



HAL
open science

Rôle des interactions plante-plante dans la réponse des forêts au changement climatique : l'exemple des forêts de chêne sessile et de hêtre dans les Pyrénées Occidentales

Richard Michalet, Y Vitasse, Sylvain S. Delzon

► To cite this version:

Richard Michalet, Y Vitasse, Sylvain S. Delzon. Rôle des interactions plante-plante dans la réponse des forêts au changement climatique : l'exemple des forêts de chêne sessile et de hêtre dans les Pyrénées Occidentales. *Innovations Agronomiques*, 2015, 47, pp.97-108. 10.15454/1.4622690166759714E12 . hal-02630256

HAL Id: hal-02630256

<https://hal.inrae.fr/hal-02630256>

Submitted on 27 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Rôle des interactions plante-plante dans la réponse des forêts au changement climatique : l'exemple des forêts de chêne sessile et de hêtre dans les Pyrénées Occidentales

Michalet R.¹, Vitasse Y.^{2,3}, Delzon S.⁴

¹ UMR CNRS 5805 EPOC, Université of Bordeaux, Talence, France

² University of Neuchatel, Institute of Geography, Neuchatel, Switzerland

³ WSL Institute for Snow and Avalanche Research SLF, Group Mountain Ecosystems, Davos, Switzerland

⁴ INRA, UMR1202 BIOGECO, 33610 Cestas, France

Correspondance: r.michalet@ecologie.u-bordeaux1.fr

Résumé

Les recherches concernant l'impact du changement climatique sur les forêts, telles que les modèles d'enveloppes climatiques et les modèles phénologiques, ignorent les interactions biotiques. Notre objectif est l'étude du rôle médiateur des interactions chêne-hêtre dans leur réponse au changement climatique dans les Pyrénées Occidentales. Des études préliminaires suggèrent que des différences importantes de sensibilité phénologique à la température entre ces espèces pourraient expliquer leur répartition altitudinale actuelle et l'évolution de leur balance compétitive avec le changement climatique. Nous présentons ici les résultats d'une expérimentation réalisée *in situ* et ayant pour but de quantifier les variations d'interactions entre des plantules de ces deux espèces et les arbres adultes le long d'un gradient altitudinal. Les résultats pour la survie des plantules montrent une augmentation importante de la compétition en altitude pour le chêne seulement. C'est le manque de chaleur à l'ombre du hêtre à haute altitude qui limite actuellement la longueur de la saison de végétation du chêne et sa progression en altitude. Le réchauffement climatique devrait diminuer la compétition subie par le chêne relativement au hêtre de par sa plus grande sensibilité phénologique à la température et ainsi exacerber les effets du changement climatique sur la migration altitudinale de ces deux espèces.

Mots-clés : Changement climatique, Compétition, Facilitation, Gradient altitudinal, Phénologie, Quantité de chaleur, Ressource

Abstract: The role of plant-plant interactions in forest response to climate change

Researches on climate change effects in forests, including species distribution and phenological models, ignore plant-plant interactions. The goal of this paper is to assess the mediating role of plant-plant interactions in the response of sessile oak and common beech to climate change in the western Pyrenees (France). Preliminary studies suggested that important differences in phenological sensitivity to warming among the two species might explain their current altitudinal distribution and alter their competitive balance under climate change. We present here the results of an *in situ* experiment which aims at quantifying variation in interactions between seedlings of the two species and adult trees along an altitudinal gradient. Results for survival showed that competition strongly increased with increasing elevation, but for oak only. The lack of heat below the shaded canopy of the high elevation beech forests currently limits the length of the growing season for oak, impeding its dominance at high elevation. Climate warming should decrease competition for oak as compared to beech considering the higher phenological sensitivity to warming of oak. This competitive release should exacerbate climate change effects on the altitudinal migration of the two species.

Keywords: Altitudinal gradient, Climate change, Competition, Facilitation, Growing degree days, Heat resource, Phenology

Introduction

Les modèles climatiques prévoient d'importantes modifications des températures et des précipitations sous l'effet du changement climatique (IPCC 2013) et, selon les systèmes écologiques, les lieux et les espèces, les conditions environnementales déterminant les performances des organismes vivants, notamment des plantes, devraient soit s'améliorer ou se dégrader (Lavergne et al., 2010 ; McCluney et al., 2012). Par exemple, aux hautes latitudes et en climat humide, tel que dans les climats boréaux et arctiques de l'hémisphère nord, l'élévation des températures moyennes devrait certainement permettre une amélioration des performances végétales pour les espèces les plus exigeantes (Chapin et Shaver, 1985), avec cependant le risque d'extinction pour les espèces inféodées à ces climats (Thuillier et al., 2005). Ce serait également le cas en altitude des montagnes humides de plus basses latitudes, tel qu'aux étages montagnards, subalpins et alpins où les écosystèmes forestiers et herbacés sont actuellement contraints thermiquement (Grabherr et al., 1994 ; Lenoir et al., 2008). Inversement, à plus basse latitude dans les climats secs méditerranéens, continentaux et intertropicaux, le stress hydrique devrait s'accroître, étant donné l'augmentation des températures et la baisse des précipitations estivales (Anthelme et Cavieres, 2014). Par exemple dans le cas du Bassin Méditerranéen, les scénarios climatiques prédisent à la fois une diminution des précipitations pendant la saison de croissance végétale et une augmentation de la fréquence des événements extrêmes (IPCC 2013). Ces changements devraient très probablement entraîner une augmentation de l'aridité dans une région déjà très contrainte par la sécheresse estivale et ainsi une baisse de la survie et de la croissance des espèces (Sala et al., 2000). Cette augmentation du stress hydrique devrait également se faire sentir à basse altitude en climats tempéré et subméditerranéen faiblement arrosés, tels que dans les montagnes méridionales de l'Europe (Saccone et al., 2009).

La plupart des études sur la réponse des espèces et des communautés végétales au changement climatique sont basées sur des approches corrélatives transposant dans le futur les relations existant actuellement entre la distribution spatiale des espèces et les facteurs climatiques. Ces méthodes, dites de modélisation des enveloppes climatiques, ont l'avantage de permettre d'établir des scénarios de grande échelle (au sens anglais du terme, i.e. sur de grandes surfaces) simultanément pour un nombre élevé d'espèces (Thomas et al., 2004 ; Thuillier et al., 2005). Cependant, leur inconvénient majeur est la non prise en compte de plusieurs facteurs écologiques essentiels de la distribution géographique des espèces, tels que leurs potentialités de dispersion, d'adaptation génétique et leurs interactions biotiques, même si les chercheurs utilisant ces méthodes sont de plus en plus conscients de ces limitations (Lavergne et al., 2010 ; Wisz et al., 2013). L'objectif majeur de notre article est de montrer l'importance des interactions biotiques dans la réponse des plantes au changement climatique et en particulier celles des interactions plante-plante dans les écosystèmes forestiers.

Une des erreurs importantes des approches de modélisation des enveloppes climatiques est l'hypothèse faite que la niche réalisée des espèces est similaire à leur niche fondamentale ou plus exactement que le décalage existant entre les deux niches est stable dans l'espace écologique (et donc géographique) et donc que celui-ci devrait être conservé dans le climat futur. Or, cette simplification n'est possible que si les interactions biotiques (compétition et facilitation) sont stables dans l'espace écologique, ce qui est loin d'être le cas (Davis et al., 1998a ; Vetaas, 2002 ; Brooker, 2006). Une étude sur la répartition des arbres en relation avec le climat dans les montagnes de Nouvelle Zélande a clairement démontré l'inverse. Leathwick et Austin (2001) ont comparé par modélisation le long de gradients altitudinaux les niches de plusieurs espèces arborescentes de Nouvelle Zélande dans des massifs montagneux où les *Nothofagus*, espèces de hêtres austraux connus comme très compétitifs, sont présents (i.e. niche réalisée) et dans des massifs de climat équivalent où ces espèces compétitrices sont absentes (i.e. niche fondamentale) pour des raisons historiques liées à la migration des espèces. Ils ont montré, pour toutes les espèces étudiées, que la présence de *Nothofagus* modifiait très fortement celle de ces espèces le long du gradient altitudinal. Ils ont observé en particulier que l'écart entre les niches fondamentales, sans *Nothofagus*, et réalisées, avec *Nothofagus*, augmentait

quand les conditions environnementales devenaient de plus en plus favorables en descendant en altitude. C'est l'augmentation de la compétition avec le réchauffement à basse altitude qui explique l'augmentation de cet écart entre les deux niches, conformément au modèle de Grime (1973) prévoyant une diminution de la compétition avec le stress.

De nombreux auteurs ont en effet proposé que, conformément au modèle de Grime (1973), la compétition devrait augmenter et ainsi exacerber les effets du changement climatique, dans le cas où celui-ci entraînerait une amélioration des conditions environnementales pour les espèces végétales (e.g. Michalet et al., 2014a). Inversement, dans le cas où le changement climatique entraînerait une péjoration des conditions environnementales, l'augmentation de la facilitation en conditions de stress, conformément au modèle de Bertness et Callaway (1994), devrait diminuer les effets négatifs du changement climatique. Cet effet médiateur positif a été démontré par Wipf et al. (2006) pour *Empetrum nigrum* en climat arctique ; l'effet négatif de la fonte précoce de la neige pour la disponibilité en eau de cette espèce et ainsi sa survie n'est pas observé sous la canopée de ses voisins dont la facilitation diminue ainsi l'effet négatif indirect de l'augmentation des températures. De même, Saccone et al. (2009) ont montré que pendant la canicule de l'été 2003 la canopée des forêts montagnardes des adrets de Moyenne Maurienne (Savoie) a permis la survie de jeunes sapins plantés sous couvert, alors que ceux des milieux ouverts ont péri de par l'intensité de la sécheresse de l'air. La facilitation peut donc avoir un effet médiateur positif dans la réponse des espèces à l'augmentation de l'aridité avec le changement climatique dans les climats secs (Brooker, 2006).

Une difficulté majeure pour prédire l'effet médiateur des interactions biotiques dans la réponse des espèces au changement climatique est l'absence de consensus dans la littérature sur les variations de direction des interactions biotiques le long des gradients de contraintes environnementales et donc leur apparente idiosyncrasie. En effet, l'augmentation de la facilitation avec le stress prédit par le modèle de Bertness et Callaway (1994) n'est certainement pas une loi générale, en particulier le long de gradients de ressource hydrique où la compétition augmente généralement lorsque le stress s'accroît (Davis et al., 1998b ; Tielborger et Kadmon, 2000 ; Maestre et Cortina, 2004). En conséquence, Mc Cluney et al. (2012) ont proposé que la facilitation puisse diminuer avec le changement climatique en cas d'augmentation du stress hydrique, inversement donc à la prédiction classique issue du modèle de Bertness et Callaway (1994). Ce résultat fut observé par Saccone et al. (2009) lors de la canicule de 2003 pour les plantules d'érable sycomore et d'épicéa dont la survie fut négativement affectée par la canopée forestière en condition de très forts stress hydriques, dus à l'augmentation de la compétition pour l'eau du sol.

De plus en plus d'auteurs s'accordent ainsi pour considérer que la facilitation doit diminuer (et la compétition augmenter, conformément aux modèles de Mc Arthur et Wilson (1967) et de Tilman (1982)), lorsque le stress augmente dans le cas où la contrainte de stress est une ressource (telle que l'eau ou les nutriments) mais inversement augmenter avec le stress, conformément au modèle de Bertness et Callaway (1994), lorsque la contrainte environnementale est un facteur direct comme l'humidité de l'air ou la température (Michalet, 2007 ; Maestre et al., 2009 ; Saccone et al., 2009 ; Michalet et al., 2014b). Enfin, en situation de contrainte extrême, il est fort probable que les interactions biotiques disparaissent complètement, par le collapse de tout effet biotique, positif ou négatif (Michalet et al., 2006 ; Kéfi et al., 2007 ; Le Bagousse-Pinguet et al., 2014a), conformément aux résultats de nombreuses expérimentations (Kitzberger et al., 2000 ; Forey et al., 2010 ; Maalouf et al., 2012 ; Le Bagousse-Pinguet et al., 2014b ; Michalet et al., 2015 ; Noumi et al., 2015a et b). Ces cas de disparition de la facilitation avec l'augmentation du stress suggèrent donc que les interactions biotiques peuvent également exacerber les effets négatifs du changement climatique lorsque celui-ci entraîne une péjoration des conditions environnementales pour les espèces végétales (Mc Cluney et al., 2012 ; Michalet et al., 2014a).

La phénologie du débourrement (i.e. de l'initiation de la période de croissance des feuilles) est un trait fonctionnel des végétaux particulièrement sensible aux variations de températures, et donc au

changement climatique (Menzel, 2002 ; Zhang et al., 2004 ; Chen et al., 2005). La réponse phénologique des plantes est très variable selon les espèces (Kramer 1995 ; Chuine et al., 2000 ; Linkosalo et al., 2000 ; Vitasse et al., 2009a et b) et la plasticité de ce caractère semble être un avantage adaptatif pour le futur (Jacques et al., 2015). L'importance de la variabilité interspécifique de la réponse phénologique des espèces suite à une augmentation de la température laisse supposer que ce trait fonctionnel devrait fortement affecter leur balance compétitive sous changement climatique et ainsi leur répartition.

L'objectif de cet article est d'étudier les conséquences des variations de la réponse phénologique de *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica* au changement de température sur leurs interactions et leur distribution altitudinale dans le contexte du changement climatique. Vitasse et al. (2009c) ont étudié la phénologie du débourrement et de la sénescence foliaire (coloration et chute des feuilles) de *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica* à cinq niveaux altitudinaux dans les Pyrénées Occidentales très océaniques (Figure 1). Les deux espèces ont des réponses phénologiques très contrastées aux variations de température qui conditionnent des évolutions très différentes de la durée de la saison de croissance avec l'altitude. Le chêne a une plus forte sensibilité phénologique à la température que le hêtre qui lui confère une saison de croissance plus longue en dessous de 800 m, approximativement (Figure 1).

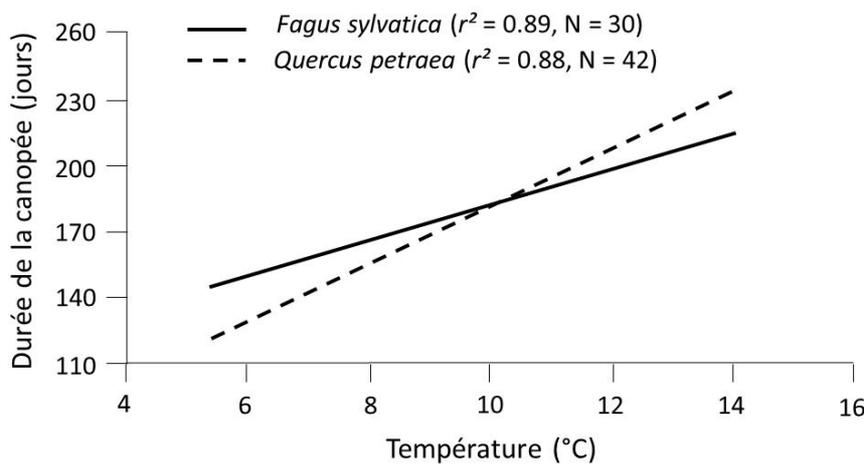


Figure 1: Relation entre la durée de la canopée et la température moyenne annuelle de l'air pour *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica*. Les mesures phénologiques ont été effectuées entre 100 et 1600m d'altitude dans les Pyrénées occidentales de 2005 à 2007 (Vitasse et al., 2009c modifié).

Cependant cet avantage s'inverse au-dessus de 800 m où le hêtre a une durée de saison de croissance supérieure au chêne. L'altitude de cette inversion des durées de canopée forestière et ainsi de saison de croissance correspond de manière très frappante à la limite altitudinale entre les étages de végétation collinéen et montagnard dans les ombrières de ces massifs Pyrénéens très océaniques et donc à la dominance respective du chêne et du hêtre dans les communautés forestières. Vitasse et al. (2009c) ont ainsi proposé que ces importantes différences phénologiques entre les deux espèces pourraient expliquer leur balance compétitive le long du gradient altitudinal et son évolution potentielle avec le changement climatique. En effet, il est probable que le réchauffement climatique déplace cet équilibre de saison de végétation entre les deux espèces vers des plus hautes altitudes, soit de 400m environ en cas d'élévation des températures de 2°C si on considère que la température décroît d'environ 0,5°C tous les 100 m de dénivelé (Ozenda, 1985). Si la balance compétitive des deux espèces est sous la dépendance de la durée de leur saison de croissance, alors on peut prédire que le chêne sessile devrait remplacer le hêtre commun de 800 à 1200 m environ dans les ombrières si le climat se réchauffe de 2°C. Néanmoins, cette hypothèse implique que la compétition subie actuellement par le chêne augmente avec l'altitude, ce qui est tout à fait en opposition avec le modèle de Grime (1973) et celui de Bertness et Callaway (1994) et les résultats d'expérimentations sur les interactions biotiques le long des gradients altitudinaux dans les montagnes humides qui ont montré que la compétition diminuait en altitude lorsque le stress augmentait (Choler et al., 2001 ; Callaway et al., 2002 ; Michalet et al., 2014a). Par contre, si la compétition demeure inchangée avec l'altitude, cela

suggérerait, d'une part que la réponse phénologique des espèces à la température ne conditionne pas leur balance compétitive, et d'autre part que leur dominance est directement dépendante de leur tolérance au stress thermique en absence d'interactions biotiques. Ce dernier résultat donnerait du crédit aux modèles d'enveloppes climatiques qui considèrent implicitement que la balance compétitive des espèces ne doit pas être affectée par les changements de températures et de précipitations induits par le changement climatique.

Dans cet article, nous présentons les résultats d'une expérimentation de transplantation de jeunes plants de chêne et de hêtre à cinq niveaux altitudinaux dans les Pyrénées occidentales, en forêt et en milieu ouvert. Le but de cette expérimentation est d'étudier l'évolution des interactions entre ces deux espèces le long du gradient altitudinal. A notre connaissance, l'effet de l'augmentation de la température liée au changement climatique sur la balance compétitive d'espèces forestières via la phénologie n'a jamais été abordé. Si cet effet existe, il pourrait contribuer à expliquer les aires de répartitions climatiques des espèces et les prédictions des scénarios de changement climatique, mais il pourrait également permettre d'affiner les modèles d'évolution des interactions biotiques le long des gradients environnementaux.

1. Matériels et méthodes

L'expérimentation a été conduite entre novembre 2006 et octobre 2009 dans les Pyrénées Occidentales. Le climat des Pyrénées Occidentales est un climat océanique tempéré doux et très humide avec une température annuelle moyenne de 12°C et des précipitations annuelles de 1079 mm à basse altitude (moyenne 1946–2001 à Tarbes, 43°11'N, 00°00'W, 360 m d'altitude, Météo France). Nous avons sélectionné cinq sites expérimentaux situés en exposition nord à des altitudes approximatives de 100, 400, 800, 1200 et 1600 m (voir Vitasse et al., 2010 pour des données précises plus complètes sur l'altitude et la localisation des sites). Chaque site comprenait une parcelle en forêt ancienne dominée par *Fagus sylvatica* et une parcelle en clairière située à proximité dans des conditions environnementales similaires. Toutes les parcelles ont été entourées de barrières excluant les grands herbivores et désherbées mécaniquement et à l'aide d'herbicide avant plantation.

Dans chacune des dix parcelles, nous avons planté en novembre 2006 des plants de deux à trois ans de trois populations de *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica* originaires des sites de 400, 800 et 1200 m afin de tester l'existence d'un éventuel effet génétique. Les plants ont été prélevés au sein des forêts avec leur sol et transportés dans des bacs jusqu'aux sites expérimentaux où ils furent plantés entre 1-4 jours après prélèvement. Chaque parcelle a été subdivisée en quatre blocs et quatre individus de chaque population de chaque espèce ont été transplantés par bloc avec une disposition systématique. 96 plants (2 espèces X 3 populations X 4 blocs X 4 individus) ont ainsi été transplantés dans chacune des 10 parcelles. La survie, le diamètre au collet et la hauteur des plants ont été mesurés chaque automne jusqu'en 2009. Les plants morts pendant la première année ont été remplacés en novembre 2007. La survie finale en 2009 a été exprimée en pourcentage du nombre total d'individus transplantés par bloc, population et espèce. Les croissances en diamètre et en hauteur ont été calculées en taux de croissance relatif par an ((performance Tfinal - performance Tinitial) / performance Tinitial / nombre d'années de croissance) et moyennées par blocs avant calcul des indices d'interactions.

L'effet de la canopée forestière sur la survie et la croissance des plants a été calculé à l'aide de l'indice relatif d'interaction proposé par Armas et al. (2005) : $RII = (Performance\ en\ forêt - Performance\ en\ clairière) / (Performance\ en\ forêt + Performance\ en\ clairière)$.

L'appariement des blocs a été réalisé de manière systématique en utilisant l'ordre initial de numérotation des quatre blocs de chaque parcelle. L'indice RII varie entre -1 et 1 avec les valeurs positives indiquant une meilleure survie en forêt qu'en clairière (facilitation de la canopée forestière) et les valeurs négatives une meilleure survie en clairière qu'en forêt (compétition de la canopée forestière).

L'effet statistique des traitements sur les indices d'interactions pour la survie et la croissance a été analysé par analyses de covariances avec l'altitude du site comme facteur continu et l'espèce et l'altitude de la population d'origine (400, 800 et 1200m) comme facteurs discrets. La significativité des moyennes de RII a été testée à l'aide de test-T. Les valeurs de RII ont été log-transformées avant analyses. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel JUMP.

2. Résultats

Le RII pour la survie est très significativement affecté par le facteur espèce avec des valeurs plus négatives (compétition) pour le chêne que pour le hêtre (Figure 2). L'indice est également plus faible (plus de compétition) en altitude (effet altitude) et en particulier pour le chêne (interaction espèce X altitude) qui a des valeurs de RII survie négativement significatives à partir de 800 m seulement (voir test-T des moyennes de RII dans la Figure 2) et qui deviennent très négatives à 1600 m. Ce n'est pas le cas du hêtre dont la compétition pour la survie n'est significative qu'à 400 et 800 m. Une interaction altitude X espèce X population est également observée, sans doute due au fait que dans le cas du chêne la population d'altitude intermédiaire montre le moins de plasticité de l'interaction pour la survie le long du gradient altitudinal, alors que c'est l'inverse dans le cas du hêtre.

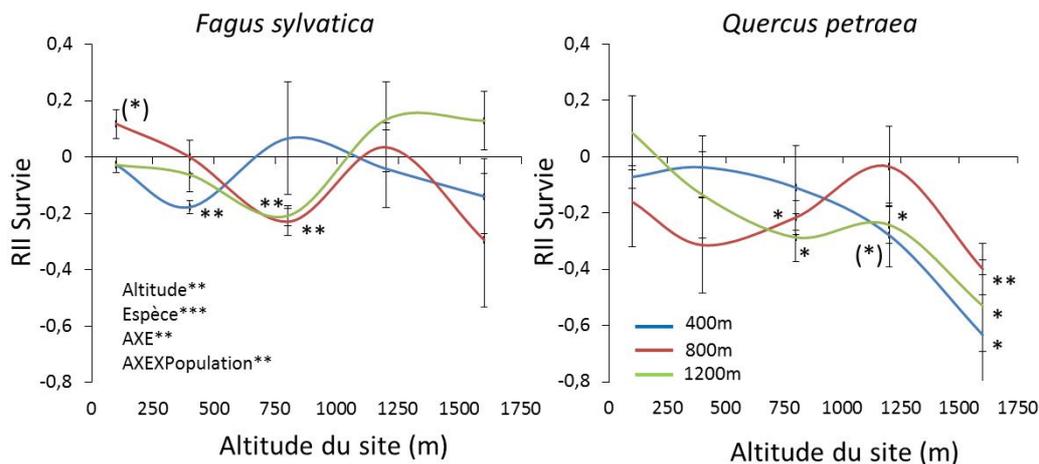


Figure 2 : Variation de l'indice d'interaction relative pour la survie (RIISurvie) de jeunes transplants de trois populations (couleurs des courbes) de *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea* le long du gradient altitudinal pyrénéen. Les valeurs positives de RII indiquent une meilleure survie en forêt qu'en clairière (facilitation de la canopée forestière) et les valeurs négatives une meilleure survie en clairière qu'en forêt (compétition de la canopée forestière). Les résultats de l'ANCOVA sur les effets des facteurs altitude, espèce et population sont donnés en bas à gauche de la figure. Les étoiles au sein de la figure indiquent les valeurs de RII significativement différentes de 0 : (*) $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, *** $p < 0.0001$.

Les résultats de RII croissance sont relativement différents de ceux de RII survie et seuls sont montrés ici les résultats pour la croissance en diamètre (Figure 3), ceux pour la croissance en hauteur étant très similaires. L'intensité de compétition pour la croissance est également affectée par l'altitude et de façon différente entre les espèces selon l'altitude mais l'optimum de compétition n'est plus situé à haute altitude comme c'était le cas de la compétition pour la survie. Pour les deux espèces, l'intensité de compétition maximale est observée à moyenne altitude (800 m) et décroît légèrement aux plus hautes altitudes (1200 et 1600 m). La différence majeure entre les deux espèces est l'absence pour la croissance de compétition à basse altitude pour le hêtre seulement, le chêne subissant de la compétition à toutes altitudes (voir résultats des tests-T sur la Figure 3). Il n'y a pas d'effet significatif de la population pour la compétition pour la croissance.

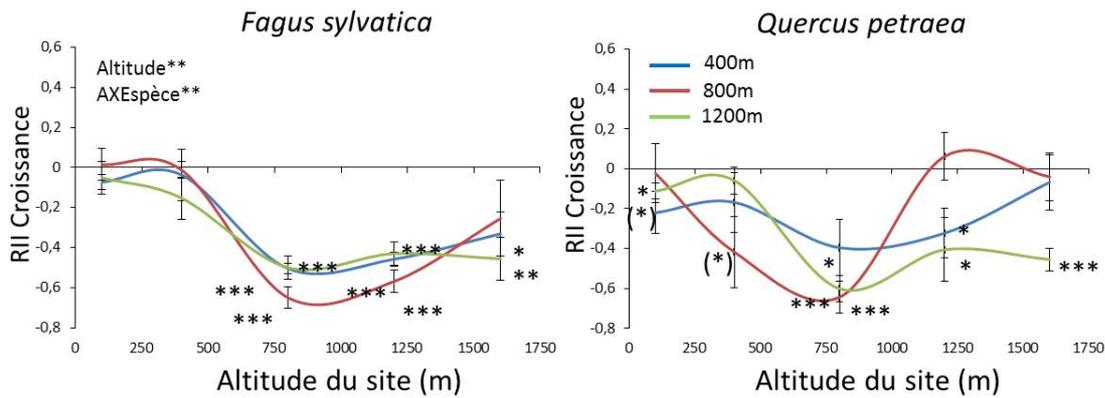


Figure 3 : Variation de l'indice d'interaction relative pour la croissance en diamètre (RIICroissance) de jeunes transplants de trois populations (couleurs des courbes) de *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea* le long du gradient altitudinal pyrénéen. La légende est la même que dans la Figure 2.

3. Discussion

La compétition pour la survie et la croissance varient toutes deux le long du gradient altitudinal et de façon différente selon l'espèce. C'est l'évidence que l'écart entre les niches fondamentale et réalisée des espèces varie dans les espaces géographique et écologique en relation avec les variations de températures. Ceci suggère que les relations existant actuellement entre la distribution des espèces et le climat ne seront pas stables avec le changement climatique et que ces changements d'interactions biotiques doivent être pris en compte dans les simulations de changement d'aire géographique des espèces avec le changement climatique (Davis et al., 1998a ; Brooker, 2006 ; Mc Cluney et al., 2012 ; Michalet et al., 2014a).

Les résultats pour la survie et la croissance diffèrent, à la fois pour l'optimum de compétition avec l'altitude et en fonction de l'espèce. Dans le cas de la survie, la compétition augmente avec l'altitude pour le chêne seulement, avec un maximum observé à 1600 m, alors que pour le hêtre le maximum se situe à moyenne-basse altitude (400-800 m). Pour la croissance, le maximum de compétition se situe à moyenne-haute altitude (800-1200 m) pour les deux espèces et la compétition est nulle pour le hêtre à basse altitude (100 et 400 m). En aucun cas donc, la compétition n'est maximale aux plus basses altitudes pour les deux espèces comme le prédit le modèle dominant de la littérature qui propose que la compétition doit céder la place à la facilitation le long des gradients de stress thermique (Bertness et Callaway, 1994). Ce modèle a été confirmé par de nombreuses expérimentations réalisées sur les écosystèmes herbacés subalpins et alpins (Choler et al., 2001 ; Callaway et al., 2002 ; Michalet et al., 2014a). Par contre, le résultat pour la compétition pour la survie du chêne est cohérent avec les mesures phénologiques de Vitasse et al. (2009c) ayant montré que l'avantage d'une plus longue saison de croissance du chêne par rapport au hêtre s'estompait progressivement en s'élevant en altitude et en particulier au-delà de 800 m et l'hypothèse faite que les différences de plasticité phénologique des deux espèces pourraient affecter leur balance compétitive et leur distribution avec l'altitude. De façon très intéressante, ce résultat suggère que les variations d'intensité de compétition perçue par le chêne le long du gradient altitudinal sont assez similaires à celles observées le long de gradients de facteurs de ressources (Michalet, 2007 ; Maestre et al., 2009 ; Michalet et al., 2014b). Par exemple, il a été montré par de nombreux auteurs que la compétition augmentait avec le stress dans le cas où le facteur de stress était la disponibilité en eau (Davis et al., 1998b ; Tielborger et Kadmon, 2000 ; Maestre et Cortina, 2004 ; Saccone et al., 2009 ; Forey et al., 2010), la disponibilité en nutriments ou en lumière (Wilson et Tilman, 1991), conformément aux modèles de McArthur et Wilson (1967), Tilman (1982) et Taylor et al. (1990). Ce qui est surprenant c'est que cette augmentation de la compétition avec le stress n'a jamais été observée, à notre connaissance, le long de gradients de facteurs directs non de

ressources, tels que la température ou l'humidité de l'air (Michalet, 2007). Ceci suggère que les gradients de stress thermique pourraient être également dans certaines conditions des gradients de ressource. Il est vrai que les biogéographes considèrent que la quantité de chaleur, quantifiée par le nombre de degrés jour, est une ressource pour les végétaux déterminant les étages de végétation avec l'altitude ou leur zonation avec la latitude (Ozenda, 1985 ; Rivas-Martinez, 1987 ; Michalet, 1991 ; Prentice et al., 1992 ; Zimmerman et Kienast, 1999), contrairement à la tolérance du froid qui est un facteur direct non de ressource car non consommable (Woodward et Williams, 1987). Le chêne sessile semble être particulièrement sensible à cette absence de chaleur apparaissant dans les forêts peu ensoleillées de haute altitude. Il est vrai que contrairement au hêtre cette espèce peut être observée à très haute altitude dans les versants sud, formant des bosquets très ouverts sur des sols superficiels localisés sur des rognons rocheux ensoleillés (Pautou et al., 1991). Dans ces situations très exposées, le froid est sans doute particulièrement intense pendant la nuit même si les températures le jour sont vraisemblablement nettement supérieures à celles des sous-bois ombragés des mêmes altitudes. Des mesures de températures diurnes et nocturnes dans ces différentes situations environnementales sont bien sûr nécessaires pour conclure sur la validité éventuelle de ces hypothèses.

La compétition pour la croissance semble être déterminée par un autre facteur direct que la quantité de chaleur, étant donné que le maximum de compétition observée se situe à moyenne-basse altitude pour les deux espèces. Il est probable que le facteur direct impliqué dans la compétition pour la croissance soit la lumière en tant que ressource pour la photosynthèse dans la mesure où les forêts les plus productives et les moins éclairées sont souvent celles de la partie supérieure de l'étage collinéen, là où les limitations thermiques et hydriques à la croissance en hauteur des arbres sont les plus faibles (Waring et al., 1978 ; Rolland et al., 1999). Des mesures d'éclairement sont néanmoins également nécessaires pour conclure sur la validité de cette deuxième hypothèse. Enfin, l'absence de compétition pour la croissance subie par le hêtre aux plus basses altitudes (contrairement au chêne) pourrait être due à sa plus faible tolérance du stress hydrique atmosphérique dans les milieux ouverts (Breda et al., 2006) et donc à des effets de facilitation contrebalançant la compétition potentielle existante sous couvert.

Conclusion

L'augmentation de la compétition pour la survie du chêne avec l'altitude suggère que la sensibilité phénologique différentielle des deux espèces à la température détermine très probablement leur balance compétitive et la dominance actuelle du hêtre en altitude en raison de sa plus grande tolérance thermique par rapport au chêne. Cette importance de la compétition dans la répartition altitudinale des deux espèces et sa variation avec la température est à prendre en compte dans les modèles de simulation des variations d'aires de distribution des espèces avec le changement climatique. Cette étude suggère également que les variations d'interactions biotiques le long des gradients thermiques peuvent aussi dépendre, comme dans le cas des gradients hydriques, du type de facteur thermique en cause, facteur de ressource chaleur ou facteur direct non consommable (tolérance du gel).

Références bibliographiques

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O., 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Sciences* 5, 387.
- Armas C., Ordiales R., Pugnaire F.I., 2004. Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology* 85, 2682-2686.
- Bertness M.D., Callaway R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191-195.

- Breda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Sciences* 63, 625-644.
- Brooker R.W., 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171, 271-284.
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., *et al.*, 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848.
- Chapin F.S., Shaver G.R., 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* 66, 564-576.
- Chen X.Q., Hu B., Yu R., 2005. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. *Global Change Biology* 11, 1118-1130.
- Choler P., Michalet R., Callaway R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82, 3295-3308.
- Chuine I., Cambon G., Comtois P., 2000. Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models. *Global Change Biology* 6, 943-952.
- Davis A.J., Jenkinson L.S., Lawton J.H., Shorrocks B., Wood S., 1998a. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391, 783-786.
- Davis M.A., Wrage K.J., Reich P.B., 1998b. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86, 652-661.
- Forey E., Touzard B., Michalet R., 2010. Does disturbance drive the collapse of biotic interactions at the severe end of a diversity-biomass gradient? *Plant Ecology* 206, 287-295.
- Graherr G., Gottfried M., Pauli H., 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369, 448.
- Grime J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242, 344-347.
- IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.
- Jacques M.H., Lapointe L., Rice K., Montgomery R.A., Stefanski A., Reich P.B., 2015. Responses of two understory herbs, *Maianthemum canadense* and *Eurybia macrophylla* to experimental forest warming: Early emergence is the key to enhanced reproductive output. *American Journal of Botany* 102, 1610-1624.
- Kéfi S., Rietkerk M., Alados C.L., Pueyo Y., Papanastasis V.P., ElAich A., *et al.*, 2007. Spatial vegetation patterns and the imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449, 213-217.
- Kitzberger T., Steinaker D.F., Veblen T.T., 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81, 1914-1924.
- Kramer K., 1995. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. *Climatic Research* 5, 119-130.
- Lavergne S., Mouquet N., Thuiller W., Ronce O., 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41, 321-350.
- Leathwick J.R., Austin M.P., 2001. Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology* 82, 2560-2573.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Xiao S., Brooker R.W., Gross N., Liancourt P., Straile D., *et al.*, 2014a. Facilitation displaces hot-spots of diversity and allows communities to persist in heavily stressed and disturbed environments. *Journal of Vegetation Science* 25, 66-76.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Maalouf J.-P., Touzard B., Michalet R., 2014b. Importance, but not intensity of plant interactions correlates with changes in species diversity under the interplay of stress and disturbance. *Oikos* 123, 777-785.

- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768-1771.
- Linkosalo T., Hakkinen R., Hanninen H., 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology* 26, 1165-1172.
- Maalouf J.-P., Le Bagousse-Pinguet Y., Marchand L., Touzard B., Michalet R., 2012. The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of Botany* 110, 821-828.
- McArthur R.H., Wilson O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- McCluney K.E., Belnap J., Collins S.L., González A.L., Hagen E.M., Holland J.N., *et al.*, 2012. Shifting species interactions in terrestrial dryland ecosystems under altered water availability and climate change. *Biological Reviews* 87, 563-582.
- Maestre F.T., Cortina J., 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Supplement* 271, S331-S333.
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J., 2009. Refining the stress gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199-205.
- Menzel A., 2002. Phenology: its importance to the global change community-an editorial comment. *Climatic Change* 54, 379-385.
- Michalet R., 1991. Nouvelle synthèse bioclimatique des milieux méditerranéens. Application au Maroc septentrional. *Revue d'Ecologie Alpine* 1, 45-60.
- Michalet R., 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist* 173, 3-6.
- Michalet R., Brooker R.W., Cavieres L.A., Kikvidze Z., Lortie C.J., Pugnaire, F.I., *et al.*, 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9, 767-773.
- Michalet R., Schöb C., Lortie C.J., Brooker R.W., Callaway R.M., 2014a. Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change. *Functional Ecology* 28, 75-86.
- Michalet R., Le Bagousse-Pinguet Y., Maalouf J.-P., Lortie C.J., 2014b. The two alternatives to the Stress-Gradient-Hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *Journal of Vegetation Science* 25, 609-613.
- Michalet R., Brooker R.W., Lortie C.J., Maalouf J.-P., Pugnaire F.I., 2015. Disentangling the direct and indirect effects of a legume shrub on its understorey community. *Oikos* 124, 1251-1262.
- Noumi Z., Chaieb M., Michalet R., Touzard B., 2015. Limitations to the use of facilitation as a restoration tool in arid grazed savanna: a case study. *Applied Vegetation Science* 18, 391-401.
- Noumi Z., Le Bagousse-Pinguet Y., Chaieb M., Michalet R., 2015. The relative contribution of short-term vs long-term effects in shrub-understorey species interactions under arid conditions. *Oecologia* (in press).
- Ozenda P., 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Pautou G., Cadel G., Girel J., 1991. Le bassin de Bourg d'Oisans, carrefour phytogéographique des Alpes. *Revue d'Ecologie Alpine* 1, 23-43.
- Prentice I.C., Cramer W., Harrison S.P., Leemans R., Monserud R.A., Solomon A.M., 1992. A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate. *Journal of Biogeography* 19, 117-134.
- Rivas-Martinez S., 1987. *Memoria del mapa de series de vegetacion de Espana*. Ministerio Agricola Pesca y Alimentacion, Icona, Madrid.
- Rolland C., Michalet R., Desplanque C., Petetin A., Aime S., 1999. Ecological requirements of *Abies alba* derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 10, 297-306.

- Saccone P., Pagès J.-P., Delzon S., Brun J.-J., Michalet R., 2009. The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science* 20, 403-414.
- Sala O.E., Chapin III S.F., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., *et al.*, 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Taylor D.R., Aarssen L.W., Loehle C., 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life-history strategies. *Oikos* 58, 239-250.
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., *et al.*, 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
- Thuiller W., Lavorel S., Araujo M.B., Sykes M.T., Prentice I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 102, 8245-8250.
- Tielbörger K., Kadmon R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81, 1544-1553.
- Tilman D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- Vetaas O.R., 2002. Realized and potential climate niches: a comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography* 29, 545-554.
- Vitasse Y., Delzon S., Dufrene E., Pontailier J.-Y., Louvet J.-M., Kremer A., *et al.*, 2009a. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology* 149, 735-744.
- Vitasse Y., Delzon S., Bresson C.C., Michalet R., Kremer A., 2009b. Altitudinal differentiation among populations of temperate tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 1259-1269.
- Vitasse Y., Porté A.J., Kremer A., Michalet R., Delzon S., 2009c. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia* 161, 187-198.
- Vitasse Y., Bresson C., Kremer A., Michalet R., Delzon S., 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology* 24, 1211-1218.
- Waring R.H., Emmingham W.H., Gholz H.L., Grier C.C., 1978. Variation in maximum leaf area of coniferous forests in Oregon and its ecological significance. *Forest Science* 24, 131-140.
- Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Daamgard C.F., *et al.*, 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88, 15-30.
- Wipf S., Rixen C., Mulder C.P.H., 2006. Advanced snowmelt causes a shift towards positive neighbor interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology* 12, 1-11.
- Wilson S.D., Tilman D., 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72, 1050-1065.
- Woodward F.I., Williams B.G., 1987. Climate and plant-distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69, 189-197.
- Zhang X.Y., Friedl M.A., Schaaf C.B., Strahler A.H., 2004. Climate controls on vegetation phenological patterns in northern mid- and high latitudes inferred from MODIS data. *Global Change Biology* 10, 1133-1145.
- Zimmerman N.E., Kienast F., 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. *Journal of Vegetation Science* 10, 469-482.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)