

Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France

Academic Notes of the French Academy of agriculture

Authors

François Lefèvre

Title of the work

Apports des sciences de la vie pour comprendre et raisonner les agrosystèmes : exemple de la génétique pour les forêts,

Year 2017, Volume 4, Number 1, pp. 1-19.

Published online:

30 September 2017,

<https://www.academie-agriculture.fr/publications/notes-academiques/n3af-acte-de-colloque-apports-des-sciences-de-la-vie-pour-comprendre>

[Apports des sciences de la vie pour comprendre et raisonner les agrosystèmes : exemple de la génétique pour les forêts.](#) © 2017 by François Lefèvre is licensed under [Attribution 4.0](#)

[International](#) 

Apports des sciences de la vie pour comprendre et raisonner les agrosystèmes : exemple de la génétique pour les forêts

François Lefèvre ¹

¹ Unité de Recherche Ecologie des Forêts Méditerranéennes URFM, INRA, Domaine Saint Paul, AgroParc, 84914 Avignon Cedex 9, France.

Correspondance :
francois.lefevre.2@inra.fr

Résumé

Cette note, rédigée à l'occasion du colloque intitulé *La variation pour comprendre la permanence de la vie*, qui célébrait le vingtième anniversaire de la section 6 (Sciences de la vie) de l'Académie d'Agriculture de France, s'intéresse aux liens entre la connaissance fine de ces disciplines et la compréhension globale des agrosystèmes, en s'appuyant sur des illustrations issues de la génétique et des forêts. Les avancées de connaissance se mesurent dans trois directions que sont l'approfondissement, l'intégration et la transposition, chacune posant des défis particuliers aux sciences de la vie. Pour les arbres forestiers, l'analyse de la structuration de la diversité génétique et des processus de son évolution révèle deux composantes : une part de variation d'héritage ancien, voire très ancien, à forte inertie, et une part de variation labile, continuellement remodelée par les forces évolutives. C'est cette part labile de la variation génétique qui a joué et qui jouera un rôle majeur pour l'adaptation des forêts dans

un contexte de changement rapide et d'incertitudes. Cela nous conduit à privilégier une approche dynamique de la variation : plus que la variation instantanée, ce sont les processus de son évolution qu'il faut identifier, comprendre et exploiter. L'approche dynamique de la variation génétique trouve ainsi des applications directes en sylviculture, dans les programmes de sélection et de conservation des ressources génétiques. Pour conclure, l'accent est mis sur quelques défis que posent, d'une part, la synthèse de la connaissance au sein de la discipline et, d'autre part, l'intégration de la génétique dans un cadre transdisciplinaire de réflexion pour l'action.

Abstract

This note aims to investigate the links between fine knowledge in life sciences and global understanding of complex agrosystems, based on illustrations taken from forest genetics. Three directions of scientific progress are identified, in-

depth studies, integration and transposition, which raise specific challenges for life sciences. The analysis of the structure of genetic diversity in trees reveals two components of variation: one part of the variation is an old heritage (from the phylogeny or from more recent history, e.g. post-glacial recolonization), with high inertia, while the other part of variation is labile, permanently fashioned by local evolutionary processes. This labile part of the variation has played and will play a major role for forest adaptation in the context of change and uncertainties. Therefore, a dynamic approach of variation is favored: more than the instant variation, the processes of its evolution should be identified, understood and used. The dynamic approach of variation can be used in silviculture, breeding and conservation programs. To conclude, challenges for knowledge synthesis within the discipline and challenges for the integration within a transdisciplinary framework for action are briefly discussed.

Keywords

agrosystem, forest, life sciences, genetics, tree

Mots clés

agrosystème, forêt, sciences de la vie, génétique, arbre

Introduction

Comment les progrès des sciences de la vie aident-ils à comprendre et raisonner le fonctionnement global des agrosystèmes ? L'approfondissement de la connaissance ne fait-il qu'ouvrir de nouveaux champs de complexité et de nouveaux domaines d'incertitude ? Comment les savoirs des sciences de la vie peuvent-ils être mobilisés par les différents acteurs pour raisonner leurs décisions ou, plus largement, comment la connaissance en sciences de la vie peut-elle influencer les cadres de décisions eux-mêmes ? Même si les réponses ne sont sans doute pas

simples, ces questions sont importantes. Cette note a pour seule ambition d'apporter quelques éclairages sur les apports d'une discipline des sciences de la vie, la génétique, pour la connaissance et la gestion raisonnée d'un type particulier d'agrosystèmes, les forêts.

Lescourret *et al.* (2015) proposent un cadre d'analyse des agrosystèmes où l'écosystème et le socio-système sont en interaction dynamique, caractérisés chacun par leurs structures et leurs processus respectifs. Les acteurs, par l'impact de leurs actions sur la biodiversité, influencent les processus écologiques. En retour, le fonctionnement des écosystèmes, à travers l'évaluation qui en est faite sous forme de services écosystémiques divers, influence les décisions des différents acteurs.

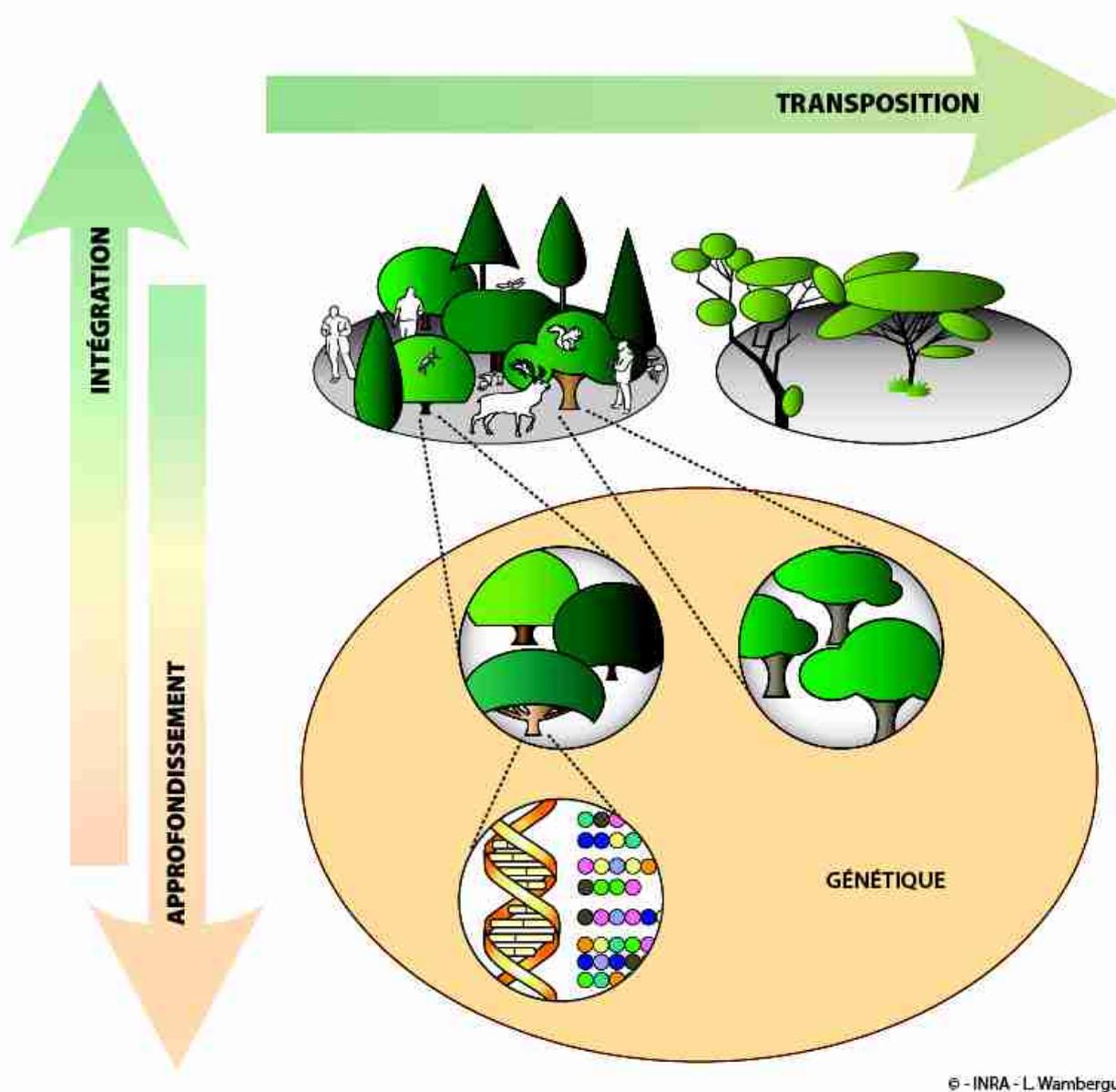
Les forêts sont des agrosystèmes particulièrement complexes et diversifiés, tant du point de vue de leur biodiversité, depuis des forêts tropicales composées d'un grand nombre d'espèces jusqu'à des forêts boréales ou tempérées quasi-monospécifiques, que du point de vue des impacts humains sur leur dynamique, depuis des forêts primaires jusqu'à des plantations en gestion intensive ou des systèmes agroforestiers. Ces deux axes de diversité, biodiversité spécifique et intensité des impacts humains, ne sont d'ailleurs pas systématiquement corrélés. Face aux défis de la complexité et de la diversité des forêts, des avancées de connaissance en sciences de la vie sont attendues dans trois directions (figure 1) : (i) l'approfondissement, qui consiste à élucider de plus en plus finement les mécanismes élémentaires qui déterminent les structures et les processus de la diversité biologique, (ii) l'intégration, qui vise à résoudre la complexité et les nouvelles incertitudes révélées par la connaissance approfondie, et enfin (iii) la transposition, qui vise à généraliser et à sortir de leur contingence les savoirs situés.

Pour comprendre et raisonner les trajectoires d'un agrosystème complexe, il est nécessaire d'intégrer la connaissance au niveau le plus global mais, plus on entre dans la connaissance des mécanismes fins, plus le travail d'intégration est difficile et relève d'un travail de recherche en

Notes académiques de l'Académie d'agriculture de France
Academic Notes from the French Academy of Agriculture
(N3AF)
Acte de colloque

soi. Du fait de la diversité des agrosystèmes forestiers, la transposition est fondamentale et peut également poser des questions de méthode. Du fait que le temps de l'expérimentation forestière et le temps de l'impact des pratiques s'inscrivent dans le temps des changements eux-mêmes (en vingt ans, durée de certaines expérimentations ou d'un aménagement forestier,

des changements climatiques sont attendus), la connaissance des sciences de la vie doit progresser simultanément, de manière interactive, et non séquentiellement, dans les trois directions : intégration et transposition doivent être contemporaines de l'approfondissement. Les progrès des sciences de la vie s'appuient



© - INRA - L.Wambergue

Figure 1: Les trois directions d'avancée de la connaissance auxquelles la génétique doit contribuer pour les forêts. L'intégration et la transposition s'appuient souvent sur des interdisciplinarités.

sur cinq modes d'innovations pour la science. Un premier mode d'innovation se situe au niveau du formalisme théorique : on peut citer l'exemple de l'intégration de la plasticité phénotypique dans les modèles de réponse à la sélection qui change le regard sur les processus d'adaptation, notamment chez les arbres (Chevin *et al.*, 2013).

Les technologies ont été un deuxième mode d'innovation particulièrement fécond pour la génétique au cours des dernières années. Ainsi les nouveaux outils de la biologie moléculaire ont non seulement permis de faire converger les approches de la génétique des populations et de la génétique quantitative (Nelson *et al.*, 2013) mais elles ont aussi ouvert la voie à de nouvelles approches dites « omiques », qui intègrent les mécanismes biologiques fins à l'échelle du génome entier. Par ailleurs, l'essor des nouvelles techniques de séquençage à haut débit a ouvert la voie à de nouvelles méthodes d'étude directe d'espèces dites « non-modèles » en s'affranchissant du préalable de création de ressources biologiques intermédiaires, particulièrement laborieux pour les arbres, ce qui facilite les démarches de transposition (Chen *et al.*, 2013).

Un troisième mode d'innovation se situe au niveau des mathématiques appliquées et des outils d'analyse qui accompagnent ces nouvelles techniques et permettent de traiter de très grands jeux de données, par exemple en bio-informatique, ou au niveau des méthodes bayésiennes qui permettent de mieux valoriser l'information portée par les marqueurs génétiques et de mieux prendre en compte l'incertitude par la mise à jour de la connaissance *a priori* dans les analyses.

Le quatrième mode d'innovation se situe au niveau des interdisciplinarités : regards couplés de différentes disciplines des sciences de la vie, par exemple regard évolutionniste de la génétique et regard fonctionnel de l'écophysiologie sur l'adaptation, ou interface entre disciplines des sciences de la vie et d'autres disciplines.

Enfin le cinquième mode d'innovation se situe au niveau des stratégies de mise en application de la connaissance scientifique, que ce soit dans le cadre de sciences intégratives où interagissent

des disciplines opérant à différentes échelles, ou dans le cadre de sciences pour la décision.

La modélisation et les outils de simulation viennent en appui de ces différents modes d'innovation, que ce soit pour la compréhension de phénomènes complexes ou pour le couplage de processus opérant à différentes échelles ; ce sont notamment des outils utiles pour les approches interdisciplinaires.

Il serait illusoire de prétendre à un inventaire exhaustif des avancées de la génétique sur les arbres forestiers au cours des 20 dernières années (pour une synthèse récente, voir Plomion *et al.*, 2016). Le point de vue développé ici est autre : après un bref rappel des spécificités du contexte forestier pour les sciences de la vie, je tâche d'illustrer, par quelques exemples choisis, la diversité des domaines de progrès de la génétique sur les arbres en soulignant quels ont été les modes d'innovation déterminants, d'une part, et quelles en sont les applications les plus directes, d'autre part, avant de conclure sur quelques défis à relever.

Le choix des illustrations est éminemment subjectif et, en particulier, les nouveaux savoirs dont le lien avec la compréhension globale ou la gestion des forêts n'est pas évident, et reste à construire, ne sont pas abordés. Chacune des illustrations est ici très sommairement esquissée, beaucoup des références citées étant elles-mêmes des synthèses qui renvoient à une littérature plus abondante sur chacun des sujets. L'exposé ne suit pas la chronologie des progrès scientifiques.

Bien évidemment, la génétique ne s'intéresse pas qu'aux arbres dans la forêt. L'écologie forestière est avant tout une histoire d'interactions et d'interdépendances entre les arbres, éléments structurants de l'écosystème et parfois objets de gestion, et d'autres organismes (végétaux, animaux, micro-organismes). En particulier, les micro-organismes, qu'ils soient symbiotes ou parasites, et les insectes se caractérisent par une très grande biodiversité et des rôles fonctionnels majeurs. La génétique nous apprend aussi beaucoup sur ces organismes mais cela ne sera pas abordé ici,

faute de place. Notons que la variation génétique des arbres a des effets directs sur la biodiversité qui les environne, c'est la notion de génétique des communautés, ainsi que sur le fonctionnement global de l'écosystème, c'est la notion de phénotype étendu (Whitham *et al.*, 2006 ; Gugerli *et al.*, 2013). Il serait intéressant d'avoir un regard croisé sur les forêts vues à travers ces autres organismes.

Le contexte forestier : des enjeux spécifiques pour les sciences de la vie

Les essences forestières, globalement très nombreuses, sont rarement domestiquées au sens d'une modification transmissible des populations par ou pour l'exploitation humaine et, dans ces quelques cas, la domestication est récente en nombre de générations d'arbres. Le premier rapport sur l'état du monde des ressources génétiques forestières (FAO, 2014) recense 7905 espèces d'arbres dont 2360 sont déclarées comme faisant l'objet d'une « gestion active », c'est-à-dire gérées spécifiquement pour différents biens et services. La gestion, qu'il s'agisse de sylviculture ou d'amélioration génétique, se concentre donc sur un nombre réduit d'espèces. Cela reflète plus les limites de nos capacités de « gestion active » que l'intérêt économique individuel des essences.

Au niveau de la diversité intra-spécifique, la moitié des espèces forestières mondiales sont déclarées victimes ou menacées d'érosion génétique. Dans sa contribution au rapport FAO, la France identifie 3528 espèces forestières natives sur l'ensemble de ses territoires, mais seulement 137 sur le territoire de la métropole. Sur le territoire métropolitain, les forêts sont gérées en régénération naturelle ou en plantation ; cinq espèces, dont deux exotiques, représentent plus de 70 % du commerce de plants pour des plantations forestières (statistiques annuelles sur les ventes de graines et plants forestiers du Ministère de l'agriculture) et seules cinq espèces font l'objet de schémas d'amélioration avancés multi-générationnels au plan national (pin maritime, peuplier, douglas, mélèze, eucalyptus).

L'ampleur de cette diversité d'objets d'études est un premier défi pour les recherches en sciences de la vie. Pour la génétique, le deuxième défi est inhérent à la biologie des arbres, à leur durée de vie et à leur temps de génération (comparativement à la durée d'une carrière de chercheur), aux surfaces et au temps nécessaires pour des expérimentations *in vivo*. Un facteur de complexité supplémentaire vient de la spécificité du méga-génome des conifères (tableau 1). Pour relever ces défis, Neale et Kremer (2011) considèrent que la recherche mondiale en génomique forestière repose sur quelques centaines de chercheurs travaillant sur quelques dizaines d'espèces : rien à voir donc avec l'importance de la communauté scientifique publique et privée concentrée sur un petit nombre de plantes de grandes cultures ou d'animaux d'élevage.

Pour la gestion des forêts, le contexte de changement climatique requiert de changer de paradigme (Legay *et al.*, 2015) ; en effet, les principes fondateurs de la sylviculture reposent sur des hypothèses d'invariance temporelle du milieu. Si les forêts offrent des perspectives

Tableau 1. Taille du génome de quelques essences forestières comparée à celle du génome d'*Arabidopsis* et de quelques plantes cultivées (d'après Neale et Kremer, 2011).

Arabette	0,12 Gb
Riz	0,4 Gb
Peuplier	0,48 Gb
Tomate	1 Gb
Eucalyptus	1,13 Gb
Chêne	1,14-2 Gb
Maïs	5 Gb
Blé tendre	17 Gb
Pin	21-37 Gb
Epicéa	31-40 Gb
Sapin de Douglas	37 Gb

intéressantes pour la réponse de nos sociétés au changement climatique, par leurs fonctions potentielles de stockage et de séquestration du carbone en forêt ou dans les produits à base de bois, de substitution à d'autres matériaux ou énergies fossiles, leur rôle à ce niveau nécessite qu'elles aient elles-mêmes une capacité suffisante d'adaptation à ce changement.

Pour assurer le bon fonctionnement des forêts dans la durée, le changement climatique ne doit pas seulement être raisonné comme un changement d'état, mais comme un état de changement, continu, à considérer d'un point de vue dynamique en tenant compte de toutes les incertitudes qui lui sont liées. Le nouveau paradigme de la gestion adaptative est fondé sur les notions d'apprentissage et de ré-ajustement continus des objectifs et des pratiques (Cordonnier et Gosselin, 2009). On comprend alors que la variation biologique est une ressource pour l'adaptation des forêts et qu'il faut préserver cette ressource sur le long terme pour la gestion des incertitudes (Lefèvre, 2012).

Regard de la génétique sur les arbres forestiers : une variation structurée, plusieurs dynamiques

Il est connu depuis plus de 20 ans que les arbres présentent en général une diversité génétique importante avec une diversité intra-population plus grande et une différenciation inter-population plus faible que les autres organismes, en moyenne (tableau 2). Il existe de rares exceptions, comme le pin pignon (*Pinus pinea*), dont l'absence singulière de polymorphisme génétique pourrait s'expliquer par des impacts anthropiques anciens (Vendramin *et al.*, 2008). Les nouvelles technologies d'analyse du polymorphisme de l'ADN ont confirmé ce constat général (Prat *et al.*, 2006 ; Porth et El-Kassaby, 2014), mais la connaissance a beaucoup progressé sur l'origine et l'organisation de cette diversité ainsi que sur les processus de son évolution.

La variation inter-spécifique des capacités adaptatives montre une double structuration : par

Tableau 2. Synthèse des valeurs de diversité génétique intra-population (H_s) et de différenciation inter-populations (G_{st}) mesurées sur marqueurs isoenzymatiques chez diverses catégories de végétaux (d'après Hamrick et Godt, 1996).

	Espèces	H_s	G_{st}
Espèces végétales	669	0,224	0,228
Annuelles	226	0,196	0,335
Herbacées pérennes	30	0,228	0,278
Ligneux longévifs	196	0,253	0,084

biome et par clade phylogénétique. Ainsi Maherali *et al.* (2004) ont étudié la variation de résistance du xylème à l'embolie : les espèces forestières des zones arides et méditerranéennes sont en moyenne plus résistantes que les espèces des autres biomes forestiers, avec néanmoins une très grande diversité entre espèces au sein de chaque biome. Par ailleurs, au sein de l'embranchement des conifères, les espèces de la famille des *Cupressaceae* se distinguent par une meilleure résistance à l'embolie du xylème probablement héritée d'un ancêtre commun. Les outils de la cladistique permettent d'inscrire la variation des caractéristiques fonctionnelles dans l'arbre phylogénétique des espèces. Au-delà des caractères fonctionnels pris individuellement, ce sont aussi des corrélations entre fonctions physiologiques qui peuvent être héritées de la phylogénie comme cela a été montré dans la famille des *Pinaceae* (Grivet *et al.*, 2013), cette dernière étude montrant également comment les signatures génomiques d'une sélection de certains gènes s'inscrivent parfois dans la phylogénie. La part de la variation qui résulte d'un héritage phylogénique ancien, et qu'on peut donc penser moins flexible à court terme, commence à être mieux caractérisée.

Au sein de chaque espèce, une part de la

variation génétique entre populations est également héritée de processus passés. La combinaison de développements technologiques (séquençage du génome chloroplastique, à hérédité maternelle chez les angiospermes) et de considérations théoriques de génétique des populations (la taille efficace des populations est plus faible sur les génomes cytoplasmiques à hérédité uni-parentale et les flux de gènes sont plus limités par voie maternelle) a permis de mettre au jour l'impact très fort de l'histoire récente (quelques dizaines de générations d'arbres) des recolonisations post-glaciaires sur l'organisation de la diversité génétique intra-spécifique actuelle qui garde des traces de la variation initiale entre refuges glaciaires (Petit *et al.*, 2003). Ce niveau de structuration de la diversité est maintenant très bien documenté sur de nombreuses espèces sur tous les continents et classiquement utilisé dans les stratégies d'exploration, de conservation ou d'exploitation de la diversité (Fady, 2012).

Malgré les héritages de la phylogénie et des processus de recolonisation qui structurent en partie la diversité génétique, la variation adaptative des populations d'arbres forestiers est aussi structurée selon les divers environnements locaux actuels de leurs aires reconquises (Savolainen *et al.*, 2007). L'analyse fine de l'adaptation locale entre populations d'arbres a bénéficié du vaste réseau expérimental de plantations comparatives installées au cours des décennies précédentes (Rehfeldt *et al.*, 2001).

Ce réseau a permis d'aborder conjointement adaptation locale et plasticité phénotypique, désormais considérées comme des caractéristiques indissociables (Aitken *et al.*, 2008). Wang *et al.* (2010) ont proposé un modèle simple, appelé *universal response function*, pour représenter cette dualité et guider le choix de provenances à utiliser en plantation : la performance attendue d'une provenance est prédite simultanément par le climat de son aire d'origine (adaptation locale présumée) et par le climat de son aire d'utilisation (plasticité phénotypique). La calibration d'un tel modèle nécessite d'importants jeux de données issus des plantations comparatives, qui n'existent que pour

quelques espèces, comme le Pin contorta, et ne couvrent qu'une gamme restreinte d'environnements actuels en comparaison aux climats futurs.

Cependant, si les populations forestières sont globalement adaptées à leur environnement local actuel ce n'est pas vrai partout : en particulier, les populations situées aux marges de l'aire de répartition des espèces sont en décalage adaptatif avec leur environnement local, autrement dit les conditions locales ne sont pas celles qui leur confèrent des performances optimales (Savolainen *et al.*, 2007).

Un autre enseignement est que, souvent, les populations les moins sensibles à une contrainte de disponibilité de ressource (eau, température) sont aussi les moins capables de valoriser l'abondance de cette ressource : cet antagonisme peut avoir des conséquences pratiques lorsqu'il s'agit de faire des compromis entre performance et rusticité lors du choix de matériel génétique pour des plantations.

Des patrons d'adaptation locale sont également mis en évidence à l'échelle micro-géographique : au sein de forêts aux conditions environnementales très hétérogènes, le filtre de la sélection naturelle peut être tel que les arbres en place montrent des adaptations génétiques à leur milieu spécifique malgré les flux de gènes intenses à cette échelle (Scotti *et al.*, 2016).

Il est intéressant de noter que la divergence entre populations est beaucoup plus marquée sur des caractères intégrés, comme croissance ou la résistance au froid, que sur les fonctions physiologiques élémentaires qui contribuent à ces caractères pour lesquelles il reste une très grande variation intra-population, potentiel d'évolutions futures (Alberto *et al.*, 2013).

Les espèces forestières ont donc une grande diversité génétique qui détermine en partie leur évolutivité. Façonnée par les processus évolutifs, cette diversité se compose d'une part de variation d'héritage ancien, à forte inertie, avec une part de variation très labile, en perpétuelle construction dynamique, maintenue par un régime de reproduction généralement allogame et de grandes tailles de populations.

Acte de colloque

C'est cette part labile de la variation qui a joué, et jouera, un rôle déterminant pour l'adaptation des forêts dans le contexte de changement.

On comprend ainsi l'importance d'une approche dynamique de la variation pour comprendre et raisonner les systèmes forestiers : ce n'est pas la variation instantanée mais les processus de ses dynamiques, enchaînements de mécanismes aléatoires et sélectifs, qu'il faut identifier, comprendre, exploiter.

Comprendre les processus des dynamiques de la diversité des arbres forestiers

On peut considérer que cinq familles de processus élémentaires façonnent la diversité génétique : la mutation, la dérive génétique, la dispersion, la sélection, les mécanismes épigénétiques. On a peu de connaissances sur le taux de mutation chez les arbres ni sur son éventuel impact sur l'évolution à court terme des peuplements, vraisemblablement très limité. En revanche, les 20 dernières années nous ont beaucoup appris sur les quatre autres processus qui permettent d'expliquer l'organisation actuelle de la variation et d'élaborer des scénarios de trajectoire future.

Hampe et Petit (2005) ont fait une analyse conceptuelle des spécificités des dynamiques évolutives chez les arbres, soulignant que la structuration de la diversité et l'importance relative des différents processus évolutifs varient spatialement à l'échelle de l'aire des espèces. Ainsi, pour une même espèce, ces auteurs distinguent la mosaïque fragmentée des zones refuges glaciaires initiales, les zones de convergences des voies de recolonisation post-glaciaires et les zones pionnières de colonisation ; ces différentes zones de l'aire de distribution étant actuellement confrontées à divers effets locaux du réchauffement climatique. Malgré le processus de recolonisation post-glaciaire des continents, l'impact de la dérive génétique sur la différenciation génétique nucléaire inter-populations est moins marqué chez les arbres que chez d'autres organismes (tableau 2) : cela s'explique par de grandes tailles de populations,

des flux de gènes importants par graines et surtout par pollen, mais aussi par un cycle de vie à longue phase juvénile qui limite les effets de fondation en front de colonisation (Austerlitz *et al.*, 2000).

Les avancées des méthodes de génotypage, des méthodes de suivi physique des propagules ou des agents de leur dispersion et les outils mathématiques permettant de traiter cette information (Klein et Oddou-Muratorio, 2011) ont montré l'importance des événements rares de dispersion à longue distance dont on sait qu'ils jouent un rôle majeur sur la dynamique de colonisation et sur la structuration de la diversité qui en résulte (tableau 3).

Théoriquement, les flux de gènes peuvent ralentir l'adaptation ou au contraire la favoriser en donnant du carburant au moteur évolutif : chez les arbres, dans le contexte du changement climatique, on s'attend à ce que les effets bénéfiques dominent, sauf aux marges arrières des aires de distribution (Kremer *et al.*, 2012).

On sait depuis longtemps que toutes les espèces n'ont pas nécessairement les mêmes stratégies d'adaptation à leur environnement. Au cours des dernières années, le rapprochement des écophysiologistes et des généticiens, avec leurs points de vue complémentaires sur l'adaptation, a permis de mieux caractériser cette diversité de stratégies adaptatives, non seulement entre espèces, mais aussi entre populations au sein des espèces, voire entre individus au sein des populations, et de commencer à étudier l'effet de la sélection naturelle sur cette variation.

Ainsi l'analyse de populations le long de gradients climatiques altitudinaux a révélé l'existence de deux types de structuration de la diversité adaptative en terme de phénologie : si toutes les espèces ont la même réponse plastique au climat avec un débourrement plus tardif dans les environnements plus froids, certaines, comme le chêne, montrent un gradient génétique similaire (placées dans un même environnement d'observation, les populations venant de climat froid ont un débourrement plus tardif que les populations

Acte de colloque

originaires de climat plus chaud), tandis que d'autres comme le hêtre montrent un gradient génétique inverse (placées dans un même environnement d'observation, les populations de climat plus froid débourent plus tôt) (Vitasse *et al.*, 2009). Cette différence s'explique par des exigences de températures différentes pour la levée de dormance (Delpierre *et al.*, 2016).

Comprendre ces différences permet de mieux anticiper les mécanismes de réponses au changement climatique. Au niveau intra-population, au sein d'une hêtraie du Mont Ventoux en condition marginale pour cette espèce, l'étude des gradients de sélection de caractères écophysiologicals, c'est-à-dire les effets marginaux et les effets d'interaction de ces caractères sur les composantes de la valeur sélective individuelle, révèle la coexistence de différentes stratégies d'adaptation à la sécheresse qui semble résulter d'une sélection corrélée sur différents caractères (Bontemps *et al.*, 2017).

Chez les arbres, l'étude expérimentale de la réponse à la sélection naturelle et la démonstration de la signification adaptative de caractères morpho-physiologiques posent le problème de l'évaluation de la valeur sélective (fitness) des individus : des méthodes ont été développées qui permettent, sous certaines conditions, d'estimer

conjointement la fonction de dispersion et le succès reproducteur réalisé des parents, on peut alors chercher à relier la valeur de différents caractères observés sur ces individus avec leur succès reproducteur (Oddou-Muratorio *et al.*, 2005).

Au niveau du déterminisme génétique, chez les arbres forestiers, la variation des caractères impliqués dans l'adaptation est principalement contrôlée par de nombreux gènes à effets faibles (Alberto *et al.*, 2013). Les caractères sous contrôle oligogénique sont très rares, parfois mentionnés dans le cas d'interactions hôte-parasite (Jorge *et al.*, 2005). Pour des espèces allogames comme les arbres, et pour des caractères multigéniques, la théorie de la génétique quantitative prédit que la sélection affecte fortement les fréquences des combinaisons alléliques des gènes sous sélection avant d'affecter les fréquences des allèles eux-mêmes (Kremer et Le Corre, 2012). Ainsi, la part la plus réactive de la variation génétique serait liée aux déséquilibres de liaisons plutôt qu'aux variations de fréquences alléliques. De ce fait, la différence de patrons de variation des fréquences alléliques entre gènes neutres et gènes impliqués dans le déterminisme de caractères multigéniques sous sélection devient ténue : à l'échelle de quelques

Tableau 3. Distances de dispersion maximale observées chez des arbres ; dispersion potentielle relevée par capture de propagules ou suivi de vecteurs, dispersion de pollen viable, dispersion efficace estimée par assignation de parenté sur un événement de reproduction réussi (d'après Kremer *et al.*, 2012).

Propagule	Vecteur	Dispersion	Maximum	Genre
pollen	vent	potentielle	3000kms	<i>Pinus</i>
pollen	vent	viable	600kms	<i>Pinus</i>
pollen	vent	efficace	100kms	<i>Pinus</i>
pollen	insectes	efficace	165kms	<i>Ficus</i>
graines	chauve-souris	potentielle	20kms	<i>Ficus</i>
graines	oiseaux	potentielle	7kms	<i>Xylopia</i>
graines	éléphants	potentielle	5kms	<i>Tamarindus</i>
graines	poissons	potentielle	5kms	<i>Duroia</i>
graines	vent	efficace	3kms	<i>Fraxinus</i>
graines	vertébrés	efficace	12kms	<i>Sorbus</i>

Acte de colloque

dizaines ou centaines de générations, la sélection affecte peu les fréquences des seconds. L'étude de la diversité neutre nous dit donc aussi quelque chose sur le potentiel adaptatif des populations.

Par ailleurs, au niveau de la variation des caractères écophysiologiques, on observe la coexistence de différentes stratégies adaptatives (ou syndromes), tant entre les espèces au sein d'un biome, qu'entre populations au sein d'une espèce, ou entre individus au sein d'une population. On peut donc aussi faire l'hypothèse d'une coexistence de différentes combinaisons génétiques adaptatives.

Ces différentes considérations suggèrent que la contribution de chaque allèle à la valeur adaptative individuelle est une variable, dépendante du fond génétique et du contexte environnemental dans lesquels il s'exprime, ce qui conduit à rester très prudent sur ce que l'on doit attendre des recherches de traces de sélection au niveau des fréquences géniques (Rockman, 2011 ; Fariello *et al.*, 2013). Néanmoins, une étude empirique récente de grande ampleur a révélé que 47 gènes (sur 23000 testés) montraient des traces significatives de sélection convergente entre deux espèces de conifères ayant divergé depuis 140 millions d'années (Yeaman *et al.*, 2016).

Cela montre qu'il existe malgré tout quelques rares polymorphismes ayant un effet adaptatif principal (au sens statistique d'effet principal, hors interactions) dans différents contextes génétiques et environnementaux. Comment se fait-il que de tels gènes soient encore polymorphes : s'agit-il d'un polymorphisme ancien conservé par différents processus ou s'agit-il d'un polymorphisme sans cesse renouvelé par des mutations faiblement délétères sur un gène fondamental ?

Parmi les mécanismes de réponse rapide de la variation au filtre environnemental, il y a la plasticité phénotypique et la réponse à la sélection, il y a aussi les mécanismes épigénétiques. L'existence de mécanismes épigénétiques a été démontrée pour la première fois chez un arbre forestier sur l'épicéa (Jøhnsen *et al.*, 2005). Chez cette espèce, ces mécanismes pourraient être impliqués, avec d'autres, dans un

cas très bien documenté d'évolution génétique (transmissible) rapide, en une seule génération, de la phénologie d'arrêt de la croissance (forme de résistance au froid) après transplantation de populations depuis l'Autriche et l'Allemagne vers la Norvège (Skrøppa *et al.*, 2010).

De la connaissance en génétique à son utilisation directe

Le tableau 4 récapitule ce qu'on peut attendre des progrès de la génétique pour les forêts et ce qu'on ne doit pas en attendre.

Trois domaines d'application directe permettent d'illustrer les attentes qu'on peut avoir pour une gestion adaptative, durable et raisonnée des ressources génétiques.

Le premier domaine d'application est la sylviculture qui consiste à réguler les processus de croissance et de compétition dans les peuplements avec plusieurs objectifs possibles selon les forêts, le plus souvent la production de bois, que ces peuplements soient issus de régénération naturelle ou de plantation. La sylviculture revient, de fait, à une régulation de variables démographiques : nombre d'individus, intensité et durée de la phase de reproduction, qualité phénotypique des reproducteurs, distribution spatiale des individus, âge d'élimination, etc. Or ces variables démographiques déterminent directement ou indirectement les processus d'évolution de la diversité génétique : dérive, sélection, flux de gènes. Ainsi, la connaissance des liens entre variables démographiques et processus évolutifs permet d'explicitier les chemins d'impact génétique des pratiques sylvicoles pour évaluer les pratiques actuelles et, au-delà, pour proposer des pratiques innovantes spécifiquement dédiées à la gestion raisonnée des ressources génétiques (Lefèvre *et al.*, 2014). Les pratiques sylvicoles élémentaires sont en nombre limité mais les itinéraires sylvicoles (combinaisons de pratiques) sont nombreux, les chemins d'impact peuvent être complexes avec de possibles effets antagonistes d'une même pratique ou des interactions entre pratiques : si l'on commence à

Notes académiques de l'Académie d'agriculture de France
 Academic Notes from the French Academy of Agriculture
 (N3AF)
 Acte de colloque

© - INRA - L Wambergue

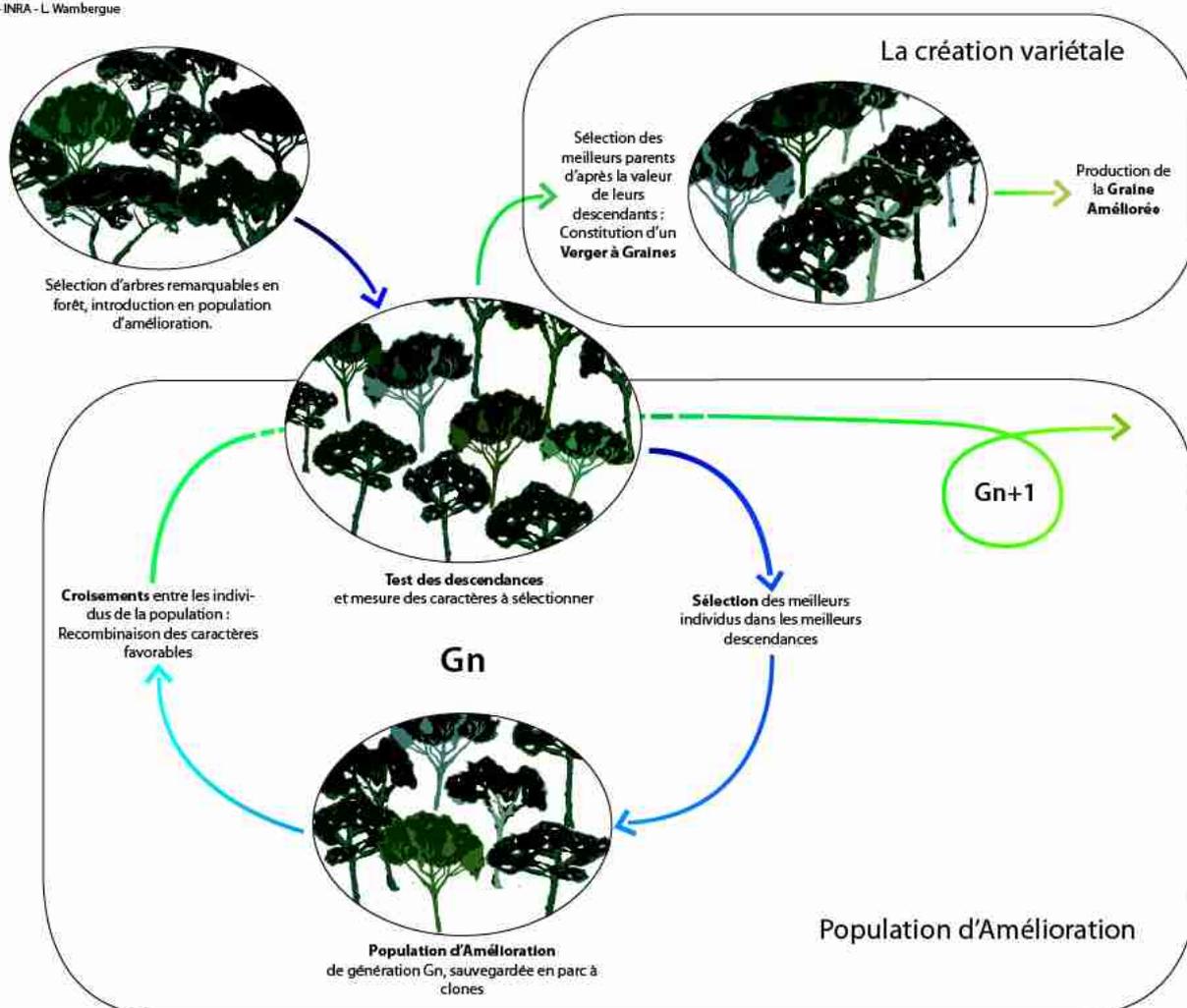


Figure 2: Les différentes phases d'un schéma d'amélioration génétique chez les arbres forestiers (d'après A. Raffin, comm. pers.).

pouvoir raisonner qualitativement les impacts génétiques de la sylviculture, tout reste à faire en terme de quantification de ces impacts.

Le deuxième domaine d'application directe est l'amélioration génétique. Le cas du pin de Monterey (*Pinus radiata*) est une belle illustration du potentiel d'adaptation des espèces forestières : cette espèce, dont l'aire d'origine est réduite à cinq populations côtières et insulaires à l'ouest de la Californie, a pu être adaptée à des conditions environnementales très variées sur l'ensemble des continents par des programmes

d'amélioration génétique locaux en seulement quelques générations (Yan *et al.*, 2006). L'amélioration génétique des arbres est récente et s'appuie encore souvent sur une base génétique diversifiée. Mais les schémas de sélection sont longs et lourds à mettre en œuvre (figure 2).

Plus ils sont avancés plus il devient difficile d'y insérer de nouvelles ressources génétiques sans réduire les perspectives de gain génétique : la spirale domestication – réduction de la base génétique se met progressivement en place. Les

outils et les savoirs de la génétique, notamment dans le secteur de la génomique, permettront d'optimiser et de raccourcir les phases de sélection par une estimation plus rapide et plus précise des paramètres génétiques et des valeurs génétiques, d'aider à l'exploitation des effets non-additifs, à la gestion des corrélations défavorables et à la gestion des interactions Génotype x Environnement, d'intensifier la sélection sur des gènes cibles tout en préservant la diversité non-cible et, plus généralement, de faciliter l'introgession de nouvelles ressources génétiques dans des programmes avancés de sélection (Neale et Kremer, 2011 ; Muranty *et al.*, 2014).

À côté des schémas d'amélioration classiques et de la sélection génomique, une stratégie innovante appelée *breeding without breeding* (BwB) a été proposée spécifiquement pour les arbres par El Kassaby et Lstiburek (2009) et commence à être mise en œuvre sur le douglas (*Pseudotsuga menziesii*) : cela consiste à exploiter la puissance de l'information génomique pour maximiser le gain génétique en s'affranchissant des croisements contrôlés, par estimation des apparentements et reconstitution de pedigrees issus de pollinisation libre, et en limitant au maximum les expérimentations en conditions contrôlées, remplacées par des méthodes d'analyse génétique spatiale *in situ*.

Le troisième domaine d'application mentionné ici est celui des programmes de conservation des ressources génétiques forestières. Diverses stratégies de conservation sont mises en œuvre chez les arbres forestiers, la priorité étant mise autant que possible sur des stratégies de conservation dynamique et en particulier sur la conservation *in situ* où les populations évoluent en continu sous la pression de leur environnement lui-même en changement. La raison de cette priorité devrait être claire maintenant : il s'agit de conserver la dynamique de cette part labile de la variation génétique essentielle pour l'adaptation des forêts. De telles stratégies sont mises en œuvre en France par la Commission des ressources génétiques forestières (CGRF), et en Europe, par le *European Forest Genetic Resources*

Tableau 4. Promesses et non-promesses de la génétique pour une gestion adaptative, durable et raisonnée des ressources génétiques forestières.

Ce qu'on peut attendre des progrès de la génétique :

- des outils et des méthodes pour approfondir l'analyse des variations et co-variations de fonctions biologiques (dans l'espace ou dans le temps, entre individus), ainsi que pour inférer les processus de leur dynamique (hérédité, processus évolutifs) ;
- des techniques et des outils facilitant la transposition de la connaissance sur une biodiversité étendue (par exemple les techniques et les bases de données de biologie moléculaire) ;
- une connaissance approfondie sur les processus évolutifs permettant d'élaborer des scénarios de trajectoire de la diversité (en réponse aux pressions et aux pratiques) pour gérer le changement et ses incertitudes ;
- une connaissance permettant de raisonner la mise en application (aide à la décision, optimisation) et des outils pour la rendre plus efficace (critères et indicateurs).

Ce qu'on ne doit pas en attendre :

- une simplification de la connaissance ;
- une réduction des incertitudes ;
- une libération des préoccupations de long-terme.

Programme EUFORGEN (Lefèvre et Collin, 2013).

La conservation *in situ* s'appuie sur la constitution de réseaux d'unités de conservation, qui sont des forêts dont l'objectif de conservation de ressources génétiques est formalisé et qui remplissent certaines conditions minimales visant à assurer la bonne marche des processus évolutifs (Koskela *et al.*, 2013). Les progrès de la génétique fournissent des outils et méthodes pour optimiser la constitution des réseaux et pour suivre l'efficacité de la conservation. Le

Acte de colloque

réseau européen de conservation *in situ* a été constitué dans une logique de représentativité de la diversité génétique que l'on peut ré-évaluer au fur et à mesure des progrès de connaissance sur la structuration de la diversité (Lefèvre *et al.*, 2012). La robustesse de ce réseau vis-à-vis des perspectives de changement climatique peut également être évaluée par des approches de modélisation (Schueler *et al.*, 2014).

Depuis 1990, la conservation des ressources génétiques est un indicateur de la gestion durable des forêts en Europe (FOREST EUROPE, 2015). La métrique actuellement utilisée pour cet indicateur est uniquement basée sur les surfaces conservées, elle n'informe pas sur la qualité de la conservation. Le réseau EUFORGEN travaille sur une proposition de révision de l'indicateur pour mieux prendre en compte la connaissance sur l'organisation de la diversité et les processus de son évolution : la traduction de la connaissance en outil politiquement opérationnel reste à ce niveau un grand défi.

Conclusion sur quelques défis

Les défis qui se posent à la génétique pour les forêts sont de trois natures différentes : (i) des défis scientifiques propres à la discipline, (ii) des défis d'interaction avec d'autres disciplines, au sein du domaine des sciences de la vie et en dehors, pour analyser et interpréter des données multiples et complexes, développer des approches couplées et intégrer les connaissances et (iii) des défis du passage de la connaissance scientifique à son utilisation.

Malgré la bonne adaptation des espèces à leur environnement local actuel, la variation adaptative subsiste à tous les niveaux d'organisation, jusqu'au niveau intra-population voire intra-individuel, et cette variation contribue au potentiel d'adaptation future des forêts. Un premier défi est d'élucider les causes réelles du maintien de la variation et du potentiel adaptatif sans effet d'érosion lorsqu'une adaptation rapide se met en place. Au moins six hypothèses, non exclusives, peuvent expliquer le maintien de la diversité génétique malgré la sélection : (i) l'hypothèse

quasi-neutraliste, selon laquelle la sélection agirait principalement comme un filtre des combinaisons génotypiques sans trop changer les fréquences alléliques, (ii) l'hypothèse d'équilibre stable, selon laquelle coexisteraient plusieurs optimums adaptatifs, (iii) l'hypothèse d'équilibre dynamique fermé, selon laquelle l'optimum ne serait jamais atteint du fait de contraintes développementales et fonctionnelles conduisant à des fluctuations autour de compromis entre différents caractères antagonistes, (iv) l'hypothèse d'équilibre dynamique ouvert, selon laquelle l'optimum ne serait jamais atteint du fait de flux de gènes récurrents avec d'autres milieux, (v) l'hypothèse de non-équilibre, selon laquelle les changements de pression de sélection maintiendraient la variation dans des états transitoires, (vi) l'hypothèse d'un rôle important de divers mécanismes épigénétiques dans l'adaptation locale, d'ailleurs eux-mêmes potentiellement sous contrôle génétique.

Un second défi pour la génétique est d'évaluer quantitativement le potentiel adaptatif des populations, d'en définir des composantes mesurables et d'en comprendre la dynamique (Pigliucci, 2008). Cette connaissance permettra de mieux comprendre et raisonner les cinétiques de l'adaptation et les limites du potentiel évolutif (Futuyma, 2010 ; Kuparinen *et al.*, 2010).

Les interdisciplinarités sont utiles pour faire avancer la connaissance, notamment dans les directions de l'intégration et de la transposition. Les interactions avec d'autres disciplines des sciences de la vie, interdisciplinarités de proximité, ne sont pas toujours plus simples à mettre en œuvre que des interactions avec d'autres disciplines plus distantes.

Le couplage de différentes approches au sein des sciences de la vie peut devenir lui-même une source d'incertitude. Un exemple en a été donné par la comparaison de différents types de modèles de prédictions de réponse des espèces forestières au changement climatique : selon les espèces les prédictions sont convergentes ou divergentes (Benito-Garzón *et al.*, 2011 ; Cheaib *et al.*, 2012). Il peut aussi y avoir des difficultés sémantiques, par exemple des homonymies.

Acte de colloque

Néanmoins l'intégration de différents processus dans des approches couplées est très prometteuse. Ainsi, en s'appuyant sur un modèle de simulation couplant les processus physiolo-démo-génétiques, Oddou-Muratorio et Davi (2014) ont pu reproduire *in silico* des patrons d'adaptation non linéaires observés sur le terrain le long de gradients altitudinaux. De tels modèles sont utiles pour construire des hypothèses sur les mécanismes d'adaptation, à confronter aux données empiriques ; ils pourront aussi permettre, à terme, de simuler des pratiques sylvicoles pour en tester les impacts.

Intégrer la connaissance à l'échelle de l'agrosystème nécessite des interdisciplinarités distantes entre sciences de la vie, dont la génétique, et d'autres secteurs scientifiques : cela commence à se faire sur les questions de vulnérabilité et de résilience (Williams *et al.*, 2008). Ces interdisciplinarités nécessitent une phase de co-apprentissage plus ou moins lourde selon que les démarches sont différentes ou non (approches quantitatives/qualitatives, méthodes inductives /inférentielles, etc.). Des questions sémantiques peuvent aussi nécessiter clarification. Ainsi Planque *et al.* (2012) font une analyse sémantique intéressante du terme « résilience » et concluent à la nécessité d'une coexistence de définitions floues, utiles pour partager des notions entre disciplines, et de définitions précises et mesurables au sein de chaque discipline. Une autre difficulté à surmonter dans ces interdisciplinarités distantes est de résoudre les hétérogénéités d'échelles spatiales, temporelles et de décision considérées dans chacune des disciplines.

Au niveau du système socio-écologique global, expliciter les chaînes de liens entre les acteurs et les objets biologiques est une difficulté : ces liens sont complexes, leurs sensibilités sont difficilement mesurables. Une attente sur les approches interdisciplinaires est de pouvoir déterminer la prépondérance des différentes pressions (changement climatique, demande sociale et politiques publiques) sur les trajectoires futures des forêts dans leur contexte local

particulier.

Le temps forestier long et la vélocité des changements des pressions sur les forêts nécessitent de raccourcir les délais entre le développement de la connaissance scientifique, dans les trois directions rappelées en introduction, et son application. Après avoir intégré la connaissance académique pluridisciplinaire, le premier défi est la co-construction entre chercheurs et autres acteurs des innovations pour l'action. L'innovation pour la science, dont il était question en introduction, n'est pas nécessairement une innovation pertinente pour l'action et d'autres modes d'innovation sont en jeu. Le second défi, pour les décideurs à chaque niveau de décision, est d'intégrer la dynamique des progrès de connaissance dans leurs stratégies adaptatives : il faut sortir du schéma caricatural où les acteurs auraient des questions et les chercheurs tenteraient d'apporter des éléments de réponses, questions et réponses sont également à co-construire en intégrant les connaissances de chacun.

Remerciements

Je tiens à remercier Mathilde Causse, Dominique Job, André Charrier, ainsi que les deux rapporteurs pour leur relecture attentive et leurs commentaires avisés. Merci également à Louise Wambergue pour les réalisations graphiques

Références

Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang TL, Curtis-McLane S. 2008. *Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evolutionary Applications*, 1, 95-111.

Alberto F, Aitken S, Alia R, González-Martínez S, Hanninen H, Kremer A, Lefèvre F, Lenormand T, Yeaman S, Whetten R, Savolainen O. 2013. Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from

Notes académiques de l'Académie d'agriculture de France
Academic Notes from the French Academy of Agriculture
(N3AF)
Acte de colloque

- tree populations. *Global Change Biology*, 19, 1645-1661.
- Austerlitz F, Mariette A, 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.
- Benito Garzón M, Alía R, Robson TM, Zavala MA. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 766-778.
- Bontemps A, Davi H, Lefèvre F, Rozenberg P, Oddou-Muratorio S. 2017. How do functional traits syndromes covary with growth and reproductive performance in a water-stressed population of *Fagus sylvatica*? *Oikos*, doi:10.1111/oik.04156 .
- Cheaib A, Badeau V, Boe J, Chuine I, Delire C, Dufrière E, François C, Gritti ES, Legay M, Pagé C, Thuiller W, Viovy N, Leadley P. 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters*, 15, 533-544.
- Chen C, Mitchell SE, Elshire RJ, Buckler ES, El-Kassaby YA. 2013. Mining conifers' mega-genome using rapid and efficient multiplexed high-throughput genotyping-by-sequencing (GBS) SNP discovery platform. *Tree Genetics & Genomes*, 9, 1537-1544.
- Chevin LM, Collins S., Lefèvre F. 2013. Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Functional Ecology*, 27, 966-979.
- Cordonnier T, Gosselin F. 2009. La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion. *Revue Forestière Française*, LXI(2), 131-144.
- Delpierre N, Vitasse Y, Chuine I, Guillemot J, Bazot S, Rutishauser T, Rathgeber CBK., 2016. Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73, 5-25.
- El-Kassaby YA, Lstibůrek M. 2009. Breeding without breeding. *Genetics Research*, 91, 111-120.
- Fady B. 2012. *Biogeography of neutral genes and recent evolutionary history of pines in the Mediterranean Basin*. *Annals of Forest Science*, 69, 421-428.
- FAO. 2014. *The state of the world's forest genetic resources*. FAO ed, Rome, 277 p.
- Fariello MI, Boitard S, Naya H, SanChristobal M, Servin B. 2013. Detecting signatures of selection through haplotype differentiation among hierarchically structured populations. *Genetics*, 193, 929-941.
- FOREST EUROPE. 2015. *State of Europe's forests*. 314 p.
- Futuyma DJ. 2010. Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution*, 64, 1865-84.
- Grivet D, Climent J, Zabal-Aguirre M, Neale DB, Vendramin GG, González-Martínez SC. 2013. Adaptive evolution of Mediterranean pines. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68, 555-566.
- Gugerli F, Brandl R, Castagneyrol B, Franc A, Jactel H, Koelewijn HP, Martin F, Peter M, Pritsch K, Schröder H, Smulders MJM, Kremer A, Ziegenhagen B, Evoltree JERA3 Contributors. 2013. Community genetics in the time of next-generation molecular technologies. *Molecular Ecology*, 22, 3198-3207.
- Hampe A, Petit RJ. 2005. Conserving

Notes académiques de l'Académie d'agriculture de France
Academic Notes from the French Academy of Agriculture
(N3AF)
Acte de colloque

- biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8, 461-467.
- Hamrick JL, Godt JW. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 351, 1291-1298.
- Johnsen Ø, Dæhlen OG, Østregg G, Skrøppa T. 2005. Daylength and temperature during seed production interactively affect adaptive performance of *Picea abies* progenies. *New Phytologist*, 168, 589-596.
- Jorge V, Dowkiw A, Faivre-Rampant P, Bastien C. 2005. *Genetic architecture of qualitative and quantitative Melampsora larici-populina leaf rust resistance in hybrid poplar: genetic mapping and QTL detection*. *New Phytologist*, 167, 113-127.
- Klein EK, Oddou-Muratorio S. 2011. Pollen and seed dispersal inferred from seedling genotypes: the Bayesian revolution has passed here too. *Molecular Ecology*, 20, 1077-1079.
- Koskela J, Lefèvre F, Schüller S, Kraigher H, Olrik DC, Hubert J, Longauer R, Bozzano M, Yrjänä L, Alizoti P, Rotach P, Vietto L, Bordács S, Myking T, Eysteinnsson T, Souvannavong O, Fady B, De Cuyper B, Heinze B, von Wühlisch G, Ducouso A, Ditlevsen B. 2013. Translating conservation genetics into management: pan-European minimum requirements for dynamic conservation units of forest tree genetic diversity. *Biological Conservation*, 157, 39-49.
- Kremer A, Le Corre V. 2012. Decoupling of differentiation between traits and their underlying genes in response to divergent selection. *Heredity*, 108, 375-385.
- Kremer AK, Ronce O, Robledo-Arnuncio JJ, Guillaume F, Bohrer G, Nathan R, Bridle JR, Gomulkiewicz R, Klein EK, Ritland K, Kuparinen A, Gerber S, Schueler S. 2012. Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters*, 15, 378-392.
- Kuparinen A, Savolainen O, Schurr FM. 2010. Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *Forest Ecology and Management*, 259, 1003-1008.
- Lefèvre F. 2012. *Les ressources génétiques, un réservoir pour les services de production et une dynamique pour la gestion des incertitudes*. *Revue Forestière Française*, LXIV(3), 235-242.
- Lefèvre F, Boivin T, Bontemps A, Courbet F, Davi H, Durand-Gillmann M, Fady B, Gauzere J, Gidoïn C, Karam MJ, Lalagüe H, Oddou-Muratorio S, Pichot C. 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science*, 71, 723-739.
- Lefèvre F, Collin E. 2013. Conserver les RGF en France et en Europe : objectifs et méthodes. *Rendez-Vous Techniques ONF*, 36-37, 10-13.
- Lefèvre F, Koskela J, Hubert J, Kraigher H, Longauer R, Olrik DC, Schüller S, Bozzano M, Alizoti P, Bakys R, Baldwin C, Ballian D, Black-Samuelsson S, Bednarova D, Bordács S, Collin E, De Cuyper B, de Vries SMG, Eysteinnsson T, Frýdl J, Haverkamp M, Ivankovic M, Konrad H, Koziol C, Maaten T, Notivol Paino E, Öztürk H, Pandeva ID, Parnuta G, Pilipovič A, Postolache D, Ryan C, Steffenrem A, Varela MC, Vessella F, Volosyanchuk RT, Westergren M, Wolter F, Yrjänä L, Zariņa I. 2012. Dynamic Conservation of forest genetic resources in 33 European countries. *Conservation Biology*, 27, 373-384.
- Legay M, Bastien C, Bastien JC, Bartet X, Davi H, Dhôte JF, Ducouso A, Benito-Garzon M, Caquet T, Dreyfus P, Jambois A, Lefèvre F, Marçais B, Mengin-Lecreux P, Micheneau C, Pinto P, Plomion C, Sardin T. 2015.

Acte de colloque

- Adaptation : vers un enrichissement du dialogue recherche-gestion. *Innovations Agronomiques*, 47, 121-130.
- Lescourret F, Magda D, Richard G, Adam-Blondom AF, Bardy M, Baudry J, Doussan I, Dumont B, Lefèvre F, Litrico I, Martin-Clouaire R, Montuelle B, Pellerin S, Plantagenest M, Tancoigne E, Thomas A, Guyomard H, Soussana JF. 2015. A social-ecological approach to managing multiple agro-ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14, 68-75.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85, 2184-2199.
- Muranty H, Jorge V, Bastien C, Lepoittevin C, Bouffier L, Sanchez L. 2014. Potential for marker-assisted selection for forest tree breeding: lessons from 20 years of MAS in crops. *Tree Genetics & Genomes*, 10, 1491-1510.
- Neale DB, Kremer A. 2011. Forest tree genomics: growing resources and applications. *Nature Reviews Genetics*, 12, 111-122.
- Nelson RM, Pettersson ME, Carlborg Ö. 2013. A century after Fisher: time for a new paradigm in quantitative genetics. *Trends in Genetics*, 29, 669-676.
- Oddou-Muratorio S., Davi H. 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. *Evolutionary Applications*, 7, 453-467.
- Oddou-Muratorio S, Klein EK, Austerlitz F. 2005. Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Molecular Ecology*, 14, 4441-4452.
- Petit RJ, Aguinagalde I, de Beaulieu JL, Bittkau C, Brewer S, Cheddadi R, Ennos R, Fineschi S, Grivet D, Lascoux M, Mohanty A, Müller-Starck G, Demesure-Musch B, Palme A, Martin JP, Rendell S, Vendramin GG. 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300, 1563-1565.
- Pigliucci M. 2008. Is evolvability evolvable?. *Nature Reviews Genetics*, 9, 75-82.
- Planque B, Certain G, Primocerio R, Michalsen K, Jørgensen LL, Aschan M, Dalpadado P, Skern-Mauritzen M., Johannesen E, Kortsch S, Wiedemann M. 2012. *Ecological resilience for ecologists*. International Council for the Exploration of the Sea ICES/CM 2012, A:20, 13 p.
- Plomion C, Bastien C, Bogeat-Triboulot MB, Bouffier L, Déjardin A, Duplessis S, Fady B, Heuertz M, Le Gac AL, Le Provost G, Legué V, Lelu-Walter MA, Leplé JC, Maury S, Morel A, Oddou-Muratorio S, Pilate G, Sanchez L, Scotti I, Scotti-Saintagne C, Segura V, Trontin JF, Vacher V. 2016. Forest tree genomics: 10 achievements from the past 10 years and future prospects. *Annals of Forest Science*, 73, 77-103.
- Porth I, El-Kassaby Y. 2014. Assessment of the genetic diversity in forest tree populations using molecular markers. *Diversity*, 6, 283-295.
- Prat D, Faivre-Rampant P, Prado E. 2006. *Analyse du génome et gestion des ressources génétiques forestières*. INRA editions, Paris, 456 p.
- Rehfeldt GE, Wykoff WR, Ying CC. 2001. Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, 50, 355-376.
- Rockman MV. 2011. The QTN program and the alleles that matter for evolution : all that's gold does not glitter. *Evolution*, 66, 1-17.

Notes académiques de l'Académie d'agriculture de France
Academic Notes from the French Academy of Agriculture
(N3AF)
Acte de colloque

Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38, 595–619.

Schueler S, Falk W, Koskela J, Lefèvre F, Bozzano M, Hubert J, Kraigher H, Longauer R, Olrik DC. 2014. *Vulnerability of dynamic genetic conservation units of forest trees in Europe to climate change*. *Global Change Biology*, 20, 1498-1511.

Scotti I, González-Martínez SC, Budde KB, Lalagüe H., 2016. Fifty years of genetic studies: what to make of the large amounts of variation found within populations?, *Annals of Forest Science*, 73, 69-75.

Skrøppa T, Tollefsrud M, Sperisen C, Johnsen Ø. 2010. Rapid change in adaptive performance from one generation to the next in *Picea abies* - Central European trees in a Nordic environment. *Tree Genetics & Genome*, 6, 93–99.

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, 680-688.

Vitasse Y, Delzon S, Bresson CC, Michalet R, Kremer A. 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1259-1269.

Wang T, O'Neill GA, Aitken SN. 2010. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications*, 20, 153-163.

Whitham TG, Bailey JK, Schweitzer JA, Shuster SM, Bangert RK, LeRoy CJ, Lonsdorf EV, Allan GJ, DiFazio SP, Potts BM, Fischer DG, Gehring CA, Lindroth RL, Marks, JC, Hart SC, Winpimp GM, Wooley SC. 2006. A

framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics*, 7, 510–523.

Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann AA, Langham G. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PloS Biology*, 6:e325.

Yan H, Bi H, Li R, Eldridge R, Wu Z, Li Y, Simpson J. 2006. Assessing climatic suitability of *Pinus radiata* (D. Don) for summer rainfall environment of southwest China. *Forest Ecology and Management*, 234, 199-208.

Yeaman S, Hodgins KA, Lotterhos KE, Suren H, Nadeau S, Degner JC, Nurkowski KA, Smets P, Wang T, Gray LK, Liepe KJ, Hamann A, Holliday JA, Whitlock MC, Rieseberg LH, Aitken SN. 2016. Convergent local adaptation to climate in distantly related conifers. *Science*, 353, 1431-1433.

Edité par

Yves Birot, membre de l'Académie d'agriculture de France, directeur de recherche honoraire de l'Inra, chef de département honoraire des Recherches forestières de l'Inra.

Rapporteurs

Catherine Bastien est membre de l'Académie d'agriculture de France et directrice de recherche à l'Inra.

Yves Birot est membre de l'Académie d'agriculture de France, directeur de recherche honoraire de l'Inra, chef de département honoraire des Recherches forestières de l'Inra.

Notes académiques de l'Académie d'agriculture de France
Academic Notes from the French Academy of Agriculture
(N3AF)
Acte de colloque

Rubrique

Cet article a été publié dans la rubrique «Actes de colloques» des *Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France*.

Reçu

24 juin 2017

Accepté

5 septembre 2017

Publié

30 septembre 2017

Citation

Lefèvre F. 2017. Apports des sciences de la vie pour comprendre et raisonner les agrosystèmes : exemple de la génétique pour les forêts, *Notes Académiques de l'Académie d'agriculture de France / Academic Notes from the French Academy of Agriculture (N3AF)*, 2017, 7, 1-19. <https://doi.org/10.58630/pubac.not.a196614>.



François Lefèvre est généticien. Il étudie les processus de "micro-évolution", c'est-à-dire sur des pas de temps courts et à une échelle locale, chez les arbres forestiers. Il est président de la Commission nationale des ressources génétiques forestières (CRGF), directeur de recherche à l'Inra et membre correspondant de la section 6 de l'Académie d'agriculture de France.