
Observer et s'adapter au changement climatique en forêt méditerranéenne

Les changements climatiques et leurs effets sur les forêts méditerranéennes : aspects génétiques

par Bruno FADY

Que peuvent faire les arbres forestiers et leurs écosystèmes en réponse aux changements climatiques qui s'installent sur la longue durée ?

Comme tous les organismes vivants, ils peuvent mettre en place trois grandes stratégies : s'acclimater, s'adapter et/ou fuir.

Dans cet article, l'auteur nous décrit les différents mécanismes d'adaptation génétique et propose de réfléchir à des pratiques sylvicoles permettant une gestion adaptative de la forêt méditerranéenne.

Changement climatique et adaptation

Il est maintenant bien établi que la terre traverse une intense période de changements climatiques et il est aussi bien établi que l'homme et ses activités industrielles et domestiques en sont la cause principale (IPCC 2007). Commencé il y a 140 ans avec la révolution industrielle, ce changement climatique global se caractérise par un accroissement des températures moyennes annuelles. Les régimes des pluies ont, eux aussi, significativement changé dans la plupart des régions du monde. Ainsi, les précipitations sont en forte augmentation en Europe du Nord alors qu'elles ont fortement diminué en Asie du Sud. Les prévisions pour la fin du XXI^e siècle varient en fonction des scénarios socio-économiques, mais toutes indiquent une continuation de l'augmentation des températures au niveau mondial, qui est aujourd'hui de 0,4°C comparé à la moyenne 1961-1990. Dans la gamme des scénarios décrits par les experts internationaux du climat, les tendances actuelles sont plutôt pessimistes en termes de modification par rapport à la normale que constituent les années de référence 1961-1990 (IPCC 2007). En région méditerranéenne, cette augmentation de la température ira de pair avec une diminution de la pluviométrie estivale (IPCC 2007). Un scénario médian comme le scénario A1B prévoit une augmentation de la sécheresse estivale (+3 à 5°C ; -0,1 à -0,4 mm/jour de juin à août) pour la période 2080-2099 (IPCC 2007) par rapport à l'actuel.

Pour les forêts méditerranéennes, une telle situation se traduira par une plus faible disponibilité en eau pendant la saison de croissance, avec pour conséquence des modifications significatives de la distribution géographique des espèces et des communautés, les aires de répartition des espèces n'étant plus en adéquation avec leurs niches écologiques.

Que peuvent faire les arbres pour faire face aux changements climatiques ? Comme pour tous les êtres vivants, trois grandes stratégies s'offrent à eux :

- l'acclimatation (plasticité) : les arbres peuvent survivre et continuer à pousser et se reproduire parce qu'ils ont des exigences écologiques flexibles ;

- la "fuite" par la migration (les graines se dispersent au loin et germent dans des conditions plus favorables ou le pollen s'hybride avec une espèce ou un écotype plus résistant) ;

- l'adaptation au sens génétique du terme (la génération suivante possède des caractères différents, plus efficaces, après sélection naturelle). C'est ce qui fait l'objet de cet article.

L'adaptation (au sens génétique du terme) ne peut se faire que si les individus d'une même espèce sont génétiquement variables, si le patrimoine génétique de chacun d'entre eux est différent de celui des autres. Par le biais de la reproduction sexuée et de la sélection naturelle s'exerçant sur les descendants qui en sont issus, la génération suivante

aura un patrimoine génétique (un génotype) différent de celui de ses géniteurs, s'exprimant sous la forme de phénotypes (l'expression d'un génotype donné dans un environnement particulier) potentiellement mieux adapté aux nouvelles conditions de milieu issues du changement climatique. Les arbres forestiers sont caractérisés par une très grande variabilité génétique, du fait de leur histoire évolutive et de leur longévité (AUSTERLITZ *et al.* 2000). A de rares exceptions près comme le pin pignon (VENDRAMIN *et al.* 2008), les arbres forestiers méditerranéens sont eux aussi génétiquement variables. L'existence de cette variabilité permet de formuler deux hypothèses non mutuellement exclusives pour permettre à la forêt méditerranéenne de s'adapter (au sens génétique du terme) au changement climatique.

Adaptation et variabilité génétique entre populations : la migration assistée

Les travaux classiques de génétique forestière nous enseignent que les espèces ne sont pas des entités homogènes. Bien au contraire, elles sont constituées de populations qui peuvent être très différentes les unes des autres pour de nombreux caractères adaptatifs. Le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) et le pin de Brutie (*Pinus brutia*), deux pins typiques des étages thermo- et méso-méditerranéens, illustrent bien cette variabilité génétique, elle-même variable d'une espèce à l'autre. La variabilité génétique est classiquement mesurée dans des dispositifs appelés plantations comparatives en jardin commun, dans lesquels sont comparés les caractéristiques adaptatives d'individus d'origines diverses. S'exprimant dans un environnement commun, les différences adaptatives observées entre les différents phénotypes sont le reflet direct des différences entre génotypes. Dans la figure 1, diverses origines géographiques (appelées provenances) de pin d'Alep et de pin de Brutie sont comparées en termes de survie chaque année dans une même plantation comparative. Si la survie du pin de Brutie est globalement meilleure que celle du pin d'Alep en 1996, la variabilité du pin d'Alep pour ce caractère est plus grande que celle du pin de Brutie et certaines provenances de

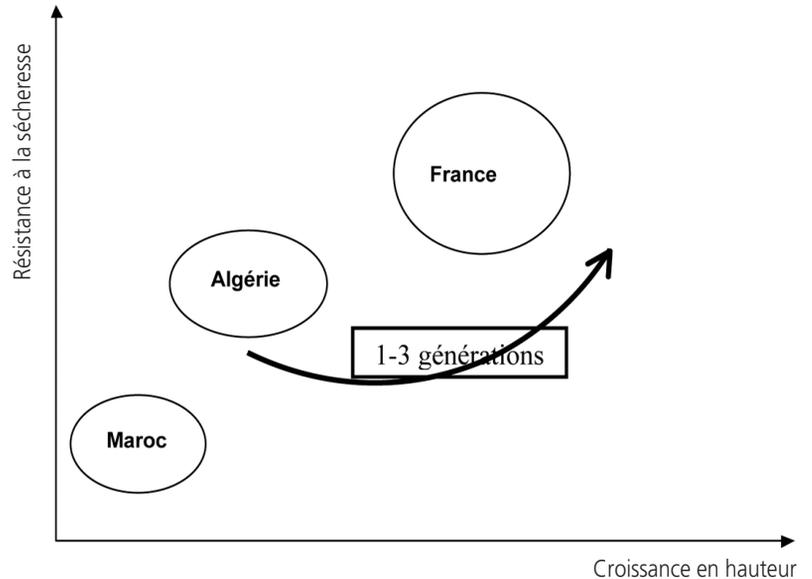
Fig. 1 : Survie en plantation comparative de provenances de *Pinus halepensis* (en trait plein) et *Pinus brutia* (en trait pointillé) après deux événements climatiques majeurs (gel de 1985 et sécheresse de 1990). D'après Bariteau (1992).



pin d'Alep ont une meilleure survie que celles du pin de Brutie. Par ailleurs, on note un comportement globalement différent entre les deux espèces. Alors que les provenances de pin d'Alep semblent sensibles aux gels hivernaux, les provenances de pin de Brutie le sont plus manifestement aux années de forte sécheresse estivale. Cependant, là encore, il convient de noter la grande variabilité de comportements entre provenances d'une même espèce, certaines ayant une survie plus proche de celle de l'autre espèce que de celle des provenances de sa propre espèce.

Si nous avons la preuve que la variabilité génétique entre provenances est importante, nous avons aussi la preuve qu'elle peut évoluer rapidement sous l'effet de conditions écologiques qui changent, voire de crises écologiques. C'est ce qui s'est par exemple passé lors de l'introduction du cèdre de l'Atlas dans le sud de la France à la fin du XIX^e siècle. Issus de récoltes de graines en Algérie, des cèdres de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) ont été installés dans les montagnes du sud de la France dès la deuxième moitié du XIX^e siècle et tout au long du début du XX^e siècle. Si l'on compare les performances de croissance et de survie des descendants de ces cèdres « français » par rapport à leurs parents issus de l'aire d'origine, une évolution marquée a eu lieu. La figure 2 montre que les cèdres français, moins de trois générations après leur introduction, dépassent largement leurs congénères (semblables à leurs parents) d'Afrique du Nord en termes de croissance et résistance à la sécheresse (Cf. Fig. 2).

L'adaptation rapide, lorsque l'environnement change, même de façon importante, est donc possible chez les arbres forestiers. Mais comment en tirer parti dans le cas particulier du réchauffement climatique global ? Malgré une forte diversité génétique avérée chez les arbres forestiers, la paléo-écologie nous indique que l'adaptation a des limites importantes en cas de changements climatiques majeurs. Plusieurs genres se sont



éteints en Europe aux cours des changements climatiques du Quaternaire (cycles glaciaires) : *Taxodium*, *Sequoia*, *Cedrus* ... et ce, notamment parce que la Méditerranée est une barrière infranchissable, empêchant la mise en place de refuges plus au sud que ses rivages septentrionaux. Les dépérissements du sapin pectiné (*Abies alba*) au sud de son aire de répartition depuis la canicule de 2003 pourraient préfigurer une extinction locale (Cf. Photo 1).

Par ailleurs, espérer que des transferts de gènes adaptés en provenance de régions où l'espèce est présente dans des conditions plus xériques qu'actuellement en région méditerranéenne, est utopique malgré la mise en évidence de l'existence de transports de

Fig. 2 :

Performances comparées de croissance en hauteur (abscisse) et résistance à la sécheresse (ordonnée) chez le cèdre de l'Atlas. Compilation de données de plusieurs plantations comparatives du sud de la France (d'après Lefèvre, non publié). Les cercles grisés représentent un ensemble non différencié de provenances.

Photo 1 :
Dépérissements de sapin pectiné (*Abies alba*) dans les aplombs sous le sommet du Ventoux après la canicule de 2003. L'autochtonie n'est pas une garantie de survie globale. En limite d'aire de répartition, les origines locales ne sont pas toujours les meilleures !
Photo Bruno Fady, mai 2010



gènes par graine et pollen sur de très longues distances (CLARK 1998). REHFELD *et al.* (2002), par exemple, ont montré que les génotypes de pin sylvestre présents à l'heure actuelle en Eurasie ne sont pas ceux qui seront le mieux adaptés au climat du futur. Si les génotypes les plus septentrionaux devraient pouvoir profiter du réchauffement global moyennant un temps d'adaptation qui ne devrait pas dépasser l'ordre d'une seule génération, les génotypes les plus méridionaux ne devraient pouvoir s'adapter à leurs nouvelles conditions de vie qu'après un temps d'adaptation de l'ordre de treize générations, ce qui paraît irréaliste étant donné la vitesse du changement climatique.

Ces connaissances et ce contexte permettent de formuler une première option pour adapter (au sens génétique) la forêt méditerranéenne au changement climatique : la migration assistée intra-spécifique. Elle consiste à aller chercher des provenances (sous forme de graines) dans des endroits plus secs et chaud qu'actuellement et les introduire en quantité limitée lors de reboisements, en mélange avec les provenances recommandées classiquement, ou en supplément de la régénération naturelle lorsque c'est cette méthode qui est utilisée (la plupart des cas en région méditerranéenne). Cette option est souvent évoquée par les gestionnaires forestiers, et pas seulement pour la forêt méditerranéenne. A noter que cette option est différente de la migration assistée classiquement évoquée, qui consiste à installer des espèces nouvelles dans un environnement dans lequel elles ne sont actuellement pas présentes. La migration assistée intra-spécifique consiste en un renforcement de la diversité génétique de l'espèce en place, alors que la migration assistée consiste en une substitution d'essence. Les deux méthodes peuvent correspondre à des réponses graduées à des modifications environnementales de plus en plus sévères. La migration assistée, qu'elle soit intra-spécifique ou pas, suppose une révision de la politique actuelle en matière de recommandations sur le choix des matériels forestiers de reproduction, basée sur un découpage du territoire national en régions de provenance, dont la plus proche est par définition la plus recommandable en matière de reboisement. La migration assistée suppose aussi de résoudre la question du choix de ce nouveau matériel de reboisement à introduire, qui doit ne pas être trop mal adapté aux conditions climatiques actuelles

tout en l'étant pour les conditions futures. Peut-être faut-il imaginer la sélection d'un matériel végétal très diversifié, à la manière d'un système d'assurance multirisques...?

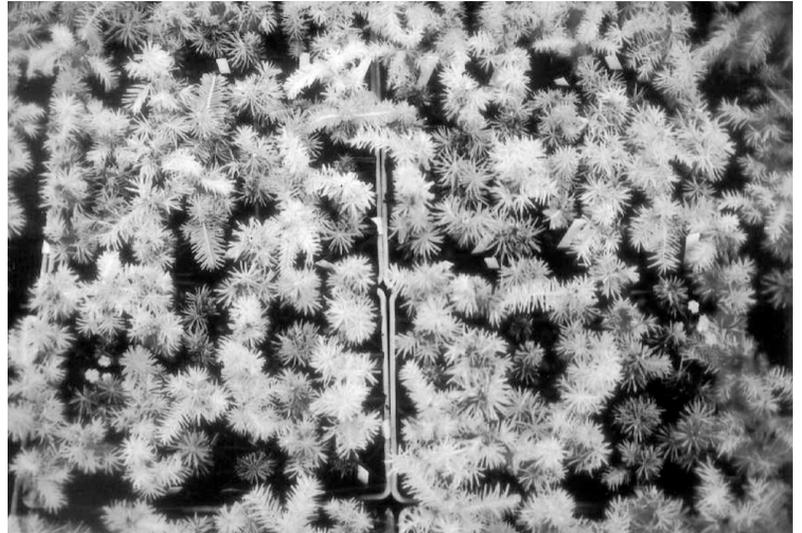
Maintenir la diversité génétique intra-population et renforcer l'adaptabilité locale

Si une grande variabilité génétique existe entre populations différentes d'une même espèce, dépassant parfois la variabilité qui peut exister entre espèces, toutefois l'essentiel de la diversité génétique réside dans les populations. Les études utilisant les marqueurs génétiques neutres nous enseignent qu'entre 80 et 90% de la variabilité génétique présente chez une espèce forestière se trouve en fait entre individus d'une même population, le reste se retrouvant entre les différentes populations de l'aire de répartition de l'espèce. Du fait de l'adaptation locale, on pourrait s'attendre au contraire à ce que des caractères liés à la survie et la croissance soient moins variables dans les populations qu'entre populations différentes. Néanmoins, des caractères phénotypiques procurant un avantage sélectif comme le débourrement ou la résistance à la sécheresse demeurent très variables localement entre individus d'une même population. C'est par exemple ce qui a été démontré par SAGNARD *et al.* (2002) chez le sapin pectiné du sud-est de la France. La variabilité génétique de caractères comme la croissance, le débourrement végétatif et la résistance à la sécheresse demeure largement plus faible, voire non significative, entre populations différentes qu'entre individus d'une même population. Ainsi, en l'absence prolongée d'arrosage, plus de 80% des semis d'un test de pépinière sont morts (ce qui n'est pas surprenant !) sans qu'il y ait de différences significatives entre les populations d'origine alpines, liguriennes ou sub-méditerranéennes (ce qui est beaucoup plus surprenant !). Ce sont les descendants de familles bien particulières dans chacune de ces régions qui ont résisté à la sécheresse (Cf. Photo 2), démontrant par-là l'origine génétique de cette résistance, sa transmission possible d'une génération à l'autre et le caractère très local du fonctionnement de la sélection naturelle.

C'est de l'existence même de cette forte diversité génétique intra-population que découle la deuxième option pour adapter (au sens génétique) la forêt méditerranéenne au changement climatique : maintenir la diversité génétique locale (CRGF 2008). Dans de nombreuses forêts en région méditerranéenne, l'introduction de matériel forestier sous forme de migration assistée peut ne pas être possible ou souhaitable. C'est le cas lorsqu'il n'existe pas de régions de provenance définies, lorsque le reboisement est impossible (zones protégées) ou non souhaité (espaces pour lesquels la gestion forestière par reboisement n'est pas rentable). Dans tous ces cas, la régénération naturelle reste le mode unique de gestion forestière. Le forestier peut intervenir pour favoriser le maintien de cette diversité. En intervenant sur la densité locale, sur le nombre de semencier et leur agencement dans l'espace, en favorisant la régénération, le forestier intervient sur la structuration de la diversité génétique (SAGNARD *et al.* 2011). En favorisant les mélanges, en choisissant de garder ou de supprimer les individus isolés, là encore le forestier peut maintenir la diversité génétique (ANSELME *et al.* 2010) et donner à la sélection naturelle ce carburant (la diversité génétique) dont elle a besoin pour favoriser l'adaptation locale lorsque les conditions de milieu changent (CRGF 2008).

La question qui se pose actuellement aux chercheurs et aux gestionnaires est : existe-t-il suffisamment de variabilité génétique dans les populations naturelles d'arbres forestiers, après des siècles de gestion forestière pas toujours raisonnée, et alors que les forêts ont et auront à faire face à des changements considérables de leur milieu, pour espérer une sélection naturelle efficace dans un laps de temps relativement court. C'est de l'ampleur de la variabilité génétique pré-existante localement que va dépendre la capacité des forêts méditerranéennes à s'adapter. Tout l'enjeu des projets scientifiques actuels impliquant l'analyse de gènes adaptatifs (dont l'accessibilité est de plus en plus grande grâce aux progrès considérables de la biologie moléculaire de ces dernières années) est de déterminer comment cette variabilité se structure à l'échelle locale et à celle des massifs forestiers et si cette variabilité peut être mobilisée pour répondre aux effets du réchauffement climatique.

Réfléchir à des pratiques de gestion plus "adaptatives" pour conserver et continuer à



utiliser la forêt méditerranéenne est une nécessité. Prendre en compte les populations marginales (là où des conditions environnementales sont déjà présentes et peuvent avoir favorisé des adaptations locales intéressantes), mettre en place des sylvicultures favorisant des mosaïques démographiques (densité et agrégations variables, mélanges d'espèces), voire développer la migration assistée (consistant à faire venir ce qui n'est pas encore présent) sont quelques pistes possibles offertes à la gestion forestière. Rapidement mettre en place ces stratégies dans tous les massifs forestiers permettra de renforcer la diversité génétique des populations naturelles, un des meilleurs moyens pour permettre aux forêts de s'adapter (au sens non génétique du terme) aux pressions nouvelles (dont l'ampleur reste mal appréciée) exercées par un climat qui change.

Photo 2 :

Mortalité de différentes familles de sapin pectiné (*Abies alba*) issues de différentes provenances du sud-est de l'aire de répartition française après deux mois d'absence d'arrosage en pépinière. Les descendants verts sont vivants. Le plus souvent groupés par lots de quelques individus, ils appartiennent à des familles issues de provenances différentes.
Photo Bruno Fady, juin 2006

B.F.

Bibliographie

- Anselme B, Bousquet F, Lyet A, Etienne M, Fady B, Le Page C, 2010. Modelling of spatial dynamics and biodiversity conservation on Lure Mountain (France). *Environmental Modelling & Software* 25(11), 1385-1398.
- Austerlitz F, Mariette S, Machon N, Gouyon PH, Godelle B, 2000. Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154: 1309-1321.
- Bariteau M, 1992. Variabilité géographique et adaptation aux contraintes du milieu méditerranéen des pins de la section *halepensis* : résultats (provisoires) d'un essai en plantations comparatives en France. *Annals of Forest Science* 49, 261-276.

Bruno FADY
INRA – UR629,
Ecologie des Forêts
Méditerranéennes
(URFM), Avignon,
France
Courriel :
bruno.fady@avignon.
inra.fr

Remerciements

Cet article a bénéficié de nombreuses discussions au fil des mois avec mes collègues de l'URFM et de l'UEFM de l'INRA d'Avignon ainsi qu'avec les membres de la Commission nationale pour la conservation des ressources génétiques forestières.

Clark JS, 1998. Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 152, 204-224.

CRGF, 2008. Préserver et utiliser la diversité des ressources génétiques forestières pour renforcer la capacité d'adaptation des forêts au changement climatique. Commission Ressources Génétiques Forestières, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris.

IPCC, 2007: *Climate Change 2007: Synthesis Report*. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.

Sagnard F, Barberot C, Fady B, 2002. Structure of genetic diversity in *Abies alba* Mill. from southwestern Alps: multivariate analysis of adaptive and non-adaptive traits for conservation in France. *For. Ecol. Manag.*, 157, 175-189.

Sagnard F, Oddou-Muratorio S, Pichot C, Vendramin GG, Fady B, 2011. Effect of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics and Genomes* 7, 37-48.

Vendramin GG, Fady B, González-Martínez SC, Hu FS, Scotti I, Sebastiani F, Soto A, Petit RJ, 2008. Genetically depauperate but widespread: the case of an emblematic Mediterranean pine. *Evolution*, 62(3), 680-688.

Résumé

Que peuvent faire les arbres forestiers et leurs écosystèmes en réponse aux changements climatiques qui s'installent sur la longue durée ? Lorsque leur milieu change de façon conséquente, les arbres forestiers, comme tous les organismes vivants, peuvent mettre en place trois grandes stratégies pour y faire face : s'acclimater, s'adapter et/ou fuir. L'acclimatation (ou plasticité phénotypique) est le processus lié à l'existence d'exigences écologiques flexibles, qui permet aux individus ayant la même composition génétique de survivre, de continuer à pousser et à se reproduire dans une gamme d'environnements variables. L'adaptation au sens génétique du terme est le processus qui conduit à un changement de composition génétique d'une génération à l'autre sous l'effet de la sélection naturelle. Enfin, la "fuite" par la migration est le processus par lequel les graines (et le pollen) se dispersent au loin et germent (ou féconde un ovule dans le cas du pollen) dans des conditions plus favorables que celles dans lesquelles se trouve l'arbre qui les a émises (graines et pollen).

Les espèces d'arbres forestiers sont plus ou moins plastiques, s'adaptent plus ou moins rapidement et peuvent se disperser plus ou moins loin. C'est ce qui déterminera leur destin sous changement climatique. Ce qui reste assez difficile à prédire. Dans cet article, les perspectives offertes par le mécanisme de l'adaptation sont passées en revue, de même que ses limites. Il en découle des conséquences en termes de stratégies sylvicoles qui doivent être prises en compte et mises en place rapidement pour permettre une gestion « adaptative » des forêts méditerranéennes.

Summary

Climate change and its effects on Mediterranean forests: genetic aspects

What can forest trees and their ecosystems do faced with long-lasting climate change over the long term? When their habitat changes significantly, forest tree species, like any other living organism, can counter in three main ways: acclimatise, adapt and/or leave. Acclimatisation (or phenotype flexibility) is the process related to the existence of flexible ecological demands which enables individuals having the same genetic make-up to survive, continue to grow and reproduce in a range of variable environments. Adaptation in the genetic meaning of the term is the process that leads to a change in genetic composition from one generation to the next through the effect of natural selection. And lastly, leaving by migration is the process by which seeds (and pollen) disperse at a distance and germinate (or fertilise an ovum in the case of pollen) in conditions that are more favourable than those prevailing where the tree that produced the seeds or pollen is located.

Forest tree species are more or less flexible, adapt more or less rapidly and are able to spread near or much farther away. These factors are what will determine their destiny in the face of climate change. And this is difficult to predict. This article gives an overview of the perspectives opened up by the mechanisms of adaptation, along with their limits. This information has consequences for silvicultural strategy which should be taken into account and implemented forthwith in order to facilitate the "adaptive" management of Mediterranean forests.

Riassunto

Cambiamenti climatici e il loro effetto sulle foreste mediterranee : aspetti genetici

Che cosa possono fare gli alberi forestali e i loro ecosistemi in risposta ai cambiamenti climatici che si installano sulla durata lunga ? Quando il loro ambiente cambia in modo importante, gli alberi forestali, come tutti gli organismi vivi, possono mettere in posto tre grandi strategie per affrontarli : acclimatarsi, adattarsi e/o fuggire.

L'acclimatazione (o plasticità fenotipica) è il processo legato all'esistenza di esigenze ecologiche flessibili, che permettono agli individui che hanno la stessa composizione genetica di sopravvivere, di continuare a crescere e a riprodursi in una gamma di ambienti variabili. L'adattamento al senso genetico del termine è il processo che conduce a un cambiamento di composizione genetica da una generazione all'altra sotto l'effetto della selezione naturale. Finalmente, la « fuga » dalla migrazione è il processo dal quale i semi (e il polline) si spargono lontano e germogliano (o fecondano un'ovule nel caso del polline) nelle condizioni più favorevoli di quelle nelle quali si trova l'albero che le ha emesse (semi e pollini). Le specie di alberi forestali sono più o meno plastici, si adattano più o meno rapidamente e possono spargersi più o meno lontano. È questo che determinerà il loro destino sotto cambiamento climatico. Questo rimane abbastanza difficile a predire. In questo articolo, le prospettive offerte dal meccanismo dell'adattamento sono passate in rassegna, come pure i suoi limiti. Ne deriva conseguenze in termine di strategia silvicola che devono essere prese in conto e messe in posto rapidamente per permettere una gestione « adattativa » delle foreste mediterranee.