



HAL
open science

Valoriser et renforcer les mécanismes d'évolution génétique par la sylviculture, pour l'adaptation au changement climatique

Francois Lefèvre, Thomas Boivin, Aurore Bontemps, Francois Courbet, Hendrik Davi, Marion Durand-Gillmann, Bruno Fady, Julie Gauzere, Cindy Gidoïn, Marie-Joe Karam, et al.

► To cite this version:

Francois Lefèvre, Thomas Boivin, Aurore Bontemps, Francois Courbet, Hendrik Davi, et al.. Valoriser et renforcer les mécanismes d'évolution génétique par la sylviculture, pour l'adaptation au changement climatique. *Revue forestière française*, 2020, 72 (5), pp.383-410. 10.20870/revforfr.2020.5339 . hal-03273194

HAL Id: hal-03273194

<https://agroparistech.hal.science/hal-03273194>

Submitted on 29 Jun 2021

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

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



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

VALORISER ET RENFORCER LES MÉCANISMES D'ÉVOLUTION GÉNÉTIQUE PAR LA SYLVICULTURE, POUR L'ADAPTATION AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

FRANÇOIS LEFÈVRE^a – THOMAS BOIVIN^a – AURORE BONTEMPS^a – FRANÇOIS COURBET^a – HENDRIK DAVI^a – MARION DURAND-GILLMANN^a – BRUNO FADY^a – JULIE GAUZERE^a – CINDY GIDOIN^a – MARIE-JOE KARAM^a – HADRIEN LALAGÜE^a – SYLVIE ODDOU-MURATORIO^a – CHRISTIAN PICHOT^a

NDLR. Cet article est la traduction, par les auteurs, d'un article original en anglais publié en 2014 : LEFÈVRE F., BOIVIN T., BONTEMPS A., COURBET F., DAVI H., DURAND-GILLMANN M., FADY B., GAUZERE J., GIDOIN C., KARAM M.J., LALAGÜE H., ODDOU-MURATORIO S., PICHOT C., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. Annals of Forest Science, 71, pp. 723-739.

Les auteurs n'ont pas inclus dans cette traduction les nouvelles références parues depuis 2014, ils ont seulement mis à jour la pagination des références qui y figuraient déjà lorsque cela était nécessaire. Ces questions relèvent d'un champ de recherches actuellement très actif et, en particulier, les approches de modélisation se sont beaucoup développées et commencent à fournir des éléments d'appréciation quantitative sur les mécanismes décrits dans cet article.

INTRODUCTION

L'adaptation génétique est un processus dynamique

Le fonctionnement des écosystèmes dépend de l'adaptation des organismes vivants à leur environnement physicochimique. En particulier, la mauvaise adaptation des arbres aux conditions locales peut provoquer des dysfonctionnements de l'écosystème tels que le dépérissement des forêts ou l'échec de la régénération, et elle peut également affecter les interactions biotiques entre les arbres et les espèces associées. Les expériences de plantations comparatives multisites, qui permettent de modéliser la réponse des populations actuelles aux paramètres climatiques, suggèrent que le changement climatique entraînera un risque élevé de mauvaise adaptation des essences, au moins dans certaines parties de leur aire de répartition (Savolainen *et al.*, 2007 ; St Clair et Howe, 2007). Pour faire face au changement climatique et continuer de remplir les fonctions qu'on leur assigne, les peuplements devront répondre dans un délai d'une à quelques générations d'arbres à des événements climatiques extrêmes plus fréquents et plus intenses, à un changement tendanciel continu des paramètres climatiques moyens et à d'autres changements associés tels que des épidémies de parasites émergents (IPCC, 2007). Par conséquent, les services écosystémiques rendus par les

^a INRAE, Écologie des Forêts Méditerranéennes, URFM, 84914 Avignon, France.

forêts dépendront de l'intensité et de la vitesse d'évolution des populations d'arbres en réponse au changement climatique (Rehfeldt *et al.*, 2001).

L'adaptation doit être considérée dans une perspective dynamique comme un ensemble de processus d'évolution qui modifient les populations et les communautés et leur permettent de s'adapter à leur environnement. Parmi ces processus, l'adaptation génétique, c'est-à-dire l'évolution génétique d'une population en réponse à la sélection, peut être rapide et contribuer au succès écologique des espèces confrontées au changement climatique, y compris les arbres forestiers (Aitken *et al.*, 2008 ; Hoffmann et Sgrò, 2011). Une étude a souligné le fort potentiel de réponse évolutive au changement climatique chez les arbres (Alberto *et al.*, 2013). Toutefois, il existe aussi des limites à l'adaptation même chez les espèces d'arbres qui ont une grande taille de population et produisent d'énormes quantités de graines (Bradshaw, 1991), comme le prouvent les limites des niches bioclimatiques des espèces et l'existence de niches inoccupées.

Au cours du siècle dernier, les forestiers ont réussi à adapter certaines ressources génétiques forestières à des conditions bioclimatiques très différentes de celles de leur aire d'origine, obtenant ainsi de bons niveaux de survie, croissance et reproduction dans les nouveaux environnements. Les exemples emblématiques sont le transfert de *Pinus radiata* à travers différents continents (Yan *et al.*, 2006) et le transfert du Sud vers le Nord de *Picea abies* en Europe (Skrøppa *et al.*, 2010). Ces adaptations ont été obtenues après seulement quelques générations d'arbres, grâce à deux mécanismes principaux : la capacité des arbres à ajuster certains caractères morphologiques ou physiologiques en fonction de l'environnement, ce qu'on appelle plasticité phénotypique, et l'évolution de la composition génétique des populations sous l'effet de la sélection naturelle. La plasticité phénotypique des caractères individuels et la capacité d'évolution sont ainsi des facteurs du potentiel adaptatif des populations, ce ne sont pas des propriétés figées, ces propriétés dépendent des conditions environnementales et de la diversité génétique de la population et sont donc elles-mêmes susceptibles d'évoluer (Pigliucci, 2008). Au sein de chaque population, les évolutions de la diversité génétique résultent de la combinaison de processus aléatoires et sélectifs qui peuvent être affectés par les pratiques de gestion forestière. La question de savoir si une réponse immédiate à la sélection peut entraver les capacités d'évolutions futures par une trop forte érosion de la diversité génétique reste ouverte. L'expérience des programmes d'amélioration génétique à long terme sur des plantes annuelles montre que des populations peuvent conserver leur capacité de réponse à une sélection continue pour certains caractères : ainsi, les capacités d'évolution ont été maintenues sur plus de 100 générations de sélection pour la teneur en protéines et en huile dans la population d'amélioration du maïs de l'Illinois (Moose *et al.*, 2004). Aucune expérimentation d'aussi long terme n'est disponible chez les arbres. Cependant, l'adaptation locale qui est apparue couramment chez la plupart des espèces d'arbres au cours de la recolonisation postglaciaire fournit une illustration de l'évolution réalisée en réponse aux variations spatiales et temporelles du climat (Savolainen *et al.*, 2007). Il est intéressant de noter que cette adaptation locale n'a pas complètement érodé la variation génétique intrapopulation des caractères adaptatifs (Mimura et Aitken, 2007 ; Alberto *et al.*, 2013). Le maintien à long terme de « l'évolutivité » dépend également des relations entre les gènes influant sur les caractères soumis à sélection. Dans le cas d'un caractère dont la variation génétique est liée à la variabilité de plusieurs gènes, Kremer et Le Corre (2012) ont montré que les changements évolutifs résultent d'abord de la sélection des bonnes combinaisons des multiples gènes tout en gardant la diversité au niveau de chacun des gènes.

Cependant, l'adaptation n'est pas sans limite. Futuyma (2010) et Kuparinen *et al.* (2010) ont identifié les facteurs qui peuvent limiter l'adaptation, depuis le court terme jusqu'aux échelles de temps géologiques de l'apparition de nouvelles espèces. En se concentrant sur une échelle de temps écologique plutôt que géologique, on retiendra ici sept contraintes aux changements évolutifs. Sur les deux premières contraintes évolutives, les pratiques forestières ont un impact très faible (mais non nul) : contraintes développementales résultant des effets multiples, parfois antagonistes, que peut avoir la variation d'un caractère sur différentes composantes de la performance individuelle d'un

arbre (survie, croissance ou reproduction), contraintes génétiques résultant des interactions entre différents gènes agissant sur la variation d'un même caractère, ou des effets d'un même gène sur différents caractères. En revanche, les pratiques forestières ont un impact direct ou indirect marqué sur cinq autres facteurs susceptibles de freiner l'adaptation : un manque de diversité génétique, une élimination d'individus par d'autres mécanismes que la sélection naturelle, une réduction drastique du nombre de reproducteurs efficaces conduisant à une dérive génétique aléatoire qui freine la réponse à la sélection naturelle et érode la diversité génétique, des flux de gènes massifs en provenance de génotypes mal adaptés aux conditions locales, une trop faible mortalité empêchant la sélection naturelle de s'exprimer.

Plusieurs niveaux de diversité (environnementale, phénotypique, génétique) déterminent effectivement l'adaptation dans une forêt, et il n'est pas aisé d'identifier quels sont les facteurs limitants. Chaque environnement ne peut être réduit à un seul paramètre : par exemple l'altitude combine la température, les précipitations, le sol, les facteurs biotiques, etc. De même, un niveau de performance donné, par exemple la survie dans des conditions de stress, peut être obtenu par différentes combinaisons de caractéristiques fonctionnelles. Enfin, chaque caractéristique fonctionnelle peut être obtenue par différents génotypes. Par conséquent, on peut difficilement attribuer une valeur adaptative intrinsèque à chaque valeur d'un caractère physiologique ou à chaque variant d'un gène : la valeur adaptative d'un caractère ou d'un gène est variable. Cette complexité est également une chance pour l'adaptation car elle offre une certaine flexibilité et il existe plusieurs chemins biologiques pour parvenir à une solution écologique.

La gestion des forêts peut améliorer leur adaptation au changement climatique de trois façons

Premièrement, une stratégie de “contrôle total” consiste à remplacer le peuplement local par une ressource génétique supposée mieux adaptée. Cela se fait par la plantation de matériel forestier de reproduction, qui provient soit d'un programme d'amélioration génétique, soit d'un peuplement classé. Cette stratégie permet des évolutions drastiques, mais elle exige de minimiser les incertitudes quant à l'intégration écologique effective de la ressource génétique introduite dans le contexte local sous les climats futurs (des incertitudes subsistent toujours au-delà même des critères de choix de la ressource introduite, par exemple sur des interactions avec la faune et la flore locale).

Deuxièmement, une stratégie de “pilotage” consiste à guider, c'est-à-dire accélérer et orienter, les processus d'évolution naturelle en utilisant la ressource génétique locale, intégrée dans son environnement actuel. Ceci est réalisé par la régénération naturelle. Cette stratégie ne produit que des changements progressifs, limités par le potentiel évolutif de la ressource locale, mais elle est souple et réduit l'incertitude écologique liée à l'introduction de matériel exogène.

Troisièmement, une stratégie combinée consiste à suivre la stratégie de pilotage après enrichissement génétique de la ressource locale avec une certaine quantité de matériel introduit. Ceci permet d'augmenter le potentiel évolutif et d'accélérer l'évolution tout en limitant l'incertitude écologique due à l'introduction.

La première stratégie ayant déjà été traitée ailleurs, voir par exemple St Clair et Howe (2007) pour une expérience concrète sur *Pseudotsuga menziesii*, nous nous concentrons ici sur les deuxième et troisième stratégies. Trois questions principales se posent dans ce contexte :

- à quelle vitesse les populations d'arbres peuvent-elles évoluer en réponse aux changements ?
- les populations garderont-elles leur capacité d'adaptation à des changements continus et à des aléas imprévisibles sur le long terme ?
- comment la pratique forestière peut-elle affecter, positivement ou négativement, les propriétés d'adaptation et d'adaptabilité au fil du temps ?

Du fait de la complexité des mécanismes de l'évolution qui, de plus, interagissent avec des conditions locales et des scénarios de changement climatique très divers, les deux premières questions

ne peuvent recevoir que des réponses spécifiques au cas par cas. Pour aborder la troisième question, nous appelons ici “sylviculture par et pour l'évolution” une forme particulière de gestion adaptative qui intègre le renforcement des mécanismes de l'évolution comme l'un de ses objectifs, et nous proposons de raisonner cette stratégie sur la base des impacts attendus de la sylviculture sur les mécanismes d'évolution des populations d'arbres face au changement climatique.

Dans une première partie, nous décrivons les mécanismes fondamentaux de l'évolution en utilisant un nombre limité de paramètres afin de proposer une grille d'analyse simple. Nous montrons comment ces quelques paramètres peuvent aider à comprendre des situations complexes. La grille d'analyse permet également une interprétation mécaniste des contraintes évolutives mentionnées ci-dessus. Puis, nous utilisons cette grille d'analyse pour évaluer les effets attendus des pratiques forestières actuelles et pour suggérer de nouvelles options sylvicoles qui pourraient préserver autant que possible les objectifs de la sylviculture tout en conduisant les populations d'arbres vers des changements évolutifs plus rapides et le maintien d'une capacité d'évolution, ou évolutivité, sur le long terme. Enfin, nous passons en revue les outils génétiques disponibles pour le suivi des changements adaptatifs et des processus d'évolution, et nous concluons par des perspectives futures de gestion expérimentale et de recherche.

LES MÉCANISMES FONDAMENTAUX DE L'ÉVOLUTION GÉNÉTIQUE COMME GRILLE D'ANALYSE

La diversité génétique est en constante évolution : chaque événement de reproduction sexuée génère des combinaisons génotypiques nouvelles et uniques, dont certaines sont ensuite éliminées par des processus de sélection et de hasard (la dérive génétique). La sélection et la dérive génétique peuvent être efficacement décrites avec un nombre limité de paramètres. Un large éventail de scénarios d'évolution peut être obtenu en considérant les interactions entre la sélection, la dérive génétique, le flux de gènes et la plasticité. En raison du nombre limité de générations d'arbres dans les échelles temporelles considérées ici, nous négligeons l'effet des mutations sur la diversité génétique à l'échelle de la forêt (des mutations ponctuelles surviennent en permanence mais de nombreuses générations sont nécessaires avant que leurs fréquences ne puissent devenir suffisantes pour avoir un effet notable sur la diversité génétique à l'échelle de la population).

Réponse à la sélection mono- et multicaractères

La sélection résulte de l'élimination des individus ayant la plus faible valeur sélective, par une faible reproduction ou une faible survie. Une pression de sélection sur un caractère peut modifier la moyenne du caractère dans la population (sélection directionnelle), ou sa variance (sélection stabilisante ou perturbatrice), ou les deux. Bien qu'il n'intègre pas en détail tous les mécanismes biologiques de l'évolution des populations naturelles, le modèle de la génétique quantitative (Falconer, 1960), qui suppose qu'un grand nombre de gènes interagissent avec l'environnement pour déterminer la variation entre arbres d'un caractère, c'est-à-dire la variation phénotypique, a depuis longtemps fait preuve d'une valeur prédictive remarquable à travers tous les résultats concrets des programmes de sélection végétale et animale depuis le milieu du XX^e siècle. Ce modèle prédit le taux d'évolution de la moyenne d'un caractère par génération sous l'effet de la sélection directionnelle directe, comme suit :

$$R = i.h.\sigma_A \quad \text{ou bien, exprimé en unités d'écart-type phénotypique, } R' = R/\sigma_p = i.h^2$$

où :

i est l'intensité de la sélection, c'est-à-dire la différence de moyenne entre les adultes qui contribuent à la génération suivante et la moyenne globale de la population, exprimée en unités d'écart type (i est directement lié à la proportion d'individus sélectionnés) ;

h est la racine carrée de l'héritabilité au sens strict, qui est le rapport entre la variance génétique additive et la variance phénotypique ($h^2 = \sigma_A^2/\sigma_P^2$ où σ_A^2 est la variance génétique additive et σ_P^2 est la variance phénotypique).

Dans la nature, la sélection n'opère pas sur chaque caractère séparément mais sur la performance ou valeur sélective globale des individus. Par conséquent, la réponse de chaque caractère à la sélection naturelle est une forme de sélection indirecte et l'équation précédente est légèrement modifiée comme suit : $R = \beta \cdot \sigma_A^2$ où β est le coefficient de régression partielle de la valeur sélective sur le caractère considéré, aussi appelé gradient de sélection. Cette formulation s'étend au cas multicaractères, où la réponse sur chaque caractère intègre ses corrélations avec d'autres caractères sélectionnés (Lande et Arnold, 1983). Pour conclure, la sélection peut donc être résumée avec seulement quatre paramètres de base : la variance phénotypique, σ_P^2 , la variance génétique σ_A^2 , l'intensité de la sélection i (sélection directe) ou le gradient de sélection β (sélection naturelle).

Sur la base d'une revue bibliographique des études empiriques menées sur toutes sortes d'organismes, Gingerich (2009) a recensé des taux d'évolution (R') de l'ordre de 0,1 à 0,3 écart-type phénotypique par génération, similaires pour l'évolution à long terme et la micro-évolution. La figure 1 (p. 388) montre le taux d'évolution attendu d'un seul caractère en sélection directe avec différentes valeurs d'héritabilité et d'intensité de sélection. Comme expliqué dans la section suivante, la gestion forestière peut modifier i et, par conséquent, changer proportionnellement R' .

Un caractère répond à la sélection si trois conditions sont remplies simultanément (Endler, 1986) :

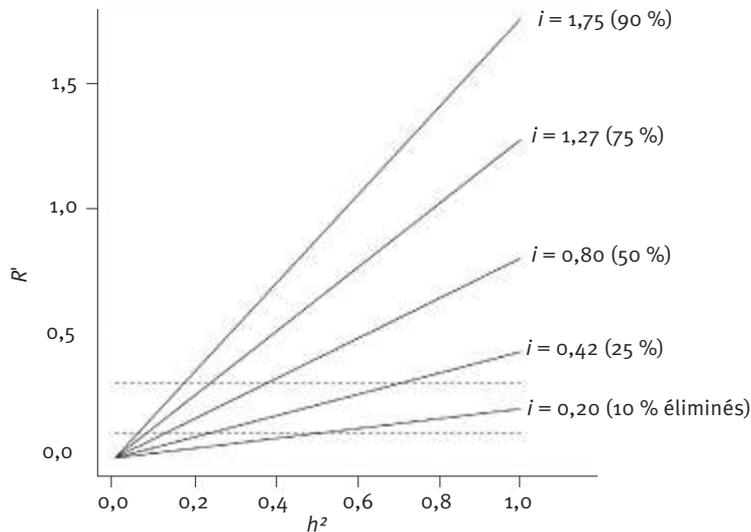
- s'il existe une variation phénotypique au sein de la population,
- si cette variation est héréditaire,
- et si cette variation est corrélée à la variation de la valeur sélective.

Chaque terme de l'équation ci-dessus n'est pas fixe, il varie en fonction de l'environnement (Charmantier et Garant, 2005) et en fonction du fond génétique de la population (Carter *et al.*, 2005). Chez les arbres, la sélection naturelle est un processus complexe car la pression de sélection varie d'une année à l'autre et peut changer radicalement entre les stades de vie, tant en termes de direction (par exemple, la sélection est différente dans une parcelle de semis dense ou au stade adulte) qu'en termes d'intensité (par exemple, le taux de mortalité est beaucoup plus élevé au stade juvénile tandis que la sélection sur le succès reproducteur ne se produit qu'au stade adulte). Du fait de ces fluctuations des paramètres de sélection au cours de la dynamique du peuplement forestier, le processus de sélection ne conduit pas systématiquement à l'épuisement total de la variation génétique au sein des populations d'arbres : une grande partie de la variance génétique des caractères fonctionnels est généralement maintenue au sein de chaque population malgré des divergences adaptatives marquées entre populations (Alberto *et al.*, 2013). L'absence de variance génétique intrapopulation pour un caractère quantitatif n'a été qu'exceptionnellement signalée chez les arbres (Saenz-Romero *et al.*, 2006). Il est intéressant de noter que les interactions complexes entre les gènes impliqués dans la variation d'un caractère et les interactions avec d'autres caractères sont sources de contraintes à l'évolution, liées à des corrélations défavorables (Walsh et Blows, 2009), mais elles contribuent aussi, inversement, au potentiel d'évolution à long terme par la capacité à faire apparaître une variation adaptative nouvelle dans un nouveau contexte environnemental ou génétique (Le Rouzic *et al.*, 2007). Les contraintes fonctionnelles, qui entraînent des corrélations environnementales entre différents caractères, peuvent également limiter la réponse à la sélection. Non pris en compte dans le modèle prédictif précédent, les effets épigénétiques, c'est-à-dire les modifications héréditaires de l'expression génétique déterminées par l'environnement, peuvent également contribuer à l'adaptation à des changements environnementaux rapides (Bossdorf *et al.*, 2008 ; Skrøppa *et al.*, 2010).

FIGURE 1

**TAUX D'ÉVOLUTION ATTENDU PAR GÉNÉRATION (R')
POUR UN SEUL CARACTÈRE SÉLECTIONNÉ EN SÉLECTION DIRECTE,
EXPRIMÉ EN UNITÉS D'ÉCART-TYPE PHÉNOTYPIQUE,
POUR DIFFÉRENTES VALEURS D'HÉRITABILITÉ (h^2) ET DIFFÉRENTES INTENSITÉS DE SÉLECTION (i)**

En supposant une distribution gaussienne du caractère, l'élimination de 25 %, 50 % ou 75 % de la population correspond à des valeurs de $i = 0,42$, $0,80$ ou $1,27$, respectivement. La gamme des valeurs empiriques de R' trouvées dans la littérature par Gingerich (2009) se situe entre les lignes pointillées.



Changements aléatoires dus à la dérive génétique et au régime de reproduction

La dérive génétique explique la réduction progressive de la diversité génétique qui se produit par le jeu du hasard lors de la reproduction dans les petites populations en l'absence de sélection, de mutation ou de migration. En outre, les petites populations sont sujettes à une augmentation de la consanguinité en raison de la plus grande probabilité de croisement entre parents apparentés. La consanguinité a un double effet : elle réduit la capacité de reproduction, en cas de dépression de consanguinité, et elle maintient un taux élevé d'association non aléatoire entre les variants de différents gènes (déséquilibre de liaison), ce qui représente une réduction de la diversité des combinaisons génétiques effectivement présentes dans la population. Un régime de reproduction où les arbres se croisent de façon non aléatoire peut aussi affecter la consanguinité. Le régime de reproduction, y compris le taux d'autofécondation (la plupart des espèces d'arbres peuvent s'autoféconder), varie selon les individus et les populations, selon la diversité des donneurs de pollen et selon la fécondité relative et la distribution spatiale des arbres reproducteurs.

Selon les hypothèses du modèle de population théorique de Wright-Fisher (Wright, 1931), la réduction de la diversité génétique et l'augmentation de la consanguinité sont déterminées par un seul paramètre, la taille de la population. En utilisant ce modèle théorique avec ses hypothèses comme une référence, on définit l'effectif efficace d'une population réelle qui subit un taux de perte de diversité génétique par génération (noté ΔHe) ou d'augmentation de consanguinité (noté ΔF) comme étant la valeur Ne telle que : $\Delta He = -1/2Ne$ ou $\Delta F = 1/2Ne$. Sous certaines hypothèses génétiques, on peut montrer que Ne mesure également le taux de réduction de la variance additive par génération : $\Delta \sigma_A^2 = -1/2Ne$. La taille efficace d'une population Ne est donc définie par le taux d'évolution de la diversité génétique ou de la consanguinité, et non par la taille réelle de la population N . Le plus souvent, Ne n'est pas directement estimable dans les populations naturelles (à moins d'avoir des suivis temporels d'estimations de la diversité génétique, He ou σ_A^2 , ou de la consanguinité, F),

mais ses changements peuvent être prédits : diminuer N_e signifie augmenter l'intensité de la dérive génétique. Ainsi, lorsque la population réelle s'écarte de l'hypothèse de contribution aléatoire des reproducteurs à la génération suivante, on peut montrer que : $N_e = (4N - 2)/(V + 2)$ où V est la variance réelle du succès reproducteur, c'est-à-dire que N_e diminue de façon inversement proportionnelle à cette variance : plus les reproducteurs ont une contribution inégale à la génération suivante, plus les effets de la dérive génétique sont forts.

On considère généralement que les populations d'arbres ont un grand effectif efficace (Petit et Hampe, 2006), en partie parce que l'allofécondation est prédominante et les flux de gènes se font sur de longues distances, en particulier par le biais du pollen (Ashley, 2010) ; elles ne devraient donc pas être trop affectées par la dérive génétique. Dans leur étude bibliographique, Schoen et Brown (1991) notent que les estimations de N_e pour les espèces d'arbres dans leur aire naturelle sont dans la même gamme que celles d'autres plantes allofécondées : des valeurs moyennes autour de 3 000 pour *Pseudotsuga menziesii* et > 8 000 pour *Pinus sylvestris* et *Picea abies*, avec de fortes variations entre populations au sein de chaque espèce. Cependant, localement, les contributions à la reproduction par voie de graines et de pollen sont très inégales entre les individus (Buczyk *et al.*, 2002 ; Krouchi *et al.*, 2004 ; Oddou-Muratorio *et al.*, 2005) et la grande majorité du pollen ne se disperse que dans le voisinage immédiat, ce qui peut réduire considérablement la taille efficace de la population. Dans leur revue bibliographique, Smouse et Sork (2004) ont constaté que l'effectif efficace du pool pollinique N_{ep} , défini comme un nombre équivalent de contributeurs au nuage pollinique fécondant chaque arbre mère, varie de 2 à 200 dans les populations d'arbres. N_{ep} peut être très petit dans certaines populations : des populations fragmentées d'espèces pollinisées par le vent de *Quercus humboldtii* (Fernandez-M et Sork, 2005) et de *Quercus alba* (Smouse *et al.*, 2001) présentent des estimations de N_{ep} autour de 6 et 8 respectivement. En revanche, dans les populations forestières continues, plusieurs études estiment des valeurs élevées de N_{ep} : Robledo-Arnuncio *et al.* (2004) ont estimé un $N_{ep} > 70$ dans une population espagnole de *Pinus sylvestris*. Les populations fragmentées, les populations isolées et les populations à faible densité ont un risque d'extinction plus élevé en raison de l'érosion de la diversité par la dérive génétique (Goodell *et al.*, 1997 ; Hardy *et al.*, 2004 ; Robledo-Arnuncio *et al.*, 2004 ; Aguilar *et al.*, 2008).

Interactions entre la sélection, la dérive, les flux de gènes et la plasticité phénotypique

Une interaction bien connue entre la dérive et la sélection est la spirale d'extinction (Gilpin et Soule, 1986) : lorsqu'il y a un fardeau génétique dans la population (accumulation de mutations défavorables), une diminution rapide de la taille de la population entraîne une dérive génétique accrue et une augmentation de la consanguinité, ce qui entraîne une diminution de la valeur sélective moyenne qui réduit encore la taille de la population, ce qui, avec le temps, entraînera l'extinction dans un déclin à vitesse croissante. Cependant, il n'existe, à notre connaissance, aucune preuve expérimentale que ce type de spirale d'extinction ne se soit jamais produit chez les arbres. Par ailleurs, des génotypes résistants qui émergent dans la population voient leur contribution relative à la génération suivante augmenter et peuvent rétablir la croissance de la population s'ils ne sont pas éliminés au hasard, un mécanisme connu sous le nom de sauvetage évolutif (Gomulkiewicz et Holt, 1995). La possibilité de sauvetage évolutif dépend de la taille des populations, de leur diversité génétique et du degré de mauvaise adaptation dans le nouvel environnement.

Dans le cas où l'environnement change à la fois dans l'espace et dans le temps, les flux de gènes peuvent apporter dans la population des gènes préadaptés (Pease *et al.*, 1989 ; revue par Kremer *et al.*, 2012). Kuperinen *et al.* (2010) ont montré que la dispersion du pollen et des graines à longue distance accélère le processus d'adaptation. Dans les populations d'arbres, on s'attend à ce que les flux de gènes par pollen contribuent plus à ce processus que ceux par graines, les distances moyennes de pollinisation étant généralement de plusieurs centaines de mètres (Ashley, 2010) et une distance maximale de 100 km ayant été mesurée pour le pollen transporté par voie aérienne chez *Pinus sylvestris* (Robledo-Arnuncio, 2011). Chez cette espèce, le long d'un gradient

latitudinal, Nilsson (1995) a montré que la migration du pollen à longue distance apporte dans la population de nouveaux phénotypes ayant une phénologie spécifique d'autres origines. Les individus locaux aux valeurs phénotypiques extrêmes, en particulier pour la phénologie de la floraison, ont tendance à recevoir plus de grains de pollen venant de longue distance parce qu'ils sont mieux synchronisés avec la population source et aussi parce qu'ils sont moins saturés par le pollen local.

Il existe une abondante littérature théorique sur le rôle de la plasticité phénotypique dans l'évolution. Une synthèse des prédictions sur l'interaction entre la sélection et la plasticité dans le contexte du changement climatique peut être trouvée dans Chevin *et al.* (2010, 2012). Le second article fournit également des références d'études empiriques sur la plasticité chez les arbres. Lorsque la plasticité n'est pas génétiquement variable, elle devrait ralentir la réponse génétique à la sélection directionnelle à chaque génération, mais aussi permettre aux phénotypes de suivre plus étroitement le changement environnemental. Lorsque la plasticité adaptative varie génétiquement, c'est-à-dire lorsqu'il y a une interaction génotype x environnement, et donc que la plasticité peut évoluer, la valeur de la variance génétique du caractère dépend de l'environnement : si le nouvel environnement augmente la variance génétique, alors la plasticité tend à accélérer la réponse génétique à la sélection et la plasticité devient elle-même un caractère sélectionné (Lande, 2009). Si l'on considère un gradient environnemental spatial abrupt, où les flux de gènes interagissent avec la sélection et la plasticité, on s'attend à ce que l'évolution de la plasticité permette à la population d'explorer une gamme plus large d'environnements, et à ce que les habitats marginaux présentent une plasticité plus élevée (Chevin et Lande, 2011). Un degré de complexité supplémentaire apparaît lorsque l'on considère l'interaction entre l'environnement abiotique, les interactions biotiques et les processus évolutifs (encadré 1, p. 401).

EFFETS POTENTIELS DES PRATIQUES SYLVICOLES SUR LA DYNAMIQUE DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE CHEZ LES ARBRES

Un cadre global pour évaluer les impacts de la sylviculture sur l'évolution

La prise en compte de l'impact de la sylviculture sur l'évolution s'intègre dans une démarche de gestion adaptative. Pour relever les défis du changement climatique et des incertitudes, les pratiques de gestion forestière doivent simultanément accélérer l'adaptation génétique, en aidant les populations d'arbres à suivre les changements environnementaux attendus, et préserver la diversité génétique comme réservoir d'options futures pour répondre aux changements inattendus. Ce double objectif est un problème classique dans les schémas d'amélioration génétique et de sélection : obtenir un gain génétique rapide tout en conservant le potentiel de réponse à la sélection sur le long terme. Les sélectionneurs résolvent ce problème en jouant simultanément sur les processus de brassage génétique et de sélection. L'adaptation génétique se produit si des génotypes plus performants émergent au cours de la reproduction et si les génotypes les plus performants se répandent dans la population avant l'extinction. Par conséquent, nous pouvons assigner trois objectifs à une pratique forestière s'appuyant sur et préservant l'évolution :

- augmenter les chances d'émergence de combinaisons génotypiques favorables ;
- faciliter la propagation des génotypes les mieux adaptés ;
- préserver la diversité génétique pour maintenir la capacité de réponse à la sélection sur le long terme.

Agissant simultanément sur la démographie et sur les conditions environnementales, la sylviculture a un impact sur les paramètres de la sélection et de la dérive génétique qui déterminent la trajectoire évolutive de la population d'arbres. En raison de la multiplicité et de la complexité des mécanismes en jeu, d'une part, et de la très grande diversité des contextes biologiques et environnementaux forestiers, d'autre part, il est plus fiable de chercher à prédire les effets de la sylviculture sur les

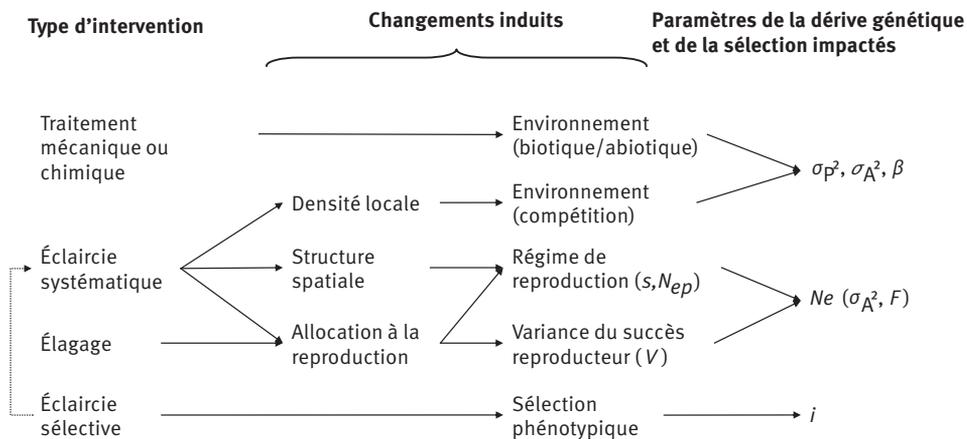
paramètres de l'évolution plutôt que sur l'état final de la diversité génétique. Ainsi, la sylviculture devrait viser à limiter l'intensité de la dérive génétique, à augmenter la diversité des croisements, à éviter la sélection à contre-courant de l'adaptation, à laisser opérer la pression de sélection dans la direction des besoins futurs, à réduire la consanguinité, etc. Nous examinons ici brièvement les avantages et les risques attendus de diverses pratiques forestières actuelles ou futures, du point de vue de leurs effets sur les mécanismes de l'évolution. Une prédiction plus quantitative de leur impact global pourrait s'appuyer sur des études de simulation utilisant des modèles qui intègrent explicitement les processus démographiques, génétiques et biophysiques et qui permettent de simuler des interventions (Kramer *et al.*, 2008).

Impact attendu des pratiques forestières courantes sur l'évolution

Globalement, la sylviculture a un effet sur les moteurs de l'évolution à travers la modification des conditions environnementales, en particulier la compétition et, éventuellement, d'autres facteurs environnementaux biotiques ou abiotiques. Comme mentionné ci-dessus, les conditions environnementales déterminent non seulement la variance phénotypique (σ_p^2) mais aussi, en cas d'interactions génotype x environnement, la variance génétique (σ_A^2) des caractères et le gradient de sélection qui relie la valeur du caractère à la valeur sélective (β) (figure 2, ci-dessous). En outre, le niveau de fermeture du couvert affecte également la dispersion du pollen et les paramètres du régime de reproduction : taux d'autofécondation (s), taille efficace du pool pollinique (N_{ep}) et variance du succès reproducteur (V) (Garcia *et al.*, 2005 ; Milleron *et al.*, 2012).

FIGURE 2 EFFETS ATTENDUS DE PRATIQUES SYLVICOLES SUR LES PROCESSUS DE L'ÉVOLUTION : REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES MÉCANISMES D'IMPACT ATTENDUS DE LA GESTION FORESTIÈRE EN RÉGÉNÉRATION NATURELLE SUR LES PARAMÈTRES DE DÉRIVE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION

Voir le texte pour l'explication de ces trajectoires. (σ_p^2 , variance phénotypique ; σ_A^2 , variance génétique additive ; β , gradient de sélection pour la sélection naturelle ; i , intensité de la sélection pour la sélection directe ; s , taux d'autofécondation ; N_{ep} , taille efficace du pool pollinique ; V , variance du succès de reproduction ; N_e , taille efficace de la population ; F , consanguinité).



Au-delà de ces effets généraux, les éclaircies, qu'elles soient systématiques ou sélectives, modifient la distribution spatiale des reproducteurs et leur allocation à la reproduction et influencent ainsi le régime de reproduction (figure 2, ci-dessus). En éliminant des individus voisins apparentés, l'éclaircie peut réduire la structure génétique spatiale des cohortes reproductrices et, par

conséquent, la consanguinité à la génération suivante (Dounavi *et al.*, 2002). Sagnard *et al.* (2011) ont montré que, lorsque la densité des arbres semenciers est faible (< 16 arbres/ha), une distribution agrégée des arbres semenciers produit moins de structure génétique spatiale dans les semis qu'une distribution aléatoire ou dispersée. Robledo-Arnuncio *et al.* (2004), chez *Pinus sylvestris*, et Restoux *et al.* (2008), chez *Abies alba*, ont constaté au stade de la graine que de faibles densités d'arbres reproducteurs augmentent simultanément la probabilité d'autofécondation (de < 5 % à > 20 %) et la diversité génétique de l'allo-pollen (N_{ep}), ce qui peut s'expliquer mécaniquement par un taux plus élevé de pollinisation à longue distance (Klein *et al.*, 2006). Par conséquent, lorsque deux conditions sont réunies simultanément, une quantité de pollen non limitante et une élimination précoce des individus consanguins dès le stade graine ou jeune plantule, une densité plus faible des semenciers peut entraîner une plus grande diversité génétique dans la régénération. Cependant, ceci peut aussi constituer un risque lorsque le pollen est limitant, ce qui doit être pris en compte dans le contexte du changement climatique.

Dans le cas de petites populations, un effet de dérive génétique peut résulter d'une forte réduction du nombre d'arbres reproducteurs, entraînant une perte d'allèles rares (parmi lesquels figurent des gènes délétères). Un tel effet a été observé dans les forêts anciennes de *Pinus strobus* en comparant les populations avant et après récolte (> 100 et < 30 arbres, respectivement) (Buchert *et al.*, 1997 ; Rajora *et al.*, 2000), ainsi que dans les forêts anciennes de *Picea rubens* (Mosseler *et al.*, 2003). Konnert et Hussendörfer (2001) ont comparé 16 systèmes de gestion régulière et 9 systèmes de gestion irrégulière chez *Abies alba*, avec plusieurs forêts pour chaque système et également les deux systèmes de gestion au sein de la même forêt : ils ont trouvé un nombre légèrement plus élevé d'allèles rares mais aussi plus de déséquilibre des fréquences génotypiques dans les peuplements irréguliers. Cependant, il existe trop peu d'études de ce type pour pouvoir tirer des conclusions générales sur une éventuelle différence intrinsèque entre ces deux systèmes de gestion quant à leurs effets sur la diversité génétique. L'effet de dérive n'est pas *a priori* limité à la population gérée, il peut également affecter des essences secondaires, comme l'ont observé El-Kassaby et Benowicz (2000) pour *Abies amabilis*, *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata* et *Pinus monticola* dans les forêts dont l'essence objectif de la gestion est *Pseudotsuga menziesii*.

Dans les peuplements en régénération naturelle, les arbres reproducteurs résultent généralement de sélections successives sur la base de leur qualité phénotypique en termes de vigueur de la tige, d'état sanitaire, d'absence de défauts comme des branches épaisses ou un tronc fourchu ou tordu, ainsi que sur la base de leur répartition spatiale afin de réduire la compétition et favoriser la régénération. Chez *Fagus sylvatica*, on a constaté que l'éclaircie sélective favorisant les arbres les plus vigoureux augmentait l'hétérozygotie de 4 à 9 % (Lauber *et al.*, 1997 ; Dounavi *et al.*, 2002), même lorsque la sélection intervient à un stade très précoce (Thiebaut *et al.*, 1992). Cependant, cet effet n'a pas été détecté dans d'autres études sur *Abies alba* (Hussendörfer et Konnert, 2000) ou *Pinus contorta* (Mc Donald *et al.*, 2001). Il faut rappeler ici qu'une augmentation de l'hétérozygotie pendant la maturation des peuplements forestiers est fréquemment observée et que la sélection naturelle des semis peut commencer très tôt dans la jeune régénération en surdensité (Pichot *et al.*, 2006). L'éclaircie sélective favorisant les meilleurs arbres en croissance peut agir comme une sélection pour l'aptitude à la compétition : en supposant une distribution gaussienne de la hauteur des arbres, l'élimination des 25 % plus petits individus représente une intensité de sélection $i = 0,42$ sur ce caractère (l'élimination des 50 % plus petits correspond à une intensité $i = 0,80$). Selon l'héritabilité du caractère soumis à sélection, il faudrait un peu plus que doubler l'intensité de la sélection pour doubler son taux d'évolution (figure 1, p. 388). L'éclaircie sélective peut également intégrer une sélection directe sur d'autres caractères spécifiquement ciblés par le forestier (figure 2, p. 391). Il reste à comprendre plus précisément quels sont les caractères fonctionnels indirectement soumis à la sélection et comment ces caractères sont liés à la valeur sélective future dans le contexte du changement climatique. Une question importante qui reste à résoudre est de savoir dans quelle mesure la sylviculture intensifie la sélection pour la vigueur juvénile et, si c'est le cas,

dans quelle mesure la vigueur juvénile peut être génétiquement corrélée positivement ou négativement avec la résistance à la sécheresse.

L'intensité de la dérive génétique, à travers la variance des contributions individuelles à la régénération, et le régime de reproduction ne dépendent pas seulement du nombre et de la distribution spatiale des arbres reproducteurs mais aussi de leur allocation des ressources aux fonctions reproductrices, c'est-à-dire à la quantité de pollen et de graines qu'ils produisent. Comme l'indique la figure 2 (p. 391), cette allocation est influencée par la gestion de la densité locale du peuplement ainsi que par d'autres pratiques telles que l'élagage dans certains cas (Ayari *et al.*, 2012). En modifiant les conditions microenvironnementales, l'éclaircie et l'élagage affectent également l'expression de la plasticité, qui interfère avec le processus de sélection comme mentionné précédemment : la question est ici de savoir si la réponse plastique induite par la sylviculture est adaptative ou « mal-adaptative » en conditions climatiques futures.

De multiples pratiques forestières peuvent également être combinées pour modifier les conditions micro-environnementales, généralement dans l'objectif de réduire le stress et la compétition afin de favoriser la croissance (Forrester *et al.*, 2012). Ainsi, après un épisode de sécheresse extrême en 1976, le dépérissement a été réduit dans les peuplements de *Picea abies* qui avaient été précédemment éclaircis en 1971 (Misson *et al.*, 2003) : par rapport à la parcelle témoin, une forte éclaircie a eu un impact plus bénéfique qu'une éclaircie modérée (respectivement de 36 à 14 m²/ha ou à 20 m²/ha de surface terrière). Nous n'avons connaissance d'aucune étude sur les effets que cela pourrait avoir sur la plasticité (par exemple, une réduction de l'acclimatation permettant de faire face à un stress futur) et la sélection. À titre de cas d'étude, nous présentons l'analyse des mécanismes de l'évolution et des effets potentiels de la sylviculture dans une forêt à forte hétérogénéité environnementale (encadré 2, p. 403).

Avantages et risques attendus de certaines pratiques sylvicoles d'adaptation au changement climatique du point de vue de l'évolution

De nouvelles pratiques forestières sont progressivement mises en œuvre pour réduire les risques écologiques et économiques liés au changement climatique (Legay et Mortier, 2005 ; Youssefpour *et al.*, 2012). Du point de vue des mécanismes de l'évolution, la réduction du stress environnemental a un double effet. D'une part, elle réduit les dommages et contribue donc à augmenter la taille efficace de la population (N_e), ce qui est un enjeu crucial lorsque la taille de la population est déjà faible ou devrait diminuer de manière drastique en raison de dommages importants. Mais, d'autre part, elle ralentit aussi l'amélioration génétique de la future génération en réduisant l'intensité de la sélection (i) et elle n'exploite pas la plasticité adaptative potentielle (pas d'acclimatation au stress futur), ce qui est un aspect important à prendre en compte dans les grandes populations. Nous examinons ici brièvement certaines de ces pratiques, ou changements de pratiques, du point de vue de l'évolution et illustrons leurs différents effets. Dans tous les cas, lors de la mise en place d'une nouvelle pratique de gestion, il est crucial de conserver une trace précise de ce qui est fait, comment et quand, afin de faciliter l'évaluation future *ex post*, en particulier après des événements climatiques marqués.

Le raccourcissement des rotations réduit la probabilité d'exposition au risque, par exemple en cas de phénomènes climatiques extrêmes, mais il peut aussi accroître la vulnérabilité au risque si des rotations plus courtes s'accompagnent d'une sélection des génotypes ayant une plus grande vigueur juvénile et si la vigueur juvénile est génétiquement négativement corrélée à la résistance au stress. Ces deux effets doivent encore être étudiés. La réponse globale dépendra probablement de l'espèce, de l'environnement et du système de gestion considérés.

La réduction de la densité des peuplements est une option envisagée pour diminuer le stress de sécheresse effectivement subi par les arbres. Toutefois, cet effet positif immédiat peut être

partiellement compensé par un effet négatif à long terme sur la sélection en induisant une réponse phénotypique inadaptée et en réduisant la mortalité sélective (voir la première section). Ce risque est réduit si l'on laisse suffisamment de temps à la sélection naturelle pour opérer avant de procéder à l'éclaircie. Plus généralement, du point de vue de l'évolution, les interventions visant le stade juvénile soulèvent la question des corrélations entre les valeurs d'un caractère à différents âges de l'arbre, que l'on appelle aussi corrélations âge-âge. Outre les modifications temporelles des conditions environnementales, les stades de vie diffèrent par leur physiologie et leur développement : les valeurs individuelles à un stade très juvénile et un stade adulte peuvent être faiblement corrélées, cette corrélation augmente avec l'âge (autrement dit les valeurs individuelles se stabilisent au fil du temps). Au cours du processus de sélection complexe et temporellement changeant chez les arbres, les corrélations génétiques entre les stades jeune et adulte déterminent dans quelle mesure une pression de sélection (ou un relâchement de la sélection) au stade juvénile peut affecter génétiquement la future population adulte. Cette question peut difficilement être traitée *in situ*. Une réponse partielle, là encore, vient de l'expérience des programmes d'amélioration génétique et de sélection précoce. Des études sur la croissance et la densité du bois chez différentes espèces de *Pinus* ont montré qu'une corrélation génétique âge-âge $> 0,8$ est généralement obtenue à partir de l'âge de 10-12 ans (Hannrup et Ekberg, 1998 ; Gwaze *et al.*, 2000 ; Wu *et al.*, 2007 ; Bouffier *et al.*, 2008). Elle varie fortement en fonction des conditions environnementales et, chez *Pinus radiata*, ce niveau de corrélation peut être atteint dès 2-5 ans dans certains sites (Gwaze *et al.*, 2000 ; Wu *et al.*, 2007). Matheson *et al.* (2002) ont montré que les corrélations génétiques âge-âge chez *Pinus radiata* varient également en fonction du fond génétique, avec des corrélations plus élevées en présence de consanguinité. Ainsi, la sylviculture peut avoir un effet sur les corrélations âge-âge par ses effets sur les conditions environnementales et sur le fond génétique. Des recherches plus approfondies sur les corrélations âge-âge des caractères fonctionnels sont nécessaires.

Dans le cas d'un dépérissement massif, les coupes sanitaires sont nécessaires pour réduire la propagation des parasites primaires ou secondaires, elles peuvent également être nécessaires pour la prévention des incendies ou pour la protection des utilisateurs de la forêt. Toutefois, une élimination excessive des arbres survivants pourrait entraîner l'élimination des génotypes résistants et obérer les chances d'évolution vers des populations résistantes (Burke, 2011).

Une sylviculture par et pour l'évolution, pourquoi pas ?

Nous avons imaginé quelques pratiques forestières spécifiquement fondées sur et orientées vers les mécanismes de l'évolution, dans le cadre d'une gestion par régénération naturelle (tableau I, p. 395). Ces interventions ne doivent pas être considérées directement comme des recommandations ou des lignes directrices en tant que telles ; nous les proposons plutôt comme des études de cas pour illustrer une sylviculture innovante qui prendrait en compte le potentiel évolutif à court et à long terme, un objectif à associer aux autres enjeux de la gestion. Cette liste n'est pas exhaustive et toute combinaison des interventions proposées peut être envisagée.

Afin de réduire l'intensité de la dérive génétique dans les petites populations, la sylviculture peut être orientée vers une réduction de la variance de la fécondité (V) entre les arbres : la réduction de V permettra non seulement d'augmenter l'effectif efficace N_e à chaque année de production de graines, comme mentionné ci-dessus, mais elle réduira également la fluctuation des contributions efficaces d'une année à l'autre et augmentera ainsi les estimations pluriannuelles de N_e (Krouchi *et al.*, 2004). Ce serait un nouvel objectif assigné aux éclaircies et à l'élagage. Cela nécessite de trouver un équilibre entre le maintien d'un nombre suffisant de semenciers et un espacement suffisant entre eux (l'optimisation devrait être faite au cas par cas, en fonction des capacités de dispersion).

TABEAU I Quelques exemples de pratiques sylvicoles par et pour l'évolution, réorientations d'interventions habituelles (sans coût supplémentaire) et interventions plus innovantes

Voir le texte et l'encadré 2 pour de plus amples explications.

Pratique forestière	Avantages escomptés	Coûts et risques associés
Régulation ciblée de la densité et de la distribution spatiale pour égaliser le succès de la reproduction entre arbres dans les petites populations	<ul style="list-style-type: none"> – réduire la variance du succès reproducteur pour réduire la dérive génétique – réduire l'intensité de la structure génétique spatiale dans les semis et la consanguinité dans la génération suivante 	<ul style="list-style-type: none"> – pas de coût supplémentaire – risque de ralentir l'élimination des gènes défavorables, préférer l'égalisation du succès reproducteur par patch (compatible avec la ligne suivante)
En milieu hétérogène, dissocier des zones de production et des zones d'évolution génétique (parcelles de sélection dans les environnements contraignants) et permettre les flux de gènes entre ces zones	<ul style="list-style-type: none"> – augmenter la contribution à la reproduction des arbres qui ont survécu à une pression de sélection drastique 	<ul style="list-style-type: none"> – coût supplémentaire limité – nécessite des études de simulation préliminaires pour estimer les bénéfices dans différents contextes (force et structure spatiale de l'hétérogénéité environnementale)
Porter attention aux arbres isolés, qui recueillent un nuage pollinique très diversifié venant de nombreux pollinisateurs à longue distance (dans les graines allo-pollinisées) et qui peuvent être adaptés aux conditions marginales ; collecter des graines sur ces arbres pour une régénération locale assistée	<ul style="list-style-type: none"> – diversifier les contributeurs à la reproduction pour favoriser l'émergence de nouvelles combinaisons génotypiques – promouvoir l'adaptation aux conditions marginales 	<ul style="list-style-type: none"> – coût supplémentaire limité – exige un protocole pour la régénération assistée – risque de consanguinité si les graines issues d'autofécondation ne sont pas purgées à un stade très précoce (par exemple, par avortement des embryons consanguins)
Dispersion assistée des graines locales (récolte dans le peuplement, éventuellement sur plusieurs années, mélange et semis des graines dans le peuplement) ou dispersion du pollen (par exemple, flux d'air comme parfois utilisé dans certains vergers à graines)	<ul style="list-style-type: none"> – améliorer les flux de gènes locaux pour favoriser le brassage génétique et l'émergence de nouvelles combinaisons génotypiques – réduire la consanguinité à terme en évitant l'agrégation spatiale des individus apparentés 	<ul style="list-style-type: none"> – coût supplémentaire potentiellement important – nécessite des études préliminaires pour estimer les bénéfices dans différents contextes (diversité génétique et structure spatiale) – exige un protocole pour la régénération assistée
Renforcer la capacité de migration locale en favorisant la dispersion et la germination des graines à distance du peuplement principal	<ul style="list-style-type: none"> – accélérer la colonisation d'habitats localement favorables le long d'un gradient environnemental 	<ul style="list-style-type: none"> – coût supplémentaire potentiellement important
Enrichissement génétique par l'introduction d'une quantité limitée de graines ou de pollen provenant d'origines allochtones présumées pré-adaptées de la même espèce que le peuplement (ou d'une espèce pouvant s'hybrider)	<ul style="list-style-type: none"> – introduire des génotypes pré-adaptés – accroître la diversité génétique locale 	<ul style="list-style-type: none"> – coût supplémentaire potentiellement important – risque d'invasion génétique et de réduction de la taille efficace de la population (N_e) si la population locale est petite et si le matériel introduit est en quantité trop importante et présente une faible diversité génétique – risque de mauvaise adaptation locale imprévue
Éclaircies sélectives assistées par des marqueurs (option futuriste)	<ul style="list-style-type: none"> – augmenter l'intensité de la sélection sur les principaux gènes cibles tout en conservant la diversité génétique dans le reste du génome 	<ul style="list-style-type: none"> – coût supplémentaire élevé – nécessite des connaissances génétiques précises et des capacités de génotypage à haut débit

En raison des variations, d'une année à l'autre, de la contribution de chaque arbre à la reproduction, variations fréquemment observés chez les arbres, une recommandation générale serait de cumuler dans la régénération plusieurs années de reproduction. De fait, la pratique actuelle est peut-être déjà optimale à cet effet. Un effet secondaire négatif de la lutte contre la perte de diversité en égalisant les contributions à la reproduction est de ralentir l'élimination des allèles délétères (Couvet et Ronfort, 1994) et de réduire la réponse à la sélection. Un compromis entre la préservation de la diversité génétique pour l'avenir (réduire la dérive génétique) et l'accélération de la réponse immédiate à la sélection pourrait consister à égaliser le succès reproducteur par parcelle, en particulier lorsque l'environnement est spatialement hétérogène (encadré 2, p. 403).

Afin de favoriser la réorganisation de la diversité génétique locale et d'accroître le brassage génétique, la sylviculture pourrait améliorer les flux de gènes locaux, soit en dispersant artificiellement les graines locales, soit en aidant à la dispersion du pollen. Par ailleurs, dans le même objectif, les semenciers isolés doivent recevoir une attention particulière : d'un côté, ils peuvent avoir un taux d'autofécondation plus élevé conduisant à de la consanguinité mais, de l'autre, ils peuvent capturer les flux de pollen à longue distance en provenance d'une grande diversité de pollinisateurs. Si les graines consanguines issues d'autofécondation sont éliminées à un stade précoce du développement (l'autofécondation peut conduire à des graines vides chez certaines espèces de conifères), alors ne restent parmi les graines viables que celles qui renferment une grande diversité génétique. Une autre pratique, dans le cas d'un environnement hétérogène au sein de la forêt, consisterait à dissocier spatialement des zones de production de bois à moindre stress et des zones d'évolution génétique sous sélection naturelle tout en maintenant les flux de gènes entre ces différentes zones (encadré 2, p. 403).

Le long d'un gradient environnemental, typiquement un gradient altitudinal, une stratégie pourrait être d'accélérer la migration de la population vers des zones plus favorables. La vitesse de migration dépend de la dispersion efficace, qui dépend elle-même fortement de la présence de conditions favorables à l'installation des semis (Amm *et al.*, 2012). On peut imaginer améliorer localement les conditions de germination des graines et de croissance des semis en préparant le sol ou en contrôlant la compétition et la prédation à distance du cœur de la population, dans la direction souhaitée pour la migration. Pour les espèces zoochores, on peut également imaginer attirer les disperseurs de graines le long de la voie de migration souhaitée (Oddou-Muratorio *et al.*, 2004 ; Garcia *et al.*, 2009 ; Schleunig *et al.*, 2011).

L'enrichissement génétique de la ressource locale par l'introduction d'une quantité limitée de matériel allochtone d'origine présumée préadaptée, par voie de graines ou de pollen, pourrait présenter le double avantage d'introduire de nouveaux génotypes adaptés aux conditions futures et d'accroître la diversité génétique locale. Pour éviter un effet négatif d'invasion génétique et de réduction de la taille efficace de la population, il est essentiel d'utiliser du matériel d'introduction ayant une base génétique large et de ne pas inonder la ressource génétique locale par une introduction trop massive (Lefèvre, 2004). Pour les organismes à longue durée de vie, il est également important d'anticiper un éventuel antagonisme entre une adaptation aux conditions climatiques attendues à long terme et l'adaptation aux conditions actuelles ou aux fluctuations annuelles, par exemple le risque qui résulterait d'une introduction de matériel plus résistant à la sécheresse mais aussi à débourrement plus précoce donc plus sensible aux gels tardifs.

Dans un avenir encore utopique, nous pouvons imaginer l'accès futur à des données génétiques intensives sur chaque arbre adulte du peuplement. En s'inspirant des stratégies de sélection génomique actuellement en cours de développement dans le cadre des programmes d'amélioration génétique des plantes et des animaux, une éclaircie sélective assistée par marqueurs pourrait combiner les objectifs d'amélioration génétique pour des caractères phénotypiques ayant un intérêt pour l'adaptation et de préservation d'une diversité génétique maximale dans le reste du génome.

OUTILS ET MÉTHODES POUR UN SUIVI GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Hansen *et al.* (2012) ont passé en revue les différentes méthodes de détection des changements génétiques adaptatifs à l'aide d'outils phénotypiques ou moléculaires. Ils se sont concentrés sur leur capacité à démontrer une réponse réellement adaptative et à écarter les hypothèses alternatives qui pourraient expliquer le changement génétique. Dans cette partie, nous examinons dans quelle mesure les méthodes et les outils de suivi génétique actuellement disponibles peuvent aider à rationaliser la sylviculture par et pour l'évolution.

Quoi de neuf en termes d'outils moléculaires et phénotypiques ?

Un examen complet des marqueurs génétiques et de leur utilisation chez les arbres a été publié par Prat *et al.* (2006). Presque tous les types de marqueurs ont été développés chez les arbres forestiers. Ils ont été principalement utilisés pour mesurer la diversité génétique neutre et étudier les processus neutres (dérive, régime de reproduction, dispersion). Avec les projets classiques de séquençage du génome, qui ont débuté dans les années 1990 pour les arbres, un écart en termes d'outils disponibles s'est progressivement creusé entre un nombre très limité d'espèces modèles et les autres espèces. Au cours des trois dernières années, les progrès récents du séquençage de l'ADN ont révolutionné le domaine de la génomique en permettant de générer une grande quantité de séquences et de marqueurs de manière rapide et rentable. Aujourd'hui, grâce à l'émergence et à l'évolution des techniques de séquençage dites de nouvelle génération et des outils de la bio-informatique (Metzker, 2009 ; Kircher et Kelso, 2010), le séquençage du génome complet, le séquençage à représentation réduite et le séquençage ciblé sont en cours non seulement pour les espèces modèles, mais aussi pour d'autres espèces pour lesquelles il devient donc intéressant d'envisager un suivi moléculaire.

Des preuves d'évolutions génétiques au niveau moléculaire chez les arbres sont apparues récemment grâce à l'étude directe des polymorphismes de l'ADN à l'échelle du génome : preuves de corrélations entre les fréquences des génotypes et les gradients environnementaux (Eckert *et al.*, 2010) ou les caractères phénotypiques liés au climat (Grivet *et al.*, 2011), parfois complétées par des informations fonctionnelles sur les gènes détectés (Holliday *et al.*, 2010), voir également Alberto *et al.* (2013) pour une revue bibliographique récente sur les polymorphismes nucléotidiques simples (SNP) associés aux caractères phénotypiques liés au climat chez les arbres. Toutefois, comme l'a très judicieusement fait remarquer Rockman (2012), le potentiel extraordinaire de ces approches ne doit pas être trompeur : puisque la réponse à la sélection dépend du fond génétique et des conditions environnementales, comme nous l'avons déjà mentionné, nous ne devons pas nous attendre à trouver beaucoup de variations d'un même gène ayant un effet fort, constant et uniforme dans toutes les populations sur la variation des caractères d'adaptation. Si de tels gènes sont détectés, nous ne devrions pas limiter notre vision de la variabilité génétique à ceux-ci, car la majeure partie de la diversité génétique présentant un intérêt pour l'adaptation au changement climatique restera difficilement détectable sous forme de nombreux gènes à effet faible et variable selon le contexte local. Ces approches seront néanmoins très utiles pour fournir des indicateurs génétiques de la pression de sélection.

L'approche phénotypique pour l'étude de l'adaptation a également évolué dans deux directions. Premièrement, les physiologistes ont produit des indicateurs de fonctions physiologiques qui peuvent être mesurés dans des échantillons de grand effectif (des centaines d'individus). La relation entre le caractère mesuré et la fonction physiologique elle-même est généralement indirecte et nécessite une interprétation minutieuse, par exemple la discrimination des isotopes du carbone ou la densité des cernes utilisés comme des indicateurs de la réponse à la sécheresse (Osório et Pereira, 1994 ; Tene *et al.*, 2011). Il est probablement utile de rappeler que la décomposition d'un caractère phénotypique intégré en composantes fonctionnelles élémentaires ne résout pas le problème

de la complexité, notamment parce que les fonctions physiologiques élémentaires n'ont pas nécessairement une plus grande héritabilité ou un déterminisme génétique plus simple que le caractère intégré, et parce que ces fonctions élémentaires sont impliquées dans de multiples interactions et processus de régulation. Deuxièmement, des méthodes combinant informations phénotypiques et génotypiques ont été développées pour estimer les paramètres génétiques (variances et corrélations) *in situ*, c'est-à-dire dans l'environnement naturel, à n'importe quel stade de la vie et sans avoir besoin de pedigrees contrôlés (Ritland, 1996).

Pour estimer les gradients de sélection (β) chez les arbres, une approche classique consiste à utiliser des caractéristiques de performance (la survie, la croissance ou l'effort de reproduction) comme des indicateurs de la valeur sélective et à étudier l'impact des caractéristiques fonctionnelles sur ces indicateurs dans des tests de descendance en conditions contrôlées *ex situ*. En utilisant cette approche chez *Quercus suber*, Ramirez-Valiente *et al.* (2011) ont mis en évidence une héritabilité significative mais un gradient de sélection non significatif pour la discrimination isotopique du carbone, donc un caractère génétiquement variable mais avec peu d'effet sur la valeur sélective, contrastant avec une très faible héritabilité et un gradient de sélection significatif pour la surface foliaire spécifique, donc un effet marqué sur la valeur sélective mais une mauvaise transmission héréditaire d'une génération à l'autre. Une autre approche des gradients de sélection par l'évaluation *in situ* du succès reproducteur a été récemment mise au point (Oddou-Muratorio *et al.*, 2005 ; Burczyk *et al.*, 2006 ; Klein *et al.*, 2011). Cette méthode, fondée sur le modèle de régime de reproduction mixte par voisinage, consiste à estimer le succès reproducteur de chaque arbre adulte en utilisant les données génétiques et spatiales de semis et de leurs parents potentiels, puis à relier ce succès reproducteur des adultes à leurs caractéristiques phénotypiques. Bontemps (2012) a utilisé cette méthode dans une population marginale de Hêtre (*Fagus sylvatica*) : dans cette population, l'auteure a trouvé une héritabilité significative et un gradient de sélection significatif pour la discrimination isotopique du carbone, contrastant avec une héritabilité non significative et un gradient de sélection non significatif pour la surface foliaire spécifique.

Possibilités offertes pour un suivi génétique

Divers indicateurs de l'état de la diversité génétique et des pressions évolutives ont été proposés chez les arbres forestiers, sur la base d'une évaluation génétique directe ou d'observations indirectes des caractéristiques démographiques et écologiques des populations (Namkoong *et al.*, 1996 ; Brown *et al.*, 1997 ; Koski *et al.*, 1997 ; Lefèvre et Kajba, 2001 ; Aravanopoulos, 2011). Le tableau II (p. 399) passe brièvement en revue les utilisations possibles des outils moléculaires et phénotypiques pour le suivi génétique de l'adaptation et les conditions de leur utilisation. Nous distinguerons deux objectifs principaux pour le suivi génétique :

- la quantification et la caractérisation de la diversité génétique,
- le suivi des facteurs de changement génétique.

Les gènes contrôlant la variance de la plupart des caractères adaptatifs (*quantitative trait loci* ou QTL) devraient *a priori* être nombreux, chacun avec un faible effet individuel. Cela est confirmé par les résultats empiriques, même si les outils moléculaires ne détectent qu'une petite fraction de ces QTL. Les QTL et leurs effets génétiques varient en fonction de l'environnement et du fond génétique. Par conséquent, si l'on définit la diversité génétique adaptative au niveau de l'ensemble des QTL susceptibles d'affecter les composantes de la valeur sélective, il n'y a pas de frontière stricte entre diversité génétique neutre et adaptative : un polymorphisme génétique qui est neutre dans un contexte environnemental ou génétique donné peut devenir adaptatif dans un autre contexte et vice versa. Ainsi, compte tenu du changement climatique et de ses incertitudes, il est nécessaire de quantifier et de caractériser à la fois la diversité génétique actuellement adaptative et la diversité génétique actuellement neutre. Classiquement, la diversité génétique globale est évaluée à l'aide de marqueurs neutres (Buchert *et al.*, 1997). La quantification et la caractérisation de la diversité génétique adaptative actuelle se font à l'aide d'outils phénotypiques et moléculaires.

TABLEAU II Objectifs et conditions nécessaires pour le suivi génétique à l'aide d'outils moléculaires et phénotypiques

Voir le texte pour plus d'explications. (QTL, *quantitative trait loci* - gène à effet quantitatif)

Objectifs du suivi génétique	Conditions nécessaires		
	Outils moléculaires uniquement	Outils phénotypiques uniquement	Approche combinée
<i>Quantification et caractérisation de la diversité génétique</i>			
Quantifier la diversité génétique globale et caractériser son organisation	Marqueurs neutres	–	–
Décrypter l'architecture génétique des caractères adaptatifs (QTL, variances et corrélations)	Pedigrees connus, polymorphismes de gènes candidats validés	Pedigrees connus, Expérimentations en jardin commun (<i>ex situ</i>)	Études de cartographie ou d'association des QTL, expérimentations <i>ex situ</i> et méthodes <i>in situ</i>
<i>Suivi des processus responsables des changements génétiques</i>			
Suivi des changements récents dans la démographie et de l'intensité de la dérive génétique	Marqueurs neutres, échantillonnage sur plusieurs générations	–	–
Suivi du régime de reproduction et de l'hybridation	Marqueurs neutres, échantillonnage multi-cohortes	–	–
Caractériser les fonctions de dispersion du pollen et des graines	Marqueurs neutres, échantillonnage des graines ou des semis	Pièges à pollen et à graines	Approche combinée possible
Détecter les signatures de la sélection passée (β)	Marqueurs génomiques et polymorphismes des gènes candidats	–	–
Suivi du gradient de sélection actuel (i, β)	Polymorphismes de gènes candidats validés, échantillonnage sur plusieurs générations	Pedigrees connus, analyse des relations caractères - valeur sélective, expériences <i>ex situ</i>	Études des gradients de sélection, méthodes <i>in situ</i>

En utilisant uniquement les outils phénotypiques, l'évaluation des variances et corrélations génétiques des caractères adaptatifs nécessite l'utilisation de pedigrees connus et d'expériences contrôlées *ex situ* (chez les arbres, nous ne disposons pas de pedigrees multigénérationnels en populations naturelles comme chez d'autres organismes). Certains marqueurs moléculaires peuvent fournir des informations directes ou indirectes sur la diversité des QTL. Lorsque les marqueurs et les outils phénotypiques sont combinés, plusieurs approches peuvent être menées : réalisation d'une carte génétique de QTL dans des pedigrees connus testés en conditions contrôlées, association de QTL à des caractères phénotypiques évalués en conditions contrôlées, études *in situ* de l'association de QTL à l'environnement (Neale et Savolainen, 2004).

Toutes sortes de marqueurs moléculaires peuvent fournir des informations sur les processus neutres responsables de changements génétiques : la dérive génétique, le régime de reproduction

et la dispersion. Il est encore plus intéressant d'étudier les changements de ces processus eux-mêmes, ce qui nécessite généralement un échantillonnage de plusieurs générations d'arbres. Les marqueurs à l'échelle du génome ainsi que les marqueurs liés à des QTL sont maintenant couramment utilisés pour détecter la signature d'événements de sélection passés en testant si la diversité mesurée sur les marqueurs de QTL s'écarte significativement de la diversité mesurée sur les autres marqueurs neutres du génome. Le suivi d'un processus de sélection naturelle en cours exige de relier directement le caractère phénotypique à la valeur sélective ou au moins à un caractère de performance (c'est le gradient de sélection β). Avec les seuls outils phénotypiques, le caractère de performance peut être évalué *ex situ* avec des pedigrees connus. Lorsque les outils moléculaires et phénotypiques sont combinés, des études de gradient de sélection peuvent être réalisées *in situ*.

CONCLUSIONS

La capacité d'adaptation génétique des populations d'arbres est potentiellement très importante et la sylviculture peut avoir un impact significatif sur le taux d'évolution par génération. Ainsi, ce taux d'évolution pourrait être augmenté ou réduit d'un facteur deux selon les choix de gestion, ce qui ne doit pas être négligé. Le concept de sylviculture par et pour l'évolution que nous avons introduit ici dans les systèmes de gestion en régénération naturelle ne prétend pas toujours permettre une évolution suffisante pour atteindre l'objectif recherché. Il doit être considéré comme une option, présentant des avantages, des risques et des coûts différents de ceux associés aux systèmes de gestion par plantation. Les deux systèmes peuvent également être combinés. Dans tous les cas, il est crucial de prendre en compte l'impact potentiel de la sylviculture sur les mécanismes de l'évolution lors de l'élaboration d'une stratégie forestière adaptative. Nous avons proposé un cadre pour analyser et prédire les effets des pratiques forestières, et nous avons identifié un nombre limité de processus et de paramètres de l'évolution qui pourraient être affectés. Seules quelques prédictions quantitatives peuvent être faites aujourd'hui, essentiellement lorsque les facteurs d'évolution sont considérés individuellement, et la plupart des attendus théoriques restent encore qualitatifs mais néanmoins utiles pour formuler des hypothèses de recherche. Des prévisions quantitatives sont nécessaires pour préciser l'impact global des pratiques forestières dans le cadre de divers scénarios de changement climatique. La comparaison quantitative d'une sylviculture par et pour l'évolution avec d'autres pratiques de gestion nécessitera de nouvelles études de modélisation et de simulation fondées sur les processus, ceci pour différentes espèces et différents types de forêts, différents environnements biotiques et abiotiques et différents scénarios de changement climatique. Afin de mieux appréhender les limites de la réponse à la sélection, nous suggérons de coupler des modèles démo-génétiques avec des modèles biophysiques ou des modèles hôte-parasite.

L'un des défis de la prise de décision sylvicole dans le contexte du changement climatique est de parvenir à un compromis entre les objectifs à court et à long termes, par exemple en accélérant la réponse aux pressions de sélection actuelles tout en préservant la diversité et l'évolutivité dans un avenir incertain. Une stratégie robuste consiste à favoriser la sélection naturelle pour des caractères certainement adaptatifs, comme la résistance à la sécheresse dans les zones où une sécheresse plus sévère est prévue, tout en évitant l'érosion génétique aléatoire et en favorisant le brassage génétique. Il convient également d'éviter d'induire une sélection trop forte pour des caractères non adaptatifs. Comme nous l'avons montré, chaque pratique forestière individuelle a un effet sur de multiples mécanismes de l'évolution (un généticien parlerait d'effets pléiotropiques) mais il y a aussi des effets d'interaction entre diverses pratiques sur un même mécanisme de l'évolution (épistasie en termes génétiques). Pour comprendre l'impact global des pratiques forestières, parallèlement aux approches de modélisation, il convient d'expérimenter des options sylvicoles sur le long terme. Ces nouvelles expérimentations fourniront à la prochaine génération de forestiers des résultats très instructifs, complémentaires de ceux obtenus à partir d'études comparatives de situations existantes.

La décision locale de gestion doit reposer sur une approche au cas par cas, en tenant compte des spécificités du contexte local. En nous appuyant sur la théorie de la génétique quantitative, nous privilégions l'hypothèse que les changements évolutifs sont essentiellement limités par la diversité des génotypes, c'est-à-dire la diversité des combinaisons de gènes résultant de ce qu'on appelle aussi le « brassage génétique », plutôt que par la diversité des gènes eux-mêmes. Sous cette hypothèse, pouvons-nous augmenter le potentiel d'évolution en favorisant simultanément le brassage génétique et la sélection au sein de la population actuelle ? Faut-il introduire des génotypes allochtones préadaptés pour accélérer l'émergence et la diffusion de combinaisons alléliques adéquates ? Pour répondre à ces questions et établir un diagnostic, les approches combinant observations phénotypiques et informations génétiques *in situ* sont très prometteuses et devraient être davantage mises en œuvre. Les outils moléculaires initialement développés pour les espèces modèles deviennent maintenant disponibles pour les autres espèces. De même, les méthodes et outils pour l'analyse des bases génétiques de l'hérédité des caractères et de la construction des phénotypes (par exemple, les corrélations génétiques et environnementales, les corrélations âge-âge) devraient être généralisées aux espèces non modèles pour aider à mieux comprendre les relations entre gènes et caractères ainsi qu'entre gènes et performances.

Encadré 1

Intégrer plus de complexité (1) : interactions biotiques et mécanismes de l'évolution chez les arbres forestiers

Les arbres interagissent avec diverses espèces d'insectes mutualistes et antagonistes. Les insectes mutualistes peuvent être essentiels à la reproduction des plantes pendant la pollinisation, tandis que les insectes antagonistes peuvent être défavorables aux plantes en consommant certains de leurs tissus et en se nourrissant de leurs organes reproducteurs (Crawley, 1989). L'importance de ces effets défavorables dépend de la période à laquelle se produisent les attaques d'insectes, du type et de l'ampleur des dégâts qui en résultent, ainsi que du stade du cycle de vie de la plante atteint par les dégâts (Marquis, 1992). En affectant directement la reproduction ou la survie des arbres, les conséquences démographiques et évolutives de la phytophagie par des espèces d'insectes prédateurs des graines ou directement responsables de la mortalité des arbres sont donc susceptibles de différer de celles de la plupart des formes de phytophagie qui n'entraînent qu'une élimination partielle des tissus des plantes (Hulme, 1998).

Dans la mesure où la prédation des graines par les insectes conduit à l'éradication d'individus (les embryons), elle joue un rôle crucial dans la dynamique des populations de plantes, avec des effets possibles de dérive génétique lorsque la taille de la population est limitée. Aussi, elle agit potentiellement comme une force sélective entraînant l'évolution de caractéristiques végétales particulières, telles que la synchronisation de la floraison, la phénologie de la floraison, les caractéristiques des inflorescences, la taille et la durée de vie des fleurs ou les régimes de fluctuation annuelles de production de graines (Janzen, 1971 ; Brody, 1997 ; Fenner *et al.*, 2002 ; Cariveau *et al.*, 2004 ; Rose *et al.*, 2005 ; Strauss et Whittall, 2006). De nombreuses espèces d'arbres souffrent de pertes importantes de graines avant leur dispersion à cause d'insectes spécialistes, ce qui peut avoir des effets importants sur le recrutement de semis et dynamique démographique des peuplements (Maron et Crone, 2006 ; Kolb *et al.*, 2007). Cependant, l'effet de la prédation des graines sur le succès reproducteur à long terme de leur plante hôte semble controversé (Crawley, 1989 ; Horvitz et Schemske, 2002), principalement en raison du manque de données sur le sujet, en particulier chez les plantes pérennes. Il reste donc nécessaire de mener des études sur les conséquences génétiques de pertes massives de graines au sein d'une population d'arbres hôtes, en particulier dans les situations où la prédation des graines avant leur dispersion présente des variations importantes entre arbres. En effet, les pertes de graines

dues aux Hyménoptères spécialistes chez les conifères peuvent varier de moins de 1 % à 100 % entre les arbres (Roques, 1981 ; Rappaport *et al.*, 1993). À l'échelle du peuplement, on peut se demander comment une telle variation locale de la prédation pré-dispersion des graines peut augmenter ou, à l'inverse, diminuer la variance de la quantité de graines viables entre arbres, ce qui influence la taille efficace de la population.

Les preuves que les insectes agissent directement comme facteurs de sélection sur les arbres forestiers font encore défaut dans la littérature. Malgré des taux de mortalité d'arbres extrêmement élevés lors des attaques du scolyte *Dendroctonus ponderosae* (Hopkins), de nombreux arbres échappent ou survivent à ces attaques, quels que soient leur vigueur, leur âge ou leur taille (Ott *et al.*, 2011). On sait peu de choses sur l'héritabilité des caractères des arbres impliqués dans la survie aux attaques de scolytes, tels que la composition des acides résiniques (Baradat *et al.*, 1978) ou la synthèse, la viscosité et la vitesse de cristallisation de la résine (Nebeker *et al.*, 1992), à l'exception de la production de monoterpènes qui s'est avérée être sous un contrôle génétique fort (Ott *et al.*, 2011).

Il est également essentiel de comprendre les interdépendances possibles entre les perturbations abiotiques et biotiques et la dynamique des peuplements pour prévoir l'impact de la phytophagie des insectes sur l'évolution des arbres. En effet, des perturbations abiotiques telles que les sécheresses ou les vagues de chaleur peuvent affecter les arbres et les insectes, ainsi que leurs interactions (Jactel *et al.*, 2012). Les épisodes de sécheresse successifs peuvent affecter directement la survie des arbres (Allen *et al.*, 2010), ou indirectement, lorsque des températures plus élevées et une moindre résistance des arbres favorisent les pullulations d'insectes forestiers (OFEFP, 2005 ; Netherer et Schopf, 2010 ; Durand-Gillmann *et al.*, 2014). L'interdépendance entre le climat, les facteurs biotiques et la dynamique des peuplements reste complexe à prévoir. Les changements induits par la sécheresse sur la qualité nutritionnelle des arbres (teneur en eau, hydrates de carbone et azote) ou sur les mécanismes de défense des arbres peuvent limiter le développement et les dégâts d'insectes (Rouault *et al.*, 2006 ; Jactel *et al.*, 2012 ; Forkner *et al.*, 2004). Les sécheresses extrêmes peuvent même conduire à l'effondrement des populations d'herbivores à grande échelle (Yarnes et Boecklen, 2005). Mais la sécheresse peut également avoir des effets négatifs sur la physiologie des arbres et réduire l'efficacité des mécanismes de résistance des arbres aux agents pathogènes et aux parasites (McIntyre *et al.*, 1996).

L'écologie du feu fournit également des exemples intéressants de la complexité d'intégrer les interdépendances entre les arbres et les facteurs biotiques et abiotiques. Les pullulations de scolytes et les incendies de forêt ont en effet augmenté conjointement en étendue et en gravité au cours des dernières décennies, ce qui suscite des inquiétudes quant à leurs interactions possibles (Parker *et al.*, 2006 ; Simard *et al.*, 2011). Les pullulations de scolytes dendroctones peuvent augmenter la probabilité et l'intensité des feux de canopées car elles créent de grandes quantités de combustibles morts (Brown, 1975 ; McCullough *et al.*, 1998). Cependant, Simard *et al.* (2011) suggèrent que les feux de cimes actifs, c'est-à-dire maintenus dans la canopée indépendamment de tout support de combustible au sol, sont moins probables à court terme après les pullulations d'insectes en raison de l'éclaircie des peuplements et des chutes d'aiguilles dues aux insectes, tandis que la probabilité de feux de cimes passifs ne change pas à court terme mais augmente fortement au cours des décennies suivant une pullulation. Ainsi, les scolytes sont susceptibles d'affecter indirectement les arbres non attaqués en augmentant les risques d'incendies futurs. Cela illustre clairement le besoin crucial d'intégrer les interactions possibles entre l'environnement abiotique, les interactions biotiques et la dynamique des peuplements dans les stratégies de gestion forestière.

Encadré 2

Intégrer plus de complexité (2) : mécanismes de l'évolution et sylviculture dans un environnement spatialement très hétérogène

Chez les arbres, le processus de sélection est complexe du fait du long cycle de vie et de la grande hétérogénéité spatiale de l'environnement au sein même des peuplements. Tout d'abord, chez les organismes non mobiles à longue durée de vie, différentes pressions de sélection peuvent successivement intervenir depuis le stade juvénile jusqu'au stade adulte : par exemple, une sélection pour l'aptitude à la compétition dans une régénération dense de jeunes individus par opposition à une sélection pour la résistance à différents stress au stade adulte. Deuxièmement, dans un environnement hétérogène, la corrélation phénotypique entre les parents et leur descendance ne dépend pas seulement du contrôle génétique du caractère, mais aussi de la différence de conditions environnementales entre les sites occupés par les parents et ceux des descendants. Enfin, l'hétérogénéité de l'environnement induit une variation spatiale de la pression de sélection, ce qui peut conduire *in fine* à des changements de pressions de sélection entre les parents et leur descendance. Ainsi, les forces de sélection étant variables dans l'espace et dans le temps, une sylviculture par et pour l'évolution doit prendre en compte l'hétérogénéité environnementale au sein du peuplement.

L'objectif général d'une sylviculture par et pour l'évolution est de favoriser le succès reproducteur des arbres ayant la meilleure croissance dans les parcelles où la pression de sélection souhaitée est la plus forte. Dans un environnement homogène où la pression de sélection est uniforme, cet objectif est directement atteint par l'éclaircie sélective classique. Dans un environnement hétérogène, cet objectif ne peut être atteint que si suffisamment d'arbres sont sélectionnés en tant que géniteurs dans chacune des parcelles où la pression de sélection est forte, alors même que ces arbres peuvent avoir une croissance plus faible et une moindre contribution à la reproduction que ceux situés dans une parcelle voisine en conditions plus favorables.

Dans ce contexte, il est important d'évaluer et de cartographier l'hétérogénéité environnementale des parcelles afin d'éviter toute confusion entre les causes microenvironnementales et génétiques de la variation de performances entre arbres. Il faut évaluer non seulement les performances individuelles des arbres mais aussi l'état des parcelles à l'aide d'indicateurs synthétiques, faciles à utiliser et indépendants de la structure locale du peuplement (densité), tels que des indices de fertilité du milieu, la composition en espèces de la végétation, etc. Les variations locales de ces indicateurs environnementaux peuvent par exemple être estimées par une modélisation spatiale de la hauteur dominante dans le peuplement. Il serait alors plus facile d'identifier et de marquer très tôt les "bons" phénotypes dans des zones hautement sélectives, avant qu'une réduction substantielle du nombre d'arbres ne se produise sur la base d'autres critères.

L'amélioration génétique globale du peuplement se produira si ces arbres hautement sélectionnés contribuent efficacement à la régénération. De ce fait, lorsque la dispersion du pollen ou des graines limite leur contribution efficace, en intégrant ici la fécondité comme une composante de la dispersion, il pourrait être nécessaire d'assister la régénération naturelle au sein du peuplement par le transfert de graines récoltées dans les zones fortement sélectives vers les zones peu sélectives.

François LEFÈVRE – Thomas BOIVIN – Aurore BONTEMPS – François COURBET – Hendrik DAVI –
Marion DURAND-GILLMANN – Bruno FADY – Julie GAUZERE – Cindy GIDOIN –
Marie-Joe KARAM – Hadrien LALAGÛE – Sylvie ODDOU-MURATORIO – Christian PICHOT
INRAE, Écologie des Forêts Méditerranéennes, URFM
Domaine Saint-Paul
228 route de l'Aérodrome
Site AgroParc
CS 40509
F-84914 AVIGNON CEDEX 9
(auteur correspondant : francois.lefevre.2@inrae.fr)

Remerciements

Nous remercions tout particulièrement deux évaluateurs anonymes et le rédacteur en chef pour leurs commentaires pertinents et utiles sur une version précédente du manuscrit. Les opinions exprimées ici ont bénéficié de recherches expérimentales et de modélisation de fond financées par le réseau d'excellence EVOLTREE (www.evoltree.eu), le projet ERA-Net Biodiversa LINKTREE, le projet FRB VARIADAPT, le projet ANR MACBI, le projet BIOFIS de la Fondation Agropolis, ainsi que la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur et le Département Santé des Forêts.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR R., QUESADA M., ASHWORTH L., HERRERIAS-DIEGO Y., LOBO J., 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Mol Ecol*, 17, pp. 5177-5188.
- AITKEN S.N., YEAMAN S., HOLLIDAY J.A., WANG T., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl*, 1, pp. 95-111.
- ALBERTO F., AITKEN S., ALIA A., GONZÁLES-MARTINEZ S., HANNINEN H., KREMER A., LEFÈVRE F., LENORMAND T., YEAMAN S., WHETTEN R., SAVOLAINEN O., 2013. Evolutionary response to climate change – evidence from tree populations. *Global Change Biol*, 19, pp. 1645-1661.
- ALLEN C.D., MACALADY A.K., CHENCHOUNI H., BACHELET D., MCDOWELL N., VENNETIER M., KITZBERGER T., RIGLING A., BRESHEARS D., HOGG E.H.(TED), 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. *For Ecol Manage*, 259, pp. 660-684.
- AMM A., PICHOT C., DREYFUS Ph., DAVI H., FADY B., 2012. Improving the estimation of landscape scale seed dispersal by integrating seedling recruitment. *Ann For Sci*, 69, pp. 845-856.
- ARAVANOPOULOS F.A., 2011. Genetic monitoring in natural perennial plant populations. *Botany*, 89, pp. 75-81.
- ASHLEY M., 2010. Plant parentage, pollination, and dispersal: how DNA microsatellites have altered the landscape. *Crit Rev Plant Sci*, 29, pp. 148-161.
- AYARI A., ZUBIZARRETA-GERENDIAIN A., TOME M., TOME J., GARCHI S., HENCHI B., 2012. Stand, tree and crown variables affecting cone crop and seed yield of Aleppo pine forests in different bioclimatic regions of Tunisia. *Forest Syst*, 21, pp. 128-140.
- BARADAT P., MARPEAU A., BERNARD-DAGAN C., 1978. Variation of terpenes within and between populations of maritime pine. In: Rudin D. (ed.). *Biochemical genetics of forest trees*. Umea, Sweden : Institutionen for skoglig genetik och vaxtfysiologi. 201 p.
- BONTEMPS A., 2012. *Potentiel évolutif d'une population de Hêtre commun sur le Mont Ventoux*. Aix-en-Provence : Université Paul Cézanne, Aix-Marseille III (Thèse).

- BOSSDORF O., RICHARDS CL., PIGLIUCCI M., 2008. Epigenetics for ecologists. *Ecol Lett*, 11, pp. 106-115.
- BOUFFIER L., CHARLOT C., RAFFIN A., ROZENBERG P., KREMER A., 2008. Can wood density be efficiently selected at early stage in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.)? *Ann For Sci*, 65, 1, 106. pp. 2-8.
- BRADSHAW A.D., 1991. Genostasis and the limits to evolution. *Philos TR Soc B*, 333, pp. 289-305.
- BRODY A.K., 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*, 78, pp. 1624-1631.
- BROWN J.K., 1975. Fire cycles and community dynamics in lodgepole pine forests. pp. 430-456. In: Baumgartner D.M., editor. *Symposium Proceedings: Management of lodgepole pine ecosystems*. Washington: USA Washington State University Cooperative Extension Service, Pullman.
- BROWN A., YOUNG A., BURDON J., CHRISTIDIS L., CLARKE G., COATES D., SHERWIN W., 1997. *Genetic indicators for state of the environment reporting, Australia: State of the Environment Technical Paper Series (Environmental indicators)*. Canberra, Australia: Department of the Environment, Sport and Territories.
- BUCHERT G.P., RAJORA O.P., HOOD J.V., DANCİK B.P., 1997. Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine in Ontario, Canada. *Conserv Biol*, 11, pp. 747-758.
- BURCZYK J., ADAMS W.T., MORAN G.F., GRIFFINS A.R., 2002. Complex patterns of mating revealed in a Eucalyptus regnans seed orchard using allozyme markers and the neighbourhood model. *Mol Ecol*, 11, pp. 2379-2391.
- BURCZYK J., ADAMS W.T., BIRKES D.S., CHYBICKI I.J., 2006. Using genetic markers to directly estimate gene flow and reproductive success parameters in plants on the basis of naturally regenerated seedlings. *Genetics*, 173, pp. 363-372.
- BURKE K.L., 2011. The effects of logging and disease on American chestnut. *For Ecol Manag*, 261, pp. 1027-1033.
- CARIVEAU D., REBECCA E.I., BRODY A.K., GARCIA-MAYEYA L.S., OHE A., 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos*, 104, pp. 15-26.
- CARTER A.J.R., HERMISSON J., HANSEN T.F., 2005. The role of epistatic gene interactions in the response to selection and the evolution of evolvability. *Theor Popul Biol*, 68, pp. 179-196.
- CHARMANTIER A., GARANT D., 2005. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *P Roy Soc B - Biol Sci*, 272, pp. 1415-1425.
- CHEVIN L.-M., COLLINS S., LEFÈVRE F., 2012. Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Funct Ecol*. doi: 10.1111/j.1365-2435.2012.02043.x
- CHEVIN L.-M., LANDE R., 2011. Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity. *J Evolution Biol*, 24, pp. 1462-1476.
- CHEVIN L.-M., LANDE R., MACE G.M., 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8:e1000357.
- COUVET D., RONFORT J., 1994. Mutation load depending on variance in reproductive success and mating system. pp. 55-68. In: Loeschcke V., Tomiuk J., Jain S.K. (eds.). *Conservation Genetics*. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag.
- CRAWLEY M.J., 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annu Rev Entomol*, 34, pp. 531-564.
- DE LA MATA R., VOLTAS J., ZAS R., 2012. Phenotypic plasticity and climatic adaptation in an Atlantic maritime pine breeding population. *Ann For Sci*, 69, pp. 477-487.
- DOUNAVI K.D., STEINER W., MAURER W.D., 2002. Effects of different silvicultural treatments on the genetic structure of European beech populations (*Fagus sylvatica* L.). pp. 81-90. In: von Gadow K., Nagel J., Saborowski J. (eds). *Continuous Cover Forestry*. Dordrecht : Springer (Managing Forest Ecosystems, vol. 4).
- DURAND-GILLMANN M., CAILLERET M., BOIVIN T., NAGELEISEN L.-M., DAVI H., 2014. Individual vulnerability of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (*Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae*) during a decline process. *Ann For Sci*, 71, pp. 659-673.
- ECKERT A.J., BOWER A.D., GONZALEZ-MARTINEZ S.C., WEGRZYN J., COOP G., NEALE D.B., 2010. Back to nature: ecological genomics of loblolly pine (*Pinus taeda*, Pinaceae). *Mol Ecol*, 19, pp. 3789-3805.
- EL-KASSABY Y.A., BENOWICZ A., 2000. Effects of commercial thinning on genetic, plant species and structural diversity in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands. *Forest Genetics*, 7, pp. 193-203.
- ENDLER J.A., 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton : Princeton University Press. 354 p. (Monographs in Population Biology 21).
- FALCONER D.S., 1960. *Introduction to quantitative genetics*. Edinburgh and London: Oliver and Boyd. 365 p.
- FALLOUR-RUBIO D., GUIBAL F., KLEIN E.K., BARITEAU M., LEFÈVRE F., 2009. Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *J Evolution Biol*, 22, pp. 553-563.

- FENNER M., CRESSWELL J.E., HURLEY R.A., BALDWIN T., 2002. Relationship between capitulum size and predispersal seed predation by insect larvae in common *Asteraceae*. *Oecologia*, 130, pp. 72-77.
- FERNANDEZ-M J.F., SORK V.L., 2005. Mating patterns of a subdivided population of the Andean oak (*Quercus humboldtii* Bonpl., *Fagaceae*). *J Hered*, 96, pp. 635-643.
- FORKNER R.E., MARQUIS R.J., LILL J.T., 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecol Entomol*, 29, pp. 174-187.
- FORRESTER D.I., COLLOPY J.J., BEADLE CHRISTOPHER L., WARREN C.R., BAKER T.G., 2012. Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on transpiration, photosynthesis and water-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *For Ecol Manag*, 266, pp. 286-300.
- FUTUYMA D.J., 2010. Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution*, 64, pp. 1865-1884.
- GARCÍA C., ARROYO J.M., GODOY J.A., JORDANO P., 2005. Mating patterns, pollen dispersal, and the ecological maternal neighbourhood in a *Prunus mahaleb* L. population. *Mol Ecol*, 14, pp. 1821-1830.
- GARCÍA C., JORDANO P., ARROYO J.M., GODOY J.A., 2009. Maternal genetic correlations in the seed rain: effects of frugivore activity in heterogeneous landscapes. *J Ecol*, 97, pp. 1424-1435.
- GILPIN M.E., SOULÉ M.E., 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. pp. 19-34. In: Soulé M.E. (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 584 p.
- GINGERICH P.D., 2009. Rates of Evolution. *Annu Rev Ecol Evol*, 40, pp. 657-675.
- GOMULKIEWICZ R., HOLT R.D., 1995. When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution*, 49, pp. 201-207.
- GOODELL K., ELAM D.E., NASON J.D., ELLSTRAND N.C., 1997. Gene flow among small populations of a self-incompatible plant: an interaction between demography and genetics. *Am J Bot*, 84, pp. 1362-1371.
- GRIVET D., SEBASTIANI F., ALÍA R., BATAILLON T., TORRE S., ZABAL-AGUIRRE M., VENDRAMIN G.G., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., 2011. Molecular footprints of local adaptation in two Mediterranean conifers. *Mol Biol Evol*, 28, pp. 101-116.
- GWAZE D.P., BRIDGEWATER F.E., BYRAM T.D., WOOLLIAMS J.A., WILLIAMS C.G., 2000. Predicting age-age correlations in tree-breeding programs: a case study in *Pinus taeda* L. *Theor Appl Genet*, 100, pp. 199-206.
- HANNRUP B., EKBERG, 1998. Age-age correlations for tracheid length and wood density in *Pinus sylvestris*. *Can J For Res*, 28, pp. 1373-1379.
- HANSEN M.M., OLIVIERI I., WALLER D.M., NIELSEN E.E., and the GeM Working Group, 2012. Monitoring adaptive genetic responses to environmental change. *Mol Ecol*, 21, pp. 1311-1329.
- HARDY O., GONZALES-MARTINEZ S.C., COLAS B., FRÉVILLE H., MIGNOT A., OLIVIERI I., 2004. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (*Asteraceae*). II. Correlated paternity within and among sibships. *Genetics*, 168, pp. 1601-1614.
- HOFFMANN A.A., SGRÒ C.M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, pp. 479-485.
- HOLLIDAY J.A., RITLAND K., AITKEN S.N., 2010. Widespread, ecologically relevant genetic markers developed from association mapping of climate-related traits in Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *New Phytol*, 188, pp. 501-514.
- HORVITZ C.C., SCHEMSKE D.W., 2002. Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *J Ecol*, 90, pp. 279-290.
- HULME P.E., 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspect Plant Ecol*, 1, pp. 32-46.
- HUSSENDÖRFER E., KONNERT M., 2000. Impact of forest management on genetic variation of Silver fir and European beech populations. *For Landsc Res*, 75, pp. 187-204.
- IPCC, 2007. *Climate Change 2007: AR4 Synthesis Report*. An Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change, adopted at IPCC Plenary XXVII, Valencia, Spain, 12-17/11/2007.
- JACTEL H., PETIT R.J., DESPREZ-LOUSTAU M.-L., DELZON S., PIOUS D., BATTISTI A., KORICHEVA J., 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biol*, 195, pp. 267-276.
- JANZEN D.H., 1971. Seed predation by animals. *Annu Rev Ecol*, 2, pp. 465-492.
- KIRCHER M., KELSO J., 2010. High-throughput DNA sequencing? concepts and limitations. *BioEssays*, 32, pp. 524-536.
- KLEIN E.K., CARPENTIER F.H., ODDOU-MURATORIO S., 2011. Estimating the variance of male fecundity from genotypes of progeny arrays: evaluation of the Bayesian forward approach. *Methods Ecol Evol*, 2, pp. 349-361.
- KLEIN E.K., LAVIGNE C., GOUYON Ph., 2006. Mixing of propagules from discrete sources at long distance: comparing a dispersal tail to an exponential. *BMC Ecology*, 6:3.

- KOLB A., EHRLÉN J., ERIKSSON O., 2007. Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspect Plant Ecol*, 9, pp. 79-100.
- KONNERT M., HUSSENDÖRFER E., 2001. Genetic variation of silver fir (*Abies alba*) in unevenaged forests (Plenter forest) in comparison with evenaged forests (Altersklassenwald). *Forest Sci*, 70, pp. 307-320.
- KOSKI V., SKRØPPA T., PAULE L., WOLF H., TUROK J., 1997. *Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce* (*Picea abies* (L.) Karst.). Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute.
- KRAMER K., BUIVEVELD 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. *Ecol Model*, 216, pp. 333-353.
- KREMER A., LE CORRE V., 2012. Decoupling of differentiation between traits and their underlying genes in response to divergent selection. *Heredity*, 108, pp. 375-385.
- KREMER A., RONCE O., ROBLEDO-ARNUNCIO J.J., GUILLAUME F., BOHRER G., NATHAN R., BRIDLE J.R., GOMULKIEWICZ R., KLEIN E.K., RITLAND K., KUPARINEN A., GERBER S., SCHUELER S., 2012. Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecol Lett*, 15, pp. 378-392.
- KROUCHI F., DERRIDJ A., LEFÈVRE F., 2004. Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *For Ecol Manag*, 197, pp. 181-189.
- KUPARINEN A., SAVOLAINEN O., SCHURR F.M., 2010. Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *For Ecol Manag*, 259, pp. 1003-1008.
- LANDE R., 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *J Evolution Biol*, 22, pp. 1435-1446.
- LANDE R., ARNOLD S.J., 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37, pp. 1210-1226.
- LAUBER U., ROTACH P., HUSSENDÖRFER E., 1997. The influence of silvicultural interventions on the genetic structure of a young beech stand (*Fagus sylvatica* L.). *Schweiz Z Forstwes*, 148, pp. 847-862.
- LEFÈVRE F., 2004. Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review. *For Ecol Manag*, 197, pp. 257-271.
- LEFÈVRE F., KAJBA D., 2001. Indicators for monitoring genetic diversity. pp. 36-46. In: Lefèvre F., Barsoum N., Heinze B., Kajba D., Rotach P., de Vries S., Turok J. (eds). *In situ conservation of Populus nigra*. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute.
- LEGAY M., MORTIER F., 2005. *La Forêt face au changement climatique : adapter la gestion forestière - Prise en compte dans les documents d'orientation de la gestion forestière. Synthèse de l'atelier ONF/INRA du 20 octobre 2005*. Paris : Office national des forêts (Les Dossiers forestiers ; 16).
- LE ROUZIC A., SIEGEL P.B., CARLBORG O., 2007. Phenotypic evolution from genetic polymorphisms in a radial network architecture. *BMC Biol*, 5:50. doi:10.1186/1741-7007-5-50.
- MARON J.L., CRONE E., 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *P Roy Soc B*, 273, pp. 2575-2584.
- MARQUIS R.J., 1992. The selective impact of herbivores. pp. 301-325. In: Fritz R.S., Simms E.L. (eds). *Plant resistance to herbivores and pathogens*. Chicago : University of Chicago Press. 600 p.
- MATHESON A.C., WU H.X., SPENCER D.J., RAYMOND C.A., GRIFFIN A.R., 2002. Inbreeding in *Pinus radiata* III. The effect of inbreeding on age-age correlation and early selection efficiency. *Silvae Genet*, 51, pp. 115-122.
- MC CULLOUGH D.G., WERNER R.A., NEUMANN D., 1998. Fire and insects in northern and boreal ecosystems of North America. *Annu Rev Entomol*, 43, pp. 107-127.
- MC DONALD S.E., THOMAS B.R., CHERNIAWSKY D.M., PURDY B.G., 2001. Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management. *For Ecol Manag*, 152, pp. 45-58.
- MC INTYRE G.A., JACOBI W.R., RAMALEY A.W., 1996. Factors affecting *Cytospora* canker occurrence on aspen. *J Arboric*, 22, pp. 229-233.
- METZKER M.L., 2009. Sequencing technologies - the next generation. *Nat Rev Genet*, 11, pp. 31-46.
- MILLERON M., LOPEZ DE HEREDIA U., LORENZO Z., PEREA R., DOUNAVI A., ALONSO J., GIL L., NANOS N., 2012. Effect of canopy closure on pollen dispersal in a wind-pollinated species (*Fagus sylvatica* L.). *Plant Ecol*, 213, pp. 1715-1728.
- MIMURA M., AITKEN S.N., 2007. Adaptive gradients and isolation-by-distance with postglacial migration in *Picea sitchensis*. *Heredity*, 99, pp. 224-232.
- MISSON L., NICAULT A., GUIOT J., 2003. Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *For Ecol Manag*, 183, pp. 47-60.

- MOOSE S.P., DUDLEY J.W., ROCHEFORD T.R., 2004. Maize selection passes the century mark: a unique resource for 21st century genomics. *Trends Plant Sci*, 9, pp. 358-364.
- MOSSELER A., MAJOR J.E., RAJORA O.P., 2003. Old-growth red spruce forests as reservoirs of genetic diversity and reproductive fitness. *Theor Appl Genet*, 106, pp. 151-161.
- NAMKOONG G., BOYLE T., GREGORIUS H.R., JOLY H., SAVOLAINEN O., RATNAM W., YOUNG A., 1996. *Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: genetic criteria and indicators*. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research CIFOR. Working Paper N° 10.
- NEALE D., SAVOLAINEN O., 2004. Association genetics of complex traits in conifers. *Trends Plant Sci*, 9, pp. 325-330.
- NEBEKER T.E., HODGES J.D., BLANCHE C.A., HONEA C.R., TISDALE R.A., 1992. Variation in the constitutive defensive system of Loblolly pine in relation to bark beetle attack. *Forest Sci*, 38, pp. 457-466.
- NETHERER S., SCHOPF A., 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores—general aspects and a specific example (Pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*). *For Ecol Manag*, 259, pp. 831-838.
- NILSSON J.E., 1995. Genetic variation in the natural pollen cloud of *Pinus sylvestris*: a study based on progeny testing. *Scand J Forest Res*, 10, pp. 140-148.
- ODDOU-MURATORIO S., DEMESURE-MUSCH B., PÉLISSIER R., GOUYON Ph., 2004. Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. Crantz. *Mol Ecol*, 13, pp. 3689-3702.
- ODDOU-MURATORIO S., KLEIN E.K., AUSTERLITZ F., 2005. Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Mol Ecol*, 14, pp. 4441-4452.
- OFFEP, Rapport forestier, 2005. *Faits et chiffres sur l'état de la forêt suisse*. Berne, Suisse : Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage.
- OSÓRIO J, PEREIRA J.S., 1994. Genotypic differences in water-use efficiency and ¹³C discrimination in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol*, 14, pp. 871-882.
- OTT D.S., YANCHUK A.D., HUBER D.P.W., WALLIN K.F., 2011. Genetic variation of lodgepole pine, *Pinus contorta* var. *latifolia*, chemical and physical defenses that affect mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*, attack and tree mortality. *J Chem Ecol*, 37, pp. 1002-1012.
- PARKER T.J., CLANCY K.M., MATHIASSEN R.L., 2006. Interactions among fire, insects and pathogens in coniferous forests of the interior western United States and Canada. *Agri For Entomol*, 8, pp. 167-189.
- PEASE C.M., LANDE R., BULL J.J., 1989. A model of population growth, dispersal and evolution in a changing environment. *Ecology*, 70, pp. 1657-1664.
- PETIT R.J., HAMPE A., 2006. Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annu Rev Ecol Evol*, 37, pp. 187-214.
- PICHOT C., BASTIEN C., COURBET F., DEMESURE-MUSCH B., DREYFUS P., FADY B., FRASCARIA-LACOSTE N., GERBER S., LEFÈVRE F., MORAND-PRIEUR M.E., ODDOU 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. pp. 277-297. *In : Les Actes du BRG n° 6*. Paris : Bureau des Ressources Génétiques.
- PIGLIUCCI M., 2008. Is evolvability evolvable? *Nat Rev Genet*, 9, pp. 75-82.
- PRAT D., FAIVRE-RAMPANT P., PRADO E., 2006. *Analyse du génome et gestion des ressources génétiques forestières*. Versailles : Quæ. 484 p. (Savoir faire).
- RAJORA O.P., RAHMAN M.H., BUCHERT G.P., DANCİK B.P., 2000. Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada. *Mol Ecol*, 9, pp. 339-348.
- RAMIREZ-VALIENTE J.A., VALLADARES F., HUERTAS A.D., GRANADOS S., ARANDA I., 2011. Factors affecting cork oak growth under dry conditions: local adaptation and contrasting additive genetic variance within populations. *Tree Genet Genomes*, 7, pp. 285-295.
- RAPPAPORT N.G., MORI S., ROQUES A., 1993. Estimating effect of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) on Douglas-fir seed production: the new paradigm. *J Econ Entomol*, 86, pp. 845-849.
- REHFELDT G.E., WYKOFF W.R., YING C.C., 2001. Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on. *Climatic Change*, 50, pp. 355-376.
- RESTOUX G., SILVA E.D., SAGNARD F., TORRE F., KLEIN E., FADY B., 2008. Life at the margin: the mating system of Mediterranean conifers. *Web Ecology*, 8, pp. 94-102.
- RITLAND K., 1996. A marker-based method for inferences about quantitative inheritance in natural population. *Evolution*, 50, pp. 1062-1073.

- ROBLEDO-ARNUNCIO J.J., 2011. Wind pollination over mesoscale distances: an investigation with Scots pine. *New Phytol*, 190, pp. 222-233.
- ROBLEDO-ARNUNCIO J.J., ALÍA R., GIL L., 2004. Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Mol Ecol*, 13, pp. 2567-2577.
- ROCKMAN M.V., 2012. The QTN program and the alleles that matter for evolution: all that's gold does not glitter. *Evolution*, 66, pp. 1-17.
- ROQUES A., 1981. Biologie et répartition de *Megastigmus spermatrophus* Wachtl. (*Hymenoptera: Chalcidoidea Torymidae*) et des autres insectes liés aux cônes dans les peuplements forestiers et vergers à graines français de sapin de Douglas *Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco. *Acta Oecol*, 2, pp. 161-180.
- ROSE K.E., LOUDA S.M., REES M., 2005. Demographic and evolutionary impacts of native and invasive insect herbivores on *Cirsium canescens*. *Ecology*, 86, pp. 453-465.
- ROUAULT G., CANDAU J.N., LIEUTIER F., NAGELEISEN L.-M., MARTIN J.C., WARZÉE N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Ann For Sci*, 63, pp. 613-624.
- SÁENZ-ROMERO C., GUZMÁN-REYNA R., REHFELDT G., 2006. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacan, Mexico. Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *For Ecol Manag*, 229, pp. 340-350.
- SAGNARD F., ODDOU-MURATORIO S., PICHOT C., VENDRAMIN G.G., 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 Genet Genomes*, 7, pp. 37-48.
- SAVOLAINEN O., PYHÄJÄRVI T., KNÜRR T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annu Rev Ecol Evol*, 38, pp. 595-619.
- SCHLEUNING M., FARWIG N., PETERS M.K., BERGSDORF T., BLEHER B., BRANDL R., DALITZ H., FISCHER G., FREUND W., GIKUNGU M.W., HAGEN M., GARCIA F.H., KAGEZI G.H., KAIB M., KRAEMER M., LUNG T., NAUMANN C.M., SCHAAB G., TEMPLIN M., USTER D., WAGELE J.W., BOHNING-GAESE K., 2011. Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest. *PLoS ONE*, 6:e27785.
- SCHOEN D., BROWN H.D., 1991. Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating system in plants. *P Natl Acad Sci USA*, 88, pp. 4494-4497.
- SILVERTOWN J.W., 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol J Linn Soc*, 14, pp. 235-250.
- SIMARD M., ROMME W.H., GRIFFIN J.M., TURNER M.G., 2011. Do mountain pine beetle outbreaks change the probability of active crown fire in lodgepole pine forests? *Ecol Monogr*, 81, pp. 3-24.
- SKRØPPA T., TOLLEFSRUD M., SPERISEN C., JOHNSEN Ø., 2010. Rapid change in adaptive performance from one generation to the next in *Picea abies* - Central European trees in a Nordic environment. *Tree Genet Genomes*, 6, pp. 93-99.
- SMOUSE P., DRYER R.J., WESTFALL R.D., SORK V.L., 2001. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. I. Male gamete heterogeneity among females. *Evolution*, 55, pp. 260-271.
- SMOUSE P., SORK V.L., 2004. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. *For Ecol Manag*, 197, pp. 21-38.
- ST CLAIR J.B., HOWE G.T., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Global Change Biol*, 13, pp. 1441-1454.
- STRAUSS S.Y., WHITTALL J.B., 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. pp. 120-138. In: Harder L.D., Barrett S.C.H. (eds.). *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford: Oxford University Press. 384 p.
- TENE A., TOBIN B., DYCKMANS J., RAY D., BLACK K., NIEUWENHUIS M., 2011. Assessment of tree response to drought: validation of a methodology to identify and test proxies for monitoring past environmental changes in trees. *Tree Physiol*, 31, pp. 309-322.
- THIEBAUT B., COMPS B., LEROUX A., 1992. Relation hauteur-génotype dans une régénération naturelle de Hêtre (*Fagus sylvatica*) équienne et âgée de 18 ans. *Ann Sci For*, 49, pp. 321-335.
- WALSH B., BLOWS M.W., 2009. Abundant Genetic Variation + Strong Selection = Multivariate Genetic Constraints: A Geometric View of Adaptation. *Annu Rev Ecol Evol*, 40, pp. 41-59.
- WRIGHT S., 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics*, 16, pp. 97-158.
- WU H.X., POWELL M.B., YANG J.L., IVKOVIC M., MCRAE T.A., 2007. Efficiency of early selection for rotation-aged wood quality traits in radiata pine. *Ann For Sci*, 64, pp. 1-9.
- YAN H., BI H.Q., LI R., ELDRIDGE R., WU Z., LI Y., SIMPSON J., 2006. Assessing climatic suitability of *Pinus radiata* (D. Don) for summer rainfall environment of southwest China. *For Ecol Manag*, 234, pp. 199-208.

- YARNES C., BOECKLEN W.J., 2005. Abiotic factors promote plant heterogeneity and influence herbivore performance and mortality in Gambel's Oak (*Quercus gambelii*, Nutt.). *Entomol Exp Appl*, 114, pp. 87-95.
- YOUSEFPOUR R., JACOBSEN J.B., THORSEN B.J., MEILBY H., HANEWINKEL M., OEHLER K., 2012. A review of decision-making approaches to handle uncertainty and risk in adaptive forest management under climate change. *Ann For Sci*, 69, pp. 1-15.

VALORISER ET RENFORCER LES MÉCANISMES D'ÉVOLUTION GÉNÉTIQUE PAR LA SYLVICULTURE, POUR L'ADAPTATION AU CHANGEMENT CLIMATIQUE (Résumé)

L'adaptation est un enjeu majeur de la gestion forestière dans le contexte du changement climatique. La diversité génétique qui caractérise les arbres forestiers leur confère un potentiel adaptatif très important mais pas illimité. Prendre en compte les mécanismes de l'évolution dans les pratiques de gestion forestière adaptative renforcera la capacité des forêts gérées à répondre aux changements et aux aléas induits par le climat. En mettant l'accent sur le cas des forêts en régénération naturelle, nous proposons un cadre conceptuel général permettant d'intégrer la connaissance de ces mécanismes dans la prise de décision, dans une démarche de sylviculture par et pour l'évolution. Ce cadre général pourra être décliné dans des situations locales diverses et complexes en s'appuyant sur la connaissance du contexte qu'ont les gestionnaires forestiers. Nous développons une grille d'analyse simple, basée sur un petit nombre de paramètres caractérisant les mécanismes de l'évolution, pour comprendre l'impact des pratiques sylvicoles sur la dynamique de la diversité génétique et le maintien du potentiel d'évolution des populations d'arbres forestiers. Après avoir rappelé l'état des connaissances sur les mécanismes de l'évolution chez les arbres forestiers, nous examinons les effets attendus de pratiques forestières actuelles ou innovantes sur ces mécanismes. Pour illustrer la complexité des mécanismes en interaction, nous développons plus en détail les conséquences évolutives des interactions biotiques et celles d'un environnement fortement hétérogène. La sylviculture par et pour l'évolution peut contribuer à l'adaptation des forêts au changement climatique. Elle nécessite de combiner des objectifs à court et à long terme. Nous proposons des pistes de recherche et d'expérimentation pour accompagner cette démarche.

VALORISING AND REINFORCING GENETIC EVOLUTION MECHANISMS THROUGH SILVICULTURE FOR ADAPTATION TO CLIMATE CHANGE (Abstract)

Adaptation is a major stake of forest management in the climate change context. The genetic diversity of forest trees confers them a huge – yet not boundless – adaptive potential. Taking evolutionary mechanisms into account in adaptive forest management practices will reinforce the capacity of managed forests to respond to climate-induced changes and hazards. By laying the emphasis on forests under natural regeneration conditions, we propose a general conceptual framework that includes knowledge on these mechanisms in decision-making processes, in a silvicultural approach through and for evolution. This general framework will encompass diverse and complex local situations by relying on knowledge of local contexts from forest managers. We developed a simple analysis grid based on a small number of parameters characterising evolutionary mechanisms to understand the impact of silvicultural practices on the genetic diversity dynamics and the maintenance of the evolutionary potential of forest tree populations. After recalling the current state of knowledge on the evolutionary mechanisms of forest trees, we examined the expected effects of current or innovative silvicultural practices on these mechanisms. To illustrate the complexity of these interacting mechanisms, we further studied the evolutionary consequences of biotic interactions and of interactions in a highly heterogeneous environment. Silviculture through and for evolution can contribute to the adaptation of forests to climate change. This will require combining short-term and long-term objectives. We further propose lines of research and experimentation to support this approach.



Licence Creative Commons

Attribution + Pas de Modification + Pas d'Utilisation Commerciale (BY ND NC)