

Comment utiliser l'adaptation génétique des arbres dans la gestion forestière?

par Bruno FADY

Dans cet article, l'auteur nous présente les trois grandes stratégies possibles que peuvent utiliser les arbres pour faire face au changement climatique. Si la région méditerranéenne est parmi les plus impactées, c'est aussi celle qui abrite la plus grande diversité de ressources génétiques en France, fruit d'adaptations millénaires très précieuses. Les propriétaires et gestionnaires forestiers ont un rôle important à jouer dans ce cadre : par leurs actions d'expérimentation, ils peuvent en effet contribuer à une meilleure connaissance de l'adaptation des arbres au changement climatique.

Les processus adaptatifs et le changement climatique

Du fait de leur longévité, les arbres forestiers ont toutes les chances d'être soumis directement aux aléas et extrêmes des changements climatiques durant leur existence et à un peu plus long terme, durant la vie de leurs descendants directs à la prochaine génération.

En Europe du sud et en région méditerranéenne française, les différents scénarios climatiques du GIEC¹ prédisent tous à divers degrés une augmentation de la sécheresse estivale et une forte incertitude sur les extrêmes de températures estivale et hivernale. Le fait que la région méditerranéenne subisse déjà et depuis longtemps une sécheresse estivale en fait un modèle pertinent pour les autres régions françaises sur le plan des relations climat – ressources génétiques.

Les arbres forestiers, comme tous les êtres vivants, disposent de trois grandes stratégies adaptatives pour faire face naturellement aux crises écologiques comme celle du changement climatique et ne pas être voués à l'extinction :

– à court terme, la plasticité phénotypique (acclimatation). Les arbres peuvent survivre et continuer à pousser et se reproduire parce qu'ils ont des exigences écologiques flexibles ;

1 - Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat.

– à moyen terme, l'adaptation au sens génétique. Différentes populations ont différentes propriétés et caractéristiques hérissables et la génération d'arbres suivante possède des caractères différents, plus efficace, après sélection naturelle, que la population parentale dont ils sont issus ;

– à moyen et long terme, la « fuite » par la migration. Les graines se dispersent au loin et germent dans des conditions plus favorables que celles dont elles sont issues et le pollen pourra féconder les fleurs femelles d'individus d'un écotpe plus résistant ou d'une espèce proche (hybridation).

Les études scientifiques de ces dernières décennies nous ont montré que les arbres forestiers sont amplement capables d'utiliser ces trois types de processus pour leur survie et leur évolution. La plasticité phénotypique et la diversité génétique se mesurent en plantation comparative (encore appelée jardin commun). Cet outil expérimental remarquable mais onéreux, complété en laboratoire par les études de génomique, permet de comparer dans un même environnement des origines géographiques et génétiques différentes et décomposer la variabilité d'un caractère d'intérêt forestier donné entre ce qui est d'origine génétique et ce qui est d'origine environnementale. Les nombreuses recherches qui dérivent de ces jardins com-

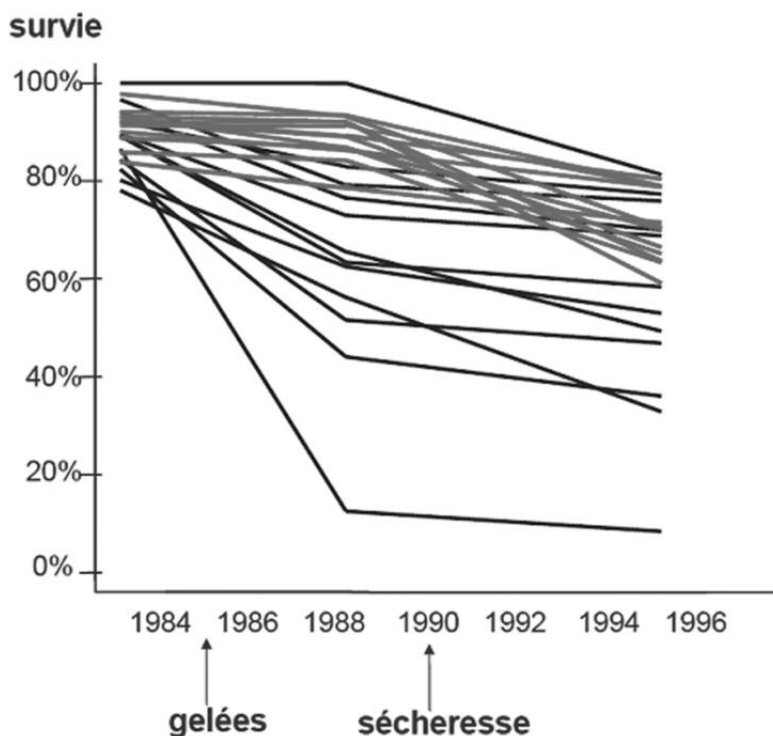
muns forestiers montrent que la diversité génétique entre origines géographiques différentes est particulièrement grande, parfois plus grande que la diversité qui peut exister entre espèces (voir le cas du pin d'Alep et du pin brutia dans la figure 1). Ceci peut être attribué à la longue histoire évolutive des arbres forestiers et à leur système de reproduction qui permet la diffusion du pollen (et des graines) souvent sur de très longues distances.

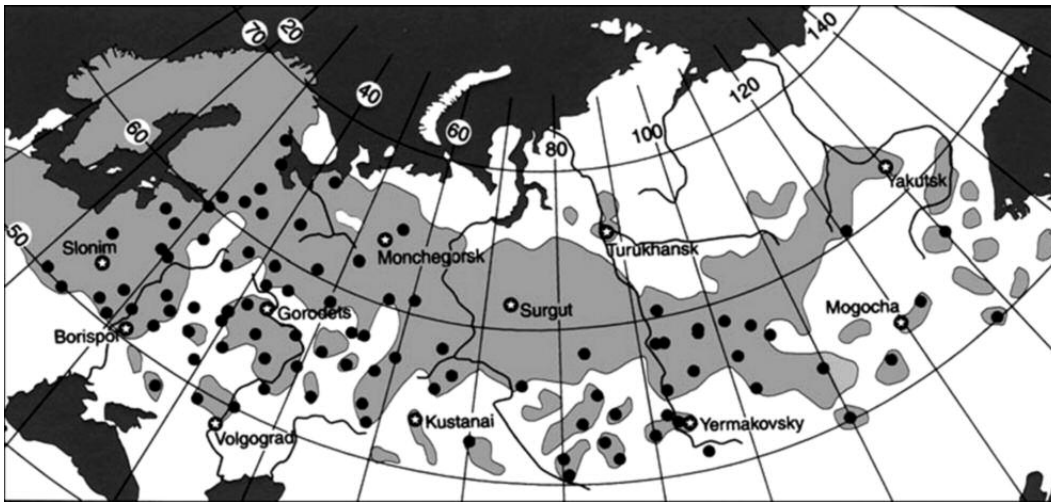
Le cas de l'introduction du cèdre en France au XIX^e siècle nous montre aussi que l'adaptation à de nouvelles conditions peut s'opérer sur des pas de temps relativement courts. En trois générations, les descendants des cèdres introduits depuis les massifs forestiers algériens ont évolué dans leur nouveau milieu en France sous les effets combinés de la sélection naturelle et de mélanges de gènes, à tel point que la croissance en hauteur et la résistance à la sécheresse des graines issues des peuplements classés français est bien meilleure que celles de leurs ancêtres (FALLOUR-RUBIO *et al.* 2009). Les matériels forestiers de reproduction de cèdre recommandés en France pour le reboisement sont donc issus de ce processus d'adaptation génétique relativement rapide.

Enfin, l'étude des pollens fossiles montre que les arbres ont rapidement recolonisé l'Europe à la fin de la dernière ère glaciaire à une vitesse pouvant aller jusqu'à 4 à 500 m par an au cours des derniers 12 000 ans.

Fig. 1 (ci-dessous) :
Amplitude de la diversité génétique de la survie après deux événements climatiques extrêmes chez différentes provenances de pin d'Alep (traits gris foncés) et de pin brutia (traits gris clair) en plantation comparative à Vitrolles.
Source : C. Pichot, communication personnelle.

Photo 1 (en bas, à droite) :
Pin d'Alep.
© Arnaud Jouineau, INRA.





Le temps est compté pour l'adaptation

Les arbres forestiers peuvent donc rapidement s'acclimater, s'adapter et migrer..., mais dans certaines limites ! Les dépérissements du sapin pectiné (*Abies alba* Mill) dans le Ventoux et les Alpes-Maritimes après la canicule de 2003, par exemple, montrent clairement que les génotypes autochtones présentent des limites marquées en terme de plasticité phénotypique. La migration pourrait compenser le fait que les origines locales ne sont pas les plus appropriées quand le climat change, mais là encore, la rapidité du changement pourrait compromettre ce processus naturel.

Un des plus jolis exemples montrant les limites des processus de plasticité phénotypique et d'adaptation génétique dans le contexte du changement climatique provient de l'étude de REHFELDT *et al.* (2002) sur une très grande série de jardins communs de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) en Russie (Cf. Fig. 2 et photo 2).

REHFELDT *et al.* (2002) ont calculé que les populations des marges sud en Russie occupent des habitats situés à plus de 1000 km de leur optimum de 2090 (en prenant la simulation de changement climatique pessimiste HadCM3GGa1 comme référence, qui correspond à un accroissement du CO₂ atmosphérique similaire à celui de la période 1860-1990). Ce qui signifie que ces populations mettront plus de 2000 ans pour migrer et atteindre le climat qui leur sera favorable en 2090 (sur la base de calcul des migrations post glaciaires) ou plus de 12 générations (> 600 ans) pour s'adapter au climat de 2090 !!

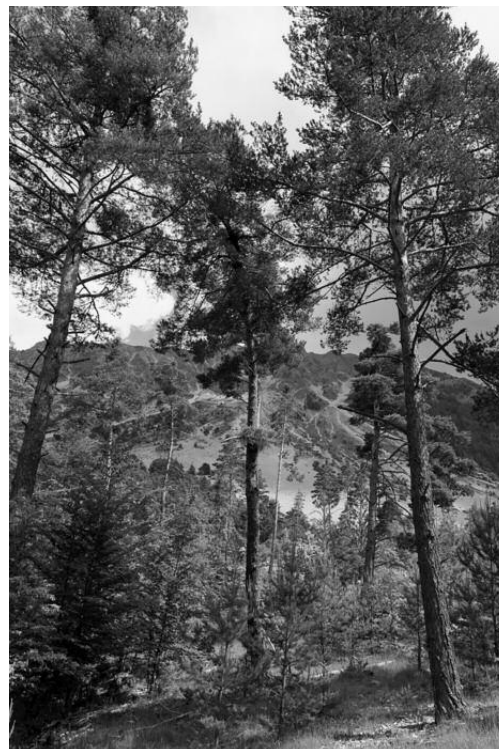
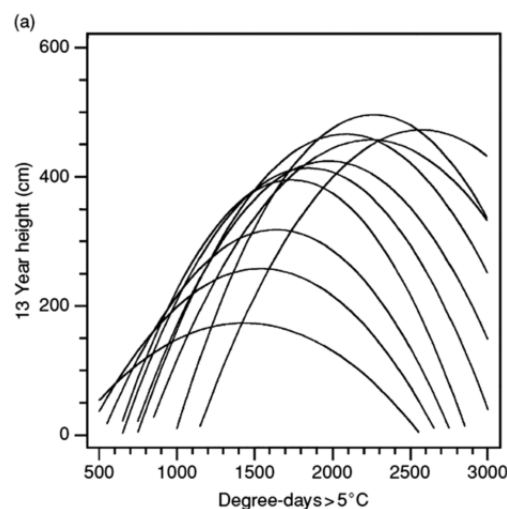


Fig. 2 (ci-contre) :

Localisation des provenances (points noirs) et des tests de provenance (étoiles blanches dans les ronds noirs) de pin sylvestre en Russie qui ont servi à calculer la réponse des provenances en terme de croissance (axe des y du graphique ci-dessous, hauteur à 13 ans) en fonction de la température de leur lieu de plantation (axe des x, nombre de degrés jours supérieurs à 5°C), d'après Rehfeldt *et al.* (2002). Aucune provenance n'est invariante en fonction du lieu (preuve de l'existence d'une plasticité phénotypique au niveau provenance) et la réponse des provenances n'est pas uniforme (preuve de l'existence d'une variabilité génétique entre provenances).

Photo 2 :

Pin sylvestre.
Olivier Martineau - CRPF
PACA © CNPF.

2 - Institut national
de la recherche
agronomique - Unité
de recherche forestière
méditerranéenne.
3 - [http://www.
gentree-h2020.eu/](http://www.gentree-h2020.eu/)

Quant aux résultats obtenus par l'INRA-URFM² d'Avignon sur le cèdre (FALLOUR-RUBIO *et al.* 2009), ils montrent que les changements de caractéristiques dendrométriques se sont certes déroulés sur seulement trois générations, ce qui correspond à une période de 120 à 150 ans, et peut être incompatible avec la rapidité du changement climatique en cours dans la perspective de scénarios pessimistes.

Que faire dans ces conditions ?

Comprendre et utiliser les processus naturels d'adaptation (génétique) pour conserver et utiliser durablement les forêts représente un double enjeu, scientifique et de gestion.

La compréhension fine des processus biologiques : migration, adaptation et plasticité phénotypique (lien génotype – phénotype, comprendre les variations de l'environnement à diverses échelles...) demeure une des préoccupations majeures des laboratoires de recherche forestière et l'objet des expérimentations de terrain, des approches de génomique et de phénotypage à haut débit et d'approches de modélisation de plus en plus sophistiquées (FADY *et al.* 2016b).

Les modèles de niche par exemple, qui présentent des habitats potentiels, en maintien et en déclin pour différentes espèces forestières, doivent être améliorés. Les sorties de ces modèles sont souvent différentes parce qu'ils sont basés sur des attendus et processus différents (CHEAIB *et al.* 2012). Ce qui est scientifiquement acceptable mais rend le discours confus pour les gestionnaires forestiers et les décideurs ! De nouveaux modèles en développement, qui intègrent les processus évolutifs, démographiques et physiologiques pour prédire la distribution des populations à différentes échelles devraient donner rapidement une meilleure image de l'état potentiel des forêts au cours du XXI^e siècle (ODDOU-MURATORIO et DAVI 2014, BENITO-GARZÓN *et al.* 2011). C'est un des objectifs du projet européen H2020 GenTree que je coordonne³.

Dans ce contexte, la gestion forestière peut considérablement aider la recherche en dédiant des espaces à l'expérimentation, en partageant des données d'observation et en assurant la traçabilité des mouvements et de l'utilisation des matériels forestiers de reproduction (dont le succès ou l'échec en planta-

tion constitue une information scientifique de toute première importance).

La prise en compte des mécanismes adaptatifs (génétiques) est aussi un enjeu de gestion forestière (LEFÈVRE *et al.* 2014). La rapidité à laquelle le changement de climat est censée opérer et l'amplitude des extrêmes prévus laissent à penser que seules, la plasticité phénotypique et l'adaptation génétique pourront constituer des mécanismes naturels au cours du XXI^e siècle, alors que la migration sera plus un processus que les gestionnaires pourront mettre en œuvre sous la forme de migration assistée.

Prédire le climat local de demain demeure une difficulté majeure pour les scientifiques et donc un défi à résoudre pour les gestionnaires. Quels risques accepter aujourd'hui pour un environnement de demain que l'on ne connaît pas ? Cette question est au cœur de la gestion durable qui doit mettre en place une politique de gestion des risques et d'anticipation en adoptant une vision à court (utilisation de la plasticité phénotypique) et long terme (adaptation génétique et migration). Une des réponses à cette question peut être de choisir de préserver la diversité tout en favorisant l'adaptation, de favoriser la résilience et résistance des forêts au changement climatique (LEFÈVRE 2012). Ce qui représente en soi un changement de paradigme peut être plus facile à accepter pour les gestionnaires forestiers méditerranéens que ceux des autres régions françaises. Laisser place à la sélection naturelle tout en favorisant le brassage génétique (flux de gènes naturels ou assistés) par une sylviculture variée est une piste à ne pas négliger (CRGF 2008).

Prendre en compte les changements climatiques dans la gestion des forêts reste cependant un enjeu majeur dans le sud de la France. C'est en région méditerranéenne que se trouve sans doute de très nombreuses ressources génétiques forestières « marginales » pour le reste de la France et de l'Europe, mais qui contiennent des adaptations millénaires précieuses (FADY *et al.* 2016a). Ces ressources génétiques forestières méditerranéennes sont menacées et doivent être protégées pour pouvoir être utilisées durablement en reboisement, dans les programmes d'amélioration ou dans le cadre de la gestion courante. Le suivi dans le temps de l'évolution des populations marginales constitue un test des effets de la sélection naturelle dans des conditions « extrêmes ».

Les propriétaires et gestionnaires forestiers méditerranéens peuvent donc significativement contribuer au test de l'adaptation des différentes variétés et provenances d'arbres forestiers qui existent en communiquant sur leur propre expérience et en assumant le fait qu'ils sont souvent eux-mêmes des expérimentateurs.

B.F.

Références bibliographiques

Benito-Garzon M., Alia R., Robson T.M., Zavala M.A., 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20, 766-778.

Cheab A., Badeau V., Boe J., Chuine I., Delire C., Dufrêne E., 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* 15, 533-544

CRGF, Commission Nationale des Ressources Génétiques Forestières, 2008. Préserver et utiliser la diversité des ressources génétiques forestières pour renforcer la capacité d'adaptation des forêts au changement climatique. Ministère en charge des forêts, Paris, France. <http://agriculture.gouv.fr/telecharger/81018?token=b76137eb078b0386e8b7ac881789130a>

Fady B., Aravanopoulos F.A., Alizoti P., Mátyás C., von Wühlisch G., Westergren M., Belletti P.,

Cvijetkovic B., Ducci F., Huber G., Kelleher C.T., Khaldi A., Bou Dagher Kharrat M., Kraigher H., Kramer K., Mühlethaler U., Peric S., Perry A., Rousi M., Sbay H., Stojnic S., Tijardovic M., Tsvetkov I., Varela M.C., Vendramin G.G., Zlatanov T., 2016a. Evolution-based approach needed for the conservation and silviculture of peripheral forest tree populations. *Forest Ecology & Management* 375, 66-75.

Fady B., Cottrell J., Ackzell L., Alia R., Muys B., Prada A., González-Martínez S.C., 2016b. Forests and global change: what can genetics contribute to the major forest management and policy challenges of the twenty-first century? *Regional Environmental Change* 16(4), 927-939.

Fallour-Rubio D., Guibal F., Klein E.K., Bariteau M., Lefèvre F., 2009. Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 553-563.

Lefèvre F., 2012. Les ressources génétiques, un réservoir pour les services de production et une dynamique pour la gestion des incertitudes. *Revue Forestière Française*, LXIV, 235-242.

Lefèvre F., Boivin T., Bontemps A., Courbet F., Davi H., Durand-Gillmann M., Fady B., Gauzere J., Gidoïn C., Karam M.J., Lalagüe H., Oddou-Muratorio S., Pichot S., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71, 723-739.

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

Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Parfenova Y.I., Wykoff W.R., Kuzmina N.A., Milyutin L.I., 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology* 8:912-929.

Bruno FADY
INRA, UR629
Ecologie des Forêts
Méditerranéennes
(URFM)
Site Agroparc
84914 Avignon
Correspondance :
bruno.fady@inra.fr

Résumé

Les arbres forestiers, comme tous les êtres vivants, disposent de trois grandes stratégies pour faire face aux crises écologiques comme celle du changement climatique et ne pas disparaître localement ou globalement : la plasticité phénotypique (l'acclimatation), l'adaptation au sens génétique du terme et la migration. Les résultats scientifiques de ces dernières décennies ont bien montré l'importance de ces processus. La question qui se pose actuellement aux scientifiques est de décrire et modéliser conjointement ces processus et la rapidité de leur mise en place. Ces avancées bénéficieront aux gestionnaires en ce début de XXI^e siècle qui doivent décider quels risques accepter aujourd'hui pour un environnement climatique de demain qui reste largement inconnu à l'échelle de la parcelle ou du massif forestier.

Summary

How can the genetic adaptation of tree species be used in forestry management?

Forest trees, like all living things when faced with ecological crises such as climate change, have recourse to three overall strategies to avoid disappearing locally or worldwide: phenotypic variation (acclimatization), adaptability (in the genetic sense of the word) and migration. Scientific evidence acquired over recent decades has highlighted the importance of these processes. The challenge presently confronting scientists is how to describe and then model the processes involved, merge them jointly into an integrated whole and ensure their rapid implementation. Advances in this respect will benefit forestry managers: as the 21st century gets under way, they have to decide today what risks are acceptable given the climatic environment of tomorrow which as yet, at both forest plot and entire massif scales, remains largely unknown.