

Les processus évolutifs naturels seront-ils suffisants pour permettre aux forêts de s'adapter au changement climatique ?

Cette question correspond à une préoccupation récurrente émanant d'audiences aussi variées que la communauté scientifique, les pouvoirs publics, les organismes gestionnaires des forêts, et le public au sens large. Elle naît du constat que la longueur des générations des arbres pourrait constituer un frein à l'évolution biologique devant permettre une adaptation aux changements environnementaux, qui ont été considérablement accélérés au cours des décennies récentes. Ces changements constituent en effet un vrai défi évolutif qui ne peut être surmonté que de deux manières : la migration ou l'adaptation. On comprend aisément que la fuite vers d'autres horizons, ou le maintien sur place au prix d'une adaptation substantielle sont les seules alternatives permettant d'assurer le maintien de l'espèce ou de la population. Avant d'aborder ces deux mécanismes, il est pertinent de s'inspirer des leçons du passé et de l'histoire biologique des espèces. En effet le monde vivant a été confronté de manière récurrente, certes sur de plus grandes échelles de temps, à des modifications climatiques majeures. Et les études rétrospectives, associant paléobotanique, paléoécologie et génétique des populations, ont permis de retracer les trajectoires évolutives des arbres au cours de ces crises environnementales. La connaissance de ces trajectoires nous permet d'identifier les mécanismes évolutifs que les espèces risquent d'emprunter dans le futur.

Que nous apprend le passé sur les réponses des arbres au changement climatique ?

Pour rappel, l'histoire récente au cours du quaternaire –à l'échelle des temps évolutifs- a été marquée par une succession de périodes froides ou glaciaires (durant généralement plus de 100 000 ans), alternant avec des périodes chaudes ou interglaciaire (de durée plus courte). Les amplitudes de variations climatiques au cours de ces alternances étaient supérieures à celles prévues dans le contexte du changement climatique d'origine anthropique en cours. On peut dégager cinq grands enseignements relatifs aux réponses des arbres à ces changements environnementaux passés :

- Il y a eu un tri sélectif majeur, par sélection naturelle, lors des tous premiers cycles de périodes glaciaires/interglaciaires. Nombre d'espèces présentes en Europe à la fin du tertiaire ont été éliminées. *A contrario*, les espèces qui ont passé ce tri ont été fortement «sélectionnées» pour leur capacité à migrer et/ou à s'adapter.
- La migration des espèces au cours des périodes de réchauffement et déduite des analyses paléobotaniques (notamment pollen fossile) a généralement été plus rapide que celle prédite par la dispersion due aux seuls vecteurs biotiques (insectes, oiseaux) ou abiotiques (vent). D'autres processus, dispersion stochastique (aléatoire) à très longue distance ou maintien de micropopulations refuges à haute latitude durant les périodes froides, doivent également être invoqués pour expliquer cette rapidité.
- Il y a eu adaptation locale, par suite de sélection naturelle induite par les changements climatiques. C'est l'un des enseignements majeurs des tests de provenances installés depuis plusieurs décennies en Europe: les populations locales ont localement généralement les valeurs adaptatives les plus élevées.
- Les espèces ont maintenu leur diversité génétique lors du dernier réchauffement. Il n'y a pas eu de perte de diversité occasionnée par la migration vers le nord. Quel que soit le niveau auquel cette diversité est

mesurée (gènes ou caractères, cf. fiche 2.06), la diversité à l'intérieur d'une forêt manifeste peu de variation géographique et représente généralement un échantillonnage assez complet de la diversité totale de l'espèce.

- Le dernier réchauffement postglaciaire a conduit à restaurer des échanges de gènes entre espèces interfertiles, ou entre populations (voire écotypes = populations d'une espèce présentant des spécificités génétiques liées à l'environnement local) d'une même espèce qui avaient auparavant été isolées dans les refuges au Sud de l'Europe. Certains de ces échanges, ont facilité, voire accéléré l'adaptation aux nouvelles conditions de milieu

Que peut-on dire des capacités de migration future ?

Les modélisations d'enveloppe bioclimatique (elle se définit comme les contours de l'aire géographique dont le climat (températures, précipitations) correspond aux exigences écologiques d'une espèce) des espèces forestières dans le contexte des changements climatiques prédisent un déplacement des enveloppes vers le nord et l'est de plusieurs centaines de kms d'ici un siècle. Bien qu'il existe une forte incertitude sur l'ampleur de cette translation, l'échelle de grandeur est très largement supérieure aux distances de migration naturelle des arbres déduite des analyses historiques. Par ailleurs les capacités de migration durant l'époque actuelle risquent en plus d'être inférieures à celles qui ont eu cours durant l'Holocène, à cause notamment des obstacles de nature très différente générés par les activités humaines. Même si la migration était rapide au cours des changements climatiques naturels et passés, relativement à la migration prédite par la dispersion par les vecteurs biotiques (insectes, oiseaux) ou abiotiques (vent), elle est aujourd'hui toujours inférieure à celle qui serait nécessaire pour suivre le déplacement des enveloppes bioclimatiques (fig. 1). C'est ce constat qui a suscité le vif intérêt des gestionnaires pour une migration artificielle par plantation, généralement qualifiée de migration assistée (voir fiche 6.07).

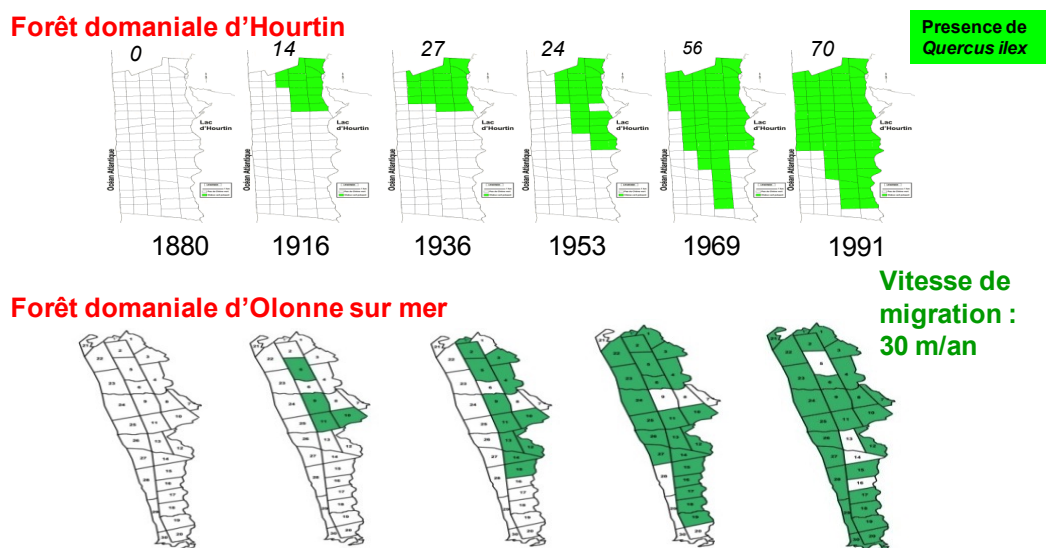


Figure 1. Migration du chêne vert (*Quercus ilex*) dans les forêts situées le long de la côte atlantique

Ces cartes représentent la présence de chêne vert (couleur verte) sur les parcelles de deux forêts domaniales, tels qu'ils ont pu être extraits des documents d'aménagement de ces forêts au cours du siècle dernier. On constate tout particulièrement une colonisation progressive de la partie orientale de ces forêts par le chêne vert. *A priori*, la colonisation résulte principalement de processus naturels de dispersion et non de l'action anthropique, l'espèce n'étant pas favorisée dans les recommandations culturelles. Ces observations permettent d'obtenir des données « très grossières » sur les capacités de dispersion naturelle. Les valeurs obtenues (30m/an) sont très largement inférieures à celles relatives à la migration naturelle postglaciaire (500m/an) et à celles nécessaires pour « suivre » les déplacements de niches écologiques prédites dans le cadre de changement climatique (1 à 5 km/an). (Source : Delzon S. et al, 2013)

Que peut-on dire des capacités d'adaptation future ?

Les réponses à cette question sont moins affirmatives. Les incertitudes sont en effet de deux ordres :

i) L'absence de recul et de données sur les taux d'évolution (par unité de temps) des arbres.

Autant l'histoire au cours de l'holocène nous montre que les populations ont évolué génétiquement en fonction des pressions sélectives locales, générées entre autres par les facteurs climatiques (fig.2), autant la vitesse à laquelle cette évolution s'est faite demeure encore très largement inconnue. Des observations indirectes et partielles sont cependant disponibles et sont issues de connaissances précises de l'histoire récente de certaines populations ou espèces. C'est le cas des espèces exotiques (notamment nord américaines) qui ont été introduites en Europe au cours des deux derniers siècles. A chaque fois que les populations introduites ont été comparées aux populations sources –toujours présentes dans

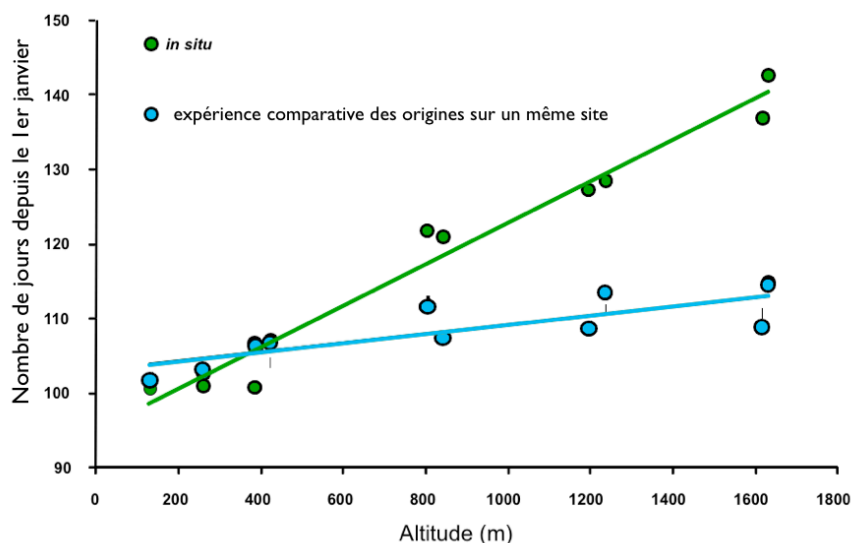


Figure 2. Variation de la date de débournement du chêne sessile dans deux vallées pyrénéennes. Mise en évidence de l'adaptation de la phénologie le long de gradient de température. Cette figure représente les variations de la date de débournement du chêne sessile (en axe des Y : jours juliens) en fonction de l'altitude d'origine des arbres. La droite verte (points verts) représente les observations faites in situ, en forêt. La droite bleue (points bleus) représente les variations observées sur des plants issus des mêmes forêts mais transférés en un même lieu, en test comparatif, situé à basse altitude. Dans ce dernier cas, comme les plants sont installés en milieu commun, les différences observées sont exclusivement attribuées à des différences d'origine génétique. Les deux droites observent une pente positive : les populations de basse altitude (températures plus chaudes) débourrent plus tôt que les populations de haute altitude (températures plus froides). Ces différences peuvent être exprimées en termes de température : un réchauffement d'un degré Celsius correspond à un décalage de 7 jours de la date de débournement (droite verte). La sélection naturelle le long du gradient altitudinal a contribué à cette adaptation, puisque les différences génétiques entre populations (droite bleue) représente un décalage moyen de 1 jour/ 1°C. Il y a donc eu adaptation en réponse à la sélection divergente générée par le gradient de température. On constatera également que la plasticité (différence entre la droite bleue et la droite verte) joue un rôle très important dans la réponse adaptative des arbres. (Source : Kremer et al., 2014)

l'aire naturelle- on a pu noter des divergences génétiques significatives notamment pour des caractères de phénologie ou de croissance. Il y a donc effectivement eu évolution sur des pas de temps relativement courts, mais on ne peut pas toujours attribuer cette évolution à une sélection naturelle conduisant à une meilleure adaptation. D'autres mécanismes liés notamment au transfert de population (dérive génétique, effet de fondation) ont également pu contribuer à l'évolution.

ii) La seconde incertitude vient de l'appréciation très partielle de l'adaptation, que les protocoles expérimentaux et scientifiques permettent d'obtenir actuellement sur les arbres. La valeur adaptative d'un arbre est une notion très globale qui intègre un grand nombre de caractères et propriétés, dont un nombre limité peut être raisonnablement appréhendé dans les dispositifs de recherche. A titre d'exemple, si l'on peut se prononcer sur les modifications de croissance ou de date de débournement engendrées en moyenne par des changements de température ou de précipitation, il est par contre plus difficile de se prononcer sur les modifications induites sur la reproduction ou sur les communautés d'insectes ou de pathogènes associées, qui sont autant de composantes contribuant à la valeur adaptative de l'arbre.

Si l'expérimentation ne peut répondre qu'imparfaitement à la question de l'adaptation, la théorie offre des arguments généralement plus optimistes, qui permettent d'ailleurs d'expliquer l'évolution rapide des espèces introduites. Les arguments théoriques s'inspirent de la disponibilité d'une très grande diversité génétique, qui est le vrai combustible alimentant l'évolution. Cette diversité est par ailleurs constamment maintenue par les échanges de flux de gènes généralement massifs et à longue distance (dispersion du pollen). Au-delà du maintien d'une diversité élevée, les flux de pollen peuvent également contribuer à une « accélération » de l'adaptation, notamment dans le cas où ces flux vont dans la même direction que le changement climatique. Concrètement, les mouvements de pollen du Sud vers le Nord peuvent transférer des gènes conférant une meilleure adaptation à la sécheresse aux populations situées au Nord.

Quels autres mécanismes peuvent contribuer à une réponse adaptative des arbres ?

L'adaptation résultant de modifications de composition génétique des populations consécutives à une sélection naturelle ne peut se réaliser que sur plusieurs générations. Le changement de composition génétique peut être important en une seule génération si la sélection s'exerce sur une population ayant une grande diversité génétique. Ces changements sont héréditaires et peuvent par la suite s'accumuler sur plusieurs générations. Au-delà de ces changements transmissibles de génération en génération, des modifications phénotypiques non contrôlées par des gènes peuvent également permettre aux arbres de répondre à des crises environnementales. Elles sont plus « rapides » mais non transmissibles. C'est ce qu'on appelle la plasticité (fig.2). On sait expérimentalement que la plasticité de caractères liées à la valeur adaptative, comme la croissance, la phénologie, la reproduction est importante chez les arbres forestiers. On a tout particulièrement pu la mettre en évidence dans des plantations clonales, où des arbres clonés (de même génotype) ont pu être plantés dans des milieux différents.

Il est enfin pertinent de mentionner le rôle évolutif que risque de jouer l'hybridation interspécifique dans le futur. La plupart des espèces présentes dans les régions tempérées européennes, ont des espèces apparentées (appartenant au même genre) en région méditerranéenne, avec lesquelles elles ont maintenu la capacité de se croiser (fig.3). Par ailleurs les contacts entre espèces méditerranéennes et tempérées auront tendance à être plus fréquents dans les prochaines décennies, suite à la migration stimulée par le changement climatique. A l'instar des contacts interspécifiques qui ont été restaurés lors du dernier réchauffement postglaciaire, on peut donc raisonnablement anticiper sur des



Figure 3. *Abies pinsapo var. pinsapo* dans la Sierra Bermeja (Espagne du sud) - Source : EUFORGEN

recombinaisons génétiques originales dont certaines pourront contribuer à une adaptation aux nouvelles conditions de milieu générées par le changement climatique.

Ce qu'il faut retenir

- Pour les espèces forestières, le défi évolutif face au CC se résume à ; migrer ou s'adapter
- L'histoire de l'évolution des espèces après les dernières glaciations peut éclairer les questionnements sur les évolutions à venir en réponse au CC
- Les capacités de migration des espèces vont se heurter à la vitesse du CC
- Les capacités d'adaptation des espèces sont incertaines
- D'autres mécanismes peuvent contribuer à une réponse adaptative des arbres

Recommandation : la lecture de cette fiche peut être complétée utilement par celle des fiches 6.07