

Les ressources génétiques des arbres face aux changements climatiques : les différentes réponses

Les changements climatiques soulèvent de nombreuses questions en ce qui concerne la gestion des chênaies. La recherche s'en est emparée et les travaux en cours sont très prometteurs. En attendant qu'ils soient suffisamment « mûrs » pour être rendus publics, nous proposons de faire avec Alexis Ducouso le point des connaissances sur un aspect particulier : comprendre les mécanismes adaptatifs qui sous-tendent la réaction des arbres, plus particulièrement des chênes, aux changements climatiques pour en déduire les « bonnes pratiques » à promouvoir.

Sous l'effet de l'action de l'homme, le climat change et ce processus va perdurer et s'accélérer. Ce point est une certitude scientifique. L'intensité des changements climatiques annoncés n'a jamais été atteinte lors des réchauffements postglaciaires. Face à ces bouleversements, les forestiers se posent plusieurs questions :

- quels sont les mécanismes adaptatifs qui permettront aux arbres de répondre à ces changements climatiques ?
- est-ce que les arbres forestiers pourront répondre à ces changements climatiques particulièrement rapides ?
- comment adapter la gestion des peuplements face à cette évolution ?

Ces questions ont été adressées très récemment à la recherche donc les connaissances et les réponses sont très parcellaires. Nous tenterons dans cet article de faire une synthèse sur l'état de l'art en ce qui concerne les mécanismes évolutifs en jeu, la vitesse d'évolution des arbres et leur réponse prévisible aux changements en cours ; pour

conclure nous donnerons quelques conseils de gestion. Du fait que ce numéro spécial des *Rendez-Vous Techniques* concerne les chênes nous donnerons en priorité des exemples sur ces espèces.

Mécanismes évolutifs

Nous allons tout d'abord passer en revue les différents mécanismes évolutifs qui permettent de répondre aux variations du climat. Nous distinguerons trois niveaux : (i) le niveau individuel, (ii) le niveau des populations et (iii) le niveau de l'espèce.

Mécanismes au niveau individuel

Au niveau individuel, un premier mécanisme concerne la **structure génétique** : c'est l'hétérozygotie. Pour le moment, il n'existe pas d'étude chez les arbres montrant un lien entre l'adaptation aux stress climatiques et l'hétérozygotie (figure 1). Nous prendrons donc un exemple avec les dépérissements attribués aux pluies acides chez le hêtre. Muller-Stark (1988) montre la supériorité des individus hétérozygotes face à ce problème. Il a étudié 6 populations de hêtres à différentes altitudes. Il a séparé les

N° population	Altitude (m)	% d'hétérozygotes parmi les	
		tolérants	sensibles
1	230-250	25,4	22,6
2	450-500	28,9	22,6
3	550-600	24,2	19,5
4	850-900	28,3	20,3
5	810-830	31,4	27,4
6	770-870	27,7	22,4

Tab. 1 : pourcentage d'individus hétérozygotes observés dans la cohorte des individus tolérants et celle des individus sensibles aux « pluies acides », dans 6 populations de hêtre (Source : Müller-Starck, 1988)

¹ La méthylation est l'attache d'un groupement méthyle (-CH₃) sur une molécule.

individus tolérants (sains) des individus sensibles (dépérissants) et il a comparé les deux cohortes à l'aide de marqueurs moléculaires, les isoenzymes. Dans toutes les populations, les individus tolérants sont plus hétérozygotes que les individus sensibles (tableau 1).

D'autres mécanismes influencent l'expression des gènes. Skroppa et al. (1994) ont réalisé des croisements contrôlés identiques d'épicéa commun sous différentes latitudes en Finlande. Les descendants avaient des performances différentes selon le lieu du croisement et elles se rapprochent de celles des populations locales. Ce résultat étrange n'a été élucidé qu'en 2005 par Johnsen et al. : ils ont mis en évidence que, durant l'embryogénèse, le niveau de méthylation¹ de l'ADN¹ varie selon la température. Or le niveau de méthylation de l'ADN contrôle l'expression des gènes. Une faible méthylation favorise l'expression du gène alors qu'une forte méthylation, au contraire, l'inhibe. Les individus ayant subi une embryogénèse à température élevée sont plus précoces que les individus dont l'embryogénèse s'est faite à une température plus basse. La méthylation de l'ADN est un processus épigénétique.

Par ailleurs, Torti (2005) a étudié chez le chêne pédonculé les gènes impliqués de différents caractères adaptatifs dans deux environnements différant par la concentration en CO₂ (380 et 680 ppm). Sur les onze caractères étudiés, quatre montrent une forte différence dans les deux milieux (croissance en hauteur, production en biomasse, activité de la RubisCO³ et efficacité de l'utilisation de l'eau). Pour un même caractère, un individu utilise différents gènes ou fait varier l'expression de ses gènes.

Mécanismes au niveau des populations

Le mécanisme qui agit au niveau

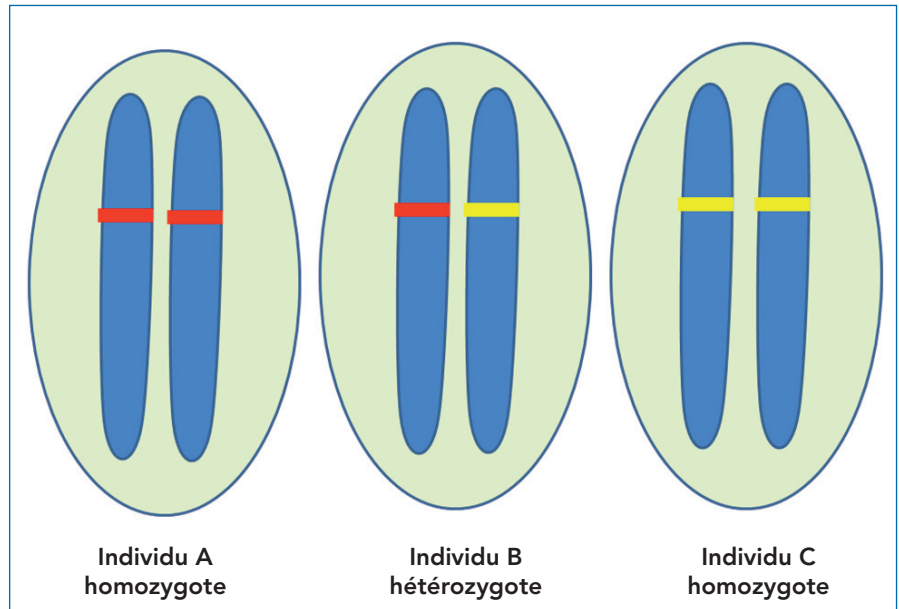


Fig. 1 : principe des individus homozygotes et hétérozygotes

On a représenté une même paire de chromosomes (en bleu) pour 3 individus différents ; A, B et C. Le chromosome est constitué de nombreux gènes, qui codent pour un caractère, et dont il peut exister plusieurs variants ou allèles ; ici nous avons deux variants du même gène (l'un rouge l'autre jaune). Les individus A et C sont dits homozygotes car, pour ce gène, ils ont le même allèle ; inversement, l'individu B est hétérozygote.

des populations est la sélection naturelle. La littérature forestière est très riche à ce sujet après plus de 50 années d'expérience avec les tests de provenances. Nous recommandons la lecture de trois synthèses sur ce sujet réalisées par Stern et Roche (1974), Morgenstern (1996) et Matyas (1999). Tous les résultats concordent pour montrer que les caractères phénologiques sont parmi les plus importants, suivis par la croissance et enfin par la morphologie. Ces résultats sont confirmés pour le chêne sessile (Ducousso et al., 2005). Les populations de chêne sessile sont beaucoup plus différenciées pour les marqueurs soumis à la sélection naturelle (caractères quantitatifs : phénologie, croissance et architecture) que pour les marqueurs neutres non soumis à la sélection naturelle (marqueurs moléculaires : isoenzymes, microsatellites...). Pour illustrer cette différenciation géographique, nous donnons trois cartes qui montrent la structuration géographique des ressources génétiques pour la phénologie, la vigueur et la forme (figure 2 page suivante).

Mécanismes au niveau de l'espèce

Les flux de gènes font partie des mécanismes évolutifs majeurs au sein d'une espèce. Il s'agit d'échange de gènes par la dispersion du pollen et des graines. Au niveau d'une population ces flux sont à la fois entrants et sortants. Chez les chênes, le pollen est dispersé par le vent et les glands principalement par les animaux. Le geai est capable de disperser de grandes quantités de glands (5 000 à 10 000/an) sur de longues distances (jusqu'à 11 km) (Ducousso et Petit, 1994). Streiff et al. (1998) ont étudié une parcelle de 5 ha dans la forêt domaniale de la Petite Charrie (Sarthe) et montrent que 64 % du pollen vient de l'extérieur de la parcelle. Dans ce même site, Gerber (communication personnelle) montre que près de 20 % des semis ont les deux parents extérieurs à la parcelle. Le bilan de ces flux de gènes très intenses est contrasté car ils permettent l'arrivée de nouveaux gènes qui peuvent être adaptés ou non aux conditions locales du futur.

² L'acide désoxyribonucléique ou ADN est la molécule support du code génétique

³ RubisCO ou ribulose 1,5 biphosphate carboxylase/oxygénase est une enzyme intervenant dans la photosynthèse qui permet la fixation du carbone du CO₂ dans la matière organique.

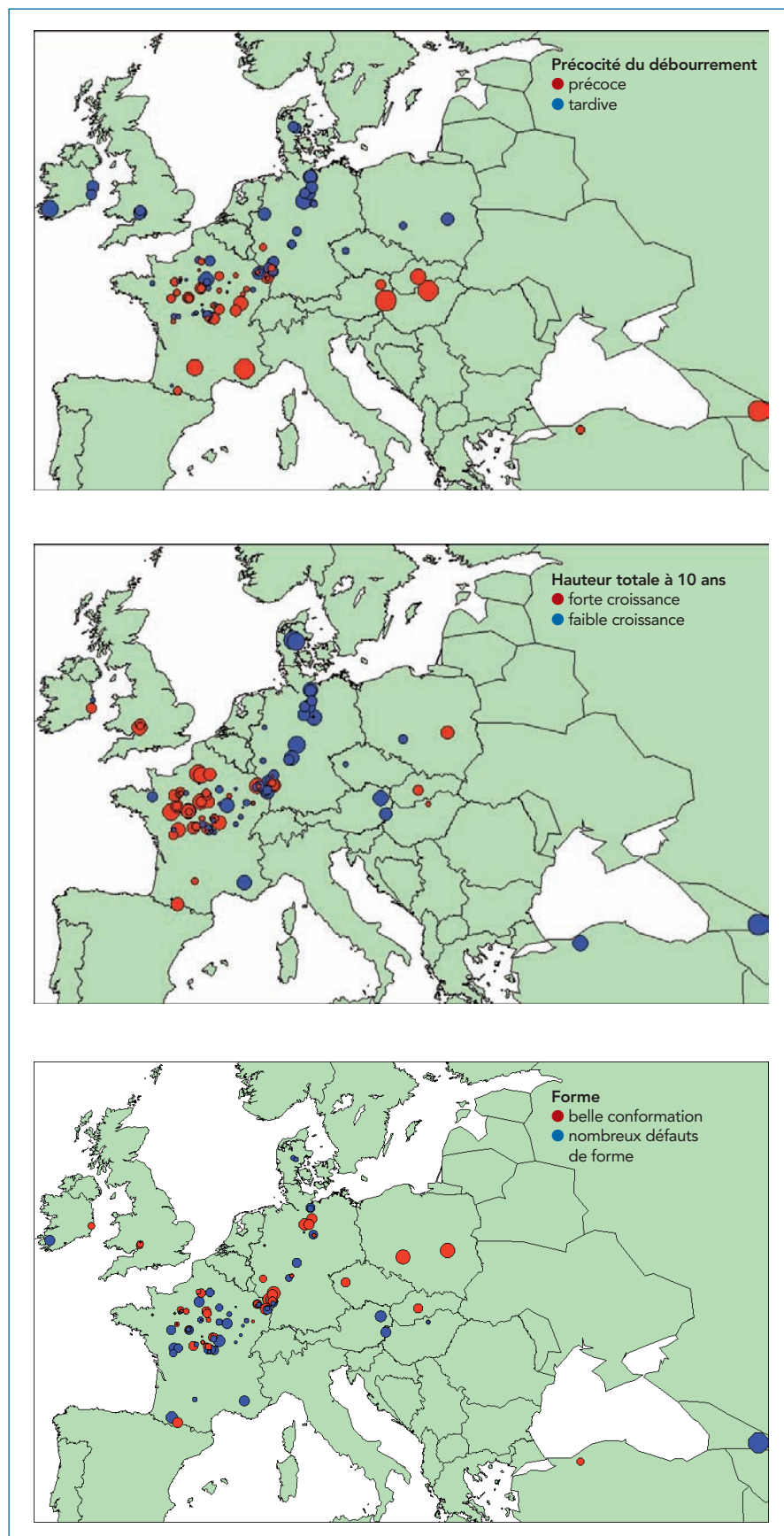


Fig. 2 : structuration de la variabilité génétique des populations de chêne sessile pour 3 caractères

Chaque point correspond à une population évaluée dans les tests de provenances ; le diamètre indique l'écart avec la moyenne.

Vitesse d'évolution

Pour illustrer les capacités d'évolution rapide des arbres, nous prendrons quatre exemples : (i) la recolonisation postglaciaire de l'épicéa, (ii) un cas de transfert artificiel de population d'une espèce autochtone, (iii) l'introduction d'une espèce exotique avec le chêne rouge et (iv) nous terminerons par un modèle théorique.

La recolonisation postglaciaire de la Scandinavie par l'épicéa commun a commencé par le nord vers 7000 BP en contournant le golfe de Botnie. Son extension s'est réalisée entre 3000 BP et 2000 BP. Malgré un nombre de générations réduit, des clines latitudinaux portant sur des caractères phénologiques, de croissance et de résistance au froid se sont mis en place (Hannerz et Westin, 2000).

Skroppa et Kohmann (1997) ont comparé une population norvégienne autochtone d'épicéa aux descendants d'une population allemande introduite et aux descendants de la même population mais prélevés dans son aire d'origine. Le comportement des descendants prélevés en Norvège était identique quelle que soit l'origine de la population mère ; par contre les descendants prélevés en Allemagne ont un arrêt de la végétation plus tardif et se différencient nettement des descendants de la même population mais prélevés en Norvège. La différenciation et l'adaptation aux conditions locales pour ce caractère se sont donc faites en une seule génération.

Daubrée et Kremer (1993) ont comparé dans des tests de provenances de chêne rouge des populations américaines et européennes pour le débournement et la coloration automnale. Malgré un faible nombre de générations depuis l'introduction, les populations européennes ont divergé des américaines pour ces deux caractères.

Kremer et Le Corre (2005) ont abordé le problème de manière théorique. Ils ont modélisé l'évolution de deux populations soumises à deux intensités de pression de sélection naturelle pendant 500 générations. À la 501^e génération, ils simulent une augmentation de la pression de sélection. Immédiatement la différenciation entre les populations augmente et elle se stabilise au bout de 50 générations.

Tous ces exemples montrent que les arbres ont des réponses adaptatives rapides face à un changement brutal du milieu.

Réponse prévisible des arbres aux changements en cours

Nous essaierons ici une réflexion sur les réponses possibles des arbres face aux changements climatiques, en envisageant trois cas : l'extinction, une adaptation locale et enfin la migration.

Existe-t-il un risque d'extinction ?

Au cours du quaternaire, les espèces européennes sont passées par des filtres sélectifs récurrents de grande intensité. Nous avons connu 15 cycles de Milancovitch donc autant de phases glaciaires et interglaciaires. Du fait de la géographie européenne, les possibilités de migration Sud Nord sont freinées par des barrières géographiques orientées Est Ouest : chaîne Cantabrique, Pyrénées, mer Méditerranée, Alpes, Balkans, mer Noire et Caucase. Toutes les extinctions (Magnolia, Liriodendron, Nissa, Taxodium, Sequoia, Pseudotsuga...) ont eu lieu lors des premiers cycles. Les espèces restantes ont été sélectionnées pour une adaptation exceptionnelle aux changements de milieux et/ou une capacité de dispersion très efficace. En conséquence, notre flore est particulièrement apte pour survivre à de nouveaux changements climatiques.

Est-ce que les populations locales s'adapteront ?

Rehfeldt *et al.* (2002) ont étudié 47 tests de provenances de pin sylvestre dont 6 avaient 110 populations communes. Ils obtiennent des courbes en cloche passant par un optimum (figure 3). Le pin sylvestre a une amplitude thermique de 5 °C sans modification notable de l'adaptation. Le plus surprenant est que ses populations ont en moyenne un optimum de température supérieur de 2,7 °C par rapport au site d'origine (ΔT). En conséquence, le réchauffement climatique va d'abord s'accompagner pour le pin sylvestre d'une augmentation de la vigueur puis nous assisterons une baisse de l'adaptation des populations. Ce résultat doit être nuancé par le fait que les populations du sud de l'aire sont dans un climat déjà au-delà de leur optimum ; par contre, celles du nord sont dans un climat beaucoup trop froid, cet écart pou-

vant atteindre 10 °C. Le chêne sessile semble suivre le même schéma mais avec un effet moins fort ($\Delta T = 0,8$ °C). Ce résultat est au conditionnel car il reste à confirmer et à publier.

Est-ce que les arbres vont migrer ?

Les études conduites sur la recolonisation postglaciaire nous apportent des informations précieuses sur les capacités migratoires des arbres. Les vitesses de migration varient de 10 à plus de 2 000 m par an. Elles dépendent de l'espèce et de la zone géographique considérée (tableau 2). Les distances de dispersion sont importantes car elles varient de 1 à 10 km par génération. Les chênes ont de bonnes aptitudes migratoires car ils se sont déplacés de 150 à 500 m par an avec une dispersion de 10 km/génération. La migration des espèces forestières est très efficace grâce à un double mécanisme : l'un de simple diffusion et l'autre d'événements rares

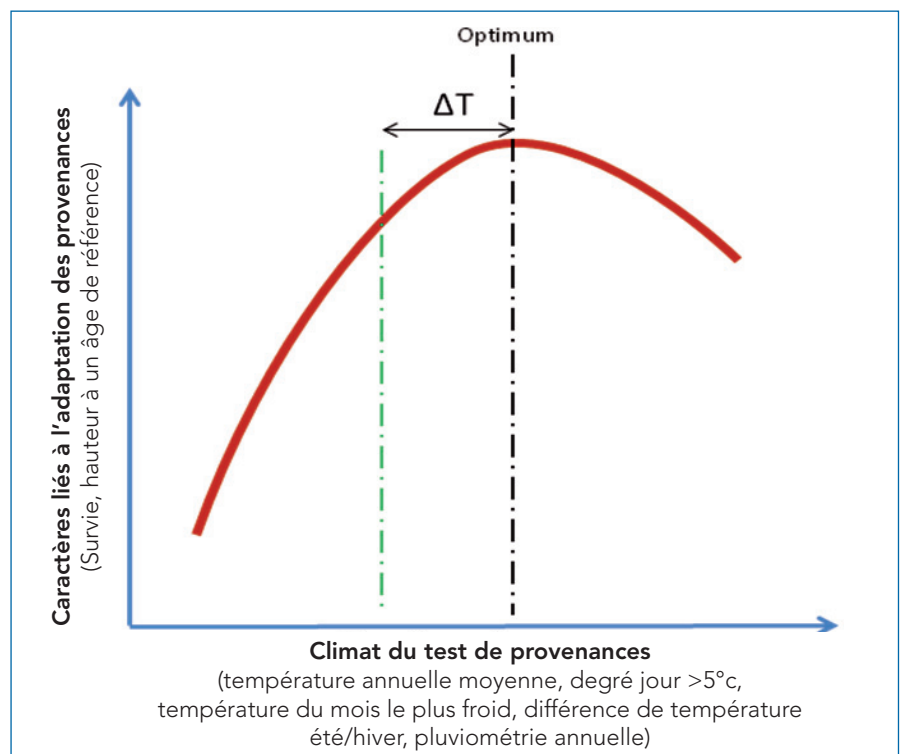


Fig. 3 : réponse adaptative de populations de pin sylvestre dans des tests de provenances (d'après Rehfeldt *et al.* 2002)

Les tirets noirs donnent l'optimum pour la population considérée et les tirets verts indiquent les conditions climatiques de la provenance. Le ΔT est différence entre l'optimum climatique de la population et les conditions climatiques dans sa zone d'origine.

de dispersion à longue distance. Prenons l'exemple de la figure 4. Nous sommes dans le processus de recolonisation postglaciaire. Un peuplement continu de chêne sessile (vert sombre) avance vers le nord. Des événements exceptionnels (à probabilité très faible) de dispersion à longue distance fondent des îlots avancés isolés. De là, l'espèce va gagner les environs par un processus de diffusion. Ces taches vont peut-être à peu « coalescer » pour former un peuplement continu. La combinaison de ces deux processus explique l'efficacité et la vitesse de recolonisation de l'Europe après la dernière glaciation.

L'efficacité de dispersion est certes considérable pour des organismes immobiles mais elle est insuffisante pour permettre de suivre les changements climatiques prévus, à moins que les phénomènes d'hybridation...

L'hybridation est un mécanisme fréquent chez les chênes d'une même section. L'Europe et le pourtour du bassin méditerranéen hébergent 38 espèces réparties sur 2 sections. Les deux sections sont celle des chênes blancs (sessile, pédonculé, pubescent, tauzin, etc.) et celle des « *cerris* » (chênes vert, kermès, liège, etc.). Sur toutes ces espèces, deux seulement ne sont pas thermophiles : le chêne sessile et le chêne pédonculé. L'hybridation interspécifique pourrait permettre une arrivée rapide des espèces thermophiles et une réserve de gènes d'adaptation, selon des processus qui restent à élucider. Chez les chênes européens, nous avons potentiellement un réservoir important de thermophilie mais il faut faire attention car beaucoup de ces espèces sont menacées à court terme pour des raisons démographiques (faiblesse du nombre de populations et des

effectifs), anthropiques (sylviculture, incendies, surpâturage, urbanisation, infrastructures linéaires) et les changements climatiques.

Conclusion : comment réagir face aux changements climatiques ?

Les ressources génétiques forment une part importante de la biodiversité utilisée par l'homme. En forêt, la diversité génétique est un facteur qui favorise la biodiversité de l'écosystème. Cette diversité n'est pas figée et est en constante évolution sous les effets des changements au sein des peuplements, des flux de graines et de pollen et par la sélection naturelle et anthropique.

La notion de qualité des ressources génétiques est un critère subjectif qui est basé sur de multiples paramètres (économique, écologiques...) par

Genre (latin/français)	Vitesse recolonisation (m/an)		Distance de dispersion (km/génération)	Type de dispersion	Type biologique des graines
	Grande Bretagne	Europe			
<i>Betula</i> /Bouleau	250	> 2 000	2,5	vent	graine ailée
<i>Corylus</i> / Noisetier	500	1500	7,5	animaux	noix
<i>Ulmus</i> /Orme	550	500 – 1 000	8	vent	samare
<i>Quercus</i> /Chêne	350 - 500	150 – 5 00	7 - 10	animaux	glands
<i>Pinus</i> /Pin	100 – 700	1500	1 - 7 1,5 1,5 - 2	vent	graine ailée
<i>Alnus</i> /Aulne	50 - 650	500 – 2 000	5 - 6	vent	graine ailée
<i>Tilia</i> /Tilleul	50 – 500	300 - 500	10	vent	graine ailée
<i>Fraxinus</i> /Frêne	50 - 200	200 - 500	1 - 3	vent	samare
<i>Fagus</i> /Hêtre	100 - 200	200 - 300	4 - 8	animaux	noix

Tab. 2 : synthèse sur la vitesse de recolonisation postglaciaire, distance de dispersion des graines, le mode de dispersion et le type de graine

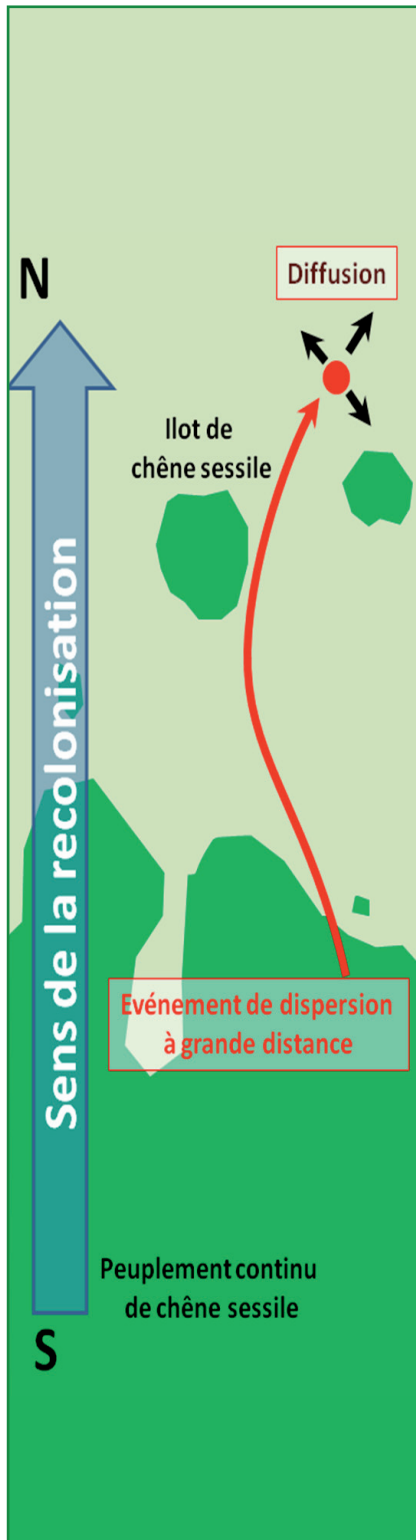


Fig. 4 : recolonisation postglaciaire avec des événements de dispersion à grande distance (rouge) suivis d'une diffusion (en noir) à partir du point de fondation de la nouvelle population.

La présence du chêne est signalée en vert foncé, l'absence en vert clair.

rapport à un objectif assigné à la forêt. La première qualité est l'adaptation qui concerne la survie, la croissance et la reproduction de la population dans des conditions environnementales données et constante. L'adaptabilité, c'est la capacité d'évolution d'une population dans un environnement changeant.

Le forestier doit choisir une sylviculture qui maintienne la diversité génétique sur le long terme et favorise les processus évolutifs pour permettre aux peuplements de suivre la course aux changements. La région de provenance locale offre des garanties d'adaptation (aux conditions actuelles) mais son adaptabilité n'est pas garantie : elle dépend de sa diversité génétique et de l'intensité des changements environnementaux. En l'état des connaissances, il convient d'apporter une réponse graduée et éviter toute anticipation hasardeuse. Il faut éviter des mouvements hâtifs de substitution de provenances car nous risquons d'éliminer des génotypes survivants ayant un fort potentiel. Nous irions à l'encontre de l'évolution de nos ressources génétiques. Le recours à un matériel forestier de reproduction « miracle » une provenance ou une espèce de chêne plus thermophile, est à éviter car il peut aller à l'encontre de l'objectif du maintien de la biodiversité.

Pour les chênes, nous conseillons :

- d'avoir une bonne adéquation entre l'espèce et la station : le pédonculé doit être réservé aux stations bien alimentées en eau comme les milieux alluviaux ou hydromorphes, ailleurs il faut favoriser le chêne sessile ;
- de maintenir un mélange d'espèces et de ne pas éradiquer les chênes thermophiles comme le pubescent et le tauzin ;
- de donner la priorité à la régénération naturelle si les semenciers sont de l'espèce objectif, en nombre suffisant et de bonne conformation ;
- en cas de recours à la plantation, de choisir une provenance proche géographiquement et écologiquement. De plus, pour bien piéger la

diversité du peuplement, la récolte des semences doit être réalisée sur au moins 30 points et si possible 50 ; pour permettre ensuite la sélection des meilleurs individus en nombre suffisant et maintenir une forte hétérozygotie, la densité de plantation doit être aussi élevée que possible (cependant nous ne pouvons pas donner de préconisation technique précise faute d'expérimentation dans ce domaine). L'idéal serait de pouvoir en plus mélanger plusieurs peuplements sélectionnés d'une même région de provenance. Ce message évoluera dans le temps pour s'adapter aux nouvelles connaissances en cours d'acquisition en génétique.

Les chênes sont des essences longévives, les changements subis entre le stade juvénile et le stade adulte seront très importants. C'est pourquoi le forestier doit prendre en compte l'adaptation et l'adaptabilité. Le choix du meilleur « contrat d'assurance » est crucial et les options « diversité génétique maximale » et « matériel adapté localement » sont incontournables.

Alexis DUCOUSSO

Équipe de génétique, UMR BIOGECO
INRA Bordeaux

Remerciements

Cet article est très fortement inspiré de la conférence donnée le 15 mars 2006 à Paris par Antoine Kremer. Elle était intitulée « HOW CAN TREES WITHSTAND CLIMATIC CHANGES?? ». Cet exposé est publié dans la référence suivante : Kremer A., 2007. How well can existing forests withstand climate change ? in « Climate change and forest genetic diversity : implications for sustainable managements in Europe ». Koskela, J., Buck, A. and Tessier du Cros. Editors. Bioversity International, Rome, Italy. p. 3- 17. Il est très chaleureusement remercié pour la qualité et la clarté de cette synthèse et pour m'avoir donné le diaporama original et l'article afin que je puisse rédiger cet article.

Bibliographie

DUCOUSSO A., PETIT R., 1994. Dossier sur le plus grand reboiseur d'Europe : le geai des chênes. Forêt-Entreprise, n° 98, pp. 60-64

DUCOUSSO A., LOUVET J.M., JARRET P., KREMER A., 2005. Geographic variations of sessile oaks in French provenances tests. Proceeding colloque IUFRO OAK 2003, Tsukuba, Japon, pp. 128-138

HANNERZ M., WESTIN J.U., 2000. Growth Cessation and Autumn-frost Hardiness in One-year-old *Picea abies* Progenies from Seed Orchards and Natural Stands. Scandinavian Journal of Forest Research, vol. 15 n° 3, pp. 309-317

JOHNSEN Ø., FOSSDAL C.G., NAGY N.E., MØLMANN J., DÆHLEN O.G., SKRØPPA T., 2005. Climatic adaptation in *Picea abies* progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. Plant, Cell and Environment, vol. 28, pp.1090-1102

MATYAS C., 1999. Forest genetics and sustainability. Kluwer Academic Publisher, 287 p.

MORGENSTERN EK, 1996. Geographic variation in forest trees genetic basis in silviculture. UBC press, 209 p.

MÜLLER-STARK G., 1988. In Genetic effects of air pollutants in forest tree population. F. Scholz, H.-R. Gregorius, D. Rudin, eds. Berlin, New York : Springer-Verlag, pp. 127-141

REHFELDT GE, TCHEBAKOVA NM, PARFENOVA YI, WYKOFF WR, KUZMINA NA, MILYUTIN LI, 2002. Intraspecific response to climate in *Pinus sylvestris*. Global Change Biology, vol. 8 n°9, pp. 912-929

SKROPPA T., NIKKANEN T, RUOTSALAINENE ET JOHNSEN O, 1994. Effects of sexual reproduction at different latitudes on performance of the progeny of *Picea abies*. Sylvae Genetica, vol. 43, pp. 297-303

STERN K., ROCHE L., 1974. Genetics of forest ecosystems. Springer-Verlag, 330 p.

STREIFF R., DUCOUSSO A., KREMER A., 1998. Organisation de la diversité génétique spatiale et flux polliniques dans une chênaie mixte. Hors série : Méthodologies de gestion et de conservation des ressources génétiques. Génétique, Sélection et Evolution, vol. 30, suppl.1, pp. S137-S152.

TORTIX., 2005. Variabilité génétique de la réponse du métabolisme carboné du chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) à des teneurs croissantes en CO₂. Thèse Université Nancy 1 ; 2005. 130 p.