© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

Évolution biologique des arbres et évolution climatique

Par Antoine Kremer [1]

Le changement climatique, dont le rythme semble s'accélérer, amène régulièrement au centre de l'actualité un cortège de conséquences plus ou moins directes dans le domaine agricole. Quand certaines régions sont en proie à des sécheresses récurrentes et au manque d'eau, d'autres voient leurs conditions climatiques devenir un peu plus clémentes, interrogeant sur les possibilités d'un déplacement géographique de certaines cultures (le vin de Bordeaux finira-t-il par être produit en Cornouailles ?). Un tel déplacement pourrait se produire par choix et par action humaine (on irait planter les espèces concernées ailleurs), mais pourrait-il aussi se faire naturellement, au gré de l'évolution biologique des végétaux en réaction aux nouvelles conditions climatiques ?

Pour répondre à une telle question, il faut disposer d'éléments de comparaison sur très longue période (remontant aux évolutions climatiques antérieures) et portant sur des espèces végétales à longue vie et évolution lente, dont on a pu apprécier le comportement au fil du temps. À cet égard, les arbres (et les forêts qu'ils composent) constituent un objet d'observation particulièrement intéressant, que nous présente Antoine Kremer dans cet article, à partir du cas des chênes tempérés. En effet, à la lumière de l'histoire évolutive des arbres (leur migration au fil du temps, la sélection naturelle, leur résilience, leur adaptation, leur génétique), on peut apprécier leur capacité à faire face aux changements climatiques, individuellement comme collectivement. Ceci permet, comme le souligne Antoine Kremer dans un second temps, d'en tirer divers enseignements pour la gestion forestière : en matière d'assistance à la migration des espèces, de temporalité de la gestion sylvicole, de composition des

1. Directeur de recherches émérite à l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE), unité mixte de recherche (UMR) Biogeco, INRAE-université de Bordeaux ; ancien directeur de l'Institut français de la biodiversité, de l'UMR Biogeco et du LabEx COTE (Continental To Coastal Ecosystems).

forêts, etc. À l'heure où l'on entend parler plus fréquemment de mortalité d'espèces et de changements génétiques dans les forêts, les connaissances relatives à l'évolution biologique des arbres apportent de nouveaux éléments à prendre en compte dans l'adaptation au changement climatique. S.D.

Les forêts sont aujourd'hui au centre d'enjeux environnementaux planétaires. Elles sont sollicitées pour répondre au défi climatique, grâce à leur capacité de séquestrer du carbone. Mais en même temps, leurs réponses à ces sollicitations sont fragilisées par les *stress* engendrés par l'évolution climatique. Cette ambivalence concentre aujourd'hui de nombreuses interrogations sociétales et scientifiques. Les forêts peuvent-elles répondre aux enjeux d'atténuation du climat, alors même que leur devenir est incertain ? Ces inquiétudes au sein de la communauté scientifique et plus généralement de la société sont suscitées par l'évocation de plus en plus fréquente, dans les médias, de mortalités d'arbres consécutives à des événements climatiques extrêmes. Elles s'appuient aussi sur une argumentation scientifique alléguant que la longueur de génération serait un frein à l'évolution biologique face à la rapidité de l'évolution climatique. Qu'en est-il vraiment ? L'évolution biologique, au sens darwinien du terme, peut-elle suivre l'évolution climatique en cours ?

Les réponses à ces questions s'inspirent d'une double analyse. Tout d'abord, une lecture historique au regard de la biologie évolutive des arbres permet d'appréhender leurs réponses aux crises environnementales antérieures. Que nous apprennent les trajectoires passées ? Comment les espèces forestières ont-elles réagi aux changements environnementaux auxquels elles ont été soumises depuis leur présence en Europe ? Peut-on en tirer des conclusions sur l'évolution en cours ? Le deuxième champ d'investigation se nourrit des recherches contemporaines menées sur les mécanismes évolutifs propres aux arbres et qui façonnent leurs réponses aux multiples sollicitations environnementales. Quels sont les processus génétiques et démographiques qui modulent l'évolution biologique des arbres ? Quels sont leur mode et leur vitesse d'action ? Sont-ils accélérés et intensifiés par l'évolution climatique en cours ? Ce double regard, rétrospectif et contemporain, conduit à en tirer des enseignements sur la gestion forestière pour répondre au défi suscité par le dérèglement climatique. Peut-on stimuler l'évolution biologique des peuplements forestiers lors des interventions sylvicoles ? Cet article, s'appuyant sur l'exemple des chênes

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

tempérés, explore les capacités et limites de résilience des arbres, et aborde donc résolument la question de l'évolution contemporaine des forêts, en réponse à l'évolution du climat.

Leçons de l'histoire évolutive

Depuis leur présence en Europe, les espèces ligneuses forestières ont connu des changements climatiques de grande ampleur, notamment suite au refroidissement qui a marqué la transition ère tertiaire / ère quaternaire. L'ère quaternaire est en effet caractérisée par une alternance de cycles de glaciation, chaque cycle étant singularisé par la succession d'une longue période froide (glaciaire, pouvant durer jusqu'à 100 000 ans) et d'une période chaude plus courte (interglaciaire, durant 10 000 à 20 000 ans). Au total, plus d'une quinzaine de cycles se sont ainsi succédé depuis la fin de l'ère tertiaire jusqu'à l'époque actuelle [2]. Les arbres ont donc été soumis de manière répétée à des changements climatiques de grande ampleur. Pour être complet, chaque période glaciaire a souvent connu des séquences plus brèves de réchauffement et, de la même manière, les périodes interglaciaires ont connu des séquences froides plus brèves.

Que nous apprennent l'histoire et l'évolution des arbres au cours de ces changements climatiques ? Le refroidissement qui caractérise la transition entre l'ère tertiaire et quaternaire, et notamment la mise en place des tout premiers cycles de glaciation, s'est accompagné de l'extinction de nombreuses espèces forestières [3]. Durant les premiers cycles de glaciation — jusque vers 800 000 ans avant notre époque — un véritable tri sélectif des espèces forestières a eu lieu. Par la suite, durant les derniers cycles de glaciation, peu d'espèces ont disparu à l'échelle européenne [4]. En particulier, la période de réchauffement postglaciaire actuelle, qui a démarré il y a plus de 15 000 ans, ne s'est soldée que par un nombre très limité d'extinctions d'espèces ligneuses. L'interprétation de ces données est que les premiers cycles de glaciation ont

2. RULL Valentí, *Quaternary Ecology, Evolution, and Biogeography*, Cambridge, Mass. : Academic Press, 2020.

3. EISERHARDT Wolf L. *et alii*, « Climate-driven Extinctions Shape the Phylogenetic Structure of Temperate Tree Floras », *Ecology Letters*, vol. 18, n° 3, mars 2015, p 263-272 ; et SVENNING Jens-Christian, « Deterministic Plio-Pleistocene Extinctions in the European Cool-temperate Tree Flora », *Ecology Letters*, vol. 6, n° 7, juillet 2003, p. 646-653.

4. MAGRI Donatella *et alii*, « Quaternary Disappearance of Tree Taxa from Southern Europe: Timing and Trends », *Quaternary Science Reviews*, vol. 163, mai 2017, p. 23-55. URL : https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0277379116304838?via%3Dihub. Consulté le 28 mai 2024.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

LA RÉSILIENCE DES ARBRES À L'ÉVOLUTION CLIMATIQUE

Depuis leur présence en Europe, les arbres ont été confrontés à des changements climatiques de grande ampleur, notamment lors des cycles de glaciation au cours de l'ère quaternaire, dont les amplitudes de variation de température avoisinaient plus de 8 °C, entre périodes chaudes et froides [1]. À une échelle de temps plus courte et plus récente, des documents historiques relatent les effets de variations climatiques locales ou les conséquences d'événements climatiques extrêmes sur les forêts. C'est le cas notamment lors de la transition entre le Petit Âge glaciaire qui a sévi entre 1450 et 1850, et le début de l'Anthropocène (depuis 1850) [2]. Les recherches en palynologie, paléoécologie, génétique et génomique des populations, et biologie évolutive sur ces périodes ont permis de tirer plusieurs enseignements relatifs aux capacités de résilience des arbres face au changement climatique, qui sont résumés dans le tableau 1 (ci-contre). ■

A.K.

1. RULL Valentí, *Quaternary Ecology, Evolution, and Biogeography,* Cambridge, Mass. : Academic Press, 2020.

2. LE ROY LADURIE Emmanuel, *Histoire humaine et comparée du climat. Vol. 1. Canicules et glaciers (XIIIe-XVIIIe siècles)* ; et *Vol. 3. Le réchauffement de 1860 à nos jours,* Paris : Fayard, respectivement 2004 et 2009.

constitué un filtre sélectif en faveur des espèces les plus résistantes au froid [5] et les plus résilientes aux alternances climatiques [6]. En effet, les alternances climatiques ont généré des mouvements migratoires et des variations démographiques à l'échelle continentale des espèces : expansion durant les périodes interglaciaires et rétraction durant les périodes glaciaires. À chaque réchauffement (période interglaciaire), les arbres ont suivi l'évolution climatique et migré vers le nord, qui leur était resté totalement inhospitalier durant les périodes froides. Ces sollicitations migratoires ont-elles-mêmes constitué un facteur de sélection naturelle en faveur des espèces les plus vagiles [7], et les plus plastiques, capables de recoloniser rapidement les espaces libérés par le réchauffement et de s'y adapter [8].

5. SVENNING Jens-Christian, *op. cit.*

6. DYNESIUS Mats et JANSSON Roland, « Evolutionary Consequences of Changes in Species' Geographical Distributions Driven by Milankovitch Climate Oscillations », *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, vol. 97, n° 16, 1er août 2000, p. 9115-9120. URL : https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.97.16.9115. Consulté le 28 mai 2024.

7. Une espèce est dite vagile lorsqu'elle a la faculté de se mouvoir, de se déplacer, sur le substrat de son environnement, contrairement à celles dites sessiles qui sont fixées à leur substrat (NDLR).

8. DYNESIUS Mats et JANSSON Roland, *op. cit.*

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

Tableau 1. **Résilience des arbres face au changement climatique : les enseignements de la recherche**

Éléments factuels	Commentaires	Références bibliographiques
Extinction limitée d'espèces lors des derniers cycles de glaciation	Passé le tri sélectif lors des premiers cycles de glaciation, les extinctions ont été très limitées lors des cycles ultérieurs.	MAGRI Donatella, « Persistence of Tree Taxa in Europe and Quaternary Climate Changes », *Quaternary International*, vol. 219, n° 1-2, juin 2010, p. 145-151 ; et MAGRI Donatella *et alii*, « Quaternary Disappearance of Tree Taxa from Southern Europe: Timing and Trends », *Quaternary Science Reviews*, vol. 163, mai 2017, p. 23-55.
Migration rapide lors du dernier réchauffement postglaciaire	Les migrations ont été plus rapides que la vitesse du réchauffement climatique postglaciaire.	GIESECKE Thomas et BREWER Simon, « Notes on the Postglacial Spread of Abundant European Tree Taxa », *Vegetation History and Archaeobotany*, vol. 27, mars 2018, p. 337-349.
Adaptation locale rapide	Des changements génétiques ont été observés au cours d'un nombre limité de générations*. Des espèces exotiques introduites en Europe ont divergé génétiquement de leurs populations sources depuis leur introduction.	SALEH Dounia *et alii*, « Genome-wide Evolutionary Response of European Oaks during the Anthropocene », *Evolution Letters*, vol. 6, n° 1, février 2022, p. 4-20 ; CAIGNARD Thomas *et alii*, « Fluctuating Selection and Rapid Evolution of Oaks during Recent Climatic Transitions », *Plants People Planet*, vol. 6, n° 1, janvier 2024, p. 221-237 ; KREMER Antoine et HIPP Andrew L., « Oaks: An Evolutionary Success Story », *New Phytologist*, vol. 226, n° 4, mai 2020, p. 987-1011.
Maintien spatio-temporel de la diversité génétique	En dépit des vagues répétées de migration suite aux cycles de glaciation, la diversité est maintenue au cours des cycles et sur l'aire de distribution des espèces.	MILESI Pascal *et alii*, « Resilience of Genetic Diversity in Forest Trees over the Quaternary », *BioRxiv*, décembre 2023. URL : https://doi.org/10.1101/2023.01.05.522822. Consulté le 28 mai 2024.
Introgression adaptative	Introgression entre le chêne sessile et le chêne pédonculé permettant une meilleure adaptation au froid du chêne sessile.	LEROY Thibault *et alii*, « Adaptive Introgression as a Driver of Local Adaptation to Climate in European White Oaks », *New Phytologist*, vol. 226, n° 4, mai 2020, p. 1171-1182.
Évolvabilité élevée	En comparaison d'autres espèces animales et végétales, l'« évolvabilité » des chênes est parmi les plus élevées**.	ALEXANDRE Hermine *et alii*, « How Does Contemporary Selection Shape Oak Phenotypes? », *Evolutionary Applications*, vol. 13, n° 10, décembre 2020, p. 2772-2790.

*Voir le dernier encadré de cet article, sur le rythme de l'évolution des chênes, *infra*.
**Sur la notion d'évolvabilité, voir le deuxième encadré de cet article, *infra*.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

Ce retour historique sur le temps très long rappelle que des forces sélectives (alternances climatiques) s'exerçant à cette échelle de temps ont façonné la composition en espèces de nos forêts actuelles pour une meilleure résilience aux variations climatiques. Les analyses en génétique des populations mentionnant le maintien de diversité génétique élevée en dépit des variations démographiques de grande ampleur (expansion et rétraction de populations en réponse aux cycles de glaciation) corroborent la résilience des espèces actuelles [9]. En complément aux trajectoires évolutives sur le temps très long, les dynamiques évolutives postérieures à des crises climatiques plus récentes, traduisent également les capacités d'adaptation rapide au changement climatique (encadré précédent). En résumé, l'histoire évolutive sur différentes échelles de temps suggère des capacités de résilience réelles des arbres, qui interrogent sur leur efficacité à l'époque contemporaine.

Évolution contemporaine

Le changement climatique constitue un vrai défi évolutif aux espèces animales et végétales, auquel elles répondent par différents mécanismes. Soit elles migrent en suivant le déplacement du climat ; les mouvements migratoires des arbres au cours des phases interglaciaires en témoignent [10], et les observations contemporaines corroborent ces déplacements suscités par l'évolution climatique [11]. Soit elles restent sur place et s'adaptent au changement environnemental en cours par évolution darwinienne. À plus court terme, elles peuvent aussi s'acclimater au nouvel environnement, sans changement de la constitution génétique des populations, grâce à leur plasticité, mais cette acclimatation n'est pas transmissible aux générations ultérieures. À ces deux mécanismes s'ajoute l'introgression adaptative, qui désigne l'échange de gènes entre espèces pouvant contribuer à leur adaptation. L'hybridation est relativement fréquente, notamment chez les espèces ligneuses, et peut conduire à transférer des gènes d'intérêt adaptatif.

---

9. MILESI Pascal *et alii*, « Resilience of Genetic Diversity in Forest Trees over the Quaternary », *BioRxiv*, décembre 2023. URL : https://doi.org/10.1101/2023.01.05.522822. Consulté le 28 mai 2024.

10. GIESECKE Thomas *et alii*, « Patterns and Dynamics of European Vegetation Change over the Last 15,000 Years », *Journal of Biogeography*, vol. 44, n° 7, juillet 2017, p. 1441-1456. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jbi.12974. Consulté le 28 mai 2024.

11. DELZON Sylvain *et alii*, « Field Evidence of Colonisation by Holm Oak, at the Northern Margin of Its Distribution Range, during the Anthropocene Period », *PLoS [Public Library of Science] One*, vol. 8, n° 11 novembre 2013, e80443. URL : https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0080443. Consulté le 28 mai 2024.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

Migration

Une vision spatio-temporelle de l'évolution climatique actuelle peut être fournie par la vitesse de déplacement du climat [12]. Concrètement, adaptée à une espèce donnée, cette métrique permet d'estimer la vitesse à laquelle l'espèce devrait migrer pour demeurer dans sa niche climatique [13]. Par exemple, les modélisations de la niche climatique des chênes blancs tempérés (chêne sessile et chêne pédonculé), se calant sur les différents scénarios du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat), prévoient un déplacement vers le nord-est de leur niche d'une distance de 100 à 500 kilomètres (km) d'ici la fin de notre siècle [14]. La comparaison de ces prédictions avec les données réelles de migration observées à différentes époques est délicate, compte tenu des différences de contexte écologique et territorial. À titre d'exemple, les observations démographiques faites ces dernières décennies de l'expansion du chêne vert — une espèce méditerranéenne — dans les forêts littorales atlantiques mentionnent des migrations de 30 mètres par an.

En revanche, on dispose de données plus nombreuses sur les migrations consécutives au réchauffement climatique relatif à la période interglaciaire en cours. Les grains de pollen dispersés par les arbres sont conservés dans les sédiments, ce qui permet rétrospectivement de dater localement la présence des espèces végétales (palynologie). Dans le cas des chênes caducifoliés, on a ainsi estimé la vitesse de migration naturelle durant le dernier réchauffement postglaciaire à 500 mètres par an [15]. Transposées dans le contexte des préoccupations actuelles qui se situent à l'échelle du siècle, ces données observées suggèrent une migration naturelle de 50 km par siècle (recolonisation postglaciaire des chênes caducifoliés) et 3 km par siècle (migration contemporaine du chêne vert). Pour résumer, le défi de migration issu des simulations de niches écologiques est

12. LOARIE Scott R. *et alii*, « The Velocity of Climate Change », *Nature*, vol. 462, décembre 2009, p. 1052-1055.

13. La niche climatique d'une espèce réunit toutes les conditions climatiques nécessaires au maintien de l'espèce. Concrètement, elle correspond à l'enveloppe des conditions climatiques (niche réalisée) sévissant sur l'espace qu'occupe l'espèce. On fait généralement l'hypothèse qu'elle est invariante au cours du temps.

14. DYDERSKI Marcin K. *et alii*, « How Much Does Climate Change Threaten European Forest Tree Species Distributions? », *Global Change Biology*, vol. 24, n° 3, mars 2018, p. 1150-1163 ; et ILLÉS Gábor et MÓRICZ Norbert, « Climate Envelope Analyses Suggests Significant Rearrangements in the Distribution Ranges of Central European Tree Species », *Annals of Forest Science*, vol. 79, art. 35, 2022. URL : https://annforsci.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13595-022-01154-8. Consulté le 28 mai 2024.

15. GIESECKE Thomas et BREWER Simon, « Notes on the Postglacial Spread of Abundant European Tree Taxa », *Vegetation History and Archaeobotany*, vol. 27, mars 2018, p. 337-349.

de l'ordre de 100 à 500 km pour le siècle à venir, alors que les estimations de migration naturelle basées sur des données contemporaines et historiques varient de 3 à 50 km. Malgré les différences de contexte, les différences entre vitesses observées et vitesses nécessaires au maintien dans la niche climatique (prédites dans le cadre des scénarios du GIEC) sont telles que l'on peut conclure à l'incapacité de la migration naturelle à suivre le déplacement du climat.

Ces limitations de migration par graines sont en partie compensées par les dispersions de pollen, dont l'amplitude s'approche des prédictions de déplacement de niches écologiques [16]. Le pollen de nombreuses espèces forestières est dispersé par le vent et les études de dispersion faites par analyse génétique (empreinte d'ADN [acide désoxyribonucléique]) mentionnent des distances effectives supérieures à 80 km dans le cas des chênes [17]. Si les individus (graines, semis) ne peuvent pas « suivre » le climat, les gènes le peuvent plus facilement. Cependant, l'efficacité de la dispersion des gènes par pollen ne sera garantie que si elle aboutit *in fine* à une fécondation et à la naissance d'une graine. Elle ne pourra donc constituer un recours que pour les espèces occupant de grandes aires. Les vitesses de dispersion efficace (aboutissant à une graine) de gènes par pollen au regard de la vitesse de déplacement du climat ont été peu étudiées expérimentalement à ce jour [18], mais les modélisations théoriques suggèrent que le flux de gènes par pollen peut contribuer à modifier la niche climatique de l'espèce dans la direction du changement climatique [19].

Sélection naturelle et adaptation darwinienne

À défaut de migration, comment les arbres, espèces sessiles, peuvent-ils s'adapter à l'évolution climatique s'ils restent sur place ? Il peut paraître trivial d'évoquer la sélection naturelle comme mécanisme d'évolution adaptative des arbres. Mais l'évocation des particularités de la sélection naturelle inhérentes aux arbres suffit pour en démontrer l'efficacité dans des peuplements forestiers

16. Kremer Antoine *et alii*, « Long-distance Gene Flow and Adaptation of Forest Trees to Rapid Climate Change », *Ecology Letters*, vol. 15, n° 4, avril 2012, p. 378-392. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1461-0248.2012.01746.x. Consulté le 28 mai 2024.

17. Buschbom Jutta, Yanbaev Yulay et Degen Bernd, « Efficient Long-Distance Gene Flow into an Isolated Relict Oak Stand », *Journal of Heredity*, vol. 102, n° 4, juillet-août 2011, p. 464-472. URL : https://academic.oup.com/jhered/article/102/4/464/899137. Consulté le 28 mai 2024.

18. Kremer Antoine *et alii*, *op. cit.*

19. Aguilée Robin *et alii*, « Pollen Dispersal Slows Geographical Range Shift and Accelerates Ecological Niche Shift under Climate Change », *PNAS*, vol. 113, n° 39, 27 septembre 2016, p. E5741-E5748. URL : https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1607612113. Consulté le 28 mai 2024.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

renouvelés par régénération naturelle. C'est lors de la phase de renouvellement d'un peuplement que s'opèrent les changements génétiques au niveau populationnel qui conditionnent l'évolution du peuplement, par tri sélectif des semis les mieux adaptés. La plupart des espèces forestières actuelles sont en effet régénérées par voie naturelle, par croisements libres entre les arbres adultes constituant les peuplements forestiers. Les semis, résultant de ces croisements, se développent librement, pendant une période juvénile qui peut durer jusqu'à une quinzaine d'années avant la première intervention humaine [20]. Durant cette période juvénile, le succès des semis dépend de leur capacité à mobiliser les ressources disponibles (eau, éléments minéraux) et à échapper aux différents prédateurs (vertébrés, insectes, champignons…) par rapport à leurs voisins directs. L'efficacité de ce tri sélectif en termes d'adaptation, c'est-à-dire les différences génétiques entre les deux générations, entre les semis survivants et leurs parents, dépend principalement de trois facteurs :

- la diversité du *pool* génétique constitué par les parents,
- l'intensité de sélection, caractérisée par le taux de sélection (le rapport entre l'effectif des semis survivants et l'effectif des graines lors de l'ensemencement),
- le contrôle génétique des propriétés phénotypiques contribuant à la survie.

Dans le jargon généticien, la combinaison de ces trois composantes désigne le « potentiel adaptatif » d'une population : chacune de ces composantes contribue positivement à l'augmenter. Trois décennies de recherche en génétique forestière ont apporté des connaissances essentielles sur ces composantes, qui suggèrent un potentiel adaptatif considérable au sein des peuplements de chênes.

En premier lieu, il convient de citer leur niveau très élevé de diversité génétique, maintenu grâce notamment à leur dynamique démographique [21]. Tout nouveau variant génétique, contribuant à la diversité, est généré par un événement mutationnel et son destin dépend principalement de la taille de la population au sein de laquelle il est né. Si cette taille est faible, le nouveau variant a de fortes chances de disparaître. Or, les arbres maintiennent des tailles de populations élevées, grâce notamment aux échanges de gènes par pollen, intenses et à longue distance [22]. L'enrichissement en diversité

20. Jarret Pascal, *Chênaie atlantique*, Cachan : Lavoisier, 2004.

21. Gailing Oliver *et alii*, « Oak Population Genomics », *Population Genomics*, Springer, décembre 2021.

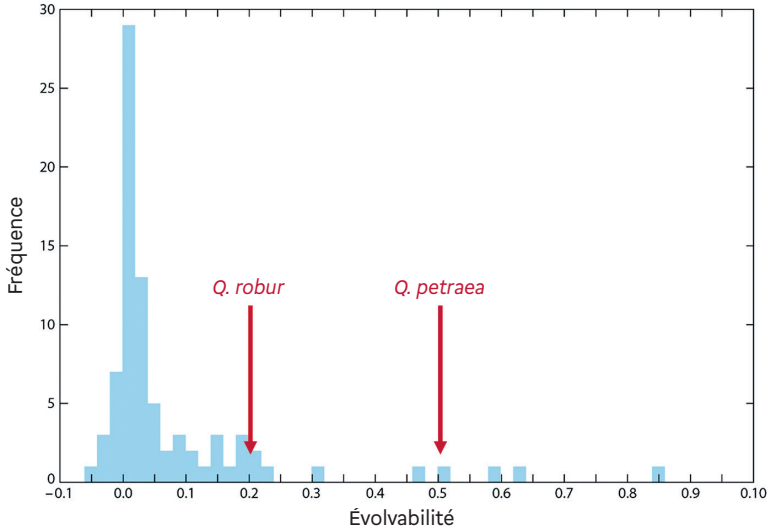
22. Kremer Antoine *et alii*, *op. cit.*

VALEUR ADAPTATIVE ET ÉVOLVABILITÉ DES CHÊNES

La valeur adaptative (*fitness*) d'un arbre désigne ses capacités de maintien au cours des générations ultérieures. Concrètement, la valeur adaptative d'un arbre adulte peut être mesurée par le nombre de descendants survivants et ayant atteint le même âge que l'arbre parent. Son estimation nécessite donc l'accès à deux générations successives dans une même population, et la reconstitution des relations de parenté entre les arbres des deux générations. Sa mesure en forêt est donc laborieuse et handicapée par les contraintes expérimentales liées au contexte forestier.

La valeur adaptative est une notion centrale en biologie évolutive et sa variance au sein d'une population fournit une estimation de l'évolvabilité de cette population (qui est une autre expression du potentiel adaptatif en plus de celle évoquée dans le texte). Récemment, les mesures de valeurs adaptatives des arbres constituant une forêt mixte de chênes pédonculés (*Q. [Quercus] robur*) et chênes sessiles (*Q. petraea*) ont été réalisées [1], et leurs évolvabilités comparées aux mesures disponibles dans le règne animal et végétal (soit 82 estimations [2]). Le graphique 1

Graphique 1. **Capacités évolutives réelles des deux espèces de chêne *Q. robur* et *Q. petraea***



Source : graphique adapté de HENDRY Andrew P. *et alii, op. cit.*

1. ALEXANDRE Hermine *et alii*, « How Does Contemporary Selection Shape Oak Phenotypes? », *Evolutionary Applications*, vol. 13, n° 10, décembre 2020, p. 2772-2790. URL : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/eva.13082. Consulté le 28 mai 2024.

2. HENDRY Andrew P. *et alii*, « The Contemporary Evolution of Fitness », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 49, novembre 2018, p. 457-476. URL : https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062358. Consulté le 28 mai 2024.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

positionne les valeurs obtenues pour les deux chênes (flèches rouges) par rapport à la distribution observée sur les 82 valeurs (distribution en bleu, fréquence en % des valeurs observées dans le règne animal et végétal). Il illustre les réelles capacités évolutives des deux chênes. ■

A.K.

génétique est donc continu au cours de l'Histoire. En deuxième lieu, l'intensité de sélection est également très élevée. Dans le cas particulier de la régénération naturelle du chêne sessile ou pédonculé, plus de 95 % des semis sont éliminés par sélection naturelle au cours de la phase juvénile. À titre d'illustration, la densité de semis de chênes peut varier de 100 000 à un million à l'hectare, alors que n'en subsistent qu'une dizaine de milliers à l'issue de la phase juvénile [23]. Enfin, concernant la troisième composante, les résultats issus de travaux menés en génétique quantitative montrent que les principaux caractères phénotypiques contribuant à la valeur adaptative d'un semis sont héritables en peuplements naturels chez les chênes.

En résumé, ces résultats expérimentaux relatifs aux composantes du potentiel adaptatif des chênes traduisent de réelles potentialités d'évolution génétique en une seule génération (encadré ci-contre). Ces prédictions ont récemment été confirmées par des résultats expérimentaux issus de suivis génétiques temporels conduits dans des forêts de chênes sessiles lors de la transition climatique entre la période froide sévissant à la fin du Petit Âge glaciaire (1670-1850) et le réchauffement au début de l'Anthropocène (1850-2000) (encadré page suivante).

L'introgression adaptative

Les chênes européens regroupent une trentaine d'espèces, dont le plus grand nombre est présent en région méditerranéenne. Ils colonisent des milieux écologiques différents variant selon des gradients hydrique, climatique ou minéral. Plusieurs d'entre elles, notamment les chênes blancs (chêne sessile, chêne pédonculé, chêne pubescent, chêne tauzin…), sont interfécondes et s'hybrident librement entre elles quand elles occupent les mêmes forêts [24]. L'analyse comparative du génome des espèces inter-

23. Jarret Pascal, *op. cit.*

24. Lepais Olivier et Gerber Sophie, « Reproductive Patterns Shape Introgression Dynamics and Species Succession within the European white Oak Species Complex », *Evolution*, vol. 65, n° 1, janvier 2011, p. 156-170. URL : https://academic.oup.com/evolut/article/65/1/156/6853958. Consulté le 28 mai 2024.

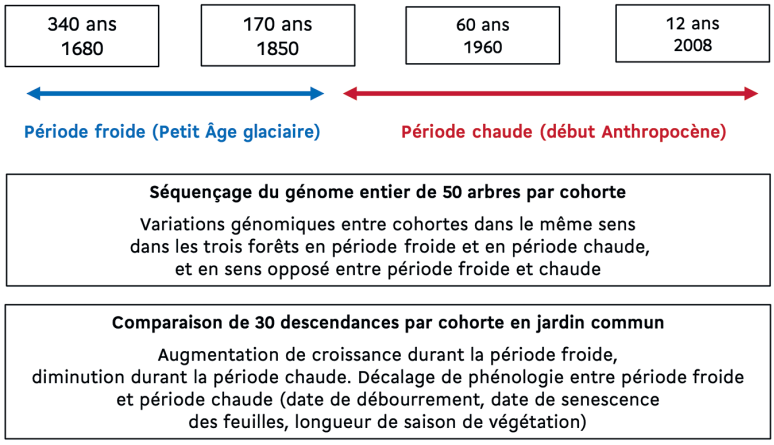
© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

RYTHME DE L'ÉVOLUTION CHEZ LES CHÊNES

La question du rythme de l'évolution des arbres est centrale dans le débat sur leur adaptation au changement climatique, la longueur de génération étant généralement perçue comme un frein à l'évolution. Les données expérimentales relatives aux changements génétiques temporels au cours de générations successives sont très rares compte tenu des délais imposés par la longévité des arbres. Une étude récente, mettant à profit le maintien de vieux peuplements de fécondes montre qu'elles ont hérité au cours de leur histoire une portion, certes réduite, de gènes venant de leurs voisines avec lesquelles elles ont échangé des gènes et ont coévolué [25]. On parle dès lors d'introgression d'une espèce X (donneuse) dans une espèce Y (réceptrice). Le processus d'introgression nécessite une première génération d'hybridation entre les deux espèces, suivie de plusieurs générations de rétrocroisements (croisement entre l'hybride X*Y avec une des espèces parentales). Les gènes introgressés depuis l'espèce donneuse peuvent conférer à l'espèce réceptrice une meilleure adaptation aux conditions de milieu propice à l'espèce

Graphique 2. **Changements génétiques au cours d'une transition climatique chez le chêne sessile**

Étude sur trois forêts domaniales (Bercé, Réno-Valdieu, Tronçais) et quatre cohortes dans chaque forêt



25. LEROY Thibault *et alii*, « Adaptive Introgression as a Driver of Local Adaptation to Climate in European White Oaks », *New Phytologist*, vol. 226, n° 4, mai 2020, p. 1171-1182. URL : https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.16095. Consulté le 28 mai 2024.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

chênes dans les forêts domaniales, a comparé des populations nées à différentes époques (cohortes temporelles) lors de la transition climatique entre le Petit Âge glaciaire (1450 à 1850, période froide) et le réchauffement qui a suivi, au début de la révolution industrielle (1850-aujourd'hui, période chaude). Les investigations ont porté sur les variations génétiques dans le génome, après avoir séquencé le génome entier sur des arbres représentatifs de chaque cohorte, mais également sur les variations d'origine génétique concernant différents caractères phénotypiques d'intérêt adaptatif (croissance, phénologie, physiologie…) mesurés sur des descendants en jardin commun. Ces investigations ont été conduites dans trois forêts différentes en suivant le même protocole d'échantillonnage. Les résultats indiquent des changements temporels de fréquence allélique, de même sens, dans les trois forêts en période froide et en période chaude, les deux périodes étant considérées séparément [1]. En revanche, ces variations vont dans des sens opposés quand on compare période froide et période chaude. De la même manière, on constate une réorientation des changements des caractères phénotypiques entre les deux périodes [2]. Globalement, ces résultats montrent que des variations génétiques de nature évolutive se produisent au cours d'un nombre limité de générations et que la direction de l'évolution peut changer au gré de l'évolution climatique. ■

A.K.

1. SALEH Dounia *et alii*, « Genome-wide Evolutionary Response of European Oaks during the Anthropocene », *Evolution Letters*, vol. 6, n° 1, février 2022, p. 4-20. URL : https://academic.oup.com/evlett/article/6/1/4/6697637. Consulté le 28 mai 2024.

2. CAIGNARD Thomas *et alii*, « Fluctuating Selection and Rapid Evolution of Oaks during Recent Climatic Transitions », *Plants People Planet*, vol. 6, n° 1, janvier 2024, p. 221-237. URL : https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ppp3.10422. Consulté le 28 mai 2024.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

donneuse. Dans ce cas, l'introgression devient adaptative dans l'espèce réceptrice [26].

De nombreux exemples chez les chênes ont mis en évidence la réalité de l'introgression [27], mais la nature adaptative a pour l'instant été peu explorée et fait l'objet de travaux intensifs en génomique et en écologie. Dans le cas particulier du couple chêne sessile-chêne pédonculé, l'introgression a continuellement accompagné la recolonisation

26. SUAREZ-GONZALEZ Adriana, LEXER Christian et CRONK Quentin C.B., « Adaptive Introgression: A Plant Perspective », *Biology Letters*, vol. 14, n° 3, mars 2018. URL : https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2017.0688. Consulté le 28 mai 2024.

27. LAZIC Desanka *et alii*, « Use of Genomic Resources to Assess Adaptive Divergence and Introgression in Oaks », *Forests*, vol. 12, n° 6, 2021, p. 690. URL : https://www.mdpi.com/1999-4907/12/6/690. Consulté le 28 mai 2024.

postglaciaire de l'Europe [28] et nous avons pu mettre en évidence l'introgression adaptative du chêne pédonculé dans les populations d'altitude du chêne sessile dans les Pyrénées [29]. On sait que le chêne pédonculé manifeste une meilleure résistance au froid que le chêne sessile, dont témoigne sa présence dans des régions plus septentrionales. Dans cet exemple, l'introgression a conféré une meilleure adaptation au froid au chêne sessile en altitude dans les Pyrénées.

Dans le contexte du changement climatique, l'introgression adaptative est sans doute déjà à l'œuvre dans les peuplements mixtes de chênes et notamment dans ceux qui associent chênes tempérés (chêne sessile, chêne pédonculé) et chênes à tempérament méditerranéen (chêne pubescent, chêne tauzin). Le chêne pubescent est présent sur plus de la moitié méridionale du territoire français et s'hybride fréquemment avec le chêne sessile, mais aussi avec le chêne pédonculé. Même si le processus d'introgression nécessite une durée relativement longue (plusieurs générations) au regard de la temporalité des changements climatiques, les peuplements mixtes en place aujourd'hui sont eux-mêmes déjà introgressés et constituent de ce fait un *pool* génétique sur lequel la sélection naturelle peut trier les arbres les plus adaptés.

Enseignements pour la gestion forestière

L'évocation historique et contemporaine des mécanismes évolutifs à l'œuvre dans les forêts actuelles conduit à s'interroger sur l'intervention humaine visant à augmenter leur résilience. Faut-il s'abstenir de toute intervention, ou au contraire stimuler ces mécanismes dans les opérations de sylviculture ? L'examen des alternatives évolutives, qui vient d'être mené, a clairement fait apparaître les limites de la migration naturelle et les réelles capacités d'adaptation darwinienne chez les arbres. Ce chapitre explore les différentes mesures permettant de pallier les limites de la migration naturelle et d'amplifier les capacités d'évolution adaptative et, ce faisant, invoque plusieurs leviers d'action dans la gestion des peuplements forestiers.

La migration assistée

La migration assistée consiste à transférer des populations d'une espèce donnée par plantation artificielle, provenant de régions

28. PETIT Rémy J. *et alii*, « Hybridization as a Mechanism of Invasion in Oaks », *New Phytologist*, vol. 161, n° 1, janvier 2004, p. 151-164. URL : https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1469-8137.2003.00944.x. Consulté le 28 mai 2024.

29. LEROY Thibault *et alii*, *op. cit.*

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

dont le climat actuel est proche du climat futur prédit au lieu de plantation. Le transfert de populations peut être effectué à l'extérieur de l'aire actuelle de la distribution de l'espèce (migration assistée *stricto sensu*) ou dans des zones situées à l'intérieur de la distribution actuelle de l'espèce (flux de gènes assisté). Dans ce dernier cas, on escompte en effet que la population transférée partagera ultérieurement, par croisements libres, ses gènes avec les populations locales et contribuera de la sorte à l'adaptation des populations locales. La migration assistée appliquée à une espèce autochtone fait l'objet de nombreuses expérimentations et de peu d'applications opérationnelles à ce jour. Elle alimente un débat intense au sein de la communauté scientifique, suscité par le risque de mal-adaptation des populations transférées, due à la non-prise en compte de facteurs autres que climatiques (en particulier les facteurs biotiques relatifs à la coévolution avec les espèces associées locales). Certains exemples historiques d'échecs de transferts ponctuels, effectués il y a plusieurs décennies, soulignent les limites de la migration assistée [30].

La migration assistée peut également concerner des espèces non autochtones. Le choix des espèces candidates au transfert est alors basé sur la correspondance entre leur niche climatique et les prédictions climatiques au lieu d'implantation. En plus des interrogations évoquées pour la migration assistée appliquée aux espèces autochtones, l'introduction d'espèces exotiques soulève le risque d'invasion biologique. Là encore, le recours aux enseignements de l'Histoire peut aider à raisonner les introductions [31]. En effet, plus d'une centaine d'espèces ligneuses ont été introduites au cours des trois derniers siècles, en France, dans diverses plantations expérimentales [32]. Ces essais ont permis de juger des risques de mal-adaptation ou d'« invasibilité », et ont abouti à identifier plusieurs espèces exotiques désormais acclimatées et pour certaines adaptées à nos climats, pouvant faire l'objet de migration assistée à plus grande échelle.

30. Le Tacon François *et alii*, « Le dépérissement du pin maritime dans les landes de Gascogne à la suite des introductions de graines d'origine ibérique et des grands froids des années 1962-1963 et 1985 », *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, 1994, p. 474-484.

31. Krumm Frank et Vitkova Lucie (sous la dir. de), *Introduced Tree Species in European Forests: Opportunities and Challenges*, Fribourg : European Forest Institute, 2016.

32. Arbez Michel (sous la dir. de), *Les Ressources génétiques forestières en France. Tome 1 : les conifères*, Paris : INRA (Institut national de la recherche agronomique), 1993 (1987) ; Arbez Michel et Lacaze Jean-François (sous la dir. de), *Les Ressources génétiques forestières en France. Tome 2 : les feuillus*. Paris : INRA, 1998.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

Paysage de forêts de hêtres dans l'Aubrac
(© Antoine Kremer)

Peuplement de chênes pédonculés
dans la vallée de l'Adour
(© Jean-Marc Louvet)

Ces deux photographies illustrent une des propriétés essentielles des arbres contribuant à leur évolution et à leur résilience : leur diversité. Sur ces deux photos, on peut noter les variations importantes du stade de développement des bourgeons. Ces variations se traduisent par des périodes de feuillaison et de floraison pouvant s'échelonner sur plus d'un mois au printemps, induisant, par voie de conséquence, une résilience accrue aux dégâts occasionnés par les gels tardifs ou les attaques d'insectes.

La temporalité de la gestion sylvicole

L'évolution darwinienne s'incrémente au pas de la génération : les changements génétiques au niveau populationnel ne se concrétisent que lors de la création d'une nouvelle génération. Or, les durées actuelles de génération dans les peuplements forestiers ne sont pas les délais de première fructification, mais les délais de rotation, correspondant à l'âge des semenciers lors de l'ensemencement de la génération suivante, soit au moins 150 ans dans le cas des chênes [33]. Ces délais génèrent une inertie évolutive, amplifiée par la mal-adaptation des vieux semenciers, qui ont été sélectionnés sous d'autres conditions écologiques que celles prévalant actuellement. Nos travaux d'évolution génétique, qui ont été conduits rétrospectivement lors de la transition climatique entre le Petit Âge glaciaire et l'Anthropocène (encadré p. XX), ont clairement mis en évidence des trajectoires adaptatives différentes entre les arbres nés pendant la période froide du Petit Âge glaciaire et ceux nés durant le réchauffement de l'Anthropocène [34]. La régénération de peuplements à partir de vieux semenciers peut donc constituer un frein à l'évolution adaptative au réchauffement en cours. Ces résultats militent en faveur d'un renouvellement plus rapide des chênaies, à partir de semenciers plus jeunes.

33. JARRET Pascal, *op. cit.*

34. CAIGNARD Thomas *et alii*, « Fluctuating Selection and Rapid Evolution of Oaks during Recent Climatic Transitions », *Plants People Planet*, vol. 6, n° 1, janvier 2024, p. 221-237. URL : https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ppp3.10422. Consulté le 28 mai 2024.

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites

Le potentiel adaptatif

Trois composantes contribuent au potentiel adaptatif d'une population [35]. Seule l'intensité de sélection peut être modulée de manière significative par l'action du sylviculteur. La diversité génétique est une propriété de la population, héritée de son histoire. Elle s'est progressivement constituée sous l'action de la mutation et enrichie par les flux de gènes (intra- et interspécifiques). On peut cependant recommander au sylviculteur de conduire la régénération lors d'une année de bonne floraison, de manière à maintenir le niveau de diversité préexistant. L'hérédité des caractères contribuant à la valeur adaptative est également une propriété génétique de la population, héritée de son histoire, et donc non façonnable par le sylviculteur.

L'intensité de sélection peut, en revanche, être augmentée par la sylviculture, en amplifiant la densité de semis et en allongeant la phase juvénile, c'est-à-dire la durée pendant laquelle s'exerce la sélection naturelle avant la première opération de nettoiement ou la première éclaircie. La densité de semis peut être accrue en cumulant plusieurs années de fructification lors de l'ensemencement, en sylviculture régulière ou irrégulière. Une intensité de sélection plus élevée conduira à des changements adaptatifs plus importants.

La composition des peuplements

Le paragraphe sur l'introgression adaptative conduit tout naturellement à recommander le maintien de la mixité des peuplements lors des éclaircies, et lors de la régénération naturelle. La mixité contribue d'une part à enrichir la diversité génétique des espèces et elle favorise d'autre part l'échange de gènes à intérêt adaptatif entre espèces. Une manière d'accélérer l'introgression par la sylviculture serait de favoriser, dans les éclaircies, les arbres dont le taux d'introgression est élevé. On dispose effectivement de marqueurs génomiques diagnostiques qui permettent, par génotypage, de mesurer ce taux sur chaque arbre, à un coût relativement modique. On pourrait donc prendre en compte ces données en plus des observations phénotypiques pour décider des arbres qui seraient maintenus lors des opérations d'éclaircie. *A fortiori*, une telle méthode serait recommandée lors du choix des semenciers avant les coupes d'ensemencement.

*
* *

35. Voir *supra* la sous-partie sur la sélection naturelle et l'adaptation darwinienne.

Jusqu'à une date récente encore, l'évolution biologique des arbres était rarement invoquée pour appréhender leur devenir en réponse au dérèglement climatique. Ses effets étaient considérés comme insignifiants au regard de la rapidité et de l'intensité du changement climatique. Les travaux récents en génétique et biologie évolutive ont conduit à revisiter cette position et montrent que, même sur des espèces à longue génération comme les chênes, l'évolution pouvait conduire à une adaptation au changement climatique. Si la migration, même de faible ampleur, est un processus continu au cours du temps, l'adaptation darwinienne se fait préférentiellement par sauts, au rythme des événements extrêmes générés par le dérèglement climatique occasionnant des mortalités et des changements génétiques dans les populations. Ces mortalités sont aujourd'hui les signes visibles de l'évolution en cours, en dépit du caractère alarmiste qu'elles peuvent générer dans le public. Derrière ces mortalités, il faut aussi discerner le maintien de survivants, qui seront les géniteurs de la future génération après reproduction naturelle. Si les capacités de reproduction sont maintenues — ce qui est peu connu pour l'instant —, cette dynamique est la manifestation de la résilience des populations d'arbres à la suite d'événements extrêmes. Alternativement, si la reproduction naturelle des survivants est déficiente, une autre espèce peut coloniser l'espace libéré par les mortalités.

Les principaux mécanismes d'évolution, rappelés dans cette contribution, sont évoqués de manière très générique même s'ils font principalement référence à un groupe particulier d'espèces, sur lesquels ils ont fait l'objet de travaux très intensifs. Si le changement climatique constitue effectivement un facteur sélectif très prégnant, quelle que soit l'espèce considérée, le *tempo* de l'évolution adaptative qui en découle variera selon le contexte démographique, la sylviculture et les méthodes de régénération employées pour chaque espèce. L'exemple des chênes traité ici constitue un cadre assez général correspondant à toutes les espèces grégaires, à large taille de population, couvrant une aire de distribution relativement continue (chênes, hêtres, épicéas, pins maritimes, sapins…) et renouvelées par régénération naturelle. Les espèces caractérisées par une petite taille de population, plus isolées génétiquement par rapport à leurs voisines, peuvent être sujettes à des effets de dérive génétique, dont l'issue peut être plus aléatoire. ■

© Futuribles. Diffusion et mise en ligne de ce PDF interdites