Forêts et changements climatiques

Éléments pour des stratégies d'adaptation

Rédaction
Andrea R. Pluess
Sabine Augustin
Peter Brang

Exemple de référence
Gugerli, F.; Frank, A.; Rellstab, C.; Pluess, A.R.; Moser, B.; Arend, M.; Sperisen, C.; Wohlgemuth, T.; Heiri, C., 2016. Variation génétique et adaptation locale des essences forestières sous le signe des changements climatiques. Dans: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Réd.), Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 97–117.

Haupt

3.2 Variation génétique et adaptation locale des essences forestières sous le signe des changements climatiques

Felix Gugerli[1], Aline Frank[1], Christian Rellstab[1], Andrea R. Pluess[1,2], Barbara Moser[1], Matthias Arend[1], Christoph Sperisen[1], Thomas Wohlgemuth[1] et Caroline Heiri[1]

[1] Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf
[2] Eidg. Technische Hochschule ETH Zürich, Zurich

Correspondance : felix.gugerli@wsl.ch

L'adaptation aux conditions environnementales locales est influencée par différents processus, parmi lesquels l'action de la sélection naturelle sur la variation génétique existante joue un rôle important. Des approches de génétique quantitative et de génétique moléculaire montrent quels facteurs environnementaux exercent une action sélective et sur quels caractères ou sur quels gènes. Ce chapitre présente l'adaptation d'essences majeures de Suisse aux conditions stationnelles actuelles et passées, comme le climat, la topographie et les caractéristiques du sol, et évalue leur potentiel d'adaptation aux nouvelles conditions climatiques. Des études de génétique écologique portant sur l'épicéa, le sapin, le hêtre et le pin sylvestre montrent que les provenances sont plus ou moins distinctes selon les essences et sont influencées par divers facteurs climatiques. Au niveau moléculaire, une variation ayant un lien avec plusieurs facteurs environnementaux a été trouvée dans des gènes sélectionnés de trois espèces de chêne et de hêtre. Les deux approches méthodologiques montrent que les provenances suisses des essences forestières étudiées présentent une forte variation génétique, qui sert de base à l'adaptation aux conditions environnementales changeantes. Les approches de génétique moléculaire expliquent en outre qu'un important flux de gènes contribue à la dispersion (par le pollen et les semences) de génotypes favorables. Le lien entre la variation génétique et la variation environnementale permet par exemple d'estimer que le chêne pédonculé semble mieux « armé » pour faire face à la hausse de la température que le chêne sessile ou le chêne pubescent. Toutefois, comme c'est un grand nombre de facteurs et de processus qui ont un effet sur l'adaptation locale, ce genre d'estimation reste entaché de beaucoup d'incertitudes. Il est donc recommandé de choisir les stratégies sylvicoles qui sont propices aux processus naturels, de façon à conserver la diversité génétique et à favoriser le flux de gènes. L'adaptation locale reste ainsi possible de sorte que les peuplements actuels et leurs fonctions sont préservés.

< Plant de sapin de trois ans dans un dispositif expérimental de génétique quantitative. Photo : A. Frank.

Adaptation locale

Processus génétiques

Les organismes sont en échange constant avec leur environnement. Comme celui-ci se modifie avec le temps, l'adaptation aux nouvelles conditions est indispensable. Cette adaptation implique différents mécanismes qui sont déterminants pour les individus et les populations tout comme, en fin de compte, pour l'ensemble de l'espèce : la plasticité phénotypique, la sélection naturelle, mais aussi le flux de gènes, la migration et la dérive génétique. Ces processus influencent la diversité génétique d'une population et mènent dans certaines conditions à une adaptation locale (fig. 3.2.1).

Au niveau de l'individu, la plasticité phénotypique joue un rôle important : elle permet en particulier aux organismes longévifs comme les arbres de réagir aux changements environnementaux journaliers, saisonniers, annuels et souvent pluriséculaires. Même si l'ampleur de la capacité de réaction plastique est en partie génétiquement déterminée, cette forme d'adaptation se fait sans modification génétique. Au niveau d'une population, par contre, l'existence d'une variation génétique est une condition essentielle pour que la sélection puisse mener à une adaptation locale. La partie du patrimoine génétique soumise à la sélection est qualifiée de variation génétique adaptative (c.-à-d. pertinente en vue de l'adaptation). Dans des environnements différents, plusieurs variantes d'un gène (allèles) sont un avantage, car des populations ont ainsi différentes fréquences de ces allèles selon les conditions environnementales. Prenons à titre d'exemple un gène A, qui réagit au stress hydrique et qui possède les deux allèles S (sec) et H (humide). Les individus avec l'allèle S résistent mieux à la sécheresse que les individus avec l'allèle H. Par conséquent, les populations des stations sèches possèdent plus d'individus avec l'allèle S et celles des stations humides plus d'individus avec l'allèle H. Si une station devient plus sèche avec le temps, on peut s'attendre à ce que le nombre d'individus portant l'allèle S augmente, puisque qu'ils présentent une fitness plus élevée (c.-à-d. une valeur sélective ou une capacité de survie et de reproduction) que ceux qui portent l'allèle H. La population s'adapte donc par sélection aux nouvelles conditions environnementales. La plupart du temps, la sélection agit durant les toutes premières phases de la vie, alors que la

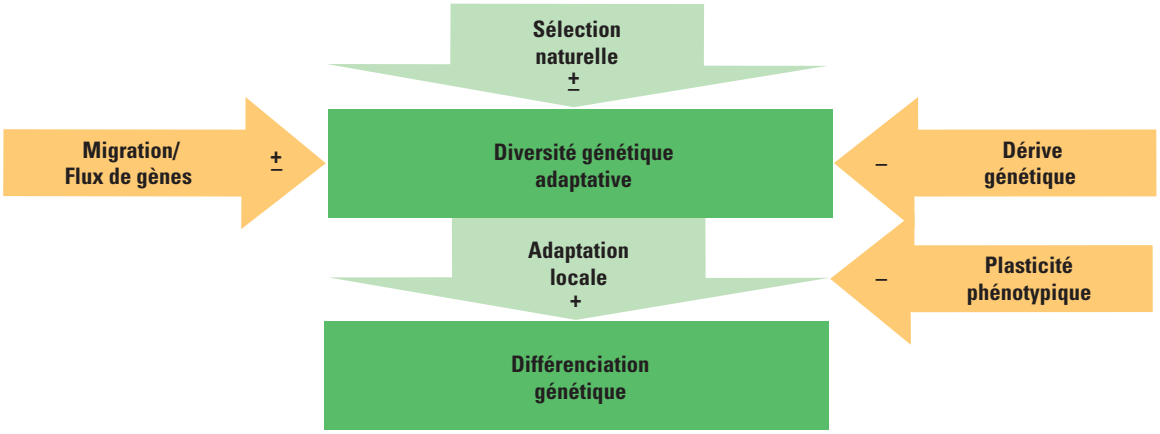


Figure 3.2.1. Représentation schématique simplifiée des processus (symbolisés par les flèches) qui agissent sur la diversité et la différenciation génétiques dans le contexte de l'adaptation locale (+ indique une influence favorable, – indique un effet inhibiteur). Cf. encadré 3.2.2.

plasticité phénotypique joue un rôle plus important chez l'adulte. La marge d'adaptation locale est cependant donnée à l'avance par la variation génétique existante *(standing genetic variation)*. Le potentiel d'adaptation augmente quand un nouvel allèle apparaît par mutation dans une population et donne aux individus une fitness plus élevée dans les (nouvelles) conditions environnementales que les allèles existant jusqu'ici. Les mutations sont cependant rares et ne devraient donc guère avoir d'effet sur l'adaptation aux changements rapides que connaît le climat ; de plus, très peu d'entre elles ont un effet positif sur la fitness. Il faut en outre le plus souvent plusieurs générations pour qu'une nouvelle mutation favorable puisse s'imposer. Enfin, l'interaction souvent complexe des gènes rend difficile l'établissement à court terme d'une mutation. Il est donc plus probable que les « nouveaux » allèles arrivent sur une station où ils sont rares ou tout simplement inexistants via le flux de gènes (dans le cas de plantes : par dispersion du pollen ou des semences). Si le taux de dispersion est trop faible, des populations peuvent disparaître à l'échelle locale ou régionale lorsque les conditions stationnelles se modifient rapidement. La dispersion des semences peut cependant aussi provoquer le déplacement de l'aire de répartition d'une espèce (migration), ce qui lui permet de s'adapter aux nouvelles conditions environnementales.

Approches méthodologiques pour l'étude de l'adaptation locale

On parle d'adaptation locale lorsque les individus d'une population ont une fitness plus élevée dans des conditions environnementales locales que les individus issus d'une population vivant dans d'autres conditions environnementales (Kawecki et Ebert 2004). Pour prouver l'adaptation locale, il faut observer la fitness individuelle des organismes étudiés durant l'expérimentation en mesurant des caractères quantitatifs comme la croissance, la survie ou le succès de reproduction. La variation que peuvent présenter ces caractères phénotypiques comprend une composante plastique et une composante génétique. Lorsque les différences génétiques prédominent, on parle d'adaptation locale. Un grand nombre d'études dites de génétique quantitative menées sur des essences ont montré que les différences propres à chaque population en ce qui concerne des caractères liés à la fitness corrèlent avec des gradients environnementaux (Savolainen *et al.* 2007 ; Alberto *et al.* 2013a). Des facteurs stationnels comme la température et les précipitations ont exercé localement une pression sélective sur les populations, ce qui a entraîné leur adaptation locale. Pour simplifier, cela signifie que seuls les individus qui sont devenus des arbres adultes dans les conditions environnementales de la station ont pu transmettre leur patrimoine génétique à la génération suivante. Les facteurs environnementaux sont donc ici à l'origine de caractères adaptatifs différentes entre les populations. De nombreuses études ont déjà été réalisées sur l'adaptation locale des organismes les plus divers, dont plusieurs sur des essences d'arbres. On mentionnera en particulier les nombreux essais de provenance, qui étudient les différences quantitatives déterminées par des facteurs génétiques entre les différentes origines. Ces études ont une longue tradition aussi bien en Suisse (Nägeli 1943) que dans le monde (Langlet 1971). Dans ces expériences menées à grande échelle, des provenances issues si possible de l'ensemble de l'aire de répartition d'une essence sont plantées dans plusieurs stations puis mesurées durant plusieurs années afin de déterminer les différences entre les provenances liées à des facteurs génétiques.

En complément à l'approche de la génétique quantitative, des méthodes de génétique moléculaire permettent de chercher quelles régions du patrimoine génétique sont à la base de l'adaptation. Il existe sur ce point des approches analytiques très différentes et nous nous concentrons ici surtout sur les études d'association environnementale, qui recherchent le lien statistique entre

les gradients environnementaux et les fréquences alléliques – comme dans l'exemple du gradient de sécheresse décrit plus haut.

Les récents développements méthodologiques en génétique moléculaire ont permis d'établir les bases moléculaires (p. ex. séquences d'ADN ou d'ARN, structure du génome, sets de marqueurs moléculaires) de certaines essences pour identifier les gènes responsables d'éventuelles différences des caractères phénotypiques. On dispose ainsi de plusieurs séquences d'ADN de nombreuses essences importantes en termes économiques. Depuis la première publication par TUSKAN *et al.* (2006) du patrimoine génétique complet d'une essence, le peuplier de l'Ouest *(Populus trichocarpa),* d'autres génomes entiers ont été déchiffrés, comme celui de l'épicéa (*Picea abies;* NYSTEDT *et al.* 2013) et du chêne pédonculé (*Quercus robur;* PLOMION *et al.* 2016). Comme les études d'association environnementale consistent bel et bien à chercher une aiguille dans une botte de foin en raison des très nombreux gènes et des innombrables facteurs environnementaux, on recourt à certaines stratégies pour augmenter les chances de succès de la recherche. Il est par exemple possible de se concentrer sur des gènes déjà bien étudiés dont on connaît la fonction biologique et l'effet, comme nous le montrerons ci-après avec l'exemple du chêne (*Quercus* spp.) et du hêtre *(Fagus sylvatica).*

Questions clés sur la diversité génétique des arbres

Quelle que soit l'approche méthodologique, les questions clés restent les mêmes : quelle est l'ampleur de la diversité génétique d'une essence et comment se répartit-elle à l'intérieur des provenances et entre elles ? Quel rapport existe-t-il entre les caractères phénotypiques, les gènes et les facteurs environnementaux impliqués dans l'adaptation locale ? Quelles provenances sont adaptées aux conditions environnementales actuelles ? À ces questions viennent s'en ajouter de nouvelles, soulevées par la rapidité des changements climatiques : où se trouveront à l'avenir les habitats appropriés d'une essence (cf. chap. 3.7, ZIMMERMANN *et al.* 2016) et celle-ci réussira-t-elle à les coloniser ? Le présent chapitre tente d'apporter des éléments de réponse, en particulier à la question de l'adaptation des arbres à un climat plus chaud et plus sec – tout en sachant que la pérennité des provenances actuelles dépendra de l'interaction entre la variation génétique et les innombrables facteurs abiotiques (p. ex. climat, sol, topographie, mais aussi événements météorologiques extrêmes) et biotiques (p. ex. infestations d'insectes ou de champignons).

Variation quantitative liée à des facteurs génétiques et adaptation locale

Les études de génétique quantitative (cf. encadré 3.2.1) montrent que les caractères phénotypiques varient à l'intérieur des essences sous l'influence de facteurs génétiques, ce qui s'exprime par des propriétés morphologiques et physiologiques différentes (NAMKOONG 1979). La majeure partie de la variation totale consiste en différences entre les individus d'une provenance ; il existe cependant aussi des parts importantes de variations phénotypiques entre les provenances, en particulier pour l'accroissement et la phénologie (exemple fig. 3.2.3) ainsi que pour la résistance au gel (aperçu dans HOWE *et al.* 2003 ; ALBERTO *et al.* 2013 a). Un grand nombre d'études de génétique écologique ont trouvé des corrélations entre la variation phénotypique et des gradients environnementaux comme l'altitude (exemples fig. 3.2.4) ou la latitude géographique (SAVOLAINEN *et al.* 2007 ; ALBERTO *et al.* 2013 a). Ces liens montrent que des processus de différenciation ont dû avoir lieu dans le passé.

La plupart des études de génétique écologique ont été réalisées avec des essences et des provenances venant de latitudes tempérées d'Europe et

Encadré 3.2.1. Approches expérimentales servant à déterminer la différenciation en génétique quantitative

Le phénotype des organismes vivants résulte de l'action combinée de leur génotype et de l'environnement local (Kawecki et Ebert 2004). Les méthodes de la génétique quantitative permettent d'observer la variation génétique des caractères phénotypiques sans connaître les gènes qui en sont responsables. En observant le phénotype d'un grand nombre d'individus issus de populations provenant de différentes stations et placés dans des conditions environnementales uniformes, p. ex. des serres ou des pépinières expérimentales (fig. 3.2.2), on peut déterminer la part de la variation induite par des facteurs génétiques.

En science forestière, les expériences de génétique quantitative se basent le plus souvent sur des essais de provenance (on parle aussi de tests de provenance). Ces essais se sont avérés efficaces pour étudier différents caractères comme la qualité du tronc, l'accroissement ou la résistance aux maladies ou aux organismes nuisibles. En raison des changements climatiques, on s'est davantage intéressé ces dernières années aux caractères qui jouent un rôle important pour la capacité adaptative de l'arbre comme la phénologie ou la réponse à la sécheresse ou au gel.

La génétique écologique va plus loin et relie la variation génétique observée et l'environnement. L'adaptation locale peut être directement étudiée lorsque des individus de populations vivant dans des conditions environnementales différentes sont plantés dans différentes stations (idéalement on procède à ce qu'on appelle une expérience réciproque, c'est-à-dire que l'on étudie les individus de toutes les provenances dans toutes leurs stations d'origine) (Kawecki et Ebert 2004 ; Savolainen *et al.* 2007) : sont alors considérées comme localement adaptées les populations qui présentent la meilleure fitness relative sur leur station d'origine, p. ex. le plus fort accroissement en hauteur. Le même type de dispositif permet aussi d'obtenir des informations sur la plasticité phénotypique (Alberto *et al.* 2013 a). Par contre, si l'on veut décrire aussi précisément que possible la structure génétique d'une essence à l'aide de méthodes quantitatives et que l'on souhaite en premier lieu identifier les caractères adaptatifs et les facteurs environnementaux qui ont une action sélective, on étudie les descendants de plusieurs populations différentes dans une ou plusieurs pépinières expérimentales (p. ex. St Clair *et al.* 2005 ; Vitasse *et al.* 2009 ; Frank *et al.* en prép. b). Cette deuxième approche de génétique écologique permet d'indiquer l'adaptation locale au moyen de corrélations caractère–environnement, mais elle ne peut pas la prouver. Grâce au nombre élevé de populations étudiées, cette approche permet cependant de faire une prévision de la caractérisation optimale pour le site dans des conditions climatiques futures et d'estimer ainsi le potentiel d'adaptation (St Clair et Howe 2007).

Pour les études de génétique quantitative, on utilise les descendants de populations autochtones, dont les phénotypes sont observés soit dans le cadre d'essais in situ à long terme, soit sur des semis lors d'essais de courte durée. Pour des raisons pratiques, la plupart des expériences portant sur les arbres forestiers sont effectuées avec des semis ou des jeunes plants ; cela permet en effet d'obtenir des résultats en quelques années, nécessite peu de place et coûte moins que de procéder à des essais avec des arbres adultes. Les expériences avec des jeunes arbres présentent en outre un grand intérêt du point de vue écologique, puisque les premiers stades de développement sont soumis à une pression sélective très élevée dans la nature.

Figure 3.2.2. Pépinière expérimentale pour les études de génétique écologique. Chacun des 16 blocs contient 77 à 92 provenances d'épicéa, de sapin et de hêtre (Frank *et al.,* en prép. a, b).

d'Amérique du Nord (AITKEN 2004). Pour les provenances suisses, il n'y avait jusqu'à présent que peu d'informations sur l'ampleur de leur variation adaptative et sur la mesure d'une éventuelle adaptation locale. Les travaux réalisés se limitaient à des essences très répandues comme l'épicéa et le sapin *(Abies alba)* et portaient sur une région donnée, comme le Plateau et le Jura (BOSSEL 1983; FOUVY et JEANTET 1997) ou sur des gradients altitudinaux (VITASSE *et al.* 2013), ou ne comptaient qu'un petit nombre de provenances (ENGLER 1905; HERZOG et ROTACH 1990; COMMARMOT 1997). Grâce à de nouvelles études de génétique écologique, on dispose désormais d'un tableau détaillé de la situation en Suisse pour l'épicéa, le sapin, le hêtre et le pin sylvestre *(Pinus sylvestris)* (MOSER *et al.* 2015; AREND *et al.* 2016 a; FRANK *et al.* en prép. a, b). Nous récapitulons ci-après quelques exemples d'études sur les essences typiques de Suisse et en expliquons les liens de génétique écologique.

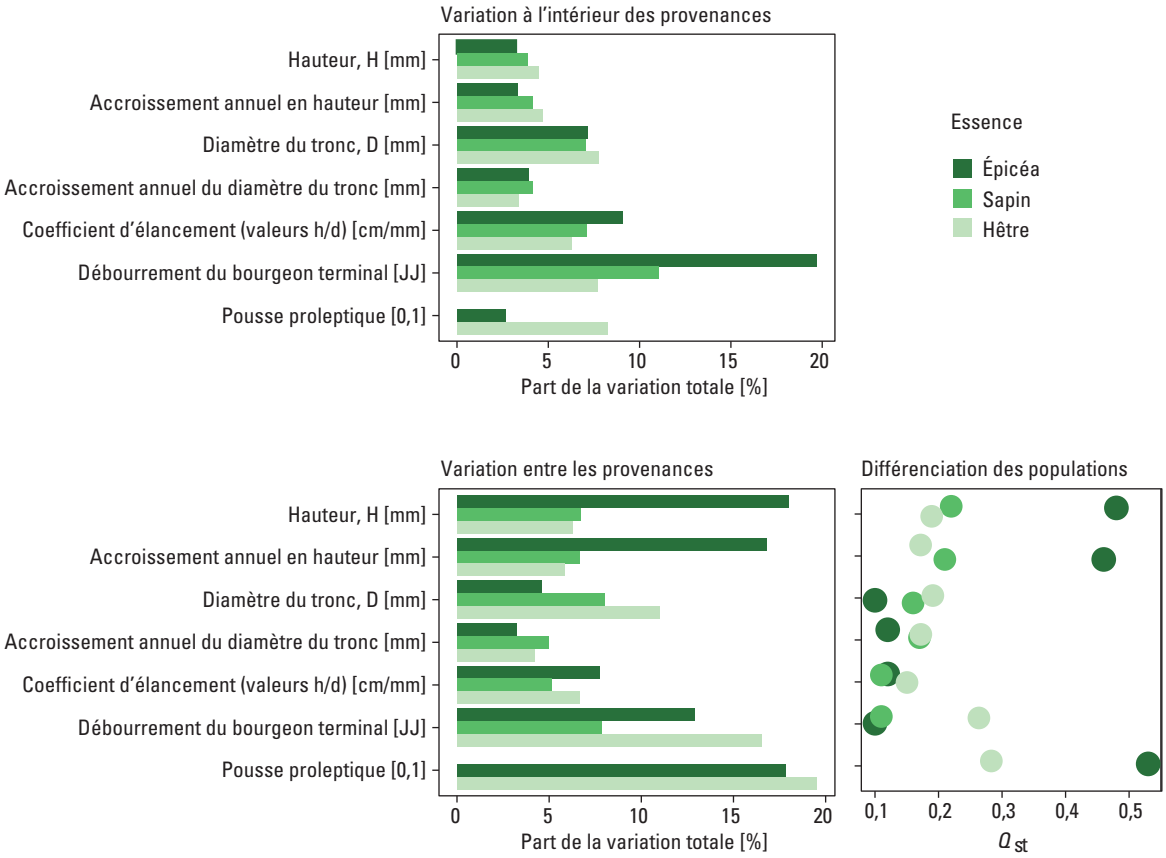


Figure 3.2.3. Variation génétique intra- et inter-provenances et différenciation quantitative des populations (Q_{st}) de 92 provenances d'épicéa, de 90 provenances de sapin et de 77 provenances de hêtre venant de l'ensemble de la Suisse. Les caractères relatifs à la croissance et les caractères phénologiques ont été observés sur les descendants âgés de quatre ans pour les épicéas et les sapins et sur les descendants âgés de trois ans pour les hêtres. Seuls les épicéas et les hêtres ont formé des pousses proleptiques; chez les sapins aucune seconde pousse n'a été observée au cours d'une saison. Modifié d'après FRANK *et al.* (en prép. a, b).

Épicéa, sapin et pin sylvestre

En transplantant des semis du Plateau suisse et des Alpes dans d'autres sites que leur emplacement d'origine dans le cadre d'une expérience réciproque (voir encadré 3.2.1), ENGLER (1905) avait déjà observé de nettes différences pour la croissance et la morphologie entre les provenances d'épicéa, qu'il a interprétées comme l'indice d'une adaptation génétique locale à l'altitude. Par contre, il n'a trouvé aucune différence liée à des facteurs génétiques entre les provenances de sapin. Plusieurs études réalisées en Suisse et en Europe ont confirmé cette forte différenciation des caractères adaptatifs chez l'épicéa (BOSSEL 1983 ; HOLZER 1993 ; SKROPPA et MAGNUSSEN 1993 ; FOUVY et JEANTET 1997 ; KAPELLER *et al.* 2012 ; SCHUELER *et al.* 2013) et leur faible différenciation chez le sapin (LARSEN 1986 ; HERZOG et ROTACH 1990 ; VITASSE *et al.* 2009). C'est également ce qu'ont observé FRANK *et al.* (en prép. b), qui ont étudié dans une pépinière expérimentale la croissance et la phénologie de semis de près de 90 provenances autochtones d'épicéa et de sapin venant de toute la Suisse. Contrairement au sapin, l'épicéa présente dans l'ensemble une grande variation entre les provenances. Les différences concernent en particulier l'accroissement en hauteur ainsi que la capacité de former des pousses proleptiques (pousses d'août, pousses de la Saint-Jean) durant une période de

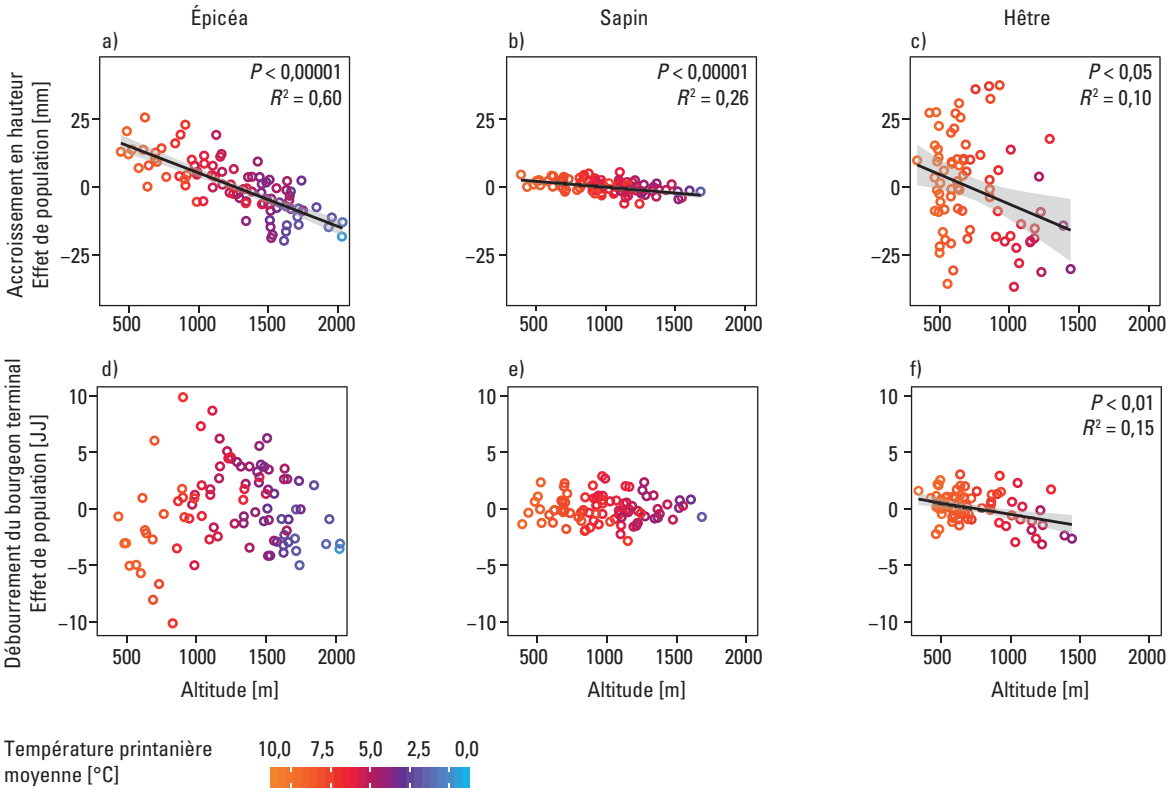


Figure 3.2.4. Liens entre les variations observées entre les populations de chaque espèce exprimées en accroissement en hauteur annuelle et en débourrement, et l'altitude des 77 à 92 stations d'origine. Les mesures ont été faites sur des épicéas et des sapins de quatre ans et des hêtres de trois ans observés dans une pépinière expérimentale en 2013 (épicéa et sapin) et 2014 (hêtre). Les valeurs *P* et R^2 indiquent la validité du modèle linéaire significatif, JJ (jour julien) le jour de l'année à partir du 1er janvier. Modifié d'après FRANK *et al.* (en prép. a, b).

végétation (fig. 3.2.3) et semblent génétiquement déterminées. Pour ce qui est du débourrement, la variation entre les provenances était aussi plus importante chez l'épicéa que chez le sapin. Il faut cependant noter que pour ce caractère, la variation à l'intérieur des provenances était plus marquée qu'entre les provenances, ce qui signifie une faible différenciation entre les provenances (fig. 3.2.3).

Quant à la croissance de l'épicéa, FRANK *et al.* (en prép. b) ont trouvé de nets indices d'une adaptation locale : la variation de l'accroissement en hauteur entre les provenances était par exemple étroitement liée à l'altitude et à la température du milieu d'origine de la provenance (fig. 3.2.4). Chez le sapin, les corrélations phénotypes – environnement étaient par contre moins nombreuses, plus faibles et assez semblables pour ce qui est de la température et de la disponibilité en eau. La plus forte corrélation avec une variable climatique observée chez le sapin concerne la hauteur des plantes avec la durée de la sécheresse estivale (FRANK *et al.* en prép. b). Cette différence entre les types d'adaptation de l'épicéa et du sapin montre que non seulement la force du lien entre la variation des caractères et l'environnement, mais aussi les facteurs sélectifs peuvent varier entre les essences.

Dans leur étude sur le succès de l'établissement (germination, survie et premières années de croissance) de l'épicéa et du pin sylvestre, MOSER *et al.* (2015) se sont concentrés sur deux provenances de stations particulièrement sèches de la vallée du Rhin (GR) et de la vallée du Rhône (VS). Ces provenances ont été semées dans des conditions naturelles dans des trouées de peuplements et comparées avec des provenances d'Europe de l'Est (Autriche, Roumanie) et, pour le pin sylvestre, également de Bulgarie, de Grèce et d'Espagne, où les précipitations estivales sont plus faibles que dans les régions les plus sèches de Suisse. L'expérience a montré que la provenance des graines n'a eu que peu d'influence sur le succès de l'établissement et la croissance au cours des deux années suivant la germination. Durant les années sèches, seul un nombre restreint de très petites plantules ont réussi à s'établir, alors que durant les années humides, les provenances suisses d'épicéa et de pin sylvestre ont mieux réussi que celles d'Europe orientale et méridionale en termes de capacité germinative et de nombre de plantules survivantes, ce qui peut être interprété comme le signe d'une adaptation locale.

Les espèces du pin (*Pinus* spp.) sont probablement celles qui ont été les plus étudiées dans le monde par la génétique quantitative (NAMKOONG 1979). On sait que certaines possèdent, comme l'épicéa, des caractères adaptatifs très différenciés (HOWE *et al.* 2003). Un vaste essai de provenance mené sur une longue durée à l'échelle européenne a montré par exemple de nettes différences de croissance chez des pins sylvestres âgés de 18 ans qui corrèlent avec la latitude géographique et la température des lieux d'origine (REICH et OLEKSYN 2008). Des adaptations à la sécheresse chez les provenances méridionales (Espagne, France) ont pu être prouvées aussi bien dans des serres que dans les pépinières expérimentales (RICHTER *et al.* 2012 ; TAEGER *et al.* 2013). Les provenances méditerranéennes combinaient une croissance de pousses nettement plus faible et des racines plus longues, ce qui leur permettait de mieux survivre dans des conditions plutôt sèches. L'expérimentation d'ensemencement réalisée par MOSER *et al.* (2015) dans les sites les plus secs de la vallée du Rhin a cependant montré que ces différences ne déploient pas leur effet dans des conditions naturelles, car les précipitations printanières et les conditions stationnelles comme la capacité de rétention d'eau du sol ont un effet déterminant sur le succès de l'établissement.

Hêtre, chêne et autres essences feuillues

Pour ce qui est du hêtre, des différences considérables entre les provenances ont été documentées en caractères adaptatifs. Dans les Alpes suisses et les Pyrénées, on a par exemple observé que la

phénologie et la croissance diffèrent selon l'altitude des provenances (VITASSE *et al.* 2009, 2013). Aussi bien la hauteur des plantes que le débourrement des semis corrélaient avec les gradients de température liés à l'altitude : les semis venant de sites à basse altitude (c.-à-d. plus chauds) débourraient plus tard, indépendamment de l'altitude des parcelles d'essai, mais croissaient plus fortement que les provenances d'altitude. L'étude réalisée par FRANK *et al.* (en prép. a) sur la croissance et la phénologie des descendants de 77 provenances suisses de hêtre a mis en évidence le même schéma (fig. 3.2.4). Parmi les caractères adaptatifs étudiés, le débourrement et les pousses proleptiques variaient le plus entre les populations (fig. 3.2.3) et corrélaient non seulement avec la température, mais aussi avec la disponibilité en eau. En Allemagne, PEUKE *et al.* (2002) ont documenté des différences de réaction au stress hydrique selon les provenances, mettant en lumière l'influence de la sécheresse sur le hêtre. De même, dans les vallées sèches intra-alpines de Suisse, les provenances de stations sèches sont moins limitées sur le plan physiologique par la sécheresse et se rétablissent plus vite que les provenances se trouvant sur des stations humides à proximité, ce qui indique une adaptation locale à la sécheresse (AREND *et al.* 2016 b ; voir aussi chap. 3.1, AREND *et al.* 2016 a).

Pour le chêne sessile *(Q. petraea),* VITASSE *et al.* (2009) ont pu montrer dans les Pyrénées des différences significatives entre les provenances pour la croissance et la phénologie, ainsi que de potentiels modèles d'adaptation à l'altitude. Dans une étude portant sur des provenances suisses et italiennes de chênes sessile, pédonculé et pubescent *(Q. pubescens),* AREND *et al.* (2011) ont également trouvé de grandes différences en ce qui concerne la réponse à la sécheresse et à l'augmentation de la température. Les modèles observés ne reflétaient cependant pas une adaptation locale, mais furent interprétés comme des différences génétiques liées à l'histoire de la recolonisation postglaciaire. Le flux de gènes sur de longues distances entre les populations, la dérive génétique et la plasticité phénotypique peuvent aussi expliquer qu'aucun signe d'adaptation locale n'a été trouvé malgré l'action sélective de facteurs environnementaux (fig. 3.2.1).

D'autres essences feuillues de Suisse présentent également des variations génétiques pouvant être reliées à des facteurs environnementaux. VITASSE *et al.* (2009, 2013) ont par exemple observé chez sept essences feuillues que les provenances des zones en altitude plantées dans des zones en plaine débourraient plus tard que les provenances de zones de plaine, ce qui a été interprété comme une adaptation destinée à éviter le gel tardif en altitude. Cette observation contraste avec celles faites sur le hêtre, dont les provenances d'altitude débourraient plus tôt. Les relations existant entre la variation due à la provenance et l'environnement ne peuvent donc pas être simplement transposées telles quelles d'une essence à une autre, puisque la phénologie des essences est différemment régulée : certaines essences sont d'abord influencées par les variations saisonnières entre le jour et la nuit (photopériodisme), d'autres par la somme des températures ou par une combinaison des deux (CHUINE *et al.* 2010 ; KÖRNER et BASLER 2010 a, b).

Pour résumer, on peut dire que les études de génétique quantitative montrent une variation élevée des caractères adaptatifs chez de nombreux arbres forestiers, aussi bien à l'intérieur des provenances qu'entre elles. Les signes d'adaptation climatique que l'on a pu observer donnent à penser que les provenances présenteront peut-être une fitness moindre en dehors de leur climat local. Mais il se pourrait aussi que la fitness augmente dans les conditions futures, par exemple pour le nombre de graines, parce qu'il fera plus chaud et que la période de végétation s'allongera, ou parce qu'il y aura plus d'éléments nutritifs. Il n'est toutefois pas possible d'obtenir des données sur cette question par une expérimentation avec de jeunes arbres. De plus, les modèles de variation et leurs rapports avec l'environnement local sont propres

à l'essence et ne peuvent guère être généralisés. Les pronostics sont donc entachés d'une grande incertitude.

Adaptation aux conditions environnementales locales au niveau de la génétique moléculaire

L'adaptation aux conditions environnementales locales peut aussi être étudiée au plan de la génétique moléculaire. L'idée sous-jacente est que les caractères phénotypiques (y compris la fitness) sont génétiquement contrôlés. La sélection et donc l'adaptation locale laissent aussi des traces au plan génétique (Barrett et Hoekstra 2011 ; Schoville *et al.* 2012).

La variation génétique peut être décrite au moyen de nombreux types différents de marqueurs moléculaires. Aujourd'hui, la recherche porte de plus en plus sur la variation d'une seule base dans une séquence nucléotidique déterminée de l'ADN (on parle de polymorphisme mononucléotidique ; on utilisera ci-après l'abréviation anglaise SNP, *single-nucleotide polymorphism*). La séquence d'ADN de part et d'autre de ces SNP peut être utilisée pour déterminer le gène qui y correspond et sa fonction biologique. Ces analyses ont été jusqu'ici effectuées sur des espèces modèles ou des espèces présentant une parenté proche. Comme certains gènes ont le plus souvent la même fonction dans des organismes différents, les connaissances obtenues peuvent être appliquées à d'autres espèces (Groover 2005). Le développement de nouvelles techniques de séquençage (on parle de séquençage nouvelle génération ou *next-generation sequencing*, NGS), qui permettent de caractériser des milliers, voire des millions de SNP, a contribué au développement de l'utilisation des SNP comme marqueurs moléculaires.

Parmi les pistes de recherche sur les signes d'adaptation locale au niveau moléculaire, on peut citer la génomique des populations (Hohenlohe *et al.* 2010 ; Barrett et Hoekstra 2011) et la génomique du paysage (Sork *et al.* 2013 ; Rellstab *et al.* 2015). La génomique des populations n'utilise que des données génétiques, alors que la génomique du paysage prend en plus en considération les données environnementales de la station (détails voir encadré 3.2.2). De récentes études de génomique du paysage ayant porté sur le chêne et le hêtre, nous nous concentrons ici sur cette approche.

La génomique du paysage appliquée aux arbres

Les arbres forestiers ont déjà fait l'objet de nombreuses études de génomique des populations et de génomique du paysage du fait de leur valeur économique, de leur fonction structurante dans les écosystèmes et de leur longévité (Neale et Kremer 2011 ; Bragg *et al.* 2015). Une des premières études (Eckert *et al.* 2009) a montré que la capacité du douglas *(Pseudotsuga menziesii)* à supporter l'hiver et la fréquence allélique dans 30 SNP corrélaient avec la température de la station d'origine et a pu ainsi mettre en évidence la relation entre environnement, phénotype et génotype. Des études menées avec de nombreux marqueurs génétiques portant sur des provenances du pin taeda *(Pinus taeda)* issues de l'ensemble de l'aire de répartition (Eckert *et al.* 2010 a, b) ont montré qu'un grand nombre de gènes impliqués dans le stress abiotique sont associés à des variables géographiques et climatiques (en particulier la sécheresse). La difficulté majeure posée par les arbres forestiers, en particulier les résineux, est la taille souvent énorme du génome (Neale et Kremer 2011). Pour cette raison, la plupart des recherches se sont jusqu'ici limitées à certains gènes appelés gènes candidats. Le peuplier de l'Ouest déjà mentionné constituait une exception jusqu'à une date récente, puisque son génome avait été entièrement séquencé. C'est à partir de ces éléments que Geraldes *et al.* (2014) ont pu montrer que la variation génétique qui corrèle avec les

Encadré 3.2.2. Méthodes moléculaires pour l'étude de la variation génétique adaptative

Le plus souvent, la sélection naturelle ne laisse de traces que sur une petite partie du génome, à savoir sur les gènes qui auront un effet sur la fitness du porteur en fonction des conditions environnementales. On qualifie ces parties du génome d'adaptatives. Par ailleurs, il existe des processus qui influencent l'ensemble du génome et qui sont désignés pour cette raison comme neutres. En font partie la modification fortuite des fréquences alléliques (c.-à-d. une dérive génétique) et le flux de gènes.

Si nous partons de l'hypothèse qu'un allèle donné, localisé à un certain emplacement (locus) du génome, est favorable pour la fitness dans certaines conditions environnementales, les arbres qui en sont porteurs devraient, avec le temps, évincer ceux qui ont un allèle défavorable (Hohenlohe *et al.* 2010). De telles modifications évolutives de la fréquence allélique au sein d'une population peuvent se produire de différentes façons : soit un nouvel allèle favorable apparaît par mutation ou par flux de gènes et s'impose rapidement dans la population, soit des allèles existant dans la population *(standing genetic variation)* deviennent plus fréquents en raison de modifications des conditions environnementales (p. ex. le climat) car ils y deviennent favorables dans les nouvelles conditions.

La plupart des approches méthodologiques de la génomique des populations se basent sur l'idée décrite ci-dessus selon laquelle la sélection s'exprimera par une modification très marquée de la fréquence allélique, modification qui débouchera sur une adaptation locale. Une méthode fréquente consiste à chercher des emplacements dans le génome dont les fréquences alléliques diffèrent fortement entre les populations (loci présentant une valeur aberrante). Pour cela, la différenciation génétique à l'intérieur et entre les populations est calculée pour tous les loci étudiés et comparée à un modèle nul sans sélection naturelle (p. ex. Beaumont et Balding 2004 ; Foll et Gaggiotti 2008). Ces loci qui présentent une valeur aberrante, ou les gènes qui ont été trouvés, sont des candidats pour des emplacements dans le génome qui jouent un rôle important dans l'adaptation locale. Cette méthode permet certes d'identifier les emplacements dans le génome qui sont en relation avec l'adaptation, mais elle ne permet pas d'établir quel facteur (environnemental) est à l'origine de l'importante différenciation génétique observée.

Pour dépasser cette limitation, la génomique du paysage procède à ce que l'on appelle des études d'association environnementale afin d'analyser le lien entre la variation génétique et les données environnementales spécifiques au site le long de gradients environnementaux (Sork *et al.* 2013 ; Rellstab *et al.* 2015). Cette méthode permet d'une part de découvrir quels emplacements du génome jouent un rôle important dans l'adaptation locale (ce qui est aussi possible en analysant l'association entre le phénotype et la variation génétique). D'autre part, les analyses de la génomique du paysage montrent quels facteurs environnementaux expliquent l'adaptation locale dans ces gènes ou de façon générale. Comme dans les méthodes de la génomique des populations décrites ci-dessus, on peut analyser des sections de génome choisies au hasard ou se concentrer sur des gènes candidats dont on connaît la fonction et le rôle dans l'adaptation locale. Peuvent être facteurs environnementaux ici tous les paramètres qui présentent un intérêt pour l'espèce. Pour les plantes, il s'agit de paramètres abiotiques typiques comme le climat (température, précipitations, rayonnement solaire, etc.), la topographie (pente, altitude, exposition, etc.) et les propriétés du sol (sécheresse du sol, pH, rapport C/N, etc.), mais aussi de facteurs biotiques comme les agents pathogènes, les herbivores ou des espèces dominantes dans le peuplement (on trouvera une vue d'ensemble dans Rellstab *et al.* 2015). Le principe des études d'association environnementale est presque toujours le même : chercher des corrélations significatives entre les facteurs environnementaux et la fréquence ou la présence d'allèles sur différents loci d'individus ou de populations.

facteurs climatiques se trouve avant tout dans les gènes qui jouent un rôle important dans le rythme jour–nuit et la réaction aux différentes longueurs d'onde de la part rouge de la lumière. De plus en plus de génomes de référence d'arbres forestiers étant désormais publiés (Bragg *et al.* 2015), la planification et l'interprétation des études en génomique du paysage est grandement facilitée.

Adaptation locale des chênes en Suisse

Certaines espèces européennes de chênes, notamment le chêne sessile, le chêne pubescent et le chêne pédonculé traités plus en détail ici, peuvent se croiser entre elles mais occupent différentes niches écologiques. Pour expliquer ce phénomène, leur histoire évolutive (spéciation) et leur hybrida-

tion ont été étudiées en détail, ce qui explique que l'on dispose d'une grande quantité de données génomiques (LEPOITTEVIN *et al.* 2015 ; LESUR *et al.* 2015) et, depuis peu, de la séquence génomique complète du chêne pédonculé (PLOMION *et al.* 2016). Les chênes représentent seulement 2 % du volume de bois sur pied des forêts suisses (CIOLDI *et al.* 2010). Cette proportion pourrait à l'avenir augmenter en Europe centrale (HANEWINKEL *et al.* 2013), parce que les chênes sont considérés comme résistants à la sécheresse et donc adaptés à des températures élevées, en particulier le chêne sessile et le chêne pubescent (ELLENBERG 1996). HOMOLKA *et al.* (2013) ont trouvé plusieurs gènes chez le chêne sessile et le chêne pédonculé qui pourraient jouer un rôle dans l'adaptation à la sécheresse. Cette étude a également montré que le chêne sessile présente une plus grande variation génétique que le chêne pédonculé. On peut en déduire que cette espèce possède un plus grand potentiel d'adaptation au climat plus sec attendu à l'avenir. ALBERTO *et al.* (2013 b) ont déterminé chez le chêne sessile plus de 20 gènes qui pourraient être impliqués dans l'adaptation locale le long de gradients climatiques (température et précipitations).

La variation génétique adaptative de ces trois espèces de chêne a aussi été étudiée en Suisse et mise en relation avec un grand nombre de facteurs environnementaux (topographie, climat et sol ; RELLSTAB *et al.* en prép.). De plus, 95 régions de génome de 71 provenances des trois espèces de chêne ont été séquencées et les >3500 SNP qui ont été trouvés ont été analysés. De nombreux gènes contenaient des SNP qui corrélaient avec un facteur environnemental et jouent probablement un rôle dans l'adaptation locale des trois espèces de chêne (fig. 3.2.5 et 3.2.6). Les fréquences des associations des différents facteurs environnementaux avec les gènes candidats variaient fortement selon les espèces (fig. 3.2.6). Ainsi, le chêne pédonculé comptait par exemple presque 30 régions du génome associées aux précipitations estivales, alors qu'aucune association de ce type n'a été établie chez le chêne pubescent. Chez les trois espèces, la plupart des associations concernaient pourtant des facteurs liés à la température et aux précipitations ainsi qu'à la teneur en argile du sol. Dans une analyse « supra-espèces », les associations les plus fréquentes concernaient la pente, l'aération du sol, la température annuelle moyenne, le rap-

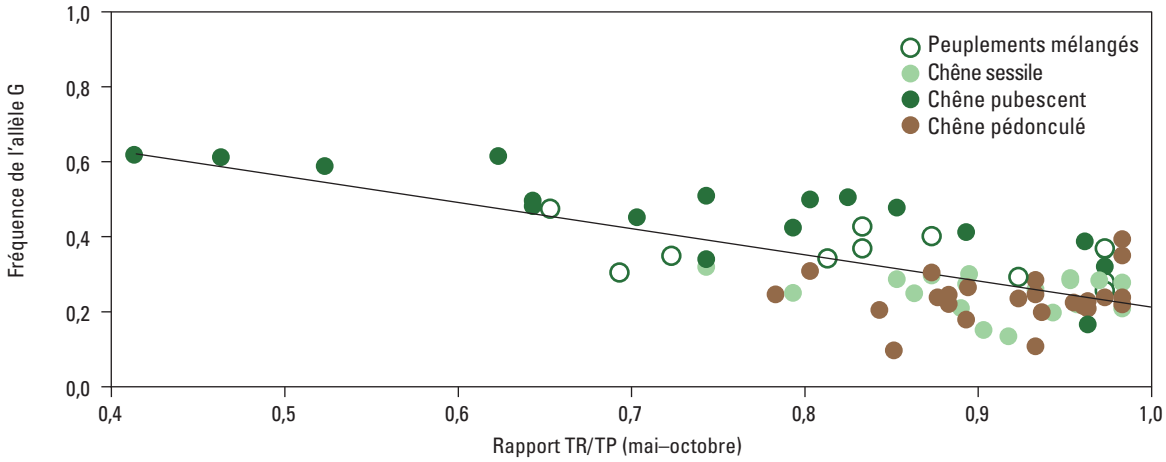


Figure 3.2.5. Exemple d'un SNP A/G (position variable dans la séquence d'ADN avec les deux allèles A et G) dans le gène Xyloglucan Endotransglucosylase/Hydrolase 9, qui corrèle avec l'indice de sécheresse du sol TR/TP (rapport entre transpiration réelle et potentielle, mai–octobre) chez 71 provenances suisses de chêne. Ce gène est impliqué dans le métabolisme des hydrates de carbone. La représentation néglige la structure génétique neutre, mais celle-ci est prise en compte dans l'analyse statistique.

port C/N du sol et les jours de gel durant la période de végétation.

Une estimation de l'adaptation potentielle montre que les provenances et les espèces de chêne étudiées ne sont actuellement adaptées que dans une mesure limitée aux futures conditions environnementales (température de l'air moyenne, nombre des jours de pluie en été et bilan hydrique de la station ; RELLSTAB *et al.* en prép.). Les corrélations trouvées suggèrent qu'une bonne adaptation exige une modification considérable de la fréquence allélique (jusqu'à 50 % dans les provenances et jusqu'à 30 % en moyenne dans les différentes espèces). Le chêne pédonculé semble génétiquement le mieux adapté pour résister aux températures plus chaudes prévues par les modèles pour 2100. Le chêne sessile et, dans une moindre mesure, le chêne pubescent semblent les mieux prêts à faire face à la sécheresse croissante.

En résumé, on constate qu'au vu des nombreux SNP trouvés, les chênes disposent d'une grande variation génétique potentiellement adaptative. Les facteurs environnementaux et les gènes impliqués dans l'adaptation diffèrent cependant beaucoup selon les espèces. Les processus multifactoriels qui concernent le plus souvent de nombreux gènes rendent difficile de tirer des conclusions générales et de faire des pronostics clairs pour

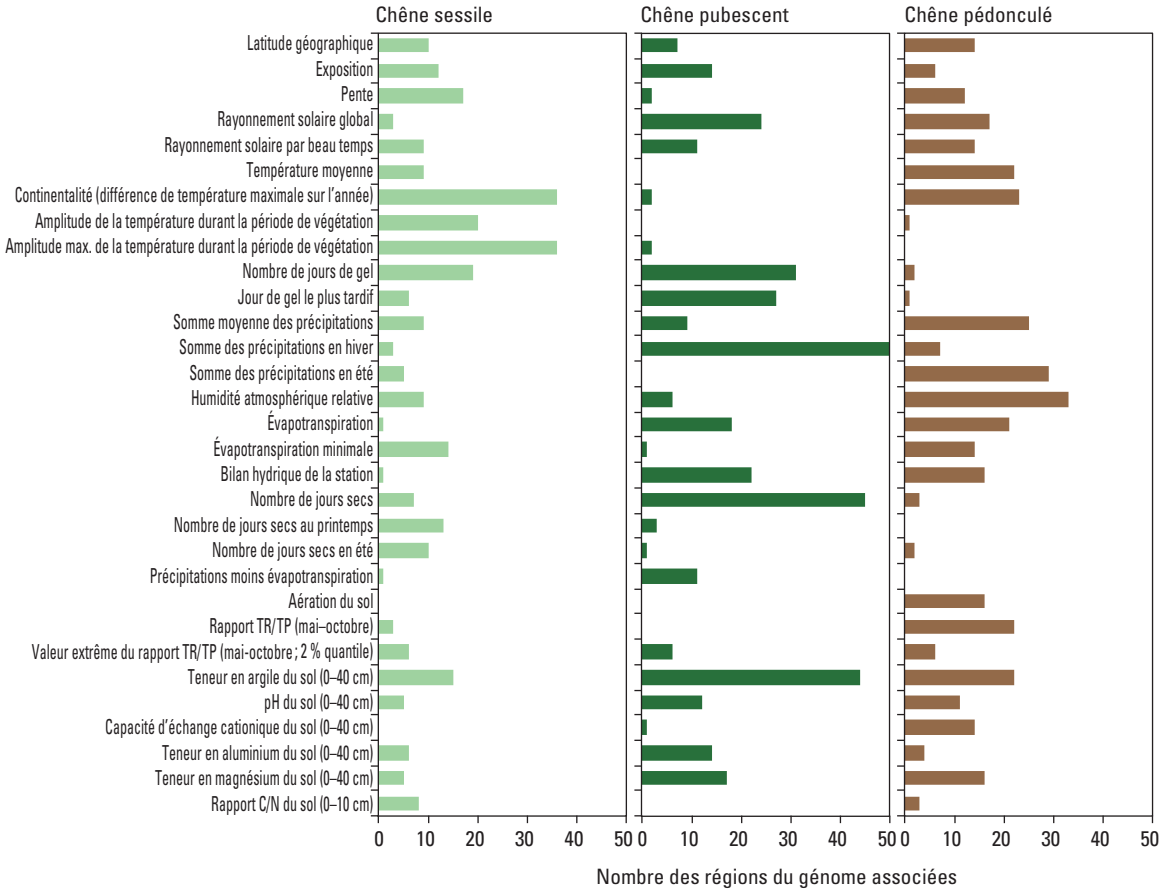


Figure 3.2.6. Fréquence des facteurs environnementaux qui sont associés avec les 95 régions de génome testées dans les trois espèces de chêne étudiées.

l'avenir. En outre, les conditions des micro-stations sont souvent importantes dans les peuplements, mais elles peuvent à peine être prises en considération dans les études à grande échelle. Il y a par exemple en Suisse un grand nombre de peuplements mélangés de chênes sessiles et pédonculés, mais les chênes pédonculés – mieux adaptés aux emplacements humides à gorgés d'eau – poussent souvent sur d'autres petites surfaces que les chênes sessiles, qui préfèrent des sites secs (Gugerli *et al.* 2007). Des adaptations génétiques et phénotypiques de grande ampleur seront nécessaires pour que certaines provenances puissent s'adapter à leur station (Rellstab *et al.* en prép.). On peut donc supposer que les peuplements de chênes autochtones devront faire face à la concurrence de provenances mieux adaptées, issues par exemple de zones proches plus chaudes ou plus sèches. Des provenances de chênes pédonculés vivent aujourd'hui par exemple au Tessin dans des conditions de température qui seront celles qui régneront à l'avenir au nord des Alpes. Pour que ces provenances puissent s'imposer, il faut toutefois que la station concernée remplisse les exigences propres à l'espèce en ce qui concerne la disponibilité en eau. Comme les trois espèces de chêne ont des préférences stationnelles et des potentiels d'adaptation différents, on peut supposer que leurs aires vont se décaler. On peut s'attendre par exemple, si la sécheresse augmente dans les stations actuelles du chêne pédonculé au nord des Alpes, à ce qu'il soit évincé par le chêne sessile et le chêne pubescent (Hanewinkel *et al.* 2013).

Adaptation locale du hêtre en Suisse

Le hêtre est l'essence feuillue la plus fréquente en Suisse (18 % du volume de bois sur pied ; Cioldi *et al.* 2010). Il a une valeur écologique majeure en raison de sa fonction structurante. Or, son aire de répartition risque de se réduire beaucoup en raison du futur climat plus sec (Meier *et al.* 2011). En procédant à une analyse des valeurs aberrantes (voir encadré 3.2.2), Pluess et Weber (2012) ont identifié des emplacements dans le génome qui différaient fortement entre des couples de provenances de hêtres proches, l'un d'une station humide et l'autre d'une station sèche, ce qui indique une adaptation locale à la disponibilité en eau. Pour tester d'autres facteurs environnementaux et identifier les gènes soumis à la sélection, on a étudié des gènes candidats dont on sait qu'ils sont liés aux situations de stress abiotique comme la sécheresse ou des températures élevées (p. ex. Lalagüe *et al.* 2014). Travaillant sur 78 provenances de hêtre, dont une partie avait été étudiée dans l'analyse des caractères quantitatifs de Frank *et al.* (en prép. a), Pluess *et al.* (2016) ont déterminé 144 SNP sur 52 gènes candidats et examiné les associations avec 87 facteurs environnementaux. Ils ont trouvé dix gènes qui comptaient au total 16 SNP dont les fréquences alléliques variaient avant tout avec la température, les précipitations et la sécheresse et indiquaient donc une adaptation locale (fig. 3.2.7). Chez les hêtres sensibles à la sécheresse, les indicateurs de la disponibilité en eau étaient plus nettement associés avec les fréquences alléliques que ceux de la température. D'autres facteurs comme la topographie, le rayonnement ou les paramètres du sol ne corrélaient presque jamais. Les gènes qui contenaient des SNP présentant des associations significatives peuvent être répartis en six classes fonctionnelles (fig. 3.2.7). Les recherches menées sur des organismes modèles ont montré que ces gènes peuvent varier en fonction de facteurs environnementaux, ce que l'étude de Pluess *et al.* (2016) a permis de confirmer dans la plupart des cas. Pluess *et al.* (2016) ont en outre montré que l'échange de pollen et de semences du hêtre est fréquent en Suisse et se produit à grande échelle. Le fait qu'une différenciation génétique a néanmoins été trouvée dans les gènes candidats permet de supposer que la pression sélective locale est forte. Les allèles adaptatifs, par exemple ceux qui jouent un rôle pour l'adaptation à la sécheresse, peuvent se disperser avec le temps dans la nature grâce au flux de gènes constaté.

Potentiel d'adaptation face aux changements climatiques

Les essences ligneuses représentent, en un sens, un cas particulier dans le monde végétal, parce que dans un vaste habitat, elles jouent un rôle structurant et donc écologique, mais qu'elles ont aussi une grande importance socio-économique. On suppose que nombre d'essences très répandues ont un potentiel élevé d'adaptation grâce à leur diversité génétique. Il est cependant difficile de prévoir comment elles pourront s'adapter aux conditions climatiques. Les recherches génétiques aident à mieux comprendre les liens entre les caractères phénotypiques, la variation génétique et l'environnement. Ces connaissances peuvent servir à mieux évaluer le potentiel d'adaptation des essences aux changements climatiques et à décrire l'évolution possible d'une esssence donnée à l'aide de modèles de simulation (adaptation locale en raison d'une variation génétique existante, modification de l'aire de distribution, propagation d'allèles). De plus, les connaissances acquises par la recherche en génétique écologique permettent de déduire des options d'action sylvicole – y compris la plantation au-delà de l'aire de répartition actuelle – afin que les forêts puissent continuer à remplir leurs fonctions principales dans un climat qui se modifie. Il existe toutefois une forte incertitude statistique quant aux causes (modèles climatiques) et aux effets (adaptation ou propagation de populations d'arbres), qui doit être prise en compte dans la mise en œuvre des résultats. De plus, les domaines adaptatifs sont souvent répartis sur l'ensemble du génome (Eckert *et al.* 2010 a ; Steane *et al.* 2014), ce qui laisse penser que beaucoup de gènes ayant un effet relativement faible sont impliqués dans l'adaptation (Pritchard et Di Rienzo 2010).

Les enseignements que l'on peut tirer des résultats présentés ne sont pas tous nouveaux, mais ils sont importants pour la gestion forestière de demain. Les études réalisées confirment que les essences fréquentes et largement distribuées pos-

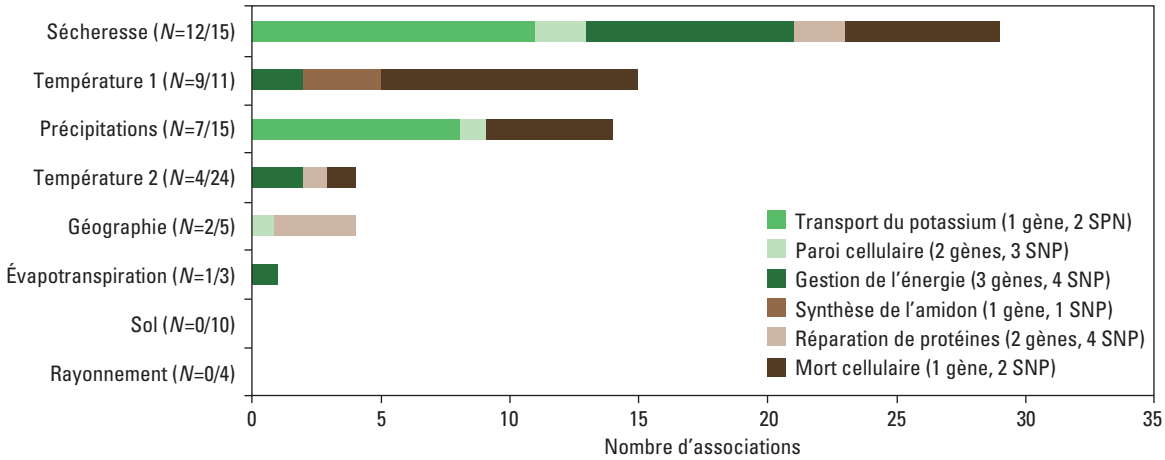


Figure 3.2.7. Nombre d'associations avec l'environnement de 16 SNP dans 10 gènes de 78 provenances de hêtre. Pour la représentation, les gènes ont été groupés en six classes selon leur fonction (cf. légende ; nombre de gènes ou SNP avec associations significatives) et les facteurs environnementaux étudiés en huit classes (N_{total} = 87 ; v. légendes sur l'axe vertical ; *N* facteurs par classe présentant une association significative/total des facteurs étudiés) ; les indices de sécheresse combinent des valeurs pédologiques et des précipitations, Température 1 indique les valeurs de température moyenne et leur variation selon les saisons et Température 2 indique les températures intéressantes sur le plan physiologique, p. ex. la somme des températures. Pour plus de détails voir Pluess *et al.* (2016).

sèdent une grande diversité génétique et donc un très fort potentiel d'adaptation (voir aussi GAILING 2010), et ce déjà dans une aire de répartition relativement petite comme la Suisse. C'est là une condition majeure pour le futur développement des peuplements forestiers. Les résultats des études indiquent quels caractères phénotypiques présentent des différences très importantes et sont donc en bonne partie déterminées génétiquement (p. ex. croissance en hauteur, débourrement ; fig. 3.2.4). Il a également été possible d'identifier des gènes spécifiques dont la variation est en relation directe avec des gradients environnementaux (exemples dans la fig. 3.2.5). Ces gènes sont intéressants surtout lorsqu'ils présentent aussi un lien identique dans d'autres études de la même essence, puisqu'ils peuvent alors être utilisés dans un but diagnostique pour sélectionner des provenances en vue de plantations.

À côté des caractères et des gènes impliqués dans l'adaptation locale, les résultats présentés indiquent aussi les facteurs environnementaux qui jouent un rôle de premier plan dans les processus d'adaptation : la température, les précipitations et la sécheresse qui, liés aux caractéristiques du sol, ont un impact sur la disponibilité en eau. Enfin, il ne faut pas oublier qu'en plus des facteurs abiotiques étudiés, d'autres influences comme les événements extrêmes jouent un rôle important, et que toutes les influences biotiques qui contribuent à la complexité de la réponse des peuplements forestiers aux changements climatiques n'ont pas été prises en considération.

Comme le potentiel d'adaptation des essences est en grande partie déterminé par leur variation génétique, les essences présentant une forte variation entre les provenances et corrélant étroitement avec l'environnement local (p. ex. les caractères phénologiques des épicéas) sont aujourd'hui certes bien adaptées à leur station, mais elles risquent plus d'être mal adaptées au futur climat local (AITKEN 2004). À grande échelle, la forte diversité de provenances adaptées localement peut aussi être un avantage : un flux de gènes sur de longues distances (fig. 3.2.1 ; GERBER *et al.* 2014 ; HOLDEREGGER *et al.* 2015) permet une dispersion des allèles à grande échelle, même au-delà de chaînes de montagnes (MÁTYÁS et SPERISEN 2001), et rend ainsi possible un échange d'allèles favorables entre des provenances de stations où règnent des conditions climatiques différentes (HOLDEREGGER *et al.* 2015). Pour les essences où la différenciation des populations est plus faible et le degré d'adaptation locale moins élevé (p. ex. le sapin), on suppose un risque moindre de mauvaise adaptation à l'environnement local due aux changements climatiques attendus. Par contre, il n'existe pas de grand réservoir pour ces essences, du moins pas à l'intérieur du périmètre couvert par le flux de gènes (voir sur ce sujet RUOSCH *et al.* 2016). Les essences qui présentent une part élevée de variation génétique à l'intérieur des provenances possèdent déjà in situ un fort potentiel pour les futurs processus d'adaptation évolutifs : c'est par exemple le cas pour le débourrement chez l'épicéa et le sapin en Suisse (fig. 3.2.3), chez lesquels la part élevée de variation génétique à l'intérieur des provenances offre de multiples expressions phénotypiques, dont certaines peuvent être avantageuses dans des conditions stationnelles modifiées et être favorisées par la sélection naturelle. Il faut cependant aussi noter qu'une diversité génétique élevée peut signifier dans certaines conditions une adaptation non appropriée et un fardeau génétique (KOPP et MATUSZEWSKI 2014).

Une stratégie destinée à atténuer les effets des changements climatiques, beaucoup discutée en Amérique du Nord notamment, consiste à planter dès à présent des essences dans des sites où elles trouveront à l'avenir le climat qui leur convient (*assisted migration ;* MCLACHLAN *et al.* 2007). Cette stratégie s'applique aussi par analogie au plan intraspécifique (*assisted gene flow ;* KREYLING *et al.* 2011 ; MCLANE et AITKEN 2012). Il faudrait donc déterminer à l'aide de modélisations à quel endroit une essence ou une provenance pourrait croître dans les nouvelles conditions environnementales

et y planter les jeunes arbres appropriés. Ce qui semble simple, à première vue, recèle cependant toutes sortes d'obstacles et d'impondérables. Ce type de gestion forestière prospective est entaché de beaucoup d'incertitudes, et les recherches et résultats présentés dans ce chapitre n'offrent pas encore de bases de décision suffisantes. Ils indiquent cependant quel potentiel évolutif existe dans les provenances étudiées et comment les essences se distinguent les unes des autres de ce point de vue. En cas de plantations, cela permet de sélectionner des semences d'une provenance génétiquement variée ou de différentes provenances, voire d'envisager un autre mélange d'essences (voir aussi chap. 5.2, Sperisen *et al.* 2016).

Conclusions

Ce chapitre a présenté deux approches importantes et complémentaires de la recherche génétique actuelle. Tandis que les études de génétique quantitative étudient le lien entre la génétique et l'environnement à partir des caractères phénotypiques, les études d'association environnementale déchiffrent les régions du patrimoine génétique qui jouent un rôle central pour l'adaptation locale. Or il manque à chaque méthode un élément pour comprendre le rapport phénotype – génotype – environnement (Sork *et al.* 2013). Les études de génétique écologique doivent par conséquent chercher les gènes qui sont responsables des différences phénotypiques trouvées, et les études d'association avec les facteurs environnementaux doivent montrer que les liens trouvés ne sont pas seulement corrélatifs mais aussi causals et qu'ils apportent un avantage en matière de fitness. Les expérimentations requises pour y parvenir sont onéreuses et encore très rares ; un certain nombre sont toutefois en cours et promettent des résultats intéressants (Eckert *et al.* 2009). Il faut néanmoins encore attendre pour savoir dans quelle mesure les résultats obtenus dans les pépinières expérimentales peuvent s'appliquer aux stations naturelles.

Même si de nombreux points doivent être encore éclaircis et même si nous aimerions pouvoir faire des prévisions plus précises, une chose est certaine : l'environnement se modifie et les organismes qui y vivent s'adaptent d'une manière ou d'une autre aux conditions qui règnent – que ce soit par réaction plastique, adaptation locale (modification des fréquences alléliques ou mutations) ou migration – ou disparaissent localement lorsque les conditions stationnelles restent défavorables. Les essences à longue durée de vie s'adapteront aussi, au niveau génétique, aux modifications de l'environnement dues aux changements climatiques, comme brièvement montré pour les espèces de chêne en Suisse. Une question reste cependant ouverte : quelles sont les provenances ou même les espèces qui ne pourront pas réagir à la même vitesse que celle des changements environnementaux ? Sont particulièrement menacées les essences rares mises en péril par la multiplication des événements extrêmes (longues périodes de sécheresse, tempêtes) en raison de la petite taille de leur population. Même les essences dont la diversité génétique a diminué en raison de la réduction de leur habitat devraient avoir des difficultés à faire face aux changements climatiques. Chez ces essences, comme le peuplier noir *(Populus nigra),* la variation génétique, qui est la base de l'adaptation potentielle, est limitée. Il est donc impératif de prendre soin de la diversité génétique existant encore et de faire en sorte que les processus naturels qui servent à conserver la diversité génétique puissent se dérouler aussi librement que possible (voir aussi sur ce sujet le chap. 5.2, Sperisen *et al.* 2016). Tant qu'il existe une marge de manœuvre suffisante sous la forme de diversité génétique et de flux de gènes, il reste un potentiel d'adaptation par sélection naturelle et, avec lui, les options d'interventions humaines.

Remerciements

Nous remercions le programme « Forêts et changements climatiques » de l'Office fédéral de l'environnement OFEV et de l'Institut fédéral de recherches WSL pour le financement des projets ci-après (responsable ; coauteures et coauteurs du chap. 3.2) : « Adapt » (P. Brang / C. Heiri ; A. Frank, C. Sperisen) ; « QuercAdapt » (F. Gugerli ; C. Rellstab, C. Sperisen) ; TroLiFa (B. Moser, T. Wohlgemuth). D'autres contributions des auteurs ont bénéficié du soutien de l'OFEV (BuKlim ; M. Arend), du Service des forêts du canton des Grisons (TroLiFa ; B. Moser, T. Wohlgemuth) et du Fonds zur Förderung Forstlicher Forschung, ETH Zurich (A.R. Pluess). Les données climatiques utilisées ont été mises à disposition par J. Remund (Meteotest) dans le cadre du programme de recherche. Les auteurs remercient également les groupes Génétique écologique et Écologie des perturbations au WSL pour le travail de terrain et le travail en laboratoire, le Genetic Diversity Centre (GDC) de l'ETH pour la bioinformatique, Zurich, L. Walthert et son équipe pour l'échantillonnage et le travail de laboratoire sur les sols, S. Braun (IAP) pour les données pédologiques du programme intercantonal d'observation permanente de la forêt, A. Burkart et les collaborateurs de la pépinière expérimentale pour les plantations et la culture, et les services forestiers et les propriétaires qui ont autorisé les récoltes et mis à disposition des placettes expérimentales.

Bibliographie

Aitken, S.N., 2004. Genetics and genetic resources: genecology and adaptation of forest trees. In: Burley, J. (ed.), Encyclopedia of Forest Sciences. Elsevier, Oxford, 197–204.

Alberto, F.J.; Aitken, S.N.; Alía, R.; González-Martínez, S.C.; Hänninen, H.; Kremer, A.; Lefèvre, F.; Lenormand, T.; Yeaman, S.; Whetten, R.; Savolainen, O., 2013 a. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. Glob. Chang. Biol. 19, 1645–1661.

Alberto, F.J.; Derory, J.; Boury, C.; Frigerio, J.-M.; Zimmermann, N.E.; Kremer, A., 2013 b. Imprints of natural selection along environmental gradients in phenology-related genes of *Quercus petraea.* Genetics 195, 495–512.

Arend, M.; Kuster, T.; Günthardt-Goerg, M.S.; Dobbertin, M., 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur, Q. petraea* and *Q. pubescens*). Tree Physiol. 31, 287–297.

Arend, M.; Braun, S.; Buttler, A.; Siegwolf, R.T.W.; Signarbieux, C.; Körner, C., 2016. Écophysiologie: les réactions des arbres forestiers aux changements climatiques. Dans: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Réd.), Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 79–95.

Arend, M.; Sever, K.; Pflug, E.; Gessler, A.; Schaub, M., 2016 b. Seasonal photosynthetic response of European beech to severe summer drought: Limitation, recovery and post-drought stimulation. Agric. For. Meteorol. 220, 83–89.

Barrett, R.D.H.; Hoekstra, H.E., 2011. Molecular spandrels: tests of adaptation at the genetic level. Nat. Rev. Genet. 12, 767–780.

Beaumont, M.A.; Balding, D.J., 2004. Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. Mol. Ecol. 13, 969–980.

Bossel, F., 1983. Tests comparatifs de provenances vaudoises d'épicéa. Schweiz. Z. Forstwes. 134, 339–360.

Bragg, J.G.; Supple, M.A.; Andrew, R.L.; Borevitz, J.O., 2015. Genomic variation across landscapes: insights and applications. New Phytol. 207, 953–967.

Chuine, I.; Morin, X.; Bugmann, H., 2010. Warming, photoperiods, and tree phenology. Science 329, 277–278.

Cioldi, F.; Baltensweiler, A.; Brändli, U.-B.; Duc, P.; Ginzler, C.; Herold Bonardi, A.; Thürig, E.; Ulmer, U., 2010. Les ressources forestères. Dans: Brändli, U.-B. (Réd.), Inventaire forestier national suisse. Résultats du troisième inventaire 2004–2006. Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne. 31–113.

Commarmot, B., 1997. Anbauversuch mit kalabrischen Tannen in verschiedenen Höhenlagen – erste Ergebnisse. Schweiz. Z. Forstwes. 148, 353–365.

Eckert, A.J.; Bower, A.D.; Wegrzyn, J.L.; Pande, B.; Jermstad, K.D.; Krutovsky, K.V.; Clair, J.B.S.; Neale, D.B., 2009. Asssociation genetics of Coastal Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii,* Pinaceae). I. Cold-hardiness related traits. Genetics 182, 1289–1302.

Eckert, A.J.; Bower, A.D.; González-Martínez, S.C.; Wegrzyn, J.L.; Coop, G.; Neale, D.B., 2010 a. Back to nature: ecological genomics of loblolly pine (*Pinus taeda,* Pinaceae). Mol. Ecol. 19, 3789–3805.

Eckert, A.J.; van Heerwaarden, J.; Wegrzyn, J.L.; Nelson, C.D.; Ross-Ibarra, J.; González-Martínez, S.C.; Neale, D.B., 2010 b. Patterns of population structure and environmental associations to aridity across the range of loblolly pine (*Pinus taeda* L., Pinaceae). Genetics 185, 969–982.

Ellenberg, H., 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart. 1095 S.

Engler, A., 1905. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Erste Mitteilung. Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 8, 81–236.

Foll, M., Gaggiotti, O., 2008. A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and

codominant markers: a Bayesian perspective. Genetics 180, 977–993.

Fouvy, P.; Jeantet, G., 1997. Provenances vaudoises d'épicéa: bilan de 30 ans de tests comparatifs. Schweiz. Z. Forstwes. 148, 103–130.

Frank, A.; Pluess, A.R.; Howe, G.T.; Sperisen, C.; Heiri, C., en prép. a. Quantitative genetic differentiation and phenotypic plasticity of European beech in a heterogeneous landscape: indications for past climate adaptation.

Frank, A.; Sperisen, C.; Howe, G.T.; Brang, P.; Walthert, L.; St Clair, J.B.; Heiri, C., en prép. b. Distinct genecological patterns in seedings of Norway spruce and silver fir from a mountainous landscape.

Gailing, O., 2010. Erfassung der adaptiven genetischen Variation der Eiche im Hinblick auf den Klimawandel. Schweiz. Z. Forstwes. 161, 216–222.

Geraldes, A.; Farzaneh, N.; Grassa, C.J.; McKown, A.D.; Guy, R.D.; Mansfield, S.D.; Douglas, C.J.; Cronk, Q.C.B., 2014. Landscape genomics of *Populus trichocarpa:* The role of hybridization, limited gene flow, and natural selection in shaping patterns of population structure. Evolution 68, 3260–3280.

Gerber, S.; Chadœuf, J.; Gugerli, F.; Lascoux, M.; Buiteveld, J.; Cottrell, J.E.; Dounavi, A.; Fineschi, S.; Forrest, L.L.; Fogelqvist, J.; Goicoechea, P.G.; Jensen, J.S.; Salvini, D.; Vendramin, G.G.; Kremer, A., 2014. High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe. PLoS ONE 9, e85130.

Groover, A.T., 2005. What genes make a tree a tree? Trends Plant Sci. 10, 210–214.

Gugerli, F.; Walser, J.-C.; Dounavi, K.; Holderegger, R.; Finkeldey, R., 2007. Coincidence of small-scale spatial discontinuities in leaf morphology and nuclear microsatellite variation of *Quercus petraea* and *Q. robur* in a mixed forest. Ann. Bot. 99, 713–722.

Hanewinkel, M.; Cullmann, D.A.; Schelhaas, M.-J.; Nabuurs, G.-J.; Zimmermann, N.E., 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. Nat. Clim. Chang. 3, 203–207.

Herzog, M.; Rotach, P., 1990. Trockenresistenz und Immissionshärte der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Frühtestuntersuchungen mit vier Provenienzen. Schweiz. Z. Forstwes. 141, 989–1010.

Hohenlohe, P.A.; Phillips, P.C.; Cresko, W.A., 2010. Using population genomics to detect selection in natural populations: key concepts and methodological considerations. Int. J. Plant Sci. 171, 1059–1071.

Holderegger, R.; Bolliger, M.; Gugerli, F., 2015. Wie weit fliegen Pollenkörner? Wald Holz 3/15, 31–33.

Holzer, K., 1993. The evolution of alpine Norway spruce during immigration into high altitudes and its consequences. Proceedings of the IUFRO (S2.2-11) Symposium, Latvia, 68–78.

Homolka, A.; Schueler, S.; Burg, K.; Fluch, S.; Kremer, A., 2013. Insights into drought adaptation of two European oak species revealed by nucleotide diversity of candidate genes. Tree Genet. Genomes 9, 1179–1192.

Howe, G.T.; Aitken, S.N.; Neale, D.B.; Jermstad, K.D.; Wheeler, N.C.; Chen, T.H.H., 2003. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. Can. J. Bot. 81, 1247–1266.

Kapeller, S.; Lexer, M.J.; Geburek, T.; Hiebl, J.; Schueler, S., 2012. Intraspecific variation in climate response of Norway spruce in the eastern Alpine range: Selecting appropriate provenances for future climate. For. Ecol. Manage. 271, 46–57.

Kawecki, T.J.; Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. Ecol. Lett. 7, 1225–1241.

Kopp, M.; Matuszewski, S., 2014. Rapid evolution of quantitative traits: theoretical perspectives. Evol. Appl. 7, 169–191.

Körner, C.; Basler, D., 2010 a. Phenology under global warming. Science 327, 1461–1462.

Körner, C.; Basler, D., 2010 b. Warming, photoperiods, and tree phenology – response. Science 329, 278.

Kreyling, J.; Bittner, T.; Jaeschke, A.; Jentsch, A.; Steinbauer, M.J.; Beierkuhnlein, C., 2011. Assisted colonization: a question of focal units and recipient localities. Restor. Ecol. 19, 433–440.

Lalagüe, H.; Csilléry, K.; Oddou-Muratorio, S.; Safrana, J.; de Quattro, C.; Fady, B.; González-Martínez, S.C.; Vendramin, G.G., 2014. Nucleotide diversity and linkage disequilibrium at 58 stress response and phenology candidate genes in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) population from southeastern France. Tree Genet. Genomes 10, 15–26.

Langlet, O., 1971. Two hundred years genecology. Taxon 20, 653–722.

Larsen, J.B., 1986. Die geographische Variation der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Wachstumsentwicklung und Frostresistenz. Forstwiss. Cent.bl. 105, 396–406.

Lepoittevin, C.; Chancerel, E.; Villate, L.; Bodénès, C.; Lang, T.; Lesur, I.; Boury, C.; Ehrenmann, F.; Zelenika, D.; Boland, A.; Besse, C.; Garnier-Géré, P.; Plomion, C.; Kremer, A., 2015. Single-nucleotide polymorphism discovery and high-density SNP array development for genetic analysis in European white oaks. Mol. Ecol. Resour. 15, 1446–1459.

Lesur, I.; Le Provost, G.; Bento, P.; Da Silva, C.; Leplé, J.-C.; Murat, F.; Ueno, S.; Bartholomé, J.; Lalanne, C.; Ehrenmann, F.; Noirot, C.; Burban, C.; Léger, V.; Amselem, J.; Belser, C.; Quesneville, H.; Stierschneider, M.; Fluch, S.; Feldhahn, L.; Tarkka, M.; Herrmann, S.; Buscot, F.; Klopp, C.; Kremer, A.; Salse, J.; Aury, J.-M.; Plomion, C., 2015. The oak gene expression atlas: insights into Fagaceae genome evolution

and the discovery of genes regulated during bud dormancy release. BMC Genomics 16, 112.

MÁTYÁS, G.; SPERISEN, C., 2001. Chloroplast DNA polymorphisms provide evidence for postglacial recolonisation of oaks (*Quercus* spp.) across the Swiss Alps. Theor. Appl. Genet. 102, 12–20.

MCLANE, S.C.; AITKEN, S.N., 2012. Whitebark pine *(Pinus albicaulis)* assisted migration potential: testing establishment north of the species range. Ecol. Appl. 22, 142–153.

MCLACHLAN, J.S.; HELLMANN, J.J.; SCHWARTZ, M.W., 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. Conserv. Biol. 21, 297–302.

MEIER, E.S.; EDWARDS, T.C.; JR., KIENAST, F.; DOBBERTIN, M.; ZIMMERMANN, N.E., 2011. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. J. Biogeogr. 38, 371–382.

MOSER, B.; METSLAID, M.; WALTHERT, L.; WASEM, U.; WOHLGEMUTH, T., 2015. Verjüngungspotenzial verschiedener Waldföhren- und Fichtenherkünfte bei variabler Trockenheit. Schweiz. Z. Forstwes. 166, 399–407.

NÄGELI, W., 1943. Über die Provenienzversuche der forstlichen Versuchsanstalt. Beih. Z Schweiz. Forstver. 21, 80–96.

NAMKOONG, G., 1979. Introduction to quantitative genetics in forestry. Forest Service, United States Department of Agriculture Washington. Technical Bulletin No. 1588. 342 pp.

NEALE, D.B.; KREMER, A., 2011. Forest tree genomics: growing resources and applications. Nat. Rev. Genet. 12, 111–122.

NYSTEDT, B.; STREET, N.R.; WETTERBOM, A.; ZUCCOLO, A.; LIN, Y.-C.; SCOFIELD, D.G.; VEZZI, F.; DELHOMME, N.; GIACOMELLO, S.; ALEXEYENKO, A.; VICEDOMINI, R.; SAHLIN, K.; SHERWOOD, E.; ELFSTRAND, M.; GRAMZOW, L.; HOLMBERG, K.; HÄLLMAN, J.; KEECH, O.; KLASSON, L.; KORIABINE, M.; KUCUKOGLU, M.; KÄLLER, M.; LUTHMAN, J.; LYSHOLM, F.; NIITTYLÄ, T.; OLSON, Å.; RILAKOVIC, N.; RITLAND, C.; ROSSELLÓ, J.A.; SENA, J.; SVENSSON, T.; TALAVERA-LÓPEZ, C.; THEISSEN, G.; TUOMINEN, H.; VANNESTE, K.; WU, Z.-Q.; ZHANG, B.; ZERBE, P.; ARVESTAD, L.; BHALERAO, R.; BOHLMANN, J.; BOUSQUET, J.; GARCIA GIL, R.; HVIDSTEN, T.R.; DE JONG, P.; MACKAY, J.; MORGANTE, M.; RITLAND, K.; SUNDBERG, B.; LEE THOMPSON, S.; VAN DE PEER, Y.; ANDERSSON, B.; NILSSON, O.; INGVARSSON, P.K.; LUNDEBERG, J.; JANSSON, S., 2013. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. Nature 497, 579–584.

PEUKE, A.D.; SCHRAML, C.; HARTUNG, W.; RENNENBERG, H., 2002. Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. New Phytol. 154, 373–387.

PLOMION, C.; AURY, J.-M.; AMSELEM, J.; ALAEITABAR, T.; BARBE, V.; BELSER, C.; BERGÈS, H.; BODÉNÈS, C.; BOUDET, N.; BOURY, C.; CANAGUIER, A.; COULOUX, A.; DA SILVA, C.; DUPLESSIS, S.; EHRENMANN, F.; ESTRADA-MAIREY, B.; FOUTEAU, S.; FRANCILLONNE, N.; GASPIN, C.; GUICHARD, C.; KLOPP, C.; LABADIE, K.; LALANNE, C.; LE CLAINCHE, I.; LEPLÉ, J.-C.; LE PROVOST, G.; LEROY, T.; LESUR, I.; MARTIN, F.; MERCIER, J.; MICHOTEY, C.; MURAT, F.; SALIN, F.; STEINBACH, D.; FAIVRE-RAMPANT, P.; WINCKER, P.; SALSE, J.; QUESNEVILLE, H.; KREMER, A., 2016. Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. Mol. Ecol. Resour. 16, 254–265.

PLUESS, A.R.; WEBER, P., 2012. Drought-adaptation potential in *Fagus sylvatica*: linking moisture availability with genetic diversity and dendrochronology. PLoS ONE 7, e33636.

PLUESS, A.R.; FRANK, A.; HEIRI, C.; LALAGÜE, H.; VENDRAMIN, G.G.; ODDOU-MURATORIO, S., 2016. Genome – environment association study suggests local adaptation to climate at the regional scale in *Fagus sylvatica*. New Phytol. 210, 589–601.

PRITCHARD, J.K.; DI RIENZO, A., 2010. Adaptation – not by sweeps alone. Nat. Rev. Genet. 11, 665–667.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J., 2008. Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. Ecol. Lett. 11, 588–597.

RELLSTAB, C.; GUGERLI, F.; ECKERT, A.J.; HANCOCK, A.M.; HOLDEREGGER, R., 2015. A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. Mol. Ecol. 24, 4348–4370.

RELLSTAB, C.; ZOLLER, S.; WALTHERT, L.; BODÉNÈS, C.; LESUR, I.; PLUESS, A.R.; SPERISEN, C.; KREMER, A.; GUGERLI, F., en prép. Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future climatic conditions.

RICHTER, S.; KIPFER, T.; WOHLGEMUTH, T.; GUERRERO, C.C.; GHAZOUL, J.; MOSER, B., 2012. Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. Oecologia 169, 269–279.

RUOSCH, M.; SPAHNI, R.; JOOS, F.; HENNE, P.D.; VAN DER KNAAP, W.O.; TINNER, W., 2016. Past and future evolution of *Abies alba* forests in Europe – comparison of a dynamic vegetation model with palaeo data and observations. Glob. Chang. Biol. 22, 727–740.

SAVOLAINEN, O.; PYHÄJÄRVI, T.; KNÜRR, T., 2007. Gene flow and local adaptation in trees. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38, 595–619.

SCHOVILLE, S.D.; BONIN, A.; FRANÇOIS, O.; LOBREAUX, S.; MELODELIMA, C.; MANEL, S., 2012. Adaptive genetic variation on the landscape: methods and cases. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 43, 23–43.

SCHUELER, S.; KAPELLER, S.; KONRAD, H.; GEBUREK, T.; MENGL, M.; BOZZANO, M.; KOSKELA, J.; LEFÈVRE, F.; HUBERT, J.; KRAIGHER, H.; LONGAUER, R.; OLRIK, D.C., 2013. Adaptive genetic diversity of trees for forest conservation in a future climate: a case study on Norway spruce in Austria. Biodiv. Conserv. 22, 1151–1166.

Skroppa, T.; Magnussen, S., 1993. Provenance variation in shoot growth components of Norway spruce. Silvae Genet. 42, 111–120.

Sork, V.L.; Aitken, S.N.; Dyer, R.J.; Eckert, A.J.; Legendre, P.; Neale, D.B., 2013. Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. Tree Genet. Genomes 9, 901–911.

Sperisen, C.; Pluess, A.R.; Arend, M.; Brang, P.; Gugerli, F.; Heiri, C., 2016. Conservation des ressources génétiques dans la forêt suisse – situation actuelle et nécessité d'agir face aux changements climatiques. Dans: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Réd.), Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 371–389.

St Clair, J.B.; Howe, G.T., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. Glob. Chang. Biol. 13, 1441–1454.

St Clair, J.B.; Mandel, N.L.; Vance-Borland, K.W., 2005. Genecology of Douglas fir in western Oregon and Washington. Ann. Bot. 96, 1199–1214.

Steane, D.A.; Potts, B.M.; McLean, E.; Prober, S.M.; Stock, W.D.; Vaillancourt, R.E.; Byrne, M., 2014. Genome-wide scans detect adaptation to aridity in a widespread forest tree species. Mol. Ecol. 23, 2500–2513.

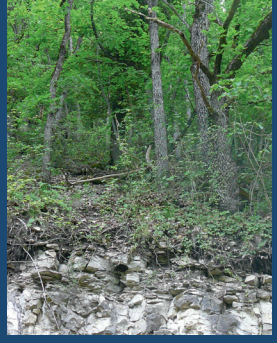
Taeger, S.; Fussi, B.; Konnert, M.; Menzel, A., 2013. Large-scale genetic structure and drought-induced effects on European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. Eur. J. For. Res. 132, 481–496.

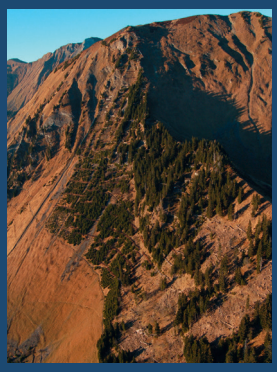
Tuskan, G.A.; DiFazio, S.; Jansson, S.; Bohlmann, J.; Grigoriev, I.; Hellsten, U.; Putnam, N.; Ralph, S.; Rombauts, S.; Salamov, A.; Schein, J.; Sterck, L.; Aerts, A.; Bhalerao, R.R.; Bhalerao, R.P.; Blaudez, D.; Boerjan, W.; Brun, A.; Brunner, A.; Busov, V.; Campbell, M.; Carlson, J.; Chalot, M.; Chapman, J.; Chen, G.-L.; Cooper, D.; Coutinho, P.M.; Couturier, J.; Covert, S.; Cronk, Q.; Cunningham, R.; Davis, J.; Degroeve, S.; Déjardin, A.; dePamphilis, C.; Detter, J.; Dirks, B.; Dubchak, I.; Duplessis, S.; Ehlting, J.; Ellis, B.; Gendler, K.; Goodstein, D.; Gribskov, M.; Grimwood, J.; Groover, A.; Gunter, L.; Hamberger, B.; Heinze, B.; Helariutta, Y.; Henrissat, B.; Holligan, D.; Holt, R.; Huang, W.; Islam-Faridi, N.I.; Jones, S.; Jones-Rhoades, M.; Jorgensen, R.; Joshi, C.; Kangasjärvi, J.; Karlsson, J.; Kelleher, C.; Kirkpatrick, R.; Kirst, M.; Kohler, A.; Kalluri, U.; Larimer, F.; Leebens-Mack, J.; Leplé, J.-C.; Locascio, P.; Lou, Y.; Lucas, S.; Martin, F.; Montanini, B.; Napoli, C.; Nelson, D.R.; Nelson, C.; Nieminen, K.; Nilsson, O.; Pereda, V.; Peter, G.; Philippe, R.; Pilate, G.; Poliakov, A.; Razumovskaya, J.; Richardson, P.; Rinaldi, C.; Ritland, K.; Rouzé, P.; Ryaboy, D.; Schmutz, J.; Schrader, J.; Segerman, B.; Shin, H.; Siddiqui, A.; Sterky, F.; Terry, A.; Tsai, C.-J.; Uberbacher, E.; Unneberg, P.; Vahala, J.; Wall, K.; Wessler, S.; Yang, G.; Yin, T.; Douglas, C.; Marra, M.; Sandberg, G.; Van de Peer, Y.; Rokhsar, D., 2006. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). Science 313, 1596–1604.

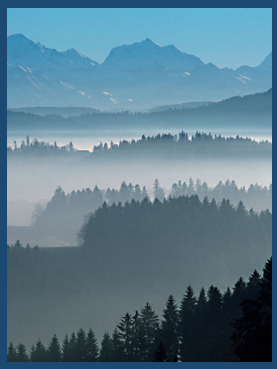
Vitasse, Y.; Delzon, S.; Bresson, C.C.; Michalet, R.; Kremer, A., 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. Can. J. For. Res. 39, 1259–1269.

Vitasse, Y.; Hoch, G.; Randin, C.F.; Lenz, A.; Kollas, C.; Scheepens, J.F.; Körner, C., 2013. Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. Oecologia 171, 663–678.

Zimmermann, N.E.; Schmatz, D.R.; Gallien, L.; Körner, C.; Huber, B.; Frehner, M.; Küchler, M.; Psomas, A., 2016. Répartition des essences forestières et adéquation des stations. Dans: Pluess, A.R.; Augustin, S.; Brang, P. (Réd.), Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne. 205–227.







Élévation de la limite altitudinale de la forêt, aggravation des pullulations de scolytes, mortalité des pins sylvestres dans les vallées alpines sèches… autant de signes qui montrent que les changements climatiques ont laissé leurs premières traces. Parce qu'ils ont une longue durée de vie, les arbres sont particulièrement affectés par la forte hausse des températures et les graves sécheresses.

Comment les changements climatiques influencent-ils la régénération, la croissance et la composition des forêts? Dans quelle mesure les essences peuvent-elles s'adapter génétiquement? Le risque d'incendie évolue-t-il? Quels sont les impacts des changements climatiques sur la production de bois, la biodiversité forestière ou la protection contre les dangers naturels? Comment et à quel prix les propriétaires et les forestiers peuvent-ils, par une gestion adaptée, continuer à assurer les prestations forestières?

C'est à ces questions et à bien d'autres que cet ouvrage entend répondre sur la base des résultats du programme de recherche « Forêts et changements climatiques » de l'Office fédéral de l'environnement OFEV et de l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL. L'ouvrage résume aussi l'état actuel des connaissances à l'intention des professionnels de la forêt, des propriétaires forestiers et de toutes autres personnes intéressées.

Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Office fédéral de l'environnement OFEV

Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL

ISBN 978-3-258-07996-7

9 783258 079967

Haupt NATUR