

UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

ED 251 : Sciences de l'Environnement

UR0629 – URFM : Écologie des Forêts Méditerranéennes

INRA PACA

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Discipline : Sciences de l'environnement

Spécialité : Écologie

Anne LATREILLE

Diversité et adaptation des arbres forestiers : Analyse de
gradients altitudinaux et de transplantations croisées chez le
sapin pectiné.

Soutenue le 19/01/2017 devant le jury composé de :

M^{me} C. FERNANDEZ, Professeur des universités, IMBE Marseille
M. G. KUNSTLER, Ingénieur-chercheur (IAE), IRSTEA Grenoble
M. L. PAQUES, Directeur de recherche, INRA Val de Loire
M^{me} C. KERDELHUÉ, Directrice de recherche, CBGP Montpellier
M^{me} I. CHUINE, Directrice de recherche, CEFÉ Montpellier
M. J. LADIER, Ingénieur, ONF Avignon
M. B. FADY, Directeur de recherche, INRA PACA
M. C. PICHOT, Chargé de recherche, INRA PACA

Présidente du jury
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examinatrice
Examinateur
Directeur
Co-directeur

UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

ED 251 : Sciences de l'Environnement

UR0629 – URFM : Écologie des Forêts Méditerranéennes

INRA PACA

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Discipline : Sciences de l'environnement

Spécialité : Écologie

Anne LATREILLE

Diversité et adaptation des arbres forestiers : Analyse de
gradients altitudinaux et de transplantations croisées chez le
sapin pectiné.

Soutenue le 19/01/2017 devant le jury composé de :

M^{me} C. FERNANDEZ, Professeur des universités, IMBE Marseille
M. G. KUNSTLER Ingénieur-chercheur (IAE),IRSTEA Grenoble
M. L. PAQUES, Directeur de recherche, INRA Val de Loire
M^{me} C. KERDELHUÉ, Directrice de recherche, CBGP Montpellier
M^{me} I. CHUINE, Directrice de recherche, CEFÉ Montpellier
M. J. LADIER, Ingénieur, ONF Avignon
M. B. FADY, Directeur de recherche, INRA PACA
M. C. PICHOT, Chargé de recherche, INRA PACA

Présidente du jury
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examinatrice
Examineur
Directeur
Co-directeur

Les populations répondent aux variations de l'environnement par une adaptation dans un premier temps plastique puis, à plus long terme, génétique. Cette faculté à évoluer est aujourd'hui confrontée à un changement climatique à la fois très rapide et de grande ampleur. L'étude de 15 provenances de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) réparties sur trois gradients altitudinaux (~ 900 à 1600 m) nous a permis d'évaluer par des approches de dendroécologie et de génétique quantitative leurs caractéristiques phénotypiques et génétiques ainsi que leur potentiel d'acclimatation et d'adaptation. La croissance radiale de 129 arbres adultes répartis le long des gradients a été analysée. Six traits adaptatifs liés à la croissance, la phénologie et la survie ont été mesurés sur 57 descendances maternelles issues de ces provenances et installées en transplantations réciproques dans neuf jardins communs répartis sur les gradients. Les résultats montrent que (i) la diversité phénotypique des populations est principalement due à l'environnement (i.e. plasticité phénotypique), (ii) l'ensemble des traits mesurés sur les semis sont sous contrôle génétique, (iii) les populations étudiées ne semblent pas avoir été soumises à des sélections différenciées (iv) le sapin est très sensible à la sécheresse estivale, d'autant plus si elle se répète d'une année sur l'autre. L'ensemble de ces résultats suggère que les populations étudiées présentent de bonnes capacités d'adaptation mais qu'à plus ou moins court terme, le sapin pectiné est menacé d'extinction à basse altitude ou en marge sud de son aire de répartition.

ABSTRACT

Natural populations respond to environmental variations firstly by plastic behavior, and, in the longer term, by genetic adaptation. Currently, the rapid and widespread climate change is challenging this ability to evolve. We studied 15 provenances of silver fir (*Abies alba* Mill.) distributed along three altitudinal gradients (~900 to 1600 m). We evaluated their phenotypic and genetic characteristics and their acclimation and adaptation potential, using dendroecological and quantitative genetic approaches. The radial growth of 129 adult trees distributed along the gradients were analyzed. Six adaptive traits related to growth, phenology and survival were measured on 57 maternal families collected from these provenances and planted following a reciprocal transplant experimental design in nine common gardens distributed along the gradients. The results show that (i) the phenotypic diversity of populations is mainly due to the environment (i.e. phenotypic plasticity), (ii) all the traits measured on seedlings are under genetic control, (iii) the studied populations do not appear to have been subjected to differentiated selections, (iv) silver fir is very sensitive to summer drought, especially when it is repeated over years. All these results suggest that studied populations have great adaptive capacities but that in the short term, silver fir is threatened by extinction on the southern or low elevation margins of its range.

REMERCIEMENTS

Ces travaux de thèse ont été cofinancés par l'INRA et la région Provence-Alpes-Côte-D'azur (PACA). Les dispositifs expérimentaux ont été installés et suivis dans le cadre des projets ANR DRYADE (ANR-06-VULN-004), GICC GRAAL (10-MCGOT-GICC-8-CVS-139) et ANR MeCC (ANR-13-ADAP-0006).

La tâche difficile que constituent les remerciements. J'espère n'y oublier personne, si tel est le cas, je m'en excuse d'ores et déjà platement.

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury, pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Merci à Christian et à Bruno, pour la confiance qu'ils m'ont accordée et les connaissances qu'ils m'ont apportées.

Merci à Éric et à Sylvie pour le soutien qu'ils m'ont apporté quand j'en avais le plus besoin.

Merci à Fred, Jean et Marianne, pour s'être démenés sur le terrain et pour m'y avoir supportée par la même occasion !

Merci à tous les membres de l'URFM (particulièrement Sylvie, Hendrik, Nicolas, Ivan, François, Thomas, Jean-Luc) qui ont toujours répondu présents aux sollicitations et qui m'ont retiré quelques épines du pied.

Merci aux membres du comité de thèse, pour leurs conseils avisés : Ophélie Ronce, Sylvain Delzon, Philippe Rozenberg, Philippe Dreyfus.

Merci à toutes les personnes (URFM/UEFM et d'ailleurs) qui ont contribué, de près ou de loin à ce projet : Frédéric Millier, Frédéric Huard, Olivier Marlois, Matthieu Lingrand, Olivier Ambrosio, William Brunetto, Florence Courdier, Nicolas Mariotte, Olivier Gilg, Norbert Turion, Valérie Reno, Lola Pelte, Alexis Ferreira.

Je profite de ces quelques lignes pour remercier les personnes à qui je n'ai jamais vraiment dit merci, et qui ont pourtant joué un rôle important à un moment ou à un autre de ma vie : à Cathy, qui est depuis toujours un exemple, à Nancy, sans qui j'aurai sûrement pu tirer un trait sur la

science, à Hélène, qui me l'a botté juste quand il fallait, à Jean-Yves, qui m'a mis le pied à l'étrier et que je n'ai jamais eu l'occasion de remercier.

Merci à ma mère et ma grand-mère, pour leur soutien de toujours et pour avoir su être à l'écoute quoi qu'il arrive.

Merci à Nono, Laura, Céline, Damien, Hervé pour les trop rares mais trop bons moments passés ensemble, qui remettent du baume au cœur et de l'énergie dans le moteur !!

Merci à Guia, pour avoir partagé ces trois années, le bureau, la machine à café, le chocolat à la pâte d'amande et autres douceurs, les bonnes et les mauvaises nouvelles !

À Véro, Gilbert, Noé, Élo, Iwan, Marjo, Guillaume, Elena, Noa, pour le cocon de bonheur que vous avez tissé autour de moi, « merci » ne suffit pas.

À Flo, sans qui rien n'aurait été possible. Merci d'avoir tout accepté, tout supporté. A nous, à notre avenir...

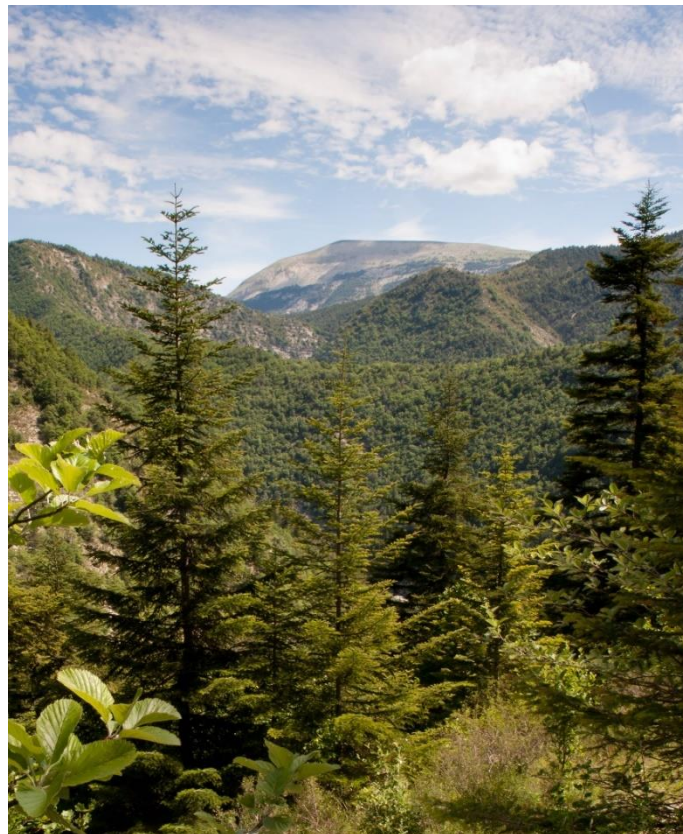


TABLE DES MATIERES

RESUME	I
ABSTRACT	III
REMERCIEMENTS	V
TABLE DES MATIERES	IX
CHAPITRE 1. CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE	1
1.1. <i>Bref historique : de l'histoire naturelle à l'écologie</i>	3
1.2. <i>La notion de niche, au cœur de l'écologie</i>	4
1.3. <i>Rôle du climat dans l'évolution de la distribution des espèces</i>	5
1.4. <i>Le changement climatique d'origine anthropique</i>	6
1.4.1. Impact observé et prédit de l'homme sur le climat	6
1.4.2. Impact observé et prédit de l'évolution du climat sur les espèces	8
1.5. <i>Capacités adaptatives des populations d'arbres</i>	11
1.6. <i>Le sapin pectiné, espèce modèle</i>	14
1.7. <i>Objectifs et structure de la thèse</i>	14
CHAPITRE 2. SITES D'ETUDE ET DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX	19
2.1. <i>Caractéristiques générales</i>	21
2.2. <i>Description des peuplements</i>	23
2.3. <i>Dispositifs expérimentaux</i>	25
2.3.1. Intérêt expérimental des gradients altitudinaux et des transplantations croisées	26
2.3.2. Dispositifs de suivi des arbres adultes	27
2.3.3. Transplantations réciproques	28
2.3.4. Sémantique	30
CHAPITRE 3. PLASTICITE PHENOTYPIQUE DE LA CROISSANCE RADIALE DU SAPIN LE LONG DES GRADIENTS ALTITUDINAUX	33
3.1. <i>Cadre conceptuel</i>	35
3.1.1. Plasticité phénotypique et norme de réaction	35
3.1.2. La dendrochronologie pour l'évaluation de la plasticité phénotypique chez les arbres forestiers	36
3.2. <i>Synthèse</i>	40
3.3. <i>Article - Déterminants de la croissance radiale individuelle des sapins adultes le long de deux gradients altitudinaux</i>	42
3.3.1. Introduction	42
3.3.2. Methods	44
3.3.3. Results	55
3.3.4. Discussion	61
3.3.5. Conclusion	66
3.3.6. Appendix	68
CHAPITRE 4. DIVERSITE GENETIQUE ET ADAPTATION DANS LES POPULATIONS JUVENILES	75
4.1. <i>Cadre conceptuel</i>	77
4.1.1. Décomposition de la variance phénotypique - modèle de génétique quantitative	77
4.1.2. Notion d'adaptation locale	78
4.2. <i>Synthèse</i>	81
4.3. <i>Article - Évaluation à l'échelle locale de la diversité et de l'adaptation du sapin pectiné via un dispositif multi-sites de transplantations réciproques</i>	83
4.3.1. Introduction	83

4.3.2. Methods	84
4.3.3. Results	90
4.3.4. Discussion	97
4.3.5. Conclusion	101
4.3.6. Appendix	103
CHAPITRE 5. CARACTERISTIQUES GENETIQUES ET POTENTIEL EVOLUTIF DES POPULATIONS	
JUVENILES LE LONG DES GRADIENTS	109
5.1. <i>Introduction</i>	111
5.2. <i>Cadre conceptuel</i>	114
5.2.1. Décomposition de la variance génétique : le modèle de génétique quantitative	114
5.2.2. Variance génétique additive et potentiel évolutif	115
5.2.3. Estimation de la variance génétique additive	116
5.3. <i>Méthodes</i>	119
5.3.1. Mesures de l'apparentement moyen au sein des familles de sapins	119
5.3.2. Caractéristiques génétiques des populations le long des gradients altitudinaux	124
5.3.3. Corrélations génétiques et environnementales entre traits	126
5.3.4. Potentiel évolutif et contraintes multivariées à l'évolution	127
5.3.5. Comparaison des matrices G	128
5.4. <i>Résultats</i>	129
5.4.1. Apparentements intra-familles	129
5.4.2. Structuration génétique et évolutivité des populations le long des gradients altitudinaux de test	131
5.5. <i>Discussion</i>	139
CHAPITRE 6. DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	151
6.1. <i>Principales caractéristiques des populations étudiées</i>	153
6.2. <i>Capacités adaptatives des populations d'arbres face aux changements environnementaux</i>	154
6.3. <i>La question des traits adaptatifs chez les plantes</i>	157
6.4. <i>Relation entre les performances aux stades juvéniles et adultes</i>	159
6.5. <i>Adaptation des forêts et gestion</i>	164
6.6. <i>De la génétique quantitative à la génomique des populations</i>	167
6.7. <i>Conclusion générale</i>	170
BIBLIOGRAPHIE	173
ANNEXES	193

CHAPITRE 1. CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE



L'intérêt que porte la science aux relations entre les espèces et leur environnement, à l'évolution et au potentiel d'adaptation des espèces ne date pas d'aujourd'hui. Ces questions concentrent l'attention des écologues depuis des centaines d'années et, dans le contexte du changement climatique d'origine anthropique que nous vivons actuellement, font l'objet d'un intérêt accru. Ces questions sont au cœur de mon travail de thèse et il me paraît essentiel de les resituer dans un contexte global à la fois historique et contemporain.

1.1. BREF HISTORIQUE : DE L'HISTOIRE NATURELLE A L'ÉCOLOGIE

Il est depuis longtemps établi que tout être vivant entretient des relations étroites avec son environnement. Au sixième siècle av. JC, les grecs, aux prémices de l'histoire naturelle, observaient animaux et plantes dans leur habitat et convenaient déjà de la nécessité des interactions entre les organismes vivants et leur environnement (Allee *et al.* 1963). Bien plus tard – dans le courant du XVIII^e et au début du XIX^e siècle ap. JC - l'essor de la marine a permis à de nombreux scientifiques, en particulier des naturalistes, de réaliser de véritables explorations scientifiques qui ont permis l'émergence de nouvelles disciplines de la science, et qui ont vu, petit à petit, naître l'écologie telle qu'on la connaît aujourd'hui. A cette époque, Alexander von Humboldt figure parmi les premiers explorateurs à s'intéresser aux relations qui lient les organismes, essentiellement les plantes, et leur climat, ce qu'il appellera la « géographie des plantes ». Dans son ouvrage sur le sujet, Humboldt décrit cette nouvelle discipline comme la « science qui considère les végétaux sous les rapports de leur association locale dans les différents climats » (von Humboldt & Bonpland 1807). En 1866, Haeckel définit pour la première fois le terme d'« écologie » dans son ouvrage « *Morphologie générale des organismes* ». Dérivé du grec (*oikos*, la maison, l'habitat et *logos*, la science), ce terme désigne « ...la science des relations des organismes avec le monde environnant, c'est-à-dire, dans un sens large, la science des conditions d'existence ». Ce terme est rapidement réutilisé et admis. Pour exemple, en 1895, Warming *et al.* (1909) emploient pour la première fois le terme d'« écologie » dans un traité de géographie des plantes, dans lequel ils ne considèrent plus simplement les relations entre les individus et leur environnement mais plus précisément la manière dont les plantes ou les communautés de plantes ajustent leurs formes et leur comportement à des facteurs impliqués dans leur fonctionnement tels que la quantité d'eau disponible, la chaleur, la lumière, les nutriments pour ne citer qu'eux.

1.2. LA NOTION DE NICHE, AU CŒUR DE L'ÉCOLOGIE

Les relations entre les organismes et leur environnement se traduisent de bien des manières, à des échelles diverses. Par exemple, les processus physiologiques sont corrélés aux fluctuations de l'environnement : l'énergie et les éléments minéraux nécessaires à la vie sont issus de l'environnement ; la croissance et le développement sont liés à des facteurs environnementaux, les patrons comportementaux constituent, dans leur grande majorité, une réponse aux patrons environnementaux, la distribution dans l'espace et le temps des plantes et des animaux est largement déterminée par les variations de l'environnement (Allee *et al.* 1963). Ce constat a mené à la définition du concept (par Grinnell en 1917 dans sa première mouture, puis revue par Elton en 1927 et Hutchinson en 1957) de « niche écologique ». La niche écologique, dans sa définition actuellement et communément admise, correspond à la fois à la « position » occupée par un organisme (ou une population, ou plus généralement une espèce, en fonction de l'échelle considérée) dans un écosystème donné et aux conditions, biotiques ou abiotiques, nécessaires à la survie de cet organisme. Ces conditions nécessaires à la survie incluent des paramètres physico-chimiques, climatiques et biologiques. La niche écologique d'un organisme peut être vue comme sa « profession », biologiquement parlant et par opposition à son habitat qui peut, lui, être considéré comme son « adresse » (Odum 1965). L'habitat d'un organisme ou d'une espèce n'est pas figé, il peut évoluer dans le temps et dans l'espace, notamment par le biais d'interactions réciproques entre les organismes et le milieu. L'exemple des successions écologiques permet d'illustrer ce point. Sur un substrat vierge, les premières espèces capables de s'installer, i.e. les espèces pionnières, vont modifier leur environnement de telle sorte que d'autres espèces vont pouvoir s'y installer, au détriment des espèces pionnières. A titre d'exemple, des naturalistes scandinaves du XVIII^{ème} siècle avaient observé que, dans les marais, les plantes qui vivent immergées (i.e. les hydrophytes) étaient les premières à coloniser les étangs, et qu'en retenant la boue avec leurs racines, elles modifiaient le milieu, le rendant propice aux mésophytes (i.e. plantes qui affectionnent les milieux ni trop humide, ni trop secs) voir même aux xérophytes (i.e. plantes qui affectionnent les milieux secs). L'étang se transforme alors successivement en marais puis en terrain plus sec sur lequel se développe la forêt (Worster 1992 cité dans Goldsmith 1985). De même, Cowles (1899) et Shelford (1912), en étudiant la succession végétale sur les dunes du lac Michigan ont observé que les espèces de la flore et de la faune les premières installées finissaient toutes par être remplacées. L'évolution des écosystèmes et la dynamique des successions peuvent aussi être directement provoquées par des variations d'origine externe de l'environnement abiotique.

1.3. ROLE DU CLIMAT DANS L'EVOLUTION DE LA DISTRIBUTION DES ESPECES

Au cours des âges géologiques, les modifications du climat et notamment les successions de périodes glaciaires et interglaciaires qui ont eu lieu au cours du quaternaire n'ont eu de cesse de modeler les aires de répartition des espèces. Selon la région du globe considérée, les changements engendrés durant ces cycles glaciaires-interglaciaires, pouvaient être extrêmement rapides (e.g. des variations de température de l'ordre de 10°C en quelques décennies ; Broecker, 2002). comme beaucoup plus lents (e.g. des variations de températures de 1°C par millénaire ; Davis and Shaw, 2001). L'analyse de fossiles montre que les oscillations importantes du climat pendant cette période ont probablement provoqué l'extinction d'espèces dont l'aire de distribution était limitée (Brown, Stevens & Kaufman 1996). Au contraire, de larges aires de répartition constituent un frein à l'extinction dans la mesure où plus l'aire de répartition d'une espèce est importante et plus elle a de chance de contenir des zones dites « refuges » moins impactées par les changements du climat et à partir desquelles l'espèce pourra recoloniser de nouveaux milieux quand les conditions seront à nouveau favorables. De plus, plus les aires de répartition sont importantes, plus les conditions expérimentées par les individus qui la constituent sont variées et plus les chances de rencontrer des individus pré-adaptés aux futures conditions climatiques sont grandes, diminuant le risque d'extinction de l'espèce (Owens & Bennett 2000; Fisher & Owens 2004).

Ces résultats soulignent le rôle essentiel de trois mécanismes dans la réponse des espèces aux variations du climat. Le premier, la migration, consiste à se déplacer de manière à suivre les conditions favorables au maintien de l'espèce. Ce mécanisme permet une réponse immédiate au changement, à condition que les espèces soient capables de se déplacer (directement ou indirectement, par le biais des semences) et ce suffisamment rapidement, ce qui n'est pas le cas de tous les organismes vivants.

Le second mécanisme impliqué dans le maintien des espèces est la plasticité phénotypique. Les individus ont la capacité de tolérer une certaine gamme de variations de leur environnement, notamment climatique, par le biais de la plasticité phénotypique (Jump, Hunt & Peñuelas 2006) i.e. la capacité, pour un génotype donné, de produire des phénotypes différents en fonction des conditions environnementales dans lesquelles l'individu se développe. Toutefois, si les variations de l'environnement sont trop rapides et/ou de trop forte amplitude, la réponse plastique risque d'être insuffisante et devra être supplée soit par la migration soit par le

troisième mécanisme impliqué dans le maintien des espèces : l'adaptation génétique aux nouvelles conditions rencontrées (Aitken *et al.* 2008). A des échelles temporelles courtes, les effets des mutations sont négligeables et la capacité des populations à s'adapter génétiquement à leur nouvel environnement dépend essentiellement de leur diversité génétique et du brassage génétique qui a lieu lors des événements de reproduction. Considéré depuis Darwin comme un processus lent, qui ne permet pas d'envisager une réponse sur le court terme, cet aspect de la réponse des espèces aux changements climatiques passés a souvent été négligé ou tout au moins largement sous-évalué. Cependant, de récentes études ont montré que l'évolution génétique peut opérer à l'échelle de quelques décennies (Berteaux *et al.* 2004; Kitano *et al.* 2008). Ce processus d'évolution sur des échelles temporelles courtes est appelé microévolution et est au centre de l'attention des biologistes de l'évolution (Hendry & Kinnison 1999).

En effet, dans le contexte du changement climatique rapide d'origine anthropique que nous connaissons actuellement, la question de la rapidité avec laquelle les espèces vont être capables de s'adapter (au sens large du terme, c'est à dire de faire intervenir les trois mécanismes qui vont leur permettre de perdurer) est au cœur des préoccupations (Visser 2008).

1.4. LE CHANGEMENT CLIMATIQUE D'ORIGINE ANTHROPIQUE

1.4.1. Impact observé et prédit de l'homme sur le climat

Depuis les années 50, des changements sans précédent ont été observés, à l'échelle de décennies ou de millénaires, preuves d'un réchauffement climatique sans équivoque (IPCC 2013). Les concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre ont augmenté, l'atmosphère et les océans se sont réchauffés, les surfaces enneigées ou glacées se sont réduites, le niveau des océans a augmenté.

En moyenne, les températures de surface (terrestres et océaniques) à l'échelle du globe révèlent une augmentation de l'ordre de 0,85°C (0,65 à 1,06) entre 1880 et 2012. De plus, chacune des trois dernières décennies ont été successivement plus chaudes que l'ensemble des décennies précédentes, depuis 1850. Dans l'hémisphère nord, la période 1983-2012 a été la période la plus chaude du dernier millénaire.

Du fait des activités humaines, les concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre ont nettement augmenté depuis 1750. Pour exemple, la concentration en CO₂ a augmenté de 40% depuis la période préindustrielle. Cet excédent de CO₂ a été soit (i) accumulé dans l'atmosphère, conduisant à une augmentation de l'effet de serre, soit (ii) absorbé par les océans, entraînant l'acidification des eaux, soit (iii) stocké par les écosystèmes terrestres.

En l'absence d'une réduction notable et durable des émissions de gaz à effet de serre, tous les scénarios climatiques prédisent une augmentation de la température (FIGURE 1.1) et de la concentration de CO₂ atmosphérique au cours du siècle à venir. D'après le GIEC¹, les épisodes de fortes chaleurs seront également plus nombreux et plus longs. Quoiqu'il en soit, l'évolution du climat continuera à présenter une variabilité temporelle (interannuelle à décennale) et spatiale.

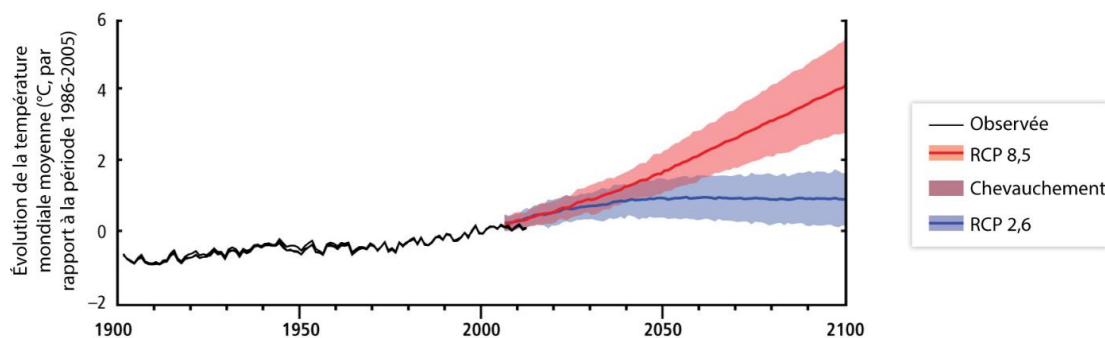


FIGURE 1.1 : Variations observées et projetées (pour deux scénarios climatiques, l'un optimiste : RCP2,6² et l'autre pessimiste : RCP8,5) de la température moyenne mondiale annuelle par rapport à la période 1986-2005. En noir : estimation de températures issues de trois jeux de données. En rouge et bleu : moyenne des estimations de températures issues de 39 et 32 modèles respectivement. Les zones ombrées colorées correspondent à une fourchette de variation équivalente à $\pm 1,64$ fois la valeur de l'écart-type (source : IPCC, 2014)

¹GIECC : Groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat (= IPPC en anglais)

² RCP : Representative concentration pathway . Ces deux scénarios prévoient +2,6 ou 8,5 W/m² d'ici 2100.

1.4.2. Impact observé et prédit de l'évolution du climat sur les espèces

Des changements écologiques liés au réchauffement climatique récent ont d'ores et déjà été mis en évidence chez des espèces animales et de plantes (Parmesan 2006; Hoffmann & Sgro 2011). Ces changements concernent notamment la distribution des espèces et leur phénologie (i.e. les événements périodiques tels que la floraison chez les plantes ou la date de ponte chez les oiseaux). Par exemple, Crick et al. (1997) ont étudié les dates de ponte de 65 espèces d'oiseaux entre 1971 et 1995 et ont montré que, pour 20 espèces, la date de ponte a été avancée d'en moyenne 9 jours. Le guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*) a également avancé sa date de ponte, mais uniquement en marge sud de son aire de répartition ce qui coïncide avec des modifications de la couverture de glace marine (Gaston, Gilchrist & Hipfner 2005). Les variations du climat expliquent également 85% des variations des dates d'envol des papillons en Californie, avec des hivers plus chauds et plus secs entraînant des vols plus précoces (Forister & Shapiro 2003). Chez les lépidoptères, des modifications de la distribution ont également été mises en évidence. Différentes études ont montré tantôt des extensions de l'aire de distribution en direction du nord, tantôt des contractions au niveau des marges sud de l'aire de distribution (Parmesan *et al.* 1999; Parmesan 2006). En zone de montagne, des déplacements altitudinaux des aires de distribution ont également été observés. Par exemple, Pauli et al. (1996) ont mis en évidence l'expansion vers les sommets de l'aire de répartition de la flore alpine depuis les années 40 sur 26 montagnes suisses.

Compte tenu des projections climatiques annoncées, de nombreuses espèces notamment terrestres et dulcicoles sont menacées de disparition. La cause de ces disparitions attendues tient en particulier dans l'interaction entre le changement climatique et d'autres facteurs de stress tels que la modification de l'habitat, la surexploitation, les espèces envahissantes ou encore la pollution. Pour exemple, Jump and Peñuelas (2005) discutent les effets combinés du changement climatique et de la fragmentation des habitats qui ont pour conséquence de modifier la structuration génétique des populations et d'augmenter, par voie de cause à effet, les risques d'extinction des espèces (FIGURE 1.2).

Les experts du GIEC prédisent que de nombreuses espèces seront incapables de suivre les conditions climatiques qui leur seront favorables (IPCC 2014). En effet le changement climatique d'origine anthropique s'opère à une vitesse sans commune mesure avec les

évolutions du climat observées au cours des 65 millions d'années passées (Diffenbaugh & Field 2013).

Certaines espèces auront la capacité de s'adapter aux nouvelles conditions qui leur sont imposées, d'autres ne le pourront pas. Ces dernières diminueront en abondance jusqu'à disparaître de tout ou partie de leur aire de distribution.

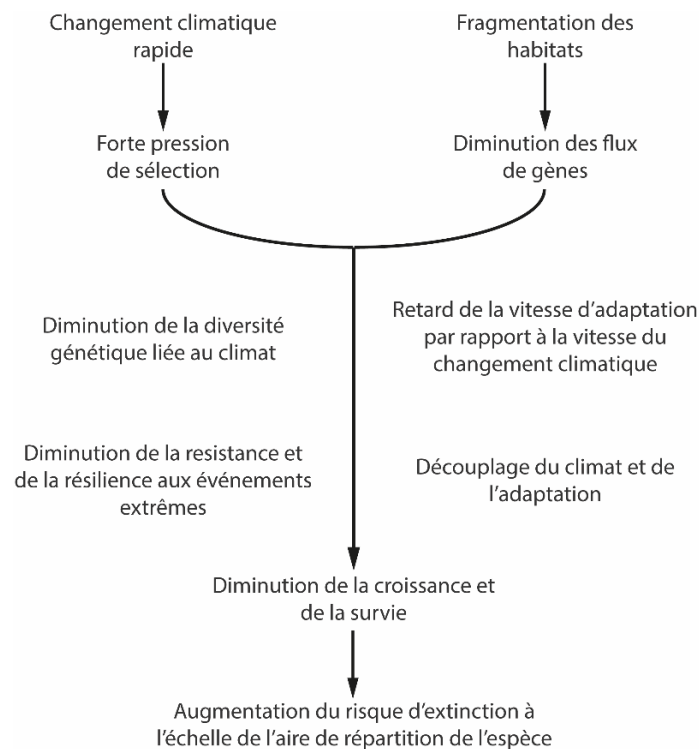


FIGURE 1.2 : Effets en cascade de l'interaction du changement climatique rapide et de la fragmentation des habitats au sein des populations (traduit de Jump and Peñuelas, 2005)

Pour évaluer l'impact des changements climatiques sur la répartition future et les risques d'extinction des espèces, il paraît dès lors essentiel de prendre en compte non seulement les mécanismes de migration, mais également l'adaptation au sens large (i.e. plasticité phénotypique et adaptation génétique). Or les modèles actuellement utilisés pour prédire l'aire de répartition des espèces au climat futur ne tiennent, dans leur grande majorité, pas compte de l'effet de la diversité génétique et de l'adaptation qu'elle permet. La prédiction de l'aire de

répartition des espèces au climat futur est généralement appréhendée par deux grands types de modèles :

- Les modèles empiriques dits de niches bioclimatiques (*niche-based models* en anglais). Ces modèles se basent sur les corrélations entre des données de présence/absence (ou d'abondance) des espèces et des variables climatiques ou bioclimatiques. Ces corrélations sont utilisées afin de prédire les aires de distribution potentielles des espèces en climat changeant. Ces modèles négligent l'ensemble des processus adaptatifs (migration, plasticité et adaptation génétique). Ils peuvent toutefois être détournés de manière à évaluer l'effet de valeurs extrêmes de certains processus adaptatifs sur la prédiction de la future aire de distribution des espèces. Thomas et al. (2004) ont utilisé ce type d'approche pour évaluer l'effet d'une migration inexistante ou au contraire illimitée sur les prédictions des futures aires de distribution de 1103 espèces animales et de plantes. Le taux d'extinction prédit passe alors de 40-50% dans les scénarios sans dispersion à 20-30% dans les scénarios où la dispersion est illimitée.
- Les modèles mécanistes basés sur les processus (*process-based models* en anglais). Ces modèles incorporent explicitement les processus qui limitent la distribution des espèces (Kearney & Porter 2009). Le degré de confiance accordé aux prédictions de ces modèles est supérieur à celui des modèles empiriques, à condition que les processus limitant la présence des espèces soient bien identifiés (Kearney, Wintle & Porter 2010). Peu de modèles sont, à l'heure actuelle, capables d'intégrer l'effet de l'adaptation génétique sur l'aire future de répartition des espèces.

Une difficulté supplémentaire à la prédiction des futures aires de répartition ou du risque d'extinction des espèces et à la compréhension du rôle respectif que vont jouer la migration, la plasticité et l'adaptation dans la réponse des espèces au climat réside dans les interactions complexes qui existent entre ces trois mécanismes. Pour exemple, Davis and Shaw (2001) suggèrent qu'au cours des changements climatiques du quaternaire, l'adaptation génétique a opéré conjointement à la dispersion des plantes pour leur permettre de coloniser de nouveaux milieux. De plus, les capacités de réponses plastiques et les traits impliqués dans les processus de dispersion peuvent évoluer sous l'effet de la sélection (Ghalambor *et al.* 2007; Charmantier *et al.* 2008). Pour être valable, l'appréciation des capacités évolutives des espèces devrait donc

tenir compte des interactions existantes entre ces différentes forces évolutives au sein des populations naturelles.

1.5. CAPACITES ADAPTATIVES DES POPULATIONS D'ARBRES

A travers le monde, les forêts et autres types de surfaces boisées couvrent près de 4 milliards d'hectares, ce qui correspond à environ 30% de la superficie des terres émergées (FAO 2016). Il n'est donc pas surprenant qu'à l'échelle de la planète, les forêts soient le principal réservoir de la diversité biologique végétale et animale. Les forêts tropicales humides abritent à elles seules près de 50% des espèces vivantes (source ONF). A l'issue du XIV^{ème} congrès forestier mondial, la vision des forêts, de la foresterie et de leur contribution à un futur durable a été défini comme suit (CFM 2015) :

- « Au-delà des arbres, les forêts sont fondamentales pour la sécurité alimentaire et l'amélioration des moyens de subsistance. Les forêts de demain accroîtront la résilience des communautés en fournissant bois, énergie ligneuse, abri, fourrage et fibre ; générant des revenus et de l'emploi pour permettre aux communautés et sociétés de prospérer ; en abritant la biodiversité ; et en soutenant l'agriculture durable et le bien être humain par la stabilisation des sols, du climat et la régularisation des flux d'eau. »
- « Les forêts offrent une solution essentielle pour s'adapter au changement climatique et en atténuer les effets. La gestion durable des forêts améliore la résilience des écosystèmes et des sociétés, optimise le rôle des forêts et arbres pour absorber et stocker le carbone et fournir divers services environnementaux. »

Ces extraits traduisent bien la multitude de biens et services que génèrent les forêts et dont l'homme dépend en partie.

La croissance et la production forestière nette sont dans un premier temps favorisées par l'augmentation du CO₂ atmosphérique et de la température (Lindner *et al.* 2010). Cependant, à long terme, l'augmentation du nombre et de l'intensité des sécheresses ainsi que du risque d'évènements climatiques défavorables tels que les tempêtes ou les feux devraient impacter négativement la production forestière (Ciais *et al.* 2005).

En région méditerranéenne, les températures annuelles devraient augmenter d'en moyenne 3 à 4 °C et les précipitations diminuer d'environ 20% dans le siècle à venir (Lindner *et al.* 2010). Point chaud de biodiversité (en anglais *hotspot*), la région méditerranéenne est non seulement menacée par ces changements importants du climat mais également par la perte d'habitat (Myers *et al.* 2000). Les pressions anthropiques, la perte d'habitat, la dégradation des paysages, les feux, l'érosion des sols, combinés aux changements climatiques sont les principales causes de la perte de biodiversité dans cette région (FAO 2013). La mise en place de mesures concrètes et efficaces pour la conservation de la biodiversité et des ressources génétiques forestières est un défi délicat qui englobe des dimensions à la fois environnementales, économiques et sociales.

D'un point de vue évolutif, les arbres ont de nombreuses caractéristiques apparemment paradoxales et qui suscitent nombre d'incertitudes quant à leur potentiel adaptatif (Petit & Hampe 2006). D'une part, leur mode de vie sessile, leur longévité (avantageuse dans les environnements stables) et leur maturité tardive laissent supposer une vulnérabilité aux changements climatiques rapides. D'autre part, les arbres présentent de forts niveaux de plasticité phénotypique (Alberto *et al.* 2013) et des distances de migration potentiellement élevées, allant de quelques dizaines à quelques centaines de mètres pour la dispersion par graines et à quelques kilomètres pour la dispersion par pollen (Ashley 2010; Kremer *et al.* 2012). Ces caractéristiques suggèrent au contraire un fort potentiel adaptatif. De plus, la plupart des études basées sur l'analyse de marqueurs moléculaires met en évidence de fortes diversités génétiques intra-populations (Petit & Hampe 2006; Savolainen, Pyhäjärvi & Knürr 2007), traduisant, là-encore, le fort potentiel évolutif des arbres. Cependant, les arbres sont également généralement bien adaptés à leur environnement actuel, ce qui les rend d'autant plus vulnérables aux changements rapides du climat (Savolainen *et al.* 2007).

De nombreuses études ont montré que les arbres ont été, par le passé, capables de microévolution (Davis, Shaw & Etterson 2005; Savolainen *et al.* 2007; Alberto *et al.* 2013). Cependant, les capacités d'adaptation des arbres aux variations rapides du climat pourraient ne pas être suffisantes. En effet, par des approches de modélisation mécanistes, il a été montré que les distances de migration actuellement mesurées chez les arbres ne leur permettront pas de se déplacer aussi rapidement que leur niche climatique (Nathan *et al.* 2011) et que leur long temps de génération entraîneront d'importantes mal-adaptations des populations sur leurs aires d'origine (Kuparinen, Savolainen & Schurr 2010).

Étant donné l'importance écologique et économique des forêts, des programmes de gestion de ces écosystèmes ont été mis en place, visant à réduire leur vulnérabilité aux changements, notamment climatiques. Les objectifs des options de gestion adaptatives existantes oscillent entre deux extrêmes : (i) favoriser le maintien et l'adaptation des espèces locales, ou (ii) substituer les espèces locales par d'autres espèces mieux adaptées aux futures conditions environnementales. Pour tenir le premier objectif, plusieurs types de gestion peuvent être employés, incluant des pratiques de gestion sylvicole raisonnées (Lefèvre *et al.* 2014) ou l'apport de ressources génétiques par le biais de flux de gènes assistés entre populations au sein de l'aire de distribution (Aitken & Bemmels 2016).

Cependant, ces actions ne sont pas évidentes à mettre en place et impliquent des coûts et des risques qu'il faut considérer (Lefèvre *et al.* 2014). De plus, le manque de connaissance du potentiel adaptatif des arbres rend les conséquences et l'efficacité de ces programmes de gestion difficiles à évaluer. Notamment, la structure génétique des espèces peut affecter les conséquences des programmes de gestion (McKay *et al.* 2005). La force avec laquelle les populations sont adaptées à leur environnement local et l'échelle géographique à laquelle cette adaptation opère soulèvent des préoccupations concernant le potentiel des géotypes déplacés à s'installer. À l'inverse, se pose également la question de la réponse des géotypes adaptés à leur environnement à l'introduction de nouveaux gènes ou géotypes. Une autre question cruciale est celle de la quantité de diversité génétique nécessaire au succès adaptatif des populations. Des études intégrant à la fois les variations génétiques et environnementales pourraient aider à démêler les mécanismes qui maintiennent la diversité génétique adaptative et les capacités adaptatives des populations d'arbres pérennes en conditions de climat changeant (Salmela 2014).

Ma thèse vise à évaluer la diversité génétique et l'adaptation d'une espèce d'arbre tempérée (*Abies alba* Mill.) dans un contexte méditerranéen. Elle s'inscrit pleinement dans ce cadre général. Plus particulièrement, je me suis attachée à évaluer, sur des gradients altitudinaux, la variabilité environnementale et génétique des populations, à déterminer quels facteurs environnementaux affectent cette variabilité et à évaluer le potentiel adaptatif des populations de sapins en marge sud de leur aire de répartition.

1.6. LE SAPIN PECTINE, ESPECE MODELE

Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) est un gymnosperme de la famille des Pinaceae. Il s'agit d'une espèce clé de voûte, qui n'est observée à l'état naturel qu'en Europe où elle est présente dans la plupart des massifs montagneux, entre 400 et 1800 m d'altitude (i.e. aux étages montagnard et subalpin inférieur). La répartition actuelle du sapin (FIGURE 2.1) résulte très probablement d'une expansion à partir de zones refuges situées dans le nord des Apennins et dans les Balkans (Liepelt *et al.* 2009). Depuis environ 150 ans, les modifications d'usage des terres et notamment la déprise agricole, ont permis l'expansion du sapin pectiné, notamment dans les Alpes du sud. Le sapin pectiné est une essence sensible à la sécheresse et aux variations d'humidité relative (Lebourgeois 2007). De plus, l'espèce tolère bien l'ombrage, ce qui explique qu'on la retrouve principalement en versant nord et en fin de succession écologique.

Ces caractéristiques font du sapin une espèce modèle pour l'évaluation de la sensibilité climatique des espèces longévives et de leur potentiel d'adaptation aux changements climatiques, notamment en marge sud de leur aire de répartition.

1.7. OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THESE

Pour adresser les problématiques de la diversité génétique et environnementale des populations de sapins et de leur potentiel adaptatif, une approche combinant dendroécologie sur des arbres adultes et génétique quantitative sur des semis en transplantations croisées a été mise en place afin de (i) déterminer les facteurs environnementaux qui génèrent de la variabilité phénotypique au sein des populations, (ii) distinguer les causes génétiques et/ou environnementales, de la variabilité phénotypique observée, (iii) évaluer la structuration génétique et le potentiel adaptatif des populations. Les dispositifs expérimentaux ont été installés le long de gradients altitudinaux permettant de mimer, dans l'espace, les changements de températures attendus dans les années à venir.

Les questions posées sont adressées dans les trois chapitres centraux de la thèse :

- Chapitre 3 : La croissance radiale du sapin varie-t-elle entre sites d'étude et/ou entre individus ? Quels facteurs (bio)climatiques l'influencent ? La variabilité de la croissance est-elle corrélée avec la variabilité climatique observée le long des gradients

altitudinaux et/ou entre les gradients ? La relation entre croissance et climat a-t-elle évolué avec le changement climatique en cours ?

Pour adresser ces questions, une analyse de dendroécologie visant à évaluer la relation entre la croissance radiale passée du sapin et les conditions climatiques auxquelles l'espèce a été soumise a été réalisée sur deux gradients altitudinaux, à partir de carottes de bois prélevées sur des sapins adultes. Les relations de parentés entre arbres n'étant pas connues ces analyses ne nous permettent pas de distinguer les effets génétiques des effets de l'environnement sur la réponse de croissance au climat. Le découplage entre effets génétiques et effets environnementaux fait l'objet du Chapitre 4.

- Chapitre 4 : Quels sont les facteurs, génétiques ou environnementaux, qui structurent la variabilité phénotypique de traits adaptatifs mesurés sur de jeunes semis de sapin ? Peut-on mettre en évidence une adaptation locale le long des gradients altitudinaux étudiés ?

Ce Chapitre a pour objectif de déterminer, trait par trait, les causes de la variabilité phénotypique : environnementales ou d'origine génétique. Cependant, la variabilité génétique dans son ensemble ne suffit pas à appréhender le potentiel d'adaptation de l'espèce. La capacité à s'adapter va dépendre en grande partie de la possibilité de transmettre cette variabilité à la descendance. De plus, l'adaptation peut être contrainte ou au contraire résulter des corrélations qui existent entre les traits et doit donc être évaluée par des approches multivariées. Ces considérations font l'objet du Chapitre 5.

- Chapitre 5 : Le sapin a-t-il le potentiel d'évoluer sur les sites étudiés, situés en marge sud de l'aire de répartition de l'espèce ? Si oui, quels sont les traits qui ont le plus fort potentiel adaptatif ?

Pour répondre aux questions posées dans ces deux derniers chapitres, un important dispositif de transplantations croisées comprenant quinze populations de sapins installées dans neuf jardins communs a été utilisé. L'influence relative des facteurs génétiques, des facteurs environnementaux et de leurs interactions sur la croissance, la phénologie et la survie a été évaluée via une approche de génétique quantitative. Le potentiel adaptatif de l'espèce sur les sites étudiés a été adressé par une approche multi-traits dans les différents jardins communs.

Les sites d'étude et les dispositifs expérimentaux sont décrits dans le chapitre suivant (Chapitre 2). Pour chacun des chapitres 3 à 5, un paragraphe introductif précise le cadre théorique dans lequel ils s'inscrivent.

CHAPITRE 2. SITES D'ETUDE ET DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX



2.1. CARACTERISTIQUES GENERALES

Nos dispositifs expérimentaux sont situés sur trois massifs : Le Mont Ventoux, la forêt domaniale d'Issole et la forêt de Turini (Vésubie), localisés dans le sud-est de la France, en région Méditerranéenne, le long d'un axe ouest-est de latitude relativement constante ($\sim 44,1^\circ$; FIGURE 2.1). Le Mont Ventoux et la forêt domaniale d'Issole appartiennent aux Préalpes sèches correspondant à la partie occidentale des Alpes du sud, tandis que la forêt de Turini est située dans les Alpes ligures (Sagnard, Barberot & Fady 2002). Les trois sites sont localisés en marge sud de l'aire de répartition de l'espèce d'intérêt, le sapin pectiné (*A. alba*).

Le climat de ces trois sites varie entre climat méditerranéen et climat montagnard le long d'un axe sud-ouest/nord-est le long duquel l'influence méditerranéenne s'affaiblit au profit d'une influence continentale de l'axe alpin (Ladrier 2004). En moyenne sur la période 1964-2009, les températures mesurées en Vésubie étaient 1.2°C plus élevées qu'en Issole et 1.4°C plus élevées que sur le Ventoux à altitude équivalente (environ 1250 m ; Cailleret et al., 2014). De plus, les précipitations sont globalement plus élevées sur le Ventoux que sur la Vésubie et l'Issole (respectivement 1126, 954 et 856 mm/an). Le climat rencontré sur chacun des sites et l'influence de l'altitude sur ce climat sont décrits plus précisément dans le Chapitre 4.

Sur l'ensemble des trois sites les sols sont généralement peu évolués et minces. Au Mont Ventoux et en Issole, ils sont principalement composés d'altérites calcaires recouvertes localement par des formations superficielles (éboulis). En Vésubie, les sols sont formés de schistes gréseux qui affleurent sous les éboulis. La faible épaisseur des sols peut s'expliquer notamment par la sécheresse hydrique marquée et l'histoire de ces sites. En effet, les fortes pentes (comprises entre 23% et 47% sur l'ensemble des trois sites) et le taux important en éléments grossiers du sol, impliquent que les quantités d'eau retenues par ces sols sont, en surface, faibles. La réserve en eau du sous-sol pourrait néanmoins être assez importante, notamment sur le Ventoux (Nourtier *et al.* 2014). De plus, au cours du 19^{ème} siècle, une grande partie de ces massifs était complètement déboisée, du fait de la surexploitation forestière et des pressions liées au pâturage intensif qui s'y exerçait (Dreyfus 2003). Les sols, n'étant plus protégés par la végétation, ont été massivement érodés jusqu'à l'adoption en 1861 d'une politique de restauration des terrains de montagne (RTM).



FIGURE 2.1. Localisation des trois sites d'étude. L'aire colorée en bleu foncé correspond à l'aire de répartition du sapin pectiné (source EUFORGEN).

Des campagnes de reforestation ont été entreprises entre la fin du 19^{ème} siècle et le début du 20^{ème} siècle. Des pins ont dans un premier temps été plantés, puis des espèces post-pionnières comme l'alisier blanc (*Sorbus aria* (L.) Crantz) ou l'érable à feuille d'aubier (*Acer opalus* Mill.) et tolérantes à l'ombre comme le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) ou le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) se sont établies. Les peuplements sont pour la plupart des futaies jardinées. Sur le Mont Ventoux, la régénération naturelle est actuellement très largement favorisée, au détriment des plantations (Dreyfus 2007). La sylviculture est beaucoup plus intense en Issole et en Vésubie qu'elle ne l'est sur le Ventoux.

En ce qui concerne le sapin, les populations sur les trois sites sont autochtones et issues de régénération naturelle. Il y a peu de raison de penser que le sapin ait été planté par le passé dans les forêts étudiées. En effet, *A. alba* a été peu planté, s'il l'a été, dans la région méditerranéenne française et les analyses génétiques réalisées sur le sapin dans le sud-est de la France ne mettent pas en évidence d'introduction de matériel exotique (Fady *et al.* 1999).

2.2. DESCRIPTION DES PEUPELEMENTS

La caractérisation des peuplements repose sur des données d'inventaires forestiers réalisés en 2014 (cf. Chapitre 3 §3.3.2.3 pour le protocole employé) dans le but d'évaluer l'environnement compétitif des arbres pour lesquels nous avons étudié la croissance radiale (cf. Chapitre 3).

Les peuplements sont globalement plus diversifiés sur le Ventoux et la Vésubie que sur l'Issole (TABLEAU 2.1 ; FIGURE 2.2). En effet, quatre espèces représentées par plus de 20 individus ont été recensées en Issole contre 9 en Vésubie et sur le Ventoux (FIGURE 2.2). Les seules espèces communes aux trois sites sont le sapin pectiné (*A. alba*), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et l'alisier blanc (*S. aria*). Le sapin est très majoritairement représenté en Issole et en Vésubie, tandis que l'espèce principale sur le Ventoux est le hêtre commun (*F. sylvatica*).

TABLEAU 2.1. Description des peuplements forestiers des trois sites d'étude. Seuls les arbres mesurant plus de 15 cm de diamètre (à hauteur de poitrine) pour Issole et Vésubie et plus de 10 cm de diamètre pour le Ventoux ont été recensés.

	Ventoux	Issole	Vésubie
Densité (arbres/ha)	1523	944	575
Densité en arbres vivants (arbres/ha)	1172	562	349
Nombre d'espèces recensées (conifères/feuillus)	16 (5/11)	11 (4/7)	14 (3/11)
Proportion de sapins (%)	22,3	67,3	58,7
Circonférence moyenne des arbres recensés (mm)	711	928	1134

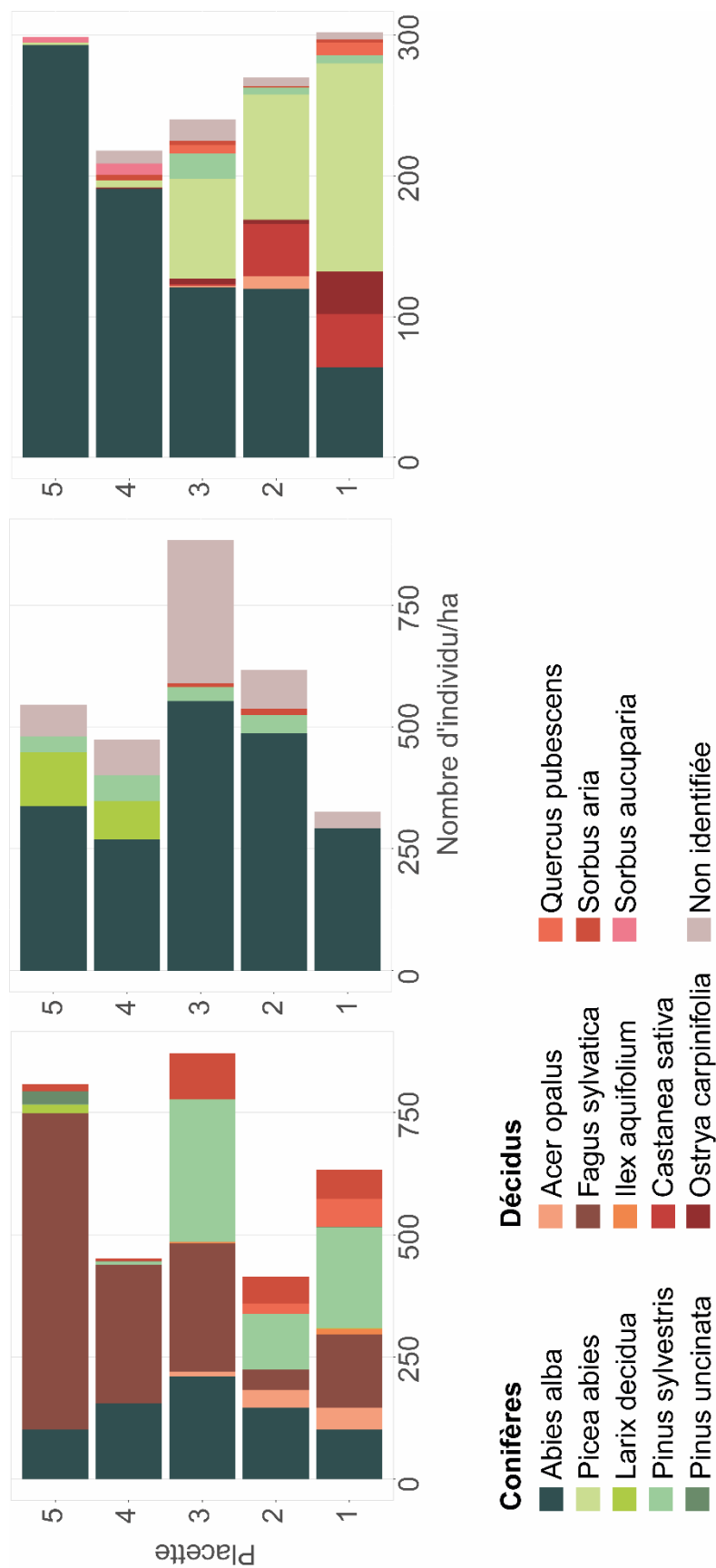


FIGURE 2.2. Effectifs par hectare des espèces majoritaires sur les 5 niveaux altitudinaux du Ventoux (à gauche), de l'Issole (au milieu) et de la Vésubie (à droite). La catégorie « non identifiée » correspond à des souches coupées depuis trop longtemps pour que l'espèce puisse être identifiée à partir de l'écorce.

Les arbres recensés sont globalement moins gros sur le Ventoux, quelle que soit l'espèce considérée (FIGURE 2.3).

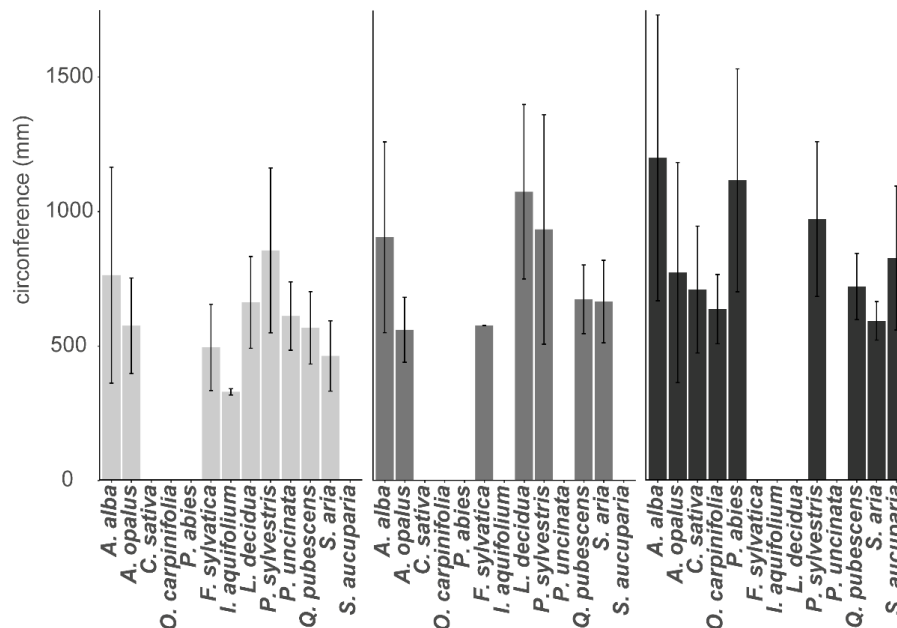


FIGURE 2.3. Circonférence (à hauteur de poitrine) moyenne (et écart-type) des espèces majoritaires sur les trois sites : Ventoux à gauche, Issole au milieu et Vésubie à droite.

2.3. DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX

Sur chacun des trois sites d'études, deux types de dispositifs expérimentaux ont été utilisés :

- un dispositif de suivi d'arbres adultes
- un dispositif de transplantations réciproques.

Le paragraphe qui suit n'a pas pour objectif de décrire précisément la mise en place de ces dispositifs, ce qui sera fait au fil du texte, mais de positionner les dispositifs les uns par rapport aux autres, de les replacer dans le contexte de l'étude des caractéristiques et du fonctionnement des peuplements entreprise ici, et, finalement, de définir un certain nombre de termes qui seront réutilisés tout au long du manuscrit.

2.3.1. Intérêt expérimental des gradients altitudinaux et des transplantations croisées

Environ 25% de la surface émergée de la terre est couverte par des montagnes, lesquelles hébergent au moins un tiers de la diversité terrestre en espèces de plantes, fournissent la moitié de la population humaine en eau et offrent d'importants gradients environnementaux qui, depuis des siècles, stimulent la recherche. Le long de transects altitudinaux, à flanc de montagne par exemple, les conditions environnementales changent, tout comme les organismes rencontrés (Körner 2004, 2007). Ces derniers sont en général bien adaptés aux conditions locales le long du transect altitudinal, offrant des conditions idéales pour appréhender les questions de l'adaptation évolutive sur de courtes distances.

Le fait que le long de ces gradients altitudinaux, les populations subissent de fortes variations de l'environnement sur de courtes distances (FIGURE 2.4) est un avantage certain lorsqu'on cherche à comprendre la réponse génétique adaptative aux variations de l'environnement. En effet, contrairement aux mesures réalisées le long de gradients latitudinaux, la variabilité phénotypique mesurée le long de gradients altitudinaux est en général moins affectée par des effets évolutifs confondant comme l'histoire évolutive des populations par exemple (Keller *et al.* 2013).

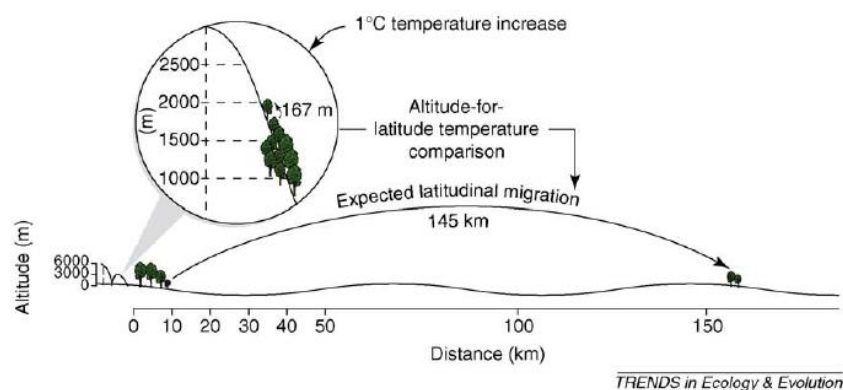


FIGURE 2.4. Distance séparant deux habitats climatiquement distants d' 1°C , en plaine ou en montagne. En montagne, $+1^{\circ}\text{C}$ correspond à un déplacement d'environ 165 m tandis qu'en plaine, 145 km sont nécessaires pour observer un changement de température similaire (Jump, Mátyás & Peñuelas 2009).

Dans le contexte du changement climatique, l'intérêt majeur des gradients altitudinaux réside dans le fait qu'ils constituent également des gradients climatiques. En particulier, la température et la pression atmosphérique diminuent graduellement avec l'altitude tandis que l'intensité du rayonnement solaire et les précipitations ont tendance à augmenter avec l'altitude (Körner 2007). Les gradients spatiaux et notamment altitudinaux peuvent ainsi servir de substituts à au moins une partie des changements temporels prévus dans le contexte du changement climatique (Reusch & Wood 2007).

Chez les espèces longévives, telles que les arbres, il est souvent compliqué, si ce n'est impossible, de mesurer l'évolution des traits potentiellement adaptatifs dans le temps (i.e. par des approches diachroniques). Les capacités d'adaptation de ces espèces sont souvent déduites de leur évolution passée. Pour cela, l'une des méthodes les plus employées, notamment pour les arbres consiste à comparer les performances de populations expérimentant des conditions environnementales variées (par exemple des populations provenant de différentes altitudes le long d'un gradient altitudinal), dans un environnement unique (voir Alberto et al., 2013 pour une review de ce type d'analyse sur les arbres). C'est ce qu'on appelle une expérimentation en **jardin commun** (ou *common garden* en anglais). L'expérience peut être poussée plus loin en comparant les performances des différentes populations dans plusieurs jardins communs, chacun installé dans une situation climatique correspondant aux conditions d'origine d'une des populations testées. Ce type d'expérimentation est appelé **transplantations croisées** ou **transplantations réciproques** et permet de tester l'adaptation des populations à leurs conditions locales, i.e. d'évaluer leur réponse aux pressions de sélection passées.

2.3.2. Dispositifs de suivi des arbres adultes

Sur chacun des trois sites, les travaux expérimentaux s'appuient sur un gradient altitudinal. Installés dans le cadre des projets de recherche « ECOGER » (Dreyer *et al.* 2008) et « DRYADE » (ANR-06-VULN-004), les trois gradients présentent la même exposition au nord (entre NNE et NNO) et couvrent l'intégralité de l'aire de répartition altitudinale du sapin, sur ces massifs. En effet, ils s'étendent de 1129, 975, 1069 m à 1552, 1565, 1511 m d'altitude respectivement pour le Ventoux, l'Issole et la Vésubie (ANNEXE 1).

En Issole et en Vésubie, chaque gradient est constitué de 5 placettes distinctes tandis que sur le Ventoux, les arbres sont répartis tout au long du gradient altitudinal. Afin de conserver une

orientation constante, le gradient Ventoux a été subdivisé en deux sous gradients distants de 300 m, l'un de basse altitude, l'autre de haute altitude (ANNEXE 1A). Pour homogénéiser le traitement statistique des données issues de ces dispositifs, les arbres du gradient Ventoux ont été regroupés en cinq niveaux altitudinaux distincts.

Sur ces gradients, un certain nombre d'arbres adultes (notamment des hêtres et des sapins) sont suivis annuellement par l'unité d'Ecologie des Forêts Méditerranéennes depuis 2006/2007. Dans la suite du manuscrit, il sera fait référence à ces gradients adultes pour différents propos :

- Dans le chapitre 3 : pour parler des sites sur lesquels les sapins adultes ont été carottés,
- Dans les chapitres 4 et 5 : pour parler des sites sur lesquels les arbres-mères des semis de sapins installés en transplantations réciproques ont été choisis.

2.3.3. Transplantations réciproques

En 2007 et 2008 des graines ont été récoltées sur des arbres-mères présentant suffisamment de cônes (~10) et répartis le long des dispositifs « gradients adultes » à raison d'une vingtaine d'arbres-mères par site soit 4 arbres-mères par niveau (les effectifs précis sont détaillés dans le Chapitre 4 § 4.3.2.2). En avril 2009, les graines récoltées ont été semées en caisse à la pépinière d'état d'Aix-Les-Milles et en septembre 2009, les caisses de semis ont été installées sur les trois sites à proximité des gradients adultes (ANNEXE 1) suivant le plan d'expérience décrit en FIGURE 2.5 et dans le matériel et méthode du Chapitre 4 (§ 4.3.2.3).

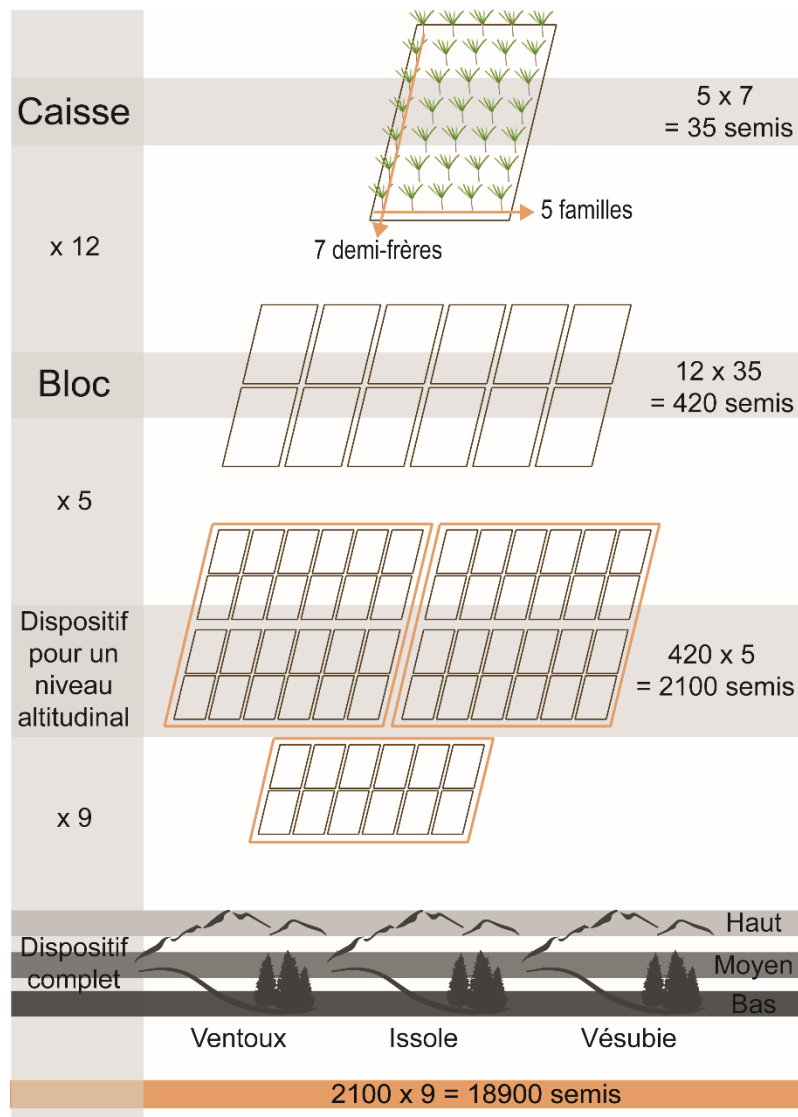


FIGURE 2.5. Description du plan d'expérience mis en place pour les transplantations réciproques. Les cadres oranges correspondent aux enclos i.e. un ou deux blocs installés à proximité sur le site expérimental et protégés du broutage par un grillage. Les chiffres sont donnés à titre indicatif et calculés sur la base de 60 familles de demi-frères et 315 individus par famille. Les effectifs réels (proches de ceux présentés ici) sont décrits dans le Chapitre 4.

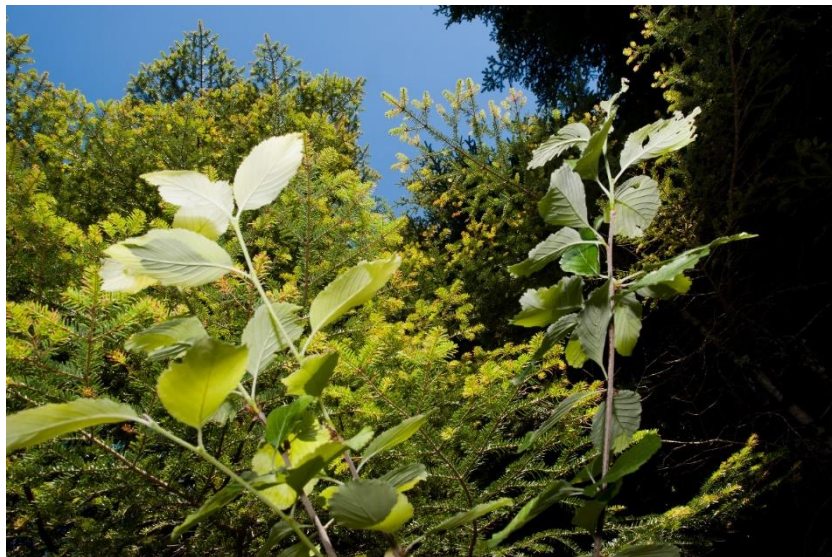
2.3.4. Sémantique

Étant donnée la complexité et l'imbrication des dispositifs expérimentaux, et pour éviter toute confusion par la suite, le TABLEAU 2.2 liste les principales composantes de ces dispositifs et les termes qui seront utilisés dans la suite du manuscrit pour y faire référence, en fonction du contexte dans lequel ils seront employés.

TABLEAU 2.2. Description et désignation (en français, en anglais et dans leur forme abrégée) des principales composantes des différents types de dispositifs expérimentaux (gradients adultes et transplantations réciproques).

DISPOSITIF	Description de l'entité	Sous-entité	Abréviation	DÉSIGNATION	
				Français	Anglais
GRADIENTS ADULTES	Montagnes sur lesquelles sont suivis les arbres adultes, le long d'un gradient altitudinal	Ventoux	Vtx	Sites	Mountains
		Issole	Iss		
		Vésubie	Ves		
	Niveaux altitudinaux qui subdivisent les gradients adultes	5 niveaux par site : 1 (basse altitude) à 5 (haute altitude)	Vtx1 à Vtx5 Iss1 à Iss5 Ves1 à Ves5	Placettes	Stands
TRANSPLANTATIONS RÉCIPROQUES	Gradients altitudinaux d'origine des semis (= gradients adultes sur lesquels poussent les mères)	Ventoux	Vtx	Sites d'origine	Mountains of origin
		Issole	Iss		
		Vésubie	Ves		
	Niveaux d'origine des semis (=niveaux altitudinaux sur lesquels poussent les mères)	5 niveaux par site : 1 à 5	Vtx1 à Vtx5 Iss1 à Iss5 Ves1 à Ves5	Provenances	Provenances
	Montagnes sur lesquelles les semis sont installés	Ventoux	Vtx	Sites de plantation	Mountains of plantation
		Issole	Iss		
		Vésubie	Ves		
	Niveau altitudinaux sur lesquels les semis sont installés	3 niveaux par site : bas (L), moyen (M) et haut (H)	Vtx_L, Vtx_M, Vtx_H Iss_L, Iss_M, Iss_H Ves_L, Ves_M, Ves_H	Jardins communs	Common garden
	Semis issus d'un même arbre-mère	57 familles	/	Familles	Families
	Ligne intra-bloc regroupant les semis d'une même famille	/	PU	Parcelles unitaires	Unit plots

CHAPITRE 3. PLASTICITE PHENOTYPIQUE DE LA CROISSANCE RADIALE DU SAPIN LE LONG DES GRADIENTS ALTITUDINAUX



Dans ce chapitre, je me suis intéressée aux facteurs abiotiques, essentiellement climatiques et biotiques relevant des caractéristiques du peuplement (compétition et âge) qui influent sur la croissance des sapins adultes. Notamment, je me suis intéressée à la variabilité de la réponse de croissance radiale du sapin au climat, à la fois entre populations et entre individus au sein des populations. Dans un second temps, mon intérêt s'est porté sur l'évolution de la réponse individuelle de croissance dans le temps, et plus précisément sur l'impact du changement climatique sur la sensibilité des arbres au climat.

3.1. CADRE CONCEPTUEL

3.1.1. Plasticité phénotypique et norme de réaction

Comme nous l'avons déjà mentionné, la plasticité phénotypique est l'une des composantes qui, avec la réponse à la sélection, permet aux espèces de s'adapter à leur environnement sans avoir à se déplacer. La plasticité phénotypique est la seule possibilité d'adaptation à l'échelle individuelle pour les individus d'espèces sessiles. Il s'agit également d'un mécanisme extrêmement important pour les espèces longévives qui, au cours de leur vie, vont subir de nombreuses et importantes variations environnementales (Bradshaw 1965). L'on comprend aisément que pour les arbres forestiers, à la fois sessiles et longévifs, la plasticité joue un rôle essentiel, d'autant plus dans le contexte du changement climatique global et particulièrement rapide auquel ils doivent faire face.

Dans une population, un changement environnemental peut entraîner chez chaque individu une modification d'un phénotype vers un autre phénotype. Cette modification se fait selon une trajectoire qui peut elle-même varier d'un individu à l'autre et que l'on appelle **norme de réaction**. La variabilité de la norme de réaction au sein d'une population dépend d'une part de la variabilité des phénotypes de départ et d'arrivée et d'autre part de la variabilité de la direction de la trajectoire.

3.1.2. La dendrochronologie pour l'évaluation de la plasticité phénotypique chez les arbres forestiers

3.1.2.1. Principes de la dendrochronologie

Le concept de la dendrochronologie repose sur le fait qu'en climat tempéré, les arbres produisent un cerne par an, dont les variations de largeur dépendent à la fois des variations interannuelles des conditions environnementales (climat, compétition...) et des processus physiologiques propres à l'arbre (Cook & Kairiukstis 1990). La largeur des cernes produits par l'arbre est donc un proxy de la croissance qui intègre de multiples facteurs environnementaux et physiologiques qui peuvent être considérés comme « d'intérêt » ou non en fonction des objectifs de l'analyse. A l'origine utilisée dans les domaines de l'archéologie ou de la climatologie (datation d'arbres fossiles, reconstruction de climats passés...) la dendrochronologie est de plus en plus utilisée dans le domaine de l'écologie. On parle alors de dendroécologie. La dendroécologie permet notamment d'évaluer l'influence du climat sur la croissance et sur la dynamique des forêts.

Pour un arbre donné, une série de croissance peut être décomposée comme suit en fonction de l'échelle de temps considérée (Lebourgeois & Merian 2012 ; FIGURE 3.1) :

- Les signaux dits « basse fréquence » : ils correspondent aux tendances de croissance à long, voire très long terme (plusieurs dizaines d'années). Ces signaux sont principalement dus à l'âge de l'individu, mais également aux variations continues et lentes de l'environnement : évolution progressive du peuplement, changement climatique, pollutions atmosphériques, etc...
- Les signaux dits « moyenne fréquence » : ils contiennent les tendances de croissances sur quelques années. L'origine de la variation de la croissance à cette échelle peut être climatique (e.g. sécheresses répétées), sylvicole (éclaircie, chablis), etc...
- Les signaux dits « haute fréquence » : ces signaux correspondent aux variations de croissance interannuelle. Celles-ci peuvent être dues aux variations interannuelles de l'environnement et notamment du climat, mais également à des perturbations ponctuelles (tempêtes, incendies, attaques de pathogènes...).

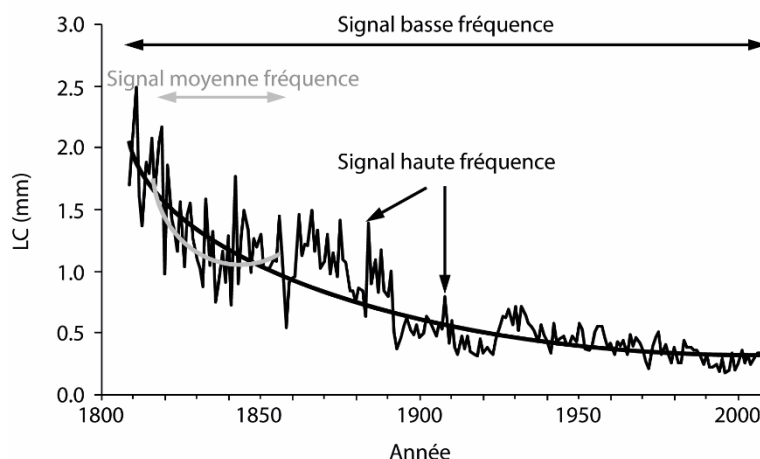


FIGURE 3.1. Illustration des trois fréquences de signal sur une chronologie de *Quercus petraea* carotté en 2009 dans le Massif des Vosges (Lebourgeois & Merian 2012)

Dans le cadre de l'étude des relations cernes-climat, le signal analysé est celui de « haute fréquence » censé contenir les variations interannuelles du climat.

Les méthodes employées pour les analyses des relations cernes-climats peuvent varier en fonction de la question posée. Cependant, de manière générale, l'analyse dendrochronologique peut se résumer en 5 points (Lebourgeois & Merian 2012) :

- i. L'échantillonnage des arbres sélectionnés : choix des peuplements, arbres et sites.

L'échantillonnage doit permettre de maximiser le signal climatique contenu dans les séries de croissance. Il existe plusieurs méthodes d'échantillonnage permettant d'analyser la croissance radiale d'un arbre. Parmi elles, le prélèvement de carottes de bois est certainement la méthode la moins destructive et celle qui nécessite l'effort de terrain le moins conséquent. La méthode consiste à prélever, à l'aide d'une tarière de Pressler, un échantillon de bois allant de l'écorce au cœur de l'arbre. Si cette méthode permet de laisser l'arbre sur pied, contrairement à la découpe de rondelles par exemple, elle présente l'inconvénient de n'évaluer la largeur de cerne que sur une portion étroite de l'arbre, dans la seule orientation du carottage.

- ii. Les mesures de largeurs de cernes
- iii. L'interdatation des cernes, ou *cross-dating* en anglais.

Cette étape permet de s'assurer de la synchronicité des séries de croissance. En effet, la croissance peut être stoppée l'espace d'une année du fait d'évènements ponctuels entraînant l'absence de production d'un cerne. On parle alors de « cerne manquant ». Pour exemple, un arbre poussant dans des conditions de pente forte, ou subissant des vents importants va produire du bois de compression afin de conserver sa position verticale. Des événements ponctuels peuvent également mener à la destruction partielle du cambium. Dans de tels cas, la croissance est stoppée jusqu'à ce que le cambium se reconstruise. Les carottes de bois prélevées dans ces zones présenteront donc moins de cernes qu'attendu. A l'inverse, deux cernes peuvent être formés une même année si les conditions de croissances sont momentanément défavorables (gelées tardives, forte sécheresse en cours de saison de végétation par exemple) : dans ce cas, la croissance peut s'arrêter puis reprendre quand les conditions redeviennent favorables, entraînant la présence de deux cernes pour une même année. On parle dans ce cas de « faux cerne ». Fondamentalement, l'inter-datation repose sur l'existence d'années de référence, le plus souvent liées à des conditions climatiques particulières (sécheresses intenses, froids extrêmes), pour lesquelles la croissance est extrême (très forte ou très faible) pour la totalité ou la très grande majorité des arbres étudiés. Le principe de l'inter-datation est de comparer les séries de croissance individuelles à une série de référence supposée correctement datée et de vérifier que ces années particulières sont bien synchronisées.

iv. La standardisation et la construction d'une série de référence.

La standardisation a pour objectif de supprimer les signaux considérés indésirables afin de conserver au mieux et de mettre en avant le ou les signaux d'intérêt. Les procédures classiques de standardisation sont généralement appliquées indépendamment à chaque arbre ce qui rend les comparaisons des séries de croissances inter-arbres impossibles.

La construction d'une série de référence permet de minimiser les effets individuels (e.g. la réponse à une éclaircie, la mortalité individuelle, l'environnement micro-local) sur la relation croissance-climat.

v. L'analyse des relations cernes-climat.

Classiquement, les relations cernes-climat sont estimées par le biais d'une régression linéaire. L'hypothèse sous-jacente est que l'effet des variations du climat sur celle de la largeur des cernes est linéaire dans la gamme de conditions écologiques expérimentées par l'échantillon.

3.1.2.2. La dendroécologie pour l'analyse de la plasticité phénotypique à l'échelle individuelle

Les méthodes de dendrochronologie sont particulièrement adaptées à l'analyse des relations croissance-climat entre espèces ou entre populations, mais elles ne permettent pas d'analyser directement ces relations à l'échelle individuelle.

Les dendrochronologues ont depuis longtemps démontré qu'il existait des relations entre variables de cernes et variables climatiques (Fritts 1976). Appréhendées à l'échelle individuelle, ces relations constituent bien une norme de réaction et traduisent donc la plasticité phénotypique de l'individu en matière de croissance radiale.

Cependant, le climat ne peut expliquer à lui seul la totalité de la variation inter-cernes au sein d'un individu. D'autres facteurs interviennent et doivent donc être pris en compte. Notamment, l'effet ontogénique de l'âge cambial explique une large part de la variabilité inter-cernes (Ivković *et al.* 2013). En effet, la croissance est en générale plus importante au cours des premières années de la vie de l'arbre que par la suite. De même, la compétition entre les arbres au sein d'un peuplement peut varier dans le temps et donc influencer la croissance individuelle des arbres. Ces effets se confondent avec les effets du climat et compliquent la construction des normes de réaction individuelles.

Pour mettre en avant les signaux climatiques contenus dans les séries de croissance individuelles, ces dernières doivent être nettoyées des effets « âge cambial » et « compétition ». Pour cela, les méthodes de standardisation classiquement utilisées en dendrochronologie doivent être adaptées à l'analyse des relations cernes-climat à l'échelle individuelle.

Le manuscrit présenté ci-après (§3.3 soumis pour publication dans *Forest Ecology and Management*) propose une méthode d'analyse permettant d'appréhender finement les effets de la compétition et de l'âge sur la croissance radiale individuelle des sapins et d'évaluer l'effet

du climat à la fois sur la croissance individuelle et des populations de sapin le long de gradients altitudinaux.

3.2. SYNTHESE

Les relations individuelles cernes-climat ont été évaluées sur 129 sapins adultes répartis le long de deux transects altitudinaux, l'un sur le Mont Ventoux, le second en forêt d'Issole. Dans un premier temps, les effets de l'âge cambial et de la compétition ont été appréhendés de manière homogène pour l'ensemble des arbres de manière à (i) ne conserver que (ou au moins en grande majorité) les signaux de croissance liés au climat et à (ii) pouvoir comparer les normes de réactions individuelles. Dans un second temps, la relation entre la croissance et les variables mensuelles de température, d'humidité relative, de pluviométrie, de sécheresse et de gel sur deux années consécutives (n et $n-1$) a été évaluée, à l'échelle individuelle et populationnelle (i.e. à l'échelle des placettes). De plus, l'influence du changement climatique sur la réponse individuelle de croissance à ces variables climatiques a été testée.

Les résultats de ce chapitre révèlent qu'outre l'âge cambial, la compétition explique une part importante, de l'ordre de 30%, de la variabilité de la croissance radiale. La compétition agit de manière différente d'un site à l'autre : sur le Ventoux, l'indice de compétition développé ne tient pas compte de la distance entre les arbres, est linéairement corrélé au diamètre des compétiteurs et accorde un poids plus important aux compétiteurs conspécifiques (i.e. aux sapins) qu'aux autres espèces. Au contraire, l'indice de compétition développé pour l'Issole tient compte à la fois de la distance et de la position des compétiteurs (au-dessus ou en dessous par rapport à l'arbre d'intérêt). De plus, la compétition en Issole est proportionnelle à la biomasse des arbres et tous les compétiteurs ont le même poids dans l'indice mesuré, quelle que soit l'espèce. Ce dernier point peut être lié aux nombreuses fusions racinaires qui ont été observées entre les sapins sur l'Issole et qui peuvent contribuer à l'optimisation de l'utilisation des ressources en les redistribuant entre les arbres connectés.

En outre, de fortes corrélations ont été mesurées entre la croissance radiale et les variables climatiques de l'année en cours comme de l'année précédente. Parmi les variables corrélées à la croissance radiale du sapin, certaines avaient déjà été mises en évidence lors de précédentes études. L'effet de ces variables est cohérent avec ce que l'on sait de la physiologie du sapin : la sécheresse estivale, de l'année en cours comme de l'année précédente, a un effet négatif sur la

croissance radiale tandis que les températures de printemps de l'année en cours ont au contraire un effet positif. De manière plus inattendue, la croissance du sapin est aussi positivement affectée par la sécheresse de printemps de l'année précédant la formation du cerne, ce qui traduit très probablement un découplage de la croissance et du stockage du carbone : en cas de sécheresse printanière (modérée) au cours de l'année précédant la formation du cerne (n-1), la croissance s'arrête mais le stockage du carbone peut lui continuer. Le carbone ainsi stocké sera remobilisé pour la croissance au cours de l'année n.

Les réponses de croissance aux précipitations, à la température et à l'humidité relative de l'année en cours et de l'année précédente varient entre montagnes et/ou entre placettes, ce qui traduit l'acclimatation des populations aux conditions climatiques locales. D'autre part, la croissance n'est variable entre individus que dans sa réponse à la pluviométrie d'été de l'année de formation du cerne. Ceci est probablement dû à l'hétérogénéité du sol et du sous-sol, très importante à l'échelle (micro)locale sur ces sites.

De manière générale, la croissance est moins importante aux altitudes basses, ce qui souligne l'effet prédominant de la sécheresse sur la fertilité.

Les résultats de cette étude suggèrent également que le changement climatique des dernières décennies n'a pas modifié la réponse de croissance aux variables climatiques testées.

L'approche dendro-écologique employée ici a permis de mettre en évidence de fortes corrélations entre la croissance radiale des sapins et le climat, à la fois à l'échelle globale, populationnelle et individuelle. Toutefois, le dispositif expérimental utilisé ici ne permet pas de déterminer l'origine, génétique ou plastique, de la variabilité de la réponse de croissance des sapins le long des deux gradients environnementaux testés. De précédentes études basées sur l'analyse de la variabilité génétique des populations de sapins à l'échelle moléculaire et conduites sur les mêmes sites ont révélé une faible différenciation entre les populations de basse et haute altitude. Ces résultats laissent à penser que la variabilité de la réponse de croissance serait d'origine plastique plutôt que génétique.

La question de l'origine de la variabilité de la réponse, notamment de croissance, vis-à-vis du climat peut être appréhendée par l'utilisation d'un dispositif expérimental plus adapté tel que les transplantations croisées. Cette approche est proposée et discutée dans les Chapitres 4 et 5.

3.3. ARTICLE - DETERMINANTS DE LA CROISSANCE RADIALE INDIVIDUELLE DES SAPINS ADULTES LE LONG DE DEUX GRADIENTS ALTITUDINAUX

Title: What drives the radial growth of *Abies alba* trees along altitudinal gradients?

Authors: Latreille, A., Davi, H., Huard, F., Pichot, C.

Keywords: radial growth, competition, climate, altitudinal gradient, *Abies alba*, Mediterranean region

3.3.1. Introduction

The development of living organisms results from continuous interactions between individuals and their environment. These interactions can vary in both space and time.

Over time, individuals change their behavior in response to variations in climate, and they exhibit various phenotypes in different environments due to the phenotypic plasticity of their functional traits. In the northern hemisphere, the 1983-2012 period appears to be the warmest period of the last millennium, and it can be hypothesized that this ongoing climate change (warming: $\sim 0.85^{\circ}\text{C}$ from 1980 to 2012 and CO_2 elevation: +40% since pre-industrial times; IPCC, 2013) has already modified the relationships between climate and functional traits.

In terms of special variation, different populations of the same species living in different locations experience various environmental conditions that represent contrasting selection pressures, which may lead to genetic differentiation or acclimation among populations. Different reaction norms (i.e. climate-functional trait relationship) may thus be expected among populations (e.g., Lebourgeois et al., 2010; Rolland et al., 1999). Additionally, variability of the reaction norm between individuals can also be expected either due to inter-individual genetic variability (e.g., Ettl and Peterson, 1995) or local environmental variations such as competition.

To quantify the adaptive potential of populations to climate change, some of the main issues are (i) to assess the responses of traits to climate (ii) to assess whether these responses vary

between populations or between individuals, and (iii) to test whether these responses are stable over time.

In trees, wood retains a 'memory' of the past in the form of tree-ring width. This allows us to explore the effects of environmental variations, especially climate variables, on tree development (Fritts & Swetnam 1989; Cook & Briffa 1990; Martinez-Meier *et al.* 2008a). This is crucial information that allows us to understand the tree growth response to climate and to make predictions about individual trees and forest stands in a context of global change (Battipaglia *et al.*, 2009; Jump *et al.*, 2006; Martinez Meier *et al.*, 2008). Additionally, tree rings integrate multiple environmental and physiological signals (Cook 1987), especially when working at the individual scale. Among them, the main biological effects are (i) age and size (Bontemps and Esper, 2011; Esper *et al.*, 2003; radial growth is usually S shaped) and (ii) the effect of the competition (Piutti & Cescatti 1997).

Many studies have analyzed the relationship between climate and past growth to reconstruct climate (Esper, Cook & Schweingruber 2002), compare ecological niches (e.g., Lebourgeois, 2007), or evaluate the potential effects of climate change on trees (Gea-Izquierdo, Cherubini & Cañellas 2011). However, less work has attempted to decipher how the climate growth relationships found at the population level can change along environmental gradients (but see Dittmar *et al.*, 2003; Gea-Izquierdo *et al.*, 2011 or Rolland *et al.*, 1999), between individuals within a population (but see Zhang *et al.*, 2013), or through time (for an individual or a population), especially when climate has drastically changed over long periods (e.g. Sarris *et al.*, 2007).

To assess the inter-individual variability of the climate-growth relationship, the conventional dendrochronology methods must be adapted because they have been developed at the population level to minimize individual effects (thinning, tree mortality, local environment) on the climate-growth relationships. In this study, we sought to evaluate the climate-growth response at both the population and tree levels, and we sought to answer the following questions: (i) What are the biotic (population, competition) and climatic factors affecting the radial growth? (ii) Do these climate-growth responses vary among altitudinal levels and/or among individuals? (iii) Have these climate-growth responses changed since the beginning of global warming (i.e., since the mid-1980s)?

To assess the climate-growth relationships between populations, between individuals and, between different time periods, we first developed a methodology to account for age and individual competition effects on the radial growth of trees. Then, we estimated the climate-growth relationship both at the population level and for individual trees from the ring series adjusted for age and competition. We tested the effects of the following climate variables: temperature, relative humidity, precipitations, frost and drought.

This methodology was applied on 129 silver firs (*Abies alba* Mill.) collected from ten populations from various elevations (1000 to 1600 m a.s.l.) on two mountains in the South-east of France. Silver fir is a shade-tolerant species, known to be drought sensitive (Aussenac 2002; Lebourgeois *et al.* 2010). This species, like most of the fir species of the Mediterranean region, requires a large amount of water but rapidly close its stomata to avoid drought (Nourtier *et al.* 2014). This strategy makes this species vulnerable to carbon starvation and bark beetle attacks when recurrent droughts occur (Cailleret *et al.* 2014; Nourtier *et al.* 2014; Davi & Cailleret 2017). For these reasons, silver fir, especially at the rear edge of its range, is an interesting model species for assessing the response of long-lived organisms to climate change.

The studied trees were of different ages. Older trees have confronted both pre- and post-climate change conditions, whereas younger trees have only experienced post-climate change conditions. Some studies have found changes in the climate-growth relationship due to climate change that are related to a decrease in water availability and an increase in temperature (Sarris *et al.* 2007; Lempereur *et al.* 2016). Thus, we also tested whether the climate-growth relationships computed before and after 1985 were significantly different.

3.3.2. Methods

3.3.2.1. Study sites

The study was conducted on two mountains representative of the inland region of Southeastern France: Mont Ventoux (Vtx), close to the Rhone Valley, and Issole (Iss), located approximately 100 km to the east (FIGURE 2.1). At both locations, tree populations are relatively recent: the sites were mostly deforested by over-exploitation and grazing pressures during the 19th century. In the late 19th, early 20th century, a decrease of the overgrazing associated with an active afforestation policy allowed the large-scale restoration of forest cover (Dreyfus 2003). The

planted stands (mainly using pines) were then naturally recolonized by post-pioneers (*Sorbus aria* L. and *Acer opalus*) and shade-tolerant species (*Abies alba* and *Fagus sylvatica*). The two mountains experience various soil conditions: bedrock is a calcareous karst in Vtx and, a calcareous clay in Iss. Soils are shallow (30 to 70 cm), and exhibit a high variability in depth and texture both among and within mountains. Soil water reserve is generally low (20 to 50 mm) and varies according to the proportion of coarse elements (30 to 80%) and depth of the bedrock (Cailleret *et al.* 2014).

Both mountains experience rather similar climatic conditions (Cailleret *et al.* 2014), however, in Iss, temperature is higher (+0.4°C in average) and precipitations are lower (856 mm versus 1126 mm). Relative humidity is on average 75% on both mountains. Temperature lapse rates 0.73 and 0.50°C / 100 m for Vtx and Iss, respectively.

Adult firs were sampled from the whole elevation range of the species (TABLE 3.1) on the north-facing slopes of the two mountains (ANNEXE 1A-B). Stands are quasi-exclusively composed of silver fir in Iss whereas stands are mixed in Vtx, with predominantly firs, beeches and pines (TABLE 3.1; Chapitre 2 §2.2).

TABLE 3.1. Main characteristics of Mont Ventoux (Vtx) and Issole (Iss) stands where 129 studied silver firs were cored.

Stand	Altitude (m a.s.l., ± SD)	N	Mean age of the cored trees	Mean circ. (cm, ± SD)	Mean annual BAI (cm ²)	SWSC (mm)	Slope (°)	Fir proportion (% of trees)	Stand density (tree/ha)	Status (D/CoD/d)
Iss1	1129 (± 0.5)	7	167	114 (± 47)	83.6	41.7	38	93	415	4/3/0
Iss2	1208 (± 6)	8	92	71 (± 77)	75.2	29.7	39	92	691	4/4/0
Iss3	1268 (± 8)	9	84	78 (± 75)	84.9	27.5	23	94	859	2/6/1
Iss4	1480 (± 10)	6	88	107 (± 51)	114.5	27.1	25	83	503	3/3/0
Iss5	1565 (± 0)	11	77	108 (± 58)	192.3	50.3	35	92	343	4/7/0
Vtx1	1023 (± 28)	20	60	61 (± 84)	80.9	30.6	25	13	1204	5/8/7
Vtx2	1138 (± 31)	15	58	75 (± 83)	116.5	20.0	22	26	956	11/3/1
Vtx3	1248 (± 28)	23	60	84 (± 97)	179.7	20.0	22	30	1047	10/10/3
Vtx4	1345 (± 28)	12	110	79 (± 99)	92.6	43.8	27	23	1218	6/5/1
Vtx5	1462 (± 45)	18	108	79 (± 105)	104.8	24.5	28	11	1433	9/4/5

N: number of cored trees, Mean circ.: mean circumference of cored tree measured in 2014, BAI: basal area increment of cored tree, SWSC: soil water storage capacity, Status: D = dominant, CoD = codominant, d = dominated.

3.3.2.2. Wood core collection and tree-ring processing

In autumn 2011 and 2012, 41 and 88 trees were cored on Iss and Vtx, respectively, using a mechanical borer of 5.5 mm diameter oriented in the direction of the slope, at tree dbh (diameter at breast height ≈ 1.30 m). Cored trees from Iss were distributed over five elevation plots, whereas trees from Vtx were sampled along a continuous elevation transect and grouped into five altitudinal classes (TABLE 3.1). Hereafter, these ten elevations will be referred to as “stands”. The location, dbh, and status (dominant, co-dominant or dominated) of each tree were registered. The cores were then stored and dried for two to four months at room temperature until humidity stabilized. They were then sawed to obtain 2 mm thick boards (FIGURE 3.2.1).

Resins were extracted from the boards by immersion in pentane for one week. Then, the cores were dried again and X-rayed (Polge, 1970; FIGURE 3.2.2.1). X-ray films were then scanned and tree ring limits were identified using the Windendro® software (v. 2012a, Regent Instruments Inc.) allowing for automatic computation of ring width (**RW**). Seventy-five of the 129 studied trees had already been cored between 2006 and 2009 (Cailleret & Davi 2011), and the two growth series were averaged.

Individual series were checked for missing/false rings using the R package *dplR* (R Core Team 2015; Bunn, 2010; FIGURE 3.2.2.3). Assuming that the growth rings were perfectly circular, the basal area increment (**BAI**) was calculated from RW. When the cores did not reach the pith of the stem, the length of the missing segments was estimated using two different methods. When the missing core segment was short, a frequently used geometric method based on the curvature of the innermost rings was applied (Esper *et al.* 2003). When this method was not applicable, the number of missing rings to the heart was estimated by a model calibrated on our data set (see §3.3.6.1. Appendix 3.1).

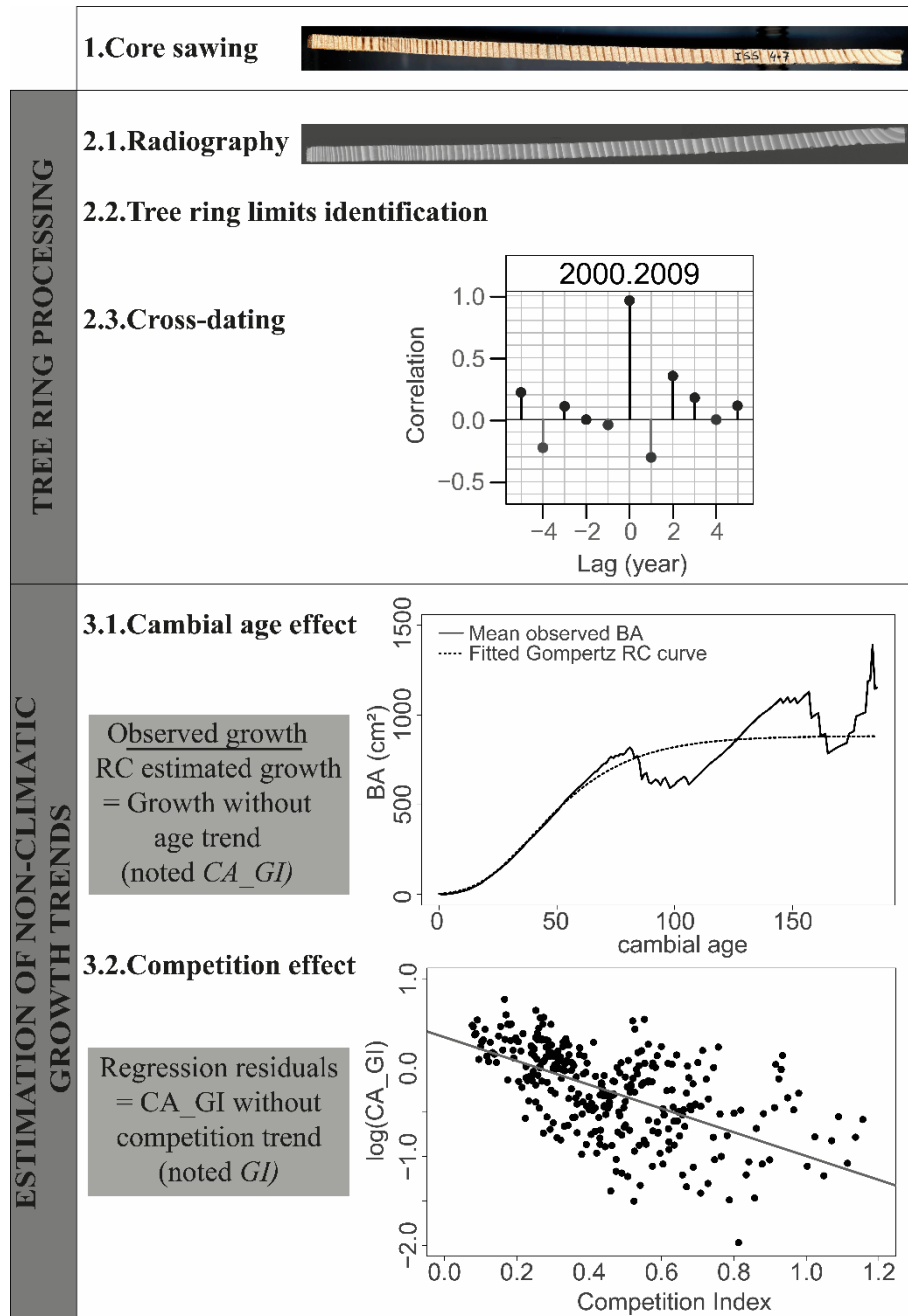


FIGURE 3.2. Data collection and treatment steps for the production of radial growth indexes adjusted for non-climatic factors. Step 2.3: Illustration of synchronization method: vertical bars correspond to the correlations between individual radial growth and reference series, synchronized on the putative time scale (x-axis=0) or lagged for 1 to 4 years before or after. Here, the correlation is maximal when the lag is 0, meaning that the series are synchronous. Step 3.1: Illustration of the RC curve method on the Issle mountain (global cambial age effect). Step 3.2: Illustration of the relationship between growth and individual competition at the altitudinal level Iss4.

3.3.2.3. Estimation of non-climatic growth signals

This step aims to estimate the effects of (i) cambial age of the trees and (ii) competition on the ring widths.

Cambial age effect

Cambial age effect was assessed from individual growth series using the mean regional age curve (**RC**) method (Esper *et al.* 2003) applied on the cumulative basal area increment (**BA**). The term “regional” refers to a geographical area with uniform climatic conditions. In our case, RC was estimated for (i) each mountain (global RC) and (ii) each stand within each mountain by fitting a Gompertz function to the BA by cambial age curve (FIGURE 3.2.3.1). Global RC and RC fitted for each stand were then compared using Tukey’s test to define the spatial scale at which the cambial age effect on growth should be considered. A radial growth index (CA_GI, for Growth Index adjusted for Cambial Age) was then calculated for each tree at each cambial age such as:

$$CA_GI_{ij} = (BA^{obs}_{ij} - BA^{obs}_{i(j-1)}) / (BA^{RC}_{ij} - BA^{RC}_{i(j-1)}) \text{ (eq. 3.1)}$$

where $BA^{obs}_{ij} - BA^{obs}_{i(j-1)}$ is the basal area increment at the cambial age j and $BA^{RC}_{ij} - BA^{RC}_{i(j-1)}$ is the value computed from the RC fit for the regional scale (i.e., global or stand) i at cambial age j . GI values greater than 1 correspond to a higher basal area increment than the regional average computed at a given age.

Competition effect

Calibration of competition indexes from recent growth

The competition of the neighboring trees was estimated based on the characteristics of the trees located in the vicinity of the cored trees. Based on previous work (Cailleret 2011), the maximum distance was fixed to 15 m on Vtx and to 10 m on Iss. In fall 2014, every competitor tree whose diameter exceeded 10 cm on Vtx or 15 cm in Iss was mapped, and its diameter, species and, status were recorded. A parametric competition index was then developed, based on the competition index defined by Hegyi (1974; eq. 3.2) and variously adjusted thereafter (Canham *et al.*, 2004; eq. 3.3).

$$CI_i = (1/D_i) \sum_{j=1}^n D_j / (d_{ij} + 1) \quad (eq. 3.2) \quad CI_i = (1/D_i) \lambda_s \sum_{j=1}^n D_j^\alpha / (d_{ij} + 1)^\beta \quad (eq. 3.3)$$

D_i and D_j are the dbh of the cored and neighbor tree, respectively, and d_{ij} is the distance between the cored tree i and its neighbor j . In equation 3.3, λ_s is a species-specific coefficient taking into account different competitive effects according to the species. In the present case, silver fir is the first species and only two categories of “species” were considered: silver fir and other species. α and β reflect the shape of the effect of dbh and distance, respectively, on CI. These parameters were estimated by a least squares procedure.

Considering that the upstream or downstream location of the neighboring tree may affect the competition intensity, a supplementary parameter was added that weights the distance according to the position (above or below) of the neighbor tree relative to the cored tree. The assumption was that upstream trees capture more light and have better access to water than the others. d_{ij} would thus be reduced (for upstream neighbor trees; eq. 3.4) or increased (for downstream neighbor trees; eq. 3.5) as follows:

$$\delta_{ij} = d_{ij} + \gamma / (1 + \gamma) \Delta_{ij} \quad (eq. 3.4)$$

$$\delta_{ij} = d_{ij} + \gamma \Delta_{ij} \quad (eq. 3.5)$$

where δ_{ij} is the new distance, Δ_{ij} is the elevation range between trees i and j and γ is the estimated parameter that reflect the intensity of the distance distortion.

Altitudinal variations were not taken into account considering that the environmental abiotic gradient did not modify significantly the intensity of competition as demonstrated by Kunstler et al. (2011).

Competition indexes combining the different parameters (α , β , λ_s and γ) in all possible combinations were tested, including or excluding an effect of the distance (d_{ij}/δ_{ij} ; ANNEXE 2).

Parameters were estimated by optimizing the following regression (eq. 3.6):

$$\log(\overline{CA_GI_i}) = \mu + \rho_i + k CI_i \quad (eq. 3.6)$$

where $\overline{CA_GI}_i$ is the mean growth adjusted for tree age, ρ_i is the potential of growth of the individual i (i.e., without competition) and k is a constant. The competition indexes were calibrated on the mean growth over the last 10 years, considering that this period accurately reflects the competitive status of each tree. The best competition index was selected using the AIC criterion (FIGURE 3.2.3.2).

Three CI were calibrated: one including all of the cored trees (CI_{Tot} ; ANNEXE 2A), one including only the trees cored in Vtx (CI_{Vtx} ; ANNEXE 2B) and one including only the trees cored in Iss (CI_{Iss} ; ANNEXE 2C). Indeed, the two mountains exhibit different specific composition and stand density. Thus, we can expect that competition acts differently on the two mountains.

Estimation of the yearly competition over the tree life span

These calibrated CI were then used to estimate the intensity of competition for each cored-tree during the whole 1960-2011 period. To account for the evolution of neighbor tree sizes, their past growth was reconstructed. First, the cambial age of neighbors was estimated according to their basal area at breast height, using the RC curves previously fitted (using the `gompertz.inverse` function from the R package `growthmodels`). The basal area of living neighbors was directly assessed from their dbh (measured in 2014), and the basal area of the recently dead trees was estimated from their stump diameter. The relation between stump diameter and dbh of the recently dead trees was estimated using species-specific linear regressions defined by Charru (2012). Then, the annual basal area from 2014 to the putative birth of neighbor trees was evaluated according to the RC curves. Trees that were dead for a long time were removed for the calculation of competition.

Evaluation of the competition effect on radial growth

To explain the annual growth variation of cored-trees by CI, a linear mixed model (`lme` function from the R package `nlme`) was fitted (eq. 3.7):

$$\log(\overline{CA_GI}_{ijk}) = \mu + a \times CI_{jk} + m_i + S_k \times CI_{jk} + \varepsilon_{ijk} \text{ (eq. 3.7)}$$

CI_{jk} is the competition index (covariate) on the k^{th} tree at year j , m_i is the global effect of thinning on mountain i and $S_k \times CI_{jk}$ corresponds to the variation of the growth response to individual

competition according to the stand (random effect). A first-order autoregressive model (AR1) was used, giving the temporal structure of the residuals:

$$\text{cor}(\varepsilon_{ijk}, \varepsilon_{i'j'k'}) \begin{cases} \rho^{|j-j'|} & \text{if } k = k' \\ 0, & \text{elsewhere} \end{cases}$$

The residuals of this model (ε_{ijk}) correspond to the tree growth index adjusted for age and competition, and these values were used to evaluate the effect of climate variables on radial growth. For clarity, this will be referred to as “growth index” (and noted GI).

3.3.2.4. Effect of climate on fir radial growth

This step aims to estimate (i) the climatic determinants of the fir radial growth both at population and individual levels and, (ii) the effect of the recent climate change on the fir growth response to climate. First, synthetic climatic variables were developed according to the correlations between fir individual radial growth and monthly climatic variables. Second, we tested the effect of every synthetic variable on (i) the average fir radial growth at the stand scale and, (ii) the individual radial growth.

Climatic data

The effects of the main climatic variables (temperature, relative humidity, precipitation and number of freezing days) and of one bioclimatic variable (drought index) on GI were assessed over the 1960-2011 period.

For each of the mountains, daily temperatures (minimum, maximum and mean) were estimated from a long reference climate series provided by the French meteorological weather service (Météo France). The reference series were recorded at Barcelonnette (44°3'N; 5°59'E; 1155 m a.s.l., 43 km away from Iss) and at Orange (44°8'N; 4°51'E; 57 m a.s.l., 30 km away from Vtx). Local climatic data were also collected from 2009 to 2015 using Hobo micro data loggers located at each of the ten studied stands. These data were used to adjust the reference series to the local conditions over the whole studied period (1960-2011). To account for seasonal effects, the reference series and Hobo series were divided into two seasons: (i) from April to September and (ii) from October to March. For each stand, a linear regression model was fitted using the

Hobo series and reference series. The complete series (1960 to 2011) were obtained by direct application of these seasonal regressions. The correlations between estimated and measured mean temperature data over the 2009 to 2015 period are presented as supplementary data (see §3.3.6.2 Appendix 3.2).

The number of freezing days (hereafter, “frost”) was derived directly from minimum temperature data and corresponded to the number of days per month with a temperature below 0°C.

Daily relative humidity and rainfall data were extracted from two grid cells (#8147 for Vtx and #8340 for Iss) of the SAFRAN analysis dataset provided by Météo France (Vidal et al., 2010). Relative humidity data were adjusted to the local conditions of each stand within each mountain as previously described for temperature. A unique series of precipitation data per mountain was used for all stands because of the inaccuracy of the rain data collected by Hobos. Indeed, many precipitation data points are missing due to the locations of the collectors: under cover, they were often obstructed. In addition, in winter, the collectors placed at highest stands can be saturated because of the snow, which also leads to false data.

Note that the SAFRAN data were used for relative humidity and rainfall because these data were not available from the reference climatic series. On the contrary, the reference climatic series data were preferred over the SAFRAN data for temperatures because of inconsistencies observed in the SAFRAN temperatures data (see §3.3.6.3 Appendix 3.3)

All climatic data were computed on a monthly base.

For each stand, a bioclimatic self-calibrated Palmer drought severity index (scPDSI; Palmer, 1965; Wells et al., 2004) was also calculated at a monthly time step (noted DI). This index takes into account temperature, rainfall and soil water storage capacity. Negative drought index reflects dry conditions, while a positive index reflects rather wet conditions.

Identifying relationships between GI and seasonal climate at the individual and regional scales

A first step was to test the effect of each of the 84 climatic variables (7 variables x 12 months) from both the current and previous years (denoted n and $n-1$ respectively) on each of the 129 individual radial growth index series using a linear regression (*lm* R function) of the form:

$$GI_{i,c} = \mu + b C_c \text{ (eq. 3.8)}$$

where C_c is the climatic variable c . These regressions will be referred to as “univariate regressions”. These regressions were carried out based on raw data and on smoothed data. Analysis based on raw data will reveal the radial growth response to absolute climate variations, whereas analysis based on smoothed data will reveal the radial growth response to relative climatic variation.

Smoothing was performed by using a cubic spline function (*smooth.spline* in R) to remove the medium frequency signals (i.e., trends over about a 10 year period).

To construct synthetic variables that are not affected by any *a priori* knowledge of the influence of climate on tree growth, the frequency of individual trees for which the radial growth index was negatively or positively related to each climatic data was calculated for each station.

The synthetic climatic variables were defined using the three following criteria: (i) a variable corresponding to the average of several consecutive monthly climatic variables that all induce the same type of growth response (positive or negative) in a majority of trees (ii) a variable containing at least a monthly climatic variable for which, at least in one stand, 30% of the individual growth-climate relationships are significant at a 5% threshold and (iii) a variable containing at least a monthly climatic variable for which, at least in one stand, 50% of the individuals follow the same growth trend (FIGURE 3.3).

Sensitivity of the growth response to climate change

To test the assumption that ongoing climate change may already have changed the growth response to climate, a mixed effect corresponding to a before/after global warming factor (over the period of interest) was added to the previous univariate regressions (eq. 3.8). To be

consistent with both the IPCC and observations made on the reference climate series (see §3.3.6.4. Appendix 3.4) while preserving statistical power in our analyses, the dataset was split into two equal parts: one containing data prior to 1985 (before global warming level of the mixed effect factor) and the other containing data from 1985 to 2011 (after global warming level of the mixed effect factor). Regressions of the simple univariate fixed effect and the univariate mixed effect were compared using the AIC criterion.

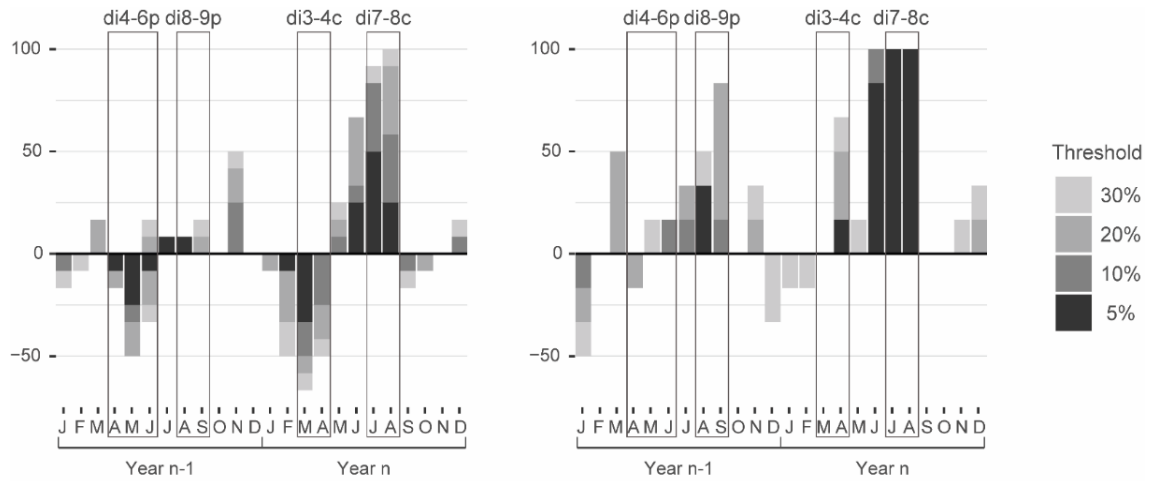


FIGURE 3.3. Illustration of the identification of synthetic climatic variables for the drought index (DI) in Vtx4 (on the left) and Iss4 (on the right). Each vertical box corresponds to a synthetic variable. The code of each synthetic variable is noted above the box (see TABLE 3.2 for a code description). The y-axis corresponds to the percentage of individuals that responded positively or negatively to the monthly DI, at 5 to 30% significance thresholds (greyscale). These different thresholds were selected to detect the general trends.

Global growth response to climate

A global growth response to climate was assessed by using a multi-variate linear mixed model (*lmer* function from the R package *lme4*). Climatic variables that have a global effect on radial growth and/or a variable effect between stands were selected by using the *step* function of the *lmerTest* package (R), following the complete model (eq. 3.9):

$$GI_{c,s} = \mu + \sum_{c=1} b \times SC_c + \sum_{s=1}^c c_s \times SC_{c,s} + \varepsilon_{c,s} \text{ (eq. 3.9)}$$

where $b \times SC_c$ is the fixed effect of the synthetic climatic variable c and $c_s \times SC_{c,l}$ is the random effect of the synthetic climatic variable c on radial growth according to the stand s .

The inter-individual variability of the effect of the selected synthetic climatic variables on radial growth was then tested in the same way (eq. 3.10).

$$GI_{c',s,i} = \mu + \sum_{c'=1} b \times SC'_{c'} + \sum_{s=1}^{c'} (c_s + d_i) \times SC'_{c',s,i} + \varepsilon_{c',s,i} \quad (eq. 3.10)$$

where $(c_s + d_i) \times SC'_{c',s,i}$ is the random effect of the selected synthetic climatic variable c' on radial growth according to the stand s and the individual i .

Hereafter, these regressions will be referred to as “multivariate regressions”.

For significant inter-individual random effects, the variability of the individual relationship slopes was compared between stands (*bartlett.test* R function).

3.3.3. Results

3.3.3.1. Stand growth according to cambial age

The RC fitted for Iss3, Iss4, Iss5, Vtx1 and Vtx3 were significantly different from the global RC fitted for their respective mountains. In Vtx, the highest growth was observed at mid elevation (Vtx3), and lowest growth was observed at the lowest elevation (Vtx1; FIGURE 3.4). The ratio of mean annual basal area increments between these two extremes averaged 2.2 (TABLE 3.1). In Iss, the lowest growth was observed at low and mid elevations and growth increased with altitude (FIGURE 3.4). Indeed, the mean annual basal area increment was higher in Iss5 than in Iss1 to Iss3 by a factor of 2.4 and was higher in Iss5 than in Iss4 by a factor of 1.7 (TABLE 3.1).

Based on these results, the cambial age effect on growth was modeled for each stand.

3.3.3.2. Tree growth according to competition

CI_{Tot} explained 21% of the GI variation, while CI_{Vtx} and CI_{Iss} explained a similar and larger proportion of the variation: 30.5% and 29.0%, respectively. Moreover, as expected for the differences in specific composition and stand density between the two mountains, the best CI calibrated for Iss is not the same as that calibrated for Vtx.

CI_{Vtx} ignored the distance between the competing trees and weighted the fir neighbors 2.5 times higher than the neighbors from other species. In contrast, CI_{Iss} gave equal weight to all competitors regardless of the species.

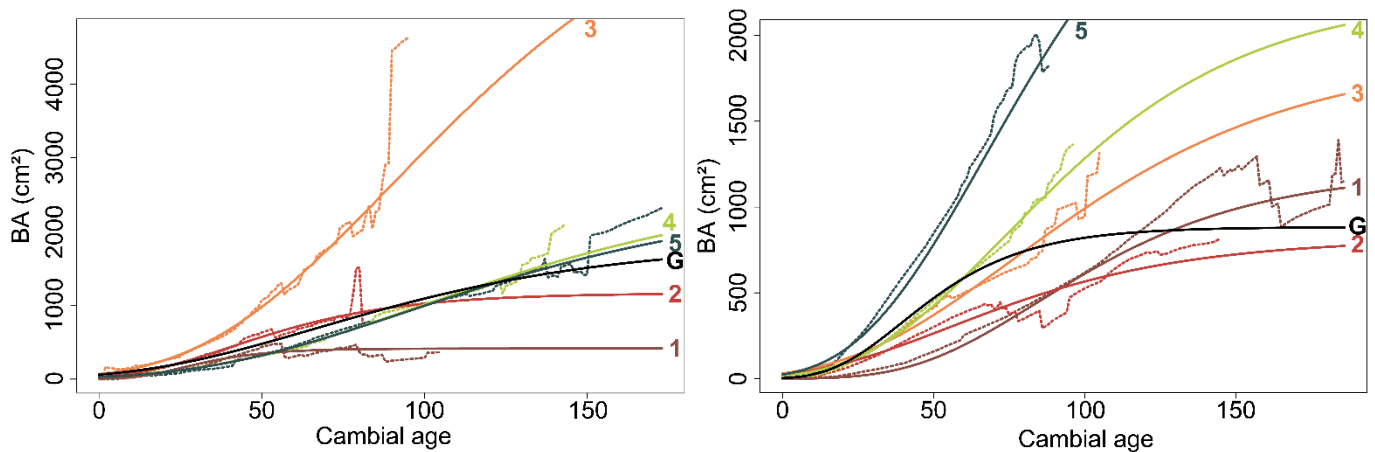


FIGURE 3.4. Global and stand-specific Gompertz RC curves fitted for Vtx (at left) and Iss (at right). The solid lines are the RC curves. The dotted lines are the mean BA of the stand population. Each step in the dotted lines correspond to the loss of an individual. Numbers 1 to 5 correspond to the stands for which the RC was fitted and G corresponds to the global RC curve. To simplify the graph, the mean BA of the overall population was not plotted.

Contrary to CI_{Vtx} , CI_{Iss} took the tree location into account. Moreover, the Euclidean distance was adjusted according to the upstream/downstream location of the competitor. The distortion coefficient applied to the distance was negative ($\gamma = -0.61$), suggesting that the contribution of upstream trees to competition was lower than that of the trees located below.

In I_{ss} , the diameter of the competitors was raised to the power of 2.42 (α), reflecting the quadratic effect of the diameter of competing neighbors on tree radial growth, whereas in V_{tx} this effect was linear. Given these results, the individual competition was estimated using $CI_{V_{tx}}$ and $CI_{I_{ss}}$ rather than CI_{Tot} .

3.3.3.3. Growth variation according to climatic conditions

Climatic variables correlated with tree radial growth (GI)

Based on the individual univariate regressions results, 15 synthetic climatic variables were selected (TABLE 3.2; FIGURE 3.3). Most of the selected synthetic variables were related to the spring and summer periods, and half of them were from the $n-1$ year. No minimum or maximum temperature was selected as a synthetic variable (TABLE 3.2). Indeed, individual growth relationships with the mean, maximum and minimum temperatures were so similar that only the mean temperature was selected.

Among those 15 variables, 14 were retained in the multivariate regression models (TABLE 3.2; FIGURE 3.5). Because our analysis is based on a multivariate model, the collinearity is expected to be minimal, and the climatic variables that are retained are expected to have independent (or at least complementary) effects on growth. The results obtained from the raw data and from the smoothed data were so similar that only the results for smoothed data are presented hereafter. FIGURE 3.5 summarizes all of the significant growth/climate relationships during the year of ring formation (n) as well as the previous one ($n-1$).

A. alba radial growth was positively correlated with temperatures (slope: $s = 0.10$) and negatively correlated with drought levels ($DI \geq 0$; $s = 0.06$) and frost (mean slope: $\bar{s} = -0.02 \pm 0.02$) during the winter-early spring period (from February to April) of the year n (year of the ring formation; FIGURE 3.5).

In the summer of year n , less drought conditions estimated by the DI (that integrates rainfall and temperatures), had a strong positive effect on radial growth, whatever the mountain or the altitudinal level ($s = 0.31$). On the same period, growth was related to rainfall, relative humidity and temperature, but reactions were contrasted among mountains or/and stands (TABLE 3.2; FIGURE 3.5). Indeed, high relative humidity promoted growth in V_{tx} ($\bar{s} = 0.08 \pm 0.04$) while it

decreased it in Iss ($\bar{s} = -0.09 \pm 0.03$). Heavy rainfalls favored growth in Iss (whatever the stand; $\bar{s} = 0.10 \pm 0.12$), as in the lowest stands in Vtx (Vtx1 and Vtx2; $\bar{s} = 0.10 \pm 0.06$). On the contrary, on the highest stands in Vtx (Vtx3 to Vtx5), rainfall was negatively related to growth ($\bar{s} = -0.16 \pm 0.12$). Summer temperatures had a negative impact on growth in the lowest stands of Iss and highest stands of Vtx (Iss1 to Iss3, Vtx4 and Vtx5; $\bar{s} = -0.02 \pm 0.02$), while it favored growth elsewhere ($\bar{s} = 0.05 \pm 0.03$).

TABLE 3.2. Synthetic climatic variables selected on the basis of the individual regressions of radial growth on monthly climatic variables.

Code	Univariate regressions*		Multivariate regressions**		
	Positive response (%)	Negative response (%)	Global effect	Altitudinal Effect	Individual Effect
mt_2-4c	12.0	1.1	X		
mt_6-8c	0.7	9.5		X	
mt_5-6p	1.8	8.3	X	X	
mt_7-9p	1.0	8.8	X	X	
rh_3-4c	4.9	7.2			
rh_5-8c	15.2	0.8		X	
rh_1-3p	6.2	1.7		X	
rh_7-10p	9.7	0.9	X	X	
di_3-4c	4.9	6.0	X		
di_7-8c	21.8	0.0	X		
di_4-6p	2.1	5.1	X	X	
di_8-9p	10.3	0.3	X		
r_5-8c	14.7	0.7		X	X
r_6-8p	7.3	1.9		X	
fd_1-4c	1.3	9.7		X	

* Percentages of trees whose growth relationship was significantly correlated with the climatic variable at the 5% threshold. ** X: significant at the 5% threshold.

Climatic variable code: mt = mean temperature, rh = relative humidity, di = drought index, r = rainfall and fd = number of freezing days. The numbers separated by dashes correspond to the period in months including in the variable; c = year of ring formation, p = year prior to ring formation (for example mt_2-4c correspond to the mean temperature from February to April of the year of ring formation).

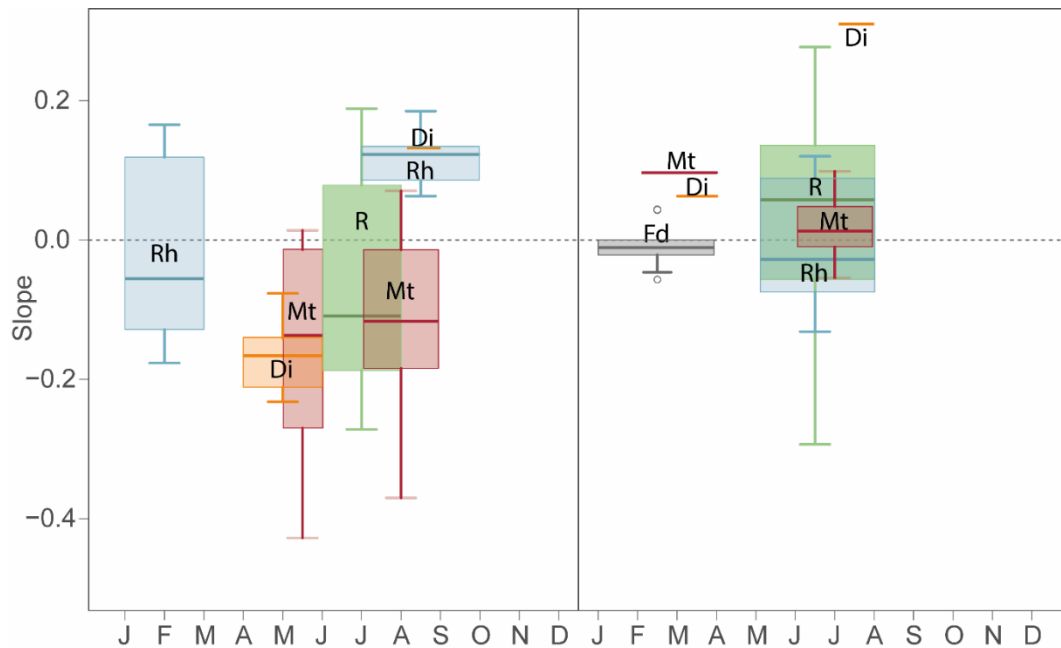


FIGURE 3.5. Radial growth relationships of fir to the 14 synthetic climatic variables that significantly correlate to growth. The regression coefficients associated with each variable are plotted either as simple horizontal bars for global fixed effects or as a boxplot for coefficients that varied between stands. The location and widths of the bar/boxplots correspond to the period and duration over year n (right) or year $n-1$ (left). Note that the negative drought index (DI) reflects dry conditions, while a positive index reflects rather wet conditions.

The climatic conditions of the previous year ($n-1$) also had a significant impact on growth during year n (TABLE 3.2; FIGURE 3.5). Thus, the relative humidity of the previous winter ($n-1$ January to March) was negatively related to the growth of trees from Iss and from the highest elevation of Vtx ($\bar{s} = -0.11 \pm 0.05$), whereas it was positively related to the growth of trees from the low and mid elevations of Vtx ($\bar{s} = 0.13 \pm 0.03$).

High temperatures during the previous spring reduced the growth in Iss ($\bar{s} = -0.29 \pm 0.09$) and slightly promoted the growth in Vtx1 ($s = 0.01$; relationships between growth and spring temperatures were non-significant for Vtx2 to Vtx5). DI computed over the same period was negatively related to growth ($\bar{s} = -0.16 \pm 0.05$), i.e., the drier spring conditions were, the higher the growth was the next year. It must be noted that DI over this period averages 0.9 in Iss and

1.6 in Vtx (less dry than in Iss), traducing the weak drought in spring on both sites except for very rare years where DI reached -2.4 in Iss and -1.1 in Vtx.

A moist n-1 summer and early fall (i.e., high relative humidity: $\bar{s} = 0.12 \pm 0.04$ and high DI $s = 0.13$; FIGURE 3.5) favored tree radial growth. At low elevations of Iss (Iss1 to Iss3), heavy rainfall was also favorable ($\bar{s} = 0.12 \pm 0.06$). On Vtx (all stands) and on the highest stands of Iss (Iss4 and Iss5), radial growth was favored by low rainfall ($\bar{s} = -0.16 \pm 0.07$) and low temperature ($\bar{s} = -0.19 \pm 0.10$). On Vtx, the positive relationship between growth and summer relative humidity decreased with increasing altitude and the negative relationship between growth and summer temperature increased with increasing altitude.

Inter-individual variability in the growth response to climate

The inter-individual variations in growth responses to climate variables were far fewer for smoothed data than for raw data (1 against 8; data not shown). Smoothing the data eliminated non-climatic factors that were not taken into account by the different data cleaning steps, such as residual effects of competition.

On smoothed data, the summer rainfall (June to August) of year n is the only variable having different effects on the individual tree growth. On average, the inter-individual (i.e., intra-stand) variance of the growth response to rainfall is 20 time less than the corresponding inter-stand variance. The inter-individual variance is equivalent for all of the stands (Bartlett test p-value = 0.20).

Evolution of the growth response to recent climate drift

The results from the individual univariate regressions on both raw and smoothed data did not provide evidence for an effect of the ongoing warming on the growth relationship.

Indeed, 99.3% and 99.9% of individual univariate regressions, respectively, on raw and smoothed data were significantly better (lower AIC) when considering a unique slope (i.e., regression coefficient) than when considering pre and post drift slopes.

3.3.4. Discussion

3.3.4.1. Effect of competition on fir growth

Competition explains a large part, approximately 30%, of the silver fir radial growth variance. This high value is consistent with previous estimates. For example, Stadt *et al.* (2007) explained between 11 and 31% of the growth variance, according to the species, using a competition model containing only the neighbor dbh. Moreover, the best competition models developed by Canham *et al.* (2004) explained 33% and 59% of the growth variance of hemlock and red cedar, respectively.

Competition acted differently on the growth depending on the mountain. In Ventoux, competition was higher between conspecific trees (i.e., between firs) than between trees from different species, whereas in Issole, competition was equivalent between all species.

Previous works have already highlighted different competition effects between species according to the target tree species (Canham *et al.* 2004; Stadt *et al.* 2007; Kunstler *et al.* 2012). Canham *et al.* (2004) showed that intra-specific competition was higher for conifer species than for deciduous ones. Higher competition among conspecific trees corresponds to the “competition-relatedness hypothesis” that predicts that the competition between two individuals of the same species (or of phylogenetically close species) is stronger than the competition between two individuals belonging to different species (Cahill *et al.* 2008). This reduction of competition arises from the diversity of species that leads to a complementary use of resources, both in space (complementary architecture of crowns and roots) and time (life processes carried out in different time windows; Ishii and Asano, 2010; Richardson and O’Keefe, 2009). Natural root grafting may explain the absence of stronger conspecific competition effect of growth in Issole. Indeed, in Issole, unlike in Ventoux, natural root grafting was observed between silver firs. This grafting could allow to optimize the use of resources (nutrients and water) by redistributing them among trees (Tarroux & Desrochers 2011). These exchanges, not quantified in the present study, can be non-negligible. Indeed, many stumps on Issole continue to produce radial growth rings for several decades after being cut, by using carbon provided by their neighbors (Loehle & Jones 1990; Tarroux, DesRochers & Krause 2010). Moreover, root grafting, as a cooperative strategy, acts to withstand stand disturbance and to cope with periodic outbreaks (Salomón & Tarroux 2016). According to Tarroux *et al.*

(2014), the frequency of grafting is mainly related to the stand density, which could explain why this was not observed (or at least observed to a lesser extent) in Ventoux.

Secondly, in Issole, the competitive effect of the neighbor trees was proportional to their biomass. Canham et al. (2004) found similar results (i.e., α values close to 2) in red cedar and hemlock, indicating that the effect of competitors was scaled to their basal area (i.e., dbh^2) and thus was almost proportional to the biomass of the neighbor tree. In contrast, many previous studies assume that competitive effects of neighbors scale linearly with dbh (i.e., $\alpha=1$; e.g., Hegyi, 1974), as observed in Vtx. At this stage, we cannot explain why the neighbor dbh competitive effect differ between sites. We can hypothesize that, in Vtx, competition is mainly for light. Indeed, competition for light depends on the projection of the crown, which is linearly correlated with the diameter of the trees (Gering & May 1995).

Moreover, in Issole, the competitive effect of a neighbor tree depends on its location relative to the targeted tree. Contrary to our initial assumption, downstream neighbor trees had higher impact than upstream ones. This unexpected result can probably be attributed to the shade tolerance feature of silver fir and to its susceptibility to the wet microclimatic conditions. Thus, we can assume that upstream competitors provide a favorable shady environment to the downstream trees.

3.3.4.2. Average climate-growth response

At the stand scale, climate significantly affects the tree radial growth, both during the year of ring formation (n) and previous year (n-1).

Mild winter/early spring during year n favors tree growth. This result was obtained from observations collected in Ventoux and Issole from the whole fir altitudinal range (1000 to 1600 m a.s.l.), and it seems to be generalizable to a larger area. It is fully consistent with the results from previous studies based on pointer years and response function analyses conducted not only on the same species but also on Norway spruce and Scots pine (Rolland 1993; Lebourgeois 2007; Lebourgeois *et al.* 2010). In evergreen species such as fir, photosynthesis can occur in winter. Thus, high temperatures combined with good water availability play an important role in carbohydrate storage, and carbohydrates will be available for use during the next growing season (Lebourgeois 2007). Warm late winter temperatures may also limit the risk of xylem

embolism (Maherali, Pockman & Jackson 2004), and they accelerate snow melt (particularly at high elevations) and therefore soil warming, which promotes mycorrhizal root growth (Rolland 1993; Lebourgeois *et al.* 2010). Moreover, a warm early-spring activate cambium and buds earlier, resulting in the elongation of the following growing season.

The unfavorable impact of frost in late winter/early spring may be attributed to the damages that frost causes to developing buds and needles, which thus cannot be mobilized during the following growing season (Howe *et al.* 2003).

Summer rainfall, relative humidity and temperature of year *n* affect growth differently according to the mountain and/or stand. Summer high temperatures limited growth in the lowest stands of Issole and highest stands of Ventoux, but favored growth elsewhere. Different summer temperature effects on growth according to elevations have previously been found (Dittmar *et al.* 2003). This it is not surprising because different elevations correspond to different positions within the species niche. Consequently, increasing temperature is expected to be favorable at higher elevation and unfavorable at the lowest elevation. The only unexpected result was the limitation of growth by temperature at the highest stand in Ventoux. One explanation for this could be the effect of temperature on the vegetation length. Higher temperature can cause a delayed end of vegetation season and an increased risk of frost damage during the fall.

In the same period (summer of year *n*), drought negatively impacted fir growth, regardless of stand, consistent with previous works showing that strong water deficits in August significantly reduce radial growth (Rolland *et al.* 1999; Lebourgeois 2007; Battipaglia *et al.* 2009; Cailleret & Davi 2011). This could be due to the “avoidance” strategy exhibited by firs, which is characterized by a rapid response to drought and particularly by stomatal closure that occurs quickly after the decrease in water availability (Guicherd 1994).

It may be surprising that radial growth is sensitive to temperature of the late summer, when the growing season is supposed to be completed. However, previous studies have shown that, depending on the status and size of the trees, the length of the growing season can vary from three months for smaller trees to five months for the largest ones (Rathgeber, Rossi & Bontemps 2011; Cuny *et al.* 2012). For dominant and intermediate trees, the growing season usually begins earlier than for dominated trees, and it can continue until the end of September or early

of October. In the present study, 86% of trees were dominant or intermediate, which could explain the significant responses to the climatic variables of late summer.

In this study, the climatic conditions of the previous year also had a strong impact on the growth of the current year. If the delayed effects of climate on growth are well known (Rolland 1993; Desplanque, Rolland & Michalet 1998; Rolland *et al.* 1999; Lebourgeois 2007; Battipaglia *et al.* 2009; Lebourgeois *et al.* 2010), especially for firs, the period concerned is generally much smaller than the one identified in our study.

Firstly, as in previous studies, moist and cool conditions during the summer and early fall of year $n-1$ promoted growth in year n , probably because these conditions increase wood growth and carbon reserves in year $n-1$.

One interesting and original result is the positive effect of a previous spring drought on silver fir growth. Here is one hypothesis that could be proposed to explain this result: during drought, growth and photosynthesis are decoupled, and growth stops before photosynthesis (Goulden *et al.* 1996; McDowell 2011; Palacio *et al.* 2014), allowing for the synthesis and storage of carbohydrates. These carbohydrates could be used after mild drought to mitigate stresses or balance respiratory costs (Chapin, Schulze & Mooney 1990), leading to an increase in post-drought growth. This assumption is also consistent with Peltier *et al.* (2016). To our knowledge none of the previous studies dedicated to silver fir (e.g., Battipaglia *et al.*, 2009; Desplanque *et al.*, 1998; Lebourgeois, 2007; Lebourgeois *et al.*, 2010; Rolland, 1993; Rolland *et al.*, 1999) highlighted this positive legacy effect of the previous spring drought on radial growth. The method used in this study, which allowed us to finely eliminate the effects of age, population and competition on growth signals, probably helped to highlight climate signals that remain hidden when conventional dendroclimatic methods of detrending are used.

3.3.4.3. Variability of growth between populations, between individuals and over time

Silver fir mean growth varies greatly between stands. These differences can be due to either variations in fertility between stands, which are attributable to all biotic and abiotic environmental factors (soil, climate, stand characteristics), or to an interaction between age and time effects. Indeed, the younger trees have grown under more favorable conditions (higher temperature and atmospheric CO₂ concentration) than older ones, especially at higher

elevations, where frost is a more limiting factor. This last effect acts differently in Issole and Ventoux because older trees are located at the lowest elevation in Issole and at the highest elevation in Ventoux. Despite this effect, in both sites the environmental conditions of low elevations are less favorable to growth. This result is consistent with previous studies (Cailleret & Davi 2011) and demonstrates the large role of drought in determining fertility.

The method used in the present study has revealed, among other things, variable individual growth behavior within stands. The individual variability of the growth response to monthly climatic variables observed in univariate growth-climate regressions can be due to microsite variations (soil moisture, slope, insolation, etc.), individual genetic differences, or stochastic events that occur around the target tree. We found that, in multivariate growth-climate regressions, growth significantly varied from one individual to another only in its response to summer precipitation in year n , probably due to the high heterogeneity of water resources in the tested environments. Indeed, soils and subsoils are very heterogeneous at the local scale and individual responses can vary depending on the water reserve available for each tree (Nourtier *et al.* 2014). As drought conditions vary between trees, it is difficult to know whether these variations in growth response to precipitation between individuals are due only to the variations in soil conditions (i.e., a passive effect) or are, for example, due to a local acclimation following a change in carbon allocation to roots (i.e., an active effect).

The mountain-specific and stand-specific relationships can traduce the acclimation of trees to the climatic conditions, through genetic evolution or a plastic response (De Luis *et al.* 2013).

The first case could be due to genetic differentiation caused by local adaptation, whereas the latter could be a consequence of a plastic growth relationship along the altitudinal gradients. Roschanski *et al.* (2016) studied the molecular genetic variability of firs sampled from the same mountains, and they observed low differentiation between the populations originating from the low and high elevations. This supports the second hypothesis.

In contrast, we found that the silver fir relationship to inter-annual climatic variations did not significantly change over the decades. This last point is inconsistent with several dendrochronology studies (Briffa *et al.* 1998; D'Arrigo *et al.* 2008; Buntgen *et al.* 2008; Carrer *et al.* 2010; Esper *et al.* 2010) that highlighted changes in the sensitivity and/or changes in growth responses of trees to climate, which were associated with the significant warming of the

climate that occurred during the last decades. Moreover, Gandolfo and Tessier (1994) show that the sensitivity of fir and spruce growth to inter-annual variations of climate has decreased since 1970.

We can hypothesize that, over the 1960 to 2011 period, the range of climate drift has not been strong enough to change the climate to growth relationships. However, it is expected that, over the next few decades, temperatures will continue to increase rapidly, and the frequency and duration of droughts will increase. The seasonality of precipitation will also change (IPCC 2013). Based on our results, we can therefore assume that silver fir will suffer from an increase in droughts in the spring and summer (of the current and previous year) which is the first unfavorable factor reducing growth. Similarly, the impact of the temperature increase could be strongly negative, particularly in warm sites, such as Issole, where it already limits growth.

3.3.5. Conclusion

Our dendro-ecological approach gives evidence for strong relationships of silver fir radial growth to climatic variables of the current and previous year. This result is fully consistent with the known physiology of the species. It depicts the seasonal evolution of the relationships between climatic variables and growth and underlines its plasticity over the landscape of the local environmental conditions of the silver fir range.

Responses to drought and frost are consistent across mountains and altitudinal levels and thus reflect the temperament of the species: fir growth is sensitive to late frosts and drought occurring in the current year and in the previous summer, but is enhanced by drought during the previous spring. In contrast, responses to precipitation, temperature, and, relative humidity vary between sites and/or altitudinal levels, reflecting specific behaviors. Our experiment does not allow us to determine the origin, either genetic or plastic, of the growth response variability, although the hypothesis of a plastic response is supported by the low genetic differentiation between mountains and between stands, which was reported in previous works. To disentangle the genetic and plastic components of silver fir growth plasticity, we recently established a reciprocal transplant experiment on the same mountains (Latreille & Pichot, submitted), but, it differs from the present study; it will primarily focus on seedlings stage over a period of few years.

Our results suggest that silver fir will be mainly threatened by an increase in summer drought events. The speed of climate change and magnitude of the expected changes raise questions about the fate of silver fir populations, especially in the Mediterranean region, which is the southern margin of the species range and is where many populations already experience warm and dry conditions. A significant fir dieback was observed during the last 12 years and was attributed to the cumulative effect of dry years following the warm year in 2003 (Cailleret *et al.* 2014; Davi & Cailleret 2017). Silver fir will probably not be able to survive in most of the driest or intermediate humidity stands corresponding to the lower halves of the elevation range of the two altitudinal gradients that we studied. In these stands, natural or assisted species substitution could be recommended. At higher elevation or more humid sites, considering that climate will continue to change over long time scales, even if the production of greenhouse gases is significantly reduced in the near future, foresters will also have to favor practices that reduce water stress.

ACKNOWLEDGMENTS

The present work is part of the first author's Ph.D. thesis, which is funded by the National Institute for Agricultural Research (INRA) and Provence-Alpes-Cote-D'Azur (PACA) region. The experimental study was supported by the ANR DRYADE (ANR-06-VULN-004) and ANR MeCC (ANR-13-ADAP-0006) projects. We thank the technical teams of the forest tree units of INRA PACA (UR629: Research Unit of Mediterranean Forests/UE348: Experimental Unit of Entomology and Mediterranean Forests) and especially M. Correard, O. Gilg, F. Jean, J. Thevenet and N. Turion. We also thank Ph. Rozenberg and F. Millier for the treatment of wood cores. We finally thank scientists who contributed to the improvement of this manuscript (especially N. Martin, S. Oddou and F. Courbet).

3.3.6. Appendix

3.3.6.1. Appendix 3.1. Model fitting to estimate the number of missing rings to the heart

The model was fitted from 130 complete growth series (from the heart to the bark) from trees cored between 2006 and 2009 (Cailleret & Davi 2011).

In each growth series, 10 cuts were randomly generated between the 2nd and the 40th ring, the closest to the heart. The number of missing rings depend both of the length of the missing segment and of the width of the missing rings. The last is unknown; it must be estimated. To estimate this component at best, several variables were measured:

- MLC_{PC} : the mean post-cut ring width
- MLC_{s1} to MLC_{s5} : after dividing the post-cut series into 5 segments of equal length, the mean ring width of each segment (with s_1 the closest segment to the heart).
- MLC_{q10} to MLC_{q90} : mean ring width of 10 to 90% quantiles.

The variable resulting in the most accurate estimate of the number of randomly suppressed rings at heart has been selected as to optimize the correlation coefficient (r^2 ; TABLE A3.1) of the following linear regression: $NMR = b \times LMS/MLC_x + a$ (eq. A3.1) where NMR is the number of missing rings and LMS is the length of the missing segment.

The better NMR estimator was MLC_{s1} (TABLE A3.1; FIGURE A3.1). Thus, NMR was estimated for each tree as: $NMR = \exp(0.98 \times \log((R_i - L_i)/MLC_{s1})) - n$ where R_i is the radius of the tree i measured in 2014, L_i is the length of the core ($R_i - L_i = LSM$) and n is the number of years between the radius measurement (i.e. 2014) and the core collection (i.e. 2011 or 2012). 0.98 is a coefficient estimated through analyses.

TABLE A3.1: correlation coefficients between the number of randomly suppressed rings at heart and the estimated number of rings contained in the missing segment (i.e. LMS/ MLC_x) according to the MLC_x variable.

MLC_x	r^2
MLC_{PC}	0.684
MLC_{s1}	0.816
MLC_{s2}	0.668
MLC_{s3}	0.584
MLC_{s4}	0.488
MLC_{s5}	0.572
MLC_{qtl10}	0.550
MLC_{qtl20}	0.556
MLC_{qtl30}	0.604
MLC_{qtl40}	0.640
MLC_{qtl50}	0.659
MLC_{qtl60}	0.669
MLC_{qtl70}	0.680
MLC_{qtl80}	0.693
MLC_{qtl90}	0.712

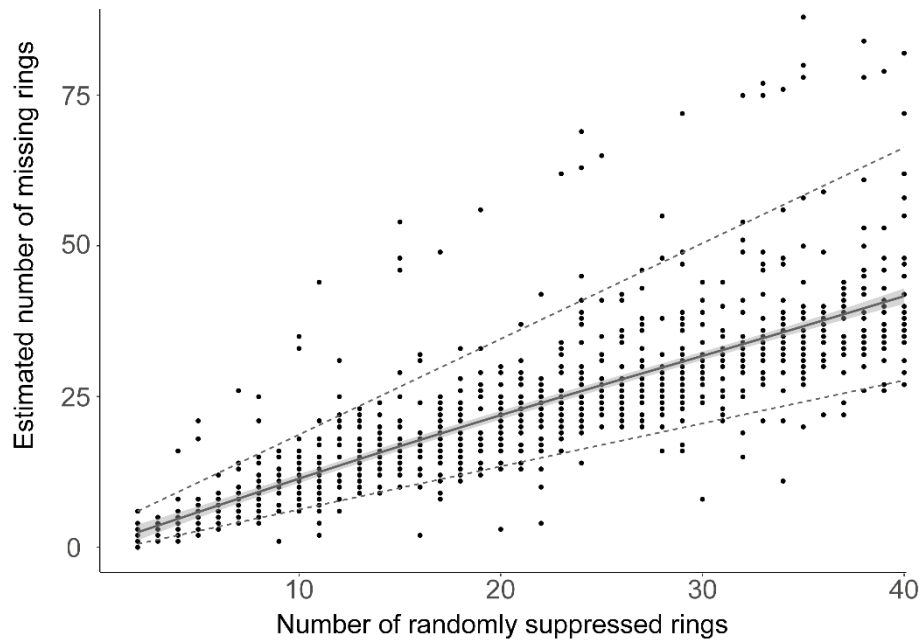


FIGURE A3.1: Linear regression (solid gray line) between the number of randomly suppressed rings and the estimated number of missing rings evaluated through eq A1. The dotted lines correspond to the 5% and 95% quantiles.

3.3.6.2. Appendix 3.2: Adjustment of reference climate series to local conditions

To adjust the reference series to the local conditions over the whole studied period (1960-2011), two types of data were used: (i) **local climatic data** collected from 2009 to 2015 using Hobo micro data loggers located at each of the ten studied stands and, (ii) **reference climate series** located at less than 45 km from the mountains and provided by the French meteorological weather service (Météo France).

Firstly, the observation period of the local climatic data was divided in two: (i) a **test period** (corresponding to a learning sample), from 2012 to 2014 and, (ii) a **validation period**, from 2007 to 2011.

Secondly, on the test period, the years were divided into two distinct **seasons**: one from October to March, the second from April to September. For each season, on the test period, linear regressions were fitted between local climatic data and reference climate series. Thus, there were one regression per season and per stand, i.e. 10 regression equations per mountain.

Then, each regression was applied on the corresponding validation period. Simulated and observed climatic data over this period were compared (FIGURE A3.2; TABLE A3.2).

As the results were convincing ($R^2 \geq 0.9$; TABLE A3.2), the regressions were applied (according to the seasonality) over the whole period of the reference climate series (i.e. since 1960) to obtain long local climatic series for each stand.

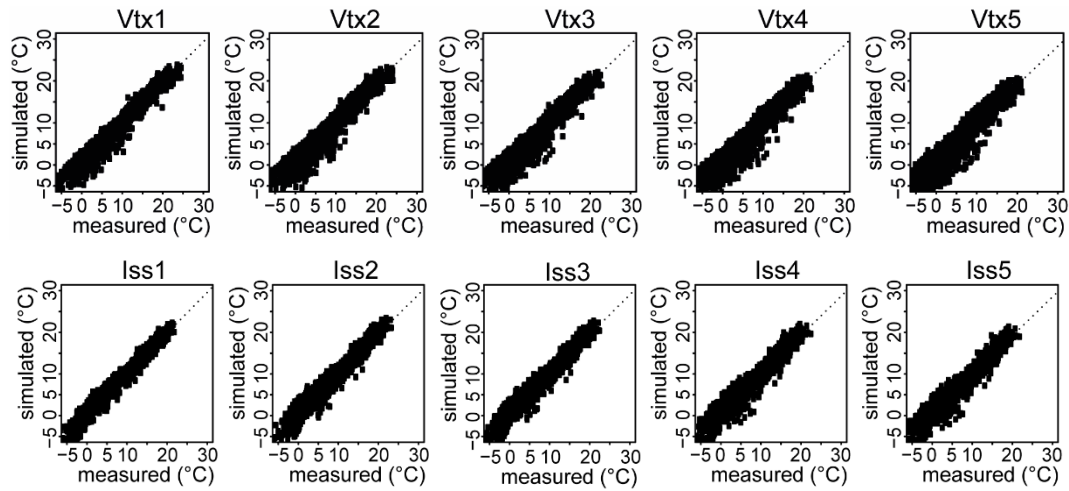


FIGURE A3.2. Linear regressions between simulated and measured mean temperature over the validation period (2007-2011) on the five stands of Ventoux (top) and Issle (bottom).

TABLE A3.2. Correlation between simulated and measured mean temperature over the validation period (2007-2011) on the five stands of Issle and Ventoux. RMSE = root mean squared error, R^2 = Pearson correlation coefficient.

<i>Stand</i>	<i>RMSE (°C)</i>	<i>R²</i>
Vtx1	1.48	0.95
Vtx2	1.75	0.93
Vtx3	1.75	0.93
Vtx4	1.92	0.92
Vtx5	2.06	0.90
Iss1	1.20	0.97
Iss2	1.54	0.95
Iss3	1.54	0.95
Iss4	1.74	0.94
Iss5	1.78	0.93

3.3.6.3. Appendix 3.3: Comparison between SAFRAN and Météo France reference climate series

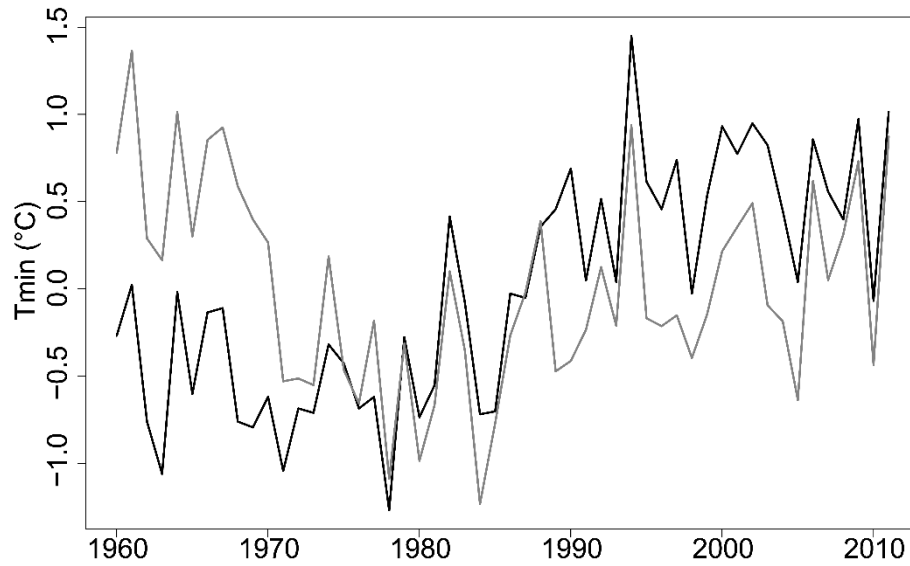


FIGURE A3.3. Mean annual minimal temperatures (Tmin) from SAFRAN data on Ventoux (in grey) and from reference climate series in Orange (in black). As the data were not measured in the same locality, they were centered.

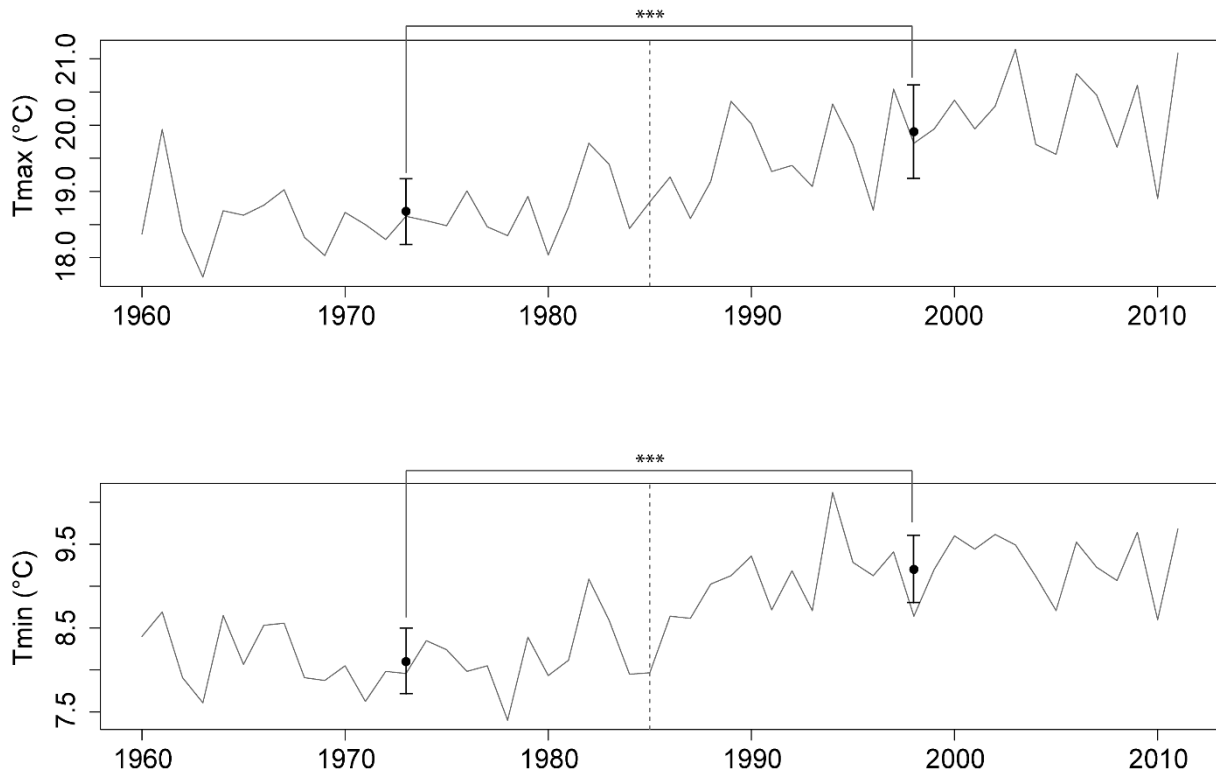
3.3.6.4. Appendix 3.4: Comparison between pre- and post-climate change temperatures

FIGURE A3.4. Mean annual maximal (at the top) and minimal (at the bottom) temperatures measured in Orange (~25 km from Mont Ventoux; homogenized climatic series provided by Météo France). The dotted line correspond to 1985. The dots correspond to the mean temperature (and standard deviation) of the period (before or after 1985). Temperatures are significantly higher after than before 1985 (tested with an ANOVA; p-values = $7e^{-13}$ for Tmin and, $3e^{-9}$ for Tmax).

CHAPITRE 4. DIVERSITE GENETIQUE ET ADAPTATION DANS LES POPULATIONS JUVENILES



Dans ce chapitre, je me suis dans un premier temps intéressée à la structuration de la variabilité phénotypique – appréhendée par la mesure en jardins communs de traits potentiellement adaptatifs - des populations de sapins le long de gradients altitudinaux. Dans un second temps, mon intérêt s’est porté sur la réponse des traits à la sélection passée, i.e. sur l’adaptation actuellement réalisée par les populations.

4.1. CADRE CONCEPTUEL

4.1.1. Décomposition de la variance phénotypique - modèle de génétique quantitative

La plupart des traits phénotypiques étudiés chez les organismes vivants, et notamment ceux impliqués dans l’adaptation présentent des variations continues. La taille, le poids, la précocité du débourrement foliaire par exemple sont tous des traits pour lesquels les individus se répartissent de manière continue dans une certaine gamme de valeurs (Verrier, Brabant & Gallais 2001). On parle de traits quantitatifs (i.e. un trait dont l’observation fait l’objet d’une mesure). L’interprétation génétique de la variation de ces traits semble à priori complexe dans la mesure où il est souvent impossible de déceler des gènes en ségrégation responsable de la variabilité observée et l’association entre un phénotype donné (i.e. l’expression du trait mesuré) et un génotype particulier (i.e. les gènes responsables de l’expression du phénotype) est sujette à ambiguïté (Verrier *et al.* 2001).

La compréhension de la réponse à la sélection de ce type de trait est l’objet de la génétique quantitative. Le principal intérêt de la génétique quantitative est de permettre la décomposition de la valeur phénotypique (P) d’un trait quantitatif mesuré dans une population donnée en composantes génétique (G) et environnementale (E) sans pour cela avoir besoin de connaître les gènes responsables du déterminisme du trait (Falconer & Mackay 1996) :

$$P = G + E \text{ (éq. 4.1)}$$

En supposant qu’il n’y ait pas d’interaction entre génotype et environnement, la variance phénotypique d’un trait s’écrit simplement :

$$V_P = V_G + V_E + 2\text{cov}(G,E) = V_G + V_E \text{ (éq 4.2)}$$

Où V_P est la variance phénotypique, V_G la variance génétique, V_E la variance environnementale et $cov(G,E)$ la covariance entre génotype et environnement, supposée nulle si les deux composantes sont indépendantes.

Les apports de la génétique quantitative dans l'explicitation de la réponse à la sélection des traits continus est plus importante que cette simple décomposition de la variance phénotypique mais nous y reviendrons dans le chapitre suivant consacré à l'estimation des composantes génétiques.

Les expérimentations en jardins communs (dont les transplantations réciproques) permettent de faire la distinction entre les contributions génétiques et environnementales à l'expression du phénotype. Dans un jardin commun, les performances (i.e. les valeurs mesurées pour des traits adaptatifs) d'individus d'origines différentes et connues sont comparées dans des conditions environnementales similaires. La réplication de jardins communs dans des environnements différents (cas des transplantations réciproques) permet d'évaluer l'effet du macro-environnement sur l'expression du phénotype. Dans ce type d'expérimentation, les facteurs relatifs à l'origine des semis (familles, placettes et sites d'origine) permettent d'évaluer la composante génétique tandis que les facteurs associés à l'environnement dans lequel les semis sont testés (parcelle unitaire, jardin commun, site de transplantation) renseignent sur la composante environnementale.

4.1.2. Notion d'adaptation locale

L'adaptation locale, telle que définie par Kawecki and Ebert (2004) correspond au fait que, dans une localité donnée, les performances des individus « locaux » (i.e. les individus originaires de cette localité) soient meilleures que celles des individus « immigrants ». Pour détecter de l'adaptation locale, il est donc nécessaire de tester les performances des différentes populations d'intérêt dans des environnements (ou habitats) variés, incluant leur environnement d'origine. Idéalement, ce type d'analyse doit être conduit en conditions naturelles, par le biais de transplantations réciproques incluant les habitats de chacune des populations testées. En pratique, ce type d'expérience est compliqué à mettre en place et la plupart du temps, l'adaptation locale est appréhendée via des tests en jardins communs dans des environnements à minima semi-contrôlés.

L'un des prérequis à l'adaptation locale est la présence d'interaction génotype $\times$ site de plantation (Kawecki & Ebert 2004). Parmi toutes les formes que ces interactions peuvent prendre, la plus importante dans le contexte de l'adaptation locale est l'interaction antagoniste qui traduit l'effet opposé de deux environnements sur les performances des populations. Ces interactions antagonistes impliquent qu'il n'existe pas un génotype qui soit supérieur dans l'ensemble des habitats, ce qui traduit un compromis (ou *trade-off* en anglais) dans l'adaptation aux différents habitats.

Concrètement, pour pouvoir conclure qu'une population est localement adaptée à son environnement, deux critères doivent être remplis (FIGURE 4.1) :

- Le critère « **home vs. away** » nécessite de comparer les performances d'une même population dans différents habitats. Les performances des populations doivent être meilleures lorsqu'elles sont mesurées dans leur habitat d'origine (FIGURE 4.1 (i)).
- Le critère « **local vs. foreign** » nécessite au contraire de comparer les performances de populations différentes dans un même habitat. Les populations issues de cet habitat doivent avoir des performances supérieures à celles des populations provenant d'habitats différents (FIGURE 4.1 (ii)).

Ces deux critères ne sont pas aussi pertinents l'un que l'autre pour tester les patrons d'adaptation locale. Dans l'idéal, les deux critères doivent être validés pour pouvoir conclure qu'une population est localement adaptée. Cependant, s'il ne faut regarder qu'un critère, Kawecki and Ebert (2004) conseillent de s'attarder sur le second, « local vs. foreign ». En effet, ce dernier reflète directement la principale force qui mène à l'adaptation locale, i.e. la sélection naturelle divergente³. Au contraire, le critère « home vs. away » confonds les effets de la sélection divergente et des différences intrinsèques de la qualité de l'habitat. Pour exemple, la survie d'un génotype adapté de manière optimale à un environnement pauvre peut avoir tendance à augmenter lorsqu'il est planté dans un environnement plus riche. Si l'on ne considère que cet aspect de la transplantation, la conclusion sera faite que le génotype n'est pas localement

³ La sélection divergente est un mode de sélection naturelle pour lequel les phénotypes « extrêmes » sont favorisés par rapport aux phénotypes « intermédiaires », entraînant un changement des fréquences alléliques au cours du temps en direction de ces phénotypes.

adapté. Or la conclusion précédente est erronée si ce génotype est plus performant que les autres dans l'environnement pauvre et moins performant que les autres dans l'environnement riche.

Chez les arbres, une longue tradition de tests de provenances (i.e. de tests en jardins communs de populations d'origines variées), entrepris à l'origine pour sélectionner les provenances les plus performantes à des fins de production forestière, a permis d'étudier l'adaptation des populations à des environnements variés. De ces études ressort premièrement l'importance de la plasticité phénotypique en relation avec les variations du climat chez les arbres (Alberto *et al.* 2013). De plus, les niveaux de variation génétique inter-populations des traits quantitatifs liés à l'adaptation, sont en général très forts et cette variation est structurée le long de gradients environnementaux. Enfin, les interactions génotype-environnement sont courantes chez les plantes. En effet, Leimu and Fischer (2008), via une méta-analyse de l'adaptation locale chez les plantes regroupant des expérimentations en transplantations croisées, ont montré que les interactions génotype $\times$ environnement intervenaient dans 71% des études.

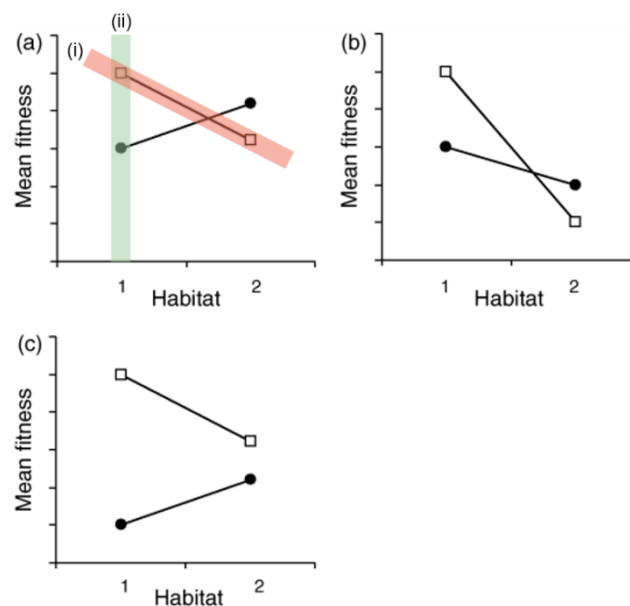


FIGURE 4.1. Patrons hypothétiques d'interactions populations $\times$ habitat pour la valeur adaptative (ou *fitness*). Les carrés blancs représentent la valeur sélective moyenne de la population provenant de l'habitat 1, les cercles noirs à celle de la population provenant de l'habitat 2. Les patrons a) et b) satisfont le critère « home vs. away » (comparaison des performances dans l'encadré (i)), les patrons a) et c) satisfont le critère « local vs. foreign » (comparaison des performances dans l'encadré (ii)). Seul le patron a) traduit de l'adaptation locale au sens strict (modifié d'après Kawecki & Ebert 2004).

Ces constats fournissent de solides preuves en faveur de l'hypothèse selon laquelle les populations d'arbres sont adaptées à leur environnement, notamment climatique, local (Howe *et al.* 2003; Savolainen *et al.* 2007). Toutefois, ces études sont généralement menées à large échelle et ne permettent pas de répondre à certaines questions de biologie évolutive, comme par exemple, quelle est l'échelle spatiale à laquelle l'adaptation locale opère. Cette dernière question a des implications directes dans la conservation des espèces et prend tout son sens dans le contexte actuel du changement climatique. De plus, l'adaptation locale au sens stricte, i.e. la validation des deux critères, ou a minima du critère « local vs. foreign », est rarement testée. En effet, la méta-analyse de Leimu and Fischer (2008) montre que le critère « local vs. foreign » n'est validé que dans 45% des comparaisons entre paires de populations, ce qui est bien inférieur aux 71% de cas d'adaptation locale conclus sur la base de la comparaison des performances des populations dans différents habitats. Ces résultats suggèrent que l'adaptation locale serait finalement moins courante que ce qu'on pouvait supposer avec une utilisation trop souple du concept.

4.2. SYNTHÈSE

Le manuscrit présenté ci-après a été soumis pour publication dans *Annals of Forest Science*.

Six traits potentiellement adaptatifs relatifs à la morphologie, la phénologie du débourrement et la survie ont été mesurés sur environ 15 000 semis de sapins issus de 57 familles installées en transplantations croisées sur les trois gradients altitudinaux étudiés. Les composantes génétiques et environnementales de la variabilité phénotypique observée pour ces six traits ont été évaluées. De plus, l'adaptation des populations à leur environnement local caractérisé par les conditions climatiques de température et d'humidité relative a été évaluée à partir des performances génétiques estimées pour chaque famille.

Les résultats de ce chapitre révèlent que le potentiel adaptatif du sapin repose à la fois sur des niveaux élevés de plasticité phénotypique, facteur prépondérant dans le déterminisme des traits considérés (l'environnement explique entre 25 et 90% de la variance totale), mais également sur des niveaux assez élevés de variabilité génétique (l'origine génétique explique jusqu'à 10% de la variance totale), principalement observée entre les familles de demi-frères.

De plus, si les populations sont relativement différenciées le long des gradients altitudinaux, les performances relatives des différentes familles en fonction de l'environnement dans lequel elles sont testées ne traduisent pas d'adaptation locale, excepté dans le cas de la production de branches dans le jardin commun le plus sec. La forte variabilité génétique associée à l'absence d'adaptation locale laisse à penser que les populations n'ont pas été soumises à des sélections différenciées. Ceci constitue des conditions favorables pour faire face au changement climatique en cours.

Le dispositif expérimental de transplantations réciproques est particulièrement imposant. Distribué sur neuf sites et incluant un grand nombre de familles et d'individus par famille, il permet de disposer d'une grande puissance statistique et de fait, d'un fort degré de confiance dans les résultats. Si l'analyse des transplantations croisées permet en théorie de tester strictement l'hypothèse d'adaptation locale, le fait que, dans notre cas, les environnements d'origine (i.e. les provenances) et de test (i.e. les jardins communs) ne soit pas exactement identiques constitue probablement un frein à la mise en évidence d'adaptation locale. En effet, compte tenu des variations micro-locales importantes qui interviennent sur ces sites, la « distance environnementale » mesurée entre chaque couple placette/jardin commun pourrait être sous-estimée en ne tenant compte que d'un unique paramètre climatique comme nous l'avons fait dans le cas présent. Une manière plus rigoureuse de considérer l'environnement (considérer l'environnement non pas comme une combinaison de deux paramètres climatiques mais comme un ensemble complexe de facteurs biotiques et abiotiques incluant le rayonnement, la composition du sol, la pente...) permettrait peut-être de mettre en évidence de l'adaptation locale de manière plus certaine.

Les résultats obtenus laissent à penser que chez le sapin, les traits liés à la phénologie du débourrement sont peu adaptatifs. Au contraire, la production de branches, dès les premières années de croissance, semble être un trait particulièrement important. Ces résultats, obtenus sur de très jeunes semis, ne peuvent être extrapolés aux stades plus avancés sans précaution. Il serait pour cela nécessaire de disposer d'une meilleure connaissance des relations entre les traits juvéniles et les traits adultes.

4.3. ARTICLE - ÉVALUATION A L'ECHELLE LOCALE DE LA DIVERSITE ET DE L'ADAPTATION DU SAPIN PECTINE VIA UN DISPOSITIF MULTI-SITES DE TRANSPLANTATIONS RECIPROQUES

Title: Local-scale diversity and adaptation in a multi-site reciprocal transplant experiment:
silver fir as a study case

Authors: Latreille A., Pichot C.

Keywords: phenotypic plasticity; genetic diversity; reciprocal transplantation; altitudinal gradient; local adaptation; growth; phenology; survival; silver fir; Mediterranean; climate

4.3.1. Introduction

To cope with variations in their environments, populations of living organisms engage in combinations of three options: (i) showing plasticity (i.e., adjusting their phenotypes to the new conditions), (ii) migrating, and (iii) genetically adapting through selection (Jump & Peñuelas 2005; Aitken *et al.* 2008). The current ongoing and rapid climate change will undoubtedly be a major driver that modifies habitat features, and long-lived species, such as forest trees, will be more severely affected than others. Although some capacity for long-distance dispersal has been inferred from pollen analyses, it is now broadly recognized that the velocity of climate change will surpass most tree migration rates (Davis & Shaw 2001). Thus, the levels of phenotypic plasticity and genetic variability within species will be of major importance in determining their potential for adaptation. Tree distribution areas are often wide, and most natural selection pressures therefore vary across the species range. The scales at which gene flows and natural selection act (Boshier *et al.* 2015) shape population diversity and differentiation.

Common garden studies conducted on provenances of forest trees originating from long-distance altitudinal or latitudinal gradients (from the regional scale to the entire range of the species) have revealed that traits related to growth, phenology, and cold hardiness present high levels of inter-population genetic differentiation and are correlated with climatic characteristics

(mostly temperature) of the site of origin (reviewed in Aitken *et al.* 2008; Alberto *et al.* 2013). In some cases, this results in local adaptation patterns, where the local population performs better than other populations (Kawecki & Ebert 2004). Although rarer, some studies conducted at the local-scale have shown that plants, including trees, are phenotypically and genetically differentiated over short-distance gradients (Isik & Kara 1997; Sáenz-Romero, Guzmán-Reyna & Rehfeldt 2006). However, the relationships between the performance of populations and the environmental conditions of their location of origin are not always consistent (Isik & Kara 1997; Lara-Romero *et al.* 2014; Frei *et al.* 2014).

The present study aims to evaluate the genetic diversity and adaptation of silver fir (*Abies alba* Mill.) at the scale of three elevation transects using a multi-site reciprocal transplant experiment.

The gradients are located in the French Mediterranean region, at the southern limit of the natural range of *A. alba*. The expected increase in the frequency of drought events (IPCC 2013) makes the silver fir a model species for climate susceptibility (e.g., humidity, summer drought; Lebourgeois 2007), for the purpose of assessing the response of long-lived organisms to climate change, especially at the xeric edge of the species.

The study addresses the two following questions: (i) what are the respective contributions of genetic and environmental factors (as well as their interaction) to the local-scale structure of the phenotypic variability of traits related to adaptation, and (ii) does local adaptation occur along altitudinal gradients, revealing the population response to past selection? The results will contribute to the evaluation of future population dynamics and the promotion of appropriate management practices.

4.3.2. Methods

4.3.2.1. Study sites

A multi-site reciprocal transplant experiment was conducted over three mountains located along a 200 km west-to-east longitudinal gradient from the Rhône Valley to the Alps (FIGURE 2.1): Mont Ventoux (Vtx), Issole (Iss), and Vésubie (Ves). These mountains belong to three ecological groups (the Intermediate Alps, Sub-Mediterranean Alps and Ligurian Alps,

respectively; Sagnard et al. 2002) and present slightly contrasting climatic conditions, including higher temperatures on Ves (+ 1.3°C) and higher precipitation on Vtx (1126 mm) than on Ves (954 mm) or Iss (856 mm; Cailleret et al. 2014). The soils are shallow (30 to 70 cm) but exhibit rather high variability in depth and texture between and within sites. The bedrock is a sandstone schist on Ves, a calcareous clay on Iss, and a calcareous karst on Vtx. The soil water content is low (18 to 50 mm) and varies according to the proportion of coarse fragment content (30 to 90%) and the depth of the bedrock. The selected mountains are representative of the inland region of southeastern France. During the 19th century, over-exploitation of forests and the pressures of pastoralism led to deforestation of the majority of these areas (Cailleret & Davi 2011; Durand-Gillmann *et al.* 2014). In the late 19th and early 20th centuries, the decrease in grazing associated with an active afforestation policy allowed large-scale restoration of forest cover. In a second step, the afforested stands were naturally recolonized by post-pioneers (*Sorbus aria* and *Acer opalus*) and shade-tolerant species (*Abies alba* and *Fagus sylvatica*). Our experiment focused on silver fir, *A. alba*, a keystone species found at the end of ecological successions. On most European mountains, *A. alba* can be found from 400 to 1800 meters above sea level (Aussenac 2002). It is a shade-tolerant species that requires high atmospheric humidity due to its high sensitivity to summer drought (Lebourgeois 2007). Populations of firs were sampled from throughout the elevation range of the species on the northern slopes of the three gradients.

4.3.2.2. Seed-tree sampling and seed collection

Along the elevation transects on the three mountains (hereafter referred to as the “mountains of origin”), open-pollinated seeds were collected from 84 seed trees selected at five elevations (referred to as “provenances”; FIGURE 4.2) that were representative of the mature populations in 2008. The geographic distances between the lowest and the highest provenances were approximately 1.5 km for Vtx and Iss and 2.5 km for Ves. Hereafter, the provenances will be referred to using a combination of the mountain name and the provenance rank (e.g., “Iss1” for the lowest elevation provenance at Isssole).

Among the 84 available seed lots, based on the availability of viable seeds, four seed lots were selected per station (except for Ves1 (two seed trees) and Ves3 (three seed trees)), leading to a total of 57 seed trees.

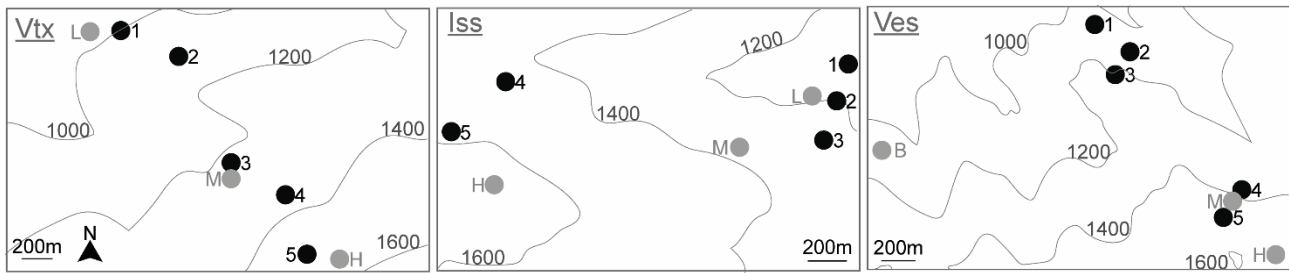


FIGURE 4.2. Schematic representation of the location of each provenance (black circles) and common garden (grey circles). 1 to 5: low to high provenances. L = low, M = mid, H = high. The grey numbers correspond to the altitude (in meters asl).

4.3.2.3. Reciprocal transplant design

The reciprocal transplant experiment was set up in the state forest nursery of Aix-Les-Milles in the spring of 2009, prior to transplantation at each experimental site. To limit transplantation stress and reduce the effect of soil variability between sites, the seedlings were raised in a nursery in wood vegetable crates (30 x 50 cm), homogeneously filled with a mixture of peat and bark. The bottoms of the crates were replaced with wire mesh to favor full soil contact and allow free root growth after implantation of the crates at the experimental sites.

The whole experimental design consisted of nine replications (one per transplantation site) of a complete block experiment. Each replication included five blocks. Each block comprised 12 crates, each of which contained five rows of seven seedlings from the same half-sib family. Each line of half-sib seedlings will be referred to as a “unit plot” (UP). Families were randomly distributed within blocks.

In the early fall of 2009, the nine replications were installed as common gardens at three elevations (low, middle, and high) on each of the three mountains (Iss, Vtx, and Ves; FIGURE 4.2). The locations of the common gardens were selected to be representative of the environmental conditions of the adult tree provenances and to exhibit mid-level canopy openings. Hereafter, each common garden will be referred to using a combination of the mountain name and the initial letter of the garden elevation (e.g., “Iss_L” for the low-elevation garden at Issole).

In each common garden, the crates were buried in the forest soil, and the five blocks were distributed over three plots (FIGURE 2.5): two double-block plots and one single-block plot. Each plot was protected from grazing by a fence. Due to the low germination rates of some seed

lots, the overall experiment included 14,383 seedlings, instead of the 17,955 expected (57 seed lots x 7 seedlings x 5 blocks x 3 common gardens x 3 mountains of plantation).

4.3.2.4. Environmental data

Climatic data for the forest provenances and common gardens were collected using HOBO Pro V2 micro-loggers (Onset Computer Corporation, Cape Cod, Massachusetts, United States). Daily air temperatures and the relative air humidity were recorded. In a previous study conducted on the same populations, we showed that the temperature and relative humidity were the most important factors for the growth of silver fir. The climates of the gardens and stations were characterized according to the annual mean temperatures and relative humidity over the period from 2009 to 2015.

4.3.2.5. Seedling phenotype measurements

Seedling phenotyping was conducted based on fitness-related traits related to survival, growth, and phenology. Among tree species, height growth and phenology are known to show moderate to strong clines along climatic gradients (Aitken *et al.* 2008). Bud burst (BB) was chosen as the phenological variable. BB determines the length of the growing season and is related to the risk of injury from spring frost. Seedling growth was assessed based on four traits: (i) the height increment (HI), (ii) the presence of lateral branches (PB), (iii) the length of the longest lateral branch (LB, if any), and (iv) total biomass (TW). The development of lateral branches is a trait involved in the acclimatization to shade (Metslaid *et al.* 2007) and is putatively adaptive, highly variable at the genetic level, and under genetic control (Wu & Hinckley 2001).

The seedling survival rate (SR) as well as the presence and length of lateral branches (PB, LB) were recorded in 2013 (i.e., in four-years-old seedlings). The total height of the seedlings was measured annually from 2010 to 2013. The height increment (HI) was computed as the difference between the 2013 and 2010 heights to remove seedling growth in the nursery from this parameter. BB was scored over three years (2011 to 2013) through two observations conducted two weeks apart in April or May. The BB score, derived from the BBCH (Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt and CHemical Industry) scale (Finn, Straszewski & Peterson 2007), ranged from 0 for dormant buds to 10 for mature needles. Based on preliminary analyses, the six scores (2 dates x 3 years) were averaged to obtain a single phenological value (BB).

In 2014, a subset of seedlings (2 blocks from 4 gardens: Iss_H, Iss_L, Vtx_H, and Vtx_L), including the roots, were harvested to estimate the individual seedling total biomass.

4.3.2.6. Statistical analyzes

Estimation of seedling biomass

To estimate TW for all seedlings, we first fitted a linear model (*lm* function from R) onto the harvested seedlings for estimation of the total biomass (including roots, shoot and needles biomass) from the total height and lateral branch length. Because not all of the seedlings produced lateral branches and the relationship between total biomass and height differed according to the presence/absence of lateral branches, two regression models were fitted: one for seedlings without lateral branches (eq. 4.3) and one for seedlings with lateral branches (eq. 4.4).

$$TW_i = \beta \times Height_i + \alpha \text{ (eq. 4.3) or } TW_i = \beta \times Height_i + \gamma \times LB_i + \alpha \text{ (eq. 4.4)}$$

Based on these models, TW is a synthetic variable for growth.

Phenotypic variability of seedlings

Nested ANOVA (McDonald 2009) models were used to analyze the structure of the variability in seedling growth, phenology, and survival, according to genetic and environmental factors. The variability due to environmental factors directly reflected phenotypic plasticity, while genetic factors reflected variability due to the origin of the seedling. The interactions between environmental and genetic factors reflected the variation of phenotypic plasticity due to seedling origin. Both types of factors (environmental and genetic) corresponded to three-level nested designs: half-sib families within provenances within the mountains of origin and blocks within common gardens within the mountains of plantation. Provenances and gardens were considered fixed effects because they were selected for the purpose of the experiment and covered the entire altitudinal range of the species. Family and all family-by-environment interactions were considered random effects (see §4.3.6.1. Appendix 4.1).

HI, TW, LB, and BB were analyzed using a linear model (*lm* function from R). HI and LB were root-square transformed, and TW was log transformed. PB and SR were analyzed using a generalized linear model with the logit link function for binomial variables. To overcome the complete separation problems that can occur for the most nested factors (i.e., family and block) a Bayesian method (*bayesglm* R function from the *arm* package) was used for these binomial variables (Albert & Anderson 1984), and the absence of over-dispersion was checked. All analyses were run with the following constraints: (i) $\sum F_i = 0$ for fixed factors and (ii) $F_i \sim N(0, \sigma^2)$ for random factors, where F_i is the i^{th} level of factor F.

Local adaptation

Local adaptation (Kawecki & Ebert 2004) was assessed assuming that family performance would be highest in common gardens exhibiting environmental conditions closest to those of the provenance of the seed tree. Thus, the predicted performance of each family (from the ANOVA model) was analyzed according to the climatic distance, computed as the difference in temperature (ΔT) or relative humidity (ΔRH) between the seed tree provenance and the plantation common gardens. Adaptation of the seed trees is likely to occur over a longer climatic period than the one studied here. However, if the climate has evolved over the seed-trees, we assume that the climatic distances between the different localities (i.e., provenances and common gardens) have not changed.

For clarity, ΔT and ΔRH will subsequently be referred to as "climatic distance", and temperature and humidity will be referred to as "climatic conditions". The symmetry in family performance relative to the zero climatic distance was verified. When symmetric, the relationships between performance and climatic distance were computed using the absolute value of the distance. The family performance-climatic distance relationship was assessed using linear regression models. In a first step (i), the relationship between family performance and climatic distance was estimated for each provenance. Thus, the performance of families planted under climatic conditions close to those of their provenance was compared with the performance of the same families planted under distant climatic conditions. This first step allowed testing of the "home vs. away" criterion of local adaptation.

In a second step (ii), the relationship between family performance and climatic distance was estimated by garden. Here, the performance of families planted under climatic conditions close

to those of their original provenance was compared only with the performance of families originating from distant climatic conditions. This second step allowed testing of the “local vs. foreign” criterion of local adaptation. To conclude that families or gene pools associated with each provenance are locally adapted, both criteria (“home vs. away” and “foreign vs. local”) must be met.

4.3.3. Results

4.3.3.1. Environmental characteristics

As expected, the data collected from the HOBO micro-loggers provided evidence that the temperature decreased regularly with elevation: 0.73, 0.50, and 0.69°C/100 m for Vtx, Iss, and Ves, respectively (FIGURE 4.3). Over the period from 2009 to 2015, Ves was 1°C warmer on average: the mean annual temperature ranged from 6.7 to 9.1°C on Iss and Vtx and from 7.4 to 10.2°C on Ves. On Vtx and Ves, the average relative humidity was 75.5%, while that on Iss was slightly lower (73.2% and only ~70% for some locations). The relative humidity is generally lower at lower elevations but does not increase linearly with altitude. Due to their location at the bottom of the valley, Iss1 and Iss_L exhibited a higher relative humidity and lower temperatures than expected.

The temperatures among the garden locations varied by 3.9°C (5.9–9.8°C) on Vtx and by only 2°C on Iss and 2.3°C on Ves (6.3–8.3°C and 7.3–9.7°C, respectively). Iss_L and Iss_M showed similar temperatures due to the temperature inversion. Moreover, Ves_H was 1.2°C warmer, on average, than Iss_H and Vtx_H. Ves_H was located close to the crest and could have been influenced by warm air coming from the southern exposure. The relative humidity varied by 2.9%, 1.2%, and 2.5% among the gardens on Iss, Ves, and Vtx, respectively, showing no relationship with altitude (except in the case of Vtx). Due to the thermal inversion, Iss_L was moister than both other gardens (FIGURE 4.3).

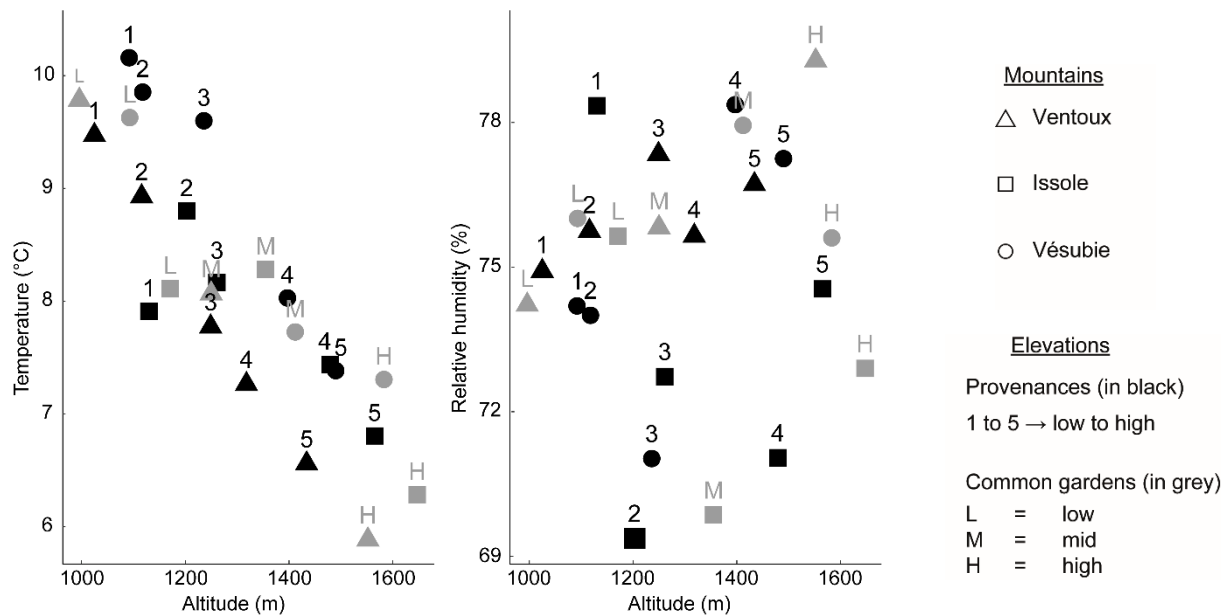


FIGURE 4.3. Altitudinal and climatic characterization of the provenances and common gardens involved in the *A. alba* nine-site reciprocal transplant experiment: plot of altitude versus mean annual temperature (at left) and relative humidity (at right).

4.3.3.2. Seedling biomass (TW)

The linear combinations of total height increment and the length of the longest branch provided good estimators of the total biomass ($R^2 = 0.8$) of the 2588 harvested seedlings (see §4.3.6.2. Appendix 4.2). These models were used to estimate the biomass of the non-sampled seedlings.

4.3.3.3. Average trait performances and variability

During the four years of the experiment (2010–2013), overall SR decreased gradually from 98% to 78% (see §4.3.6.3. Appendix 4.3). Seedling total height, PB and LB increased almost linearly between 2010 (or 2012 for traits related to branches) and 2013. In 2013, the mean seedling height was 6.9 cm, and 70% of seedlings exhibited branches, with a mean length of 2.9 cm. For 24% of the seedlings, LB surpassed the total height; for 22.5%, it was twice the total height.

4.3.3.4. Structuring of phenotypic variability

The statistical model explained 36 to 92% of the observed variability, depending on the analyzed trait (FIGURE 4.4).

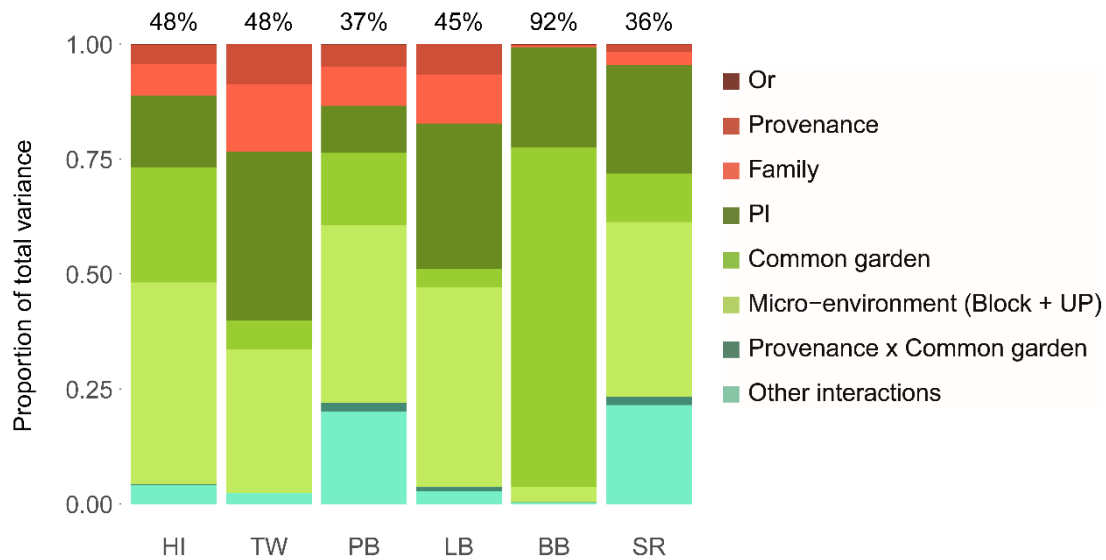


FIGURE 4.4. Distribution of the variance explained by the model for growth, phenology, and survival measured in 2013 in the *A. alba* nine-site reciprocal transplant experiment, according to genetic factors, environmental factors, and genotype-by-environment interactions. The above bar-plot values represent the proportion of total variance explained by the model. Factor and interaction ordering are the same for every bar-plot, but some values are too low to be visible. PI = mountain of plantation; Or = mountain of origin; UP = Unit plot.

Phenotypic plasticity

For all traits, the majority of the explained variability (65% for PB to 99% for BB; FIGURE 4.4) was due to environmental factors. For growth (HI, PB, LB and TW) and survival (SR), 52% of the environmental variability was due to the micro-environment (i.e., blocks and unit plots). The remaining environmental variability was due primarily to the mountain of plantation for TW, LB, and SR (on average, 41%). Indeed, seedling biomass was globally lower (-0.18 g), and lateral branches were shorter (-1.41 cm) on Ves (see §4.3.6.4. Appendix 4.4). Moreover, SR was 28% higher on Vtx than on Iss and Ves. On the other hand, for HI and PB, the remaining environmental variability was due primarily to the common garden (on average, 27%; FIGURE 4.4). Indeed, PB was lower by 15, 54, and 17% in Iss_H, Vtx_H, and Ves_M, respectively, than

in the other gardens of the three respective mountains. HI was also lower in Ves_M than in Ves_H and Ves_L by 0.33 cm; greater in Iss_H than in Iss_L and Iss_M by an average of 1.4 cm; and equivalent for the three gardens of Vtx (approximately 2.8 cm; see §4.3.6.4. Appendix 4.4).

Unlike the other traits, the environmental variance of BB was largely explained by the garden and the plantation mountain (74 and 22% of the environmental variance, respectively), whereas very little variance was explained by micro-environmental factors (FIGURE 4.4). Indeed, the seedlings burst 13 days later on average on Iss than on both other mountains, which can be attributed to the temperature inversion on Iss (Iss_L burst later than expected). Regardless of the plantation mountain, BB was always significantly earlier in gardens with higher temperatures, which included Vtx_L, Ves_L, and Iss_M. For example, the first needles reached their adult stage in Vtx_L on the same date that buds began to inflate in Vtx_H; this discrepancy corresponds to a delay of approximately three weeks.

Variance due to the origin of the seedlings

Genetic factors explained 16.3% of the observed growth variability but only 4.5% of the SR variability on average (FIGURE 4.4). Despite this difference, the relative proportion of variance explained by each of the genetic factors was similar for all of the growth and survival-related traits: close to zero (0.8% on average) and not significant for the mountain of origin factor; 37.1% on average for the provenance factor (p-values < 0.006); and 62.1% on average for the family factor (p-values < 1.54×10^{-15} ; TABLE 4.1). Seedlings originating from the warmest provenances of the three mountains (Iss2, Ves1 and Ves2, and Vtx1) survived better (+ 8.2%), produced branches more frequently (+ 25%), and exhibited longer branches (+ 0.9 cm), greater growth (+ 0.5 cm), and greater biomass (+ 0.14 g) than seedlings originating from the other provenances (FIGURE 4.5). With regard to BB, the proportion of the genetic variance explained by each factor differed from the other traits: 18.2% of the genetic variance was due to the original mountain, 33.5% to the provenance, and 48.2% to the family. On average, seedlings originating from Vtx burst one day after seedlings originating from either of the other mountains. Moreover, seedlings originating from the warmest provenances of the three mountains burst two to four days before the others on average.

There was no significant genotype-by-environment interaction (GxE) for HI or LB (TABLE 4.1). The interaction between families and common gardens explained 2 and 0.4% of the variability of TW and BB, respectively (p-values < 0.025; TABLE 4.1). Various GxE interactions, including provenances by common gardens, explained 22.5% of the variability of PB and SR on average.

TABLE 4.1. Variance analysis of the growth, survival, and bud burst phenology of silver fir seedlings in an *A. alba* reciprocal transplant experiment. Estimated p-values for each studied trait and factor were computed from the mean squares (see §4.3.6.5. Appendix 4.5) and their expected values (see §4.3.6.1. Appendix 4.1). Significant p-values (significance threshold of 5%) are shown in bold.

<i>Factors</i>	<i>Type</i>	<i>P-values</i>					
		HI	TW	LB	BB	PB	SR
<i>Or</i>	G	0.32	0.78	0.27	0.01	0.23	0.06
<i>Pl</i>	E	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶
<i>Provenance</i>	G	0.004	0.003	0.001	0.01	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹³
<i>C.garden</i>	E	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶
<i>Family</i>	G	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁴
<i>Block</i>	E	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶
<i>Unit Plot</i>	E	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶	< 10⁻¹⁶
<i>Or x Pl</i>	GxE	0.26	0.59	0.45	0.42	0.63	0.68
<i>Or x C.garden</i>	GxE	0.42	0.18	0.23	0.11	0.08	0.05
<i>Or x Block</i>	GxE	0.20	0.16	0.24	0.79	0.03	0.004
<i>Provenance x Pl</i>	GxE	0.31	0.32	0.60	0.22	0.002	0.45
<i>Provenance x C.garden</i>	GxE	0.37	0.47	0.21	0.23	0.01	0.01
<i>Provenance x Block</i>	GxE	0.91	0.99	0.71	0.29	0.94	0.05
<i>Family x Pl</i>	GxE	0.34	0.69	0.19	0.83	0.18	< 10⁻⁰⁴
<i>Family x Garden</i>	GxE	0.05	0.02	0.42	< 10⁻⁰³	< 10⁻⁰⁴	< 10⁻⁰⁷

G = genetic factor; E = environmental factor; GxE = genotype-by-environment interaction; HI = height increment; TW = estimated total dry weight; LB = length of the longest branch; BB = bud burst phenology; PB = rate of presence of lateral branches; SR = survival rate; Or = mountain of origin; Pl = mountain of plantation; C.garden = common garden

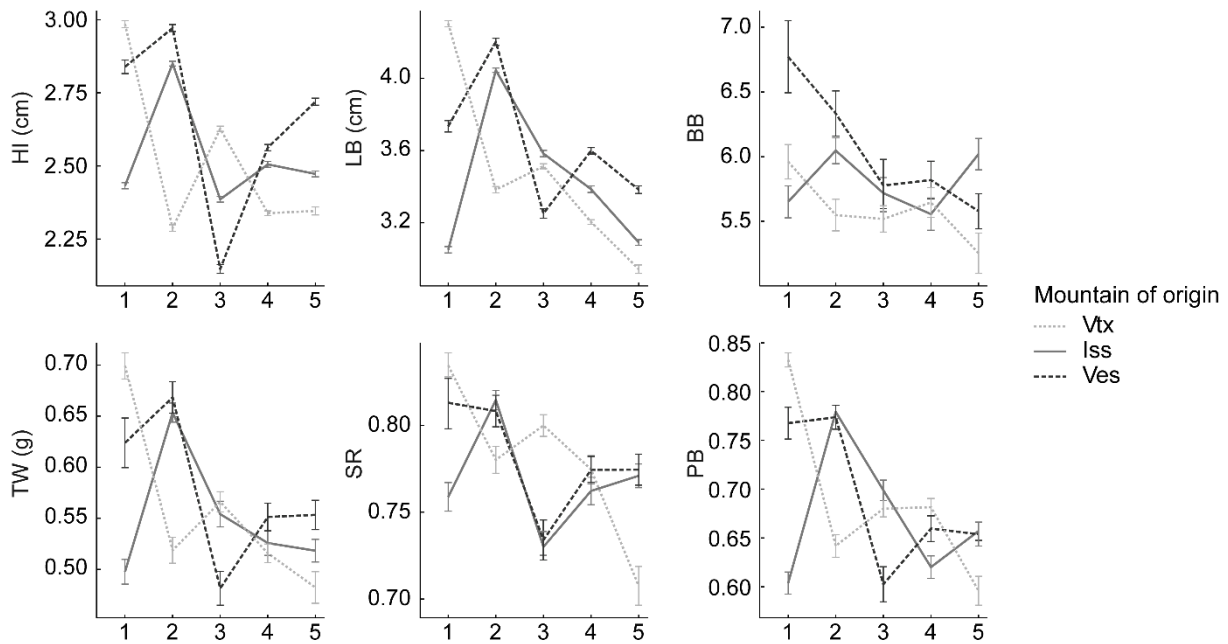


FIGURE 4.5. Average predicted performance (from ANOVA model) and standard error for families originating from provenances 1 to 5 of each of the three mountains, whatever the common garden in which they were planted. HI = height increment; TW = estimated total dry weight; LB = length of the longest branch; BB = bud burst phenology; PB = rate of presence of lateral branches; SR = survival rate.

4.3.3.5. Evaluation of local adaptation

According to the “local vs. foreign” criterion, seedlings originating from provenances where the temperature was close to those of the Ves_L and Vtx_L common gardens (i.e., the warmest common gardens) tended to burst earlier and to exhibit higher values for TW and LB when growing in those common gardens (TABLE 4.2). Similarly, seedlings originating from provenances in which the relative humidity was close to that of the Iss_M common garden tended to produce more branches than seedlings originating from other stations when planted in this common garden (TABLE 4.2). The “home vs. away” criterion is very rarely met (only in 2% of tested cases).

TABLE 4.2. Slopes of the regressions between the performance of seedling families and the climatic distance between their provenance and the common garden in which they grew. Bold text indicates significant negative regressions (indicating greater performance at home than elsewhere for the “home vs. away” criterion and greater performance of the local seedlings than the foreign ones for the “local vs. foreign” criterion).

	Provenance	HI		TW		LB		PB		BB		SR	
		ΔT	ΔRH	ΔT	ΔRH	ΔT	ΔRH	ΔT	ΔRH	ΔT	ΔRH	ΔT	ΔRH
Home vs. Away	Vtx_1	-0.03	-0.04	-0.02	-0.03	-0.02	-0.03	-0.15	0.05	-0.14	-0.13 *	0.19	-0.21
	Vtx_2	0.09	0.01	0.10	>-0.01	0.09	-0.01	-0.02	0.03	0.37	0.05	-0.42	0.05
	Vtx_3	0.01	0.01	0.01	>-0.01	-0.05	-0.02	0.37	0.14	-0.05	0.01	0.39	-0.07
	Vtx_4	0.03	-0.03	>-0.01	-0.03	-0.04	0.01	-0.08	-0.13	-0.03	-0.12	0.25	0.03
	Vtx_5	-0.04	0.05	-0.07	0.04	0.15	-0.09	-0.05	-0.23	-0.14	0.06	-0.24	0.21
	Iss_1	-0.04	>-0.01	-0.04	-0.01	-0.03	-0.03	0.11	>-0.01	>-0.01	>-0.01	-0.52	0.07
	Iss_2	-0.02	>-0.01	-0.05	-0.01	>-0.01	>-0.01	-0.54	-0.27 **	-0.17	-0.02	0.11	-0.01
	Iss_3	-0.12	0.01	-0.16	0.01	-0.15	0.04	-0.43	0.09	-0.46	3.2x10 ⁻³	0.13	0.02
	Iss_4	0.01	-0.04	0.03	-0.05 *	0.12	-0.04	0.50	-0.25	<0.01	-0.10	-0.06	-0.05
	Iss_5	-0.01	0.02	>-0.01	0.02	-0.09	0.05	0.55	-0.05	-0.06	-0.07	0.06	-0.28
	Ves_1	0.02	-0.01	0.01	>-0.01	>-0.01	-0.02	0.22	0.09	0.02	<0.01	0.42	0.20
	Ves_2	0.02	0.02	0.03	0.02	0.03	0.02	-0.13	0.14	-0.05	-0.03	-0.12	-0.09
	Ves_3	-0.04	0.01	-0.02	0.01	-0.24	0.03	-0.20	-0.14	-0.06	0.03	-0.22	0.19
	Ves_4	-0.04	-0.02	-0.04	-0.01	0.10	-0.05	-0.45	0.23	0.17	-0.01	-0.17	<0.01
	Ves_5	-0.03	0.02	-0.02	0.01	0.02	0.01	0.32	-0.03	0.01	0.02	0.33	0.08
Local vs. Foreign	Common garden												
	Vtx_L	-0.02	-0.01	-0.07 *	-0.03	-0.09 *	-0.03	-0.33	-0.25	-0.20 *	-0.05	-0.15	-0.16
	Vtx_M	-0.06	0.02	-0.07	0.02	0.23	-0.04	-0.35	0.21	0.05	0.12	-0.24	-0.02
	Vtx_H	0.01	-0.01	0.08	0.01	0.14	0.02	0.62	0.02	0.04	-0.01	0.08	0.28
	Iss_L	-0.10	0.03	-0.05	0.04	0.17	<0.01	0.62	-0.23	-0.01	0.04	0.07	-0.15
	Iss_M	-0.12	-0.04	-0.25	-0.07	-0.21	-0.08	-0.98	-0.38 **	-0.92	-0.15	-1.10	0.11
	Iss_H	0.02	0.02	0.05	>-0.01	0.05	<0.01	0.27	-0.03	0.03	0.04	-0.13	-0.12
	Ves_L	-0.05	0.02	-0.08 **	0.03	-0.18 *	0.12	-0.54	<0.01	-0.18 *	0.03	-0.31	-0.01
	Ves_M	0.10	0.01	0.15	0.01	0.03	>-0.01	1.54	0.20	0.45	0.05	0.19	-0.03
	Ves_H	0.07	0.01	0.09	0.02	0.09	0.03	0.53	<0.01	0.19	0.06	0.46	0.19

HI = height increment; TW = estimated total dry weight; LB = length of the longest branch;

BB = bud burst phenology; PB = rate of presence of lateral branches; SR = survival rate

Nevertheless, a higher TW in seedlings originating from Ves4, a more frequent presence of branches in seedlings from Iss2, and an earlier burst in seedlings from Vtx1 were observed under home relative humidity conditions (TABLE 4.2). Thus, we can conclude that strict local adaptation (i.e., where both criteria were met) occurred only for PB and for seedlings from the driest site (Iss2; TABLE 4.2). There was no evidence of local adaptation for temperature.

4.3.4. Discussion

Altitudinal environmental and genetic differentiation between populations

This multi-site reciprocal transplant experiment allowed us to highlight a significant structure of the phenotypic variability attributed to both the environmental and genetic factors for each of the analyzed traits. Similar results are commonly obtained for short-distance elevation transects in plants (e.g., Haggerty and Galloway 2011, Lara-Romero et al. 2014, Frei et al. 2014), including trees (e.g., Isik and Kara 1997, Sáenz-Romero et al. 2006), and for many morphological, phenological, and life-history traits. Such results have also already been more frequently established for long-distance gradients in trees (Alberto *et al.* 2013), including silver fir (Sagnard *et al.* 2002; Robakowski, Montpied & Dreyer 2005). Moreover, according to Bischoff et al. (2006), inter-population variability can be higher between close populations experiencing contrasting conditions than between distant populations. At a short-distance scale within our gradients, both phenotypic plasticity and genetic variability contributed to the high adaptive potential of silver fir, except with regard to the BB phenology, in which variability was related mainly to the common garden temperature. As previously observed in most tree species examined to date (e.g., Mimura and Aitken 2010, Vitasse et al. 2013), BB occurs earlier in warmer common gardens. Contrary to our results, BB is also expected to be subject to greater genetic control than growth-related traits (Aitken *et al.* 2008). Further studies should be conducted to better understand the underlying mechanism and the reason for the low genetic variability of BB phenology in fir. We can hypothesize that persistent-leaf trees are less susceptible to early unfolding than deciduous trees. Indeed, their early photosynthetic activity not only depends on the development of new leaves, but largely relies on the pre-existing foliage.

In a previous single-site common garden experiment comparing half-sib families from different fir populations (i.e., provenances), Sagnard et al. (2002) highlighted high intra-population

variances for a large set of traits (e.g., growth, bud phenology, and drought resistance), thus supporting the hypothesis that selection occurs mainly at a micro-geographical scale, within populations. Our study produced very similar results. Indeed, within each of our nine common gardens, the intra-population (i.e., inter-family) variance was 1.5 to 2 times higher than the inter-population variance. We hypothesize that this results mainly from local environmental heterogeneity, leading to locally differentiated selection pressures.

The significant differentiation of silver fir populations observed along short-distance gradients supports the hypothesis that gene flows are not sufficient to fully homogenize genetic pools. More than the distance between trees, the shift in phenological stages along the gradients may contribute to gene flow limitations. Moreover, the lack of differentiation among silver fir seedlings originating from different mountains suggests the occurrence of long-distance gene flows.

This last hypothesis is strengthened by the low genetic differentiation among the three mountains, as observed using SNP markers in adult trees from the same mountains (Roschanski *et al.* 2016).

Altitudinal phenotypic variation between populations is inconsistent with climatic gradients

Although significant differences were observed between the different altitudinal origins of the seedlings, there were no consistent trends related to temperature variations or relative humidity among the altitudinal origins. This result is consistent with previous observations made in silver fir at a long-distance scale (Robakowski *et al.* 2005). However, several studies conducted on trees over long-distance gradients (from a regional scale to the entire range of the species) revealed altitudinal and latitudinal clines for a wide variety of traits (e.g., growth, bud phenology, and cold hardiness-related traits) that were strongly correlated with the climatic gradients (mostly temperature based) of population origin (Aitken *et al.* 2008). Over short-distance gradients, the results are more variable. In plants, some studies show consistent patterns of trait variations (e.g., Sáenz-Romero *et al.* 2006, Byars *et al.* 2007, Gonzalo-Turpin and Hazard 2009), but others have failed to link population performance (assessed based on survival and functional, reproductive, and phenology-related traits) to climatic or environmental gradients (e.g., Isik and Kara 1997, Lara-Romero *et al.* 2014, Frei *et al.* 2014).

In the present study, the absence of correlations between seedling performance and the climatic conditions of the seed tree provenances suggests that other climatic or micro-environmental factors exhibiting variations unrelated to altitude may contribute to the populations' genetic differentiation. Specifically, environmental conditions (e.g., soil depth, slope, water reserves), which are highly variable at the micro-local scale on these mountains (as is often the case in the Mediterranean region; Cailleret et al. 2014), could explain the absence of any coherent differentiation of populations along altitudinal gradients.

Although no general trends were observed, the fir seedlings originating from the warmer provenances exhibited better global performance, both “at home” and “away”. This finding has been reported previously in other species, at both a short-distance scale along an elevation transect (e.g., for phenology traits in *Quercus oleoides*; Deacon and Cavender-Bares 2015) and a long-distance scale (e.g., for various forest trees and for growth and adaptation to frost-related traits; Kreyling et al. 2014, Thiel et al. 2014).

Local adaptation is only observed in populations of dry origin

Very few traits met the prerequisites for local adaptation (i.e., a significant interaction between the provenances and the elevations of the common gardens). Moreover, significant interactions resulted in a significant pattern of local adaptation for only one low-elevation population and one trait: seedlings originating from locations with a low relative humidity produced more lateral branches. The relationship between relative humidity and the presence of branches is unclear and, to our knowledge, is not discussed in the literature. We suggest that the presence of lateral branches could create a plant micro-climatic environment that is more favorable under conditions of low relative humidity.

In all other cases, the absence of local adaptation is coherent with previous results reviewed by Leimu and Fischer (2008) showing that, in plants, the criteria for local adaptation are met more rarely than expected. Over both short- and long-distance gradients, evidence of local adaptation depends on the criterion selected to define it. Indeed, the strict definition of local adaptation, taking into account both the “home vs. away” and “local vs. foreign” criteria, is rarely met. Kawecki and Ebert (2004) suggest that if only one of the two criteria must be taken into account, it is better to consider the “local vs. foreign” criterion. Indeed, this criterion directly reflects the main force leading to local adaptation: divergent natural selection. In contrast, the “home vs.

away” criterion confounds the effects of divergent selection and the intrinsic differences in environmental quality. In the present study, the populations that met the “local vs. foreign” criterion not only performed better at home than the other populations, they also performed better than the others when they were planted “away”. Thus, we cannot strictly speak about “local adaptation” in this case. This result highlights the importance of considering both criteria in the evaluation of local adaptation.

Population size (Leimu and Fischer 2008) and history (Kawecki & Ebert 2004) are major factors to be considered when looking for local adaptation. Our study population was large, but recent. Indeed, as previously mentioned, the silver fir populations on the three mountains selected in the present study originated from the recolonization of afforested stands at the end of the 19th century. Thus, there may not have been sufficient time for adaptation to fully occur, meaning that differentiation between populations may be due not only to selection but also to a founder effect or to drift. This is actually a common situation among forest trees where populations do not experience stable environments. The absence of local adaptation can also be attributed to the existence of strong inter-annual climate heterogeneity. Indeed, temperatures, precipitation and, consequently, drought stress can vary as much (and sometimes more) between two consecutive years at a single site as between two stations located 100 m apart in elevation. Finally, the seedlings considered in the present study were only 6 years old, and traits were therefore measured at juvenile stages. Similar or different traits measured at older stages (e.g., growth rate, quantity of seeds produced, quality of the seeds, germination rate) may provide different patterns of variability and adaptation.

According to association studies conducted on adult fir populations from the same mountains (Roschanski et al. 2016), the frequencies of some SNPs may be related to bioclimatic variables, at both the landscape scale (i.e., between sites) and the local scale (i.e., between elevations within sites). Although these findings are based on molecular markers located in certain candidate genes, they do not provide evidence of the relationship between allele frequencies and adaptive performance, which may explain why we did not detect a generalized pattern of local adaptation.

4.3.5. Conclusion

To our knowledge, the experimental design used in the present study represents one of the largest and most powerful reciprocal transplant experimental approaches ever adopted (in plants or trees) to analyze the short-distance-scale variability of phenotypic traits and to check for local adaptation.

The presence of local adaptation at only one low-elevation, dry station, together with the over-performance of the seedlings originating from the stations at the lowest elevations, suggests that selection pressures are higher at the bottom of the gradients. On the three studied mountains, following the heat wave of 2003, strong fir diebacks were observed most frequently at low altitudes (Cailleret *et al.* 2014). Seed trees sampled in 2008 at the lowest altitudes of each gradient survived these diebacks and may therefore have been selected for harsh dry conditions. However, the superior performance of seedlings originating from low elevations remained limited (+ 16% on average for growth and survival performance). Moreover, in the three gradients, inter-family differentiation was higher than inter-population differentiation. Populations showed high phenotypic plasticity and strong genetic effects due to family, which, combined with the absence of local adaptation, provides favorable conditions for coping with ongoing climate change. Thus, there is no clear benefit to enriching high-elevation populations with genes from low-elevation populations. Instead, the objective would be to maintain high diversity within the populations. At higher elevations (i.e., outside the present species range), climate change is expected to induce favorable conditions for species installation. Fir populations will not be able to fully colonize these new environments because their migration rates are lower than the velocity of climate change (Davis & Shaw 2001). Thus, assisted migration will be primarily beneficial (Lefèvre *et al.* 2014) for front-edge colonization, preferably using gene pools originating from the lowest and warmest elevations of the gradients.

ACKNOWLEDGEMENTS

The present work is part of the first author's Ph.D. thesis, which is funded by the National Institute for Agricultural Research (INRA) and the Provence-Alpes-Cote-D'Azur (PACA) region. The experimental study was supported by the GICC GRAAL (10-MCGOT-GICC-8-CVS-139), ANR DRYADE (ANR-06-VULN-004) and ANR MeCC (ANR-13-ADAP-0006) projects. We thank the technical teams of the forest tree units of INRA PACA (UR629: Research Unit of Mediterranean Forests/UE348: Experimental Unit of Entomology and Mediterranean Forests), the Aix-Les-Milles state nursery for all technical activities related to this experiment, and the AgroClim unit (US1116, INRA PACA) for providing the climate data. We also thank all of the URFM scientists who contributed to the improvement of this manuscript.

4.3.6. Appendix

4.3.6.1. Appendix 4.1: Characteristics of the statistical model used for analysis of the performance of silver fir seedlings in the nine-site transplantation experiment

TABLE A4.1. List of tested factors and interactions (Factors) and fixed versus random factor effects (Type). The expected mean square (MS) component and the mean square ratio (MSR) were used to assess the significance of each factor effect.

<i>Factors</i>	<i>Type</i>	<i>Expected MS</i>	<i>MSR</i>
<i>1</i> Or	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e^* g \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* e^* g^* b^* c \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(1)/MS(5)
<i>2</i> Pl	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* e^* c \sigma_{MPLxF}^2 + a^* d^* b^* c^* f^* e \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(2)/MS(9)
<i>3</i> C.garden (in Pl)	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* b^* c^* f \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(3)/MS(12)
<i>4</i> Provenance (in Or)	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e^* g \sigma_F^2 + a^* d^* e^* g^* b \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(4)/MS(5)
<i>5</i> Family (in Provenance)	Random	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e^* g \sigma_F^2$	MS(5)/MS(15)
<i>6</i> Block (in C.garden)	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* b^* e^* f \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(6)/MS(15)
<i>7</i> Or x Pl	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* e^* c \sigma_{MPLxF}^2 + a^* d^* b^* e^* c \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(7)/MS(9)
<i>8</i> Provenance (in Or) x Pl	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* e^* c \sigma_{MPLxF}^2 + a^* d^* b^* e^* c \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(8)/MS(9)
<i>9</i> Family (in Provenance) x Pl	Random	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* e^* c \sigma_{MPLxF}^2$	MS(9)/MS(12)
<i>10</i> Or x C.garden (in Pl)	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* b^* c \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(10)/MS(12)
<i>11</i> Provenance (in Or) x C.garden (in Pl)	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2 + a^* d^* b^* c \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(11)/MS(12)
<i>12</i> Family (in Provenance) x C.garden (in Pl)	Random	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* d^* e \sigma_{GxF}^2$	MS(12)/MS(15)
<i>13</i> Or x Block (in C.garden)	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* b^* c \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(13)/MS(15)
<i>14</i> Provenance (in Or) x Block (in C.garden)	Fixed	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2 + a^* b \sum (X_i - X_{\text{mean}})^2 / (N-1)$	MS(14)/MS(15)
<i>15</i> Unit plot	Random	$\sigma_E^2 + a \sigma_{Up}^2$	MS(15)/MS(16)
<i>16</i> Residuals	Random	σ_E^2	/

σ_E^2 = residual variance; σ_{Up}^2 = unit plot variance; σ_{GxF}^2 = variance of the garden-by-family interaction; σ_{MPLxF}^2 = variance of the mountain of plantation-by-family interaction; σ_F^2 = family variance. Number of: a: individuals per unit plot; b: families per provenance; c: provenances per mountain of origin; d: blocks per common garden; e: common gardens per mountain of plantation; f: mountain of origin; g: mountain of plantation. N = number of levels per factor or factor interaction; X_i = mean performance for the i^{th} level of the first-order factor or the factor interaction; X_{mean} = general mean performance; Or = mountain of origin; Pl = mountain of plantation; C.garden = common garden

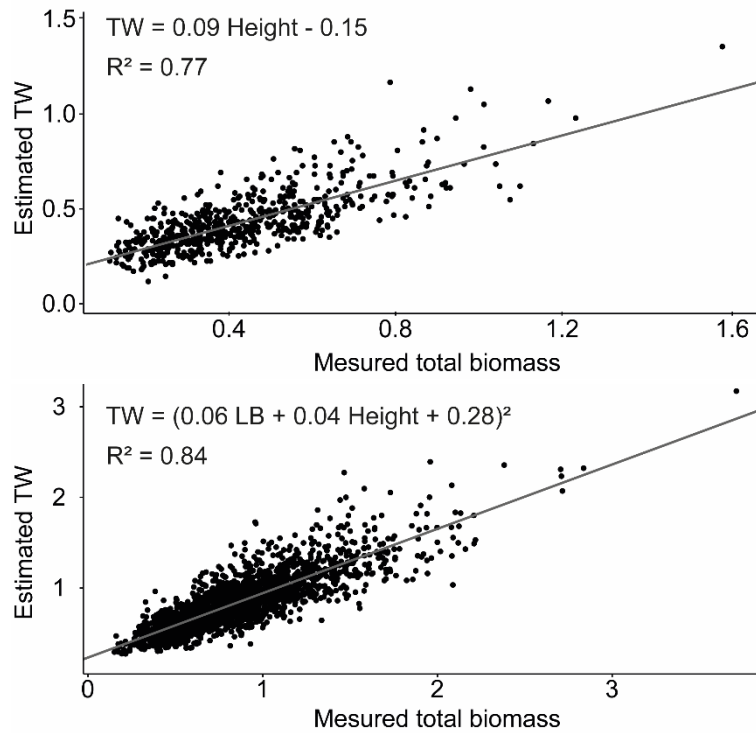
4.3.6.2. Appendix 4.2: Estimation of seedling total biomass

FIGURE A4.1. Relationship between estimated TW and total biomass measured onto the harvested seedlings. On the top, TW estimated for seedlings that do not produce branches (eq. 4.3). On the bottom, TW estimated for seedlings that produce branches (eq. 4.4).

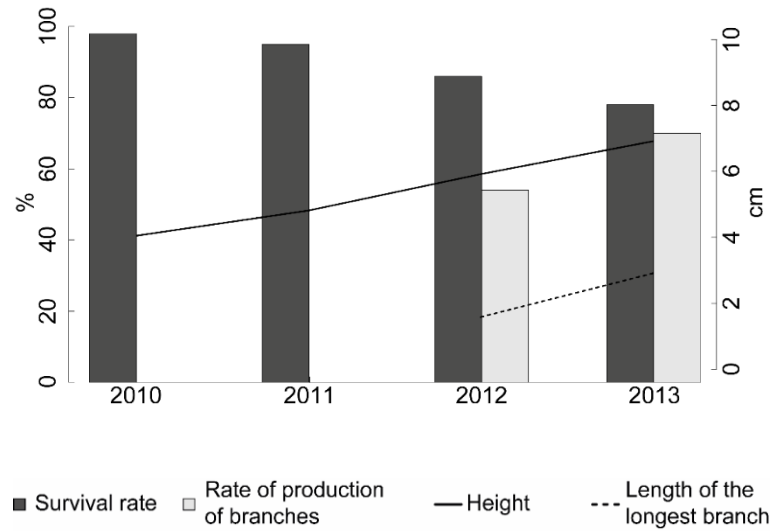
4.3.6.3. Appendix 4.3: Evolution of traits over the four years of experiment

FIGURE A4.2. Evolution of mean SR, total height, PB and LB, from 2010 to 2013 for survival and height and from 2012 to 2013 for branches.

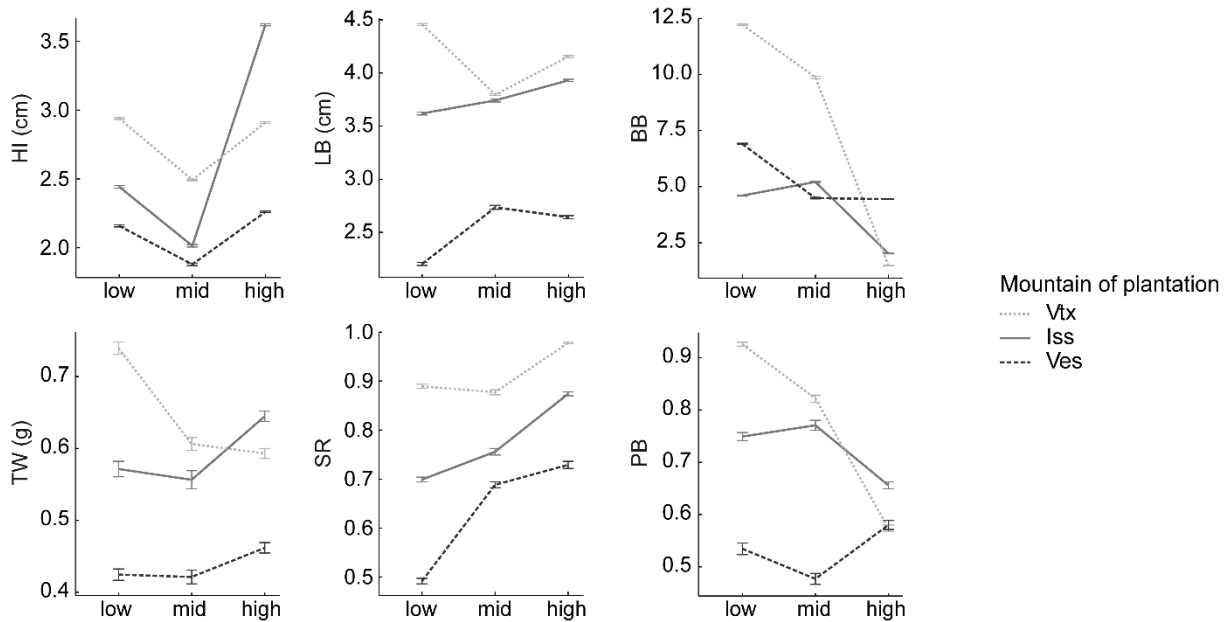
4.3.6.4. Appendix 4.4: Average performances of fir families in each common garden

FIGURE A4.3. Average predicted performance (from ANOVA model) and standard error for families planted in the low-, mid- or high-elevation common gardens of each of the three mountains, whatever their provenance. HI = height increment; TW = estimated total biomass; LB = length of the longest branch; BB = bud burst phenology; PB = rate of presence of lateral branches; SR = survival rate.

4.3.6.5. Appendix 4.5: ANOVA table

TABLE A4.2. ANOVA table from the analysis of phenotypic traits in the *A. alba* nine-site transplantation experiment: degrees of freedom (Df) and mean square (MS) values associated with each factor and interaction.

	HI			TW			LB			PB			BB			SR		
Factors	Df	MS	Df	MS	Df	MS	Df	MS	Df	MS	Df	MS	Df	MS	Df	MS	Df	MS
<i>Or</i>	2	1.61	2	149.48	2	0.78	2	113.24	2	2.88	2	89.94	2	18947.88	2	5.48		
<i>Pl</i>	2	52.72	2	148.77	2	113.24	2	515.56	2	515.56	2	18947.88	2	18947.88	2	1308.30		
<i>C.garden (in Pl)</i>	6	28.34	6	13.01	6	5.13	6	790.55	6	790.55	6	21335.18	6	21335.18	6	587.90		
<i>Provenance (in Or)</i>	12	4.20	12	10.53	12	7.15	12	260.32	12	260.32	12	52.68	12	52.68	12	91.93		
<i>Family (in Provenance)</i>	42	1.38	42	3.32	42	2.39	42	432.18	42	432.18	42	18.37	42	18.37	42	159.19		
<i>Block (in C.garden)</i>	36	3.57	36	5.32	36	4.09	36	483.41	36	483.41	36	106.59	36	106.59	36	828.13		
<i>Or x Pl</i>	4	0.37	4	0.20	4	0.03	4	2.56	4	2.56	4	3.86	4	3.86	4	2.32		
<i>Provenance (in Or) x Pl</i>	24	0.31	24	0.33	24	0.31	24	48.45	24	48.45	24	4.89	24	4.89	24	24.24		
<i>Family (in Provenance) x Pl</i>	84	0.27	84	0.29	84	0.35	84	95.74	84	95.74	84	3.88	84	3.88	84	146.01		
<i>Or x C.garden (in Pl)</i>	12	0.26	12	0.43	12	0.45	12	19.19	12	19.19	12	7.28	12	7.28	12	21.28		
<i>Provenance (in Or) x C.garden (in Pl)</i>	66	0.27	66	0.32	66	0.37	66	96.38	66	96.38	66	5.37	66	5.37	66	98.60		
<i>Family (in Provenance) x C.garden (in Pl)</i>	177	0.25	177	0.32	175	0.29	177	264.74	179	264.74	179	4.66	179	4.66	179	295.78		
<i>Or x Block (in C.garden)</i>	72	0.24	72	0.30	72	0.34	72	96.16	72	96.16	72	2.80	72	2.80	72	108.31		
<i>Provenance (in Or) x Block (in C.garden)</i>	407	0.19	407	0.21	402	0.24	407	489.86	408	489.86	408	3.41	408	3.41	408	592.83		
<i>Unit plot</i>	1110	0.21	1110	0.25	988	0.28	1109	1467.17	1134	1467.17	1134	3.26	1137	3.26	1137	1276.02		
<i>Residuals</i>	9089	0.10	9089	0.12	5915	0.17	11185	8601.03	11815	8601.03	11815	1.67	14382	1.67	14382	9702.04		

HI = height increment; TW = total dry weight; LB = length of the longest branch; BB = bud burst phenology; PB = production of branches; SR = survival rate. Or = mountain of origin. Pl = mountain of plantation. C.garden = common garden

CHAPITRE 5. CARACTERISTIQUES GENETIQUES ET POTENTIEL EVOLUTIF DES POPULATIONS JUVENILES LE LONG DES GRADIENTS



5.1. INTRODUCTION

Un des enjeux primordiaux de la biologie évolutive réside dans la compréhension des mécanismes qui favorisent ou, au contraire, contraignent l'adaptation des populations à leur environnement. Une des questions centrales est de comprendre comment les forces évolutives que sont la sélection, la dérive et la mutation façonnent le potentiel évolutif des populations et permettent éventuellement leur évolution sur un petit nombre de générations (microévolution) et leur différenciation (Teplitsky, Robinson & Merilä 2014a). Appréhender ces questions apparaît essentiel si l'on veut comprendre comment et quelles sont les populations qui seront capables de s'adapter, ou au contraire, qui seront amenées à s'éteindre à la suite de changements environnementaux (Futuyma 2010). Dans le contexte actuel du changement climatique les inquiétudes quant aux capacités d'adaptation des populations sont plus pressantes que jamais, pas uniquement pour les populations présentement en danger mais pour les organismes vivants en général (Hoffmann & Sgro 2011).

Une étape cruciale pour appréhender ces questions réside dans la compréhension de l'expression et des dynamiques de la variation génétique actuellement observée pour des traits potentiellement adaptatifs et du potentiel évolutif des populations naturelles (Teplitsky *et al.* 2014a). Souvent, la proportion de variance additive d'un trait par rapport à la variance phénotypique observée (i.e. la proportion de la variance génétique transmissible à la descendance) est utilisée comme première approximation du potentiel évolutif d'un trait dans une population (Falconer & Mackay 1996). Cette approche est cependant excessivement simplificatrice. En particulier, le potentiel évolutif peut être impacté par des facteurs environnementaux variés (comme par exemple des interactions génotype-environnement) et par les corrélations génétiques entre les traits (Teplitsky *et al.* 2014a). Il est en effet reconnu que les traits au sein d'un organisme ne sont pas libres d'évoluer indépendamment mais forment des unités intégrées (Gould & Lewontin 1979). La sélection agissant souvent sur une combinaison de traits plutôt que sur un trait unique (Phillips & Arnold 1989), l'étude de l'intégration apparaît essentielle à la compréhension du potentiel évolutif de traits considérés adaptatifs. En effet, les corrélations génétiques entre traits peuvent imposer des contraintes à la réponse à la sélection, par exemple si la réponse corrélée d'un trait (i.e. la réponse d'un trait due à sa corrélation avec un autre trait sous sélection) l'éloigne de sa valeur optimale.

Pour appréhender le potentiel évolutif des populations en tenant compte des interactions entre traits, une approche consiste à caractériser les matrices de variances-covariances génétiques, ou matrices $\mathbf{G}$, entre les différents traits étudiés. Il s'agit d'évaluer l'ampleur de la diversité et comment elle se structure sur l'ensemble des traits. Parmi les paramètres permettant de caractériser les matrices $\mathbf{G}$, le nombre efficace de dimensions, n_D traduit le fait que le nombre de traits qui peuvent varier sous l'effet de la sélection n'est pas forcément équivalent au nombre de traits mesurés, même si ces derniers présentent une variance génétique additive significative. En théorie, les covariances génétiques entre les caractères peuvent contraindre les populations à évoluer dans certaines directions privilégiées dans l'espace des caractères. Ces directions privilégiées sont appelées « lignes de moindre résistance » (ou $\mathbf{g}_{\max}$) et contiennent le maximum de la variance génétique (FIGURE 5.1). Si l'influence de ces lignes de moindre résistance dans l'évolution à long terme a déjà été démontrée (Schluter 1996), leur rôle dans l'évolution à court terme reste méconnu.

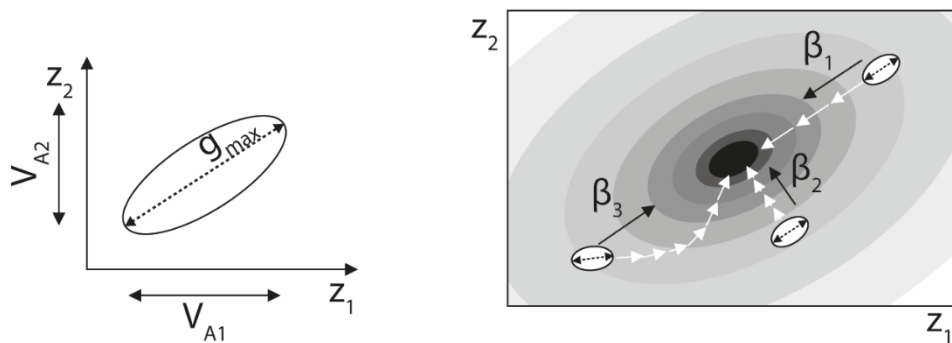


FIGURE 5.1. À gauche : variances (V_A) et covariances de deux traits z_1 et z_2 . L'ellipse représente la matrice $\mathbf{G}$, matrice de variance-covariances génétiques additives, et $\mathbf{g}_{\max}$ est le premier vecteur propre de $\mathbf{G}$, i.e. la direction contenant la plus grande proportion de variance génétique. À droite : Interaction entre $\mathbf{G}$ (ellipses blanches ; les lignes pointillées représentent $\mathbf{g}_{\max}$) et la sélection directionnelle⁴ (β ; flèches noires). Le paysage adaptatif est représenté par l'échelle de gris. Plus le gris est foncé, plus la fitness est élevée, le noir au centre représentant le pic adaptatif. Trois matrices $\mathbf{G}$ sont représentées : 1) La sélection et $\mathbf{g}_{\max}$ sont alignés, 2) la sélection est perpendiculaire à $\mathbf{g}_{\max}$, 3) la sélection et $\mathbf{g}_{\max}$ ne sont pas alignés (Teplitsky *et al.* 2014a).

⁴ La sélection directionnelle est un mode de sélection naturelle pour lequel un phénotype donné est favorisé, entraînant un changement des fréquences alléliques au cours du temps en direction de ce phénotype.

Cependant, si $g_{\max}$ est la dimension qui contient le plus de variance génétique additive partagée par l'ensemble des traits, cela ne veut pas automatiquement dire qu'elle explique la majorité de la variance contenue dans les données. De fait, $g_{\max}$ ne doit pas être la seule dimension à prendre en compte et un certain nombre d'autres paramètres ont été définis à cet effet (Hansen & Houle 2008; Kirkpatrick 2009). Pour exemple, « l'évolutivité multivariée » (Hansen and Houle 2008) est une mesure intégrative dont l'interprétation biologique est simple et pertinente. Elle permet d'estimer la proportion de la réponse prédite à la sélection qui intervient exactement dans la direction de la sélection actuelle. Si la sélection ne peut être quantifiée, l'évolutivité multivariée peut également être estimée sur la base de gradients de sélection aléatoires pour obtenir une évolutivité moyenne dans toutes les directions de l'espace des traits (Hansen & Houle 2008).

Ces paramètres ont jusqu'à présent été peu utilisés pour étudier des populations naturelles. En général, les études de génétique quantitative multivariées ont cherché à comprendre les contraintes potentielles à l'évolution plutôt qu'à évaluer l'évolutivité en tant que telle (Teplitsky *et al.* 2014a). Si la dimensionnalité des matrices **G** et notamment l'évolutivité ont déjà été utilisées afin de comparer le potentiel évolutif de différentes populations (e.g. Puentes *et al.* 2016), ou d'évaluer l'évolution de ce potentiel au cours du temps (e.g. Björklund *et al.* 2013), elle a très peu été employée pour comparer la réponse de populations à différents environnements (mais voir Guntrip *et al.* 1997, Bégin and Roff 2001, Cano *et al.* 2004) et jamais, à notre connaissance, sur des espèces d'arbres.

Dans ce chapitre, je me suis intéressée aux capacités évolutives des populations de semis de sapin évaluées dans différents environnements (i.e. les neuf jardins communs) le long de gradients altitudinaux. Les capacités évolutives n'ont pas été comparées entre populations dans cette analyse, dans la mesure où (i) il a été montré dans le chapitre précédent que la variance phénotypique n'était pas structurée entre les sites et (ii) que les variances étaient peu structurées à l'échelle des provenances. L'objectif de cette étude est de déterminer si des conditions environnementales différentes entraînent une expression différente de la variance/covariance génétique additive et de l'évolutivité des populations.

5.2. CADRE CONCEPTUEL

5.2.1. Décomposition de la variance génétique : le modèle de génétique quantitative

Comme nous l'avons précédemment explicité, le phénotype exprimé par un individu correspond à l'expression de son patrimoine génétique dans le milieu dans lequel il se développe. Sous l'hypothèse d'indépendance entre génotype et environnement, la variabilité phénotypique observable entre individus est la somme des variances génétiques et environnementales. Les parts respectives de ces deux composantes traduisent le déterminisme du caractère considéré : fortement génétique ou au contraire fortement environnemental. Afin de tenir compte des différents types d'effets produits par les variations génétiques (i.e. par les allèles), la variance génétique (V_G) peut elle-même être divisée comme suit (Falconer et Mackay 1996) :

$$V_G = V_A + V_D + V_I \quad (\text{éq. 5.1})$$

Où V_A est la variance additive, V_D la variance de dominance et V_I la variance d'interaction épistatique.

La variance additive, V_A , correspond à la variance de la valeur reproductrice⁵ et est la composante la plus importante de la variance génétique. En effet, il s'agit de la principale cause de ressemblance entre apparentés et par conséquent le principal déterminant des propriétés génétiques des populations et de leur réponse à la sélection.

La variance de dominance, V_D , correspond à la variance de « l'écart de dominance ». D'un point de vue statistique, les écarts de dominance correspondent à des interactions entre allèles à un locus donné. Ils traduisent l'effet combiné des gènes appairés pour former un génotype, c'est-à-dire l'effet qui n'est pas pris en compte par l'effet additif des allèles pris un à un.

La variance d'interaction, V_I , n'intervient que dans le cas où le génotype fait référence à plusieurs locus. Dans ce cas, la valeur génotypique peut contenir un effet supplémentaire dû à la combinaison non additive des effets des allèles aux locus considérés. On parle d'effet

⁵ Ou « breeding value » en anglais, elle correspond à la valeur d'un individu, jugée d'après la valeur moyenne de sa descendance.

d'épistasie. Il est certain que les interactions entre locus contrôlant des traits quantitatifs sont nombreuses. Il est cependant compliqué d'estimer la part de variance qu'elles génèrent. De ce fait, la variance d'interaction et la variance de dominance sont souvent non différenciées.

Dans ce chapitre, nous nous concentrons uniquement sur la composante additive de la variance génétique.

5.2.2. Variance génétique additive et potentiel évolutif

La variance additive permet d'évaluer l'**héritabilité** (h^2) d'un trait, définie dans son sens strict comme le ratio de sa variance additive sur sa variance phénotypique (Falconer & Mackay 1996).

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P} \quad (\text{eq. 5.2})$$

L'héritabilité permet d'une part de déterminer le degré de ressemblance entre apparentés, et d'autre part un rôle prédictif. En effet, si seule la valeur phénotypique des individus peut effectivement être mesurée, c'est la valeur reproductive qui détermine l'influence qu'auront ces individus sur la génération suivante. L'héritabilité permet de prédire la réponse à la sélection (R) à travers l'équation dite « du sélectionneur », ainsi nommée du fait de son utilisation à l'origine dans le milieu de l'amélioration animale et variétale :

$$R = h^2 S \quad (\text{eq. 5.3})$$

Où S correspond au différentiel de sélection soit la différence entre la moyenne de la population avant et après sélection pour le caractère considéré. S , standardisé par l'écart-type de la mesure du trait, est la mesure de l'intensité de la sélection.

En écologie évolutive, cette équation est modifiée de manière à prédire le taux d'évolution d'un caractère soumis à la sélection naturelle tel que :

$$R = h^2 V_P \beta \quad \text{ou} \quad R = V_A \beta \quad (\text{eq. 5.4})$$

L'effet de la sélection naturelle sur un trait quantitatif est simplement mesurée par la relation linéaire entre la valeur phénotypique du caractère et la valeur sélective, appelée gradient de sélection linéaire (β). Les différents caractères affectant la valeur sélective étant rarement

indépendants, leur évolution doit être considérée conjointement. Tenir compte de cette dépendance entre les traits est d'autant plus important que la sélection a pour effet de réduire la variance génétique en générant des covariances négatives entre les caractères (Bulmer 1971). En considérant les covariances génétiques entre traits, le changement moyen multivarié des valeurs de caractères sur une génération peut être appréhendé comme suit (Lande & Arnold 1983) :

$$\Delta \bar{z} = \mathbf{G}\beta \quad (\text{eq. 5.5})$$

Où $\Delta \bar{z} = \{\Delta z_1, \Delta z_2, \dots, \Delta z_n\}$ correspond au vecteur des changements moyens de n caractères, $\mathbf{G}$ est la matrice de variance-covariance génétique additive des traits et $\beta = \{\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n\}$ est le vecteur des gradients de sélection directionnelle des n caractères. La mesure de gradients de sélection en milieu naturel nécessite d'avoir des mesures de fitness et de caractères indépendantes des effets environnementaux, ce qui est souvent compliqué (mais voir Kingsolver et al. 2001, Hereford 2009 pour des synthèses sur l'estimation des gradients de sélection). Les études s'intéressant au potentiel évolutif des populations s'attachent donc en premier lieu à caractériser les matrices $\mathbf{G}$.

Différents modèles statistiques permettent de dissocier les causes (génétiques et environnementales) de similarité entre apparentés pour permettre l'estimation de V_A , des covariances génétiques et environnementales entre caractères, des h^2 et des matrices $\mathbf{G}$.

5.2.3. Estimation de la variance génétique additive

L'estimation de la variance additive repose sur l'observation du degré de ressemblance entre les apparentés. Pour cela, plusieurs modèles de génétique quantitative peuvent être utilisés (Falconer & Mackay 1996) :

- **La régression parents-descendants** : comme son nom l'indique, elle est utilisée pour comparer des parents et leurs descendants. La régression parents-descendants se base sur un modèle statistique simple (régression linéaire) permettant de relier la valeur phénotypique du descendant Y à celle de son parent X .

$$Y_i = bX_i + \sigma_i \quad (\text{eq. 5.6})$$

Où b correspond à la pente de la régression et σ est un effet aléatoire résiduel avec $\sigma \sim N(0, V_E)$. Dans la mesure où $b = \text{cov}_G(Y_i, X_i)/V(X_i)$ et $\text{cov}_G(Y_i, X_i) = 1/2 V_A$ (le coefficient d'apparentement entre parents et descendants vaut 1/2). La variance génétique peut donc être facilement déduite de ce modèle de régression par l'équation :

$$V_A = 2bV(X_i)$$

Cette approche nécessite des observations (idéalement en conditions contrôlées) pour mesurer le trait phénotypique d'intérêt à la fois sur les parents et leurs descendants.

- **Le modèle famille** : il repose sur l'analyse de la variance inter-famille (notée V_F), elle-même directement liée à la covariance génétique intra-famille (notée $\text{cov}_G(X_i, X_{i'})$ où i et i' sont deux individus d'une même famille), et par conséquent à la variance génétique, tel que :

$$V_F = \text{cov}_G(X_i, X_{i'}) = rV_A + uV_D \quad (\text{éq. 5.7})$$

Où r est le coefficient de parenté entre les individus i et i' , soit la corrélation entre les valeurs reproductives des individus. r représente la corrélation qui serait obtenue si toute la variance phénotypique était d'origine génétique additive. u est la probabilité d'identité par descendance des génotypes des individus i et i' . u est généralement nul, sauf si les individus ont des liens d'ascendance par leurs deux parents respectifs, c'est-à-dire dans les cas où les individus sont issus des mêmes parents (pleins-frères) ou si les deux couples de parents sont eux-mêmes apparentés (doubles cousins germains). Ainsi, pour des familles de plein-frères, $V_F = 1/2 V_A + 1/4 V_D$ tandis que pour des familles de demi-frères, $V_F = 1/4 V_A$. V_F peut être estimée via un modèle linéaire mixte où la famille est considérée comme un effet aléatoire (F_j) suivant une loi normale de moyenne nulle et de variance V_F :

$$Y_{ij} = \mu + F_j + \sigma_{ij} \quad (\text{éq. 5.8})$$

Où Y_{ij} est la valeur phénotypique de l'individu i appartenant à la famille j , μ est un effet moyen et σ_{ij} est un effet aléatoire résiduel ($\sigma \sim N(0, V_{\text{Res}})$).

Cette approche nécessite des observations en conditions contrôlées pour mesurer le trait phénotypique d'intérêt sur les descendants de croisements connus.

- **Le modèle animal** : contrairement aux deux premiers modèles, le modèle animal permet de tenir compte de toutes les relations d'apparentement rencontrées au sein d'une population naturelle. Sous sa forme simple, le modèle décompose la valeur phénotypique d'un individu i telle que :

$$Y_i = \mu + a_i + \sigma_i \quad (\text{eq. 5.9})$$

Où a_i est un effet aléatoire traduisant la valeur génétique de l'individu i , tiré dans $a \sim N(0, \mathbf{A} \times V_A)$ et σ_i est un effet aléatoire résiduel. $\mathbf{A}$ correspond à la matrice des apparentements génétiques additifs entre individus, dans laquelle sont regroupés les coefficients de parenté, généralement inférées par une information de type pedigree.

Quel que soit le modèle utilisé, la qualité de l'estimation de V_A , et de l'héritabilité qui en découle, dépend du degré d'apparentement entre les individus étudiés, qui n'est pas toujours évident à déterminer.

La propension des espèces de plantes à produire un grand nombre de graines par individu a conduit à l'utilisation de descendances issues de pollinisation libre, notamment dans le cadre d'analyses de génétique quantitative menées *ex situ* (Gäüzere *et al.* 2013). Chez les arbres, ce type de descendances est couramment utilisé afin d'estimer l'héritabilité de traits quantitatifs. Si ce type de descendances permet d'avoir accès à un grand nombre d'individus apparentés de mère connue, il présente aussi l'inconvénient d'ignorer les relations d'apparentement par voie paternelle ainsi que les relations multigénérationnelles qui sont alors négligées par les modèles de génétique quantitative.

L'analyse de descendances issues de pollinisations libres repose sur l'hypothèse principale selon laquelle tous les individus au sein d'une même famille sont demi-frères, reliés par un coefficient d'apparentement $r = 0.25$. Par conséquent, la variance génétique additive est égale au produit de la variance inter-familles (V_F) par le coefficient $1/r = 4$ (d'où $V_A = 4 \times V_F$). Cette hypothèse en génère toutefois d'autres, relatives au système de reproduction et à l'apparentement entre les individus parents :

- Les plants mères des descendance sont non apparentées,
- Les croisements se font avec un grand nombre de pères, eux-mêmes non apparentés et non-apparentés aux mères,
- Il n'y a pas d'autofécondation,
- Il n'y a pas d'homogamie (i.e. pas d'accouplement préférentiel entre pères et mères apparentés).

Il est rare que l'ensemble de ces hypothèses soit validé dans les populations naturelles, ce qui a pour conséquence d'augmenter le taux d'apparentement moyen entre les individus d'une même famille, entraînant une surestimation de la variance génétique additive (V_A) et de l'héritabilité (h^2). D'autre part, la variance intra-famille peut également être gonflée par la dépression de consanguinité lorsque des croisements ont lieu entre individus apparentés ou en cas d'autofécondation.

Ces questions sont particulièrement importantes dans le cas des arbres pour lesquels il est difficile de contrôler les croisements *in situ* et pour lesquels, de fait, les écarts à l'hypothèse de vraies familles de demi-frères peuvent être fréquents.

La première étape de ce chapitre a donc été de tester l'hypothèse selon laquelle nos familles de sapins issues de pollinisations libres sont effectivement composées de demi-frères. Dans un second temps, les caractéristiques génétiques des populations le long des gradients altitudinaux a été appréhendée par l'estimation, au sein de chaque jardin commun, des variances génétiques additives V_A et des héritabilités.

Enfin, les contraintes multivariées à l'évolution ont été évaluées par le biais des dimensionnalités des matrices $\mathbf{G}$ estimées pour chaque jardin commun.

5.3. METHODES

5.3.1. Mesures de l'apparentement moyen au sein des familles de sapins

En l'absence de connaissance de la structure de pedigree au sein des populations, les relations de parenté entre les individus ne peuvent être estimées que par le biais de marqueurs

moléculaires (Lynch & Ritland 1999). Dans notre cas, seules les mères des semis sont connues ; les relations de parentés entre les individus issus d'un même arbre-mère ont été évaluées à l'aide de marqueurs SNP⁶.

5.3.1.1. Echantillonnage et génotypage

En 2014, un sous-échantillon de semis de sapin a été sélectionné dans le but de caractériser les liens de parenté intra-famille au sein du dispositif de transplantations croisées. 760 individus issus de 20 familles (parmi les 57 qui composent le dispositif) ont été prélevés à raison de 35 à 40 semis par famille en fonction du nombre d'individus vivants disponibles. En effet, le choix des familles ainsi que celui des sites sur lesquels les semis ont été prélevés ont été contraints par l'effectif disponible (= nombre de semis vivants) par famille. Les taux de mortalité étant plus importants en Vésubie, et aux niveaux intermédiaires sur les trois sites, les prélèvements ont été réalisés aux niveaux extrêmes (bas et haut) des sites Issole et Ventoux. De plus, les familles au sein desquelles les semis ont été échantillonnés ont été choisies de manière à représenter l'ensemble des populations d'origine. Compte tenu de ces deux contraintes (représentativité des populations d'origine et nombre suffisant d'échantillons), ont été sélectionnées :

- 8 familles provenant d'Issole à raison de 2 familles par provenance, excepté pour les provenances Iss3 et Iss4, représentées chacune par une famille.
- 5 familles provenant de Vésubie à raison d'une famille par provenance pour les provenances Ves1, Ves4 et Ves5 et deux familles représentant la provenance Ves2. Pour l'ensemble des arbres-mères de Ves3, les effectifs étaient trop faibles pour permettre l'échantillonnage souhaité.
- 7 familles provenant du Ventoux, aléatoirement réparties le long du gradient altitudinal.

La procédure d'échantillonnage est décrite plus en détail dans l'Encadré ci-après.

Les 760 individus récoltés, ainsi que leurs arbres-mères ont été génotypés à l'aide de 267 marqueurs SNP développés pour le sapin (Roschanski *et al.* 2013).

⁶ Single Nucleotide Polymorphism

ENCADRÉ

Echantillonnage des semis de sapin en transplantations croisées

Le dispositif de transplantations croisées est conçu de telle manière que les individus provenant d'une même famille sont plantés sur une même ligne, chaque ligne comprenant 7 semis supposés demi-frères (cf. Chapitre 2). La récolte de 760 semis revient donc à amputer le dispositif d'une centaine de lignes aléatoirement réparties sur les deux sites (Issole et Ventoux) et 4 jardins communs (bas et haut de chaque site) concernés. Afin de limiter l'impact engendré par ces récoltes, et notamment les modifications du statut de compétition des semis plantés dans les lignes attenantes aux lignes prélevées, il a été décidé d'extraire l'ensemble des blocs contenant les lignes d'intérêt. A terme, c'est donc 2588 semis qui ont été prélevés ce qui correspond à deux blocs complets supprimés sur chacun des deux jardins communs de chacun des deux sites. Chacun des 2588 semis a été prélevé avec ses racines et stocké individuellement puis séché à l'air libre pendant 3 semaines à 1 mois. Les aiguilles, tiges et racines de chaque individu ont ensuite été pesées séparément. L'analyse de ces données de biomasse a fait l'objet d'un stage de master 2 intitulé « Adaptation des arbres forestiers le long de gradients altitudinaux : analyse d'allocation de biomasse chez le sapin pectiné en région méditerranéenne » et dont les résultats seront discutés dans la discussion générale de cette thèse. Ces données ont également permis de calibrer un modèle permettant d'évaluer la biomasse totale de chaque semis (cf. Chapitre 4 § 4.3.2.6).

D'autre part, pour l'ensemble des semis appartenant aux 20 familles destinées à être génotypées (soit 996 semis vivants), les aiguilles, tiges et racines ont été photographiées : les différents éléments ont été disposés tour à tour entre deux plaques de verre disposées sur un support rétroéclairé puis photographiés. Les surfaces de chaque aiguille ont été mesurées pour chaque semis via le logiciel Grass. Ces données n'ont cependant pas été traitées dans le cadre de la thèse. En effet, des discussions relatives aux méthodes à employer pour mesurer précisément des surfaces foliaires ont été engagées au sein de l'unité. Il a été décidé de mener une série de tests visant à comparer différentes méthodes d'acquisition (scanner, appareil photo) et de traitement des images (via différents logiciels). Pour cela, des gabarits de taille et de surface précisément connues ont été mis au point. La facilité de mise en œuvre, le temps requis et la précision des mesures ont été mesurés. Les résultats de ces travaux sont en cours d'analyse. Dans l'attente des conclusions, les mesures entreprises dans le cadre de cette thèse ont été mises en suspens.

5.3.1.2. Mesure de l'apparentement intra-famille

Sur la base des génotypes obtenus pour les 760 semis et leurs mères :

- La compatibilité entre les mères et leurs descendants a été vérifiée
- Les coefficients d'apparentement intra-famille ont été mesurés.

Compatibilité arbres-mères/descendants

Chaque descendant partage nécessairement 50% de ses allèles avec son arbre-mère. Les génotypes des descendants ont donc été comparés, locus par locus, au génotype de leur arbre-mère et les locus pour lesquels au moins un des deux allèles du descendant est commun avec un allèle maternel ont été dénombrés.

Apparentement intra-famille

Les apparentements intra-famille ont été mesurés à l'aide du package *related* développé sous R (Pew *et al.* 2015). Ce package inclut la possibilité d'estimer des coefficients d'apparentement entre paires d'individus via sept estimateurs différents. Parmi ces sept estimateurs, trois admettent que les individus sont non consanguins. Ces trois estimateurs ont été décrits par Queller & Goodnight (1989), Li, Weeks & Chakravarti (1993) et Wang (2002). Par souci de clarté, ces estimateurs seront par la suite notés respectivement : QG, Li et Wa. Les quatre autres estimateurs, décrits par Ritland (1996), Lynch & Ritland (1999), Milligan (2003) et Wang (2007) tiennent quant à eux compte de la consanguinité entre individus. Par la suite, ces derniers seront respectivement notés Ri, LR, Mi et Wg. La mesure des coefficients d'apparentement est basée sur les approches développées pour le logiciel COANCESTRY (Wang 2011) brièvement décrites ci-après. Dans le cas simple où les individus sont non consanguins, deux individus diploïdes A et B peuvent partager 2, 1 ou aucun allèle identique par descendance (IBD) pour un locus donné. De plus, les allèles d'un même individu ne peuvent pas être IBD. Ces cas de figure correspondent aux cas 7, 8 et 9 du TABLEAU 5.1. Si Δ_7 , Δ_8 et Δ_9 traduisent les probabilités d'avoir respectivement deux allèles, un allèle ou aucun allèle IBD (TABLEAU 5.1), le coefficient d'ascendance commune à A et B, r_{AB} peut être mesuré tel que :

$$r_{AB} = \Delta_7 + \frac{1}{2}\Delta_8 \quad (\text{éq. 5.10})$$

r_{AB} représente la probabilité pour qu'un allèle tiré au hasard chez l'individu A soit IBD à un allèle tiré au hasard au même locus chez l'individu B.

TABEAU 5.1. Modalités d'IBD pour les 4 allèles d'un locus de deux individus diploïdes. Les deux points hauts représentent les deux allèles de l'individu A, les deux points bas ceux de l'individu B. Les allèles reliés par des traits sont IBD. Les valeurs de Δ correspondent aux probabilités d'obtenir les cas d'IBD 1 à 9 en fonction de la relation de parenté entre A et B. Les colonnes 1 à 6 traduisent le cas d'individus consanguins (d'après Wang 2011).

Parenté	Δ_1	Δ_2	Δ_3	Δ_4	Δ_5	Δ_6	Δ_7	Δ_8	Δ_9
Parent-Descendant	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Plein-frères	0	0	0	0	0	0	1/4	1/2	1/4
Demi-frères	0	0	0	0	0	0	0	1/2	1/2

Toutefois, l'hypothèse de populations allogames (= sans croisement entre individus apparentés) n'est pas toujours bien respectée dans les populations naturelles. La fragmentation et la petite taille des populations ainsi que les accouplements non-aléatoires entre individus peuvent entraîner de la consanguinité et les coefficients d'apparentement calculés sans tenir compte de cette consanguinité sont alors biaisés. Dans l'idéal, les neuf modalités d'IBD présentées dans le TABLEAU 5.1 doivent être prises en compte pour donner une description complète des possibles relations d'IBD entre les 4 allèles possédés par deux individus à un locus donné. Etant données les probabilités de chacune des 9 modalités d'IBD pour les individus A et B, le coefficient de consanguinité (F , éq. 5.11) et d'ascendance commune (r_{AB} , éq. 5.12) sont définis tels que :

$$F_A = \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 \quad \text{et} \quad F_B = \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_5 + \Delta_6 \quad (\text{éq. 5.11})$$

$$r_{AB} = 2\Delta_1 + \Delta_3 + \Delta_5 + \Delta_7 + \frac{1}{2}\Delta_8 \quad (\text{éq. 5.12})$$

Où Δ_i est la probabilité de la modalité d'IBD i (à noter que $\sum_{i=1}^9 \Delta_{ij} = 1$). Les neuf probabilités d'IBD sont données dans le TABLEAU 5.1 pour des relations de type parents-descendants, plein-frères et demi-frères. Dans le cas qui nous intéresse (à savoir des liens de parentés de type demi-frères) les coefficients de consanguinité devraient systématiquement être nuls et l'utilisation d'estimateurs permettant de prendre en compte la consanguinité ne devrait donc pas modifier les estimations des coefficients d'apparentement.

Le choix de l'estimateur à utiliser pour l'interprétation des résultats a été fait sur la base de résultats obtenus par simulations. Sur la base des fréquences alléliques calculées à partir des génotypes des 760 semis, un jeu d'individus contenant un nombre déterminé de couples pour lesquels les liens de parentés sont connus : 100 couples d'individus (i) non apparentés, (ii) parents-descendants, (iii) demi-frères et (iv) pleins frères, a été généré. Les estimations des liens de parentés entre ces individus simulés ont été réalisées avec chacun des sept estimateurs puis comparées graphiquement. L'estimateur le plus précis a été utilisé pour évaluer les liens de parenté au sein des 20 familles de semis de sapin échantillonnées.

5.3.2. Caractéristiques génétiques des populations le long des gradients altitudinaux

Tous les composants de la variance phénotypique peuvent varier d'une population à l'autre. De fait, l'estimation de la proportion de variance additive par rapport à la variance totale, i.e. l'héritabilité est une propriété non seulement des traits mesurés, mais également des populations et de l'environnement auquel ces populations sont soumises (Falconer & Mackay 1996). Les composantes génétiques de la variance sont influencées par les fréquences alléliques et peuvent donc varier entre populations. Par exemple, les petites populations qui se maintiennent depuis suffisamment longtemps pour que certains allèles y soient fixés sont supposées présenter des héritabilités plus faibles (VA plus faible) que les grandes populations. De même, si les conditions environnementales sont très hétérogènes sur de courtes échelles d'espace et de temps, la variance environnementale (VE) va tendre à augmenter et inversement dans le cas de conditions environnementales homogènes. De fait, l'héritabilité va tendre à diminuer dans le premier cas ou à augmenter dans le second. Il apparaît donc essentiel d'estimer ce paramètre (h^2) à l'échelle du site expérimental, dans notre cas à l'échelle du jardin commun au sein de chaque site (soit 3 x 3 estimations).

Comme précédemment décrit, la variance génétique additive peut être estimée par le biais de plusieurs modèles de génétique quantitative. Parmi eux, celui adapté aux données dont nous disposons est le modèle « famille ». Le modèle développé ici est basé sur l'ANOVA hiérarchique développée dans le chapitre précédent (Chapitre 4 § 4.3.2.6) à laquelle a été ajouté, entre autres, un effet famille aléatoire (éq. 5.13). Le modèle inclus donc les effets suivants :

$$Y_{i,j,k,l,m,n} = \mu + p_i + j_{(j/i)} + b_{(k/j)} + s_l + (j \times s)_{(i/j,l)} \quad (\text{éq. 5.13})$$

$$+ N_{j/i} \times F_{m/l} + N_{j/i} \times PU_{n/k} + \varepsilon_{i,j,k,l,m,n}$$

Où pour chaque trait phénotypique mesuré Y , p est l'effet du site de plantation i , j est l'effet du jardin commun j hiérarchisé dans i , b est l'effet du bloc k hiérarchisé dans j , s est l'effet de la provenance (altitude d'origine des semis) l et $(j \times s)$ est l'interaction entre le jardin commun et la provenance. Tous ces effets sont considérés comme fixes. $N_{j/i} \times F_{m/l}$ et $N_{j/i} \times PU_{n/k}$ correspondent respectivement aux effets aléatoires de la famille m (hiérarchisée dans la provenance l) et de la parcelle unitaire n (hiérarchisée dans le bloc k) au sein de chaque jardin commun. Les effets famille et PU suivent respectivement $N \sim (0 ; V_F)$ et $N \sim (0 ; V_{PU})$. ε est la variance résiduelle intra-PU et suit $N \sim (0, V_{Res})$. Dans ce modèle, les interactions génotype/environnement testées dans le Chapitre 4 (autres que l'interaction jardin commun $\times$ provenance) ont été supprimées puisqu'il a été montré qu'elles étaient pour la plupart non significatives et dans tous les cas peu explicatives. De même, l'effet du site d'origine, non significatif, a été supprimé.

L'ajustement des modèles a été réalisée via une méthode bayésienne implémentée dans le logiciel Stan (Stan Development Team 2016 ; Carpenter *et al.* 2016) basée sur l'échantillonnage par la méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC). Contrairement à la plupart des logiciels ou packages qui proposent ce type d'approche, l'algorithme implémenté dans Stan est de type Monte-Carlo hybride. Nous ne rentrerons pas ici dans le détail des calculs mais noterons simplement que cet algorithme converge généralement plus rapidement que les autres, notamment dans le cas de modèles de grande dimension. Stan a notamment été préféré à MCMCglmm (Hadfield 2010) pour lequel les estimations étaient plus difficiles à obtenir et moins stables.

Si le logiciel Stan permet de coder de nombreux types de modèles hiérarchiques complexes, son utilisation est peu intuitive. Le logiciel dispose de son propre langage de programmation et nécessite que la totalité du modèle soit écrite à la main par l'utilisateur, ce qui est à la fois

long et source d'erreur. Le package R *brms* développé par (Bürkner 2016) permet de contourner cette difficulté et offre la possibilité de coder simplement des modèles complexes, sur la base de la syntaxe utilisée dans le package *lme4*.

Pour chacun des six traits phénotypiques étudiés, les modèles ont été ajustés en utilisant trois MCMC indépendantes de 2000 itérations et une phase d'initialisation de 400 itérations chacune. Les variables d'accroissement en hauteur (HI), de biomasse totale (TW), de longueur de la plus longue branche (LB) et de phénologie du débourrement (BB), ont été analysées selon un modèle linéaire. Les variables de survie (SR) et de production de branches (PB), ont été analysées en tant que variables binomiales en utilisant la fonction de lien *logit*. Les données ont préalablement été systématiquement centrées et réduites. Les variances inter-familles, inter-PU et résiduelles sont considérées significatives lorsque les intervalles de confiance à 95% des estimations n'intègrent pas 0.

Pour chacun des traits et dans chacun des jardins communs, l'héritabilité a été mesurée telle que :

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P} = \frac{4V_F}{(V_F + V_{PU} + V_{Res})} \quad (\text{éq. 5.14})$$

Comme pour les variances, les héritabilités sont considérées significatives lorsque les intervalles de confiance à 95% des estimations n'intègrent pas 0.

Pour chaque trait, il a été vérifié que le modèle convergeait bien via le paramètre $\hat{R}$ (le modèle a correctement convergé si $\hat{R}$ est inférieur à 1,1) et que les estimations de variances obtenues par chacune des trois MCMC étaient similaires.

5.3.3. Corrélations génétiques et environnementales entre traits

Le package *brms/stan* permet également de réaliser des analyses multivariées dans le cadre d'un modèle linéaire. Le modèle présenté ci-dessus (éq. 5.13) a été ajusté pour les 15 couples de traits mesurés en utilisant, comme pour le modèle mono-varié (pour un seul trait), trois MCMC indépendantes de 2000 itérations et une phase d'initialisation de 400 itérations chacune. Les analyses bivariées ont été réalisées sur les données individuelles pour les couples de traits

impliquant des traits de croissance et de phénologie, et sur les valeurs moyennes par PU pour les couples de traits impliquant la survie.

Les corrélations génétiques ont été extraites directement des modèles telles que :

$$cor_F(T_1, T_2) = \frac{cov_F(T_1, T_2)}{\sigma_F(T_1) \times \sigma_F(T_2)} \quad (\text{eq. 5.15})$$

Où $cov_F(T_1, T_2)$ correspond à la covariance génétique entre les deux traits mesurés, $\sigma_F(T_1)$ est l'écart-type du premier trait et $\sigma_F(T_2)$ est l'écart-type du second trait.

Les corrélations phénotypiques ont été recalculées à partir des variances/covariances estimées aux niveaux famille, PU et résiduel telles que :

$$\begin{aligned} cov_P(T_1, T_2) &= cor_F(T_1, T_2) + cov_{PU}(T_1, T_2) + cov_{Res}(T_1, T_2) \\ \sigma_P^2(T) &= \sigma_F^2(T) + \sigma_{PU}^2(T) + \sigma_{Res}^2(T) \\ cor_P(T_1, T_2) &= \frac{cov_P(T_1, T_2)}{\sigma_P(T_1) \times \sigma_P(T_2)} \quad (\text{eq. 5.16}) \end{aligned}$$

Où σ_{PU}^2 et cov_{PU} correspondent respectivement à la variance et à la covariance mesurées au niveau PU et σ_{Res}^2 et cov_{Res} à la variance et à la covariance mesurées au niveau résiduel.

Pour chaque couple de trait, il a été vérifié que le modèle convergeait bien via le paramètre $\hat{R}$ et que les estimations de corrélations obtenues par chacune des MCMC étaient similaires.

5.3.4. Potentiel évolutif et contraintes multivariées à l'évolution

Les analyses décrites ci-après ont été réalisées sur des matrices **G** standardisées pour chaque jardin commun, contenant les héritabilités sur la diagonale et les covariances standardisées hors de la diagonale.

Pour chacune des neuf matrices **G** obtenues, quatre indices statistiques décrivant le potentiel évolutif des populations ont été mesurés (n_D , e_{max} , $\bar{e}$ et v_T , voir définitions ci-dessous). Ces paramètres sont liés aux valeurs propres (λ_i) des matrices **G** qui ont été calculées via la fonction *eigen* du logiciel R. Le nombre de dimensions efficaces de la matrice **G**, n_D , a été calculé tel que :

$$n_D = \sum_{i=1}^n \frac{\lambda_i}{\lambda_m} \quad (\text{éq. 5.17})$$

Où n est le nombre de caractères mesurés, λ_i est la valeur propre associée à chaque dimension i et λ_m est la valeur propre la plus forte.

$e_{\max}$ correspond au maximum d'évolutivité. Ce maximum est obtenu lorsque la sélection et l'axe contenant le plus de variance génétique additive (axe appelé $\mathbf{g}_{\max}$) sont alignés (Kirkpatrick 2009) :

$$e_{\max} = \sqrt{\lambda_m} \quad (\text{éq. 5.18})$$

En l'absence de connaissance relative aux gradients de sélection expérimentés par une population, le potentiel évolutif d'une matrice $\mathbf{G}$ peut être évalué en estimant son évolutivité moyenne ($\bar{e}$) le long de gradients de sélection aléatoires (Hansen & Houle 2008). Si le vecteur des gradients de sélection β est symétriquement distribué dans l'espace des n caractères et que la moyenne des β vaut 1, alors :

$$\bar{e} = \frac{\sum_i \lambda_i}{n} \quad (\text{éq. 5.19})$$

Enfin, la variance génétique totale, v_T (Kirkpatrick 2009) a été calculée telle que :

$$v_T = \sum_{i=1}^n \lambda_i \quad (\text{éq. 5.20})$$

5.3.5. Comparaison des matrices $\mathbf{G}$

De nombreuses méthodes ont été développées afin de comparer les matrices $\mathbf{G}$ entre populations (voir Teplitsky *et al.* 2014a pour un résumé), mais nous avons choisi la méthode dite « Random skewers » (RS ; Calsbeek and Goodnight 2009). Cette méthode compte parmi les plus performantes pour détecter de faibles différences entre les matrices $\mathbf{G}$ (Teplitsky *et al.* 2014a). La méthode RS est basée sur l'équation de Lande (éq. 5.5). Les deux matrices à comparer sont multipliées par un grand nombre de vecteurs de gradients de sélection (β) aléatoires. Les vecteurs de réponse ($\Delta \bar{z}$) résultant d'un même β sont comparés via un indice de corrélation entre vecteurs qui correspond au cosinus de l'angle entre les deux vecteurs de

réponse. La valeur moyenne de la corrélation entre les réponses à une même pression de sélection traduit la fréquence avec laquelle deux populations répondent de manière similaire (i.e. dans la même direction) à une même pression de sélection :

$$RS(G_1, G_2) = E[\cos(G_1\beta, G_2\beta)]_{\beta} \quad (eq. 5.21)$$

Où G_1 et G_2 sont les deux matrices G à comparer et $E[.]_{\beta}$ est la valeur attendue pour un jeu de vecteurs de sélection aléatoire β . La comparaison des matrices G a été réalisée via la fonction *RandomSkewers* du package R *evolqg* (Melo et al. 2015). La significativité de la comparaison RS est déterminée à partir de l'hypothèse nulle selon laquelle il n'y a pas de corrélations entre les vecteurs aléatoires.

5.4. RESULTATS

5.4.1. Apparentements intra-familles

5.4.1.1. Compatibilité arbre-mères/descendants

Pour chacun des 760 semis génotypés la compatibilité entre arbre-mère et descendant est systématiquement validée. En effet, chaque semis partage au moins un allèle avec son arbre-mère à chacun des 267 marqueurs SNP testés.

5.4.1.2. Apparentement intra-famille

Choix de l'estimateur

Sur le jeu de génotypes simulés, les 7 estimateurs fournissent des estimations très proches des valeurs attendues (i.e. 0 pour les individus non-apparentés ; 0,25 pour les demi-frères et 0,5 pour les pleins frères et parents-descendants ; FIGURE 5.2). La variance autour de l'estimation dépend à la fois de l'estimateur utilisé et de l'apparentement mesuré. Par exemple, la variance autour des estimations des coefficients d'apparentement entre demi-frères est faible et équivalente d'un estimateur à l'autre. Au contraire, la variance autour de l'estimation des coefficients d'apparentement entre non apparentés est très faible pour 4 indices et beaucoup plus importante pour les trois autres. L'indice qui combine la meilleure estimation globale (i.e.

l'estimation la plus proche de la valeur attendue pour les 4 types d'apparentement) et la variance la plus faible autour de cette estimation est l'indice Li. Cet indice a donc été utilisé pour estimer les coefficients d'apparentement au sein des familles de semis de sapins.

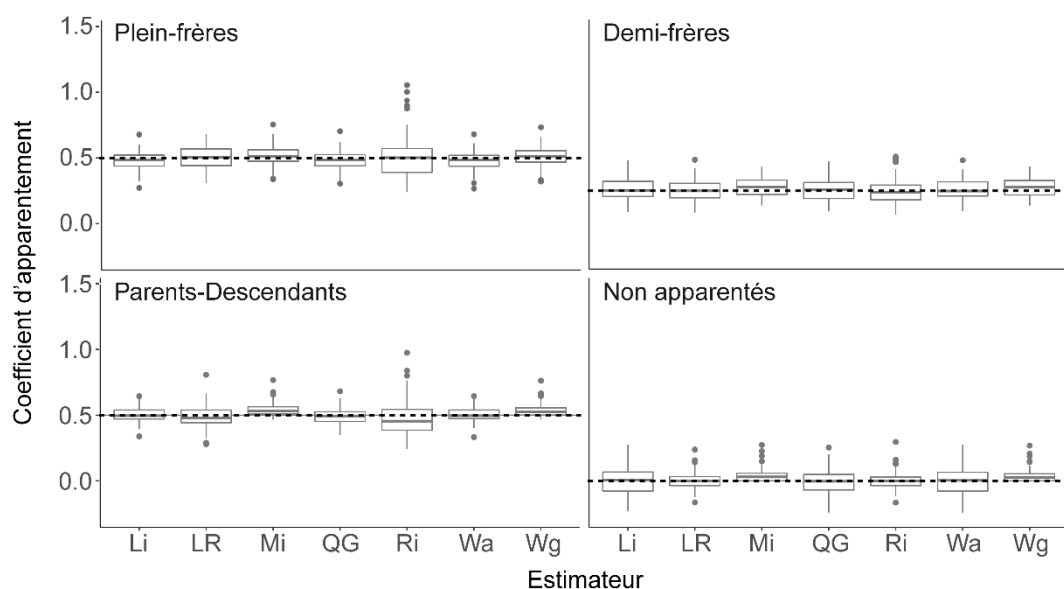


FIGURE 5.2. Estimation des coefficients d'apparentement par chacun des 7 estimateurs pour les couples d'individus simulés avec quatre types de parenté. Les lignes horizontales pointillées correspondent à la valeur attendue pour le lien de parenté considéré.

Estimation des liens de parenté au sein des familles de semis

La distribution des estimations des coefficients d'apparentement intra-famille correspond globalement à la distribution des valeurs estimées avec l'estimateur Li pour des couples simulés d'individus demi-frères (FIGURE 5.3a). D'après les courbes obtenues sur les données simulées, pour des coefficients d'apparentement compris entre 0,05 et 0,13, les couples de semis peuvent être soit demi-frères, soit non apparentés. De la même manière, pour des coefficients d'apparentement compris entre 0,37 et 0,45, il est impossible de discriminer les couples de demi-frères des couples de plein-frères. Dans notre cas, les valeurs moyennes d'apparentement estimées sont comprises entre 0,13 et 0,45 (FIGURE 5.3b). Au sein de chaque famille, en moyenne 12% des apparentements estimés sont inférieurs à 0,13 et 16% sont supérieurs à 0,45.

Les valeurs moyennes d'apparentement intra-famille les plus élevées sont obtenues pour des familles issues de Vtx (familles 15 à 18 et 20 ; FIGURE 5.3b). Nous admettons que les familles utilisées ici sont bien des familles de demi-frères et que, le cas échéant, l'écart à cette hypothèse est suffisamment faible pour ne pas biaiser outre mesure les estimations de variance génétique et d'héritabilité (Gaüzere *et al.* 2016a; b).

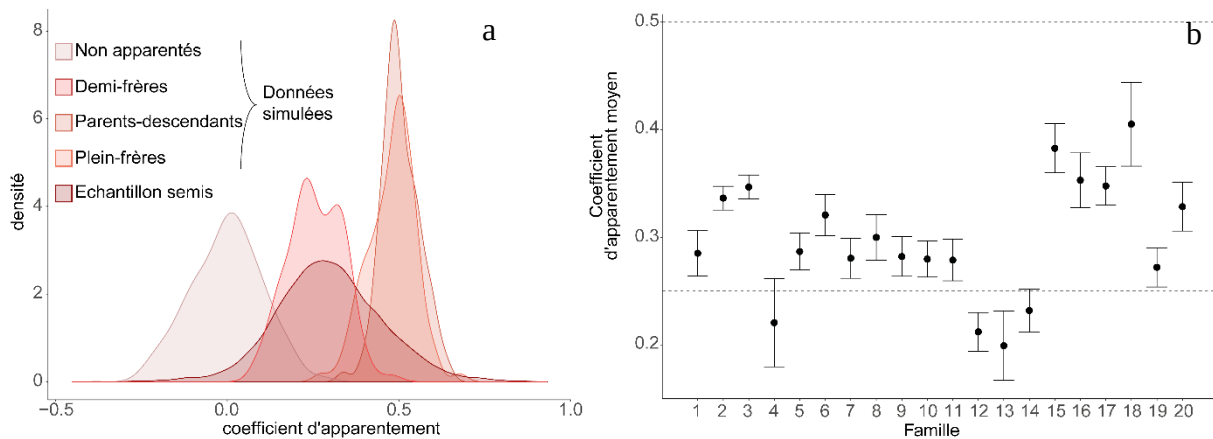


FIGURE 5.3. Estimations des coefficients d'apparentement réalisés avec l'estimateur Li. **(a)** Densité des estimations obtenues sur le jeu de données simulées pour des apparentements connus et sur les 760 semis. La courbe obtenue pour les 760 semis ne comprend que les comparaisons entre individus appartenant à une même famille. **(b)** Coefficients moyens (et variance associée) estimés par famille (les familles sont numérotées de 1 à 20). Les lignes pointillées correspondent aux valeurs attendues pour des familles ne contenant que des demi-frères ou que des plein-frères ou parents-descendants.

5.4.2. Structuration génétique et évolutivité des populations le long des gradients altitudinaux de test

5.4.2.1. Validité des modèles mono- et multi-variés

L'ensemble des modèles (mono- et multivariés) convergent correctement ($\hat{R} < 1,1$). Chaque modèle a été ajusté via trois MCMC indépendantes. Pour chaque modèle, les trois MCMC donnent des estimations des variances et corrélations entre traits à l'échelle famille, PU et résiduelle très similaires (FIGURE 5.4). Nous accordons donc grande confiance aux estimations obtenues.

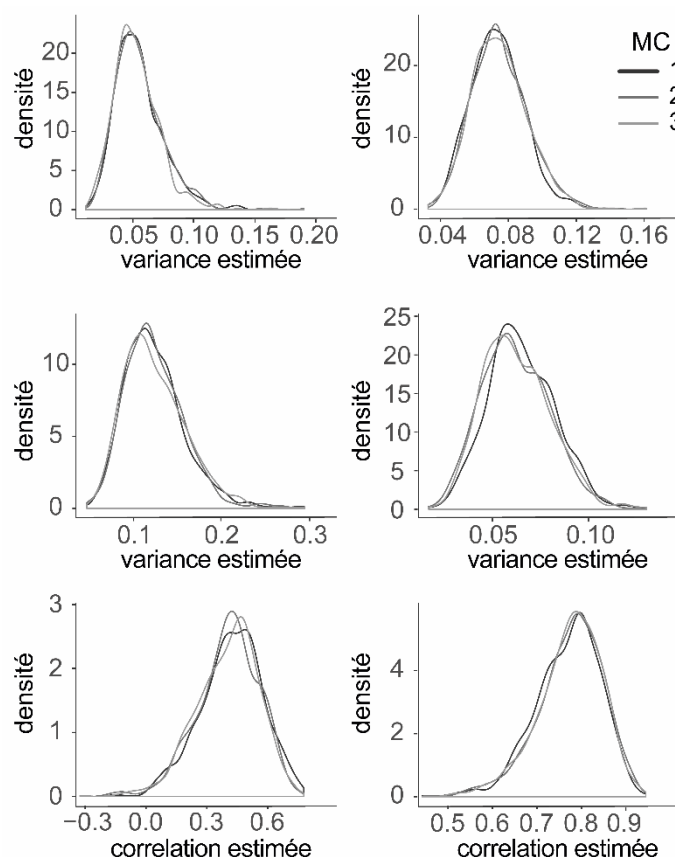


FIGURE 5.4. Exemple de sorties des modèles mono- et multivariés, pour un jardin commun (Vtx_L). A gauche, les variances et corrélations estimées à l'échelle inter-famille, à droite variances et corrélations estimées à l'échelle inter-PU. La ligne supérieure correspond aux variances estimées par le modèle mono-varié pour HI ; la ligne du milieu correspond aux variances estimées par le modèle mono-varié pour LB ; la dernière ligne correspond aux corrélations estimées par le modèle multivarié pour le couple de traits HI/LB. MC = Markov Chain.

5.4.2.2. Diversité génétique au sein des populations et corrélations entre traits

Les six traits potentiellement adaptatifs mesurés présentent des variances génétiques additives et phénotypiques significatives (FIGURE 5.5 ; ANNEXE 3).

Pour l'ensemble des jardins communs étudiés, l'héritabilité mesurée sur les traits de croissance ($\overline{h_{HI}^2} = 0,208$; $\overline{h_{LB}^2} = 0,283$; $\overline{h_{TW}^2} = 0,506$ et $\overline{h_{PB}^2} = 0,342$; FIGURE 5.6) est globalement plus élevée que l'héritabilité mesurée pour la survie ($\overline{h_{SR}^2} = 0,191$), elle-même supérieure à l'héritabilité mesurée pour la phénologie du débourrement ($\overline{h_{BB}^2} = 0,173$). Les héritabilités

mesurées au sein de chaque jardin commun sont toutes significatives (l'intervalle de confiance à 95% n'inclut pas 0 ; ANNEXE 4) mais elles ne sont pas significativement différentes d'un jardin commun à l'autre (les intervalles de confiance à 95% sont chevauchants). Les intervalles de confiance autour de l'estimation de l'héritabilité sont globalement assez larges.

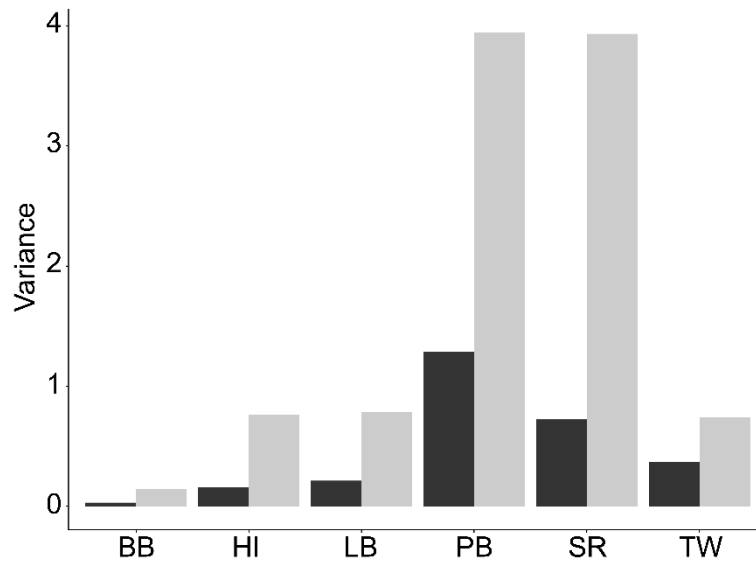


FIGURE 5.5. Variances génétiques additives (V_A ; en noir) et phénotypiques (V_P ; en gris) moyennes estimées à partir des mesures de traits centrées réduites (pour l'ensemble des jardins communs).

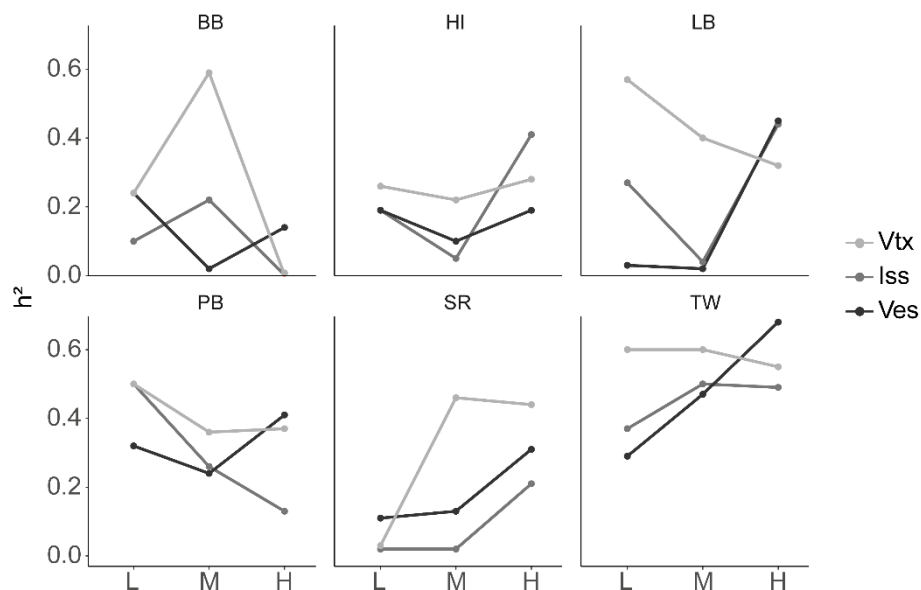


FIGURE 5.6. Héritabilités estimées pour chacun des six traits mesurés dans les neuf jardins communs.

La totalité des corrélations phénotypiques et la très grande majorité des corrélations génétiques estimées entre les traits sont positives ou nulles, quel que soit le jardin commun considéré. L'ensemble des corrélations phénotypiques est significatif (mais faible), tandis que peu de corrélations génétiques sont estimées significatives (mais fortes ; FIGURE 5.7). De plus, les corrélations génétiques estimées significatives diffèrent grandement d'un site de plantation à l'autre, mais également entre jardins communs au sein de chaque site. Les tendances observées sont cependant du même type partout. Les corrélations significatives sont plus fréquemment mesurées dans les jardins communs de basse et moyenne altitude en Vtx, de basse altitude en Iss et de haute altitude en Ves.

De manière générale, les corrélations significatives sont le plus fréquemment estimées entre les traits de croissance. Notamment, les corrélations les plus fortes sont mesurées entre LB et TW ($\overline{cor_{LB/TW}} = 0,6$ sur l'ensemble des sites, $\overline{cor_{LB/TW}} = 0,8$ en Vtx et Iss) et, dans une moindre mesure entre HI et TW ($\overline{cor_{HI/TW}} = 0,5$ sur l'ensemble des sites). Ceci découle directement de la construction de la variable de biomasse (TW), combinaison linéaire de la hauteur totale et de la longueur des branches.

La phénologie est, contrairement à ce à quoi on pourrait s'attendre, peu corrélée aux traits de croissance, à l'exception de HI en Vtx_L et Iss_L ($\overline{cor_{HI/BB}} = 0,48$), de TW dans les jardins communs de basse et moyenne altitude de Vtx et Iss et de haute altitude de Ves ($\overline{cor_{TW/BB}} = 0,46$) et de PB en Ves_H ($cor_{PB/BB} = 0,44$).

La survie n'est significativement corrélée aux autres traits qu'en Vtx_M (en moyenne, $cor = 0,4$ entre SR et HI, BB, TW et PB) et en Ves_M et Ves_L (en moyenne, $cor = 0,4$ entre SR et BB et TW).

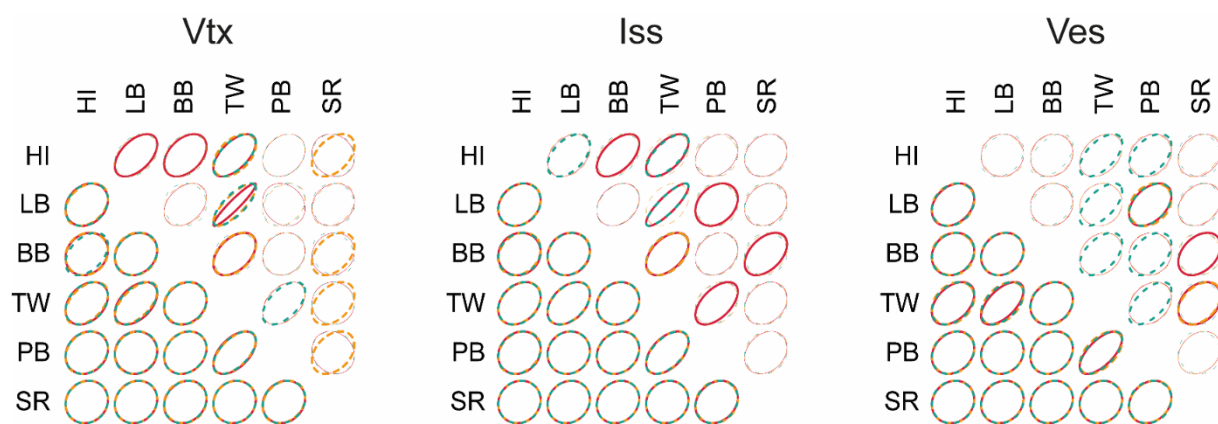


FIGURE 5.7. Matrices de corrélations génétiques additives (demi-matrices hautes) et phénotypique (demi-matrices basses) sur chacun des 9 jardins communs (bas : trait plein rouge, moyen : trait pointillé orange, haut : trait pointillé bleu). Plus les ellipses sont étroites et allongées et plus les corrélations sont fortes. Un cercle parfait indique l'absence de corrélation tandis qu'une ligne droite indique une corrélation parfaite. Les corrélations significatives au seuil 5% sont indiquées par des traits épais. Allongement SW-NE = corrélation positive et SE-NW = corrélation négative.

5.4.2.3. Similarité des matrices **G** entre les jardins communs

Les coefficients de similarité de la réponse à la sélection mesurés vont de 0,51 à 0,92, indiquant que les matrices **G** testées sont globalement peu différenciées (FIGURE 5.8). Au sein d'un même site de plantation, les différents environnements n'induisent pas de modification de l'expression de la variabilité génétique (**G**) de nature à modifier la réponse à la sélection, exceptée entre les niveaux Iss_M et Iss_H. Entre sites de plantation, les réponses à la sélection significativement différentes entre jardins communs interviennent principalement entre jardins communs d'altitudes différentes. Toutefois, la comparaison RS ne met pas en évidence un jardin commun qui induise systématiquement une modification significative de **G**.

	<i>Iss_M</i>	<i>Iss_H</i>	<i>Ves_L</i>	<i>Ves_M</i>	<i>Ves_H</i>	<i>Vtx_L</i>	<i>Vtx_M</i>	<i>Vtx_H</i>
<i>Iss_L</i>	0.74	0.76	0.75	0.66	0.87	0.91	0.77	0.81
<i>Iss_M</i>		0.51	0.86	0.82	0.73	0.69	0.74	0.61
<i>Iss_H</i>			0.57	0.61	0.81	0.79	0.72	0.89
<i>Ves_L</i>				0.84	0.75	0.63	0.81	0.68
<i>Ves_M</i>					0.74	0.55	0.67	0.74
<i>Ves_H</i>						0.83	0.84	0.92
<i>Vtx_L</i>							0.77	0.78
<i>Vtx_M</i>								0.77

FIGURE 5.8. Matrice de comparaison des matrices **G**. Les chiffres correspondent à la valeur moyenne de la corrélation entre les réponses à une même pression de sélection. Les cases colorées correspondent aux cas où les matrices **G** répondent de manières significativement différentes à la sélection.

5.4.2.4. Structure des matrices **G** et trajectoire des traits

Le nombre de dimensions efficaces mesurées pour chaque jardin commun est globalement faible ($n_D < 2$; TABLEAU 5.2), excepté en *Ves_L* où le nombre de dimensions efficaces est de 2,5. Ce résultat va de pair avec le fait que la composante principale de **G** ($g_{\max}$) contienne plus de la moitié de la variance génétique totale pour chacun des jardins communs excepté *Ves_L* (TABLEAU 5.3) et avec la décroissance rapide des valeurs propres sur l'ensemble des jardins communs (FIGURE 5.9).

Les matrices **G** des trois jardins communs d'Iss et des jardins communs *Ves_L* et *Ves_M* ont des dimensionnalités variables (allant de 1.6 pour *Iss_L* à 2.5 pour *Ves_L*) mais montrent une évolutivité globalement faible ($e_{\max} = 0.8$, $\bar{e} = 0.2$ et $v_T = 1.3$ en moyenne pour ces 5 jardins communs).

A l'inverse, les matrices **G** des trois jardins communs de *Vtx* et du jardin commun *Ves_H* montrent une évolutivité élevée ($e_{\max} = 1.1$, $\bar{e} = 0.4$ et $v_T = 2.2$ en moyenne pour ces 4 jardins communs).

TABLEAU 5.2. Paramètres associés aux matrices **G** estimées par jardin commun. n_D = nombre efficace de dimensions, $e_{\max}$ = maximum d'évolutivité, $\bar{e}$ = évolutivité moyenne le long de gradients de sélection aléatoires, v_T = variance génétique additive totale.

<i>Niv</i>	n_D	$e_{\max}$	$\bar{e}$	v_T
<i>Iss_L</i>	1,643	0,939	0,241	1,449
<i>Iss_M</i>	1,798	0,777	0,181	1,085
<i>Iss_H</i>	1,576	1,032	0,280	1,677
<i>Ves_L</i>	2,492	0,687	0,196	1,177
<i>Ves_M</i>	1,804	0,738	0,164	0,982
<i>Ves_H</i>	1,785	1,104	0,362	2,175
<i>Vtx_L</i>	1,675	1,147	0,367	2,203
<i>Vtx_M</i>	1,976	1,152	0,437	2,623
<i>Vtx_H</i>	1,989	0,989	0,324	1,947

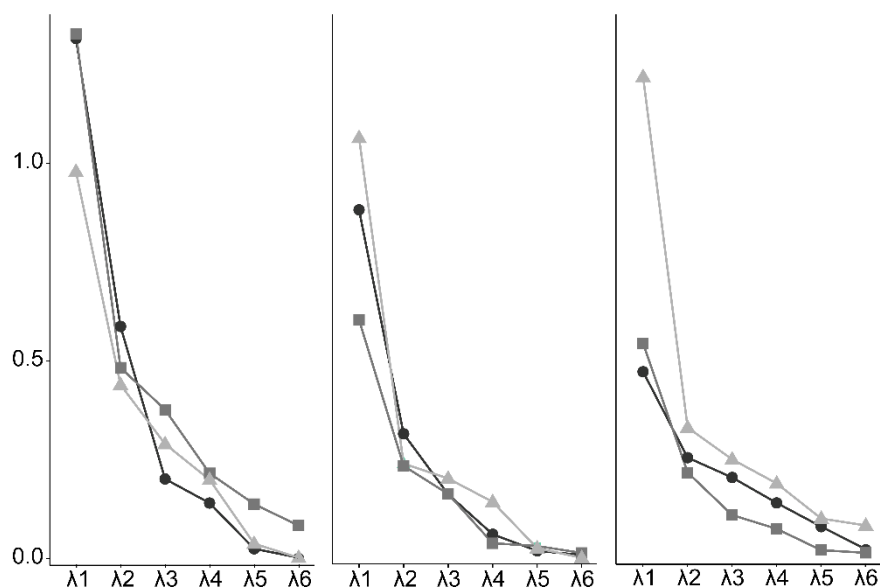


FIGURE 5.9. Décroissance des 6 valeurs propres (λ_i) de **G** mesurées pour chacun des neuf jardins communs du Ventoux (à gauche), d'Issole (au milieu) et de Vésubie (à droite). Ronds : jardins communs bas ; Carrés : jardins communs moyens ; Triangles : jardins commun hauts.

TABLEAU 5.3. Variance expliquée par la première valeur propre (Vg_{max}) et caractérisation du premier vecteur propre des matrices **G** estimées dans chaque jardin commun : les 6 dernières lignes du tableau correspondent à la corrélation de chacun des traits mesurés avec la composante principale de **G** soit au poids de chaque trait dans g_{max} .

	<i>Iss_L</i>	<i>Iss_M</i>	<i>Iss_H</i>	<i>Ves_L</i>	<i>Ves_M</i>	<i>Ves_H</i>	<i>Vtx_L</i>	<i>Vtx_M</i>	<i>Vtx_H</i>
Vg_{max}	0,61	0,63	0,56	0,40	0,56	0,55	0,60	0,50	0,51
<i>HI</i>	0,28	0,12	0,48	0,34	0,20	0,24	0,31	0,25	0,34
<i>PB</i>	0,58	0,27	0,08	0,60	0,29	0,44	0,17	0,25	0,39
<i>LB</i>	0,42	0,11	0,58	0,07	0,03	0,46	0,60	0,42	0,44
<i>BB</i>	0,17	0,37	0,02	0,31	0,04	0,19	0,22	0,43	0,01
<i>TW</i>	0,61	0,88	0,65	0,60	0,90	0,71	0,68	0,60	0,74
<i>SR</i>	0,04	0,04	0,05	0,25	0,26	0,04	0,01	0,39	-0,04

L'analyse du premier vecteur propre des matrices **G** indique que pour chaque jardin commun la ligne de moindre résistance est principalement associée à la biomasse (TABLEAU 5.3). Ce résultat est cohérent avec le fait que *TW* présente en moyenne la plus forte héritabilité ($\overline{h^2_{TW}} = 0,506$; FIGURE 5.6).

Les traits de croissance *PB* et *LB* contribuent fortement à la ligne de moindre résistance. Cependant, leur contribution est plus variable. Les contributions de *PB* à la ligne de moindre résistance sont fortes pour les jardins communs *Iss_L* et *Ves_L* et *Ves_M* tandis que les contributions de *LB* sont plus élevées pour les jardins communs *Iss_H*, *Ves_H*, *Vtx_H* et *Vtx_L*. Les contributions de *HI* sont globalement plus faibles que celles des trois autres traits de croissance. Ce dernier constat est cohérent avec le fait que *HI* présente l'héritabilité la plus faible mesurée pour les traits de croissance ($\overline{h^2_{HI}} = 0,208$; FIGURE 5.6).

Une fois l'effet de la croissance pris en compte, les valeurs propres diminuent régulièrement, indiquant que les données sont peu structurées selon les axes associés.

La contribution du trait de phénologie du débourrement est également variable d'un jardin commun à l'autre. Elle est notamment importante pour les jardins communs *Iss_M*, *Ves_L*, *Vtx_L* et *Vtx_M*. Là encore, les résultats sont cohérents avec l'héritabilité élevée mesurée pour *BB* dans ces jardins communs ($\overline{h^2_{BB}} = 0,322$ pour les 4 jardins communs considérés ; FIGURE 5.6).

Finalement, SR contribue peu à la ligne de moindre résistance des matrices **G** excepté pour Ves_L, Ves_M et Vtx_M. Excepté pour Vtx_M, il ne s'agit pas des jardins communs pour lesquels l'héritabilité estimée pour ce trait est la plus forte.

5.5. DISCUSSION

Apparentements intra-populations

Les valeurs d'apparentement intra-populations moyennes estimées pour les 20 familles génotypées sont proches des valeurs d'apparentement attendues pour des familles de demi-frères. Pour quelques familles, provenant exclusivement du Ventoux, les estimations sont plus proches des valeurs attendues pour des familles de pleins-frères. Ceci peut en partie être dû au fait que la densité de sapins est plus faible sur le Ventoux. Sur ce site, on peut donc s'attendre à ce que le nombre effectif de pères soit plus faible, ou que le succès reproducteur des pères soit déséquilibré (Kang 1991; Oddou-Muratorio, Klein & Austerlitz 2005).

Comme déjà mentionné, l'estimation de l'héritabilité, dépend grandement de la validité de l'hypothèse selon laquelle les individus d'une même famille sont tous demi-frères. Une étude récente réalisée sur le hêtre a montré que pour des niveaux d'apparentements intra-famille équivalents à ceux obtenus pour nos familles de sapins, les écarts aux hypothèses formulées pour le modèle famille de génétique quantitative sont faibles (Gaüzere *et al.* 2016a).

Cependant, les estimations de l'héritabilité pourraient être améliorées en utilisant le modèle animal qui permet d'intégrer les connaissances relatives à l'apparentement entre les individus sous la forme d'une matrice d'apparentement. Il a été montré qu'employer des méthodes combinant les connaissances du pedigree sur une génération et les coefficients de corrélations moyens au sein des familles augmentait la qualité des estimations d'héritabilité (Gaüzere *et al.* 2016b). Notamment, ce type d'approche pourrait permettre de réduire les intervalles de confiance autour des estimations de l'héritabilité.

Expression de la diversité génétique au sein des populations de semis

L'ensemble des traits estimés présentent des V_A significatives, prérequis indispensable à l'évolution.

D'après les résultats des travaux de Houle (1992) et Messina (1993), on s'attend à ce que les V_A des traits d'histoire de vie, étroitement liés à la fitness, soient supérieures à celles des traits

moins liés à la fitness. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'un nombre plus important de locus sont impliqués dans l'expression des traits d'histoire de vie, que dans l'expression des traits morphologiques par exemple. En effet, la fitness est un caractère composite probablement affecté, au moins partiellement, par tous les autres traits, qu'ils soient morphologiques, physiologiques, d'histoire de vie ou comportementaux (Merilä & Sheldon 1999, 2000). Du fait du grand nombre de locus impliqués, les processus de mutation sont susceptibles de générer davantage de variation génétique et ce plus rapidement que pour les traits morphologiques par exemple (Houle, Morikawa & Lynch 1996). Si V_A est attendue élevée pour les traits d'histoire de vie, on s'attend généralement à une héritabilité plus faible pour ces mêmes traits du fait, (ii) de l'importance accrue de la dominance dans la détermination de la fitness (Crnokrak & Roff 1995) et (iii) de la plus grande sensibilité des composantes de la fitness aux effets de l'environnement (Price & Schluter 1991), ces deux composantes induisant une variance résiduelle plus importante pour les traits d'histoire de vie que pour les traits morphologiques. Dans notre cas, la survie qui est le trait mesuré le plus étroitement lié à la fitness possède, comme attendu, à la fois une V_A et une V_P (incluant la variance environnementale) élevées, et une héritabilité moyenne faible.

Parmi les traits de croissance, deux groupes peuvent être distingués. HI et LB d'une part présentent des V_A et des héritabilités relativement faibles. Au contraire, TW et PB présentent des V_A et des héritabilités fortes. Nous pouvons supposer que la biomasse et la production de branches ont un rôle important dans la valeur sélective du sapin, au même titre que la survie. Bien que la production de branches soit peu étudiée dans les tests de provenance ou de transplantations croisées, son caractère adaptatif est largement reconnu (Wu & Hinckley 2001; Metslaid *et al.* 2007).

Les valeurs de V_A et de h^2 les plus faibles sont estimées pour le trait de phénologie du débourrement, traduisant le faible contrôle génétique exercé sur ce trait chez le sapin. En générale, les traits liés à la phénologie sont reconnus pour être sous plus fort contrôle génétique que les traits de croissance (Howe *et al.* 2003). La faible V_A et la faible héritabilité mesurée pour la phénologie du débourrement sur les semis de sapins en transplantations croisées laisse à penser que ce trait est peu lié à la fitness, ce qui peut s'expliquer par le caractère sempervirent de l'espèce. En effet, on peut supposer que la date à laquelle les feuilles sont produites est moins importante pour une espèce capable de conserver ses feuilles d'une année sur l'autre (pendant plusieurs années consécutives pour le sapin) que pour une espèce décidue.

Contrairement à ce à quoi on pouvait s'attendre, l'héritabilité ne varie pas significativement d'un jardin commun à l'autre. Ce constat doit être modéré par le fait que les estimations de la variance génétique additive, et par conséquent de l'héritabilité, sont assorties d'intervalles de confiances très larges, probablement dues à un manque de puissance statistique.

Plusieurs hypothèses ont été formulées sur la variation attendue de l'héritabilité et de la variance additive entre environnements favorables et défavorables (Hoffmann & Merilä 1999; Charmantier & Garant 2005). Un premier type d'hypothèses prévoit l'augmentation de h^2 dans les environnements défavorables, du fait de :

- la diminution de V_A due à l'élimination des allèles induisant une fitness faible ou à la canalisation dans les environnements favorables,
- l'augmentation de l'expression phénotypique de V_A dans les environnements contraignants due à la limitation des ressources.

Inversement, un second type d'hypothèses prévoit la diminution de h^2 lorsque l'environnement se dégrade du fait de :

- l'expression plus forte de la variance environnementale dans les environnements défavorables,
- l'impossibilité pour les individus d'exprimer pleinement leur potentiel génétique à cause de la limitation des ressources.

Les études expérimentales vont aussi bien dans un sens que dans l'autre sans qu'une tendance nette en faveur d'un des deux types d'hypothèse ne se dégage.

Bien que non significatives, les variations de l'héritabilité entre jardins communs nous apportent des informations importantes. Il n'existe aucun jardin commun dans lequel h^2 soit systématiquement plus forte ou plus faible, quel que soit le trait considéré. L'on peut supposer que la variation de l'héritabilité et de la variance additive entre environnements favorables et défavorables dépend du trait mesuré. Par exemple, dans le chapitre précédent, il a été montré que l'accroissement en hauteur était favorisé dans les jardins communs de basse et haute altitude et que la survie était favorisée dans les jardins communs de haute altitude. Dans ces jardins communs, les héritabilités mesurées sont élevées. Pour les deux traits, cette augmentation de l'héritabilité dans les environnements favorables s'accompagne d'une augmentation de la

variance génétique additive, soutenant l'hypothèse de la sous-expression de la V_A dans les environnements défavorables du fait de la limitation des ressources.

Pour d'autres traits, les variations de l'héritabilité entre environnements favorables et défavorables sont de nature différente d'un site à l'autre. Pour exemple, il a été montré précédemment que la longueur des branches était plus importante dans les jardins commun de basse et haute altitude sur le Ventoux, de haute altitude sur Issole et de moyenne et haute altitude en Vésubie. En Issole, comme pour la survie et l'accroissement en hauteur, les héritabilités les plus fortes sont estimées dans les environnements *a priori* les plus favorables. Sur le Ventoux, les deux jardins communs les plus favorables (Vtx_L et Vtx_H) présentent respectivement l'héritabilité la plus forte et la plus faible. Au contraire, en Vésubie, les deux jardins communs les plus favorables (Ves_M et Ves_H) présentent respectivement l'héritabilité la plus faible et la plus forte. Dans ces deux cas, la relation entre la valeur de l'héritabilité et le caractère favorable ou non de l'environnement n'est pas linéaire et il est plus compliqué de conclure quant à l'effet de l'environnement sur l'expression de la variabilité génétique du trait.

L'héritabilité est souvent utilisée pour mesurer l'évolutivité dans la mesure où elle permet de standardiser les variances de différents traits par leur variance phénotypique, rendant ainsi les estimations comparables. Toutefois, l'intérêt de l'héritabilité en tant que mesure de l'évolutivité est de plus en plus remis en cause. Dans l'équation univariée de Lande, $\Delta_{\bar{z}} = G\beta = G\left(\frac{cov[w,z]}{P}\right)$, G mesure la quantité de variation impliquée dans l'évolution, tandis que β mesure le changement de fitness avec l'évolution de la moyenne du trait considéré (Hansen & Houle 2008). Le gradient de sélection est le ratio de la covariance entre le trait z et la fitness relative (w) à la variance phénotypique totale P . L'équation univariée du sélectionneur $\Delta_{\bar{z}} = h^2 S = \left(\frac{G}{P}\right) cov[w, z]$ est un réarrangement de l'équation de Lande dans une quantité sans dimension, h^2 , qui exprime la proportion de la variance totale impliquée dans l'évolution et le différentiel de sélection S qui est la covariance entre le trait sélectionné et la fitness relative. S contient une information à la fois relative à la forme de la sélection directionnelle et à la quantité de variance, confondant ainsi variance et sélection. Un faible gradient de sélection dans une population présentant une variance forte conduirait à un même S qu'un fort gradient de sélection dans une population présentant peu de variance. Comme attendu compte tenu de ces faits élémentaires relatifs à l'équation du sélectionneur et au fait que les variances additives et phénotypiques sont très corrélées, héritabilités et différentiels de sélection sont également très corrélés (Hansen &

Houle 2008). L'héritabilité seule est de fait un mauvais prédicteur de l'évolutivité (Houle 1992). Elle doit être accompagnée de l'évaluation de la variance phénotypique du trait.

La standardisation des variances reste un problème crucial dans les analyses multivariées impliquant des traits mesurés dans des échelles naturelles différentes (Hansen & Houle 2008). D'autres mesures du potentiel évolutif, impliquant une standardisation par la moyenne plutôt que par la variance phénotypique ont été proposés (Houle 1992; Hansen, Pélabon & Houle 2011). Ces mesures sont toutefois dénuées de sens lorsqu'elles sont appliquées à des traits qui n'ont pas de zéro naturel. Les traits de phénologie du débourrement, de survie et de production de branches (qui sont, pour les deux derniers, des données de type binomial), entrent dans cette catégorie de traits. L'évolutivité de ces trois traits, si elle était mesurée en standardisant les données par la moyenne du trait, ne pourrait pas être comparée aux évolutivités des traits de croissance. C'est pourquoi il a été décidé de conserver l'héritabilité comme mesure de l'évolutivité.

Corrélations entre traits

Les patrons et la force des corrélations génétiques mesurées entre les traits peuvent affecter les réponses évolutives à la sélection (Arnold 1992). Dans notre cas, toutes (ou quasi toutes) les corrélations mesurées entre les traits sont positives. Les patrons observés sont très similaires, à la fois entre les sites et entre les jardins communs au sein de chaque site. Des corrélations génétiques positives entre traits traduisent l'absence de trade-offs⁷ entre les traits mesurés. Lorsque des traits sont mesurés dans une large gamme d'environnements, l'apparition de corrélations génétiques négatives est environnement dépendante (Sgrò & Hoffmann 2004). Une corrélation significative dans un environnement donné ne garantit pas que la même corrélation existe dans des conditions différentes. Les chemins évolutifs prédits *via* les corrélations génétiques vont dépendre des conditions expérimentées par les organismes au cours des générations. Plusieurs études réalisées sur des daphnies ont également montré que les corrélations génétiques entre traits sont souvent positives dans les environnements favorables, tandis que les corrélations négatives traduisant des trade-offs apparaissent plutôt dans les environnements défavorables (Reznick, Nunney & Tessier 2000; Tessier, Leibold & Tsao

⁷ Trade-offs ou compromis en français

2000). Ce constat indiquerait que les sites étudiés sont plutôt favorables à la croissance et à la survie du sapin.

Similarité des matrices G

La comparaison des matrices G par la méthode « random skewers » (RS) suggère qu'il existe peu de différence structurelle (forme et orientation) entre les neuf matrices estimées dans des environnements différents. Lorsqu'elles existent, ces différences sont difficiles à relier à la variation de la croissance entre les différents sites. De plus, il n'existe pas un jardin commun qui provoque systématiquement une réponse potentielle à la sélection significativement différente des autres jardins communs, ce qui pourrait traduire une pression de sélection spécifique à cet environnement. Nous pouvons cependant noter que les réponses différentes à la sélection interviennent souvent pour les couples impliquant les jardins communs Iss_M, Iss_H, Ves_L et Ves_M.

Les études empiriques supportent généralement l'hypothèse de la stabilité des matrices G entre les populations (i.e. entre différentes provenances) d'une même espèce et, lorsque des différences sont observées, les matrices restent proportionnelles (Arnold & Phillips 1999; Roff & Mousseau 1999). De plus, l'existence d'interactions génotype $\times$ environnement dans les matrices G a rarement été testée empiriquement. Toutefois, quelques études ont cherché à comparer l'expression de la variance-covariance génétique dans des environnements variés. Par exemple, Guntrip *et al.* (1997) ont comparé des populations de charançons dans différentes conditions d'humidité et ont trouvé des variations significatives de G , bien que l'approche statistique employée n'ait pas permis de fournir des informations quant au degré de différenciation entre les matrices ou à la nature des éléments structuraux impliqués dans cette différenciation. Bégin & Roff (2001) ont montré que chez le criquet, les conditions de croissance et notamment la température, pouvaient induire des changements dans les matrices G . Des contraintes dans le dispositif expérimental ont toutefois empêché les auteurs de pousser plus loin les conclusions de l'étude. Cano *et al.* (2004) ont montré que la structure des matrices G estimées pour une même population de grenouilles dans des environnements induisant des risques de dessiccation contrastés varie fortement. Les auteurs suggèrent que les variations significatives des matrices G entre environnement traduisent un fort potentiel évolutif de la population testée.

La méthode RS est basée sur la distribution des angles entre les vecteurs de réponse générés par deux matrices **G** pour un jeu de gradients de sélection aléatoires (Cheverud & Marroig 2007; Calsbeek & Goodnight 2009). Cette méthode ne tient pas compte de la longueur des vecteurs de réponse et peut donc juger que deux matrices de taille très différentes sont identiques. Cette méthode est appropriée si les matrices comparées sont proportionnelles. D'autres alternatives, tenant compte à la fois de la taille et de la structure des matrices ont été proposées (e.g. différence de réponse $\bar{d}$, Hansen and Houle 2008) et pourraient être utilisées en complément de la méthode RS. Cela permettrait notamment de tester la proportionnalité des matrices **G** estimées.

La similarité des matrices **G** doit être interprétée avec précaution dans la mesure où l'absence de différence significative peut en partie être due à une faible puissance statistique (Roff 2000; Arnold *et al.* 2008; Teplitsky *et al.* 2014a). Dans notre cas, les matrices **G** estimées se basent sur 1375 à 1907 semis issus de 35 à 57 familles ce qui semble suffisant pour détecter des différences mêmes *a priori* faibles. En effet, des différences entre matrices présentant de fortes corrélations dans leur réponse à la sélection (de l'ordre 0,68) ont été mises en évidence.

Structure des matrices G et trajectoire des traits

Chacune des neuf matrices **G** étudiées se résume par moins de deux directions privilégiées pour l'évolution des traits, ce qui indique que les possibilités d'action de la sélection sont réduites quel que soit le jardin commun considéré (ce constat peut-être à nuancer pour Ves_L où le nombre de dimensions efficaces est un peu supérieur à 2).

Ceci indiquerait que le potentiel évolutif du sapin est relativement réduit, ce qui n'est pas particulièrement encourageant pour l'espèce dans le contexte du changement climatique actuel.

Toutefois, ce constat est en partie dû au fait que pour cette analyse, nous avons mesuré une majorité de traits morphologiques relativement bien corrélés entre eux ce qui, en quelque sorte, réduit le nombre de traits réellement impliqués dans l'analyse de la dimensionnalité des matrices **G**. Il pourrait être intéressant de réitérer l'analyse, en allégeant le nombre de traits de croissance ou en augmentant le nombre de traits mesurés et en choisissant des traits *a priori* moins corrélés entre eux, incluant des traits physiologiques (absents dans cette analyse) tels que le LMA (leaf mass per area). Il est déjà possible de mesurer ce trait sur un sous échantillons de

760 semis pour lesquels la totalité des aiguilles a été pesée, photographiée et mesurée par analyse d'images.

D'autre part, les estimations de la variance génétique additive ainsi que des corrélations génétiques additives présentent souvent des erreurs standards importantes (Steppan, Phillips & Houle 2002; Sgrò & Hoffmann 2004) qui ne sont pas prises en compte dans l'estimation du nombre de dimensions efficaces (n_D) ce qui pourrait contribuer à sous-estimer cette mesure. De plus, n_D dépend non seulement des corrélations génétiques entre les traits mais également de la proportion d'évolutivité totale attribuable à chacun d'entre eux. Si, comme c'est le cas de la biomasse, un trait explique à lui seul une grande partie de l'évolutivité totale, le nombre efficace de dimensions permettant de caractériser $\mathbf{G}$ sera plus faible.

Dans le papier décrivant pour la première fois le calcul du nombre efficace de dimension n_D , (Kirkpatrick 2009) a estimé ce paramètre pour cinq jeux de données récoltées sur des espèces variées. Il s'est alors aperçu que le nombre de dimensions efficaces était peu variable d'un jeu de données à l'autre et que de plus, il était systématiquement faible ($n_D < 2$). En utilisant le même type d'approche sur différentes populations de hêtre commun (*Fagus sylvatica*), Gaüzere (2014) a obtenu des estimations de n_D du même ordre de grandeur. Cette statistique a été somme toute peu utilisée, il est donc difficile de conclure quant au patron général de variation de n_D mais les études précédemment citées, auxquelles vient s'ajouter notre analyse, suggèrent que le n_D n'est pas nécessairement la statistique la plus pertinente pour comparer le potentiel adaptatif de différentes populations.

Au contraire, bien qu'elles aussi très dépendantes des traits considérés, les deux autres statistiques descriptives de la matrice $\mathbf{G}$ employées ($e_{\max}$ et v_T) semblent plus informatives et variables d'une population à l'autre (Gaüzere 2014) aussi bien que d'une espèce à l'autre (Kirkpatrick 2009). Dans notre cas, les estimations du maximum d'évolutivité ($e_{\max}$) varient avec la même amplitude que les estimations réalisées par (Kirkpatrick 2009) et Gaüzere (2014). Au contraire, l'amplitude de la variation autour de l'estimation de v_T est beaucoup plus importante dans notre cas.

Cette statistique, qui ne dépend pas des corrélations génétiques entre traits, associée à $e_{\max}$ et à l'évolutivité moyenne ($\bar{e}$) nous permet de souligner que pour le site Issole ainsi que pour les jardins communs moyens et bas de Vésubie, l'évolutivité est estimée faible.

De manière générale, en Vésubie et en Issole, plus la croissance mesurée dans les jardins communs est forte (considérant les quatre traits de croissance conjointement) et plus l'évolutivité est forte. Au contraire, sur le Ventoux, plus la croissance est forte et plus l'évolutivité est faible. Les conditions environnementales qui déterminent la performance de croissance ne semblent donc pas influencer sur sa variance.

Perspective évolutive

L'approche employée permet d'obtenir des informations intéressantes quant au potentiel évolutif des populations en fonction de l'environnement dans lequel elles sont testées.

Toutefois, elle ne permet d'évaluer que les contraintes potentielles à l'évolution, traduites par les vecteurs propres de chaque matrice. Cependant, les contraintes que les corrélations entre traits exercent réellement sur l'évolution de ces traits ne peuvent réellement être appréhendées que connaissant les gradients de sélection (β) au sein de chacun des environnements testés.

Pour évaluer finement l'effet des corrélations génétiques entre traits sur la réponse de l'espèce à la sélection, différentes approches ont été proposées, connaissant β . L'une d'elle consiste à comparer la réponse à la sélection mesurée de manière classique (i.e. selon l'équation $\Delta\bar{z} = G\beta$) avec cette même réponse, mesurée en contraignant tout ou partie des corrélations génétiques entre les traits (Agrawal & Stinchcombe 2009; Conner 2012; Teplitsky *et al.* 2014b). Une suite logique et cohérente à donner à ces travaux serait donc d'estimer les gradients de sélection β dans chacun des jardins communs. Dans notre cas, les gradients de sélection pourraient être estimés en réalisant une régression logistique multiple (Janzen & Stern 1998) entre la fitness estimée pour chaque famille comme étant le taux de survie mesuré à l'issue de l'expérimentation, et la performance moyenne de chaque trait par famille. Utiliser cette méthode serait plus juste que la simple analyse des corrélations entre survie et traits de croissance et/ou de phénologie. En effet, il a été montré que les corrélations entre traits, dans la mesure où elles dépendent complètement des variances et covariances, sont de mauvais prédicteurs de la réponse évolutive des populations (Conner 2012). Au contraire, l'analyse des contraintes à l'évolution par le biais de l'équation $\Delta\bar{z} = G\beta$ permet de correctement prédire le taux de changements évolutifs (Conner 2012).

Cependant, même en connaissant les gradients de sélection, les analyses de génétique quantitative couramment utilisées pour évaluer les contraintes dues aux variances génétiques et aux corrélations génétiques entre traits sur leur évolution n'ont jusqu'à présent pas permis d'établir clairement l'importance de ces contraintes, bien que de rares études apportent la preuve empirique de leur existence (Etterson & Shaw 2001). En effet, Agrawal and Stinchcombe (2009), via une méta-analyse conduite sur des espèces pour lesquelles à la fois les matrices de variance/covariance génétique (G) et phénotypique (P) et les gradients de sélection ont été estimés, n'ont pas pu établir clairement l'effet contraignant des covariances entre traits sur le taux d'adaptation des populations. Dans certains cas, les covariances contraignent fortement le taux d'adaptation mais les auteurs mettent également en évidence des cas où les covariances facilitent au contraire l'adaptation. De plus, dans la plupart des cas, la présence de covariances entre traits n'affecte pas le taux d'adaptation. En outre, plusieurs études montrent qu'appliquer une sélection artificielle perpendiculaire aux directions de moindre résistance entre traits, peut néanmoins entraîner une réponse significative et rapide (de l'ordre de quelques générations ; Frankino, Zwaan & Stern 2005; Conner *et al.* 2011). Les analyses multivariées ne permettent donc pas, pour le moment d'estimer de manière fiable l'évolution des traits et les contraintes qu'elle est susceptible de rencontrer.

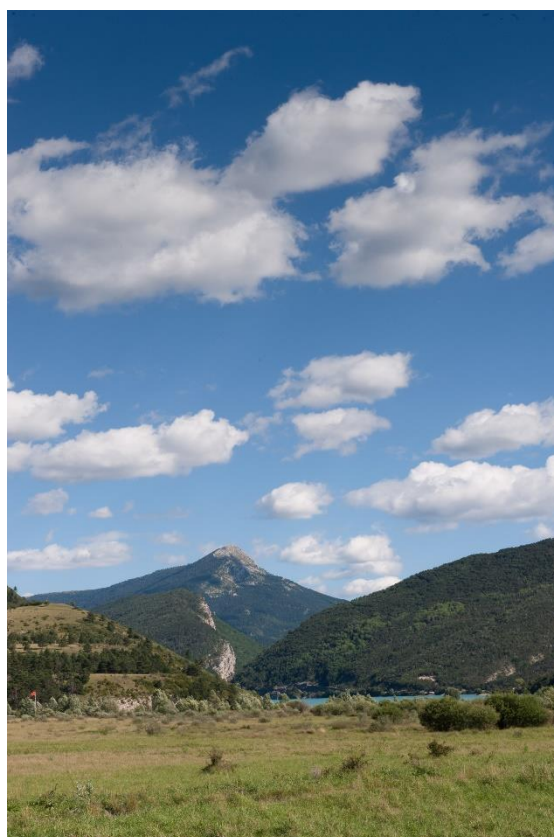
Une des limitations des approches de génétique quantitative – à laquelle l'approche proposée par Kirkpatrick (2009) et employée ici ne déroge pas - est qu'il est fondamentalement impossible de prouver que la variance génétique d'un trait est strictement nulle, dans la mesure où, comme précédemment mentionné, la variance autour des estimations n'est jamais nulle (Sgrò & Hoffmann 2004; Kirkpatrick 2009; Conner 2012). Or, l'analyse du nombre de dimensions efficaces de G renvoie précisément à une question essentielle qui est de savoir si certaines combinaisons de traits sont absolument inaccessibles à l'évolution, i.e. si certaines valeurs propres de la matrice G sont nulles.

Conclusions et perspectives

L'analyse de la dimensionnalité des matrices **G** et de l'évolutivité sont des approches prometteuses qui permettent à la fois de comprendre l'histoire évolutive des populations et de déterminer leurs capacités à répondre à des pressions de sélection futures. Toutefois, si les mesures du nombre de dimensions efficaces et du maximum d'évolutivité notamment capturent clairement une information relative à l'intégration ou aux contraintes à l'évolution, le sens biologique de cette information n'est pas complètement explicite.

En utilisant ces mesures pour comparer l'expression de la variance génétique d'une population unique de sapins dans différents environnements, nous avons montré que la structure des matrices **G** et l'évolutivité pouvaient varier d'un environnement à l'autre. Cependant ces variations ne sont pas liées *a priori* au caractère favorable ou défavorable de l'environnement dans lequel les matrices **G** sont mesurées. Nous pouvons suggérer que pour extraire une signification biologique cohérente de ces informations, le sapin n'est pas nécessairement l'espèce modèle la plus appropriée. En effet, comme nous l'avons montré dans ce chapitre et dans le précédent, il est difficile de définir clairement ce qui constitue un environnement favorable ou défavorable pour l'espèce, d'autant plus en marge sud de son aire de répartition où l'on peut s'attendre à ce que l'environnement soit, de manière générale défavorable. Dès lors, il est délicat de conclure quant aux variations attendues de l'évolutivité dans des environnements favorables ou défavorables.

CHAPITRE 6. DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES



L'objectif de ma thèse a été d'évaluer la diversité phénotypique et génétique, sa structuration et le potentiel adaptatif de populations de sapins sur trois gradients altitudinaux situés en marge sud de l'aire de répartition de l'espèce. Au cours de cette discussion générale, je m'attacherai à synthétiser les résultats obtenus au regard de la problématique du potentiel évolutif des populations d'arbres face aux changements environnementaux. Je discuterai également de points méthodologiques et de perspectives soulevées par ce travail.

6.1. PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS ETUDIEES

Au cours de cette thèse, je me suis employée à (i) déterminer quels étaient les facteurs environnementaux qui influençaient le plus la croissance des populations de sapins, (ii) évaluer la diversité phénotypique et génétique de la croissance, la survie et la phénologie de semis issus de ces populations et (iii) appréhender le potentiel évolutif des populations. Les dispositifs expérimentaux utilisés au cours de cette étude ont permis de démontrer que le sapin pectiné est très sensible à la sécheresse, à l'humidité relative, à la pluviométrie et à la température (Chapitre 3). Au-delà de la confirmation de résultats acquis au cours de précédentes études, ce travail de thèse apporte une analyse fine de la variation temporelle de l'effet de ces facteurs climatiques (et bioclimatiques) sur deux années consécutives. Il met notamment en évidence un effet positif de la sécheresse printanière de l'année précédente sur la croissance de l'année en cours, ce qui, à notre connaissance, n'a jamais été signalé pour le sapin. Ce résultat suggère un découplage de la croissance et du stockage de carbone. Toutefois, cette hypothèse ne peut être testée via le dispositif en place. Il serait intéressant de mieux comprendre les mécanismes en jeu lors de ces sécheresses printanières et estivales, en suivant conjointement, en milieu contrôlé l'évolution des réserves de carbone et la croissance sur des semis.

L'ensemble des traits étudiés présente une forte variabilité phénotypique due en grande partie à l'environnement et notamment aux conditions micro-locales et à l'altitude (Chapitre 4). L'absence de variation de la réaction de croissance au climat après le début du changement climatique suggère également une forte plasticité. (Chapitre 3).

Si la plasticité phénotypique joue un rôle très important dans la réponse de l'espèce au climat, une proportion significative de la variabilité phénotypique observée a néanmoins été attribuée à l'origine génétique des arbres et principalement à l'effet de la famille (i.e. intra-population).

En effet, les populations ne sont pas différenciées entre sites d'origine et le sont très peu entre niveaux altitudinaux au sein de chaque site (Chapitre 4).

La différenciation phénotypique observée entre les populations n'est pas cohérente avec les gradients climatiques dont elles sont originaires et très peu d'adaptation locale est mise en évidence dans ces populations (Chapitre 3).

La proportion de variance transmissible d'une génération à la suivante (mesurée par l'héritabilité) est significative pour l'ensemble des traits étudiés. Elle est cependant beaucoup plus importante pour les traits de croissance (20 à 50%) que pour la survie (20%), et elle est faible pour la phénologie (17%). De plus, nous avons détecté des différences significatives (bien que peu nombreuses) dans l'expression des variances/covariances génétiques mesurées dans différents environnements de transplantation (Chapitre 5). Ces variations de l'expression de la variance génétique peuvent traduire une interaction génotype $\times$ environnement, révélant un potentiel évolutif important. Toutefois, nous avons montré que les interactions génotype $\times$ environnement étaient très peu significatives (Chapitre 4). De plus, au moins la moitié des couples de matrices **G** significativement différentes, implique des jardins communs au sein desquels certains traits présentent très peu de variabilité. Pour exemple, la quasi-totalité des semis a produit des branches latérales en Vtx_L, et a survécu en Vtx_H. La faible variance pour ces traits induit des covariances nulles avec les autres traits ce qui pourrait expliquer que les matrices **G** mesurées dans les jardins communs concernés diffèrent des autres.

6.2. CAPACITES ADAPTATIVES DES POPULATIONS D'ARBRES FACE AUX CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX

Le concept de « potentiel adaptatif » est l'un des plus délicats à définir en biologie évolutive. En effet, il n'existe pas de définition universelle de ce concept. Le potentiel adaptatif d'une population peut toutefois être défini de manière large et consensuelle comme étant sa capacité à répondre à la sélection (Eizaguirre & Baltazar-Soares 2014). Cette définition relativement large peut-être subdivisée en plusieurs autres, et parmi elles deux définissent le potentiel évolutif comme :

- La plasticité et les interactions génotype $\times$ environnement pour des traits adaptatifs, qui peut s'ajuster rapidement et ainsi permettre à la survie et à la reproduction de se maintenir malgré les changements environnementaux subits (Nussey & Wilson 2007)
- La capacité d'une population à maintenir une diversité phénotypique/génétique (et par conséquent un potentiel pour l'adaptation locale et la spéciation) et ce malgré la sélection favorisant les phénotypes optimaux (Jump, Marchant & Peñuelas 2008).

Compte tenu de ces définitions, l'ensemble de nos résultats conduit à dire que les populations de sapins étudiées le long des trois gradients climatiques suivis présentent un fort potentiel adaptatif. En effet, ces populations présentent une plasticité phénotypique importante mesurée à la fois pour la croissance radiale sur des arbres adultes et pour la croissance, la phénologie et la survie sur de très jeunes semis. Cette plasticité a, *a priori*, permis au sapin pectiné de s'acclimater aux conditions climatiques qu'il a rencontrées jusqu'à présent, notamment celles du changement climatique récent. Nous pouvons cependant noter que des mortalités importantes ont été observées le long des gradients et notamment aux altitudes basses suite à la sécheresse de 2003 (Cailleret *et al.* 2014; Davi & Cailleret 2017).

En outre, les variations d'origine génétique sont fortes, quel que soit le trait de croissance considéré et faibles mais néanmoins significative pour les traits de phénologie du débourrement et de survie. La variation intra-population (i.e. intra-provenance, inter-familles) est beaucoup plus importante que la variation inter-population (i.e. inter-provenance) et l'héritabilité est significative pour l'ensemble des traits.

Finalement, peu d'adaptation locale a été mise en évidence, indiquant que les populations étudiées n'ont vraisemblablement pas été soumises à des sélections différenciées entre sites par le passé.

Sur un sous-ensemble du dispositif expérimental, des résultats semblables ont été mis en évidence sur des traits de biomasse au cours du stage de master II de Lola Pelte (Pelte 2015). L'objectif de ce stage était d'évaluer, sur un échantillon de semis récoltés dans les jardins communs de basse et haute altitude des sites de transplantation Ventoux et Issole, la diversité d'allocation des ressources aux aiguilles, aux tiges et aux racines le long des gradients altitudinaux (cf. encadré Chapitre 5 §5.3.1.2 pour plus de détails sur la méthode). Cette

allocation a été évaluée par la mesure de la biomasse de chacun des compartiments (aiguilles, tiges et racines) et par le calcul d'un ratio de biomasse aérienne sur biomasse souterraine. La diversité et sa structuration le long du gradient a été évaluée par ANOVA hiérarchisée comme dans le Chapitre 4 de cette thèse. Le modèle a cependant été quelque peu simplifié. Notamment, seule l'interaction jardin commun $\times$ provenance a été testée. De plus, les analyses ont été réalisées *via* le package R *MCMCglmm*, contrairement à ce qui a été fait pour la thèse.

Les principaux résultats de ces travaux de stage peuvent être résumés ainsi :

- Les biomasses des racines, des tiges et des aiguilles sont significativement différenciées entre provenances et entre familles. Les biomasses des aiguilles et des racines sont également significativement différenciées entre jardins communs. De la même manière que pour les traits de croissance, phénologie et survie étudiés au cours de ma thèse, les biomasses ne sont pas variables entre sites, qu'ils soient d'origine ou de plantation. Le ratio des biomasses aériennes sur souterraines (noté A/S) n'est différencié qu'entre familles et microenvironnements (PU et bloc).
- Les héritabilités mesurées sur les biomasses et le ratio A/S sont très élevées : 0,38 pour A/S ; 0,48 pour la biomasse d'aiguille ; 0,52 pour la biomasse racinaire et 0,59 pour la biomasse de tiges. Ces valeurs sont semblables à l'héritabilité de la biomasse totale évaluée sur l'ensemble du dispositif.
- Les interactions jardin commun $\times$ provenance sont non significatives pour l'ensemble des traits de biomasse, traduisant l'absence d'adaptation locale pour ces traits.

Pour résumer, les traits de biomasse, comme les autres traits de croissance, sont à la fois plastiques et sous fort contrôle génétique et n'ont à priori pas été affectés par la sélection par le passé. La phénologie du débourrement et la survie montrent également une grande plasticité mais sont sous faible contrôle génétique.

Ces résultats semblent plutôt favorables pour l'avenir du sapin. En effet, comme nous l'avons précédemment mentionné, la capacité des espèces à s'adapter dépend du niveau de plasticité et de la quantité de variance génétique additive au sein des populations et l'adaptation locale rend les populations vulnérables aux changements rapides et intenses du climat. Cependant, ces

résultats doivent être considérés avec précaution. En effet, ils ont été obtenus, dans leur grande majorité sur de très jeunes semis et sur un faible nombre de traits, ce qui soulève deux questions importantes : (i) les traits utilisés sont-ils les plus pertinents pour réaliser ce type d'analyse ? (ii) Dans quelle mesure le potentiel adaptatif des populations estimé sur de jeunes semis informe-t-il sur le devenir des populations adultes ?

Les deux paragraphes suivants ont pour objectif d'apporter des éléments de réponse à ces deux questions.

6.3. LA QUESTION DES TRAITS ADAPTATIFS CHEZ LES PLANTES

Comme nous l'avons précédemment évoqué, les analyses de génétique quantitative permettent de révéler les effets de la sélection et l'adaptation génétique des populations. Encore faut-il pour cela que les traits étudiés soient impliqués dans ces adaptations. Dans le cas de la réponse au climat, les traits adaptatifs pertinents chez les plantes peuvent être choisis sur la base de connaissances issues de l'écophysiologie (i.e. l'étude des relations entre la plante et son environnement abiotique). Pour cette discipline, le concept de trait fonctionnel définit l'ensemble des traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui affectent de manière directe ou indirecte la valeur sélective des individus par leur effet sur des traits dits de performance, soit des traits de croissance, survie et reproduction (Violle *et al.* 2007).

De nombreuses études en physiologie ont permis de caractériser la réponse plastique des traits morphologiques, physiologiques et phénologiques aux variations environnementales. Cependant, la valeur adaptative de ces traits fonctionnels est encore très largement méconnue, notamment chez les arbres (voir cependant Ramirez-Valiente, Lorenzo & Soto 2009; Vitasse, Delzon & Bresson 2009; Bresson *et al.* 2011). De manière générale, les études existantes montrent que, dans les populations naturelles de plantes, les traits phénologiques et morphologiques foliaires sont soumis à sélection ce qui confirme leur rôle adaptatif (Arntz & Delph 2001; Geber & Griffen 2003).

Si l'adaptation des plantes aux milieux froids a été relativement bien étudiée chez les plantes (incluant les arbres), notamment pour des traits phénologiques (voir Howe *et al.* 2003 pour une revue chez les arbres), l'adaptation aux sécheresses estivales est beaucoup moins bien renseignée. Chez les plantes il a cependant été démontré que l'adaptation aux milieux chauds

et secs s'accompagne fréquemment d'une augmentation du LMA (i.e. *leaf mass per area* ; ce point est cependant controversé e.g. Wright, Reich & Westoby 2001) et de l'efficacité de l'utilisation de l'eau (approximée par le $\delta^{13}\text{C}$). Ceci permet à la plante de maintenir de bonnes capacités photosynthétiques tout en limitant la perte d'eau (Geber & Griffen 2003; Donovan *et al.* 2009). Pour les traits qui ne sont ni morphologiques ni physiologiques foliaires, l'adaptation aux milieux chauds et secs est très mal caractérisée. Pour exemple, l'existence d'une réponse adaptative des traits phénologiques à la sécheresse n'est pas clairement établie, bien que certaines études suggèrent que l'avancement des phénologies, notamment reproductives, permettrait de profiter des conditions printanières favorables précédant la sécheresse estivale. On parle dans ce cas de « stratégie d'évitement » de la sécheresse (Franks, Sim & Weis 2006; Heschel & Riginos 2015).

Au cours de cette thèse, les traits étudiés ont été sélectionnés à la fois pour leur potentielle implication dans la réponse adaptative et pour leur facilité d'acquisition. Les résultats obtenus sur les semis de sapin en transplantations réciproques nous permettent de dire que les traits de croissance choisis (accroissement en hauteur, production et longueur des branches, biomasses) ont un fort potentiel adaptatif (i.e. ils sont à la fois plastiques et sous fort contrôle génétique). Au contraire, la survie et la phénologie du débourrement, bien que très plastiques, sont sous faible contrôle génétique ce qui implique un potentiel adaptatif, notamment à long terme, plus faible pour ces deux traits. Dans l'ensemble, l'absence de cline cohérent avec l'environnement d'origine des semis ne nous permet pas d'affirmer que ces traits soient impliqués dans la réponse adaptative des populations étudiées.

A partir du matériel biologique récolté au cours de ma thèse, il pourrait être intéressant de tester le caractère adaptatif d'autres traits, moins couramment utilisés (parce que moins évidents à obtenir), notamment liés à la morphologie foliaire, des tiges ou racinaire. En effet, comme nous l'avons précédemment mentionné, l'ensemble des tiges, aiguilles et racines des semis étudiés par Lola Pelte au cours de son stage a été photographié. A partir de ces photographies, un certain nombre d'informations peut être récolté : nombre d'aiguille, taille des aiguilles, ratio largeur/longueur des aiguilles, longueur des tiges, nombre de branches produites, longueur de chacune des branches produites, taille des racines, nombre de racines produites, forme générale du chevelu, etc. En effet, nous avons pu observer (sans que ces phénomènes ne soient quantifiés ni donc statistiquement testés) que les semis plantés dans des environnements plus ouverts (sous couvert moins dense) avaient tendance à produire moins de branches que les semis plantés sous

des couverts plus dense. De plus, en Issole (site le plus sec), les racines se sont développées en profondeur, tandis que sur le Ventoux, elles se sont développées plutôt en surface, dans le substrat des caisses (FIGURE 6.1). Nous supposons que dans les sites plus secs, le substrat a pu sécher précocement, forçant les racines à aller chercher l'eau plus en profondeur.

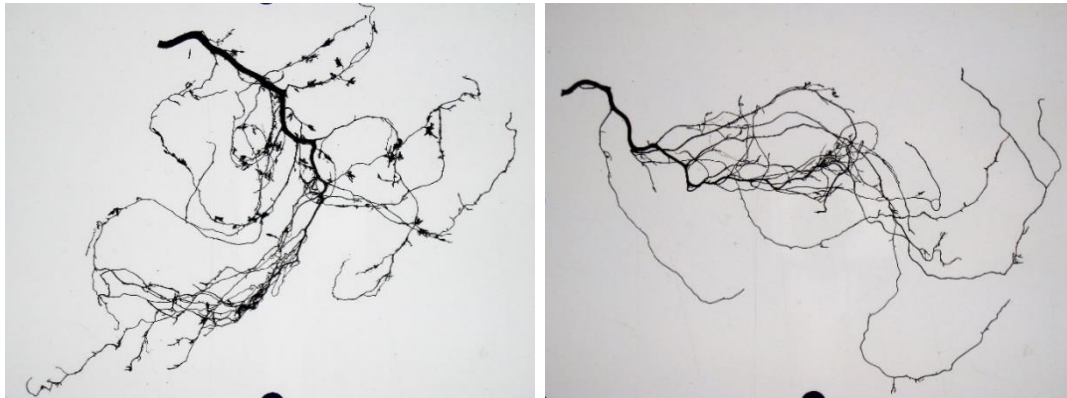


FIGURE 6.1. Exemple de morphologies racinaires observées sur Ventoux (à gauche) et en Issole (à droite).

De plus, des données de microdensité du bois ont été obtenues conjointement aux variables de largeurs de cernes chez les arbres adultes. La densité du bois intervient dans la conduction de la colonne d'eau dans l'arbre (Creese, Benscoter & Maherali 2011). Elle a également pu être reliée à la diminution du risque d'implosion du xylème au cours de stress hydriques (Hacke *et al.* 2001), ce qui suggère que ce caractère est très probablement lié à la résistance des arbres à la cavitation. Toutefois, la valeur adaptative de ce caractère n'a été démontrée que pour très peu d'espèces (Martinez Meier *et al.* 2008; Dalla-Salda, Martinez-Meier & Cochard 2011 pour le sapin de Douglas, Nardin 2013 pour le Mélèze) et à notre connaissance, jamais pour le sapin.

6.4. RELATION ENTRE LES PERFORMANCES AUX STADES JUVENILES ET ADULTES

L'une des difficultés relative à l'évaluation de l'adaptation des espèces d'arbres forestiers réside dans leur longévité. Dans l'idéal, il faudrait être capable de suivre l'ensemble de la vie de l'arbre sur les trois composantes de survie, croissance et reproduction, pour évaluer son potentiel adaptatif, ce qui paraît compliqué, si ce n'est impossible. Plusieurs méthodes peuvent être employées pour pallier cette difficulté. Parmi elles, deux ont été utilisées au cours de cette thèse.

La première méthode consiste à évaluer l'influence du climat passé sur les performances de l'espèce par le biais d'analyses rétrospectives des cernes de bois, et d'en déduire le potentiel adaptatif de l'espèce aux conditions futures. Si cette méthode est relativement facile et peu coûteuse à mettre en place, elle présente au moins deux inconvénients :

- Elle ne permet de prédire que les performances de croissance et relatives aux caractéristiques du bois (densité, proportion de bois initial et final, etc.) et ne permet donc pas de déduire la valeur sélective des individus/populations.
- Elle ne permet d'appréhender de manière directe ni la diversité génétique intra- ni la différenciation génétique inter-populations. Or ces données sont essentielles pour estimer l'adaptation des populations à leur environnement actuel et leur potentiel adaptatif face aux conditions environnementales futures.

La seconde méthode consiste à évaluer, cette fois-ci, la diversité génétique au sein des populations et la différenciation génétique entre les populations par le biais d'expérimentations en transplantations réciproques de semis (parfois de clones issus de greffage) dont les origines sont connues. Cette méthode présente cependant elle aussi un inconvénient majeur. Avec ce type d'expérimentation, on cherche à évaluer le potentiel adaptatif de populations d'arbres adultes à partir de mesures réalisées sur des semis, parfois même de très jeune semis, comme ceux étudiés ici. Or, entre les stades juvéniles et adultes, un certain nombre de changements peuvent se produire et empêcher, ou tout au moins compliquer l'extrapolation au stade adulte des observations effectuées au stade juvénile (Lefèvre *et al.* 2014). Ces changements peuvent être environnementaux, ontogéniques ou encore liés à la diversité génétique (dans le cas où la sélection interviendrait entre les stades juvéniles et adultes). L'aptitude à survivre et se développer au stade semis, généralement sous couvert forestier pour le sapin, peut être sensiblement différente de celle à se développer et à se reproduire au stade adulte. D'autre part, dans le cas du sapin, quelque part entre les stades juvéniles et adultes, des fusions racinaires peuvent se mettre en place, et potentiellement modifier le comportement, les performances et, probablement, le potentiel adaptatif des arbres concernés par ces fusions. Dans ce cas présent, nous ne savons ni quand ces fusions se mettent en place ni dans quelle mesure elles affectent les performances des arbres concernés. Cependant, Tarroux, DesRochers & Krause (2010) suggèrent que chez le pin gris (*Pinus banksiana* L.) ce type de fusion n'intervient qu'après dix ans. Salomón & Tarroux (2016) ont également montré que la croissance de l'épicéa noir (*Picea*

mariana Mill.) était significativement plus importante pour les arbres connectés, une fois les connexions racinaires mises en place.

Ces résultats soulignent la difficulté et les risques qui existent lorsqu'on essaie de prédire les comportements d'arbres adultes à partir des performances mesurées sur des arbres juvéniles.

Dans le cadre de l'étude de l'adaptation des espèces aux changements environnementaux et notamment climatiques, la question qui se pose est la suivante : est-il possible, à partir des caractéristiques juvéniles, de prédire la valeur sélective des arbres adultes ?

Cette question est très peu (si ce n'est pas) à notre connaissance posée dans la littérature (FIGURE 6.2).

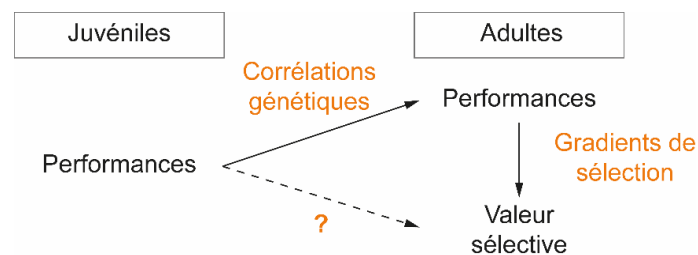


FIGURE 6.2. Relations entre les performances juvéniles et la valeur sélective des adultes : la littérature propose des exemples (i) de corrélations entre les performances juvéniles et les performances adultes appréhendées par le calcul de coefficients de corrélation génétique (ii) de relations entre les performances adultes et la valeur sélective des adultes, appréhendées par la mesure de gradients de sélection. Au contraire, la relation entre les performances juvéniles et la valeur sélective des adultes est peu (voire pas) appréhendée.

En revanche, il existe une riche littérature traitant des corrélations entre les performances juvéniles et les performances adultes (notamment pour les performances de croissance ; FIGURE 6.2). Ces questions ont notamment été abordées dans le contexte de la sélection précoce pour l'amélioration des essences forestières. Les relations entre performances juvéniles et performances adultes sont en général évaluées en estimant les corrélations phénotypiques

et/ou génétiques entre les traits mesurés chez des individus adultes d'une part, et des individus juvéniles provenant des mêmes populations d'autre part. Une analyse non exhaustive de la littérature sur le sujet (cf. ANNEXE 5 pour la liste des études considérées) laisse cependant à penser que ce type de corrélation est d'autant plus fort que l'âge auquel sont mesurés les traits juvéniles est proche de l'âge auquel sont mesurés les traits adultes (FIGURE 6.3). Ceci confirme la difficulté d'extrapoler à l'âge adulte les observations faites à un stade précoce, probablement pour les raisons déjà évoquées dans ce paragraphe.

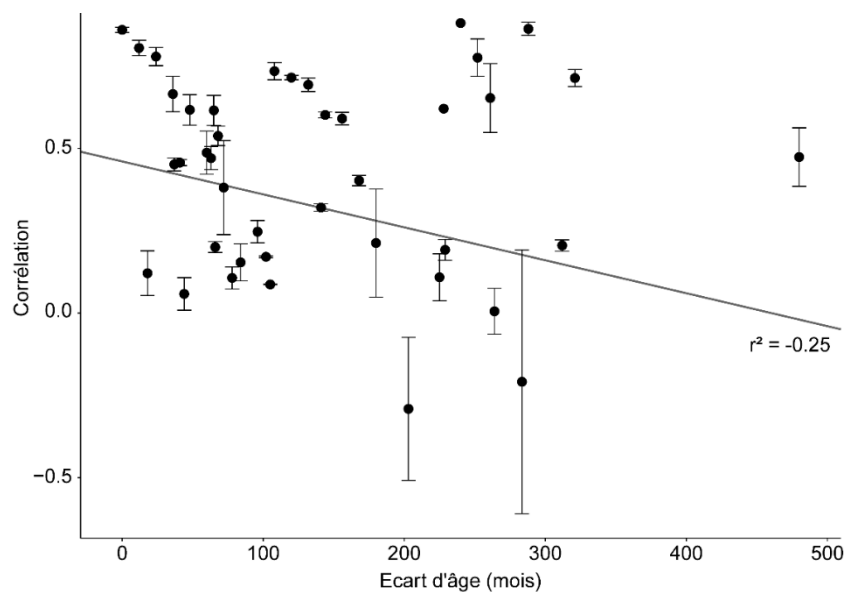


FIGURE 6.3. Corrélations moyennes (et écart-type) entre traits mesurés sur des individus juvéniles et adultes en fonction de l'écart d'âge entre les deux stades. La droite grise correspond à la régression mesurée entre les corrélations et l'écart d'âge. Le coefficient de régression (r^2) est indiqué sur la figure. Les données sont issues de 25 études listées dans l'ANNEXE 5. Ici, la notion d'individu juvénile est très relative : l'écart d'âge entre les individus considérés comme juvéniles et adultes peut, selon les études, être très faible.

Il existe également des exemples d'estimation de la valeur sélective d'arbres adultes à partir de leurs performances mesurés au stade adulte pour des traits fonctionnels. Il s'agit en effet de la base de l'estimation des gradients de sélection (Janzen & Stern 1998).

Au contraire, la corrélation entre performance juvénile pour des traits fonctionnels et valeur sélective des arbres adultes est peu appréhendée.

Dans notre cas, les données nécessaires à l'estimation des corrélations entre performances juvéniles et performances adultes sont disponibles. Toutefois, l'écart d'âge entre les individus adultes et les semis étudiés est tel qu'on s'attend à obtenir des corrélations très faibles (l'âge moyen des adultes est de 90 ans contre 5 ans pour les semis). Ces analyses seront cependant réalisées dans un futur proche.

Le dispositif expérimental pourrait également permettre d'estimer la relation entre les performances des semis et la valeur sélective des arbres-mères. Cependant, l'estimation de la valeur sélective nécessite l'acquisition de données supplémentaires. En effet, si le taux de survie des descendants est connu, la fécondité des arbres-mères n'est pas directement disponible. Dans le cadre du suivi à long terme des arbres adultes sur les gradients altitudinaux, des mesures pouvant permettre d'approximer le taux de fécondité, relatives au nombre de cônes produits et au taux de graines saines et parasités ont déjà été réalisées. Cependant ces données ne sont pas disponibles pour l'ensemble des arbres-mères étudiés. Il serait intéressant de compléter les données déjà acquises par de nouvelles campagnes de mesures afin d'obtenir des estimations réalistes de la valeur sélective des arbres-mères.

L'étape suivante consisterait à relier les performances des semis moyennées par famille (estimées à partir des ANOVA présentées dans le Chapitre 3) avec les valeurs sélectives de leur arbre-mère. Pour cela, l'utilisation d'un modèle statistique simple de type régression linéaire entre performance moyenne de la descendance et valeur sélective du parent peut être envisagée :

$$Y_x = bX + \varepsilon$$

Où Y_i correspond à la performance moyenne des descendants de l'arbre-mère x et X correspond à la valeur sélective de l'arbre-mère x . ε est un terme d'erreur.

Estimée pour les différents sites de plantation, cette régression peut permettre d'appréhender les changements d'ordre environnemental qui interviennent entre les stades juvéniles et adultes. Ce type d'analyse ne règle cependant pas la question des changements de type ontogénique, pour lesquels le manque de connaissance est encore important.

6.5. ADAPTATION DES FORETS ET GESTION

Les forêts ne peuvent pas être considérées comme des systèmes naturels à proprement parlé, dans la mesure où elles sont en général exploitées par l'homme. Lorsque l'on s'intéresse au potentiel de réponse des arbres aux variations du climat, l'influence des activités anthropiques sur la réponse adaptative des forêts doit être prise en compte. L'échelle locale à laquelle a été évalué le potentiel évolutif des populations de sapins au cours de cette thèse correspond à l'échelle à laquelle les peuplements forestiers sont gérés et est donc particulièrement pertinente.

Dans le but de mesurer l'intérêt et les conséquences des pratiques de gestion adaptative il apparaît crucial de comprendre l'impact des pratiques de gestion classiques (e.g. diminution de la densité des peuplements par éclaircie, élagage) sur le potentiel évolutif des arbres.

Au cours de cette thèse, nous avons vu que, malgré un fort potentiel adaptatif, les populations de sapins sont très sensibles à la sécheresse. Dans le contexte du changement climatique, on s'attend à ce que les événements de sécheresse soient à la fois plus fréquents et plus intenses dans les décennies à venir (IPCC 2013). Par conséquent, on peut également s'attendre à connaître de nouveaux épisodes de dépérissement, semblables à celui observé après la sécheresse de 2003 sur le Ventoux notamment (Cailleret *et al.* 2014; Davi & Cailleret 2017 ; FIGURE 6.4).



FIGURE 6.4. Dépérissements observés (arbres gris) dans une hêtraie-sapinière sur le versant Nord du Mont Ventoux.

Une option de gestion pouvant être envisagée afin de limiter le stress associé à la sécheresse serait de limiter la densité en arbres dans le but de limiter la compétition pour l'eau et ainsi augmenter la croissance (Forrester *et al.* 2013). Cependant, l'ouverture des peuplements qui permettrait effectivement d'alléger la demande en eau pourrait également empêcher la régénération des espèces d'ombre et altérer le comportement (survie, croissance) des arbres en place. En effet, plusieurs de nos résultats suggèrent que le sapin est très sensible à l'ouverture du couvert forestier. Notamment, il semble que, en situation de faible humidité relative, la production de branches latérales soit plus importante pour les semis originaires des provenances elles-mêmes situées en conditions sèches (seul signal d'adaptation locale détecté). Nous supposons que la production de branches permet de créer un microclimat, à l'échelle du semis, permettant de limiter l'impact de la sécheresse, notamment du sol. La production de branches latérales est aussi un facteur sélectif dans la compétition entre individus proches. D'autre part, nous avons montré que la compétition est moins intense entre un arbre et ses voisins positionnés en amont qu'entre ce même arbre et ses voisins positionnés en aval. Nous supposons que les compétiteurs positionnés en amont procurent un environnement ombragé favorable aux arbres d'aval. Ceci est cohérent avec le fait que le sapin pectiné est une espèce tolérante à l'ombre et au contraire, très sensibles aux conditions microclimatiques sèches. Une diminution de la densité en arbres par le biais d'éclaircies pourrait, en perturbant les conditions microclimatiques, impacter négativement les populations de sapins. De plus, cette diminution de la densité, si elle passe par une réduction de la densité conspécifique peut également contrer les effets à priori bénéfiques des fusions racinaires sur les sites où la densité de sapins est élevée. En effet, Tarroux *et al.* (2010) ont montré que, chez le pin gris, la présence de fusions racinaires diminue significativement la croissance des arbres en réponse à une éclaircie. Cette diminution de la croissance des arbres restés en place semble être liée au fait que ces derniers continuent à alimenter les racines et souches des arbres coupés, qui peuvent ainsi survivre jusqu'à 9 ans après la coupe pour le pin gris, probablement plus d'après nos observation pour le sapin. Le fait que les arbres d'un peuplement puissent alimenter les souches auxquelles ils sont reliés par les racines au détriment de leur propre croissance suggère que les peuplements présentant des fusions racinaires répondent aux variations de l'environnement comme un groupe plutôt que comme des arbres individuels. Dans la mesure où la plupart des traitements sylvicoles classiques sont basés sur le fait que les arbres sont des entités discrètes entrant en compétition les uns avec les autres pour les ressources, certains concepts de gestion forestière mériteraient d'être revisités à la lumière des fusions racinaires.

En résumé, le recours aux éclaircies dans les populations de sapins ne doit peut-être pas être la première pratique à envisager, dans la mesure où (i) il semble compliqué de concilier allègement de la demande en eau et ouverture optimale pour permettre la régénération naturelle de l'espèce, et où (ii) l'impact de ces éclaircies sur la formation des fusions racinaires est pour le moment inconnue. Tout au moins, si cette pratique est envisagée, l'ampleur de l'éclaircie doit être réfléchie avec soin.

Une autre pratique qui pourrait permettre l'adaptation des populations à de nouvelles conditions climatiques est la pratique des flux de gènes assistés. Cette méthode consiste à gérer les mouvements d'individus ou de gamètes entre les populations au sein (ou hors) de l'aire de distribution actuelle de l'espèce (Aitken & Whitlock 2013). Cette pratique se base sur le fait que, lorsque les espèces ont des aires de répartition étendues, on peut supposer que les conditions climatiques que va subir une population **A**, dans une localité donnée correspondent aux conditions climatiques actuellement expérimentées par une autre population, **B**, dans une autre localité. Il y a donc lieu de penser que les génotypes les mieux adaptés à ces conditions climatiques existent déjà en fréquence élevée dans la population **B**. De manière plus générale, cette pratique permet de réinjecter de la diversité génétique, notamment dans les populations « à risque » (e.g. les petites populations) et d'augmenter ainsi leur probabilité de résistance. Les prérequis à l'utilisation de cette pratique de gestion sont l'existence de patrons d'adaptation locale et l'existence d'un minimum de flux de gènes naturels connectant les populations pour éviter les effets de dépression hybride⁸ (Aitken & Whitlock 2013). Dans cette thèse cependant, nous avons montré qu'il n'y avait pas, ou très peu d'adaptation locale dans les populations de sapin sur les trois massifs considérés. Cependant, l'adaptation locale à la sécheresse à proprement parlé n'a pas pu être testée. Nos résultats suggèrent toutefois que les populations de basse altitude subissent des pressions plus fortes que les autres populations. En effet, la croissance radiale mesurée sur les adultes est plus faible à basse altitude et les performances de croissance et la survie des semis originaires des altitudes basses sont supérieures, quelle que soit l'altitude à laquelle ils sont plantés.

Le recours à la pratique des flux de gènes assistée pourrait également être envisagé entre les populations marginales de sapins que nous avons étudiées et d'autres populations, plus centrales et potentiellement moins adaptées à la sécheresse. En effet, de manière générale, pour les

⁸ On parle de dépression hybride (ou *outbreeding depression* en anglais) quand la descendance d'un croisement entre individus de populations différentes a une valeur sélective plus faible que celle de ces deux parents.

écologistes comme pour les généticiens, les populations marginales sont particulièrement intéressantes en termes de conservation (Lesica & Allendorf 1995). Ces populations marginales contiennent souvent des ressources génétiques uniques qui, à terme, pourraient prévenir l'extinction des espèces (Channell & Lomolino 2000; Kawecki 2008; Holliday, Suren & Aitken 2011). Ceci est particulièrement vrai en marge arrière (*rear edge* en anglais, i.e. aux latitudes ou altitudes basses) de l'aire de répartition des espèces où les populations ont souvent résisté pendant de longues périodes de temps géologiques et ont expérimenté une histoire évolutive complexe (Hampe & Petit 2004).

Le sort de ces populations marginales est particulièrement intéressant dans le contexte du changement climatique (Mátyás, Fady & Vendramin 2009; Valladares *et al.* 2014; Allen, Breshears & McDowell 2015). Ces populations peuvent en effet (i) abriter les changements évolutifs les plus importants au sein de l'aire de distribution des espèces, (ii) faire face à un risque d'extinction accru, (iii) être une source de migrants pour la colonisation de nouvelles aires en marge avant (*leading edge* en anglais) de l'aire de répartition, (iv) être une source de nouveauté génétique permettant de renforcer la variabilité génétique dans l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce (Alleaume-Benharira, Pen & Ronce 2006). Décider de quelle stratégie employer pour la conservation et l'utilisation durable des ressources génétiques des populations périphériques est un défi dont les conséquences futures sont importantes (Fady *et al.* 2016).

L'objectif de la présente étude n'était pas de comparer les populations marginales de sapin pectiné aux populations du centre de l'aire de distribution de l'espèce, mais il pourrait être intéressant de réaliser le même type d'étude dans des zones plus centrales de l'aire afin de comparer les résultats, notamment les diversités génétiques, obtenus au centre et en marge de l'aire de distribution du sapin. Sans pouvoir l'affirmer, nous pouvons cependant supposer, au vu de la forte plasticité et de la diversité génétique importante que renferment les populations marginales étudiées, qu'elles constituent un atout majeur pour la conservation du sapin à l'échelle de son aire de répartition.

6.6. DE LA GENETIQUE QUANTITATIVE A LA GENOMIQUE DES POPULATIONS

Depuis quelques décennies, les avancées de la génomique permettant le développement de nombreux marqueurs polymorphes à moindre coût, associées à l'amélioration et/ou au développement de méthodes permettant d'analyser ces données moléculaires ont joué un rôle

important dans les domaines de l'écologie et de la biologie évolutive. En effet, l'amélioration des méthodes de séquençage à haut débit par exemple a permis le marquage dense du génome sur des zones de polymorphisme nucléotidique (i.e. contenant des SNP) et ce y compris pour des espèces non-modèle comme le sapin (e.g. Roschanski *et al.* 2013). Les approches de génomique des populations, basées sur ces données de séquençage, cherchent notamment à identifier le polymorphisme génétique à l'origine de la variation des traits liés à la valeur sélective ainsi que les gènes impliqués dans l'adaptation des populations à leur environnement de manière générale.

A courte échelle de distance, sur des gradients altitudinaux par exemple où l'on peut supposer que la variation quantitative des traits est plus faible que si l'on considérait des populations plus éloignées géographiquement, l'adaptation locale implique vraisemblablement de faibles variations des fréquences alléliques aux gènes codants. De fait, les méthodes classiques de détection des SNP sous sélection peuvent se révéler peu efficaces dans ce cas-là (Le Corre & Kremer 2012). Au cours de sa thèse, Anna Roschanski a développé des marqueurs génomiques de type SNP pour le sapin (Roschanski *et al.* 2013) et a caractérisé des populations issues des mêmes massifs que ceux que nous avons étudiés. A partir de ces marqueurs, elle a cherché à détecter des traces de sélection pour les variables climatiques et bio-climatiques suivantes, sélectionnées parmi un large set de variables pour leur capacité à décrire l'environnement sélectif entre les populations : la sécheresse de janvier à mars, l'humidité relative et le déficit de pression de vapeur de mars à mai et le déficit de pression de vapeur de septembre à novembre. En combinant des approches de détection de locus outliers par rapport à l'attendu neutre (outliers F_{ST}), d'association gènes-environnement, de phénotypage en jardin commun (Sagnard *et al.* 2002), elle a mis en évidence (i) des éléments bioclimatiques impliqués dans l'environnement sélectif des populations, i.e. la sécheresse hivernale, (ii) des phénotypes qui expriment des signaux de divergence adaptative et (iii) quelques gènes candidats qui pourraient être à la base d'adaptations locales (Roschanski *et al.* 2016). Ces résultats ne sont pas complètement cohérents avec ceux obtenus au cours de ma thèse. En effet, à partir de l'analyse de la croissance radiale d'arbres adultes, nous avons montré qu'au cours de l'année de formation du cerne, la croissance était impactée principalement par la sécheresse estivale, et dans un second temps par les températures, l'humidité relative et les précipitations estivales (de mai à août) ainsi que par les températures et la sécheresse de début de printemps (de mars à mai) et le nombre de jours de gels au cours de l'hiver et au début du printemps (de janvier à

avril). La sécheresse hivernale n'est pas, dans notre cas, un facteur d'intérêt permettant d'expliquer les variations de croissance entre les différentes populations étudiées.

Il serait intéressant de combiner ces méthodes de génomique et de génétique quantitative sur le dispositif de transplantations réciproques utilisé ici afin de (i) détecter des signaux de sélection à fine échelle dans les populations de semis, (ii) déterminer quels sont les gènes sous-tendant l'adaptation locale, si elle existe, et à quelles fonctions physiologiques ils sont reliés, (iii) associer ces gènes à des patrons de variations phénotypiques.

Bien que l'étude de la microévolution par des approches basées sur l'utilisation de marqueurs génomiques en soit à ses débuts, en particulier pour les espèces non modèles, la génétique quantitative a déjà été révolutionnée par les outils et résultats de la génomique des populations. Aujourd'hui, les marqueurs génomiques permettent en effet d'estimer de manière fiable des coefficients d'apparentement entre individus. Jusqu'à présent, l'utilisation des marqueurs génomiques pour l'estimation d'apparentements étaient très peu courante, du fait de la faible performance de ces approches lorsque le nombre de marqueurs utilisés est trop faible (Gay, Siol & Ronfort 2013). A présent, les marqueurs SNP offrent l'opportunité d'étudier la base génétique des traits quantitatifs sans avoir d'information préalable sur le pedigree, et d'appréhender les composantes additives et non additives de la variance génétique (Visscher *et al.* 2006). Ceci constitue une avancée majeure pour l'application aux populations naturelles des méthodes de génétique quantitative.

La génomique a également apporté une compréhension nouvelle du déterminisme des traits. Les approches de génomique ont en effet permis de mettre en évidence l'influence d'effets épistatiques, épigénétiques, ou encore d'un faible nombre de gènes sur le déterminisme des traits chez de nombreuses espèces, remettant en question le modèle infinitésimal⁹ employé en génétique quantitative (Nelson, Pettersson & Carlborg 2013).

Si les avancées dans le domaine de la génomique tendent à remettre en question les paradigmes de la génétique quantitative (Nelson *et al.* 2013), l'utilisation de la génomique seule pour appréhender les grands mécanismes qui régissent l'évolution des traits fonctionnels semble inadaptée. En effet, les approches de génomiques sont déconnectées des traits, ce qui revient à

⁹ Modèle décrivant la variation phénotypique dans une population comme étant la contribution d'un nombre infini de gènes, chacun ayant une faible contribution additive à l'expression du trait (Nelson *et al.* 2013)

considérer tout polymorphisme non neutre comme adaptatif. Cependant, les approches multi-traits de génétique quantitative ont par exemple permis de démontrer qu'un trait qui n'est pas directement soumis à sélection peut évoluer, par le simple fait de la corrélation avec un autre trait, lui soumis à sélection.

Les deux disciplines (génomique et génétique quantitative) ont pour objectif de répondre à la même question : comment le génotype affecte-t-il le phénotype ? Génomique et génétique quantitative doivent donc évoluer conjointement de manière à (i) éviter que les modèles de génétique quantitative ne soient dépassés par les connaissances actuelles sur le déterminisme génétique des traits, (ii) éviter que la génomique des populations ne se contente d'une vision de l'action de la sélection déconnectée de la réalité de la réponse des traits.

6.7. CONCLUSION GENERALE

Les résultats acquis au cours de cette thèse offrent une première vue d'ensemble de la diversité, de sa structuration le long de gradients altitudinaux et du potentiel adaptatif du sapin pectiné en marge sud de son aire de répartition. Ils ont permis de répondre à un certain nombre de questions posées, et en identifient de nouvelles.

Les questions auxquelles nous avons pu, au moins partiellement répondre sont celles de la capacité d'acclimatation et du potentiel évolutif du sapin. Les résultats obtenus au cours de cette thèse nous permettent de dire que (i) la diversité phénotypique des populations est principalement due à l'environnement (i.e. plasticité phénotypique), (ii) l'ensemble des traits mesurés sur les semis sont sous contrôle génétique, (iii) les populations étudiées ne semblent pas avoir été soumises à des sélections différenciées.

Parmi les questions restées en suspens, deux me paraissent particulièrement essentielles dans le contexte de l'étude du potentiel adaptatif de l'espèce. La première question est celle de la relation entre les performances aux stades juvéniles et adultes. L'estimation du potentiel adaptatif de l'espèce ne sera en effet valable et cohérente que lorsque toutes les pièces du puzzle seront réunies.

La seconde question à mon avis essentielle et qui n'est pas complètement déconnectée de la première, est la suivante : quel est l'impact des fusions racinaires observées entre les sapins principalement en Issole et en Vésubie ? Dans le contexte de l'étude de l'adaptation des espèces à leur environnement, ce type de fusion racinaire peut, il me semble, complètement bousculer les attendus. Dans le cas de l'adaptation à la sécheresse par exemple, la donne change si les ressources en eau dont l'arbre dispose ne se limitent pas à l'eau disponible dans le périmètre exploré par ses propres racines, mais à l'eau disponible dans le périmètre exploré par les racines de l'ensemble de ses proches voisins. Il paraît donc, dans ce contexte particulier, à la fois intéressant et important de qualifier et de quantifier les échanges qui ont lieu entre les individus d'une part, et de déterminer si ces échanges ont un impact sur le potentiel adaptatif des populations d'autre part.

Mon travail ouvre la porte à d'autres questions de recherche dont l'intérêt dans le contexte actuel du changement global n'est pas à démontrer, et qui pourront faire l'objet de stages, de thèses ou encore de contrats post-doctoraux.

BIBLIOGRAPHIE

- Agrawal, A.F. & Stinchcombe, J.R. (2009) How much do genetic covariances alter the rate of adaptation? *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **276**, 1183–91.
- Aitken, S.N. & Bemmels, J.B. (2016) Time to get moving: Assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*, **9**, 271–290.
- Aitken, S.N. & Whitlock, M. (2013) Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **44**, 367–388.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, **1**, 95–111.
- Albert, A. & Anderson, J.A. (1984) On the existence of maximum likelihood estimates in logistic regression models. *Biometrika*, **71**, 1–10.
- Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R. & Savolainen, O. (2013) Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from tree populations. *Global Change Biology*, **19**, 1645–1661.
- Alleaume-Benharira, M., Pen, I.R. & Ronce, O. (2006) Geographical patterns of adaptation within a species' range: Interactions between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 203–215.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1963) *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders Company, Philadelphia and London.
- Allen, C., Breshears, D. & McDowell, N. (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, **6**, 1–55.
- Arnold, S.J. (1992) Constraints on phenotypic evolution. *The American Naturalist*, **Sup. 140**, 85–107.
- Arnold, S.J., Bürger, R., Hohenlohe, P.A., Ajie, B.C. & Jones, A.G. (2008) Understanding the evolution and stability of the G-matrix. *Evolution; international journal of organic evolution*, **62**, 2451–61.
- Arnold, S.J. & Phillips, P.C. (1999) Hierarchical comparison of genetic variance-covariance matrices. II. Coastal-inland divergence in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution*, **53**, 1516–1527.
- Arntz, M.A. & Delph, L.F. (2001) Pattern and process: Evidence for the evolution of

- photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia*, **127**, 455–467.
- Ashley, M. V. (2010) Plant parentage, pollination, and dispersal: How DNA microsatellites have altered the landscape. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **29**, 148–161.
- Aussenac, G. (2002) Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, **59**, 823–832.
- Battipaglia, G., Saurer, M., Cherubini, P., Siegwolf, R.T. & Cotrufo, M.F. (2009) Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and a nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *Forest Ecology and Management*, **257**, 820–828.
- Bégin, M. & Roff, D.A. (2001) An analysis of G matrix variation in two closely related cricket species, *Gryllus firmus* and *G. pennsylvanicus*. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 1–13.
- Berteaux, D., Réale, D., McAdam, A.G., Boutin, S. & Reale, D. (2004) Keeping pace with fast climate change: can arctic life count on evolution? *Integrative and comparative biology*, **44**, 140–51.
- Bischoff, A., Crémieux, L., Smilauerova, M., Lawson, C.S., Mortimer, S.R., Dolezal, J., Lanta, V., Edwards, A.R., Brook, A.J., Macel, M., Leps, J., Steinger, T. & Müller-Schärer, H. (2006) Detecting local adaptation in widespread grassland species – the importance of scale and local plant community. *Journal of Ecology*, **94**, 1130–1142.
- Björklund, M., Husby, A. & Gustafsson, L. (2013) Rapid and unpredictable changes of the G-matrix in a natural bird population over 25 years. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 1–13.
- Bontemps, J.D. & Esper, J. (2011) Statistical modelling and RCS detrending methods provide similar estimates of long-term trend in radial growth of common beech in north-eastern France. *Dendrochronologia*, **29**, 99–107.
- Boshier, D., Broadhurst, L., Cornelius, J., Gallo, L.A., Koskela, J., Loo, J., Petrokofsky, G. & St Clair, B. (2015) Is local best? Examining the evidence for local adaptation in trees and its scale. *Environmental Evidence*, **4**, 1–10.
- Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, **13**, 115–155.
- Bresson, C.C., Vitasse, Y., Kremer, A. & Delzon, S. (2011) To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiology*, **0**, 1164–1174.
- Briffa, K.R., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Osborn, T.J., Shiyatov, S.G. & Vaganov, E.A. (1998) Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes.

- Nature*, **391**, 678–682.
- Broecker, W.S. (2002) *The Glacial World according to Wally*, 3rd ed. Eldigio, Lamont-Doherty Earth Observatory of Columbia University, New York, USA.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. & Kaufman, D.M. (1996) The geographic range: size, shape, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 597–623.
- Bulmer, M.G. (1971) The effect of selection on genetic variability. *The American naturalist*, **105**, 201–211.
- Bunn, A.G. (2010) Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia*, **28**, 251–258.
- Buntgen, U., Frank, D., Wilson, R., Carrer, M., Urbinati, C. & Esper, J. (2008) Testing for tree-ring divergence in the European Alps. *Global Change Biology*, **14**, 2443–2453.
- Bürkner, P.-C. (2016) brms : An R package for bayesian generalized linear mixed models using Stan. *Journal of Statistic Software*, **in press**.
- Byars, S.G., Papst, W. & Hoffmann, A.A. (2007) Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, **61**, 2925–2941.
- Cahill, J.F., Kembel, S.W., Lamb, E.G. & Keddy, P.A. (2008) Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **10**, 41–50.
- Cailleret, M. (2011) *Causes Fonctionnelles Du Dépérissement et de La Mortalité Du Sapin Pectiné En Provence*. Université Paul-Cézanne - Aix-Marseille III.
- Cailleret, M. & Davi, H. (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, **25**, 265–276.
- Cailleret, M., Nourtier, M., Amm, A., Durand-Gillmann, M. & Davi, H. (2014) Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Annals of Forest Science*, **71**, 643–657.
- Calsbeek, B. & Goodnight, C.J. (2009) Empirical comparison of G matrix test statistics: Finding biologically relevant change. *Evolution*, **63**, 2627–2635.
- Canham, C.D., Lepage, P.T. & Coates, K.D. (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 778–787.
- Cano, J.M., Laurila, A., Palo, J. & Merilä, J. (2004) Population differentiation in G matrix structure due to natural selection in *Rana temporaria*. *Evolution*, **58**, 2013–2020.
- Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M.A., Jiqiang, G., Li, P. & Riddell, A. (2016) Stan: A probabilistic programming language.

Journal of Statistical Software, **in press**.

- Carrer, M., Nola, P., Motta, R. & Urbinati, C. (2010) Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. *Oikos*, **119**, 1515–1525.
- CFM. (2015) *Déclaration de Durban*, XIVème Con. Durban.
- Channell, R. & Lomolino, M. (2000) Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature*, **403**, 84–86.
- Chapin, F.S., Schulze, E. & Mooney, H.A.. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 423–447.
- Charmantier, A. & Garant, D. (2005) Environmental quality and evolutionary potential: Lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, **272**, 1415–1425.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Kruuk, L.E., Sheldon, B.C. & Perrins, C. (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, **320**, 800–803.
- Charru, M. (2012) *La Productivité Forestière Dans Un Environnement Changeant : Caractérisation Multi-Échelles Des Ses Variations Récentes À Partir Des Données de l'Inventaire Forestier National (IFN) et Interprétation Environnementale*. AgroParisTech.
- Cheverud, J.M. & Marroig, G. (2007) Comparing covariance matrices: Random skewers method compared to the common principal components model. *Genetics and Molecular Biology*, **30**, 461–469.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T. & Valentini, R. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529–533.
- Conner, J.K. (2012) Quantitative genetic approaches to evolutionary constraint: How useful? *Evolution*, **66**, 3313–3320.
- Conner, J.K., Karoly, K., Stewart, C., Koelling, V.A., Sahli, H.F. & Shaw, F.H. (2011) Rapid independent trait evolution despite a strong pleiotropic genetic correlation. *American Naturalist*, **178**, 429–441.
- Cook, E.R. (1987) The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-Ring*

- Bulletin*, **47**, 37–59.
- Cook, E.R. & Briffa, K.R. (1990) Data Analysis. *Methods of dendrochronology : applications in the environmental sciences*, Springer (eds E.R. Cook & L.A. Kairiukstis), pp. 97–162. Kluwer Academic Publishers.
- Cook, E.R. & Kairiukstis, L. (1990) *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences* (eds ER Cook and L Kairiukstis).
- Le Corre, V. & Kremer, A. (2012) The genetic differentiation at quantitative trait loci under local adaptation. *Molecular ecology*, **21**, 1548–1566.
- Cowles, H.C. (1899) The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan. *Botanical Gazette*, **27**, 361–391.
- Creese, C., Benscoter, A.M. & Maherali, H. (2011) Xylem function and climate adaptation in *Pinus*. *American Journal of Botany*, **98**, 1437–1445.
- Crick, H.Q., Dudley, C., Glue, D.E. & Thomson, D.L. (1997) UK birds are laying eggs earlier. *Nature*, **388**, 526–526.
- Crnokrak, P. & Roff, D.A. (1995) Dominance variance: Associations with selection and fitness. *Heredity*, **75**, 530–540.
- Cuny, H.E., Rathgeber, C.B., Lebourgeois, F., Fortin, M. & Fournier, M. (2012) Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: example of three conifer species in a temperate forest in north-east France. *Tree Physiology*, **32**, 612–625.
- D’Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B. & Cherubini, P. (2008) On the “divergence problem” in northern forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. *Global and Planetary Change*, **60**, 289–305.
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H. & Rozenberg, P. (2011) Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Annals of Forest Science*, **68**, 747–757.
- Davi, H. & Cailleret, M. (2017) Assessing drought-driven mortality trees with physiological process-based models. *Agricultural and Forest Meteorology*, **232**, 279–290.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, **292**, 673–679.
- Davis, M.B., Shaw, R.G. & Etterson, J.R. (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, **86**, 1704–1714.
- Deacon, N.J. & Cavender-Bares, J. (2015) Limited pollen dispersal contributes to population genetic structure but not local adaptation in *Quercus oleoides* forests of Costa Rica. *PloS one*, **10**, e0138783.

- Desplanque, C., Rolland, C. & Michalet, R. (1998) Dendroecological comparison of silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) in an alpine valley in France. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**, 737–748.
- Diffenbaugh, N.S. & Field, C.B. (2013) Changes in ecologically critical terrestrial climate conditions. *Science*, **341**, 486–492.
- Dittmar, C., Zech, W. & Elling, W. (2003) Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, **173**, 63–78.
- Donovan, L.A., Ludwig, F., Rosenthal, D.M., Rieseberg, L.H. & Dudley, S.A. (2009) Phenotypic selection on leaf ecophysiological traits in *Helianthus*. *New Phytologist*, **183**, 868–879.
- Dreyer, E., Collet, C., Balandier, P., Lefèvre, F. & Cordonnier, T. (2008) *Bases D'une Gestion Durable Des Forêts Mélangées: Écophysiologie, Croissance et Démogénétique Des Espèces Constitutives*.
- Dreyfus, P. (2003) Peuplements forestiers artificiels en région méditerranéenne : vers une renaturalisation ? *Forêt Méditerranéenne*, **24**, 45–52.
- Dreyfus, P. (2007) Les dynamiques en cours et l'impact des pratiques sylvicoles. *Forêt Méditerranéenne*, **28**, 419–426.
- Durand-Gillmann, M., Cailleret, M., Boivin, T., Nageleisen, L.-M. & Davi, H. (2014) Individual vulnerability factors of silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *Abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline proce. *Annals of Forest Science*, **71**, 659–673.
- Eizaguirre, C. & Baltazar-Soares, M. (2014) Evolutionary conservation-evaluating the adaptive potential of species. *Evolutionary Applications*, **7**, 963–967.
- Elton, C. (1927) *Animal Ecology*. University of Chicago Press.
- Esper, J., Cook, E.R., Krusic, P.J., Peters, K. & Schweingruber, F.H. (2003) Tests of the RCS method for preserving low- frequency variability in long tree -ring chronologies. *Tree-Ring Research*, **59**, 81–98.
- Esper, J., Cook, E.R. & Schweingruber, F.H. (2002) Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*, **295**, 2250–2253.
- Esper, J., Frank, D., Büntgen, U., Verstege, A., Hantemirov, R.M. & Kirdyanov, A. (2010) Trends and uncertainties in Siberian indicators of 20th century warming. *Global Change Biology*, **16**, 386–398.

- Etterson, J.R. & Shaw, R.G. (2001) Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science*, **294**, 151–154.
- Ettl, G.J. & Peterson, D.L. (1995) Extreme climate and variation in tree growth: Individualistic response in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Global Change Biology*, **1**, 231–241.
- EUFORGEN. European Forest Genetic Resources Programme.
- Fady, B., Aravanopoulos, F.A., Alizoti, P., Mátyás, C., von Wühlisch, G., Westergren, M., Belletti, P., Cvjetkovic, B., Ducci, F., Huber, G., Kelleher, C.T., Khaldi, A., Kharrat, M.B.D., Kraigher, H., Kramer, K., Mühlethaler, U., Peric, S., Perry, A., Rousi, M., Sbay, H., Stojnic, S., Tijardovic, M., Tsvetkov, I., Varela, M.C., Vendramin, G.G. & Zlatanov, T. (2016) Evolution-based approach needed for the conservation and silviculture of peripheral forest tree populations. *Forest Ecology and Management*, **375**, 66–75.
- Fady, B., Forest, I., Hochu, I., Ribiollet, A., de Beaulieu, J.-L. & Pastuszka, P. (1999) Genetic differentiation in *Abies alba* Mill. populations from southeastern France. *Forest Genetics*, **6**, 129–138.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F. (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th ed. Longmans Green, Harlow, UK.
- FAO. (2013) *State of Mediterranean Forests 2013*.
- FAO. (2016) Situation des forêts du monde 2016. *Forêt et agriculture: défis et possibilités concernant l'utilisation des terres*, pp. 1–119. Rome.
- Finn, G.A., Straszewski, A.E. & Peterson, V. (2007) A general growth stage key for describing trees and woody plants. *Annals of Applied Biology*, **151**, 127–131.
- Fisher, D.O. & Owens, I.P. (2004) The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 391–398.
- Forister, M.L. & Shapiro, A.M. (2003) Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. *Global Change Biology*, **9**, 1130–1135.
- Forrester, D.I., Collopy, J.J., Beadle, C.L. & Baker, T.G. (2013) Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 21–30.
- Frankino, W.A., Zwaan, B.J., Stern, D.L. & Brakefield, P.M. (2005) Natural selection and developmental constraints in the evolution of allometries. *Science*, **307**, 718–720.
- Franks, S.J., Sim, S. & Weis, A.E. (2006) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 1278–1282.
- Frei, E.R., Ghazoul, J., Matter, P., Heggli, M. & Pluess, A.R. (2014) Plant population

- differentiation and climate change: responses of grassland species along an elevational gradient. *Global change biology*, **20**, 441–455.
- Fritts, H.C. (1976) *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- Fritts, H.C. & Swetnam, T.W. (1989) Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research Vol.19* (ed M. Begon), pp. 111–188. Academic Press.
- Futuyma, D.J. (2010) Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution*, **64**, 1865–1884.
- Gandolfo, C. & Tessier, L. (1994) Dendroecological analysis of fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst) at different stages of defoliation in the forest of Vigo di Ton (Trento, Italy). *Annales des Sciences Forestieres*, **51**, 391–406.
- Gaston, A.J., Gilchrist, H.G. & Hipfner, J.M. (2005) Climate change, ice conditions and reproduction in an Arctic nesting marine bird: Brunnich’s guillemot (*Uria lomvia* L.). *Journal of Animal Ecology*, **74**, 832–841.
- Gaüzere, J. (2014) *Effets de La Dispersion Du Pollen À Longue Distance Sur Les Capacités D’adaptation de Populations de Hêtre Commun Le Long D’un Gradient Altitudinal*. SupAgro, Montpellier.
- Gaüzere, J., Klein, E.K., Brendel, O., Davi, H. & Oddou-Muratorio, S. (2016a) Using partial genotyping to estimate the genetic and maternal determinants of adaptive traits in a progeny trial of *Fagus sylvatica*. *Tree Genetics & Genomes*, **12**, 115.
- Gaüzere, J., Oddou-Muratorio, S., Gay, L. & Klein, E.K. (2016b) Partial genotyping at polymorphic markers can improve heritability estimates in sibling groups. *Molecular Ecology Resources*, **16**, 1340–1352.
- Gaüzere, J., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., Lefèvre, F. & Klein, E. (2013) Biases in quantitative genetic analyses using open-pollinated progeny tests from natural tree populations. *Acta Botanica Gallica*, **160**, 227–238.
- Gay, L., Siol, M. & Ronfort, J. (2013) Pedigree-free estimates of heritability in the wild: Promising prospects for selfing populations. *PLoS ONE*, **8**, e66983.
- Gea-Izquierdo, G., Cherubini, P. & Cañellas, I. (2011) Tree-rings reflect the impact of climate change on *Quercus ilex* L. along a temperature gradient in Spain over the last 100 years. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1807–1816.
- Geber, M.A. & Griffen, L.R. (2003) Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 21–42.

- Gering, L.R. & May, D.M. (1995) The relationship of diameter at breast height and crown diameter for four species groups in Hardin County, Tennessee. *Southern Journal of Applied Forestry*, **19**, 177–181.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394–407.
- Goldsmith, E. (1985) Ecological succession rehabilitated. *The Ecologist*, **15**, 1–19.
- Gonzalo-Turpin, H. & Hazard, L. (2009) Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of Ecology*, **97**, 742–751.
- Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, **205**, 581–598.
- Goulden, M.J., Munger, J.W., Fan, S.-M., Daube, B.C. & Wofsy, S.C. (1996) Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability. *Science*, **271**, 1576–1578.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the california thrasher. *The Auk*, **34**, 427–433.
- Guicherd, P. (1994) Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Annales des Sciences Forestieres*, **51**, 599–611.
- Guntrip, J., Sibly, R.M. & Holloway, G.J. (1997) The effect of novel environment and sex on the additive genetic variation and covariation in and between emergence body weight and development period in the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Bruchidae). *Heredity*, **78**, 158–165.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. & McCulloh, K. a. (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, **126**, 457–461.
- Hadfield, J. (2010) MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software*, **33**, 1–22.
- Haeckel, E. (1866) *Generelle Morphologie Der Organismen*. Verlag von Georg Reimer, Berlin.
- Haggerty, B.P. & Galloway, L.F. (2011) Response of individual components of reproductive phenology to growing season length in a monocarpic herb. *Journal of Ecology*, **99**, 242–253.
- Hampe, A. & Petit, R.J. (2004) Conserving biodiversity under climate change : The rear edge matters. *Ecology letters*, **8**, 461–497.

- Hansen, T.F. & Houle, D. (2008) Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 1201–1219.
- Hansen, T.F., Pélabon, C. & Houle, D. (2011) Heritability is not Evolvability. *Evolutionary Biology*, **38**, 258–277.
- Hegyi, F. (1974) A simulation model for managing jack pine stands. *Growth models for tree and stand simulation* (ed J. Fries), pp. 74–90. Royal College of Forestry, Stockholm.
- Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. (1999) Perspective: the pace of modern life: Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*, **53**, 1637–1653.
- Hereford, J. (2009) A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *The American naturalist*, **173**, 579–588.
- Heschel, M.S. & Riginos, C. (2015) Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, **92**, 37–44.
- Hoffmann, A.A. & Merilä, J. (1999) Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Tree*, **14**, 96–101.
- Hoffmann, A.A. & Sgro, C.M. (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, **470**, 479–485.
- Holliday, J., Suren, H. & Aitken, S.N. (2011) Divergent selection and heterogeneous migration rates across the range of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20111805.
- Houle, D. (1992) Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, **130**, 195–204.
- Houle, D., Morikawa, B. & Lynch, M. (1996) Comparing mutational variabilities. *Genetics*, **143**, 1467–1483.
- Howe, G.T., Aitken, S.N., Neale, D.B., Jermstad, K.D., Wheeler, N.C. & Chen, T.H. (2003) From genotype to phenotype : unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany*, **81**, 1247–1266.
- von Humboldt, A. & Bonpland, A. (1807) *Essai Sur La Géographie Des Plantes*. Schoell, Paris.
- Hutchinson, G.E. (1957) Cold spring harbor symposia on quantitative biology. *Concluding remarks*, **22**, 415–427.
- IPCC. (2013) Summary for Policymakers. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley), pp. 1–33. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- IPCC. (2014) Summaries, frequently asked questions, and cross-chapter boxes. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds C.B. Field, V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea & L.L. White), pp. 1–190. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Ishii, H. & Asano, S. (2010) The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological Research*, **25**, 715–722.
- Isik, K. & Kara, N. (1997) Altitudinal variation in *Pinus brutia* Ten. and its implication in genetic conservation and seed transfers in southern Turkey. *Silvae Genetica*, **46**, 113–120.
- Ivković, M., Gapare, W., Wu, H., Espinoza, S. & Rozenberg, P. (2013) Influence of cambial age and climate on ring width and wood density in *Pinus radiata* families. *Annals of Forest Science*, **70**, 525–534.
- Janzen, F.J. & Stern, H.S. (1998) Logistic regression for empirical studies of multivariate selection. *Evolution*, **52**, 1564–1571.
- Jump, A.S., Hunt, J.M. & Peñuelas, J. (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, **12**, 2163–2174.
- Jump, A.S., Marchant, R. & Peñuelas, J. (2008) Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in plant science*, **14**, 51–8.
- Jump, A.S., Mátyás, C. & Peñuelas, J. (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 694–701.
- Jump, A.S. & Peñuelas, J. (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, **8**, 1010–1020.
- Kang, H. (1991) Components of juvenile-mature correlations in forest trees. *Theoretical and Applied Genetics*, **81**, 173–184.
- Kawecki, T.J. (2008) Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 321–342.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225–1241.
- Kearney, M.R. & Porter, W.P. (2009) Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 334–350.
- Kearney, M.R., Wintle, B.A. & Porter, W.P. (2010) Correlative and mechanistic models of

- species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, **3**, 203–213.
- Keller, I., Alexander, J.M., Holderegger, R. & Edwards, P.J. (2013) Widespread phenotypic and genetic divergence along altitudinal gradients in animals. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 2527–2543.
- Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., Hoang, A., Gibert, P. & Beerli, P. (2001) The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist*, **157**, 245–261.
- Kirkpatrick, M. (2009) Patterns of quantitative genetic variation in multiple dimensions. *Genetica*, **136**, 271–284.
- Kitano, J., Bolnick, D.I., Beauchamp, D.A., Mazur, M.M., Mori, S., Nakano, T. & Peichel, C.L. (2008) Reverse evolution of armor plates in the threespine stickleback. *Current Biology*, **18**, 769–774.
- Körner, C. (2004) Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio*, **Spec No 13**, 11–17.
- Körner, C. (2007) The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 569–574.
- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J.J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, J.R., Gomulkiewicz, R., Klein, E.K., 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**, 378–92.
- Kreyling, J., Buhk, C., Backhaus, S., Hallinger, M., Huber, G., Huber, L., Jentsch, A., Konnert, M., Thiel, D., Wilmking, M. & Beierkuhnlein, C. (2014) Local adaptations to frost in marginal and central populations of the dominant forest tree *Fagus sylvatica* L. as affected by temperature and extreme drought in common garden experiments. *Ecology and Evolution*, **4**, 594–605.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E. & Coomes, D.A. (2011) Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, **99**, 300–312.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Kattge, J. & Coomes, D.A. (2012) Competitive interactions between forest trees are driven by species’ trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, **15**, 831–840.
- Kuparinen, A., Savolainen, O. & Schurr, F.M. (2010) Increased mortality can promote

- evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1003–1008.
- Ladier, J. (2004) *Les Stations Forestières Des Préalpes Sèches : Définition, Répartition, Dynamique, Fertilité*. ONF, Direction Territoriale Méditerranée.
- Lande, R. & Arnold, S.J. (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, **37**, 1210–1226.
- Lara-Romero, C., García-Camacho, R., Escudero, A. & Iriondo, J.M. (2014) Genetic variation in flowering phenology and reproductive performance in a Mediterranean high-mountain specialist, *Armeria caespitosa* (Plumbaginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **176**, 384–395.
- Lebourgeois, F. (2007) Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Annals of Forest Science*, **64**, 333–343.
- Lebourgeois, F. & Merian, P. (2012) *Principes et Méthodes de La Dendrochronologie*. AgroParisTech-ENGREF.
- Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B. & Ulrich, E. (2010) Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science*, **21**, 364–376.
- Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gaüzere, J., Gidoïn, C., Karam, M.J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S. & Pichot, C. (2014) Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science*, **71**, 723–739.
- Leimu, R. & Fischer, M. (2008) A meta-analysis of local adaptation in plants. *PloS one*, **3**, e4010.
- Lempereur, M., Limousin, J.-M., Guibal, F., Ourcival, J.-M., Rambal, S., Ruffault, J. & Mouillot, F. (2016) Recent climate hiatus revealed dual control by temperature and drought on the stem growth of Mediterranean *Quercus ilex*. *Global Change Biology*.
- Lesica, P. & Allendorf, F.W. (1995) When are peripheral valuable populations for conservation? *Conservation Biology*, **9**, 753–760.
- Li, C.C., Weeks, D.E. & Chakravarti, A. (1993) Similarity of DNA fingerprints due to chance and relatedness. *Human Heredity*, **43**, 45–52.
- Liepelt, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.-L., Fady, B., Gömöry, D., Hussendörfer, E., Konnert, M., Litt, T., Longauer, R., Terhürne-Berson, R. & Ziegenhagen, B. (2009) Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) — A synthesis from paleobotanic

- and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **153**, 139–149.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J. & Marchetti, M. (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **259**, 698–709.
- Loehle, C. & Jones, R. (1990) Adaptive significance of root grafting in trees. *Functional Ecology*, **4**, 268–271.
- De Luis, M., Čufar, K., Di Filippo, A., Novak, K., Papadopoulos, A., Piovesan, G., Rathgeber, C.B., Raventós, J., Saz, M.A. & Smith, K.T. (2013) Plasticity in dendroclimatic response across the distribution range of Aleppo pine (*Pinus halepensis*). *PLoS ONE*, **8**, 353–361.
- Lynch, M. & Ritland, K. (1999) Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics*, **152**, 1753–1766.
- Maherali, H., Pockman, W.T. & Jackson, R.B. (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, **85**, 2184–2199.
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M.J., Gallo, L.A. & Rozenberg, P. (2008a) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management*, **256**, 837–843.
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Salda, G., Pastorino, M.J., Gautry, J.-Y., Gallo, L.A. & Rozenberg, P. (2008b) Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France. *Annals of Forest Science*, **65**, 102–102.
- Mátyás, C., Fady, B. & Vendramin, G.G. (2009) Forests at the limit: Evolutionary - genetic consequences of environmental changes at the receding (xeric) edge of distribution. Report from a researcher workshop. *Annals of Forest Science*, **66**, 800–802.
- McDonald, J.H. (2009) Nested anova. *Handbook of Biological Statistics (3rd edition)*, pp. 165–172. Sparky House Publishing, University of Delaware, Baltimore, Maryland, USA.
- McDowell, N.G. (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, **155**, 1051–1059.
- McKay, J.K., Christian, C.E., Harrison, S. & Rice, K.J. (2005) “How local is local?” - A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restoration Ecology*, **13**, 432–440.
- Melo, D., Garcia, G., Hubbe, A., Assis, A.P. & Marroig, G. (2015) EvolQG - An R package for evolutionary quantitative genetics. *bioRxiv*, 1–9.
- Merilä, J. & Sheldon, B.C. (1999) Genetic architecture of fitness and nonfitness traits:

- Empirical patterns and development of ideas. *Heredity*, **83**, 103–109.
- Merilä, J. & Sheldon, B.C. (2000) Lifetime Reproductive Success and Heritability in Nature. *The American Naturalist*, **155**, 301–310.
- Messina, F.J. (1993) Heritability and “evolvability” of fitness components in *Callosobruchus maculatus*. *Heredity*, **71**, 623–629.
- Metslaid, M., Jõgiste, K., Nikinmaa, E., Moser, W.K. & Porcar-Castell, A. (2007) Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, **250**, 56–63.
- Milligan, B.G. (2003) Maximum-likelihood estimation of relatedness. *Genetics*, **163**, 1153–1167.
- Mimura, M. & Aitken, S.N. (2010) Local adaptation at the range peripheries of Sitka spruce. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 249–258.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.
- Nardin, M. (2013) *Ajustement Biologique Du Mélèze Aux Variations Environnementales Le Long D'un Gradient Altitudinal : Approche Microdensitométrique de La Réponse Au Climat*. Orléans.
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kupperman, A., Schurr, F.M. & Katul, G.G. (2011) Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecology Letters*, **14**, 211–219.
- Nelson, R.M., Pettersson, M.E. & Carlborg, Ö. (2013) A century after Fisher: Time for a new paradigm in quantitative genetics. *Trends in Genetics*, **29**, 669–676.
- Nourtier, M., Chanzy, A., Cailleret, M., Yingge, X., Huc, R. & Davi, H. (2014) Transpiration of silver Fir (*Abies alba* Mill.) during and after drought in relation to soil properties in a Mediterranean mountain area. *Annals of Forest Science*, **71**, 683–695.
- Nussey, D. & Wilson, A. (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 831–844.
- Oddou-Muratorio, S., Klein, E.K. & 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*, **14**, 4441–4452.
- Odum, E.P. (1965) *Fundamentals Of Ecology*, 2nd ed (ed WBS Company). Philadelphia and London.
- ONF. ONF - Gestion durable. URL http://www.onf.fr/gestion_durable
- Owens, I.P. & Bennett, P.M. (2000) Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss

- versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 12144–12148.
- Palacio, S., Hoch, G., Sala, A., Körner, C. & Millard, P. (2014) Does carbon storage limit tree growth? *New Phytologist*, **201**, 1096–1100.
- Palmer, W.C. (1965) *Meteorological Drought*, Vol.30. US Department of Commerce, Weather Bureau, Washington, DC.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–669.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. & Warren, M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579–583.
- Pauli, H., Gottfried, M. & Grabherr, G. (1996) Effects of climate change on mountain ecosystems - upward shifting of alpine plants. *World Resource Review*, **8**, 382–390.
- Pelte, L. (2015) *Adaptation Locale Des Arbres Forestiers Le Long de Gradients Altitudinaux: Analyse D'allocation de Biomasse Chez Le Sapin Pectiné En Transplantation Croisée En Région Méditerranéenne*. Aix-Marseille.
- Peltier, D.M., Fell, M. & Ogle, K. (2016) Legacy effects of drought in the southwestern United States: A multi-species synthesis. *Ecological Monographs*, **86**, 312–326.
- Petit, R.J. & Hampe, A. (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 187–214.
- Pew, J., Muir, P.H., Wang, J. & Frasier, T.R. (2015) related: an R package for analysing pairwise relatedness from codominant molecular markers. *Molecular Ecology Resources*, **15**, 557–561.
- Phillips, P.C. & Arnold, S.J. (1989) Visualizing multivariate selection. *Evolution*, **43**, 1209–1222.
- Piutti, E. & Cescatti, A. (1997) A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 277–284.
- Polge, H. (1970) The use of X-ray densitometric methods in dendrochronology. *Tree-ring bulletin*, **30**, 1–11.
- Price, T. & Schluter, D. (1991) On the low heritability of life-history traits. *Evolution*, **45**, 853–861.
- Puentes, A., Granath, G. & Agren, J. (2016) Similarity in G matrix structure among natural

- populations of *Arabidopsis lyrata*. *Evolution*, **70**, 2370–2386.
- Queller, D.C. & Goodnight, K.F. (1989) Estimating relatedness using genetic markers evolution. *Evolution*, **43**, 258–275.
- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. Vienna, Australia. URL: <http://www.R-project.org>
- Ramírez-Valiente, J.A., Lorenzo, Z., Soto, A., Valladares, F., Gil, L. & Aranda, I. (2009) Elucidating the role of genetic drift and natural selection in cork oak differentiation regarding drought tolerance. *Molecular Ecology*, **18**, 3803–3815.
- Rathgeber, C.B., Rossi, S. & Bontemps, J.D. (2011) Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. *Annals of Botany*, **108**, 429–438.
- Reusch, T.B. & Wood, T.E. (2007) Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*, **16**, 3973–3992.
- Reznick, D., Nunney, L. & Tessier, A. (2000) Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 421–425.
- Richardson, A. & O’Keefe, J. (2009) Phenological differences between understory and overstory. *Phenology of ecosystem processes* (ed A. Noormets), pp. 87–117. Springer Science, Business Media.
- Ritland, K. (1996) Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genetical Research*, **67**, 175–185.
- Robakowski, P., Montpied, P. & Dreyer, E. (2005) Responses to temperature and shade in *Abies alba* seedlings from diverse provenances. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **20**, 459–470.
- Roff, D. (2000) The evolution of the G matrix: selection or drift? *Heredity*, **84**, 135–142.
- Roff, D.A. & Mousseau, T.A. (1999) Does natural selection alter genetic architecture? An evaluation of quantitative genetic variation among populations of *Allonemobius socius* and *A. fasciatus*. *Journal of Evolutionary Biology*, **12**, 361–369.
- Rolland, C. (1993) Tree-ring and climate relationships for *Abies alba* in the internal Alps. *Tree-Ring Bulletin*, **53**, 1–11.
- Rolland, C., Michalet, R., Desplanque, C., Petetin, A. & Aime, S. (1999) Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 297–306.
- Roschanski, A.M., Csilléry, K., Liepelt, S., Oddou-Muratorio, S., Ziegenhagen, B., Huard, F., Ullrich, K.K., Postolache, D., Vendramin, G.G. & Fady, B. (2016) Evidence of divergent selection for drought and cold tolerance at landscape and local scales in *Abies alba* Mill. in

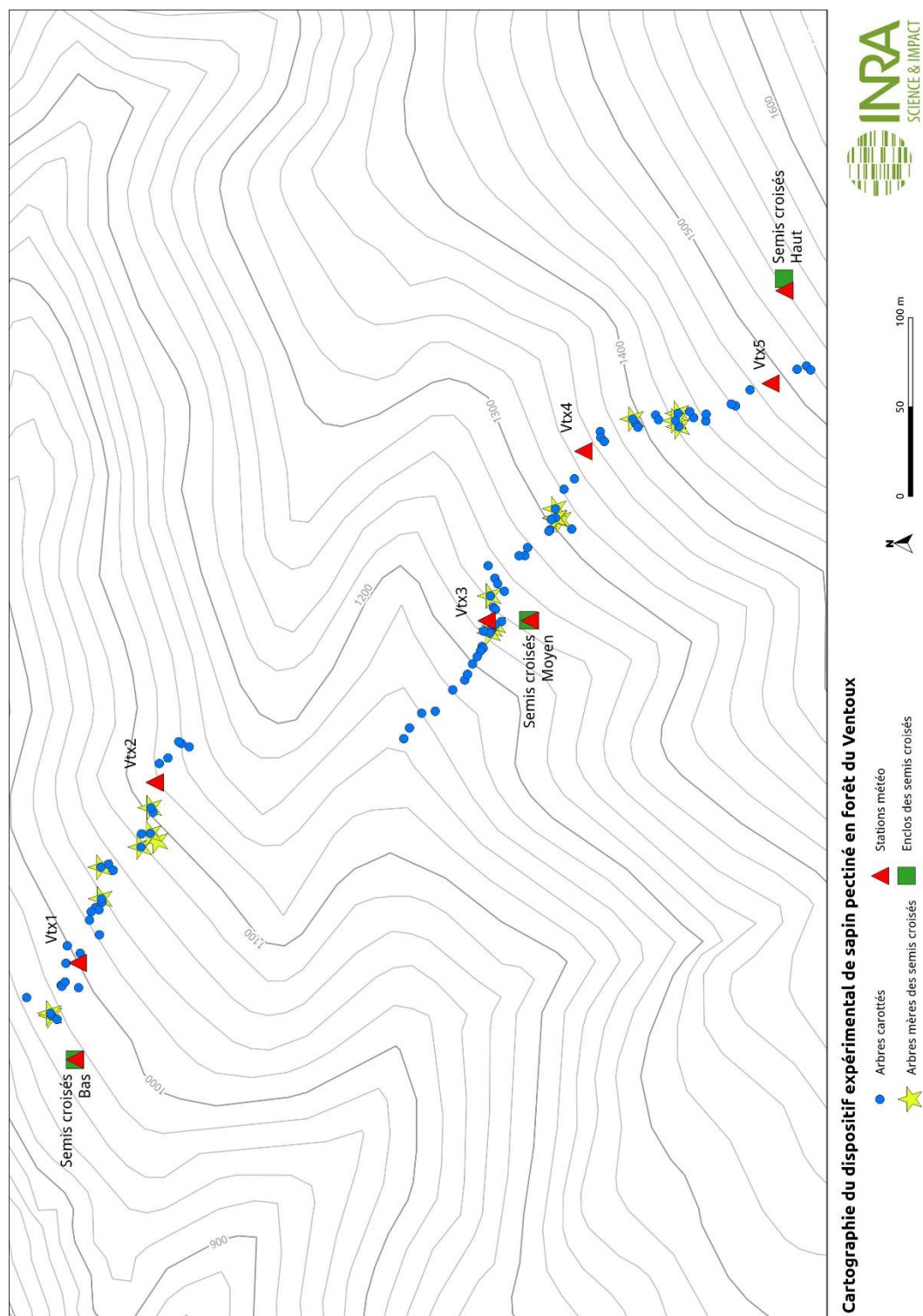
- the French Mediterranean Alps. *Molecular Ecology*, **25**, 776–794.
- Roschanski, A.M., Fady, B., Ziegenhagen, B. & Liepelt, S. (2013) Annotation and re-sequencing of genes from de novo transcriptome assembly of *Abies alba* (Pinaceae). *Applications in Plant Sciences*, **1**, 1200179.
- Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R.R. & Rehfeldt, G.E. (2006) Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico: implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management*, **229**, 340–350.
- 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. *Forest Ecology and Management*, **157**, 175–189.
- Salmela, M.J. (2014) Rethinking local adaptation: Mind the environment! *Forest Ecology and Management*, **312**, 271–281.
- Salomón, R. & Tarroux, E. (2016) Natural root grafting in *Picea mariana* to cope with spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 1059–1066.
- Sarris, D., Christodoulakis, D. & Körner, C. (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology*, **13**, 1187–1200.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T. & Knürr, T. (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 595–619.
- Schluter, D. (1996) Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*, **50**, 1766–1774.
- Sgrò, C.M. & Hoffmann, A.A. (2004) Genetic correlations, tradeoffs and environmental variation. *Heredity*, **93**, 241–248.
- Shelford, V.E. (1912) Ecological succession. IV. Vegetation and the control of land animal communities. *Biological Bulletin*, **23**, 59–95.
- Stadt, K.J., Huston, C., Coates, K.D., Feng, Z., Dale, M.R.T. & Lieffers, V.J. (2007) Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests. *Annals of Forest Science*, **64**, 477–490.
- Stan Development Team (2016) Stan modeling language users' guide and reference manual, version 2.12.0. URL: <http://mc-stan.org>
- Steppan, S.J., Phillips, P.C. & Houle, D. (2002) Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 320–327.
- Tarroux, E. & Desrochers, A. (2011) Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae). *American journal of botany*, **98**, 967–74.

- Tarroux, E., DesRochers, A. & Krause, C. (2010) Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*) after commercial thinning. *Forest ecology and management*, **260**, 526–535.
- Tarroux, E., DesRochers, A. & Tremblay, F. (2014) Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees: How does genetic proximity influence anastomosis occurrence? *Tree Genetics and Genomes*, **10**, 667–677.
- Teplitsky, C., Robinson, M.R. & Merilä, J. (2014a) Evolutionary potential and constraints in wild populations. *Quantitative genetics in the wild* (eds A. Charmantier, D. Garant & L.E. Kruuk), pp. 190–208. Oxford University Press.
- Teplitsky, C., Tarka, M., Møller, A.P., Nakagawa, S., Balbontin, J., Burke, T.A., Doutrelant, C., Gregoire, A., Hansson, B., Hasselquist, D., Gustafsson, L., De Lope, F., Marzal, A., Mills, J.A., Wheelwright, N.T., Yarrall, J.W. & Charmantier, A. (2014b) Assessing multivariate constraints to evolution across ten long-term avian studies. *PLoS ONE*, **9**.
- Tessier, A.J., Leibold, M.A. & Tsao, J. (2000) A fundamental trade-off in resource exploitation by *Daphnia* and consequences to plankton communities. *Ecology*, **81**, 826–841.
- Thiel, D., Kreyling, J., Backhaus, S., Beierkuhnlein, C., Buhk, C., Egen, K., Huber, G., Konnert, M., Nagy, L. & Jentsch, A. (2014) Different reactions of central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* to experimental drought. *European Journal of Forest Research*, **133**, 247–260.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F., De Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Cornwell, W., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D.E., Nicotra, A.B., Poorter, H. & Zavala, M.A. (2014) The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, **17**, 1351–1364.
- Verrier, E., Brabant, P. & Gallais, A. (2001) *Faits et Concepts de Base En Génétique Quantitative*. Polycopié, INA Paris-Grignon.
- Vidal, J.-P., Martin, E., Franchistéguy, L., Baillon, M. & Soubeyroux, J.-M. (2010) A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, **30**, 1627–1644.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.

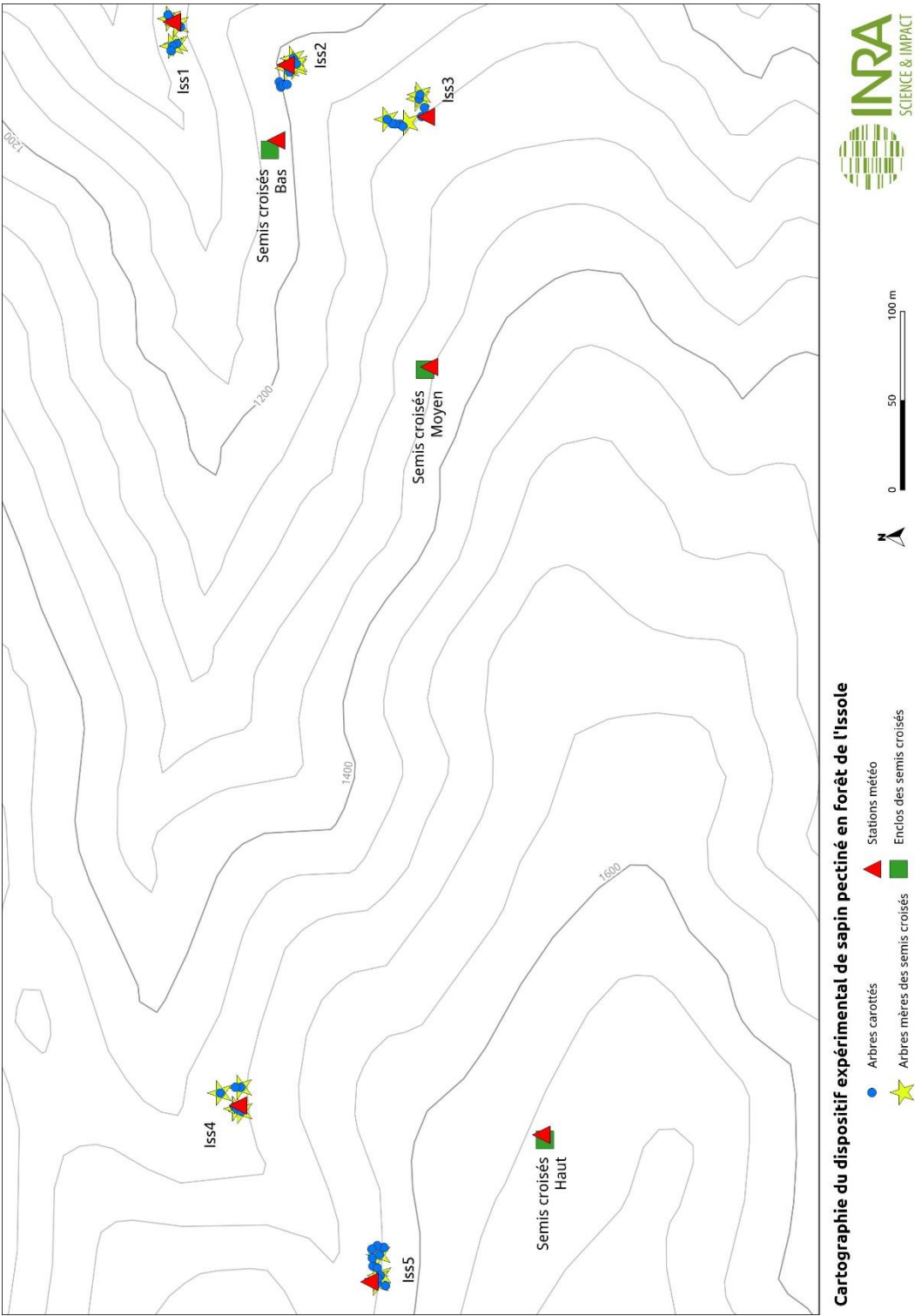
- Visscher, P.M., Medland, S.E., Ferreira, M.A., Morley, K.I., Zhu, G., Cornes, B.K., Montgomery, G.W. & Martin, N.G. (2006) Assumption-free estimation of heritability from genome-wide identity-by-descent sharing between full siblings. *PLoS Genetics*, **2**, 316–325.
- Visser, M.E. (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, **275**, 649.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C.C., 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.
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Scheepens, J.F. & Körner, C. (2013) Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia*, **171**, 663–678.
- Wang, J. (2002) An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. *Genetics*, **160**, 1212–1215.
- Wang, J. (2007) Triadic IBD coefficients and applications to estimating pairwise relatedness. *Genetical research*, **89**, 135–153.
- Wang, J. (2011) Coancestry: A program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources*, **11**, 141–145.
- Warming, E., Vahl, M., Groom, P. & Balfour, I.B. (1909) *Oecology of Plants. An Introduction to the Study of Plant-Communities*, Clarendon. Henry Frowde, Oxford.
- Wells, N., Goddard, S. & Hayes, M.J. (2004) A self-calibrating Palmer Drought Severity Index. *Journal of Climate*, **17**, 2335–2351.
- Worster, D. (1992) *Les Pionniers de L'écologie*. Le Sang de la Terre, Paris.
- Wright, I.J., Reich, P.B. & Westoby, M. (2001) Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats. *Functional Ecology*, **15**, 423–434.
- Wu, R. & Hinckley, T.M. (2001) Phenotypic plasticity of sylleptic branching: genetic design of tree architecture. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **20**, 467–485.
- Zhang, F., Gou, X., Liu, W., Levia, D.F. & Li, Y. (2013) Individual and time-varying tree-ring growth to climate sensitivity of *Pinus tabulaeformis* Carr. and *Sabina przewalskii* Kom. in the eastern Qilian Mountains, China. *Trees*, **27**, 359–370.

ANNEXE 1. Cartographie des dispositifs expérimentaux

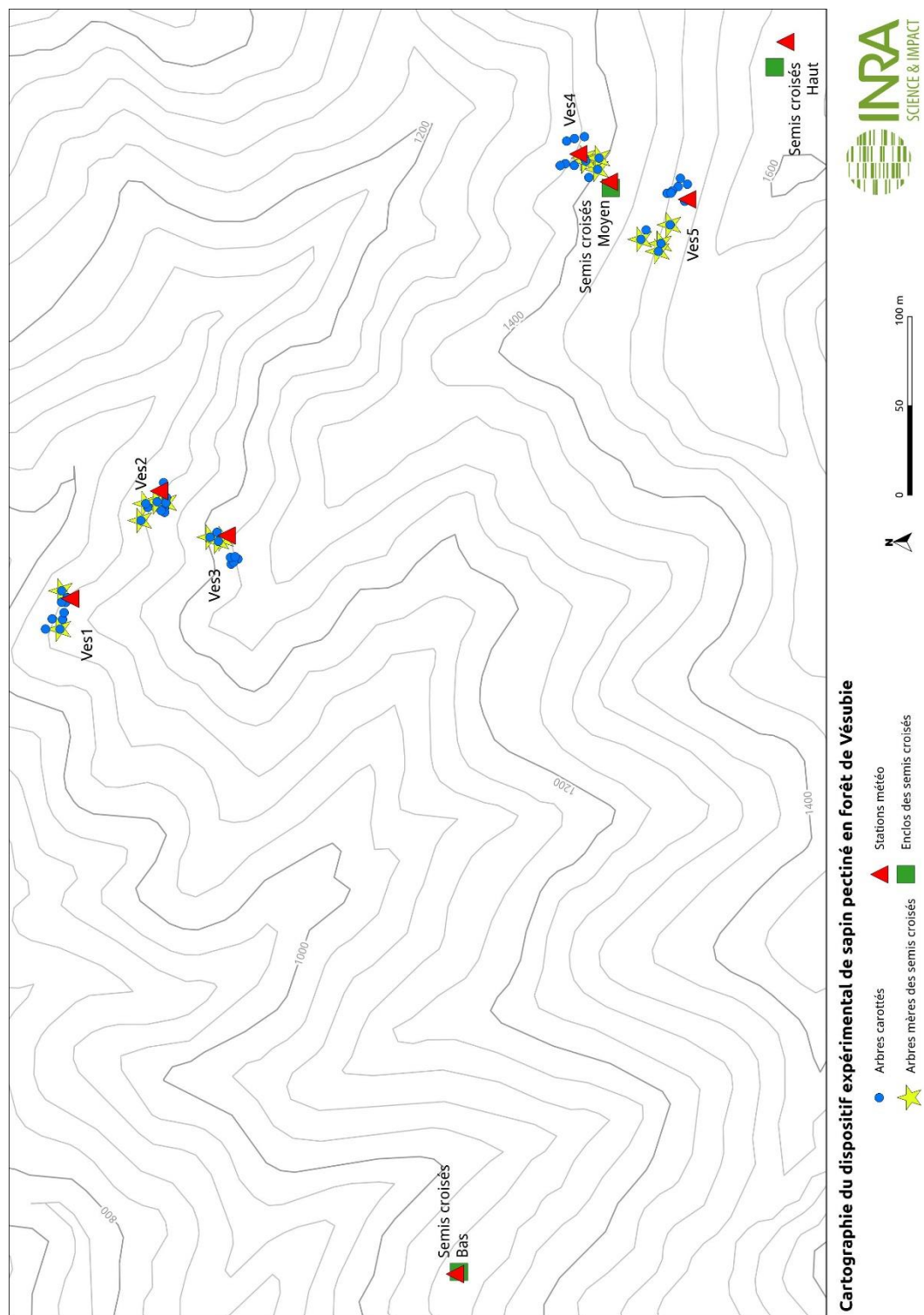
A. Site Ventoux



B. Site Issole



C. Site Vésubie



ANNEXE 2. Comparaison des modèles testés pour l'estimation de la compétition individuelle.

Pour chacun des trois tableaux suivants : α et β = paramètre traduisant la nature de la relation entre la compétition et respectivement le dbh et la distance ; γ = paramètre de distorsion de la distance ; λ = pente de la régression, toutes espèces confondues ; λ_1 = pente de la régression spécifique aux sapins ; λ_2 = pente de la régression spécifique aux autres espèces ; b = ordonnée à l'origine ; N = effectif ; N_{par} = nombre de paramètres du modèle ; RSS = residual sum of square ; $\%V_{exp}$ = pourcentage de variance expliqué par le modèle ; AIC = indice d'Akaïké.

Les AIC ont été calculés tels que : $AIC = N \times \ln(RSS/N) + 2N_{par}$. Plus l'indice est faible, meilleur est le modèle. En gras, le modèle dont l' AIC est le plus faible.

A. Tous sites confondus

	α	β	γ	λ	λ_1	λ_2	b	N	N_{par}	RSS	$\%V_{exp}$	AIC
<i>M1</i>				-0,092			0,374	178	2	67,88	19,57	-167,59
<i>M2</i>	1,537			-0,246			0,443	178	3	66,83	20,82	-168,38
<i>M3</i>		0,501		-0,034			0,419	178	3	67,31	20,25	-167,11
<i>M4</i>					-0,107	-0,087	0,393	178	3	67,62	19,88	-166,28
<i>M5</i>			-0,001	-0,092			0,373	178	3	67,88	19,57	-165,59
<i>M6</i>	1,547	1,016		-0,258			0,442	178	4	66,83	20,82	-166,38
<i>M7</i>	1,571		0,150	-0,263			0,442	178	4	66,73	20,93	-166,64
<i>M8</i>		0,501	-0,001	-0,035			0,419	178	4	67,31	20,25	-165,11
<i>M9</i>	2,072				-0,304	-0,049	0,375	178	4	66,38	21,35	-167,57
<i>M10</i>		-0,289			-0,004	-0,007	0,442	178	4	66,98	20,64	-165,99
<i>M11</i>			-0,001		-0,107	-0,087	0,393	178	4	67,62	19,88	-164,28
<i>M12</i>	1,625	1,092	-0,222	-0,360			0,434	178	5	66,00	21,80	-166,60
<i>M13</i>	1,935	0,795	-0,211		-0,278	-0,361	0,448	178	6	65,41	22,50	-166,21
<i>M14</i>				-0,011			0,436	178	2	67,93	19,51	-167,46
<i>M15</i>	0,827			-0,008			0,422	178	3	67,82	19,64	-165,75
<i>M16</i>					-0,009	-0,013	0,433	178	3	67,02	20,59	-167,87
<i>M17</i>	1,158				-0,019	-0,037	0,480	178	4	66,41	21,32	-167,50

B. Ventoux

	α	β	γ	λ	λ_1	λ_2	b	N	N_{par}	RSS	$\%Vexp$	AIC
<i>M1</i>				-0,103			0,472	87	2	47,36	24,07	-48,92
<i>M2</i>	1,929			-0,601			0,534	87	3	46,71	25,11	-48,11
<i>M3</i>		-1,609		0,000			0,664	87	3	43,68	29,97	-53,95
<i>M4</i>					-0,299	-0,090	0,605	87	3	44,43	28,77	-52,47
<i>M5</i>			0,397	-0,103			0,499	87	3	47,22	24,29	-47,16
<i>M6</i>	1,360	-1,397		-0,001			0,694	87	4	43,49	30,27	-52,32
<i>M7</i>	1,996		0,424	-0,672			0,533	87	4	46,49	25,46	-46,52
<i>M8</i>		-1,596	-0,096	0,000			0,666	87	4	43,66	30,01	-51,99
<i>M9</i>	2,283				-0,194	-0,760	0,516	87	4	44,93	27,96	-49,49
<i>M10</i>		-1,004			-0,003	-0,002	0,697	87	4	43,00	31,06	-53,31
<i>M11</i>			0,279		-0,300	-0,090	0,602	87	4	44,37	28,86	-50,58
<i>M12</i>	1,364	-1,386	-0,003	-0,002			0,694	87	5	43,49	30,27	-50,33
<i>M13</i>	1,408	-1,223	-0,013		-0,003	-0,002	0,747	87	6	42,48	31,89	-50,37
<i>M14</i>				-0,016			0,581	87	2	45,01	27,83	-53,33
<i>M15</i>	1,663			-0,056			0,641	87	3	44,46	28,71	-52,40
<i>M16</i>					-0,034	-0,014	0,667	87	3	43,36	30,49	-54,59
<i>M17</i>	1,201				-0,047	-0,021	0,681	87	4	43,31	30,56	-52,68

C. Issole

	α	β	γ	λ	λ_1	λ_2	b	N	N_{par}	RSS	$\%Vexp$	AIC
<i>M1</i>				-0,069			0,246	91	2	19,71	10,93	-135,21
<i>M2</i>	2,355			-0,508			0,382	91	3	18,16	17,92	-140,65
<i>M3</i>		1,508		-0,205			0,239	91	3	19,66	11,17	-133,45
<i>M4</i>					-0,070	-0,059	0,242	91	3	19,70	10,95	-133,23
<i>M5</i>			-0,001	-0,069			0,247	91	3	19,71	10,93	-133,21
<i>M6</i>	2,484	1,719		-2,773			0,369	91	4	17,84	19,38	-140,28
<i>M7</i>	2,429		-0,611	-0,555			0,397	91	4	15,72	28,95	-151,78
<i>M8</i>		1,494	-0,154	-0,201			0,243	91	4	19,54	11,69	-131,99
<i>M9</i>	2,432				-0,029	-0,038	0,267	91	4	19,07	13,83	-134,22
<i>M10</i>		2,077			-0,086	-0,656	0,206	91	4	19,48	11,96	-132,27
<i>M11</i>			-0,001		-0,070	-0,059	0,242	91	4	19,70	10,96	-131,24
<i>M12</i>	2,479	1,074	-0,233	-0,764			0,371	91	5	17,55	20,67	-139,75
<i>M13</i>	2,543	1,215	-0,179		-1,094	-0,786	0,360	91	6	17,54	20,74	-137,83
<i>M14</i>				-0,006			0,246	91	2	19,90	10,06	-134,33
<i>M15</i>	2,219			-0,036			0,358	91	3	18,82	14,95	-137,41
<i>M16</i>					-0,006	-0,007	0,253	91	3	19,89	10,11	-132,37
<i>M17</i>	2,221				-0,036	-0,043	0,368	91	4	18,81	15,01	-135,48

ANNEXE 3. Variances génétiques additives et phénotypiques (respectivement V_A et V_P ; estimées à partir des mesures de traits centrées réduites) moyennes (pour l'ensemble des jardins communs) et intervalles de confiance à 95%.

	V_A	$IC_{V_A} 95\%$		V_P	$IC_{V_P} 95\%$	
<i>HI</i>	0,158	0,061	0,485	0,765	0,715	0,854
<i>LB</i>	0,213	0,103	0,636	0,783	0,727	0,907
<i>BB</i>	0,030	0,010	0,086	0,144	0,135	0,160
<i>TW</i>	0,367	0,207	0,786	0,741	0,687	0,855
<i>PB</i>	1,285	0,486	3,781	3,945	3,607	4,737
<i>SR</i>	0,723	0,094	3,569	3,934	3,558	4,835

ANNEXE 4. Héritabilités et intervalles de confiance à 95% (IC 95%) pour chacun des six traits mesurés dans les neuf jardins communs.

	<i>HI</i>		<i>LB</i>		<i>BB</i>		<i>TW</i>		<i>PB</i>		<i>SR</i>	
	<i>h</i> ²	<i>h</i> ² (IC 95%)	<i>h</i> ²	<i>h</i> ² (IC 95%)	<i>h</i> ²	<i>h</i> ² (IC 95%)	<i>h</i> ²	<i>h</i> ² (IC 95%)	<i>h</i> ²	<i>h</i> ² (IC 95%)	<i>h</i> ²	<i>h</i> ² (IC 95%)
<i>Niveau</i>												
<i>I_{ss}_L</i>	0,19	0,03-0,49	0,27	0,09-0,57	0,10	0,01-0,29	0,37	0,21-0,70	0,50	0,26-0,90	0,02	4,8x10 ⁻⁴ -0,21
<i>I_{ss}_M</i>	0,05	7,6x10 ⁻⁴ -0,71	0,04	8,9x10 ⁻⁴ -0,75	0,22	0,06-0,59	0,50	0,18-0,91	0,26	0,02-0,97	0,02	1,7x10 ⁻⁴ -0,49
<i>I_{ss}_H</i>	0,41	0,19-0,84	0,44	0,22-0,83	0,002	1,7x10 ⁻⁵ -0,07	0,49	0,28-0,84	0,13	0,04-0,37	0,21	0,03-0,68
<i>V_{es}_L</i>	0,19	0,07-0,43	0,03	2,2x10 ⁻⁴ -0,46	0,24	0,12-0,51	0,29	0,15-0,56	0,32	0,12-0,72	0,11	7,3x10 ⁻³ -0,31
<i>V_{es}_M</i>	0,10	0,01-0,49	0,02	2,4x10 ⁻⁴ -0,52	0,02	7,5x10 ⁻⁴ -0,36	0,47	0,23-0,95	0,24	0,05-0,72	0,13	1,9x10 ⁻³ -0,47
<i>V_{es}_H</i>	0,19	0,08-0,48	0,45	0,18-0,99	0,14	0,06-0,37	0,68	0,44-0,96	0,41	0,21-0,80	0,31	0,07-0,75
<i>V_{rx}_L</i>	0,26	0,14-0,52	0,57	0,37-0,91	0,24	0,10-0,49	0,60	0,43-0,93	0,50	0,18-0,95	0,03	6,0x10 ⁻⁴ -0,49
<i>V_{rx}_M</i>	0,22	0,10-0,55	0,40	0,21-0,79	0,59	0,18-0,94	0,60	0,37-0,94	0,36	0,08-0,94	0,46	0,07-0,94
<i>V_{rx}_H</i>	0,28	0,12-0,60	0,32	0,16-0,65	0,002	1,9x10 ⁻⁵ -0,07	0,55	0,35-0,89	0,37	0,21-0,66	0,44	0,02-0,97

ANNEXE 5. Liste des publications traitant des relations entre performances juvéniles et adultes chez les arbres dont les données ont été utilisées pour évaluer les corrélations moyennes en fonction de l'écart d'âge considéré entre les deux stades (**FIGURE 6.3**).

- Abraitis, R., Norell, L. & Eriksson, G. (1998) Retrospective studies on nitrogen response of *Pinus sylvestris* L. *Forest Genetics*, 5, 39–45.
- Adams, W.T., Aitken, S.N., Joyce, D.G., Howe, G.T. & Vargas-Hernandez, J. (2001) Evaluating efficacy of early testing for stem growth in coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*, 50, 167–175.
- Bouvet, J.-M., Vigneron, P., Saya, A. & Gouma, R. (2004) Early selection of Eucalyptus clones in retrospective nursery test using growth, morphological and dry matter criteria, in Congo (RC). *South African Forestry Journal*, 200, 3–15.
- Bovi, M.L.A. & Godoy Jr., G. (1991) Juvenile-mature correlations in the heart of palm plants. *Brazilian Journal of Genetics*, 13, 739–751.
- Carter, K.K., Adams, G.W., Greenwood, M.S. & Nitschke, P. (1990) Early family selection in jack pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 285–291.
- Codesido, V., Zas, R. & Fernández-López, J. (2012) Juvenile-mature genetic correlations in *Pinus radiata* D. Don. under different nutrient $\times$ water regimes in Spain. *European Journal of Forest Research*, 305, 131–297.
- Dean, C.A. & Stonecypher, R.W. (2006) Early selection of Douglas-fir across South Central Coastal Oregon, USA. *Silvae Genetica*, 55, 135–141.
- Eriksson, G., Jonsson, A., Dormling, I., Norell, L. & Stener, L.G. (1993) Retrospective early tests of *Pinus sylvestris* L seedlings grown under five nutrient regimes. *Forest Science*, 39, 95–117.
- Feret, P.P. (1982) Effect of moisture stress on the growth of *Pinus ponderosa* Dougl. ex. Laws seedlings in relation to their field performance. *Plant and Soil*, 69, 177–186.
- Gill, J.G. (1987) Juvenile-mature correlations and trends in genetic variances in Sitka spruce in Britain. *Silvae Genetica*, 36, 189–194.
- Gwaze, D.P., Harding, K.J., Purnell, R.C. & Bridgwater, F.E. (2002) Optimum selection age for wood density in loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1393–1399.
- Gwaze, D.P., Woolliams, J.A. & Kanowski, P.J. (1997) Optimum selection age for height in *Pinus taeda* L. in Zimbabwe. *Silvae Genetica*, 46, 358–365.
- Harfouche, A. (2003) Retrospective early test for adult vigor of *Pinus pinaster* families grown

- under two water regimes. Implications for early selection. *Annals of Forest Science*, 60, 539–547.
- Hyllén, G. (1999) Age trends in genetic parameters of wood density in young Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 135–143.
- Jansson, G., Jonsson, A. & Eriksson, G. (1998) Efficiency of early testing in *Pinus sylvestris* L. grown under two different spacings in growth chamber. *Silvae Genetica*, 47, 298–306.
- Jiang, I.B.-J., Jonsson, A. & Eriksson, G. (1989) Within- and between-population variation in growth of *Pinus contorta* var. *latifolia*: A combined study of growth-chamber and field-trial experiments. *Silvae Genetica*, 38, 201–211.
- Karlsson, B., Lundkvist, K. & Eriksson, G. (1998) Juvenile-mature correlations and selection effects on clone level after stratified family and individual selection of *Picea abies* (L.) KARST. seedlings. *Silvae Genetica*, 47, 208–214.
- Kremer, A. (1992) Predictions of age-age correlations of total height based on serial correlations between height increments in Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Theoretical and Applied Genetics*, 85, 152–158.
- Lambeth, C.C., Buijtenen, J.P. Van, Duke, S.D. & McCullough, R.B. (1983) Early selection is effective in 20-year-old genetic tests of loblolly pine. *Silvae Genetica*, 32, 210–215.
- Li, B. & Williams, C. (1992) Gain efficiency in short-term testing: experimental results. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 290–297.
- Sonesson, J., Jansson, G. & Eriksson, G. (2002) Retrospective genetic testing of *Picea abies* under controlled temperature and moisture regimes. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 81–91.
- Vargas-Hernandez, J. & Adams, W.T. (1992) Age-age correlations and early selection for wood density in young coastal Douglas-fir. *Forest science*, 38, 467–478.
- Wu, H.X., Yeh, F.C., Dhir, N.K., Pharis, R.P. & Dancik, B.P. (1997) Genotype by environment interaction and genetic correlation of greenhouse and field performance in *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Silvae Genetica*, 46, 170–176.
- Xie, C.Y. & Ying, C.C. (1996) Heritabilities, age-age correlations, and early selection in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*). *Silvae Genetica*, 45, 101–107.
- Zas, R., Merlo, E., Díaz, R. & Fernández-López, J. (2004) Relative growth trend as an early selection parameter in a Douglas-fir provenance test. *Forest Science*, 50, 518–526.

RESUME

Les populations répondent aux variations de l'environnement par une adaptation dans un premier temps plastique puis, à plus long terme, génétique. Cette faculté à évoluer est aujourd'hui confrontée à un changement climatique à la fois très rapide et de grande ampleur. L'étude de 15 provenances de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) réparties sur trois gradients altitudinaux (~ 900 à 1600 m) nous a permis d'évaluer par des approches de dendroécologie et de génétique quantitative leurs caractéristiques phénotypiques et génétiques ainsi que leur potentiel d'acclimation et d'adaptation. La croissance radiale de 129 arbres adultes répartis le long des gradients a été analysée. Six traits adaptatifs liés à la croissance, la phénologie et la survie ont été mesurés sur 57 descendance maternelles issues de ces provenances et installées en transplantations réciproques dans neuf jardins communs répartis sur les gradients. Les résultats montrent que (i) la diversité phénotypique des populations est principalement due à l'environnement (i.e. plasticité phénotypique), (ii) l'ensemble des traits mesurés sur les semis sont sous contrôle génétique, (iii) les populations étudiées ne semblent pas avoir été soumises à des sélections différenciées (iv) le sapin est très sensible à la sécheresse estivale, d'autant plus si elle se répète d'une année sur l'autre. L'ensemble de ces résultats suggère que les populations étudiées présentent de bonnes capacités d'adaptation mais qu'à plus ou moins court terme, le sapin pectiné est menacé d'extinction à basse altitude ou en marge sud de son aire de répartition.

Natural populations respond to environmental variations firstly by plastic behavior, and, in the longer term, by genetic adaptation. Currently, the rapid and widespread climate change is challenging this ability to evolve. We studied 15 provenances of silver fir (*Abies alba* Mill.) distributed along three altitudinal gradients (~900 to 1600 m). We evaluated their phenotypic and genetic characteristics and their acclimation and adaptation potential, using dendroecological and quantitative genetic approaches. The radial growth of 129 adult trees distributed along the gradients were analyzed. Six adaptive traits related to growth, phenology and survival were measured on 57 maternal families collected from these provenances and planted following a reciprocal transplant experimental design in nine common gardens distributed along the gradients. The results show that (i) the phenotypic diversity of populations is mainly due to the environment (i.e. phenotypic plasticity), (ii) all the traits measured on seedlings are under genetic control, (iii) the studied populations do not appear to have been subjected to differentiated selections, (iv) silver fir is very sensitive to summer drought, especially when it is repeated over years. All these results suggest that studied populations have great adaptive capacities but that in the short term, silver fir is threatened by extinction on the southern or low elevation margins of its range.