [P34] Le signal fantôme, <http://www.inra.fr/Chercheurs-etudiants/Biologie-vegetale/Toutes-les-actualites/Le-signal-fantome>
- [P35] Collin E, Lefevre F, Oddou-Muratorio S (2012) Indicateurs de la diversité intra-spécifique chez les arbres forestiers. In: *Les indicateurs de biodiversité forestière- Synthèse des réflexions issues du programme de recherche «Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques»* (eds. Nivet C, Bonhême I, Peyron J-L), pp. 79-81. Gip Ecofor-MEDDE, Paris.
- [P36] Oddou-Muratorio S, Lévêque L, Musch B, Chopard B, Le Guerroué B (2009) Quelques préconisations de gestion pour obtenir et maintenir l'alisier torminal en forêt. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, **25-26**, 54-62.
- [P37] Musch B, Oddou-Muratorio S, Lévêque L, Vallance M, Le Guerroué B (2008) Alisier torminal, Alisier blanc, hybrides... comment s'y retrouver ??? *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, **22**, 61-67
- [P38] Oddou-Muratorio, S., Musch, B., & Valadon, A. (2004) Pratiques forestières et diversité génétique. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, Hors-série N°1: Diversité génétique des arbres forestiers: un enjeu de gestion ordinaire, 3-6.
- [P39] Oddou-Muratorio, S., Valadon, A., & Demesure-Musch, B. (2004) Comment les pratiques forestières influent-elles sur la diversité génétique des arbres forestiers ? *Rendez-Vous Techniques*, Numéro spécial, à paraître en 2005.
- [P40] Office National des Forêts, D.T. (2004) Diversité génétique des arbres forestiers: un enjeu de gestion ordinaire, *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, hors-série N°1 edn., Fontainebleau.

Communications dans des congrès et colloques (depuis le recrutement à l'INRA)

Plenary invited conference/Keynote (*=orateur)

- [C1] Oddou-Muratorio, S.* et Davi, H. (2013) Prédire l'adaptation des populations d'arbres au changement climatique : Une approche mécaniste par modélisation des processus physio-démographiques. In *Impact de l'anthropisation et des changements climatiques sur les arbres forestiers : du fondamental à l'appliqué, un dialogue entre science et société*. Paris, France, 29-30 août 2013.
- [C2] Oddou-Muratorio S* (2010) Using Gene Sequencing and Molecular Markers to Study the Adaptive Response of Natural Populations of Forest Tree to Climate Change. In: *VII Encuentro*

latinoamericano y del caribe sobre biotecnología agropecuaria (1-5 November 2010) (ed. RED-BIO), Guadalajara, Jalisco.

- [C3] Klein E*, Bontemps A, Amm A, Pichot C, Oddou-Muratorio S (2011) Les capacités de dispersion et migration : de l'échelle locale à celle des paysages ; une approche raisonnée. Semaine forestière méditerranéenne No2, Avignon , FRANCE (05/04/2011)Mediterranean Forest Week No2, Avignon , FRANCE (05/04/2011)

Communications orales (*=orateur):

- [C4] Csilléry, K.* ; Cailleret, M; Amm, A; Oddou-Muratorio, S; Davi, H (2013) Climate Induced Changes in the Growth Rate and Physiological Optimum of two Drought Sensitive Species. In: ClimTree 2013 : International Conference on Climate Change and Tree Responses in Central European Forests. 1 - 5 September 2013. ETH Zurich, Switzerland
- [C5] Lalagüe, H., Csillery, K., Vendramin, G.G., Gonzalez-Martinez, S.C., Fady, B., & Oddou-Muratorio, S.* (2013) Detecting selection from candidate gene data in natural populations: an example of *F. sylvatica* abiotic stress and phenology genes from an altitudinal gradient. In SSMPG 2013: Software and Statistical Methods for Population Genetics. June 17-21, 2013, Aussois, Savoie, France.
- [C6] Oddou-Muratorio S*, Davi H (2012) Local adaptation to climatic gradients: application of a Physio-Demo-Genetics simulation model to European Beech populations. In: Genetics of Fagaceae. 9th - 12th October 2012, IUFRO, Talence, France.
- [C7] Gaüzère J*, Oddou-Muratorio S, Klein EK (2012) Variations individuelles du régime de reproduction et voisinage écologique des arbres-mères chez des populations de Hêtre commun. In: *34ème édition du Petit Pois Dérivé*, Avignon, France.
- [C8] Lalagüe H*, Vendramin GG, González-Martínez SC, Fady B, Oddou-Muratorio S (2012) Comparaison de la différenciation nucléotidique pour des gènes candidats le long d'un gradient altitudinal: une approche expérimentale et par simulation chez *Fagus sylvatica*. In: *34ème édition du Petit Pois Dérivé*, Avignon, France.
- [C9] Oddou-Muratorio S*, Davi H (2012) Mechanisms of local adaptation to climatic gradients: lessons from a Physio-Demo-Genetics Model. In: *TOURS 2012: Tackling climate change: the contribution of forest scientific knowledge*. 21 – 24 May 2012, ECOFOR, Tours, France.
- [C10] Oddou-Muratorio S*, Davi H (2011) Mechanisms of local adaptations to climatic gradients: lessons from a Physio-Demo-Genetics Model. In: *12th EEF Congress " Responding to rapid environmental change "*, Avila, Spain, 25-29 Septembre 2011.
- [C11] Lalagüe H*, Garnier-Gere P, Gonzalez-Martinez SC, Vendramin GG, Oddou-Muratorio S (2011) Nucleotide diversity patterns of drought and cold tolerance candidate genes along a *Fagus sylvatica* altitudinal gradient. In: *12th EEF Congress " Responding to rapid environmental change "*, Avila, Spain, 25-29 Septembre 2011.
- [C12] Lander TA*, Oddou-Muratorio S, Klein EK (2011) The effect of landscape heterogeneity and anthropogenic land-uses on pollination patterns for wild cherry trees in north-eastern France. In: *"Advances in Biogeography"* (congress of the International Biogeography Society), Oxford, UK, 23 - 25 September, 2011.
- [C13] Gaüzère J*, Oddou-Muratorio S, Klein EK (2011) Effet de la dispersion du pollen à longue distance sur les capacités d'adaptation de populations de hêtre commun sur un gradient altitudinal. In: *33ème édition du Petit Pois Dérivé*, Toulouse, France, 29 au 31 Aout 2011.
- [C14] Lander TA*, Prouillet-Leplat H, Klein EK, Oddou-Muratorio S (2011) Reconstruction of a beech population bottleneck history using archival demographic information and Bayesian analysis of genetic data. In: *2011 meeting of the Ecological Genetics Group*, London, England, 19th-21st April 2011.
- [C15] Lalagüe H*, Vendramin G, Oddou-Muratorio S (2011) Polymorphism of candidate genes related to climate stress in *Fagus sylvatica* along an altitudinal gradient. In: *FoResTTraC Workshop "Genomics of Forest and Ecosystem Health in the Fagaceae"* Paris, France, February 23-25, 2011.,
- [C16] Lalagüe H*, Fady B, Garnier-Gere P, Gonzalez-Martinez SC, Lin Y-C, Oddou-Muratorio S, Sebastiani F, Vendramin GG (2010) Candidate gene variation along an altitudinal gradient in *Fagus sylvatica*. In: *Ecologie 2010*, Montpellier, France. 2-4 septembre 2010.
- [C17] Bontemps A*, Lefevre F, Davi H, Oddou-Muratorio S (2010) Caractérisation du potentiel évolutif du hêtre commun en milieu naturel. In: *Ecologie 2010*, Montpellier, France. 2-4 septembre 2010.
- [C18] Davi H*, Oddou-Muratorio S* (2010) Modélisation des patrons d'adaptation au changement

- climatique. Approches physio-demo-genétiques. In: *Ecologie 2010*, Montpellier.
- [C19] Alleaume-Benharira M*, Oddou-Muratorio S, Lefevre F (2010) A demo-genetic model to account for the impact of environmental and demographic changes on trees evolution. In: *Forest Ecosystem Genomics and Adaptation*, San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain.
- [C20] Lander TA*, Prouillet-Leplat H, Klein EK, Oddou-Muratorio S (2010) Genetic signature of a 150 years old population bottleneck in *Fagus sylvatica* despite rapid population expansion. In: *Forest Ecosystem Genomics and Adaptation*, San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain.
- [C21] Lalague H*, Fady B, Garnier-Gere P, Gonzalez-Martinez SC, Lin Y-C, Oddou-Muratorio S, Sebastiani F, Vendramin GG (2010) Candidate gene variation along an altitudinal gradient in *Fagus sylvatica*. In: *Forest Ecosystem Genomics and Adaptation*, San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain.
- [C22] Chybicki IJ*, Oddou-Muratorio S, Ziehe M, Buiteveld J, Trojankiewicz M, Vornam B, Koelevijn H-P, Burczyk J (2010) Variable patterns of contemporary gene flow in beech (*Fagus sylvatica*) across Europe. In: *Forest Ecosystem Genomics and Adaptation*, San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain.
- [C23] Bontemps A*, Klein EK, Oddou-Muratorio S (2009) Rôles de la dispersion par pollen et par graine, de la variance du succès reproducteur entre individus et de la sélection post-dispersion dans la mise en place de la structure génétique spatiale en population continue. In: *31ème édition du Petit Pois Dérivé*, Grenoble, France.
- [C24] Oddou-Muratorio S*, Klein EK (2009) Spatially Explicit Mating Models for estimating pollen mediated gene flow. In: *Workshop "Estimating gene flow in forest trees" 15-19.06.2009*.
- [C25] Oddou-Muratorio S*, Bontemps A, Vendramin GG, Klein EK (2008) Comparing direct and indirect genetic estimates of seed and pollen dispersal across old-grown and expanding populations of *Fagus sylvatica*. In: *ESF Workshop Landscape Genetics 20-23.10.2008*, Grenoble, France.
- [C26] Bontemps A, Klein EK, Chybicki IJ, Vendramin GG, Oddou-Muratorio S* (2008) Comparison of direct and indirect genetic methods for estimating seed and pollen dispersal in old-grown and expanding populations of *Fagus sylvatica*. In: *The 8th IUFRO International Beech Symposium*, Nanae, Hokkaido, Japan.
- [C27] Garcia C, Oddou-Muratorio S, Klein EK (2007) How do effective seed dispersal patterns emerge in plant population and their genetic consequences at early recruitment stages. Dispersal Conference, 6-7th December 2007. Paris
- [C28] Oddou-Muratorio S, Bruchou C, Coligny Fd, *et al.* (2006) Ecological factors shaping the genetic quality of seeds and seedlings in forest trees: a simulation study coupled with sensitivity analyses. [Communication orale]. IUFRO Conference. Population Genetics and Genomics of Forest Trees: From Gene Function to Evolutionary Dynamics and Conservation, Madrid (ESP).
- [C29] Klein, E.K. ; Desassis, N. ; Oddou-Muratorio, S. (2006) A Bayesian approach to jointly estimate the pollen dispersal function and the heterogeneity of male fecundity: Application to *Sorbus torminalis*. [Communication orale]. IUFRO Conference. Population Genetics and Genomics of Forest Trees: From Gene Function to Evolutionary Dynamics and Conservation, Madrid (ESP).
- [C30] Musch, B. ; Oddou-Muratorio, S. ; Valadon, A. ; Le Guerroué, B. ; Lévêque, L. (2006) Wild service tree: results of research and management implications. [Communication orale]. Programme COST: Growing valuable broadleaved tree species ; Leuven (BEL).
- [C31] Pichot, C. ; Bastien, C. ; Courbet, F. ; Demesure-Musch, B. ; Dreyfus, P. ; Fady, B. ; Frascaria-Lacoste, N. ; Gerber, S. ; Lefevre, F. ; Morand-Prieur, M.E. ; Oddou-Muratorio, S. ; Teissier du Cros, E. ; Valadon, A. (2006) Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. 6ème Colloque National du BRG ; La Rochelle (FRA).

Communications affichées (posters)

- [C32] Gauzere, J., Oddou-Muratorio, S., Klein, E.K., & Gay, L. (2012) Animal models constructed with hybrid relatedness matrix vs incomplete pedigree: an experimental and simulation approach. In ICGQ: 4th International Conference on Quantitative Genetics: Understanding Variation in Complex Traits, Edinburgh, 17 – 22 June 2012.
- [C33] Rodríguez R, Klein EK, Oddou-Muratorio S, Hampe A, Jordano P (2011) Male fecundity and pollen dispersal in populations of a riparian tree species. *12th EEF Congress " Responding to rapid environmental change "* Avilà, Espagne, 25-29 Septembre 2011.
- [C34] Davi H, Oddou-Muratorio S, Dufrêne E, Ronce O, Chuine I, Thuillier W, Ferrière R (30-31 mars 2011) Vers une modélisation à base mécaniste des potentialités d'adaptation des populations aux

- variations temporelles et spatiales de l'environnement. In: *Modélisation et scénarios de la biodiversité. Scénarios de la Biodiversité : Quel état d'avancement ? Quels enjeux ?* Fondation pour la recherche sur la biodiversité, Paris, France.
- [C35] Bontemps A, Klein EK, Oddou-Muratorio S (2010) Separating the roles of seed and pollen dispersal and recruitment on the genetic heterogeneity of the seed rain. In: *Fruiginore and Seed Dispersal Conference*, Montpellier, France.
- [C36] Bontemps A, Oddou-Muratorio S, Lefevre F (2010) Effect of the interaction between gene flow and selection on local adaptation: a case study in common beech (*Fagus sylvatica*). In: *Forest Ecosystem Genomics and Adaptation*, San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain. 9-11 June.
- [C37] Oddou-Muratorio S, Amm A, Burczyk J, Chybicki IJ, Lewandowski A, Litkowiec M, Pichot C, Klein EK (2010) Contemporary seed and pollen dispersal abilities of silver fir (*Abies alba* mill.) at range margins. In: *Forest Ecosystem Genomics and Adaptation*, San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain.
- [C38] Alleaume-Benharira M, Oddou-Muratorio S, Lefevre F (2009) Interaction between environmental heterogeneity and gene flow in the adaptive trajectory of a continuous tree population. In: *ESEB 12th Congress* (ed. Biology ESoE), Turin, Italy, 24 -29 August 2009.
- [C39] Oddou-Muratorio S, Alleaume-Benharira M, Lefèvre F (2007) Interaction between environmental heterogeneity and gene flow on the building of spatial genetic structure in continuous plant populations. [Poster]. 11ème Colloque de l'ESEB (European Society of Evolutionary Biology), Uppsala (SWE).
- [C40] Oddou-Muratorio, S. ; Klein, E.K. ; Austerlitz, F. (2005) Dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. [Poster]. 10ème Colloque de l'ESEB (European Society of Evolutionary Biology) ; Cracovie (POL).

Communications orales à destination des gestionnaires forestiers

- [C41] Oddou-Muratorio S*, Lander TA, Prouillet-Leplat H, Klein EK (1er octobre 2010) Enquête historico- génétique sur recolonisation récente du Mont Ventoux par le hêtre. In: *Journée des Réserves Biologiques Intégrales*, Malaussène.
- [C42] Oddou-Muratorio S*, Fady B, Pichot C (23 juin 2009) Les rôles de la dispersion et de l'adaptation locale dans les évolutions récentes de la hêtraie-sapinière du Mont Ventoux. In: *Journée de présentation de recherches INRA sur le Ventoux aux maires des communes du Ventoux*, Mairie de Beaumont-du-Ventoux.

Formation et encadrement

Thèses

J'ai participé à l'encadrement de 3 thèses :

Aurore Bontemps (2008-2012). Thèse de doctorat de l'Université Paul Cézanne, Aix-Marseille III. Encadrée à 60%.

Directeur : François Lefèvre (Bruno Fady pour l'ED) ; Autre encadrant : Hendrik Davi.

Sujet de la thèse : Potentiel évolutif d'une population de hêtre commun sur le Mont Ventoux

Actuellement en post-doc avec Johanna Schmitt, Université Davis, Californie.

J'apparais comme dernier auteur sur deux articles publiés sur le sujet de Master II d'Aurore, ainsi que sur un manuscrit à soumettre à *Oecologia*, et comme deuxième auteur sur un manuscrit en préparation pour *Evolution*.

Hadrien Lalagüe (2009-2013). Thèse de doctorat Université Montpellier II, et de la Scuola Superiore sant'Anna (co-tutelle). Encadrée à 50%.

Directeur : GG Vendramin, CNR, Firenze. Autre encadrant principal : Bruno Fady.

Sujet de la thèse : Genetic response of tree populations to spatial climatic variation : an experimental genomic and simulation approach in *Fagus sylvatica* populations along altitudinal gradients.

Actuellement en post-doc à ECOFOG, INRA Guyane, avec Ivan Scotti (contrat ANR)

J'apparais comme troisième auteur sur un article publié dans *TGG*. J'apparais comme dernier auteur sur un autre article soumis initialement à *Molecular Ecology* (rejeté avec encouragement à resoumettre), et encours de révision.

Julie Gaüzère (2011-) : Thèse de doctorat Université Montpellier II, soutenance prévue fin 2014. Encadrée à 50%.

Directeur : Etienne Klein

Sujet de la thèse : Effet de la dispersion pollinique à longue distance sur les capacités d'adaptation de populations de Hêtre commun le long d'un gradient altitudinal

J'apparais comme dernier auteur sur un article publié dans *Molecular ecology*, et comme deuxième auteur sur un article publié dans *Acta Botanica Gallica*, ainsi que sur un manuscrit soumis à *Methods in Ecology and Evolution*.

Post-Doctorat et échanges internationaux

J'ai participé à l'encadrement de plusieurs post-doctorats de durée variable.

Cristina García (8 mois en 2008)

Cristina García est venue passer 8 mois à l'URFM après la fin de sa thèse (soutenue à l'Integrative Ecology Group de Seville sous la direction de Pedro Jordano) pour travailler avec Etienne Klein et moi. Son séjour a été financé par l'ESF puis par une bourse de post-doc étranger du département EFPA.

Nous avons développé un modèle de simulations pour étudier la structure génétique spatiale résultant de la dispersion des graines par les oiseaux dans un environnement hétérogène (patches avec différents niveaux d'attractivités pour les différentes espèces d'oiseaux). Ce travail a été présenté dans un colloque mais n'est pas encore rédigé pour une publication. Depuis le recrutement de Cristina au CIBIO à Porto sur un poste de chercheur contractuel de 5 ans, notre collaboration s'est poursuivie tout d'abord dans le cadre d'un projet d'échanges scientifiques PESOA en 2011-2012, puis dans le projet ANR ExpandTree.

Mariane Alleaume-Benharira (07/2009-06/2011, projet LINKTREE)

Après sa thèse à l'ISEM à Montpellier avec Isabelle Chuine et Isabelle Olivieri, Mariane Alleaume a effectué un post-doc financé successivement pour une bourse Haigneré puis le projet ERANET LinkTree, au cours duquel nous avons travaillé avec François Lefèvre sur un modèle de simulation démo-génétique permettant d'étudier la dynamique micro-évolutive d'une population continue d'arbre dans un habitat hétérogène. Nous nous sommes appuyés sur le modèle Luberon de la plate-forme Capsis. Ce travail fondateur est en partie à l'origine du modèle PDG, a donné lieu à plusieurs présentations orales, mais pas encore à une publication. Mariane Alleaume est maintenant professeur des écoles. Nous devons reprendre ce travail avec François Lefèvre dans le cadre du projet ExpandTree.

Tonya Lander (09/2009-12/2011, EFPA)

Après sa thèse au Department of Plant Sciences, à Oxford sous la direction de David Boshier et Stephen Harris, Tonya Lander a effectué un séjour court puis un post-doc long à l'URFM, deux séjours financés par le département EFPA. Son premier séjour (4 mois en 2009) a permis de finaliser le travail de Master II d'Hélène Prouillet-Leplat, et de caractériser l'histoire démographique récente du hêtre sur le Mont Ventoux par une approche d'ABC (publication [P17]). Un autre article issu de ce travail porte sur l'analyse de la structure génétique spatiale dans des populations en expansion et reste à finaliser. Dans le cadre de son post-doc long (2010-2011), et en collaboration avec Etienne Klein, nous avons tout d'abord étudié l'effet de l'hétérogénéité du paysage sur la dispersion du pollen par les insectes dans des populations de *Prunus avium* (publication P24). J'ai également contribué au travail mené par Tonya Lander avec Thomas Boivin sur la colonisation de *Megastigmus schimitscheki* (publication P).

Katalin Csillery (09/2012-06/2015 EFPA puis TIPTREE)

Après un parcours varié de recherche lui conférant une solide expérience en génétique des populations et statistiques appliqués à la biologie, Katalin Csillery a effectué un premier séjour de 8 mois financé par le département EFPA, puis un post-doc financé par le projet TipTree. Sa première contribution a porté sur la finalisation de l'analyse des traces moléculaires de la sélection dans les populations de hêtre sur le Mont Ventoux, en collaboration avec Hadrien Lalagüe (publication [P23], [P27]). Son deuxième projet porte sur le développement de scénarios pour la réponse de populations de hêtre aux variations climatiques, à partir de simulations avec le modèle PDG.

MASTERS (Depuis mon recrutement à l'INRA)

J'ai participé à l'encadrement de 3 stages de master II :

Aurore Bontemps (2008) « Caractérisation de la dispersion efficace du hêtre commun, *Fagus sylvatica*, sur le Mont Ventoux : Comparaison d'approches génétiques directes et indirectes ». Stage dans le cadre du Master 2 Recherche BIOECO, "Biodiversité et Ecologie Continentale", Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, IMEP, UMR CNRS-IRD, Université P. Cézanne - Aix-Marseille III.

Hélène Prouillet-Leplat (2009) "Investigation of the recent recolonisation of Beech on Mont Ventoux using historical records, vegetation analyses from satellite image and landscape genetics." Stage dans le cadre du Master 2 Professionnel: expertise écologique et gestion de la biodiversité. Université Paul Cézanne, Marseille.

Julie Gauzère. (2011) « Effet de la dispersion du pollen à longue distance sur les capacités d'adaptation de populations de hêtre commun sur un gradient altitudinal ». Stage dans le cadre du Master 2 Recherche – Biologie Géosciences Agroressources Environnement, Université Montpellier II, Montpellier Supagro, Montpellier.

J'ai également encadré le stage de Master I de **Jonathan Safrana (2011)**, sur le sujet « Analyse de la variabilité des gènes candidats pour la phénologie du débourrement et de gènes liés au stress du hêtre commun (*Fagus sylvatica*) le long d'un double gradient altitudinal sur le Mont Ventoux. » Master I, Parcours BEE " Biodiversité - Ecologie - Evolution ", Montpellier II, Montpellier.

Enfin, j'ai encadré le stage de Licence Pro de **Patrick Samper (2007)**, sur le sujet « Développement de marqueurs microsatellites pour caractériser des populations de hêtre (*Fagus sylvatica*) sur le Mont Ventoux. » Licence Professionnelle BAE, IUT de Montpellier, Montpellier.

Echanges internationaux

J'ai également accueilli différents collègues ou thésards étrangers pour des séjours courts :

Maria Valbuena Carabaña (2 mois en 2008 dans EVOLTREE)

En décembre 2007 et janvier 2008, Maria Valbuena Carabaña est venue après sa thèse (réalisée à l'INIA et à l'Institut Polytechnique de Madrid sous la direction de R Gil et S Gonzalez-Rodriguez) travailler avec Etienne Klein et moi sur la dispersion des graines de chêne dans le cadre du projet européen EVOLTREE. Cette collaboration a consisté à utiliser le modèle développé dans [P10] pour estimer la dispersion du pollen et des graines dans une population de *Quercus petraea* et de *Quercus pyrenaica*.

Monika Litkowiec : (2 mois en 2008 dans EVOLTREE)

En 2008, Monika Litkowiec est venu dans le cadre de sa thèse (initée à l'Institut de Dendrologie de Kórnik, en Pologne) travailler sur la dispersion de graine de Sapin dans le cadre du projet européen EVOLTREE. Cette collaboration a consisté à utiliser le modèle développé dans [P10] pour l'étendre à l'utilisation de marqueurs à hérédité monoparentale.

Rocio Rodriguez : (2 mois en 2011)

En mars-avril 2011, dans le cadre de sa thèse (réalisée à l'Integrative Ecology Group de Seville sous la direction de Pedro Jordano et Arnt Hampe) est venue travailler avec Etienne Klein et moi sur la dispersion du pollen de *Frangula alnus* (la bourdaine). Cette collaboration a consisté à utiliser le modèle développé dans [P9] et [P14] pour caractériser la dispersion du pollen chez cette espèce disséminée qui présente une distribution spatiale linéaire le long de ripisylve. Une communication orale est issue de ce travail, et une publication en préparation.

Andréa Pluess (15 jours en 2013)

Chercheur contractuel à l'ETH à Zurich, Andréa Pluess a effectué un séjour court financé par le projet COST MaP-FGR pour analyser la signature moléculaire de la sélection chez le hêtre. Ce séjour a consisté à analyser un jeu de données de génotypes SNP dans 78 populations suisses, ces SNPs ayant été isolé à partir du travail de thèse d'Hadrien Lalagüe.

Jury et comités de thèse

J'ai été examinatrice de la thèse de 4 étudiants en France :

Aurélié Garnier (2006), Thèse de doctorat de l'Université Paris-Sud 11, Orsay
Titre : « Dynamique et dispersion d'une espèce cultivée échappée des champs : le cas du colza »

Antoine Dornier (2008), Thèse de doctorat de l'Université Montpellier II
Titre : « Dynamique et évolution des métapopulations chez les plantes : l'exemple de *Crepis sancta* (Asteraceae) en milieu urbain. »

Jean-Baptiste Leducq (2010), Thèse de doctorat l'Université de Lille1

Titre : « Système de Reproduction, Dispersion et Succès reproducteurs chez une Espèce Végétale Menacée. Exemple de *Biscutella neustriaca* (Brassicaceae), une espèce auto-incompatible et micro-endémique »

Maxime Nardin (2013) Thèse de doctorat de l'Université d'Orléans.

Titre : « Ajustement biologique du mélèze aux variations environnementales le long d'un gradient altitudinal : approche microdensitométrique de la réponse au climat. »

A l'étranger, j'ai également examiné le travail de 2 étudiantes :

Kristina Salzer (2011): Thèse de doctorat de l'Université de Zurich., Suisse

Titre : « Wind- and bird-mediated gene flow in *Pinus cembra*: effects on spatial genetic structure and potential close-relative inbreeding.»

Beatrix Rumeu Ruiz (2012) : Thèse de doctorat de l'Université de la Laguna, Espagne

Titre : “Ecology and evolution of the Macaronesian junipers”

J'ai participé aux comités de thèse de 7 étudiants :

- Solenn Stoeckel (Cemagref, S Mariette et N Frascaria-Lacoste)
- Gwendal Restoux (INRA, B Fady et E Klein)
- Pascal Aspe (INRA, C Bastien et B Musch)
- Dyana Bourobou (CIRAD 2008-2011, JM Bouvet, S Maurice)
- Jeanne Tonnabel (ISEM 2011-, I Olivieri)
- MarieJo Karam (INRA URFM 2011-, F Lefèvre)
- Cristina Leonarduzzi (Université de Parme 2011-, S Leonardi & A Piotti)

Animation de la recherche

- **Participation à l'organisation de colloques** : Au sein du colloque Ecologie 2010, organisation de la Session 15 : "Adaptation au changement climatique de l'individu à l'écosystème: modèles physio-démo-génétiques" symposium ECOLOGIE 2010. Participation à l'organisation du PPD 2012 en Avignon.
- **Membre de la CRGF** (Commission des Ressources Génétiques Forestières) en tant que correspondant scientifique du Réseau Cormier et feuillus disséminés (2012-)
- **Expert** en Ressources Génétiques du réseau des correspondants Graines et Plants de l'ONF (septembre 2002-février 2004)

Evaluation de la recherche

- **Arbitrage d'articles** pour Acta Oecologia, Annals of Botany, Annals of Forest Science, Biological Conservation, Biotropica, Conservation Genetics, Ecology Letters, Evolution, Forest Ecology et Management, Genetica, Heredity, Journal of Heredity, Journal of Biogeography, Journal of Ecology, Landscape Ecology, Methods in Ecology and Evolution, Molecular Ecology, New Forest, Tree Genetics and Genome et Sylvae Genetica.
- **Jury de concours**: j'ai participé en 2010 à un jury de concours de Chargé de Recherches (CR2) INRA (concours n°8 Ecologie et gestion des agrosystèmes), et à la phase d'admissibilité du concours de Maître de conférence pour l'université de Pau (section 67-Biologie des populations et écologie). En 2013, j'ai participé au jury de concours de Maître de conférences pour l'université de Lille.
- **Evaluation de projets** : bourses de thèse du département EFPA (2013), projet ECO-SUD (2013)

Participation à/ Coordination de Projets

ANR MeCC 2014-2018 Coord O. Ronce (ISEM-CNRS-Université Montpellier II) et I Chuine (CEFE) "Mécanismes de l'adaptation au Changement Climatique: comment plasticité phénotypique, micro-évolution et migration affecteront elles la phénologie des arbres forestiers ?", Coût total XX k€ avec subvention de XXk€ pour INRA URFM.

ANR ExpandTREE Coord E. Klein (INRA AVignon) et C. Garcia (CIBIO) " Patrons spatio-temporels de colonisation dans une population d'arbres en expansion: une approche intégrant génétique et génomique", Subvention de 42k€ pour INRA.

ERANET BIODIVERSA2 TipTree 2013-2015 coord S. Oddou-Muratorio "Scenarios for forest biodiversity dynamics under global change in Europe: identifying micro-evolutionary scale tipping points", Coût total 2,614 k€ avec subvention de 196k€ pour INRA URFM

ANR FLAG 2012-2015 Coord I. Scotti (INRA-ECOFOG) "Forest tree ecological genetics: interplay of gene flow and environmental variability in shaping Local Adaptation and Genetic adaptive potential", Coût total 2,048 k€ avec subvention de 169k€ pour INRA URFM
Responsible of Task 6 – MODELLING

EGIDE-Programme PESSOA 2012-2013 Projet « "Natural forest regeneration under a climate change scenario: A demogenetic approach" en collaboration avec C. Garcia CIBIO, Porto, Portugal. Subvention de 3560 €/an pour des déplacements.

ERANET BIODIVERSA2 LINKTREE 2009-2012 Coord S. Gonzalez-Martinez (CIFOR-INIA) "Linking genetic variability with ecological responses to environmental changes: forest trees as model systems", Coût total 1,956 k€ avec subvention de 210 k€ pour INRA URFM. Leader of WP4 "Evaluation of climate change impacts using modelling platforms and forest structure databases".

GICC GRAAL 2011-2013 Coord Ph Rozenberg (INRA-UAGPF) "Mesure du potentiel d'adaptation des arbres forestiers au changement climatique : approches in-situ et ex-situ sur gradients altitudinaux à l'aide de dispositifs de transplantation croisée " - Coût total 267 k€ avec subvention de 28 k€ pour INRA-URFM

FRB-VARIADAPT 2011 Coord H Davi, S. Oddou-Muratorio « Vers une modélisation à base mécaniste des potentialités d'adaptation des populations aux variations temporelles et spatiales de l'environnement. » subvention 10 k€ 2011.

ANR JCJC ColonSGS 2007-2010 coord E K Klein. «Mise en place d'une structure génétique spatiale au cours d'une colonisation »

EVOLTREE 2006-2009 (Rex dans le FP6 puis XX dans EFI) coord A. Kremer (INRA-BIOGECO)

- Coordination du sous-projet **FIR**
- Participation au sous-projet **BEECH** (coord: I. Chybicki^o) et **EVOLCLIM** (coord F.Austerlitz)
- Membre du sous-réseau « Modeling platform »

Bourse d'échange de l'ESF (European Science Foundation) – projet CONGEN, pour le séjour de C. Garcia (16 semaines en 2007).

ECOGER 2005-2008 coord E Dreyer et C Collet (INRA EEF-LERFOB) : « Bases d'une gestion durable des forêts mélangées: écophysiologie, croissance et démogénétique des espèces constitutives »

PAF-DENDRO 2007-2010 coord Ph Rozenberg (INRA UAGPF) : « Outils de diagnostic et de prédiction de la réponse des arbres aux événements climatique basés sur l'enregistrement bois, microdensité et anatomie intra-cerne : approches in situ et en dispositif expérimentaux »

BRG REGENERATION 2003-2005 coord C Pichot (INRA-URFM) «Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. ».

BRG COUPLAGE 2001-2003 coord Ph Dreyfus (INRA-URFM) « Couplage de modèles de Flux de Gènes et de modèles de Dynamique Forestière. ».